

DOI: 10.3969/j.issn.1000-3142.2013.04.009

马兰涛, 陈双林. *Guadua amplexifolia* 光合季节动态[J]. 广西植物, 2013, 33(4): 475-481Ma LT, Chen SL. Seasonal variation in photosynthesis of an introduced bamboo species *Guadua amplexifolia* [J]. *Guihaia*, 2013, 33(4): 475-481

Guadua amplexifolia 光合季节动态

马兰涛¹, 陈双林^{2*}

(1. 福建省漳州市林业局, 福建 漳州 363000; 2. 中国林业科学研究院 亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400)

摘要: 为了解国外引进的优良材用竹种 *Guadua amplexifolia* 在引种地福建省华安县的光合适应性, 在自然条件下测定该竹种不同季节的光合及相关特征参数, 并对不同季节的光合生理参数及其主要环境影响因子进行相关分析和通径分析。结果表明: 其光响应特征参数具有明显的季节性差异, 光饱和点 (*LSP*)、光补偿点 (*LCP*)、光下暗呼吸速率 (*Rd*)、最大净光合速率 (Pn_{max}) 均是 7 月最高, 4 月和 10 月次之, 1 月最低; 四个季节的净光合速率 (*Pn*) 日变化均呈双峰型, 其中 4 月“午休”不明显; 日均净光合速率 4 月 > 7 月 > 10 月 > 1 月; 除空气相对湿度 (*RH*) 外, 蒸腾速率 (*Tr*)、胞间 CO_2 浓度 (*Ci*)、气孔导度 (*Gs*)、饱和水汽压差 (*VPD*)、光合有效辐射 (*PAR*)、叶片温度 (*Tleaf*) 等生理因子和环境因子均与净光合速率 (*Pn*) 显著相关; 不同季节 *Pn* 的主要环境影响因子有所差异, 1 月 *Tleaf* 为 *Pn* 最大的环境影响因子, 而 10 月 *RH* 的影响则明显增大。综合分析整个生长季节, 各测定环境因子对 *Pn* 的影响大小顺序为 $VPD > PAR > RH > Tleaf$ 。

关键词: *Guadua amplexifolia*; 光合日进程; 光响应; 相关分析; 通径分析

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2013)04-0475-07

Seasonal variation in photosynthesis of an introduced bamboo species *Guadua amplexifolia*

MA Lan-Tao¹, CHEN Shuang-Lin^{2*}

(1. Zhangzhou Forestry Bureau, Zhangzhou 363000, China; 2. Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Fuyang 311400, China)

Abstract: Photosynthetic characteristics and main impact factors were measured in different seasons, and the data were analyzed by correlation and path coefficients, and different irradiances were measured in Hua'an County, Fujian Province in order to study *Guadua amplexifolia*'s photosynthesis characteristic, CO_2 assimilation rate on different times in one day. The results indicated that light saturation point (*LSP*), light compensation point (*LCP*), dark respiration rates (*Rd*) and net photosynthesis at saturation light (Pn_{max}) all reached highest in July, lower in April and October, the lowest in January. In all seasons but April, daily course of net photosynthesis rate (*Pn*) had midday-depression pattern. The daily mean value of *Pn* was in the sequence April > July > October > January. All environmental and physiological factors except for relative humidity (*RH*) had significant correlation with *Pn*, such as *Tr*, *Ci*, *Gs*, *VPD*, *PAR*, *Tleaf* and so on. The main environmental factors differed in every season. In January, leaf temperature (*Tleaf*) was the most important factor to *Pn*. But the effect of *RH* increased obviously in October. The effect of tested environmental factor to *Pn* was in the sequence $VPD > PAR > RH > Tleaf$ in the whole growth period.

收稿日期: 2012-12-08 修回日期: 2013-03-29

基金项目: 国家林业局“948”项目(2000-04-16)

作者简介: 马兰涛(1982-), 女, 河北唐县人, 硕士, 工程师, 主要研究方向为森林生理生态 (E-mail) malantao1198@163.com。

*通讯作者: 陈双林, 博士, 研究员, 主要研究方向为竹林生态与培育 (E-mail) cslbamboo@126.com。

Key words: *Guadua amplexifolia*; diurnal change in net photosynthesis; light response; correlation analysis; path coefficients analysis

Guadua amplexifolia 隶属禾本科竹亚科瓜多竹属 (*Guadua*), 为大型丛生竹种, 秆高可达 18 m, 胸径 10~15 cm, 广泛分布于厄瓜多尔、哥伦比亚、巴西、阿根廷等国, 是南美洲主要栽培竹种之一 (江泽慧等 2002)。多数分布于海拔 1 500 m 以下, 年降水量 1 300~4 000 mm, 相对湿度 80% 左右, 气温 20~26 °C 的沿海和内陆地区, 与该地区另一重要竹种狭叶瓜多竹 (*Guadua angustifolia*) 交错分布 (Londoño *et al.*, 1998b)。*G. amplexifolia* 秆壁甚厚, 基部近实心 (邹跃国 2005), 生物量大, 比我国主要经济竹种毛竹高 40% 以上。竹丛形态独特, 成林后呈散生状, 营养空间利用率高, 在材用、防护林和观赏上具有很好的推广应用价值。

光合作用是绿色植物干物质积累和产量形成的基础, 也是植物生理基础性研究的重要内容之一, 一直以来受到人们关注。植物的光合生理特性不仅取决于自身的遗传特性, 还与环境因子密切相关 (夏尚光等, 2007)。研究国外引进竹种 *G. amplexifolia* 在福建华安不同季节的光合生理动态, 不仅可以丰富该竹种光合生理的研究内容, 还可了解其在引种地的生长状况和主要生态限制因子, 为进一步推广应用提供参考。

1 试验地概况

试验地位于福建省华安县竹类植物园, 属中亚热带与南亚热带气候过渡区, 位于 117°32' E 和 25°00' N, 海拔 150 m, 年均气温 21.3 °C, 极端最高气温 39.0 °C, 极端最低气温 -3.8 °C, 无霜期达 320 d。年降水量 1 447.9~2 023.0 mm, 属低山缓坡地, 土壤类型为赤红壤, pH 值 4.31, 土壤疏松, 土层厚度大于 1 m, 有机质含量 31.78 g·kg⁻¹, 全氮、全磷、全钾含量分别为 1.10、0.278 和 0.692 g·kg⁻¹, 速效氮、磷、钾分别为 175.86、和 26.95 mg·kg⁻¹。

2 材料与方法

2.1 试验材料

试验林位于华安竹类植物园西向缓坡地, 2004 年扦插苗移栽造林, 试验期间林分的密度为 2 664 丛 (13 086 株)·hm⁻², 主要为 1~3 a 立竹, 平均地

径 36.5 mm, 最大地径和竹高分别为 58.0 mm 和 11.2 m。

2.2 指标测定

2.2.1 不同季节光合日变化 分别于 2007 年 4、7、10 月和 2008 年 1 月中旬选择晴朗的天气进行。选取 2 a 立竹向阳面中部枝条上健康成熟叶 9 片进行标记测定, 每个叶片测定 3 次, 利用 Li-6400 红外 CO₂ 气体分析仪 (Li-Cor, USA) 于 7:00 到 17:00 每 1 h 测定一次所选叶片净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 等光合生理因子和光合有效辐射 (PAR)、空气相对湿度 (RH)、叶片温度 (T_{leaf})、饱和水汽压差 (VPD) 等环境因子, 以分析光合日变化规律及其影响因子。

2.2.2 光响应的测定 10:00 左右叶片充分活化后进行, 利用 Li-6400 红外 CO₂ 气体分析仪自带的红蓝光源, 光量子通量密度设置为 2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、800、500、200、100、80、50、20、0 μmol·m⁻²·s⁻¹, CO₂ 浓度和相对湿度均为自然状态, 温度根据测定起始时的气温进行系统控制, 以减小测定时间内温度的影响。

2.3 数据处理

用以下模型 (叶子飘 2007) 对光响应曲线模型进行曲线拟合:

$$P_n(I) = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} (I - I_c)$$

式中 α 、 β 、 γ 为 3 个与光合有效辐射无关的参数, I : 光合有效辐射 (即 PAR), P_n : 净光合速率, I_c : 光补偿点 (即 LCP)。

光下暗呼吸速率 R_d 、光饱和点 I_m 和最大净光合速率分别按下式计算:

$$R_d = -\alpha I_c$$

$$I_m = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma)(1 + \gamma I_c)} / \beta - 1}{\gamma}$$

$$P_n(I_m) = \alpha \frac{1 - \beta I_m}{1 + \gamma I_m} (I_m - I_c)$$

在低光强下, 净光合速率随光照强度的增大呈线性变化, 当 $PAR < 100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 对 $PAR - P_n$ 进行直线回归, 可计算出表观量子效率 (AQY) 和光补偿点 (LCP)。

叶片水分利用率 (WUE) 用 P_n / T_r 求得。

数据分析使用 Microsoft Office Excel 2003 和

DPS 分析软件(唐启义等,2000),分别进行回归分析、简单相关分析和通径分析等。

3 结果与分析

3.1 *G. amplexifolia* 不同季节光响应特征

3.1.1 光补偿点(*LCP*) 由表1可知,*LCP* 7月最大4月次之,而1月和10月均很小。光下暗呼吸速率(*Rd*)也呈现出与*LCP*相同的季节性变化规律。7月气温最高,呼吸作用强,*LCP*也高;反之,1月气温最低,*Rd*和*LCP*也相应较低,这与苏文华等(2002)的研究结论一致。10月较4月温度高而*Rd*和*LCP*低,可能与10月气候干燥,*RH*明显低于4月,从而导致的气孔关闭、*G_s*下降有关。

3.1.2 光饱和点(*LSP*) *LSP*为7月>4月>10月>1月。春夏秋三季均为*G. amplexifolia*的生长和出笋

期,夏季试验地高温高湿的气候条件,对原产热带的*G. amplexifolia*的出笋成竹有重要的影响,此时成熟叶片也具有最高的*LSP*,能更好地利用光能和有利的水热条件;测定年份秋季试验地的*RH*明显低于春季,因此叶片因气孔限制导致*LSP*低于春季;冬季最低的*LSP*则可能与温度低有着密切的关系,冬季夜间低温可能对该竹种的生理活性影响更大。

3.1.3 最大净光合速率(*P_{nmax}*) *P_{nmax}*为7月>4月>10月>1月(表1)。夏季正值该竹种生长旺季,成熟的叶片具有较强的光合能力;而春季*P_{nmax}*稍低,但明显高于秋季和冬季;秋季由于*RH*的明显下降,致使*P_{nmax}*明显降低;冬季除低温导致的叶片光合能力下降外,可能还与光响应测定时的高光强在低温条件下产生的光抑制有关,因此*P_{nmax}*较日变化中测得的峰值明显降低。

表1 不同季节光响应曲线特征参数

Table 1 Characteristic parameters of light response curves in different seasons

测定时间 Time	最大净光合速率 <i>P_{nmax}</i> ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点 <i>LCP</i> ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光饱和点 <i>LSP</i> ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	表观量子效率 <i>AQY</i> ($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	光下暗呼吸速率 <i>Rd</i> ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
1月 Jan.	2.94	8.20	1160.88	0.0132	0.209
4月 Apr.	20.3	25.2	1316.18	0.0353	1.46
7月 Jul.	23.1	31.6	2766.65	0.0494	1.95
10月 Oct.	14.4	8.31	1221.24	0.0483	0.623

3.1.4 表观量子效率(*AQY*) 表观量子效率(*AQY*)反应植物对弱光的利用能力(蹇洪英等,2003),植物最大*AQY*理论上在0.08~0.125之间,但自然条件下*AQY*远小于理论上限,生长良好的植物一般在0.04~0.07之间(Long *et al.*,1994),试验值一般在0.03~0.05(许大全,2001),遮荫处理能不同程度地提高*AQY*(郑国生等,2006)。本试验中4、7、10月的*AQY*均在0.03~0.05范围内,与许大全(2001)报道的C₃植物取值范围(约0.055)基本接近;1月*AQY*仅为0.0132,说明冬季*G. amplexifolia*利用光能的效率明显降低,而冬季*LCP*也低,而冬季的*PAR*值较其它季节并无明显下降,表明冬季在实验地限制该竹种光合的主要因子不是光合有效辐射而可能是低温胁迫。

3.2 *G. amplexifolia* 不同季节光合生理日进程规律

3.2.1 *P_n*日进程规律 如图2:a所示,4月8:00开始*P_n*大幅增长,10:00处于较高水平,由于该时间段温度(*Tleaf*)适宜,同时空气相对湿度(*RH*)较大,气孔导度(*G_s*)较高,从而使*P_n*值随光合有效辐射

(*PAR*)的增大而升高,至12:00达第一个峰值(12.8 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。而后只有小幅下降,至14:00出现第二个峰值,数值为第一个峰值的95.25%,该日变化规律被Brodribb *et al.* (2007)描述为“轻度午间抑制(mild midday depression)”。

7月由于*Tleaf*较高,9:00 *P_n*即出现第一个峰值(15.06 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),也是四个季节测定时间内的最高值,随后由于*Tleaf*上升和*RH*下降,*P_n*下降,至12:00降至午间最低值。13:00后则随着*Tleaf*下降和*RH*回升,*P_n*也有所回升,至14:00出现第二个峰值(10.52 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

10月*P_n*第一个峰值出现在10:00,数值为11.41 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,而后逐渐下降,第二个峰值不明显,*P_n*仅为第一个峰值的59.10%,出现在16:00。10:00开始*RH*明显下降至较低水平,而饱和水汽压差(*VPD*)明显高于其它月份,过高的*VPD*造成了局部叶片水分胁迫,导致植物气孔关闭和*G_s*下降,从而限制CO₂进入叶肉细胞(Flexas *et al.*,2006),图2:d显示该时期胞间CO₂浓度(*C_i*)也

是四个季节中最低的。根据 Farquhar *et al.* (1982) 的理论,说明秋季由于低 *RH* 而产生的气孔限制是导致 *G. amplexifolia* 光合“午休”的主导因子。

1月由于 *Tleaf* 低,叶片生理活性相对较弱,光合

能力也较差, *Pn* 值相对其它季节较低。11:00 *Pn* 达到最大值,仅为 $8.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,而后至 16:00 均保持小幅下降趋势,16:00 后 *Pn* 随着 *PAR* 降低和 *Tleaf* 下降而大幅下降。*Gs* 较其它季节低,但 *Ci* 值

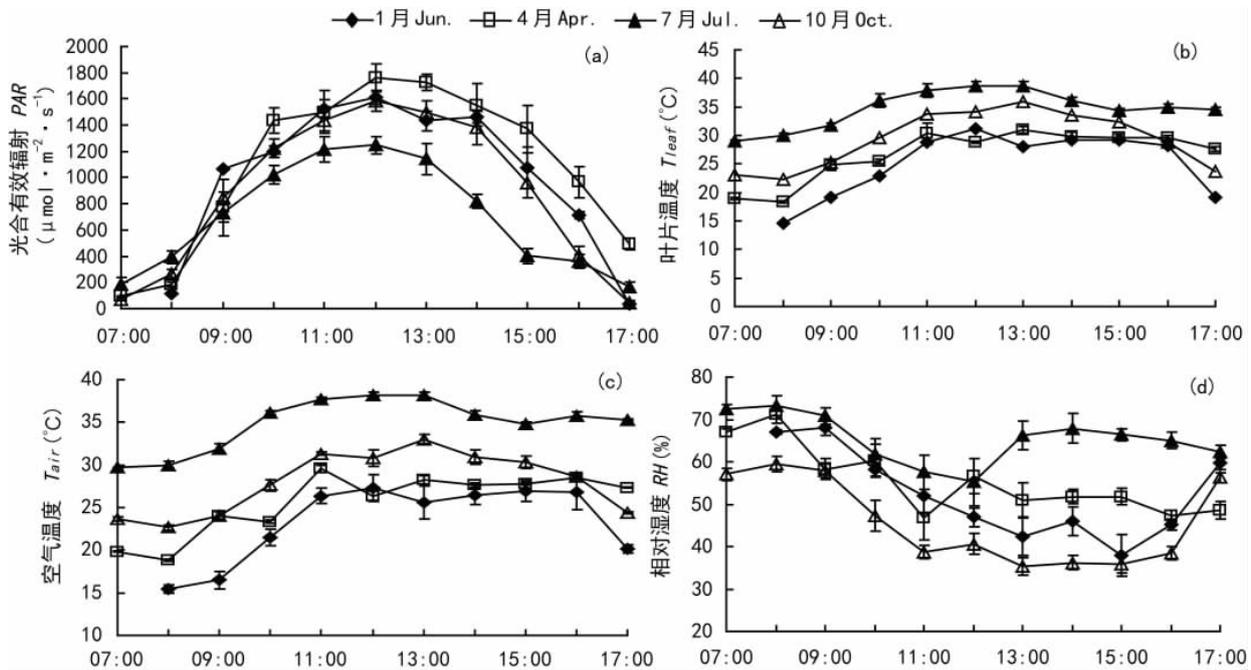


图1 不同季节主要环境因子的日变化

Fig. 1 Diurnal changes of environmental factors in different seasons

则与其它季节相近,且 15:00 后随着 *Gs* 的下降 *Ci* 却明显上升,由此可以认为冬季低温导致光合有关酶活性降低和羧化速率下降等非气孔因素是 *G. amplexifolia* 叶片 *Pn* 下降的主要原因。

3.2.2 *Tr* 日进程规律 四个季节的 *Tr* 日变化规律总体呈单峰型,且峰值均出现在 11:00,没有明显的第二峰(图 2: b)。7月 *Tr* 最高,4月次之,10月和1月较低,尤其是10月10:00前 *Tr* 值与4月相近,而后一直保持接近1月的较低水平,主要是由于持续较低的 *RH*(图 1: b) 导致 *VPD* 升高所致。*VPD* 虽然是植物蒸腾的直接动力,但过高则会导致植物气孔关闭,而气孔是植物体与外界气体交换的“大门”,也是蒸腾作用水分散失的通道(吴炫柯等,2006)。因此,秋季干旱造成 *VPD* 过高,从而导致 *G. amplexifolia* 叶片气孔关闭是 *Tr* 保持低水平的主要因素。而1月较低的 *Tr* 值主要是由于温度和湿度较低共同影响所致。

3.2.3 *WUE* 日进程规律 四个季节的 *WUE* 日变化规律基本一致,均呈双峰型。*Pn* 为负值时,*WUE* 也为

负值,随着 *Pn* 的上升 *WUE* 也开始上升(图 2: e) 8:00~9:00 达最大,而后下降,15:00~16:00 有小幅上升。总体来看,四个季节上午的叶片水分利用率明显高于下午。四个季节相比,10月和1月 *WUE* 的日变化幅度(标准差分别是 2.52 和 3.67) 明显高于4月和7月(标准差分别是 1.01 和 0.83),*WUE* 峰值也明显高于4月和7月,可能与10月和1月试验地相对较干旱 *RH* 只有在早上较高,随后均维持在较低水平,而4月和7月试验地水分相对充足,一天中的 *RH* 均可维持在较高水平有关,这也验证了适度的水分亏缺能提高植物的水分利用率这一结论(Turner, 1990; 张淑勇等 2008; Fitter 2001)。

3.3 各指标之间的相关性分析和环境因子对 *Pn* 的通路分析

表 2 简单相关性分析表明,除 *RH* 之外,*Pn* 和 *Tr* 与各因子之间的相关性均达显著水平,且因子间相关性复杂。*PAR* 不仅是光合作用直接利用的能量,还可以调节大气温度和湿度,影响气孔的开闭。*Gs* 与 *Pn* 和 *Tr* 都呈显著正相关关系。*Ci* 是光合作

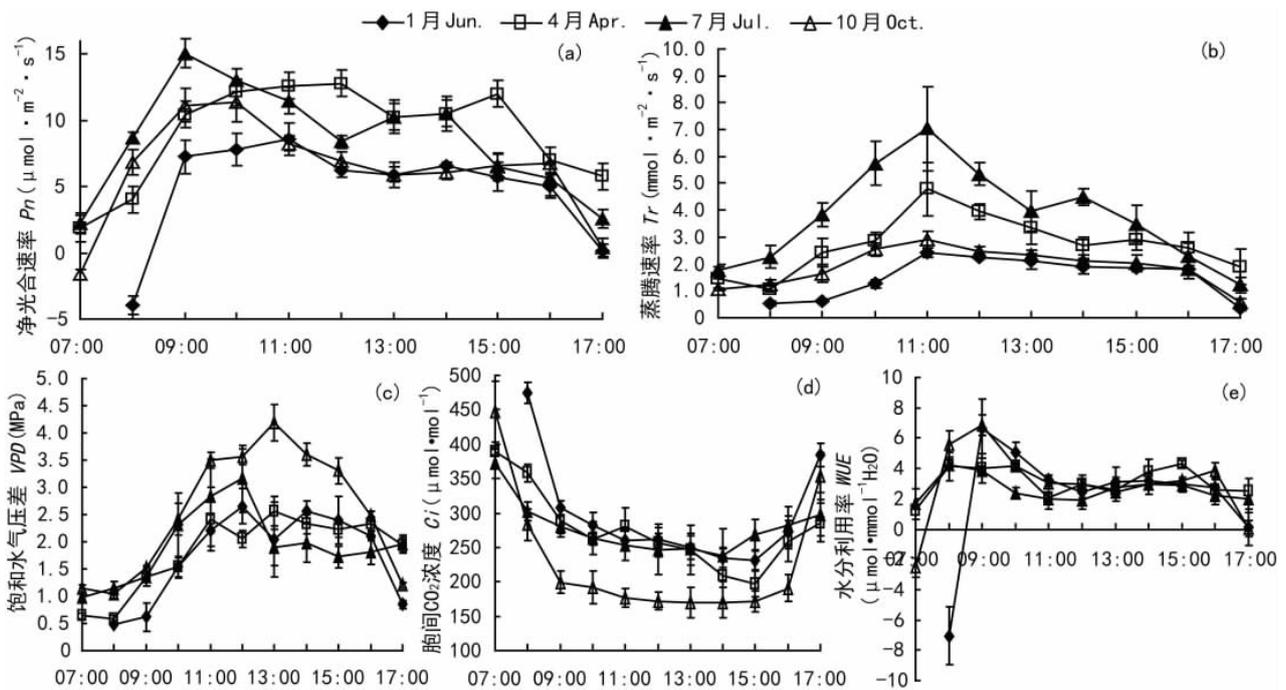


图 2 不同季节光合生理指标的日变化

Fig. 2 Diurnal changes of photosynthetic indexes in different seasons

用直接利用的原料,外界 CO_2 首先通过气体交换进入叶肉细胞,才能被植物利用,与 P_n 极显著负相关。 RH 是 VPD 产生的直接原因, VPD 又是蒸腾的

直接动力,而温度又是影响 VPD 的一个重要因子。 VPD 与 RH 负相关,与 Tr 正相关,与 T_{leaf} 正相关,均达极显著水平。

表 2 光合生理因子和环境因子之间的相关系数表

Table 2 Correlation coefficients among photosynthetic and environmental factors

因子 Factor	净光合速率 P_n	蒸腾速率 Tr	胞间 CO_2 浓度 C_i	气孔导度 G_s	饱和水气压差 VPD	光合有效辐射 PAR	空气相对湿度 RH
Tr	0.769 **						
C_i	-0.653 **	-0.433 **					
G_s	0.586 **	0.641 **	0.0669				
VPD	0.335*	0.471 **	-0.790 **	-0.214			
PAR	0.643 **	0.544 **	-0.681 **	0.0584	0.682 **		
RH	-0.049	-0.0437	0.619 **	0.512 **	-0.789 **	-0.529 **	
T_{leaf}	0.494 **	0.715 **	-0.667 **	0.167	0.759 **	0.452 **	-0.286

注: * 表示 0.05 显著水平; ** 表示 0.01 显著水平。

Note: * represents significant level (0.05); ** represents significant level (0.01).

表 3 的通路分析表明,各季节对 P_n 直接影响较大的主要因子有所不同,1、4、7 月为 T_{leaf} 、 VPD 和 PAR ,10 月为 T_{leaf} 、 VPD 、 PAR 和 RH 。1 月 T_{leaf} 为 P_n 影响最大环境因子,4 月 T_{leaf} 的影响次之,而 10 月 RH 的影响则明显增大,7 月由于温度、湿度适宜, T_{leaf} 和 RH 的影响明显下降,与光合日进程中分析的结论一致。综合分析整个生长季节,各测定环境因子对 P_n 的影响大小顺序为 $VPD > PAR > RH > T_{leaf}$ 。

3.4 *G. amplexifolia* 不同季节日均 P_n 值比较

由表 4 可知,可知各季节日均 P_n 值的大小顺序为 4 月 > 7 月 > 10 月 > 1 月,标准差 7 月最大,4 月最小。

春季叶片的生理活性较强, PAR 也较其它季节高,午后 RH 处于较高水平,8:00~15:00 P_n 均维持在较高水平,且 P_n 只出现午间轻度下降,因此出现了春季该竹种最高日均 P_n 值和最小的标准差;夏季试验地典型的气候特点是高温、高湿,虽然相对其

它季节较低的 PAR 对 P_n 有一定影响,但 P_n 仍可以保持在四个季节中的较高值;秋季日均 P_n 值明显降低,但 $P_{n_{max}}$ 值仍可达到较高水平(表 1),植物叶片仍具有较高的光合能力,只是受环境因素的

限制 P_n 较小,各环境因子中, RH 明显低于其它季节,相对应的 Tr 和 G_s 也较低,且 10:00 以前 RH 较大时 P_n 较高,表明秋旱是影响该竹种 P_n 的一个重要因素;冬季日均 P_n 值在四个季节中最低,除

表 3 各环境因子对 P_n 的通路系数

Table 3 Path coefficients of environmental factors to P_n

时间 Time	环境因子 Environmental factor	直接通路系数 Direct path coefficient	间接通路系数 Indirect path coefficient	→ VPD Through VPD	→ PAR Through PAR	→ RH Through RH	→ $Tleaf$ Through $leaf$	P
1 月 Jan.	VPD	-1.42	2.03		0.489	-0.202	1.74	0.029
	PAR	0.656	0.212	-1.06		-0.117	1.39	
	RH	0.225	-0.650	1.28	-0.343		-1.59	
	$Tleaf$	1.78	-1.08	-1.39	0.513	-0.201		
4 月 Apr.	VPD	-3.19	3.85		0.977	0.606	2.27	<0.001
	PAR	1.21	-0.309	-2.57		0.373	1.89	
	RH	-0.653	0.159	2.96	-0.692		-2.11	
	$Tleaf$	2.28	-1.56	-3.17	1.00	0.604		
7 月 July	VPD	-1.18	1.44		0.874	—	0.564	0.029
	PAR	1.18	-0.465	-0.876		—	0.412	
	$Tleaf$	0.592	0.306	1.12	0.817	—		
10 月 Oct.	VPD	-1.79	2.11		2.63	2.26	-2.78	0.049
	PAR	2.99	-2.40	-1.57		1.71	-2.53	
	RH	-2.39	2.15	1.68	-2.13		2.60	
	$Tleaf$	-2.79	3.16	-1.78	2.71	2.23		

表 4 *G. amplexifolia* 不同季节日平均净光合速率和标准差
Table 4 Daily averages and standard deviations (Stdev)
of P_n in different seasons

测定时间 Time	1 月 Jan.	4 月 Apr.	7 月 Jul.	10 月 Oct.
净光合速率日均值 Daily average of P_n ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	4.95	9.05	8.59	6.25
标准差 Stdev	3.89	3.77	4.08	3.91

早、晚外,其它时刻 P_n 变化幅度较小,峰值也最低,图 2: a 和图 1: b 显示早、晚 P_n 值和 $Tleaf$ 均明显降低,因此低温引起的叶片相关酶活性下降和 Tr 强度的降低可能是导致该季节 P_n 低的重要原因。

4 结论与讨论

光响应曲线特征参数不仅可以反映植物利用光合有效辐射的能力和特点,而且和不同季节的气候条件以及植物的生长阶段和适应对策密切相关。温度过高或过低都会降低植物的光合速率,只有在最适温度条件下净光合速率才能达到最大值。随着温度升高,暗呼吸作用增强, LCP 相应地升高。温度对 LSP 的影响则不同,在最佳温度条件下 LSP 最高,高于或低于最适温度, LSP 都下降。在 30% ~ 80% 的

RH 试验范围内, P_n 随相对湿度的增加而升高, LSP 也增高,饱和光照条件下的光合速率也明显提高(苏文华等 2002)。植物光合生理的时序变化综合反映了其在自然条件的生长状况及其与环境因子的相互作用,由于受一天内环境因子时序变化影响,很多植物会产生光合“午休”现象,“午休”产生的原因主要有强光抑制、高温和低湿等(姜小文等 2003; 金爱武等 2000),光合“午休”限制机理主要有气孔限制和非气孔限制,一般情况下,植物 G_s 的变化规律与 P_n 一致,气孔限制所占比重较大,但环境胁迫可以增大非气孔限制的比重(王焘等 1997)。 *G. amplexifolia* 春夏秋三季在引种地福建省华安县均呈现出 G_s 与 P_n 基本一致的变化趋势,表明光合“午休”的产生主要是气孔限制,冬季光合作用下降则主要是非气孔因素的影响。

相关分析和通路分析表明:测定的各生理因子和环境因子对 P_n 都有显著影响,不同季节的主要影响因子有所差异,综合分析整个生长季节 VPD 对 P_n 的直接通路系数均较大,是影响 P_n 的重要环境因子,这与吴统贵等(2008)研究认为日变化和整个生长季节 VPD 和 P_n 均呈显著的负相关关系和 Carrara et al. (2004) 认为温带混交林整个生长季节白天 CO_2 净同化量主要受 VPD 限制的结论一致。

Silva et al. (2004) 认为整个生长季叶片 P_n 主要受温度和 VPD 影响, 本研究结果有所差异, 可能由于本研究中 7 月温度适宜, 日变化幅度相对较小, VPD 和 PAR 等变化幅度较大的因子对 P_n 产生了较大的影响, 其它月份 T_{leaf} 对 P_n 的直接通径系数均较大。

综合试验结果, *G. amplexifolia* 春季、夏季都具有较高的 LSP 、 $P_{n_{max}}$ 和日均 P_n 值, 表明春夏季节试验地的温度和水分条件适宜, 该竹种具有较高的光合能力和生长速率; 秋季由于较低的 RH (午后低于 40%), *G. amplexifolia* 为减少水分蒸发叶片气孔部分关闭, 从而导致 G_s 下降, 限制 CO_2 进入叶肉细胞, C_i 明显降低, 气孔限制成为该季节光合生理的重要影响因素, 若在秋季改善环境的水分条件, 可以提高光合速率和光能利用率 (黄成林等 2005); 马兰涛等 (2008) 研究认为, 日最低气温 $9\text{ }^{\circ}\text{C}$ 已造成原产热带地区的 *G. amplexifolia* 代谢活性明显下降, 本试验冬季该竹种日均 P_n 、 $P_{n_{max}}$ 、 LSP 和 AQY 等都明显下降, 表明引种地冬季低温已经造成该竹种光合能力下降, 但尚能保持一定的 P_n 日均值, 这对其在试验地的生存至关重要。

致谢 在进行野外试验期间, 受到福建省华安县林业局和竹类植物园的大力支持, 特别感谢邹跃国主任给予的帮助和支持。

参考文献:

- 许大全. 2001. 光合作用效率 [M]. 北京: 科学出版社: 13-15
- 江泽慧. 2002. 世界竹藤 [M]. 沈阳: 辽宁科技出版社: 387
- Brodribb TJ, Holbrook NM. 2007. Forced depression of leaf hydraulic conductance in situ: effects on the leaf gas exchange of forest trees [J]. *Funct Ecol* **21**: 705-712
- Carrara A, Janssens IA, Yuste JC et al. 2004. Seasonal changes in photosynthesis, respiration and NEE of a mixed temperature forest [J]. *Agric For Met* **126**: 15-31
- Farquhar GD, Sharkey TD. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Ann Rev Plant Physiol* **33**: 317-345
- Fitter AH, Hay RKM. 2001. Environmental Physiology of Plants (3rd Edition) [M]. London: Academic Press: 115-122
- Flexas J, Bota J, Galmes J et al. 2006. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress [J]. *Physiol Plant* **127**: 343-352
- Huang CL (黄成林), Zhao CH (赵昌恒), Fu SL (傅松玲) et al. 2005. Photosynthetic physiologic characteristics of *Shibataea hispida* in Anhui Province (安徽休宁倭竹光合生理特性的研究) [J]. *J Anhui Agric Univ* (安徽农业大学学报) **32**(2): 187-191
- Jian HY (蹇洪英), Zou SQ (邹寿青). 2003. The photosynthetic characteristic in leaves of carpet grass-*Axonopus compressus* (地毯草的光合特性研究) [J]. *Guihaia* (广西植物) **23**(2): 181-184
- Jiang XW (姜小文), Yi GJ (易干军), Huo HQ (霍合强) et al. 2003. Studies on photosynthetic characteristics of *Zizyphus mauritiana* Lam (毛叶枣光合特性研究) [J]. *J Fruit Sci* (果树学报) **20**(6): 479-482
- Jin AW (金爱武), Zheng BS (郑炳松), Tao JX (陶金星) et al. 2000. Diurnal change of photosynthetic speed and its influential factors on Lei bamboo (雷竹光合速率日变化及其影响因素) [J]. *J Zhejiang For Coll* (浙江林学院学报) **17**(3): 271-275
- Londoño X. 1998b. A decade of observations of a *Guadua amplexifolia* plantation in Colombia [J]. *J Am Bamb Soc* **12**: 37-42
- Long SP, Humphries S, Falkowski PG. 1994. Photo inhibition of photosynthesis in nature [J]. *Ann Rev Plant Physiol Mol Biol* **45**: 633-662
- Ma LT (马兰涛), Chen SL (陈双林), Li YC (李迎春). 2008. The influence of low temperature stress on the cold-resistance physiological indexes of *Guadua amplexifolia* (低温胁迫对 *Guadua amplexifolia* 抗寒性生理指标的影响) [J]. *For Res* (林业科学研究) **21**(2): 235-238
- Silva EA, DaMatta FM, Ducatti C et al. 2004. Seasonal changes in vegetative growth and photosynthesis of Arabica coffee trees [J]. *Field Crop Res* **89**: 349-357
- Su WH (苏文华), Zhang GF (张光飞). 2002. Studies on the physiological ecology of photosynthesis of *Archangiopteris bipinnata* (二回原始观音座莲蕨光合作用的生理生态学) [J]. *Guihaia* (广西植物) **22**(5): 449-452
- Turner NC. 1990. Plant water relation and irrigation management [J]. *Agric Water Mgt* **17**: 59-73
- Wang T (王焘), Zheng GS (郑国生), Zou Q (邹琦). 1997. A study on photosynthetic midday depression of wheat and mechanism under drought and well-watered condition (干旱与正常供水条件下小麦光合午休及其机理的研究) [J]. *Acta Agric Bor-Sin* (华北农学报) **12**(4): 48-51
- Wu TG (吴统贵), Zhou HF (周和峰), Wu M (吴明) et al. 2008. Dynamic of *Salix matsudana* photosynthesis and its relations to environmental factors (旱柳光合作用动态及其与环境因子的关系) [J]. *Chin J Ecol* (生态学杂志) **27**(12): 2056-2061
- Wu XK (吴炫柯), Li YJ (李永健), Li YR (李杨瑞). 2006. The changes of gas exchange character and photosynthetic enzyme activity in different cassava varieties (不同木薯品种气体交换特性及光合酶活性的变化) [J]. *Subtr Agric Res* (亚热带农业研究) **2**(3): 179-183
- Xia SG (夏尚光), Zhang JC (张金池), Liang SY (梁淑英). 2007. Research on photosynthetic daily course of *Ulmus crassifolia* and its influencing factors (南方岩榆光合作用日变化及其影响因素研究) [J]. *Subtr Plant Sci* (亚热带植物科学) **36**(3): 8-11
- Ye ZP (叶子飘). 2007. Application of light-response model in estimating the photosynthesis of super-hybrid rice combination-II Youming 86 (光响应模型在超级杂交稻组合-II 优明 86 中的应用) [J]. *Chin J Ecol* (生态学杂志) **26**(8): 1323-1326
- Zhang SY (张淑勇), Zhou ZF (周泽福), Zhang GC (张光灿) et al. 2008. Characteristic of photosynthesis, respiration and water utility of four tree species of natural secondary shrubs in a semi-arid loess hilly-gully region (半干旱黄土丘陵区 4 种天然次生灌木光合生理和水分利用特征) [J]. *Sci Silv Sin* (林业科学) **44**(12): 140-146
- Zheng GS (郑国生), He XL (何秀丽). 2006. Studies on the photosynthetic improvement in the leaves of field tree peony through shading treatment in summer (夏季遮荫改善大田牡丹叶片光合功能的研究) [J]. *Sci Silv Sin* (林业科学) **42**(4): 27-32
- Zou YG (邹跃国). 2005. A study on change pattern of young stands structure of *Guadua amplexifolia* (*Guadua amplexifolia* 适生性和幼林结构调控技术) [J]. *J Bamb Res* (竹子研究汇刊) **24**(3): 18-21