

毛竹快速生长期光合蒸腾日变化特征

胡 策, 梁谢恩, 王海湘, 徐 超, 周哲宇, 朱丽娜, 黄皓南, 张汝民, 温国胜

(浙江农林大学 林业与生物技术学院, 浙江 杭州 311300)

摘要: 毛竹 *Phyllostachys edulis* 新竹会在极短时间内完成其整个成竹生长, 这个过程被称为快速生长期。为揭示毛竹新竹在快速生长期从竹笋成长为幼竹这一过程中不同竹龄母竹对新竹的营养传输流向以及自然状态下毛竹气体交换参数的日变化特征, 利用 Li-6400XT 光合仪, 分别对 3 年生和 5 年生毛竹在快速生长期叶片的气体交换参数进行测定。结果表明: ①快速生长前期, 3 年生毛竹的光饱和点(LSP)高于 5 年生毛竹, 而在中期和后期 5 年生毛竹的 LSP 高于 3 年生毛竹; ②3 年生毛竹的净光合速率(P_n)在不同生长时期之间差异不显著($P>0.05$), 5 年生毛竹的净光合速率在快速生长前期显著低于中期和后期($P<0.05$)。净光合速率与竹龄($P<0.01$, $r=0.132$)和生长时期($P<0.01$, $r=0.164$)的相关性极显著; ③蒸腾速率(T_r)与净光合速率极显著相关($P<0.01$, $r=0.688$), 与生长时期极显著相关($P<0.01$, $r=0.201$), 而与竹龄的相关性则不显著($P>0.05$); ④水分利用效率(E_{wue})总体表现为上午高于下午($P<0.01$), 快速生长中期显著高于前期和后期($P<0.01$), 5 年生毛竹高于 3 年生毛竹($P<0.05$)。研究表明: 成竹通过竹鞭向新竹输送养分和水分的过程在快速生长中期最为剧烈。5 年生毛竹是对新竹的营养传输的源头, 也是新竹快速生长最主要的养分来源。图 4 表 5 参 15

关键词: 森林生态学; 毛竹; 快速生长; 气体交换; 水分利用效率

中图分类号: S795.7

文献标志码: A

文章编号: 2015-0756(2018)02-0277-07

Diurnal variation of *Phyllostachys edulis* photosynthesis and transpiration during its rapid growth period

HU Ce, LIANG Xie'en, WANG Haixiang, XU Chao, ZHOU Zheyu, ZHU Li'na, HUANG Haonan,
ZHANG Rumin, WEN Guosheng

(School of Forestry and Bio-technology, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China)

Abstract: Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) can complete its growth in a very short period, called the rapid growth period. To reveal the flow direction of nutrient transport during the rapid growth period and to analyze characteristics of daily variation for bamboo's gas exchange parameter, a Li-6400XT photosynthesis system was used to measure leaves' gas exchange parameter of three-year-old and five-year-old bamboo. Results indicated that: (1) In the early stage of the rapid growth period, light saturation point (LSP) of three-year-old bamboo was higher than five-year-old bamboo. During the middle and later stages of the rapid growth period, however, five-year-old bamboo's light saturation point was overtake three-year-old bamboo. (2) The net photosynthetic rate (P_n) of three-year-old bamboo was not significantly different within the different stages of the rapid growth period ($P>0.05$); whereas, five-year-old bamboo's net photosynthetic rates were significantly lower ($P<0.05$) in its early stage compared to its middle and later stages. In addition, the net photosynthetic rate was highly correlated to bamboo's age ($P<0.01$, $r=0.131$) and growing stage ($P<0.01$, $r=0.166$). (3) Transpiration rate (T_r) was highly significant and correlated ($P<0.01$, $r=0.688$) to its net photosynthetic rate and different stages

收稿日期: 2017-01-18; 修回日期: 2017-03-17

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31270497, 31570686); 浙江省与中国林业科学研究院省院合作项目(2014SY16)

作者简介: 胡策, 从事竹林生态学研究。E-mail: dazscece@163.com。通信作者: 温国胜, 教授, 博士, 博士生导师, 从事生态学研究。E-mail: wgs@zafu.edu.com

of the rapid growth period, but was not significantly correlated to bamboo's age ($P>0.05$, $r=0.201$). (4) Leaf water use efficiency of bamboo was higher ($P<0.01$) in the morning than that in the afternoon, and significantly greater ($P<0.01$) in the middle period than that in early and later periods. WUE for five-year-old bamboo was also significantly ($P<0.05$) than three-year-old bamboo. This study indicated that the process of nutrient and water transfer from grow-up bamboo to young bamboo through bamboo rhizomes appeared most drastic in the middle stage of the rapid growth period, and five-year-old bamboo was the origin of nutrient transportation towards young bamboo with younger bamboo being the main source of nutrients throughout its rapid growth. [Ch, 4 fig. 5 tab. 15 ref.]

Key words: forest ecology; *Phyllostachys edulis*; the rapid growth period; gas exchange; water use efficiency

毛竹 *Phyllostachys edulis* 广泛分布于中国长江以南的丘陵低山山麓地带。毛竹用途广泛, 经济、生态和社会价值高, 是中国南方主要的经济林种之一。毛竹有其独特的生长方式, 即“爆发式生长”, 亦称“快速生长”。长期以来, 不同学者们对毛竹快速生长期进行了细致的研究, 从出笋期间各器官激素分布的研究^[1], 到光合色素与光合酶活性的变化^[2], 再到毛竹叶片的生理特性^[3]。光合固碳方面, 杨迪蝶等^[4], 许大全等^[5], 施建敏等^[6]也从各个方面进行了细致的研究。针对快速生长期不同时期的气体交换, 老竹对新竹营养传输的研究却鲜见报道, 只有李洪吉等^[7]对毛竹快速生长期间的固碳进行了研究。本研究通过测定毛竹快速生长期不同竹龄毛竹的气体交换特征, 试图为揭示毛竹快速生长的固碳机制提供理论依据。

1 试验研究地概况

试验研究地位于浙江省杭州市临安区东部的青山街道研口村(30°14'N, 119°42'E)的浙江农林大学毛竹生理生态定位监测站。此地属于亚热带季风气候, 温暖湿润, 日照充足, 降水充沛, 四季分明。年平均气温为 15.9 °C, 极端最高气温为 41.2 °C, 最低气温达-13.1 °C, 全年降水量为 1 427.0 mm, 全年日照时数为 1 920.0 h, 无霜期为 234.0 d。属低山丘陵区, 海拔为 48~49 m。土壤属棕红壤, 土层深度均在 60 cm 以上。竹龄为 1~6 年生, 竹高为 9~16 m, 胸径 8~16 cm。

2 材料和方法

2.1 试验材料

在试验研究地内搭建实验观测塔。选取观测塔周边自然生长的 3 年生和 5 年生毛竹分别进行测定。测定部位为离地高 5~7 m 的林冠中层。

2.2 试验方法

2.2.1 光响应曲线的测定和日变化特征的测定 使用 Li-6400XT 光合仪, 从 2016 年 3 月下旬至 5 月中旬, 在毛竹快速生长的前期(3 月下旬), 中期(4 月中下旬)和后期(5 月中旬), 选择晴朗天早上(8:30–10:30), 选取 3 年生和 5 年生毛竹林冠层中层向南生长的叶片测定光响应曲线。同期选取毛竹中层向南生长的叶片, 选择晴朗天, 在自然条件下测定净光合速率(P_n)和蒸腾速率(T_r)等主要生理指标的日变化特征, 日变化隔 1 h 测定 1 次, 取值 3~5 个·次⁻¹。

2.2.2 数据分析 对不同竹龄毛竹的气体交换情况进行单因素方差分析, 对显著性进行检验。数据分析使用 SPSS 软件。

3 结果与分析

3.1 快速生长期母竹的光响应曲线比较

快速生长前期(图 1A), 在光合有效辐射(R_{PAR})0~200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间 3 年生毛竹叶片净光合速率(P_n)迅速提高, 在 R_{PAR} 为 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 叶片 P_n 达 4.150 7 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 之后随着光照强度的增加, P_n 也随之升高, 并在光照强度为 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时达到光饱和状态, 此时的 P_n 为 5.775 5 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; 而 5 年生毛竹的光合能力略弱于 3 年生毛竹, 在光照强度为 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 5 年生毛竹的

P_n 为 $2.369\ 5\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 相比于 3 年生毛竹低了约 40%。在光照强度为 $1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 5 年生毛竹叶片达到光饱和状态, 峰值为 $5.258\ 1\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 低于 3 年生毛竹约 9%。

快速生长中期(图 1B), 3 年生毛竹与 5 年生毛竹光合能力差距明显。3 年生毛竹在光照强度为 $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时达到光饱和状态, 峰值为 $6.327\ 2\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 而 5 年生毛竹在光照强度为 $1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右时达光饱和状态, 峰值为 $12.080\ 2\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 比 3 年生毛竹高出了近 91%。

在快速生长后期(图 1C), 5 年生毛竹的 P_n 依然高于 3 年生毛竹。在光照强度为 $1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 5 年生毛竹的 P_n 为 $9.819\ 5\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 比 3 年生毛竹的 $6.934\ 0\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 高出近 30%。

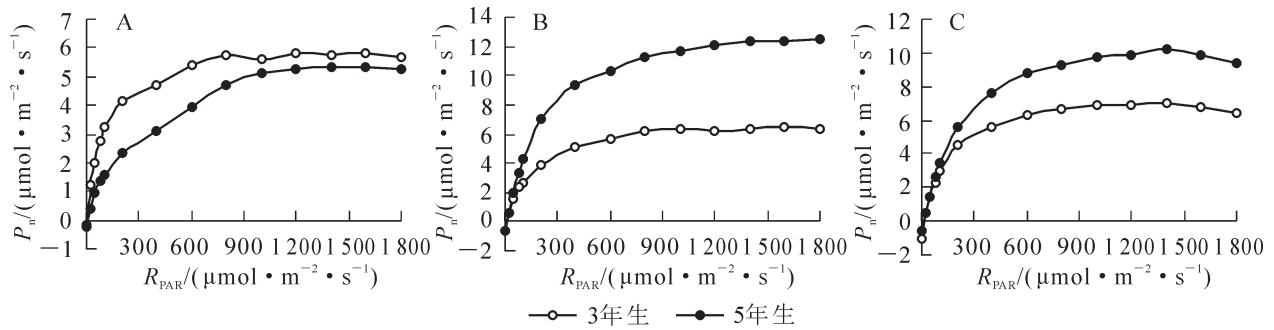


图 1 快速生长不同时期毛竹光响应曲线

Figure 1 Light response curve of *Phyllostachys edulis* in different stages of rapid growth period

3.2 快速生长期母竹气体交换日变化特征的比较

3.2.1 不同生长期不同竹龄光合作用日变化的比较 从图 2 可以看出: 3 年生毛竹在快速生长前期(图 2A) P_n 的变化规律呈“单峰型”曲线, 不具有“光合午休”现象, 峰值出现在 13: 00 ($8.362\ 1\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 而后 P_n 迅速下降。进入快速生长中期后(图 2B), P_n 日变化呈“三峰型”曲线, 峰值分别出现在 10: 00 ($8.920\ 3\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 12: 00 ($7.245\ 7\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 和 14: 00 ($4.737\ 4\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 而在快速生长的后期(图 2C), P_n 的变化与前期相似, 呈“单峰型”曲线, 峰值出现在 14: 00 ($7.925\ 5\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。而 5 年生毛竹在快速生长前期则呈“双峰型”曲线, 有明显的“光合午休”现象。上午毛竹叶片 P_n 随着光照强度的上升逐渐上升, 11: 00 时 P_n 达到第 1 个峰值 ($6.481\ 7\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 随后开始出现明显的午休现象, 而第 2 个峰值出现在 13: 00 ($6.190\ 9\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。进入快速生长中期之后, 毛竹叶片光合能力明显增强, 在 10: 00 达到第 1 个峰值 ($9.229\ 4\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 光合午休现象出现的时间更早, 也更为明显, 第 2 个峰值出现在 12: 00 ($8.614\ 6\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 随后光合速率明显下降。在快速生长后期, 5 年生毛竹 P_n 日变化与 3 年生毛竹相似, 呈“单峰型”曲线, 峰值出现在 14: 00 左右 ($8.226\ 7\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 而后 P_n 迅速下降。将 3 年生毛竹和 5 年生毛竹的 P_n 与不同的生长时期进行方差分析发现(表 1), 3 年生毛竹不同时期变化差异不显著, 而 5 年生毛竹 P_n 在前期显著低于中期和后期。将毛竹 P_n 与竹龄和快速生长的 3 个时期进行相关性分析(表 2)发现, 这 2 个因素对毛竹叶片光合作用的影响均达极显著程度 ($P < 0.01$)。

3.2.2 不同生长期不同竹龄母竹蒸腾速率(T_r)的日变化比较 从图 3 可以看出: 与 P_n 日变化趋势相似,

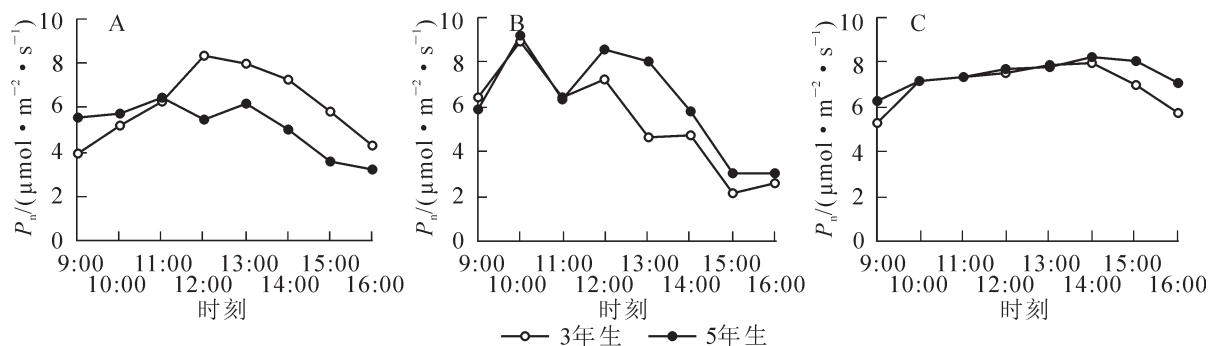


图 2 快速生长不同时期毛竹净光合速率日变化

Figure 2 Net photosynthetic rate diurnal variation of *Phyllostachys edulis* in different stages of rapid growth period

表 1 不同竹龄毛竹净光合速率与生长期的方差分析

Table 1 ANOVA between net photosynthetic rate and growth period in different ages of bamboo			
项目	前期	中期	后期
3 年生毛竹	5.593 9 a	5.619 1 a	6.206 6 a
5 年生毛竹	5.692 6 a	6.490 8 b	6.735 9 b

说明：不同字母表示均值差达显著水平($P<0.05$)

表 2 净光合速率与竹龄和生长期的相关性分析

Table 2 Correlational analysis of the relations between net photosynthetic rate and bamboo age and growth period			
项目	Pearson 相关性	显著性(双侧)	样本数/个
生长期	0.164**	0.001	416
竹龄	0.132**	0.007	416

说明：**表示在 0.01(双侧)水平上相关

3 年生毛竹在快速生长前期(图 3A) T_r 日变化呈“单峰型”曲线,蒸腾强度随着时间的推移不断上升,在 12:00 达到峰值($2.240\ 5\ \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$);中期(图 3B) T_r 呈“双峰型”曲线,峰值分别出现在 10:00 ($2.359\ 6\ \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)和 12:00($1.590\ 3\ \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$);到了快速生长后期(图 3C), T_r 曲线重归“单峰型”,峰值与快速生长初期相似,出现在 13:00($2.352\ 0\ \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。而 5 年生毛竹蒸腾速率曲线与 3 年生毛竹略不同,在生长前期即呈“双峰型”曲线,峰值分别出现在 11:00($1.713\ 1\ \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)和 14:00($1.756\ 8\ \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$);进入中期后,蒸腾速率日变化曲线同样为“双峰型”曲线,但峰值比前期略早,分别在 10:00($1.442\ 3\ \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)和 12:00($1.869\ 6\ \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)出现;快速生长后期蒸腾速率日变化曲线为“单峰型”,峰值在 13:00($2.480\ 3\ \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)出现。在整个生长期间,蒸腾速率在中期最弱,后期最强,前期居中,且在中前期,3 年生毛竹高于 5 年生毛竹,后期 5 年生毛竹高于 3 年生毛竹。对 P_n 和 T_r 以及生长时期和竹龄进行相关性分析发现(表 3), P_n 和 T_r 趋势相同,且存在极显著的正相关关系($P<0.01$),生长时期的变化对 T_r 的影响也达到了极显著程度($P<0.01$)。竹龄对 T_r 的影响则没有达显著程度($P>0.05$)。

表 3 蒸腾速率(T_r)与净光合速率(P_n),生长期和竹龄的相关性分析

Table 3 Correlational analysis of the relations between transpiration rate and net photosynthetic rate, growth period, and bamboo age			
项目	Pearson 相关性	显著性(双侧)	样本数/个
净光合速率	0.688**	0.000	416
生长期	0.201**	0.000	416
竹龄	0.056	0.255	416

说明：**表示 0.01 水平(双侧)上极显著相关,*表示 0.05 水平(双侧)上显著相关

3.2.3 水分利用效率(E_{WUE})日变化 水分利用效率(E_{WUE})表示植物每消耗单位含水量而同化的二氧化碳的量,通过公式 $E_{WUE}=P_n/T_r$ 可计算出毛竹叶的水分利用效率(E_{WUE})^[8]。从图 4 可以看出:3 年生毛竹在前期(图 4A) E_{WUE} 变化比较平滑,其峰值出现在 10:00($4.649\ 5\ \text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$),中午过后 E_{WUE} 趋于稳定;而 5 年生毛竹 E_{WUE} 变化起伏较大,峰值出现在 10:00($6.490\ 8\ \text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$)和 13:00($4.691\ 9\ \text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$)。

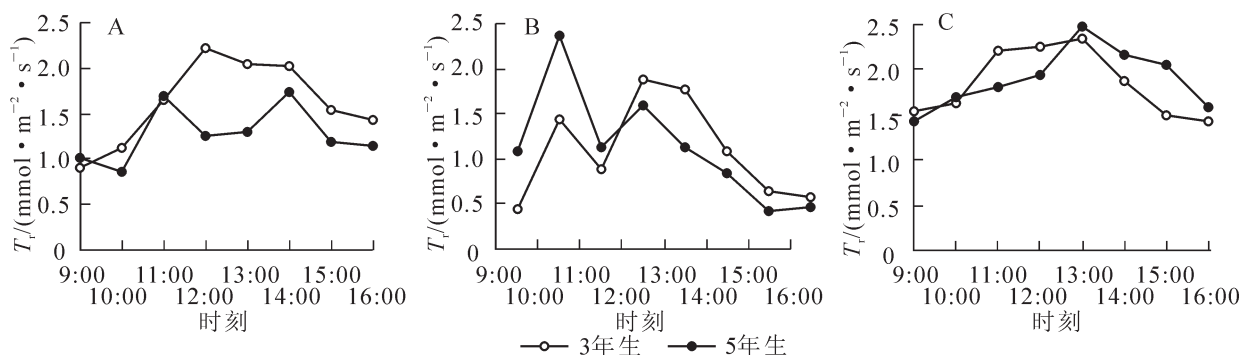


图 3 快速生长不同时期毛竹蒸腾速率日变化

Figure 3 Transpiration rate diurnal variation of *Phyllostachys edulis* in different stages of rapid growth period

到快速生长中期(图 4B)，毛竹 E_{WUE} 波动明显，3 年生毛竹的峰值分别在 9：00(5.942 5 mmol·mol⁻¹)，11：00(5.666 5 mmol·mol⁻¹)，14：00(5.571 4 mmol·mol⁻¹)和 16：00(5.565 3 mmol·mol⁻¹)出现；而 5 年生毛竹在快速生长中期 E_{WUE} 趋势与 3 年生毛竹相同，峰值同样出现在 9：00(8.556 1 mmol·mol⁻¹)，11：00 (7.145 5 mmol·mol⁻¹)，14：00(5.309 1 mmol·mol⁻¹)和 16：00(5.335 6 mmol·mol⁻¹)；在快速生长后期(图 4C)，2 个竹龄的毛竹 E_{WUE} 曲线趋势亦相似，峰值出现在 9：00(3 年生毛竹为 4.589 8 mmol·mol⁻¹，5 年生毛竹为 4.999 6 mmol·mol⁻¹)和 15：00(3 年生毛竹为 3.778 5 mmol·mol⁻¹，5 年生毛竹为 3.750 3 mmol·mol⁻¹)。通过将不同时期不同竹龄的毛竹 E_{WUE} 进行方差分析发现(表 4)，3 年生毛竹在快速生长前期和后期与 5 年生毛竹在快速生长前期和后期的 E_{WUE} 没有显著差异。3 年生毛竹在快速生长中期的 E_{WUE} 显著高于 3 年生毛竹快速生长前期 (约 46%)，快速生长后期 (约 47%)，5 年生毛竹快速生长前期 (约 40%)和快速生长后期的 E_{WUE} (约 36%)，5 年生毛竹在快速生长中期的 E_{WUE} 又显著高于同时期的 3 年生毛竹(约 19%)。将 3 年生毛竹与 5 年生毛竹在上午(12:00 及之前)与下午(12:00 之后)的 E_{WUE} 进行方差分析(表 5)后发现：毛竹在上午的 E_{WUE} 极显著高于下午($P<0.01$)。5 年生毛竹在上午(12:00 及之前)的 E_{WUE} 极显著高于 3 年生毛竹，下午(12:00 之后)2 个竹龄毛竹的 E_{WUE} 差异不显著。

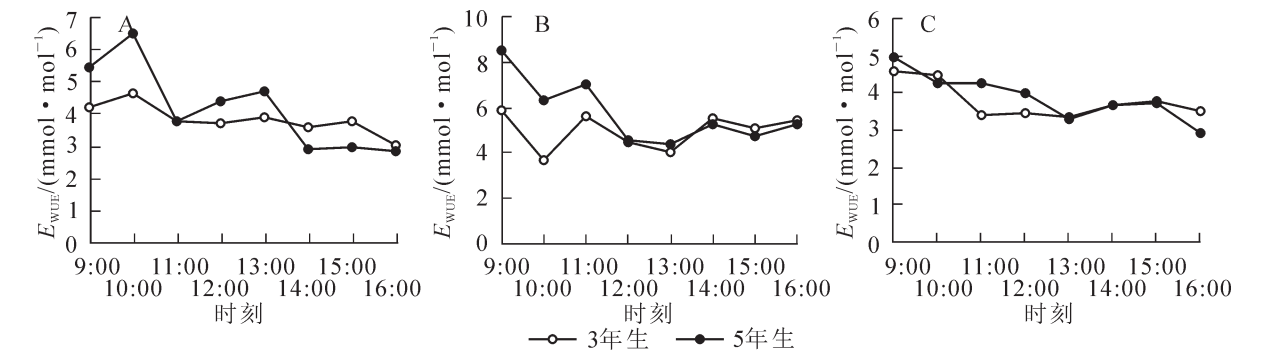


图 4 快速生长不同时期毛竹水分利用效率日变化
Figure 4 Water use efficiency diurnal variation of *Phyllostachys edulis* in different stages of rapid growth period

表 4 不同竹龄在快速生长不同时期水分利用效率的方差分析

3 年生毛竹 E_{WUE}			5 年生毛竹 E_{WUE}		
前期	中期	后期	前期	中期	后期
3.808 8 a	5.593 4 b	3.786 2 a	3.973 8 a	6.662 6 c	4.106 7 a

说明：不同字母表示均值差达显著水平($P<0.01$)

表 5 快速生长期上午与下午水分利用效率的方差分析

3 年生毛竹 E_{WUE}		5 年生毛竹 E_{WUE}	
上午(12:00 及之前)	下午(12:00 之后)	上午(12:00 及之前)	下午(12:00 之后)
4.650 4 a	3.754 2 b	5.784 0 c	3.738 5 b

说明：不同字母表示均值差达显著水平($P<0.01$)

4 讨论

快速生长是毛竹特有的生理特征，毛竹林有大小年之分，大年促进植物生长或分裂的吲哚乙酸(I-AA)，赤霉素(GA₃)和激动素(KT)含量高^[1]，出笋；小年抑制植物生长的脱落酸(ABA)在竹叶、竹竿中的含量高^[19]，换叶。

已有研究表明：毛竹冬笋在蛋白质、氨基酸、脂肪以及糖类等营养物质的含量上均高于春笋^[10]；毛竹从竹笋长成到成竹的过程中，竹笋不仅消耗冬笋期储存的营养^[10]，毛竹母竹也会通过竹鞭将其器官中的非结构性碳水化合物传输给生长中的竹笋^[11]；毛竹林的碳通量为负值，且 4 月二氧化碳通量绝对值最大^[12]。这说明在快速生长期间，毛竹母竹会大量同化二氧化碳，并向新竹输送营养和水分^[13]，而且这个

水分和营养的输送在快速生长中期尤为明显^[14]。本研究通过实测测得毛竹快速生长不同时期的净光合速率(P_n)和蒸腾速率(T_r),再经过换算得出叶片水分利用效率(E_{wue}),通过比较不同竹龄,不同时期毛竹叶片的气体交换能力,深刻认识毛竹林快速生长的生理动态、毛竹林固碳特征以及碳汇估算等。

本研究测定毛竹在快速生长不同时期光响应曲线。结果表现为:快速生长前期,3年生毛竹光合能力强于5年生毛竹;快速生长中后期,5年生毛竹光合能力强于3年生毛竹。这与李洪吉等^[7]的研究结果——快速生长前期,光合能力Ⅱ度竹强于Ⅲ度竹强于Ⅰ度竹,而在中期和后期,Ⅰ度竹强于Ⅱ度竹强于Ⅲ度竹——有一定出入。可以看出:在快速生长前期,本研究与李洪吉等的论文结果相同,认为中年竹的光合能力强于老年竹;但在快速生长中后期,本研究的结果却与李洪吉等^[7]的结果完全相反。造成这一结果的原因可能是因为李洪吉等对毛竹光响应曲线的测定是完成在快速生长小年,而本研究则是测定了快速生长大年毛竹母竹的光响应曲线变化。毛竹大年出笋,小年换叶的生长规律造成了2项研究在结果上的出入。

通过净光合速率(P_n)与蒸腾速率(T_r)计算出的毛竹叶片水分利用效率(E_{wue})可以看出,5年生毛竹在整个快速生长期期间的水分利用效率均要高于3年生毛竹,尤其在快速生长中期。这说明无论是在竹笋刚刚破土而出的快速生长前期,还是在新竹开始其成竹生长的快速生长中期,或是新竹生长趋于停止的快速生长后期,毛竹母竹对新竹的营养供给都是由5年生毛竹发起,经由3年生毛竹而传输给新竹。可以认为,在快速生长前期竹笋刚刚破土而出还没开始其成竹生长的时候,由于冬笋期储存了大量营养物质供其消耗,母竹对新竹的营养和水分传输还不明显,因此,5年生毛竹的 P_n 要低于3年生毛竹;到了快速生长中期,新竹开始其成竹生长,对养分和水分的消耗量加大,便借由水势梯度^[12]向母竹汲取营养和水分。因此,3年生毛竹和5年生毛竹都为了满足新竹的需要调整了其生存策略,加强了自身的光合速率,同时提高了其水分利用效率。在生长中期,3年生毛竹的 E_{wue} 高出快速生长前期和后期40%左右,而5年生毛竹则高出3年生毛竹约20%。

结合李洪吉等^[7]和蔡先锋等^[15]对毛竹快速生长期光合固碳特征及耗水特性做出的研究结果,袁佳丽等^[14]对毛竹快速生长期的水势变化特征以及SONG等^[11]、徐超等^[12]对毛竹成竹快速生长时间的界定,可以认为,成竹通过竹鞭向新竹输送养分和水分的这个过程在快速生长中期最为剧烈,5年生毛竹是对新竹的营养传输的源头,是新竹快速生长最主要的养分来源。

5 参考文献

- [1] 郑郁善,洪伟,邱尔发,等.毛竹出笋期各器官激素分布特征的研究[J].林业科学,1998,34(专刊1):100-104.
ZHENG Yushan, HONG Wei, QIU Erfa, et al. Hormone content and distribution in *Phyllostachys heterocycla* cv. *pubescens* during period of shoot emergence [J]. *Sci Silv Sin*, 1998, 34(sp. 1): 100-104.
- [2] 王星星,刘琳,张洁,等.毛竹出笋后快速生长期茎秆中光合色素和光合酶活性的变化[J].植物生态学报,2012,36(5):456-462.
WANG Xingxing, LIU Lin, ZHANG Jie, et al. Changes of photosynthetic pigment and photosynthetic enzyme activity in stems of *Phyllostachys pubescens* during rapid growth stage after shooting [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2013, 36(5): 456-462.
- [3] 陈建华,毛丹,马宗艳,等.毛竹叶片的生理特性[J].中南林学院学报,2006,26(6):76-80.
CHEN Jianhua, MAO Dan, MA Zongyan, et al. Physiological characteristics of leaves of bamboo *Phyllostachys pubescens* [J]. *J Cent South For Univ*, 2006, 26(6): 76-80.
- [4] 杨迪蝶,黄启民,高爱新.毛竹冠层各层次叶片光合速率的变化[J].林业科学研究,1988,1(2):217-223.
YANG Didie, HUANG Qimin, GAO Aixin. Changes of bamboo leave's P_n at different position in the canopy [J]. *For Res*, 1988, 1(2): 217-223.
- [5] 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.
XU Daquan, LI Deyao, QIU Guoxiong, et al. Studies on stomatal limitation of photosynthesis in the bamboo (*Phyllostachys pubescens*) leaves [J]. *Acta Physiol Sin*, 1987, 13(2): 154-160.

- [6] 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.
SHI Jianmin, GUO Qirong, YANG Guangyao. Study on the photosynthetic dynamic variation of *Phyllostachys edulis* [J]. *For Res*, 2005, **18**(5): 551 – 555.
- [7] 李洪吉, 蔡先锋, 袁佳丽, 等. 毛竹快速生长期光合固碳特征及其与影响因素的关系[J]. 浙江农林大学学报, 2016, **33**(1): 11 – 16.
LI Hongji, CAI Xianfeng, YUAN Jiali, *et al.* Photosynthetic carbon fixation in *Phyllostachys edulis* during its fast growth period [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2016, **33**(1): 11 – 16.
- [8] 王建林, 于贵瑞, 房全孝, 等. 不同植物叶片水分利用效率对光和 CO₂ 的响应与模拟[J]. 生态学报, 2008, **28**(2): 526 – 533.
WANG Jianlin, YU Guirui, FANG Quanxiao, *et al.* Responses of water use efficiency of nine plant species to light and CO₂ and it's modeling [J]. *Acta Ecol Sin*, 2008, **28**(2): 526 – 533.
- [9] 汪奎宏, 包其富. 毛竹笋期激素含量及其分布规律的研究[J]. 竹子研究汇刊, 1989, **8**(3): 35 – 46.
WANG Kuihong, BAO Qifu. Phytohormone content and distribution in *Phyllostachys pubescens* in shooting period [J]. *J Bamboo Res*, 1989, **8**(3): 35 – 46.
- [10] 刘耀荣. 毛竹笋期的营养动态[J]. 林业科学研究, 1990, **3**(4): 363 – 367.
LIU Yaorong. Nutrient dynamics in the shoot stage of mao bamboo [J]. *For Res*, 1990, **3**(4): 363 – 367.
- [11] SONG Xinzhang, PENG Changhui, ZHOU Guomo, *et al.* Dynamic allocation and transfer of non-structural carbohydrates, a possible mechanism for the explosive growth of Moso bamboo (*Phyllostachys heterocycla*) [J]. *Sci Rep*, 2016, **6**: 25908. doi: 10.1038/srep25908.
- [12] 徐超, 温国胜, 王海湘, 等. 毛竹快速生长期的生长与碳通量的变化规律[J]. 东北林业大学学报, 2016, **44**(11): 1 – 4.
XU Chao, WEN Guosheng, WANG Haixiang, *et al.* Change rule of carbon flux and shoots high growth of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) during its fast growth stage [J]. *J Northeast For Univ*, 2016, **44**(11): 1 – 4.
- [13] LI R, WERGER M J A, DURING H J, *et al.* Carbon and nutrient dynamics in relation to growth rhythm in the giant bamboo *Phyllostachys pubescens* [J]. *Plant Soil*, 1998, **201**(1): 113 – 123.
- [14] 袁佳丽, 温国胜, 张明如, 等. 毛竹快速生长期的水势变化特征[J]. 浙江农林大学学报, 2015, **32**(5): 722 – 728.
YUAN Jiali, WEN Guosheng, ZHANG Mingru, *et al.* Water potential with *Phyllostachys edulis* in its fast-growth periods [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2015, **32**(5): 722 – 728.
- [15] 蔡先锋, 李洪吉, 袁佳丽, 等. 临安毛竹快速生长期耗水特性及其影响因子[J]. 西部林业科学, 2015, **44**(3): 73 – 77.
CAI Xianfeng, LI Hongji, YUAN Jiali, *et al.* The water consumption characteristics of fast growing *Phyllostachys edulis* and its factors in Lin'an [J]. *J West China For Sci*, 2015, **44**(3): 73 – 77.