

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201601004

引文格式: 杨晓东, 罗艾滢, 黄玉清, 等. 漓江上游毛竹生理生态特征对不同土壤水分的响应 [J]. 广西植物, 2017, 37(2):211-219
YANG XD, LUO AY, HUANG YQ, et al. Effects of soil moisture on the ecophysiology of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) in upper reaches of Lijiang River [J]. Guihaia, 2017, 37(2):211-219

漓江上游毛竹生理生态特征对不同土壤水分的响应

杨晓东^{1,2}, 罗艾滢², 黄玉清^{2*}, 莫凌², 徐广平², 姚月锋²

(1. 广西师范大学生命科学学院, 广西 桂林 541004; 2. 广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室, 广西植物研究所, 广西 桂林 541004)

摘要: 漓江上游毛竹林面积大, 是我国毛竹最南端产区。该研究针对当地季节性干旱问题, 通过模拟降水使土壤水分变化, 共设立了5个毛竹水分处理小区(CK. 对照; A. 无降水+覆膜; B. 降水5 mm+覆膜; C. 降水10 mm+覆膜; D. 降水20 mm+覆膜), 并与HM(木荷 *Schima superba*) (自然状态) 进行对比。结果表明: 土壤水分变化影响了毛竹叶片水势和叶绿素的变化, 叶片白天水势下降, 傍晚均可恢复到凌晨水势。C处理的毛竹午间水势下降值最小, 叶绿素含量也最高。本研究区位于最南端产区, 毛竹的光合生产力也属偏低水平。适当的土壤水分亏缺, 毛竹表现出相对的高净光合速率(P_n)、高蒸腾速率(T_r)、低水分利用效率(WUE)的特点; 过多或过少土壤水分, 则为低 P_n 和 T_r , 但高 WUE 。毛竹叶片的 P_n 与气孔导度 G_s 呈极显著的正相关关系, 说明毛竹的光合速率受气孔调节明显; T_r 与午时叶水势呈负相关(符合二项式函数)关系, 土壤水分问题造成的叶片水分不足同时也影响了毛竹的 T_r 。水分亏缺, P_n 主要由气孔调节, 但水分过多导致 P_n 的下降应该是由气孔导度的下降和叶肉细胞光合能力的下降共同作用的结果。水分过少或过多均对毛竹生理生态过程产生负效应。相对于木荷, 毛竹的 P_n 较高, 但同时也消耗更多的水分。

关键词: 毛竹, 土壤水分, 光合特性, 最南产区, 漓江上游

中图分类号: Q945.11 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2017)02-0211-10

Effects of soil moisture on the ecophysiology of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) in upper reaches of Lijiang River

YANG Xiao-DONG^{1,2}, LUO Ai-Ying², HUANG Yu-Qing^{2*},
MO Ling², XU Guang-Ping², YAO Yue-Feng²

(1. College of Life Sciences, Guangxi Normal University, Guilin 541004, Guangxi, China; 2. Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, Guangxi, China)

Abstract: There is a large area of moso bamboo plantation in upper reaches of Lijiang River, where it is the most southern moso bamboo plantation area in China. Seasonal drought occurs frequently in this area which may influence on ecophysiological strategy of moso bamboo. In this paper, we simulated rainfalls which might lead to soil moisture change, thereby to investigate the response of gas exchange of moso bamboo. We made five water treatments: CK. no rainfall and no plastic cover (PC); A. no rainfall but with PC; B. 5 mm rainfall with PC; C. 10 mm rainfall with PC; D. 20 mm

收稿日期: 2016-05-06 修回日期: 2016-06-20

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2012BAC16B02_01); 广西自然科学基金(2015GXNSFBA139088) [Supported by the National Key Technology R & D Program of China(2012BAC16B02_01); Natural Science Foundation of Guangxi (2015GXNSFBA139088)].

作者简介: 杨晓东(1990-), 男, 广东陆丰人, 硕士研究生, 主要从事植物生态学研究, (E-mail) 824076880@qq.com。

*通信作者: 黄玉清, 博士, 研究员, 主要从事植物生态与环境生态学研究, (E-mail) hycoco@gxib.cn。

rainfall with PC) in bamboo community, and one treatment (natural condition) with native plant *Schima superba* for comparison. The results showed that simulated rainfall causing soil moisture increase, which resulted in moso bamboo leaf water potential and chlorophyll change. Water potential of the sampled moso bamboo leaves decreased during day time, and could increase again to the level of predawn by the evening. Comparing to other treatments, in Treatment C, water potential decreasing value from predawn to noon was the least, while chlorophyll concentration was the highest. In this most southern area, photosynthetic productivity of our moso bamboo was low compared to other references. Under small water deficiency, moso bamboo leaf might present a high net photosynthesis rate (P_n), high transpiration (Tr) and low water use efficiency (WUE), while under saturated and prolong soil water and low soil water condition, it presented a low P_n and low Tr , but high WUE . P_n and stomatal conductance (G_s) of moso bamboo presented a closely positive correlation indicating P_n was regulated evidently by stomatal. Meanwhile, Tr and water potential at noon presented a negative correlation (binomial function) demonstrating that soil water influencing on moso bamboo leaf water concentration and transpiration. When water deficiency, P_n was regulated mainly by stomatal, but when water saturated and prolong, decreasing of P_n might be due to mutual influence by G_s decreasing and the decline of photosynthetic capacity of mesophyll cells. Therefore, sever water deficiency and over water may result in a negative effect on ecophysiology of moso bamboo. Comparing to native broad evergreen leaf species *S. superba*, moso bamboo has a higher P_n , and consumes much more water at the same time.

Key words: moso bamboo, soil moisture, photosynthetic characteristics, the most southern plantation, upper reaches of Lijiang River

毛竹 (*Phyllostachys pubescens*) 是我国的传统经营竹种,也是我国分布最广、面积最大、用途最多的竹种 (Fang et al, 2001; 汤腾方和易贤军, 2010)。我国毛竹林面积达 386 万 hm^2 , 在漓江上游毛竹林近 10 万 hm^2 , 是当地重要的经济来源。水分是影响植物生长的重要因子之一, 水分变化与植物气体交换的关系也是光合生理生态的研究热点, 水分的多少影响着植物对 CO_2 固定和利用效率 (张淑勇等, 2008; 郎莹等, 2011)。水分胁迫对植物的生理生态特征影响很敏感, 随着胁迫程度加剧光合速率会显著下降 (Ephrath, 1991; Mckevlin et al, 1998)。低温、低光和水胁迫都可能致毛竹气孔导度和光合速率的下降 (许大全等, 1987, 黄承才等, 2000), 但是轻微的胁迫是由气孔导度下降导致的光合速率下降, 而严重的胁迫是因为叶肉细胞活性下降导致光合速率的下降 (许大全等, 1987)。毛竹幼苗净光合速率、蒸腾速率和叶绿素随着水分胁迫加强均显著下降, 气孔限制及 PS II 反应中心可逆失活或破坏是其净光合速率降低的主要原因 (应叶青等, 2009, 2011)。毛竹光合最适温度为 20~30 $^{\circ}\text{C}$, 夏、秋季的光合日变化为双峰曲线, 气孔部分关闭是引起毛竹夏、秋季光合“午睡”现象的主要原因 (施建敏等, 2005, 2007); 毛竹不同种源的净光合速率随纬度的升高而增高 (陈存及等, 2001)。短期 CO_2 倍增可大幅提高光饱和点, 但会降低蒸腾速率; 温度突然增加

或降低都会导致毛竹气孔导度增加, 但净光合速率减小, 而大气湿度突然降低引起气孔导度和净光合速率有所增加, 蒸腾速率大幅增大 (张利阳等, 2011)。可见, 温度、光照、水分对毛竹的生理生态影响的相关机制主要集中对气孔限制、叶绿素 (光反应系统) 和叶肉细胞活性的关联分析, 水分胁迫研究方法主要基于幼苗的控制试验, 目前野外原位条件下进行水分控制试验较少, 不能反映出产区实际条件下毛竹生理生态过程对水分的响应情况; 同时, 水分胁迫或水分过多导致叶片水势变化及其与其他生理生态学要素的关联性分析还比较缺乏。

毛竹林是漓江上游的主要人工林, 属于我国毛竹林分布的最南区域 (张雷等, 2011)。本研究发现在漓江的一些水源林区毛竹林面积很大, 如灵川县兰田乡, 毛竹林面积占国土面积的 43%。20 世纪 80 年代以来, 毛竹林取代阔叶林或人工林变成该区最大的林分类型, 毛竹林主要分布在坡地上偶夹有阔叶林小斑块。漓江流域属于季风气候, 秋冬季比较干旱, 夏季雨水过多且持续降雨的情况十分常见; 而毛竹林的生态水文功能比较弱 (余蔚青, 2015) 的特点, 可能强化这种干旱程度或土壤水分过度饱和程度, 这样的水分条件对毛竹的生理和生长是否产生影响仍然未知。本研究针对野外毛竹立木群落, 通过人为水分控制, 研究毛竹的气体交换特性、水势及其与土壤水分的定量关系, 探讨毛竹固定 CO_2 和水

分消耗如何对持续降水和干旱的季节轮替变化产生影响。同时通过与乡土优势物种木荷 (*Schima superba*) 进行对比, 可以了解毛竹的水分生理状态, 为毛竹生态管理提供科学依据。

1 试验地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区域位于广西壮族自治区灵川县西北部的兰田瑶族乡两河村 (110°19'37" E, 25°62'56" N), 坡向东偏南, 坡度为 15°~25°。海拔为 226~1 720 m, 年平均降雨量在 2 000 mm 以上, 但降水年内分配不均匀, 4~8 月份占全年的 70% 左右。林地面积 8 700 hm² 中, 覆盖着约 80% 的多年生毛竹林。该区的毛竹林在 80 年代开始种植, 为单一纯林, 林下人工清除杂草; 4~6 a 为一个轮伐期, 天然更新。每年春季施一次肥并进行除草。

1.2 材料与研究方法

1.2.1 样地选取和设计 试验于 2013 年 9~10 月 (最干季) 进行。选择一片 30 m×20 m 纯毛竹林作为研究样地, 植被覆盖率在 90% 左右; 同时在附近选取一片乡土植物群落木荷林进行对比研究。木荷林的主要乔木植物种类: 木荷 (*Schima superba*)、乌桕 (*Sapium sebifrum*)、杉木 (*Cunninghamia lanceolata*)、罗伞 (*Brassaiopsis glomerulata*)、枫杨 (*Pterocarya stenoptera*) 等。样地内竹龄均在 5 a 以上; 竹高大于 15 m。样地内采用随机分组方法设立多个面积为 3 m×4 m 的小区, 在每个小区上方用铁皮隔断、两侧挖流水槽, 以防止下雨或其他原因导致水分流入。每个小区 3 株毛竹, 实验重复 3 次。

1.2.2 本底土壤水分确定 连续不下雨 2 周后, 采用 S 型采样法, 在每个小区设立 5 个采样点, 用铝盒采集 0~10、10~20、20~30 cm 土层土壤, 用烘干法测定试验小区土壤表层的容重和含水量, 采用环刀法测定土壤毛管持水量。获得试验区本底土壤水分参数: 土壤容重为 1.03±0.01, 土壤质量含水量 (%) 为 28.3±0.53; 田间持水量 (%) 为 38.86±2.05。

1.2.3 模拟降水额度设计 由于体积含水量 = 质量含水量×土壤容重 (本文均为体积含水量), 则本底土壤体积含水量 = 1.03×28.3% = 29.14%; 毛管田间体积持水量 = 1.03×38.86% = 40.02%; 土壤水分饱和亏 = 40.02% - 29.14% = 10.87%。综合考虑土壤水分入渗时间、土壤含水量剖面分布和毛竹根系分布, 本

研究仅考虑 20 cm 土层的水量变化, 因此设计小区最大模拟降水量为 10.87%×0.2 m×12 m² = 260.1 kg, 换算成 mm 单位则为 21.74, 为方便操作, 本研究取值 20 mm, 相当于小区范围内的浇水总水量 240 kg, 按梯度递减 (表 1)。

表 1 模拟降水量设计

Table 1 Design for simulated water amount

小区号 Plot code	小区面积 Plot area (m ²)	模拟降水量 Simulated precipitation (mm)	小区内浇水 总水量 Total water content in plot area (kg)	其他处理 Other treatments
CK	3 × 4	0	0	不覆膜 No plastic cover
A	3 × 4	0	0	覆膜 Plastic cover
B	3 × 4	5	60	覆膜 Plastic cover
C	3 × 4	10	120	覆膜 Plastic cover
D	3 × 4	20	240	覆膜 Plastic cover

1.2.4 模拟降水操作方法 据上述设计定额, 用洒水壶 (约 0.2 mm 出水孔) 对小区内自上坡到下坡均匀喷水。喷水时间以不产生坡面径流为宜 (若发现有坡面径流产生则停止一段时间再继续), 洒水完成后迅速覆盖塑料薄膜, 以防地表蒸发。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 毛竹叶片水势的测定 采用 Model 1000 植物压力室 (USA) 测定每天上午 10:00 毛竹叶片水势; 实验分别在每天 5:00、12:00、18:00 三个时段用高枝剪在每个小区内取毛竹较高部位的枝条, 测毛竹水势三个时段变化 (连续 3 d)。

1.3.2 叶片相对叶绿素含量测定 根据叶绿素对光谱 (红色区域和近红外区域) 的吸收特性, 采用 SPAD-502Plus 通过测量叶子对两个波长段里的吸收率, 来评估当前叶子中的叶绿素的相对含量, 即 SPAD 值。选择不同小区目标植物枝条顶部向下第 3 片完全展开的健康叶片, 每根枝条测定 10 片叶, 5 个重复。每个处理总共测定 50 片叶子, 每片叶重复测定 5 个点求平均。

1.3.3 光合—光响应曲线的测定 控水后第 12 至第 15 天, 用 Li-6400 系统红蓝光源, 设定标准为 1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、150、100、50、20、0

$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ 的光量子密度 (PPFD),即为光合有效辐射,记录点间隔时间为 200 s,每处理 3~5 个重复。上午 8:00-11:00 用光合测定仪测定,测定指标为净光合速率($P_n, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$)、蒸腾速率($T_r, \text{mmol} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$)、气孔导度($G_s, \text{mol} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$)。

1.4 数据分析

采用 Excel 2003 软件对试验数据进行统计整理,数值差异性采用 IBM SPSS 19 One Way ANOVA 分析。采用 Walker(1989)的光响应曲线指数拟合方程对光合速率和光强关系进行拟合:

$$P_n = \frac{\varphi_Q + P_{\max} \sqrt{\{(\varphi_Q + P_{\max})^2 - 4\varphi Q K P_{\max}\}}}{2K} - R_{\text{day}}$$

式中, P_n 为净光合速率; φ 为表观量子效率($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$); P_{\max} 为最大光合速率; K 为曲角; R_d 为光下呼吸速率($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$); Q 为光合有效辐射($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$)。初始值设定: $\varphi = 0.05$; $P_{\max} = 8$; $R_d = 1$; Constraints 中限定值设定: $\varphi \leq 0.125$; $A_{\max} \leq 10$; $0 \leq K \leq 1$; R_d 不设(莫凌等,2010)。

将 0~200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ 的 P_n -PAR 响应曲线进行直线回归,所得直线回归方程的斜率即为表观量子效率(AQY)。该直线与 X 轴的交点,为光补偿点(LCP),在拟合的光响应曲线中,当 $P_n = P_{\max}$ 时,PAR 值为光饱和点(LSP)。

2 结果与分析

2.1 土壤水分对毛竹叶片水势的影响

水分喷洒后土壤水分含量迅速变化,图 1 显示试验前毛竹林 5 个处理小区的土壤水分含量没有显著差异,但毛竹林与荷木林的土壤含水量具有显著性差异;三个喷洒水分小区和 B、C、D 土壤水分急剧增加,喷洒水分最多的 D 处理的土壤平均水分含量达 53.76%。对照处理 CK 的土壤水分并没有明显变化,由于我们监测的只有 20 cm 以上的土壤,这个结果说明植物可能主要是利用 20 cm 以下的土壤层水分或者深层土壤水分通过毛管对表层土壤进行补充,短期内土壤含水量变化不大。A 处理中即使不加水而只是覆膜,土壤水分还是略有上升,可能是土壤表面持续蒸发使得土壤下层和上层存在渗透差,深层水分通过土壤毛管补充到地表,而由于突然覆膜阻隔了土壤水分表面蒸发,导致短时间内表面土壤含水量略微增加。试验进行的秋季(为全年最早

季),尽管同一地点、坡位坡向也一致,而毛竹林内的表层土壤水分含量显著比荷木林内的高,但在自然条件下两者的土壤含水量均在 23% 以上。

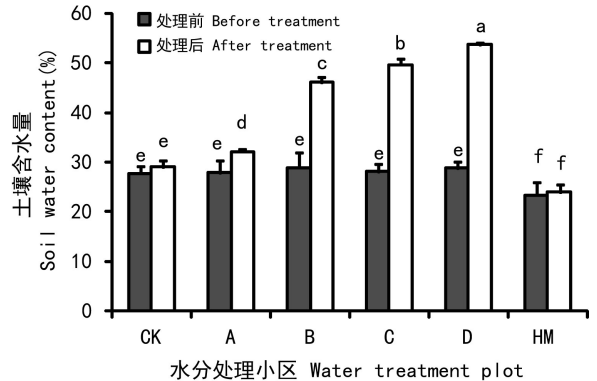


图 1 不同水分输入小区的土壤水分含量变化(喷水前一天和后天) 不同小写字母表示处理间有显著性差异($P < 0.05$); HM. 木荷,下同。

Fig. 1 Soil water content under different water treatments (before and after 1 d water spray) Different lowercases indicate significant differences ($P < 0.05$); HM. *Schima superba*. The same below.

毛竹叶片对土壤水分的响应并不完全一致。5:00 为日出前的叶片水势,也反映为土壤的水势即供水能力(中华人民共和国林业行业标准),如果经过白天的水分蒸腾后叶水势仍能恢复到凌晨的数值,说明土壤并没有因水分不足对植物形成胁迫。而不同土壤水分条件下毛竹叶片水势在三个时段的变化趋势基本一致,表现为早晚水势较高,在午间时刻通过降低叶片水势来调节植物体内的水分变化,基本可以看出叶片水势在 1 d 内变化趋势。图 2:a 显示,连续三天平均叶水势三个时段变化中,18:00 时,所有处理的毛竹叶片水势已经上升到凌晨时的水势,只有木荷还未达到凌晨值,但也较接近凌晨值,说明试验区的水分较充足,能对毛竹白天耗失的组织水充分补充。午时的叶片水势呈现出与土壤水分不一致的情况,叶片水势最高是 C 处理毛竹,其次是木荷,两者与对照区的差异达到极显著水平,而水势最低的是土壤水分最多的 D 处理,D 处理与土壤水分最少的 CK 和 A 处理的叶片水势非常接近,C 处理补充的水分使得毛竹水分利用情况达到最佳,过多的土壤水如 D 处理反而对毛竹不利。从图 2:b 也可看出,12 日内的变化中,10:00 的叶片平均水势 C 处理均较高,其次是 B 处理,12 日内的变化不明

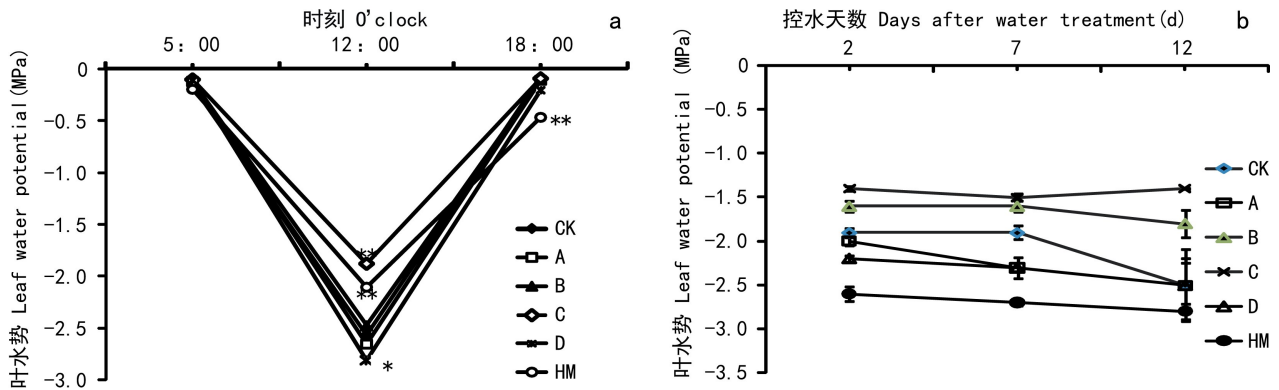


图 2 不同水分处理小区毛竹叶片水势的三个时段变化(a)以及多日变化(b)
a 图中, * 和 ** 分别显示与 CK 组显著性差异水平 ($P<0.05$) 和 ($P<0.01$)。

Fig. 2 Different times (a) and daily changes (b) of leaf water potential under different water treatments
In (a), * and ** presents significant differences ($P<0.05$) and ($P<0.01$) respectively comparing to CK treatment.

表 2 不同水分处理对毛竹叶片 SPAD 值的标准差值及差异性检验结果

Table 2 Standard deviation of leaf SPAD index and its significant result under different water treatment

SPAD 值 SPAD value	控水前 Before water treatment	控水后第 5 天 The fifth day after water treatment	控水后第 10 天 The tenth day after water treatment	控水后第 15 天 The fifteenth day after water treatment
CK	2.94a	2.74c	1.81b	2.09c
A	1.26a	1.82c	2.89b	0.20c
B	5.15a	1.71b	4.77a	2.99b
C	3.26a	2.14a	3.21a	1.21a
D	3.82a	2.51b	1.63b	1.12c
HM	1.14a	1.77a	0.20c	1.04c

注: 数据为“标准差”。同列不同小写字母表示有显著性差异 ($P<0.05$)。

Note: Values are SD. Lowercase letters in the same column indicate significant difference ($P<0.05$).

显;未喷水处理的 CK 和 A 处理与水分最多的 D 处理较接近,第 12 日与第 2 日相比有明显下降。在与木荷相比,未加水的毛竹林叶片的渗透势较高;这种现象除了与植物本身特性有关外,很可能与毛竹林土壤含水量比木荷林的高有关。

2.2 不同土壤水分对毛竹叶片叶绿素含量的影响

控水前一天,所有毛竹叶片叶绿素 SPAD 值无显著性差异,但土壤洒水后第 5 天, B、C、D 处理的 SPAD 值均迅速增加,其中 C 处理的最大, B 处理次之, D 处理较前两个处理小,其他未洒水处理变化较平缓(图 3,表 2),这与中午和日平均叶片水势变化情况较一致。在增加水分处理中,随着控水时间延长,叶片叶绿素含量大都呈现先升高后略降低的趋势。随着时间延长,对照 CK 和 A 处理叶片 SPAD 值差异不显著,覆膜对植物叶片叶绿素含量的变化

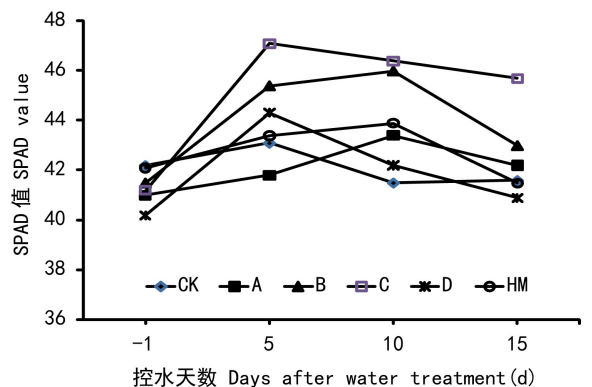


图 3 小区水分处理后植物叶片 SPAD 平均值的变化
Fig. 3 Changes of SPAD value after water treatments

影响有限; C 处理和其它处理组有显著性差异。可见,适当的土壤水分有利于毛竹利用水分,提高毛竹

的光合色素的合成,土壤水分的过多或过少都有明显的抑制毛竹的光合器官叶绿素的含量。

2.3 不同土壤水分对毛竹叶片气体交换的影响

2.3.1 毛竹光合光响应曲线变化 毛竹在不同水分处理中 C 处理的叶绿素和叶片水势较其它处理高且呈显著差异。从图 4 和表 3 可以看出,毛竹的最大净光合速率 P_{max} 并不高,但毛竹总是大于木荷,这可能是试验期已是秋天,植物的不处于生理最旺盛时期。毛竹的 P_{max} 大小顺序为 $C>B>CK>A>D$,光饱和点和光补偿点均比木荷的低,而表观量子效率明显比木荷的高。从 P_n -PAR 曲线看,曲线的变化可分为四组:C 处理为第一组, $PAR>200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 后, P_n 值总是最高的;CK、A、B 为第二组, P_n 值次于第一组;D 处理为第三组, P_n 值次于第二组;最

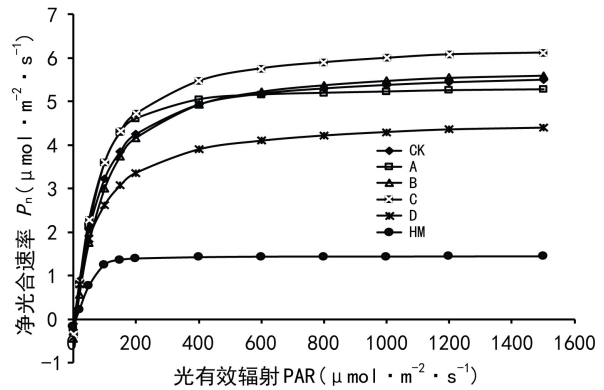


图 4 不同水分处理毛竹叶片光合光响应曲线

Fig. 4 Light curve of *P. pubescence* leaf under different water treatments

表 3 不同水分处理各小区植物叶片的拟合参数

Table 3 Leaf photosynthetic fitting parameters under different water treatments

处理 Treatment	线性回归方程 Linear regression equation	R^2	AQY ($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	P_{max} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	R_d ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	LSP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	LCP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
CK	$y=0.051 2x-0.462 4$	0.99	0.051 2	5.925	0.209	124.754	9.031
A	$y=0.070 5x-0.739 7$	0.99	0.070 5	5.592	0.235	89.811	10.492
B	$y=0.045 7x-0.264 1$	0.99	0.045 7	6.309	0.464	143.832	5.779
C	$y=0.052 6x-0.212 0$	0.98	0.052 6	6.702	0.297	131.445	4.030
D	$y=0.033 8x-0.464 9$	0.99	0.033 8	4.651	0.032	152.528	13.766
HM	$y=0.011 2x-0.221 7$	0.96	0.011 2	1.566	0.131	159.616	19.795

下部的是木荷组。光合光响应的这种变化也响应了水势的变化, C 处理的水分状态最适宜毛竹光合作用,而过多的水分反而产生负效应。

在有覆膜条件下,在随着土壤水分的增加,表观初始量子效率 AQY 并不是随之增加,而是 $A>C>B>D$,同样说明补充过多土壤水分没有使毛竹的初始光合速率变大,反而限制毛竹对光能的转化效率。在不施加水分(A)和施加充足水分(D)时, LCP 高于其它水分处理,说明土壤缺水和过多水分使毛竹对弱光的利用能力降低,C 处理的 LCP 最低,这就相对延长了毛竹的光合时间,光能利用率也将增加。

2.3.2 不同土壤水分处理对毛竹叶片净光合速率和蒸腾速率变化的影响 从图 5 可以看出,毛竹的净光合速率显著比木荷的高。C 处理的 P_n 显著比其他处理的小区高,CK、A、B 三个处理的 P_n 值次之,但这三个处理没有显著差异,D 处理在毛竹中 P_n 最

小。 Tr 的情况与 P_n 不同,虽然 C 处理的 Tr 是最高的,但 A 处理的 Tr 显著比 CK 和 B 处理的小,D 处理的毛竹和木荷林没有显著性差异。这种现象与图 2 的水势格型比较一致,从图 6 可以看出毛竹的蒸腾速率与午时叶片平均水势的负值呈二项式相关关系,在试验水势数值内,水势越高,蒸腾速率越大。C 处理叶片水势值高,叶片水分条件最好,快速通过气孔的蒸腾的可能性也较高。A 处理中毛竹叶片午时水势比 CK 和 B 处理的低,蒸腾速率也相对较低。覆膜略微增加土壤湿度,但并没有引起蒸腾速率的正效应,可能是因为覆膜阻断土壤与大气的空气交流,从而增加土壤空气湿度和 CO_2 浓度,降低根系活性,影响水分吸收。在 A 处理没有外源水分输入情况下,蒸腾速率比 CK 处理的低。而在水分饱和的 D 组,过多的土壤水分叠加覆膜效应,根系活性受到很大的影响,从而大大降低蒸腾速率。

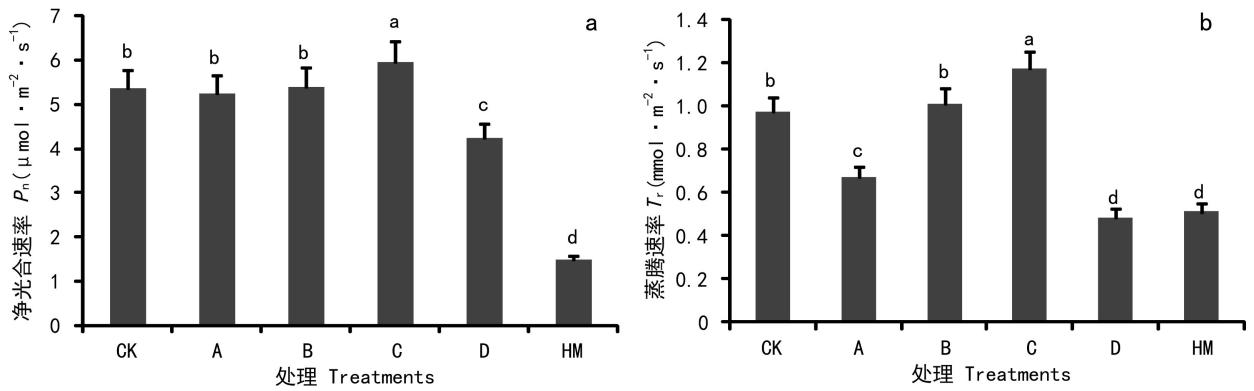


图5 光有效辐射在 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的各小区植物叶片净光合速率 P_n (a)和蒸腾速率 T_r 值(b)

Fig. 5 Leaf P_n (a) and T_r (b) value under $PAR=800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ in different water treatments

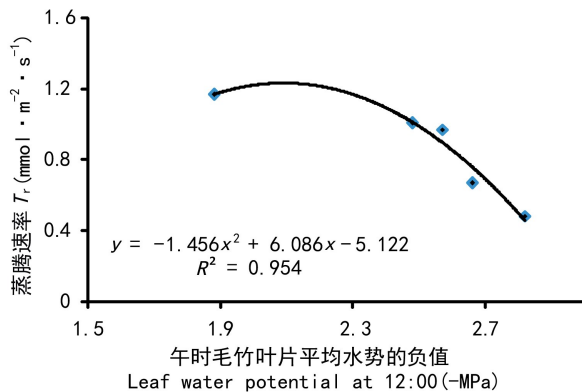


图6 毛竹蒸腾速率与叶片水势的相关性

Fig. 6 Relationship between transpiration rate and leaf water potential in *P. pubescence*

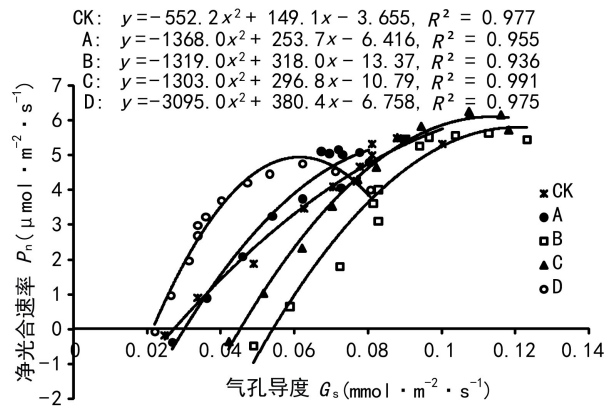


图7 不同水分处理毛竹气孔导度 G_s 与净光合速率 P_n 的相关性

Fig. 7 Correlation between G_s and P_n in leaves of *P. pubescence* in different water treatments

2.4 毛竹叶片净光合速率对气孔导度的响应

植物叶片的气孔作为气体转换的必经通道,起着调控植物光合作用与其蒸腾作用的能力。不同土壤水分处理条件下毛竹叶片的气孔导度 G_s 与净光合速率 P_n 的关系表现为二项式模型 ($y = ax^2 + bx + c$)。 G_s 与 P_n 呈现出显著的正相关,说明气孔调节对叶片的光合速率产生影响。除了 D 处理,其他四个处理的线形比较一致,特别是 A、B、C 处理中, a、b 两个常数比较接近,说明这三个处理中,气孔对净光合速率的调节机制可能是一样的;当气孔导度到一定程度时,气孔导度持续上升,净光合速率却比较平稳维持在一定高值不再上升。但是 D 处理中, $G_s > 0.06 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,净光合速率随气孔导度上升反而下降,气孔导度不再是毛竹净光合速率下降的主导因素,在不同土壤水分处理中其光下呼吸速率 R_d

值最小,蒸腾速率值也最低。最大气孔导度值 B 和 C 处理最大,其次是 CK 处理,最小的是 A 和 D 处理。

3 讨论与结论

毛竹虽然是禾本科植物,但从组织解剖学上看,其光合途径属于 C3 植物类型(杨丽等,2015)。其净光合速率不高,为 $2 \sim 13 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (施建敏等,2007,吴志庄等,2013)。Larcher(2003)研究表明自然条件下竹子最大净光合速率为 $6 \sim 8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,而相应地区常绿阔叶林则为 $6 \sim 12 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。漓江流域基本上是我国毛竹产区的南端(张雷等,2011),一般认为生产力较低(王美红,2005)。本研究时间虽为生长季末期,但最大净光

合速率在 $4.22 \sim 5.94 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间,属中等偏下数值;而平均最大蒸腾速率在 $0.48 \sim 1.17 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和平均最大气孔导度 $0.081 \sim 0.123 \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间,较高于施建敏(2007)的研究结果。最大净光合速率时,毛竹水分利用效率为 $5.07 \sim 8.70 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,高于胡红玲等(2012)研究的巨桉(*Eucalyptus grandis*)、欧美 R270 杨(*Populus \times euramericana* cv. R270)、桤木(*Alnus cremastogyne*)、光皮桦(*Betula luminifera*)和马尾松(*Pinus massoniana*)等阔叶树和针对树的水分利用效率,也远高于王森等(2002)研究的树种红松(*Pinus koraiensis*)的水分利用效率,但低于展小云等(2012)对中国东部的兴安落叶松(*Larix gmelinii*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、色木槭(*Acer mono*)、红松(*Pinus koraiensis*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、木荷(*Schima superba*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、锥栗(*Castanea henryi*)等 10 种优势植物叶片水分利用效率的平均值。可见,分布在最南区域的漓江上游的是毛竹林,尽管光合速率不算高,但水分利用效率并不低。相同生境和时间段,毛竹最大净光合速率比木荷高,但相应的蒸腾速率和水分利用效率也较高。

在野外立地条件下,土壤水分较好时,毛竹表现出高光合、高蒸腾、低水分利用效率的特点,在土壤水分较差时,毛竹通过降低蒸腾和提高水分利用效率来适应逆境,但毛竹光合生产能力下降。毛竹的光合作用明显受到土壤水分变化的影响。秋季是漓江流域最干旱的季节,良好土壤水分明显促进叶片叶绿素含量和叶片午间水势状态,土壤含水量低于饱和含水量时,叶绿素含量随着土壤含水量的增加而增加,但过多土壤水分输入后,叶绿素反而下降。净光合速率随土壤水分变化与叶绿素的变化结果基本一致。应叶青等(2009,2011)的研究表明毛竹幼苗在土壤水分为饱和含量的 80% 时,净光合速率最高,我们的研究支持这一结果。午时毛竹叶片的水势影响蒸腾速率,土壤水分较低或过多(本研究水分处理 D,最初 5 d 平均土壤体积含水量达 48.68%),午间叶片水势均下降,但前者是因为午间温度高、蒸腾作用加强导致土壤水分供应不够引起的,而后者则可能因为水分过多造成淹水效应导致叶绿素含量下降(Kozłowski, 1997),产生气孔或非气孔调节作用,引起光合速率和蒸腾速率下降(Far-

quhar & Sharkey, 1982)。本研究中,毛竹的净光合速率与气孔导度呈显著的二项式相关关系,相关系数在 0.93 以上,反映出较强的气孔调节作用;轻、中度土壤水分亏缺,气孔的调节范围最大,而重度水分亏缺的土壤表现为气孔调节范围最小。土壤过多水分的处理中,毛竹的净光合速率与气孔导度关系线型与其他处理有明显区别,表现为当气孔导度达到 $0.06 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 后,气孔导度增加,但净光合速率下降,而该处理叶绿素下降特征说明了叶肉细胞光合能力的下降。因此,过多土壤水分造成的净光合速率的下降应该是由气孔导度的下降和叶肉细胞光合能力的下降共同作用的结果。表观量子效率(AQY)是反映了植物在光合作用中利用光能的能力指标,AQY 值越高,植物利用光能效率就越高(张中峰等,2012)。适宜条件下一般植物 AQY 值在 0.03~0.05 之间(许大全,2002)。本研究中,大多毛竹的 AQY 属于较高水平,远高于木荷的 AQY,说明毛竹的光合能力很强。过度水分处理小区的毛竹 AQY 均低于其他处理,也说明了过多土壤水分导致叶肉细胞光合能力下降,造成净光合速率下降。

综上所述,本研究主要结论:(1)漓江上游是我国毛竹产区的最南端,本研究表明该区的毛竹光合速率不算高,这是本区生产力较低的直接原因之一;但我们也发现其水分利用效率并不低,相同条件下毛竹的光合能力和水分利用效率比乡土树种木荷高,但同时也消耗更多水分。(2)旱季适当增加土壤水分可以提高叶片水势和叶绿素含量。土壤水分较好时,毛竹表现出相对的高光合、高蒸腾、低水分利用效率的特点,在土壤水分较差时,毛竹通过降低蒸腾和提高水分利用效率来适应逆境,但光合生产能力明显下降; T_r 与午时叶水势呈负相关(符合二项式函数)关系,土壤水分问题造成的叶片水分不足影响了毛竹的蒸腾速率。(3)在漓江流域长时间降水过少或过多均对毛竹生理生态过程产生负效应。水分亏缺,净光合速率主要由气孔调节,但水分过多,净光合速率的下降应该是由气孔导度的下降和叶肉细胞光合能力的下降共同作用的结果。

目前在漓江上游,为了最大限度提高毛竹的化肥利用率,毛竹经营上一般清除地面杂草,这样的结果一方面水滴势能造成土壤侵蚀,同时凋落物减少和土壤粘粒的比重下降,使得坡地上特别是陡坡地带保水能力降低导致土壤容易变干而造成毛竹光合生产力下降。同时由于降水主要集中在 4-6 月份,

连续的雨水造成土壤长时间处于饱和状态不利于毛竹的光合作用,因此毛竹不适宜种植在排水不良的区域。在实践上,我们常见到山谷区竹林叶绿茎粗而山脊带叶黄茎小的现象,也说明了水分条件对毛竹影响的结果。因此生产经营方面应该注重毛竹的水管理。相对于常绿阔叶树种木荷,毛竹的净光合速率较高,但同时也消耗更多的水分。毛竹林取代阔叶林后,生态系统的水分效应与生产力平衡问题值得进一步深入研究。

参考文献:

CHEN CJ, QIU EF, LIANG YC, et al, 2001. Study on the photosynthetic characters of *Phyllostachy heterocyclus* cv. *pubescens* provenances [J]. *Sci Sil Sin*, 37(6):15-19. [陈存及, 邱尔发, 梁一池, 等, 2001. 毛竹不同种源光合特性研究 [J]. *林业科学*, 37(6):15-19.]

EPHRATH JE, HESKETH JD, 1991. The effects of drought stress on leaf elongation, photosynthetic and transpiration rates in maize leaves [J]. *Photosynthetica*, 25(4):607-619.

FANG JY, CHEN AP, PENG CH, et al, 2001. Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998 [J]. *Science*, 292:2320-2322.

FARQUHAR GD, SHARKEY TD, 1982. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 33:317-345.

KOZLOWSKI TT, 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity [J]. *Tree Physiol Monogr*, 1:1-29.

HU HL, ZHANG J, WAN XQ, et al, 2012. The water consumption and water use efficiency of the seedlings of *Eucalyptus grandis* and other five tree species in Sichuan Province [J]. *Acta Ecol Sin*, 32(12):3873-3882. [胡红玲, 张健, 万雪琴, 等, 2012. 巨桉与 5 种木本植物幼树的耗水特性及水分利用效率的比较 [J]. *生态学报*, 32(12):3873-3882.]

HUANG CC, KE Y, CHANG J, 2000. Studies on photosynthesis and respiration of blades of *Phyllostachy heterocycle* cv. *pubescens* in eastern mid-subtropical zone, China [J]. *J Zhejiang For Sci*, 20(5):14-16. [黄承才, 葛滢, 常杰, 2000. 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*, 20(5):14-16.]

LANG Y, ZHANG GC, ZHANG ZK, et al, 2011. Light response of photosynthesis and its simulation in leaves of *Prunus sibirica* L. under different soil water conditions [J]. *Acta Ecol Sin*, 31(16):4499-4508. [郎莹, 张光灿, 张征坤, 等, 2011. 不同土壤水分下山杏光合作用光响应过程及其模拟 [J]. *生态学报*, 31(16):4499-4508.]

LARCHER W, 2003. *Physiological plant ecology* [M]. Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 100-103.

LY/T 1215-1999 Forest soil moisture-determination of physical properties forestry industry standard of the People's Republic of China [LY/T 1215-1999 森林土壤水分-物理性质的测定 中华人民共和国林业行业标准.]

MCKEVLIN MR, HOOK DD, ROZELLE AA, 1998. Adaptation of plants to flooding and soil water logging [M]//Messina MG, Conner WH (eds.). *Southern Forested Wetlands: Ecology and Management* [D]. CRC Press, Boca Raton, FL, USA: 173-203.

MO L, HUANG YQ, GUI TH, et al, 2010. Photosynthesis-light response characteristics of five tropical forage cultivars [J]. *Prat-*

acult Sci, 27(9):64-68. [莫凌, 黄玉清, 桂堂辉, 等, 2010. 5 个热带禾本科牧草品种的光合光响应特性研究 [J]. *草业科学*, 27(9):64-68.]

SHI JM, GUO QR, YANG GY, 2005. Study on the photosynthetic dynamic variation of *Phyllostachys edulis* [J]. *For Res*, 18(5):551-555. [施建敏, 郭起荣, 杨光耀, 2005. 毛竹光合动态研究 [J]. *林业科学研究*, 18(5):551-555.]

SHI JM, GUO QR, YANG GY, et al, 2007. Seasonal photosynthetic responses of *Phyllostachys edulis* to environmental factors [J]. *Guihaia*, 27(6):923-928. [施建敏, 郭起荣, 杨光耀, 等, 2007. 毛竹光合作用对环境因子的季节响应 [J]. *广西植物*, 27(6):923-928.]

TANG TF, YI XJ, 2010. Study on soil water conservation function of the moso bamboo forest in Huitong [J]. *Soil Water Cons Chin*, (5):45-47. [汤腾方, 易贤军, 2010. 会同毛竹林土壤水源涵养功能研究 [J]. *中国水土保持*, (5):45-47.]

WALKER DA, 1989. Automated measurement of leaf photosynthetic O₂ evolution as a function of photon flux density [J]. *Philosoph Trans Royal Soc London; Ser B, Biol Sci*, 323(1216):313-326.

WANG M, DAI LM, JI LZ et al, 2002. Effect of soil moisture status on some eco-physiological indexes of dominant tree species in the pine broadleaf forest of Changbai Mountain [J]. *Chin J Ecol*, 21(1):1-5. [王森, 代力民, 姬兰柱, 等, 2002. 土壤水分状况对长白山阔叶红松林主要树种叶片生理生态特性的影响 [J]. *生态学杂志*, 21(1):1-5.]

WANG MH, 2005. A preliminary study on the development of bamboo industry in Guilin [J]. *Guangxi For*, 6:7-8. [王美红, 2005. 桂林市竹产业发展初探 [J]. *广西林业*, 6:7-8.]

WUZZ, DU XH, XIONG DL, et al, 2013. A comparative study on photosynthetic characteristics of different types of bamboos [J]. *Ecol Environ Sci*, 22(9):1523-1527. [吴志庄, 杜旭华, 熊德礼, 等, 2013. 不同类型竹种光合特性的比较研究 [J]. *生态环境学报*, 22(9):1523-1527.]

XU DQ, LI DY, QIU GX, et al, 1987. Studies on stomatal limitation of photosynthesis in the bamboo (*Phyllostachys pubescens*) leaves [J]. *Plant Physiol J*, 13(2):154-160. [许大全, 李德耀, 邱国雄, 等, 1987. 毛竹 (*Phyllostachys pubescens*) 叶光合作用的气孔限制研究 [J]. *植物生理学报*, 13(2):154-160.]

XU DQ, 2002. *Photosynthetic efficiency* [M]. Shanghai: Shanghai Scientific and Technological Press: 33-33. [许大全, 2002. 光合作用效率 [M]. 上海: 上海科学技术出版社: 33-33.]

YANG L, LOU YF, PENG ZH, et al, 2015. A preliminary study on the type of photosynthetic pathway in *Phyllostachys edulis* and *Dendrocalamus latiflorus* [J]. *J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed)*, 39(5):169-173. [杨丽, 娄永峰, 彭镇华, 等, 2015. 毛竹、麻竹光合途径类型分析 [J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 39(5):169-173.]

YING YQ, GUO J, WEI JF, et al, 2009. Photosynthetic and chlorophyll fluorescent responses of *Phyllostachys pubescens* seedlings to water deficiency stress [J]. *J Beijing for Univ*, 31(6):128-133. [应叶青, 郭璟, 魏建芬, 等, 2009. 水分胁迫下毛竹幼苗光合及叶绿素荧光特性的响应 [J]. *北京林业大学学报*, 31(6):128-133.]

YING YQ, GUO J, WEI JF, et al, 2011. Effects of drought stress on physiological characteristics of *Phyllostachys edulis* seedlings [J]. *Chin J Ecol*, 30(2):262-266. [应叶青, 郭璟, 魏建芬, (下转第 203 页 Continue on page 203)