

施肥对毛竹叶片光合生理的影响

宋艳冬^{1,2}, 金爱武^{1,2}, 金晓春³, 胡元斌^{1,2}, 杜亮亮^{1,2}, 江志友⁴

(1. 浙江林学院 竹类研究所, 浙江 临安 311300; 2. 浙江林学院 浙江省现代森林培育技术重点实验室, 浙江 临安 311300; 3. 丽水职业技术学院, 浙江 丽水 323000; 4. 浙江省松阳县大东坝林业工作站, 浙江 松阳 323402)

摘要: 为了揭示毛竹 *Phyllostachys pubescens* 施肥增产的内部机制, 进而确定毛竹合理施肥时期, 以3种施肥模式的竹林(①近5 a内每年5月初施肥, ②近5 a内每年8月底施肥, ③连续10 a未施肥)为对象, 于2008年5–12月对毛竹叶片光合速率、光合色素、可溶性蛋白及相关酶活性等指标进行动态监测。结果表明: ①毛竹叶片从展叶—成熟—休眠, 其光合速率年动态变化呈双峰曲线型, 光合色素质量分数于10月初达到峰值, 可溶性蛋白及过氧化氢酶活性峰值均出现在8月底至9月初; ②叶片光合速率与叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素、可溶性蛋白及过氧化氢酶活性成正相关关系, 与叶绿素a/b比值成负相关关系; ③施肥能提高毛竹叶片叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素、可溶性蛋白、光合速率及过氧化氢酶的活性, 其中5月施肥最高, 8月底施肥次之, 不施肥最低, 而施肥降低了叶绿素a/b的比值; ④8月底施肥延长了叶片的光合功能期, 延缓了叶片的衰老进程。图8表1参14

关键词: 森林生物学; 毛竹; 施肥; 光合色素; 光合速率; 可溶性蛋白

中图分类号: S718.43; S795.7

文献标志码: A

文章编号: 1000-5692(2010)03-0334-06

Physiology of leaf photosynthesis with fertilization in *Phyllostachys pubescens*

SONG Yan-dong^{1,2}, JIN Ai-wu^{1,2}, JIN Xiao-chun³, HU Yuan-bin^{1,2}, DU Liang-liang^{1,2}, JIANG Zhi-you⁴

(1. Bamboo Research Institute, Zhejiang Forestry College, Lin'an 311300, Zhejiang, China; 2. Zhejiang The Key Laboratory for Modern Silvicultural Technology of Zhejiang Province, Zhejiang Forestry College, Lin'an 311300, Zhejiang, China; 3. Lishui Professional Technology College, Lishui 323000, Zhejiang, China; 4. Forest Work Station of Dadongba Town, Songyang 323402, Zhejiang, China)

Abstract: The objective was to grasp the mechanism of increasing moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) production by fertilization. Three fertilization models were set: (1) fertilizer in the begin of May for five years; (2) fertilizer in the late of August for five years; (3) no fertilization for ten years. Photosynthetic rate, photosynthetic pigments, soluble protein, and catalase activity of leaves were measured from May to December in 2008, and a correlation analysis between photosynthetic rate and photosynthetic pigments, soluble protein, and catalase activity was conducted. Results showed that (1) From leaf spread out, to sophisticated, to dormant, year change of photosynthetic rate showed a bimodal curve, content of photosynthetic pigments reached maximum at the begin of October, and catalase activity and soluble protein reached maximum from the late of August to the begin of September. (2) Also, the photosynthetic rate was positively correlated to the content of chlorophyll a ($r = 0.760$), chlorophyll b ($r = 0.782$), carotenoids ($r = 0.767$), soluble protein ($r = 0.544$), and catalase activity ($r = 0.529$), but negatively correlated to the ratio of chlorophyll a to chlorophyll b ($r = -0.654$). (3) Fertilization improved content of chlorophyll a, chlorophyll

收稿日期: 2009-03-10; 修回日期: 2009-04-08

基金项目: 浙江省重大科技攻关项目(2004C12038)

作者简介: 宋艳冬, 从事竹林培育与利用研究。E-mail: songyandong21@163.com。通信作者: 金爱武, 教授, 博士, 从事竹林培育与利用研究。E-mail: kinaw@zjfc.edu.cn

b, carotenoids, soluble protein content, photosynthetic rate, and catalase activity. Fertilizer in May was mostly accelerated, then fertilizer in August, the non-fertilization was the lowest, though fertilizer reduced the ratio of chlorophyll a and chlorophyll b. (4) Fertilization in August extended leaf photosynthesis and delayed senescence. [Ch, 8 fig. 1 tab. 14 ref.]

Key words: forest biology; *Phyllostachys pubescens*; fertilizer; photosynthetic pigments; photosynthetic rate; soluble protein

光合作用是作物产量形成的主要机制, 提高光合速率是取得作物高产的主要途径^[1]。光合作用的碳同化和氮代谢关系非常密切, 碳氮代谢作为作物体内最主要的两大代谢过程, 在生育期间的变化动态直接影响着光合产物的形成、转化以及矿质营养的吸收和蛋白质的合成等。施肥是调节作物生长发育的一项基本措施, 不同的施肥条件会影响植株体内的生理代谢, 使光合作用发生相应的改变。大量研究表明^[2-4], 施肥会影响叶绿素含量、酶活性、糖类代谢及其运输等, 从而直接或间接影响植物的光合作用和生长发育, 最终影响作物产量。毛竹 *Phyllostachys pubescens* 是中国分布面积最大, 范围最广, 开发利用程度最高, 对竹产区地方经济、竹农收入影响最为深远的集经济、生态、社会效益于一体的竹种之一。目前, 对毛竹施肥已经进行了大量的研究, 取得了一定的成果, 为毛竹增产做出了重要贡献。徐筱雯等^[5]应用参与式农村快速评估法, 对浙江省龙泉市笋材两用毛竹林经营状况进行调查, 发现推荐模式施肥能有效维持林地养分平衡, 显著提高林地生产力。然而, 现有的研究主要集中在施肥对毛竹生物产量的影响上且只对毛竹某个特定的发育阶段进行研究, 有关毛竹生理的年动态变化及施肥如何影响毛竹光合生理进而影响毛竹的生物产量方面的研究尚无系统全面的报道。本研究以不同施肥模式的竹林为对象, 对毛竹叶片光合速率、光合色素、可溶性蛋白及相关酶活性等指标进行动态监测, 以揭示毛竹施肥增产的内部机制, 为确定毛竹合理施肥时期提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 样地设置与处理

样地设在浙江省龙泉市上垟乡。毛竹林样地立地条件: 立竹密度为 $(2\ 100 \pm 120)$ 株· hm^{-2} , 立竹平均胸径为 (10.0 ± 0.5) cm, 年龄结构 1 度: 2 度: 3 度: 4 度 = 3: 3: 3: 1, 立地条件相似, 大小年分明, 2008 年为春笋小年。共设毛竹林样地 9 块, 面积为 $0.2\ \text{hm}^2 \cdot \text{块}^{-1}$ 以上, 设 3 个施肥处理, 分别为: ①近 5 a 内都施肥, 施肥时间为每年 5 月初; ②近 5 a 内都施肥, 施肥时间为每年 8 月底; ③10 a 内未施过肥作为对照(ck)。3 个处理作为 1 个区组, 3 次重复。施用肥料为螯合型笋竹专用肥(氮: 磷: 钾 = 17: 8: 5, 福建中化智胜化肥有限公司), 施肥量为 $1\ 125\ \text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$, 沟施。

1.2 试验方法

1.2.1 光合速率测定 在各样地的中心区域, 根据毛竹的分布搭建面积为 $5\ \text{m} \times 5\ \text{m}$ 且高度达毛竹林冠中上层的试验架, 选择试验架附近胸径接近平均胸径且生长良好的 3 年生毛竹 5 株, 毛竹间尽可能分散。选择 15 ~ 18 盘向阳枝条中上部的 2 个侧枝作为测量枝, 挂牌标记。按毛竹的生长节律在不同月份选取测量枝上生长良好的 5 张叶片用 GFS 3000 光合仪测定光合速率, 各次测定重复 3 次, 测定日期为 2008 年 5 月至 12 月, 时间为 9: 30 - 11: 30。

1.2.2 其他参数测定 各个样地选择 15 株标准竹, 取冠层中部的叶片, 5 株作为 1 个混合样。测定方法如下: ①光合色素质量分数测定: 用 $V_{\text{丙酮}}: V_{\text{乙醇}}: V_{\text{水}} = 4.5: 4.5: 1.0$ 浸提 24 h, 用分光光度法在波长 663, 645 和 440 nm 下测定其光密度值, 参照文献[6]的公式计算出各种色素的质量分数。②可溶性蛋白质量分数及过氧化氢酶(CAT)活性测定: 称取 0.8 g 左右鲜样剪碎, 液氮研磨, 加 $0.05\ \text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, pH 7.8 的磷酸缓冲液(含 $10.0\ \text{mL} \cdot \text{L}^{-1}$ 聚乙烯吡咯酮 PVP)8.0 mL 提取, $4\ 500\ \text{r} \cdot \text{min}^{-1}$, $4\ ^\circ\text{C}$ 下离心 15 min, 上清液为待测液。其中可溶性蛋白用考马斯亮蓝 G250 比色法测定, 过氧化氢酶活性测定参照参考文献[6]。

2 结果与分析

2.1 施肥对毛竹叶片光合速率与光合色素质量分数的影响

2.1.1 不同施肥模式下毛竹叶片光合速率的年动态变化

毛竹光合速率年动态变化为双峰曲线型(图1)。从5月展叶初期开始光合速率迅速提高,到6月底出现第1个高峰,随后略有下降,到10月初出现第2个高峰,11和12月的光合速率则有不同程度的下降。5月初叶片处于展叶初期,尚不成熟,可能是光合能力低的主要原因;6月底,毛竹所有叶片已经完全展开,此时光合速率达到最高峰;7月底至8月底光合速率相对较低,可能与气温较高(34.0℃)影响了叶片的生理活性有关;11月后,光合速率逐渐下降,可能是叶片开始衰老进入休眠的结果。不同施肥模式下毛竹叶片光合速率年变化趋势相似,但因受施肥的影响,同一发育阶段的光合速率呈现出一定的差异,表现为处理1>处理2>对照。

5月(展叶期)施肥的林地(处理1),毛竹叶片光合速率直线上升,到6月29日其光合速率达 $9.32 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,比处理2高17.6%,比对照高20.1%,且处理1的光合速率在整个测量过程均高于其他处理;8月(笋芽分化期)施肥的林地(处理2),施肥后光合速率也得到较大提升,在第2个高峰后,光合速率下降缓慢,10月4日到12月7日仅下降13.7%,而不施肥的林地(对照)则下降了31.7%。结合显著性分析结果,除5月初期外,处理1与对照之间均达到差异显著水平,而处理2与对照除5月28日有显著差异外,其他时间均差异不显著。可见,施肥不仅可以提高光合速率的上升空间,还能减缓光合速率的下降。

植物光合作用过程中起吸收光能作用的色素有叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素。毛竹叶片光合色素质量分数的年变化动态见图2~5。结果显示,毛竹由幼叶发育到成熟叶的过程中,叶片叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素和叶绿素a+b质量分数逐渐增加,成熟后的某个阶段达到高峰,随后,叶片叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素和叶绿素a+b开始下降。不同施肥模式下叶片光合色素质量分数的变化趋势相似,但在同一发育阶段下各处理表现出一定的差异,表现为处理1>处理2>对照。展叶初期各色素质量分数无显著差异;到5月31日,处理1各色素质量分数显著高于对照和处理2,而处理2与对照之间无显著差异,处理1和对照各色素质量分数于10月达到峰值,而处理2毛竹林因8月施肥各色素质量分数继续增加,到11月才

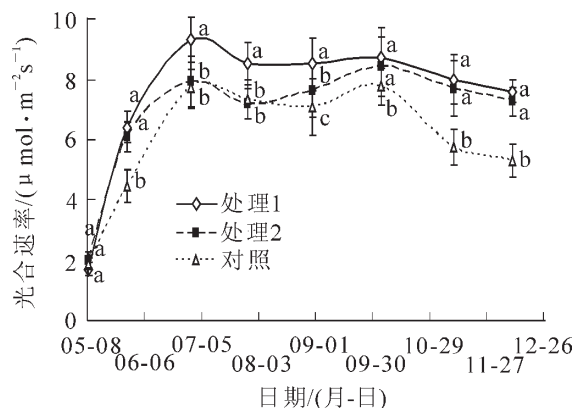


图1 不同施肥模式下毛竹叶片光合速率的变化
Figure1 Variation of photosynthetic rate of *Phyllostachys pubescens* leaves in three fertilizer application modes

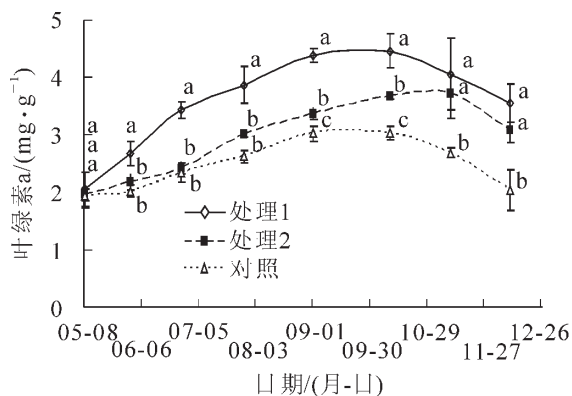


图2 毛竹叶绿素a质量分数的变化

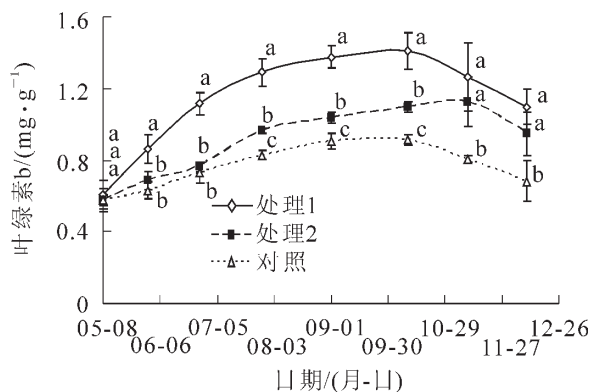


图3 毛竹叶绿素b质量分数的变化

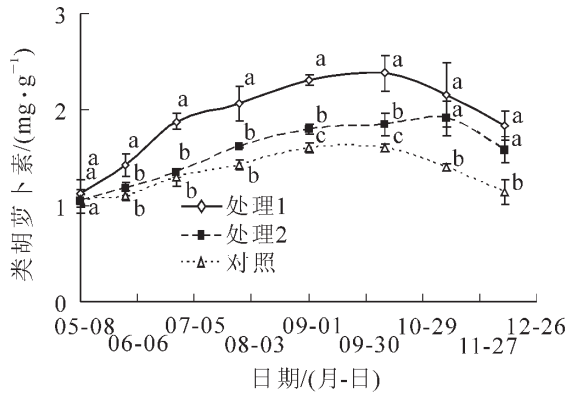


图 4 毛竹类胡萝卜素质量分数的变化

Figure 4 Variation of Car content of leaves in *Phyllostachys pubescens*

到达峰值,说明在叶片功能期施肥有利于延缓叶片的衰老进程。毛竹叶片叶绿素 a/b 比值见图 6,展叶期叶绿素 a/b 的比值迅速下降,7月28日达到最低值,此后叶绿素 a/b 先上升后上下波动。不同施肥模式下毛竹叶片叶绿素 a/b 的变化趋势相似,总体上表现为对照>处理2>处理1,原因是毛竹林施肥后的其叶片叶绿素 b 增加的幅度比叶绿素 a 大。

2.2 施肥对毛竹叶片可溶性蛋白和过氧化氢酶活性的影响

由图 7 的总体趋势可以看出,毛竹叶片全展开(6月26日)后的 1 至 2 个月,可溶性蛋白质质量分数最高,与王帅等^[7]研究结果相似。施肥的叶片可溶性蛋白质质量分数高于不施肥,其中处理 1 在整个试验期显著高于对照,说明叶片营养良好,对减缓叶绿素的降解速率,提高光合速率起着重要作用。处理 1 和对照在 9 月后可溶性蛋白质质量分数开始下降,是叶片开始衰老的表现。比较处理 1 与处理 2 可以发现,施肥时间对叶片可溶性蛋白质质量分数影响较大,展叶期施肥(5 月),其叶片可溶性蛋白在其光合功能期内维持较高的水平且时间较长。处理 2 在 8 月施肥后其叶片可溶性蛋白质质量分数迅速上升,最终超过了处理 1 的水平,表现了较强的抗衰老性。

过氧化氢酶是植物体内清除过氧化氢(H_2O_2)的关键酶之一。从图 8 可以看出,不同施肥模式下过

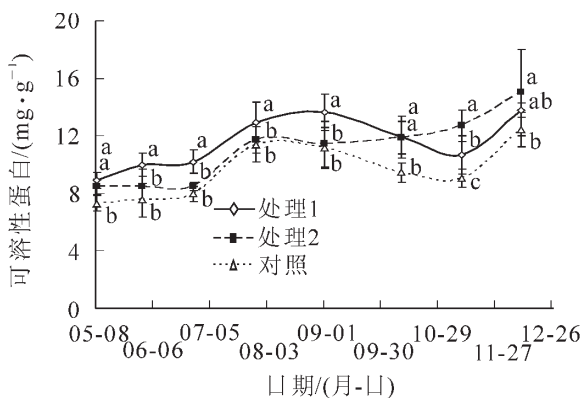


图 7 毛竹叶片可溶性蛋白质质量分数

Figure 7 Variation of content of soluble protein in leaves

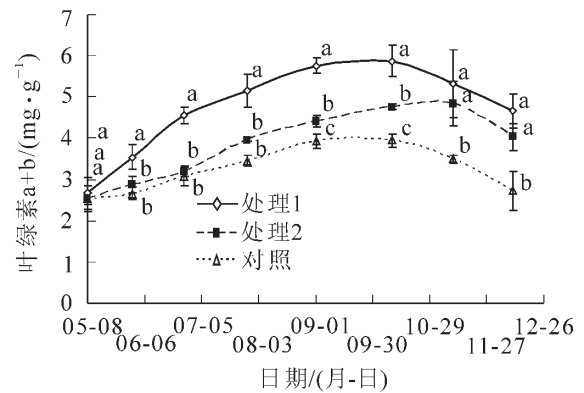


图 5 毛竹叶绿素质量分数的变化

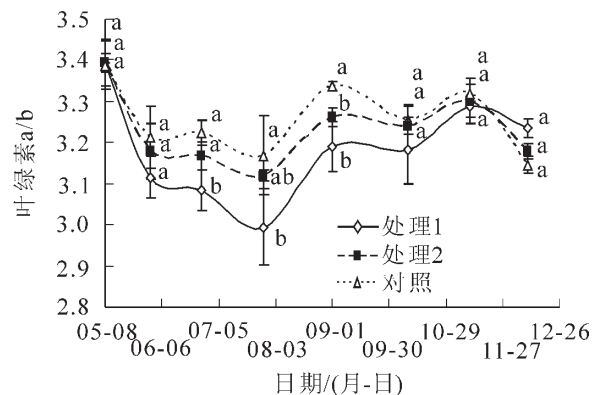
Figure 5 Variation of Chl a + b content of leaves in *Phyllostachys pubescens*

图 6 毛竹叶绿素 a/b 的变化

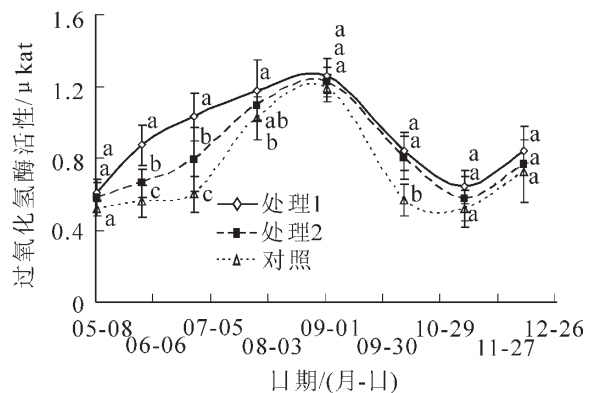
Figure 6 Variation of Chl a/b of leaves in *Phyllostachys pubescens*

图 8 毛竹叶片过氧化氢酶活性

Figure 8 Variation of catalase activity in leaves

氧化氢酶活性表现出了相同的变化趋势。9月1日达到最高峰,后活性急剧降低,12月过氧化氢酶的活性升高可能与植物的抗寒性有关。不同施肥模式下过氧化氢酶活性表现为:处理1>处理2>对照,说明施肥能使叶片维持较高的过氧化氢酶活性,与8月施肥相比,5月施肥更有效地维持过氧化氢酶活性,从而提高叶片清除体内自由基的能力,防止叶片早衰,促进高产的形成。

2.3 毛竹叶片光合速率与其他生理参数的相关性

毛竹叶片光合速率与其他生理参数的相关性见表1。结果显示,毛竹叶片光合速率与叶绿素a、叶绿素b、叶绿素a+b、类胡萝卜素、可溶性蛋白、过氧化氢酶活性等参数成正相关关系,与叶片叶绿素a/b比值成负相关关系。这7个参数与光合速率相关性均达到极显著水平。表明这些指标与光合作用关系密切,可以通过监测这些指标来反应毛竹叶片光合水平的高低以及叶片发育进程。

3 结论与讨论

光合作用是产量形成的物质基础,从光合角度分析,作物产量主要由光合速率、光合产物消耗、光合面积、光合功能持续时间和光合产物的转运与分配等方面决定。张荣铎等^[8]提出了反映叶片光合功能期长短的指标——光合速率高值持续期和叶绿素含量相对稳定期,进一步证实了延缓叶片光合功能期和防止叶片早衰对于提高作物产量潜力具有重要意义,并将光合功能期与瞬时光合速率整合成综合反映叶片一生中同化二氧化碳能力大小的重要生理指标——叶源量,从而阐明了光合作用与产量之间的密切关系。叶片的个体发育经历着叶片形成和老化2个阶段。当叶面积达到最大值,并且定型展开后,叶片进入老化阶段,亦即叶片的各种光合功能在先后达到最大值后,随着叶片生理年龄的增长而逐渐减退。叶绿素含量、光合速率和蛋白质含量、过氧化氢酶活性既是叶片衰老的通用指标,也是光合功能的重要性状^[9-12]。

本研究结果表明:施肥能提高毛竹叶片叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素、可溶性蛋白、光合速率及过氧化氢酶的活性。比较不同施肥模式,表现为:5月初施肥(处理1)>8月底施肥(处理2)>对照。施肥降低了叶绿素a/b比值,表现为:5月初施肥(处理1)<8月底施肥(处理2)<对照。这与以往的研究结论是一致的,如刘贞琦等^[13]曾指出光下叶绿素a/b值与净光合速率之间存在显著的负相关关系。陈义等^[14]研究发现,叶绿素a/b比值下降,是作物增产的一个主要生理指标之一。毛竹施肥增产实际上是通过提高捕光色素来捕获更多的光能,使得单位面积叶片固定二氧化碳增多,即光合速率增强,体内代谢更加旺盛,酶活性提高,使得在单位时间内同化的碳水化合物增多,也就实现了更多干物质的积累。与传统模式8月底施肥相比,5月初施肥后叶片一直维持较高的光合色素含量、光合速率、酶活性等,即单位面积叶片的光合能力强,在单位时间内更有利于提高光合产物的形成。8月施肥后叶片的可溶性蛋白和光合色素含量继续增加,延长了叶片的光合功能期,延缓了叶片的衰老进程。

毛竹2a落叶1次。本研究只对1龄叶片进行了研究,不同施肥模式对2龄叶的影响有待进一步研究。

参考文献:

- [1] 林琼影,陈建新,杨淑贞,等.毛竹气体交换特征[J].浙江林学院学报,2008,25(4):522-526.
LIN Qiongying, CHEN Jianxin, YANG Shuzhen, et al. Gas exchange with *Phyllostachys pubescens* on Mount Tianmu, Zhejiang Province [J]. *J Zhejiang For Coll*, 2008, 25(4): 522-526.

表1 毛竹叶片光合速率与其他生理参数的相关性

Table 1 Relationship of photosynthetic rate with other physiological parameters of leaves in *Phyllostachys pubescens*

参数	与光合速率相关系数
叶绿素 a	0.760**
叶绿素 b	0.782**
叶绿素 a + b	0.766**
叶绿素 a/b	-0.654**
类胡萝卜素	0.767**
可溶性蛋白	0.544**
过氧化氢酶	0.529**

- [2] 郭盛磊, 阎秀峰, 白冰, 等. 供氮水平对落叶松幼苗光合作用的影响[J]. 生态学报, 2005, **25** (6): 1291 – 1298.
GUO Shenglei, YAN Xiufeng, BAI Bing, *et al.* Effects of nitrogen supply on photosynthesis in larch seedlings [J]. *Acta Ecol Sin*, 2005, **25** (6): 1291 – 1298.
- [3] 张往祥, 吴家胜, 曹福亮. 氮磷钾三要素对银杏光合性能的影响[J]. 江西农业大学学报: 自然科学版, 2002, **24** (6): 810 – 815.
ZHANG Wangxiang, WU Jiaheng, CAO Fuliang. Influence of different levels of N, P, K on photosynthetic character and activeness in ginkgo leaves [J]. *Acta Agric Univ Jiangxi*, 2002, **24** (6): 810 – 815.
- [4] CAKMAK I, HENGELER C, MACECHNER H. Changes in phloem export of sucrose in leaves in response to phosphorus, potassium and magnesium deficiency in bean plants [J]. *J Exp Bot*, 1994, **45** (9): 1251 – 1259.
- [5] 徐筱雯, 崔会平, 吴家胜, 等. 毛竹林模式施肥生态效应评价[J]. 浙江林业科技, 2008, **28** (1): 38 – 42.
XU Xiaowen, CUI Huiping, WU Jiasheng, *et al.* Evaluation of ecology impact of bamboo forest with model fertilizing [J]. *J Zhejiang For Sci Technol*, 2008, **28** (1): 38 – 42.
- [6] 张宏名. 农田作物光谱特征及其应用[J]. 光谱学与光谱分析, 1994, **14** (5): 25 – 30.
ZHANG Hongming. The spectral characteristics of crops in field and their application [J]. *Spectrosc Spectral Anal*, 1994, **14** (5): 25 – 30.
- [7] 王帅, 韩晓日, 战秀梅, 等. 氮肥不同追施方法对春玉米光合特性的影响[J]. 杂粮作物, 2008 (3): 169 – 171.
WANG Shuai, HAN Xiaori, ZHAN Xiumei, *et al.* Effect of different nitrogen (N) dressing method of spring maize on photosynthetic traits[J]. *Rain Fed Crops*, 2008 (3): 169 – 171.
- [8] 张荣铎, 程在全, 方志伟, 等. 关于小麦叶片光合速率高值持续期的初步研究[J]. 南京师范大学学报, 1992, **15** (增刊): 76 – 86.
ZHANG Rongxian, CHEN Zaiquan, FANG Zhiwei, *et al.* A preliminary study on high-value duration of leaves photosynthesis rate in wheat [J]. *J Nanjing Nor Univ*, 1992, **15** (supp): 76 – 86.
- [9] 郑炳松. 现在植物生理生化研究技术[M]. 北京: 气象出版社, 2006: 307.
- [10] SASAKI H, ISHII R. Cultivar differences in leaf photosynthesis of rice bred in Japan [J]. *Photosyn Res*, 1992, **32**: 139 – 146.
- [11] 战秀梅, 韩晓日, 杨劲峰, 等. 不同施肥处理对玉米生育后期叶片保护酶活性及膜脂过氧化作用的影响[J]. 玉米科学, 2007, **15** (1): 123 – 127.
ZHAN Xiumei, HAN Xiaori, YANG Jinfeng, *et al.* Effect of different fertilizer supply of maize on protective enzyme activities and lipid peroxidation of leaves in latter stage [J]. *J Maize Sci*, 2007, **15** (1): 123 – 127.
- [12] 王利英, 楼炉煥, 王超, 等. 3 种冬青属植物气体交换参数及叶绿素荧光特性[J]. 浙江林学院学报, 2009, **26** (1): 27 – 31.
WANG Liying, LOU Luhuan, WANG Chao, *et al.* Gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters of three species of *Ilex* [J]. *J Zhejiang For Coll*, 2009, **26** (1): 27 – 31.
- [13] 刘贞琦, 刘振业, 马达鹏, 等. 水稻的叶绿素含量及其与光合速率关系的研究[J]. 作物学报, 1984, **10** (1): 57 – 64.
LIU Zhenqi, LIU Zhenye, MA Dapeng, *et al.* Study on the relationship between chlorophyll content and photosynthetic rate in leaves of rice [J]. *Acta Agron Sin*, 1984, **10** (1): 57 – 64.
- [14] 陈义, 王胜佳, 王家玉. 覆膜尿素对水稻叶绿素含量、酶活性及氨基酸组成的影响[J]. 浙江农业学报, 2002, **14** (3): 167 – 171.
CHEN Yi, WANG Shengjia, WANG Jiayu. Effect of polymer-coated urea on chlorophyll and activities of some enzymes and fractionation of amino acids in rice plants [J]. *Acta Agric Zhejiang*, 2002, **14** (3): 167 – 171.