

毛竹气体交换特征

林琼影¹, 陈建新², 杨淑贞², 温国胜¹

(1. 浙江林学院 林业与生物技术学院, 浙江 临安 311300; 2. 天目山国家级自然保护区 管理局, 浙江 临安 311311)

摘要: 为了探讨毛竹 *Phyllostachys pubescens* 叶片光合作用的时空动态变化规律, 运用 Li-6400 便携式光合作用测定仪测定了毛竹叶片的气体交换日变化及林冠不同层次叶片对光照强度的响应。结果表明: 毛竹叶片的净光合速率日变化规律表现为不是特别明显的双峰型曲线, 但具有“光合午休”现象, 上午的峰值明显大于下午的峰值; 蒸腾速率的日变化规律呈单峰曲线, 而水分利用效率日变化规律呈双峰型曲线, 且与净光合速率的日变化趋势相似; 毛竹林冠上、下层次叶片的净光合速率日变化规律一致, 但在相同的光照强度下, 上层的净光合速率高于下层, 毛竹林冠上层的叶片较下层的叶片具有更强的适应强光的能力。图 6 参 22

关键词: 植物学; 毛竹; 气体交换; 日变化; 光响应; 光合午休

中图分类号: S718.43 文献标志码: A 文章编号: 1000-5692(2008)04-0522-05

Gas exchange with *Phyllostachys pubescens* on Mount Tianmu, Zhejiang Province

LIN Qiong-ying¹, CHEN Jian-xin², YANG Shu-zhen², WEN Guo-sheng¹

(1. School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang Forestry College, Lin'an 311300, Zhejiang, China;

2. Management Office, National Nature Reserve of Mount Tianmu, Lin'an 311300, Zhejiang, China)

Abstract: Moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) is a fast growing bamboo species with important economic and ecological value. The objective is to grasp of the spatio-temporal dynamics of photosynthesis in moso bamboo leaf. In autumn 2006, a Li-6400 portable photosynthesis system was set up in natural field conditions to determine diurnal variation of gas exchange and response of photosynthesis to light intensities in different layers of the bamboo canopy (1st - 7th branches from low to up was upper layer, 8th - 14th was middle layer, and 15th was upper layer). Results showed that for diurnal changes in autumn, the net photosynthetic rate (P_n) had a double-peaked curve with peaks at about 09:00 (am) and about 15:00 (pm) and a "midday depression" from 11:00 - 14:00, which was due to the absence of irradiance and closure of some stomata. Also, the diurnal transpiration rate was a single-peaked curve, while the diurnal water use efficiency (WUE) was a double-peaked curve. Additionally, light response in the upper and lower layers of the bamboo stand showed that with the same photosynthetic photon flux density, P_n was greater in the upper layer. Adaptations of leaves in the two layers may have caused the difference light intensities with leaves in the upper layer better adapted to the stronger light. [Ch, 6 fig. 22 ref.]

Key words: botany; *Phyllostachys pubescens* (moso bamboo); gas exchanges; diurnal variation; light response; photosynthesis midday depression

毛竹 *Phyllostachys pubescens* 是中国南方重要的森林资源, 我国现有毛竹林面积为 270 万 hm^2 , 占

收稿日期: 2007-07-18; 修回日期: 2008-10-31

基金项目: 教育部留学回国人员科研启动基金资助项目(2004527); 浙江省科学技术重大科技专项(2006C1206); 浙江省教育厅留学回国人员科研启动经费资助项目(20050171)

作者简介: 林琼影, 硕士研究生, 从事林木生理生态研究。E-mail: linqy88888@163.com。通信作者: 温国胜, 教授, 博士, 从事林木生理生态研究。E-mail: wgs@zjfc.edu.cn

全国竹林面积的 64.1%^[1,2]。毛竹具有分布广, 用途多, 生长快, 产量高的特点^[3], 它集经济、社会与生态效益于一身, 是我国南方最主要的经济竹种, 因此, 不少学者对毛竹作了大量的研究, 如毛竹造林培育^[4,5], 低产林改造^[6]和新型经营模式^[7], 毛竹多种病虫害^[8,9]等, 毛竹林分物质循环及分布特征的研究^[3,10-12]。20 世纪 80 年代以来, 开展了毛竹生理生态方面的研究, 研究了毛竹光合作用机理及其与环境因子之间的关系^[1,13-18]。早期的研究多集中于生产经营及光合作用机制, 近年来随着森林固碳研究的兴起, 在毛竹生物量、碳密度和碳储量的空间分布等方面作出了贡献, 但是在天然毛竹林分中碳循环及其对环境变化响应的研究鲜见报道。作者通过测定毛竹林冠中层叶片的光合日变化规律, 及毛竹在不同空间(林冠上、下层)的光响应差异, 试图解释毛竹叶片的碳同化特征在时空格局上的差异, 为毛竹林碳贸易的估算和生产开发提供科学依据。

1 研究地自然概况

天目山国家级自然保护区地处浙江省西北部临安市境内, 地理位置为 30°18'~30°25' N, 119°23'~119°29' E。天目山的气候属中亚热带向北亚热带过渡型, 受海洋暖湿气流影响, 季风强盛, 四季分明, 气候温和, 山麓和山顶的海拔高度分别为 300 和 1 506 m; 年平均气温分别为 14.8 和 8.8 °C, 最冷月平均气温分别为 3.4 和 2.6 °C, 极端最低气温分别为 -13.1 和 -20.2 °C, 最热月平均气温分别为 28.1 和 19.9 °C, 极端最高气温分别为 38.2 和 29.1 °C, 无霜期分别为 235 和 209 d, 年雨日分别为 159.2 和 183.1 d, 年平均降水量分别为 1 390 和 1 870 mm, 形成浙江西北部的多雨中心。光照宜人, 年平均太阳辐射分别为 4 460 和 3 270 MJ·m⁻²。春秋季较短, 冬夏季偏长。

2 材料与方法

2.1 材料

在天目山国家级自然保护区内的毛竹林里选择有代表性的毛竹林, 建立实验观测塔。观测塔从毛竹最下面的第 1 档枝条开始到第 7 档枝条为下层, 8~14 档枝条为中层, 第 15 档枝条以上为上层。在自然条件下, 选择向南伸展的枝条上部第 2 片或第 3 片成熟叶片进行测定。

2.2 方法

2.2.1 光合作用日变化的测定 在 2006 年 11 月初, 选择晴朗的天气, 选取毛竹林冠中层(8~14 档枝条)向南伸展的健康叶片作为测定对象。利用美国 Li-COR 公司制造的 Li-6400 便携式光合作用测定系统, 在自然条件下测定毛竹净光合速率、蒸腾速率等主要生理指标。测定时间区段为 7:00-17:00, 每间隔 2 h 测定 1 次, 每个指标测定 4 个重复, 每个重复记录 3 个数值。

2.2.2 光响应曲线的测定 选择晴天早上(9:00-11:00), 控制叶室中的二氧化碳摩尔分数为 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 利用 Li-6400 内部温度调节器控制叶室温度为 25 °C。在控制条件下, 测定毛竹林冠上、下 2 个层次叶片的净光合速率对光合有效辐射强度的响应。通过 Li-6400-02B 红蓝光源控制叶室中的光合有效辐射强度, 其梯度设置为 1 500, 1 000, 800, 600, 400, 200, 100, 50, 0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 测定叶片在每一光强下的净光合速率。

2.2.3 毛竹林内环境因子的测定 在测定毛竹叶片各光合生理生态指标的同时, 由 Li-6400 便携式光合测定系统测定环境因子, 包括大气温度、叶温、空气相对湿度、大气二氧化碳摩尔分数和和光合有效辐射等。

2.2.4 数据处理 图表绘制及数据处理均在 Excel 软件下完成。

3 结果与分析

3.1 环境因子的日变化

3.1.1 光合有效辐射和大气温度的日变化 从图 1 可以看出, 光合有效辐射强度在 7:00 为 40 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 并开始缓慢增加, 9:00 时之后迅速上升, 在 11:00 时左右达到最高值(1 133 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 随后光照强度迅速下降, 在 13:00 以后下降幅度减慢, 到 17:00 时接近 0。同样大气温度也随着光照强度

的增强逐渐升高,也在11:00时左右达到了最大值(31.0)。

3.1.2 空气相对湿度和大气二氧化碳摩尔分数的日变化 从图2可以看到,空气相对湿度在7:00时左右最高(41.2%),在7:00-13:00时呈不断下降的趋势,于13:00时左右下降至最低点(19.2%),13:00-17:00空气相对湿度有所回升,属于干热晴好的天气。在测定当天的早、晚,大气二氧化碳摩尔分数较高,其值为375.0~379.0 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,从早上7:00时开始,大气二氧化碳摩尔分数迅速下降,到9:00时左右达到最低值(375.0 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$),之后逐渐升高,17:00时左右值达到379.5 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。

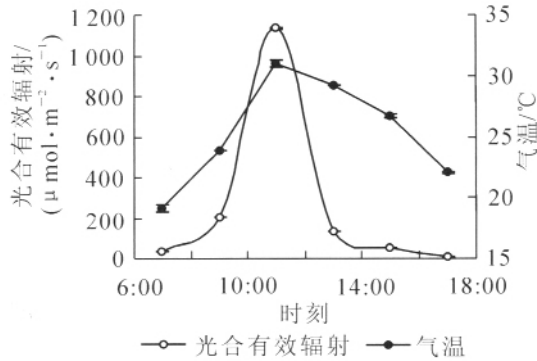


图1 光合有效辐射、气温日变化

Figure 1 Diurnal variation of PAR and air temperature

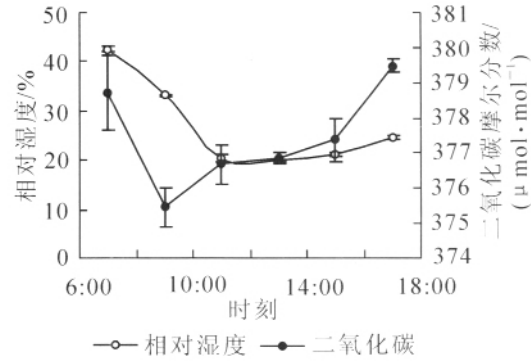


图2 空气相对湿度、大气二氧化碳日变化

Figure 2 Diurnal variation of relative humidity and CO_2 concentration

3.2 叶片气体交换的日变化

3.2.1 净光合速率日变化 从图3可以看出,毛竹净光合速率的日变化规律呈“双峰型”曲线,具有“光合午休”现象,但不是特别明显。这一结果与施建敏等^[1]的研究结果(相比夏季,秋季净光合速率的日变化双峰曲线不甚明显)一致。上午毛竹叶片净光合速率随光照强度的增强而逐渐上升,9:00时左右光照强度为201.00 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,净光合速率达到全天的最高值1.93 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,此为第一高峰,而后随着光照强度的增强净光合速率下降,13:00时净光合速率又开始回升,于15:00时左右出现第2个高峰,上午的峰值明显高于下午的峰值,两峰之间即13:00时净光合速率下降到最大时的24%,形成低谷。15:00时左右之后,随着光强的减弱而降低,17:00时光照强度低于光补偿点,因此,这时所测得的净光合速率出现负值。

3.2.2 气孔导度与胞间二氧化碳摩尔分数的日变化 毛竹叶片气孔导度的日变化规律如图4所示,从7:00到9:00时,由于毛竹林内光照强度增加,温度上升,气孔也随着张开,气孔导度缓慢增大,净光合速率在这段时间内迅速升高,消耗掉很多的二氧化碳,使得细胞间的二氧化碳摩尔分数迅速下降;9:00-17:00时,由于9:00时之前叶片光合作用较强,细胞的水分降低,气孔导度逐渐变小,

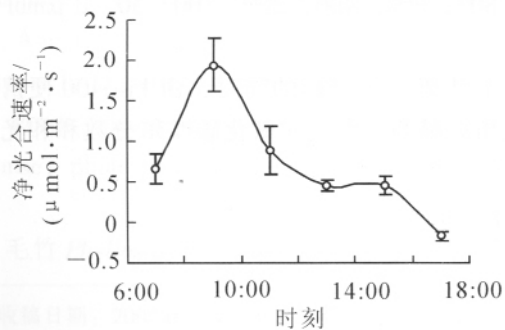


图3 毛竹净光合速率日变化

Figure 3 Diurnal variation of net photosynthetic rate of *Phyllostachy pubescens*

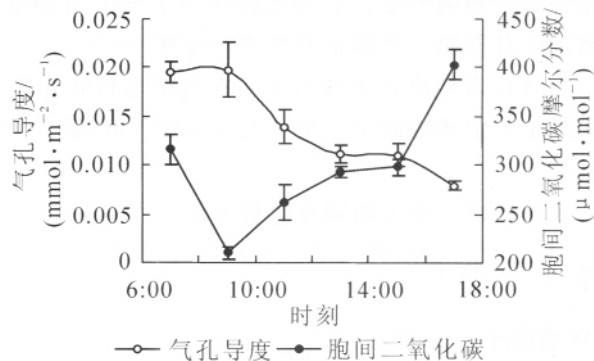


图4 气孔导度和胞间二氧化碳摩尔分数日变化

Figure 4 Diurnal variation of stomatal conductance and intercellular CO_2 concentration

随着气孔的关闭, 净光合速率下降, 消耗较少的二氧化碳, 使得细胞内的二氧化碳摩尔分数慢慢升高; 气孔导度的日变化规律同净光合速率的变化规律存在一定的相似性, 这种变化规律与许大全^[19]提出的净光合速率对气孔导度具有反馈调节作用的想法相一致, 这种反馈调节作用是指在有利于叶肉细胞光合时气孔导度就会增大, 而不利于叶肉细胞光合时, 气孔导度就会减小。

3.2.3 蒸腾速率与水分利用率的日变化 从图 5 中可以看出, 蒸腾速率的日变化规律呈单峰曲线, 蒸腾强度随着时间的推进不断上升, 于 11:00 时左右达到最高值, 之后呈下降趋势。气孔是二氧化碳和水进出植物体唯一的通道, 气孔的开放程度影响着植物叶片的蒸腾速率, 并调节植物的蒸腾作用。从净光合速率和蒸腾速率的相关性分析, 虽然两者不存在明显的正相关关系, 但变化趋势具有一定的相似性, 因为叶片气孔的开放程度影响着水分向大气的扩散, 并且影响植物对二氧化碳的吸收。从蒸腾速率与净光合速率的关系看, 气孔导度是影响蒸腾速率与净光合速率的重要生理生态指标之一。

水分利用效率的日变化规律呈双峰型曲线, 与净光合速率的日变化趋势一致, 可见净光合速率在很大程度上影响着植物叶片的水分利用率。从图 5 可以明显地看出毛竹叶片上午的水分利用效率明显地高于下午的水分利用效率。水分是影响植物生长和分布的主要环境因子之一。水分利用效率表示植物对水资源的利用水平, 通常表示为植物叶片光合速率与蒸腾速率的比值^[20]。从 7:00 - 9:00 时净光合速率的增加速度较蒸腾速率的快, 因而此时间段里水分利用效率呈上升趋势; 9:00 - 11:00 时, 蒸腾速率仍保持上升趋势, 而净光合速率由于各种因子的抑制作用而逐渐降低, 故水分利用效率在 15:00 时出现了一个不是特别明显的次峰。

3.3 林冠不同层次叶片的光响应

毛竹林冠上、下 2 个层次叶片光合作用的光响应曲线如图 6 所示。光响应曲线反映了植物光合速率随光照强度增减的变化规律^[21]。从图中可以看出毛竹上、下 2 个层次叶片的光响应变化趋势相似, 随着光照强度的增加, 净光合速率明显增大, 当光照强度达到一定值后, 净光合速率基本稳定在一定水平上, 即达到了光饱和。由测定结果可知, 毛竹林冠上层叶片的光饱和点为 $400 \sim 600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 而下层叶片的光饱和点为 $200 \sim 400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。2 个层次的光补偿点都在 $15 \sim 30 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。另外, 从图 6 可以看出, 在相同的光照强度下, 净光合速率不同, 上层的净光合速率值明显比下层高。

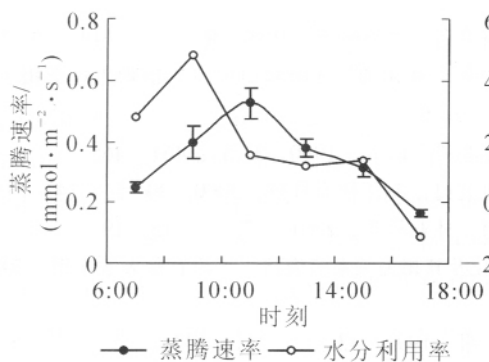


图 5 蒸腾速率、水分利用率日变化

Figure 5 Diurnal variation of transpiration rate and water use efficiency

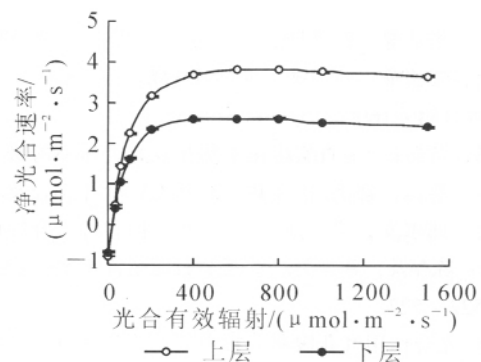


图 6 林冠上下 2 个层次的光响应曲线

Figure 6 Responses of photosynthesis to PAR on the upper layer and the bottom layer

4 结论与讨论

在自然条件下, 秋季毛竹的净光合速率日变化规律为不是特别明显的“双峰型”曲线, 但具有“光合午休”现象。下午毛竹净光合速率的峰值明显低于上午。

毛竹净光合速率的变化受到气孔限制和非气孔限制的双重影响。根据 Farquhar 等^[22]和许大全^[19]的观点(胞间二氧化碳分压降低是判定光合作用受气孔限制的不可缺少的条件, 而胞间二氧化碳分压增加则是光合作用非气孔限制的最可靠的判据)认为毛竹在 9:00 时以前主要表现气孔限制, 而 9:00

时以后表现为非气孔限制。

水分利用效率上午高于下午,这是由于上午光合速率的增幅大于蒸腾速率的增幅,峰值提前出现所致。其日变化规律呈双峰型曲线,与净光合速率的日变化规律趋势相似。

毛竹林冠上、下2个层次叶片的净光合速率的光响应曲线变化规律一致,即都随着光照强度的增大而增加,当到达光饱和点时,两者的净光合速率都趋于稳定。但是在相同的光照强度下,上层的净光合速率明显比下层的高。毛竹林冠上层的叶片较下层的叶片具有更强的光适应能力。这可能是由于林冠上、下层的叶片长期适应不同的光照条件,产生趋异适应的结果,即毛竹林冠上层的叶片较下层的叶片具有更强的适应强光的能力。

毛竹的碳同化存在时间上(日变化)和空间上(叶层间)的差异,这就增加了碳固定估算不确定性,在碳估算的尺度转换和取样分析时必须加以考虑。

参考文献:

- [1] 施建敏, 郭起荣, 杨光耀. 毛竹光合动态研究[J]. 林业科学研究, 2005, 18 (5): 551 - 555.
- [2] 江泽慧. 在第四届中国竹子之乡联谊会暨全国竹(藤)业经济发展研讨会开幕式上的讲话[J]. 竹子研究汇刊, 2000, 19 (3): 2 - 3.
- [3] 吴家森, 周国模, 徐秋芳, 等. 不同年份毛竹营养元素的空间分布及与土壤养分的关系[J]. 林业科学, 2005, 41 (3): 171 - 173.
- [4] 吴汉. 毛竹实生苗培育技术[J]. 广东林业科技, 2003, 19 (4): 72 - 73.
- [5] 陈存及. 毛竹林的生态培育[J]. 福建林学院学报, 1996, 16 (2): 188 - 192.
- [6] 李启良, 许大明, 吴军寿, 等. 低产毛竹林改造技术及其效果[J]. 浙江林学院学报, 1995, 12 (1): 114 - 118.
- [7] 袁亚平, 萧江华, 陈汉林, 等. 毛竹林新型经营模式[J]. 浙江林学院学报, 1999, 16 (3): 270 - 273.
- [8] 薛振南, 全桂生, 涂克林, 等. 毛竹丛枝病防治技术研究[J]. 广西农业生物科学, 2005, 24 (3): 205 - 209.
- [9] 张素轩, 张宁, 陈震云, 等. 毛竹基腐病综合防治技术的研究[J]. 林业科学, 1999, 35 (2): 65 - 69.
- [10] 周国模, 姜培坤. 毛竹林的碳密度和碳贮量及其空间分布[J]. 林业科学, 2004, 40 (6): 20 - 24.
- [11] 高志勤, 傅懋毅. 不同毛竹林土壤碳氮养分的季节变化特征[J]. 浙江林学院学报, 2006, 23 (3): 248 - 254.
- [12] 吴家森, 周国模, 钱新标, 等. 不同经营类型毛竹林营养元素的空间分布[J]. 浙江林学院学报, 2005, 22 (5): 486 - 489.
- [13] 黄启民, 杨迪蝶, 高爱新, 等. 不同条件下毛竹光合作用的研究[J]. 竹类研究, 1989, 8 (2): 8 - 16.
- [14] 许大全, 李德耀, 邱国雄, 等. 毛竹(*Phyllostachys pubescens*)叶光合作用的气孔限制研究[J]. 植物生理学报, 1987, 13 (2): 154 - 160.
- [15] 杨迪蝶, 黄启民. 毛竹实生苗生物量及光合速率的研究[J]. 林业科学研究, 1990, 3 (5): 461 - 465.
- [16] 黄承才, 葛滢, 常杰. 中亚热带东部毛竹叶片光合及呼吸的研究[J]. 浙江林业科技, 2000, 20 (5): 14 - 16.
- [17] 陈存及, 邱尔发, 梁一池, 等. 毛竹不同种源光合特性研究[J]. 林业科学, 2001, 37 (6): 15 - 19.
- [18] 邱尔发, 陈存及, 董建文, 等. 毛竹种源新竹叶绿素含量动态变化及其相关关系研究[J]. 江西农业大学学报, 2002, 24 (4): 522 - 527.
- [19] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学报, 1997, 33 (4): 241 - 244.
- [20] 王得祥, 刘建军, 王翼龙, 等. 4种城区绿化树种生理特性比较研究[J]. 西北林学院学报, 2002, 17 (3): 5 - 7.
- [21] 刘建军, 王得祥, 雷瑞德, 等. 美国黄松、奥地利黑松和油松光合、蒸腾及生长特性分析[J]. 西北林学院学报, 2002, 17 (3): 1 - 4.
- [22] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Ann Rev Plant Physical, 1982, 33: 317 - 345.