# 不同淹水条件下河竹叶片光合生理特性的变化

李迎春<sup>1,2</sup>, 郭子武<sup>2</sup>, 陈双林<sup>2,①</sup>, 岳永德<sup>1</sup>, 刘玉芳<sup>2</sup>, 杨清平<sup>2</sup>

(1. 国际竹膝中心, 北京 100102; 2. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 杭州 311400)

摘要:为阐明淹水条件下河竹(Phyllostachys rivalis H. R. Zhao)叶片的光合生理特性,设置对照组(CK,正常供水) 及中度淹水(T1,水面高出基质表面5 cm)和重度淹水(T2,水面高出基质表面 10 cm)处理组,对持续淹水 360 d内 2 年生河竹幼苗叶片的光合气体交换参数、光响应曲线、光合特征参数、资源利用效率参数、光合色素含量及比值的 变化进行了分析;在此基础上,探讨了河竹对淹水环境的适应性。结果表明:随淹水时间延长,2个处理组的多数光 合生理参数呈"升高—降低—升高"的变化趋势,且多数参数在淹水90 d 时达到峰值、在淹水270 d 时达到谷值;T1 组的各项光合生理参数总体上高于 T2 组。淹水 30~180 d,与 CK 组相比,2 个处理组的净光合速率(Pn)、蒸腾速 率(Tr)、气孔导度(Gs)、胞间 CO,浓度(Ci)和叶面饱和水汽压亏缺(Vpdl)总体上降低,表观量子效率(AQY)显著 降低;气孔限制值(Ls)升高,而光饱和点(LSP)和光补偿点(LCP)显著升高;Tl 组的最大净光合速率(Pm,)略降 低,而 T2 组的 P<sub>my</sub>值则显著降低;但 2 个处理组的水分利用效率(WUE)、表观 CO,利用效率(CUE)和表观光能利 用效率(LUE)却无明显变化。淹水 270 和 360 d,与 CK 组相比,2 个处理组的 Pn、Tr、Gs、Ls 和 Vpdl 值降低, Pmax、 LSP、LCP、WUE、CUE 和 LUE 值显著降低, 仅 Ci 值升高; T1 组的 AQY 值略降低, 而 T2 组的 AQY 值则显著降低。 2个处理组的光响应曲线变化趋势与 CK 组相似,但随淹水时间延长,2个处理组的 Pn 值变幅不同,其中 Tl 组的 Pn 值总体上高于 T2 组。淹水 30 和 90 d,与 CK 组相比, T1 组的叶绿素 b(Chlb)和总叶绿素(Chl)含量总体上显著 升高,而T2组的Chlb和Chl含量总体上显著降低;2个处理组的叶绿素a(Chla)和类胡萝卜素(Car)含量以及 Chla/Chlb和Chl/Car值也显著降低。淹水180~360d,仅2个处理组的Chla/Chlb值显著升高,而其他光合色素含 量及比值总体上显著降低。综合分析结果显示:河竹叶片 Pn 值在淹水前期和中期下降的主要原因为气孔限制,而 在淹水后期下降的主要原因为非气孔限制。河竹对淹水环境有较强耐受性,并对长期淹水有一定的适应性;此外, 中度淹水条件下河竹叶片的光能转化效率、对光辐射的利用范围和对光变化的适应能力均高于重度淹水条件。

关键词:河竹;淹水;光合气体交换参数;光合特征;资源利用效率参数;光合色素

中图分类号: Q945.11; Q948.112<sup>+</sup>.3; S795.9 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2016)04-0042-11 DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2016.04.06

**Changes in photosynthetic and physiological characteristics of leaf of** *Phyllostachys rivalis* **under different flooding conditions** LI Yingchun<sup>1,2</sup>, GUO Ziwu<sup>2</sup>, CHEN Shuanglin<sup>2,①</sup>, YUE Yongde<sup>1</sup>, LIU Yufang<sup>2</sup>, YANG Qingping<sup>2</sup> (1. International Center for Bamboo and Rattan, Beijing 100102, China; 2. Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, China), *J. Plant Resour.* & *Environ.*, 2016, **25**(4): 42–52

**Abstract**: In order to clarify photosynthetic and physiological characteristics of leaf of *Phyllostachys rivalis* H. R. Zhao under flooding condition, the control group (CK, normal water supplying), moderate flooding (T1, water surface higher than substrate surface 5 cm) and severe flooding (T2, water surface higher than substrate surface 10 cm) treatment groups were set up, changes in photosynthetic gas exchange parameters, light response curve, photosynthetic characteristic parameters, resource use efficiency parameters, contents and ratios of photosynthetic pigments in leaf of two-year-old seedling of

<sup>①</sup>通信作者 E-mail: cslbamboo@126.com

收稿日期:2016-05-04

基金项目:浙江省省院合作项目(2012SY05);浙江省自然科学基金资助项目(LY13C160001);中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(RISF61258)

作者简介:李迎春(1976—),女,山东高唐人,博士研究生,助理研究员,主要研究方向为竹林生理生态。

P. rivalis during continuously flooding for 360 d were analyzed. On this basis, adaptability of P. rivalis to flooding environment was discussed. The results show that with prolonging of flooding time, most photosynthetic and physiological parameters of two treatment groups appear the changing trend of "increasing-decreasing-increasing", and most parameters reach the peak value when flooding for 90 d and reach the valley value when flooding for 270 d. Various photosynthetic and physiological parameters of T1 group are generally higher than those of T2 group. When flooding for 30-180 d, compared with CK group, net photosynthetic rate (Pn), transpiration rate (Tr), stomatal conductance (Gs), intercellular CO, concentration (Ci) and vapor pressure deficit of leaf surface (Vpdl) of two treatment groups decrease generally, apparent quantum yield (AQY) decreases significantly; limited stomatal value (Ls) increases, while light saturation point (LSP) and light compensation point (LCP) increase significantly; the maximum net photosynthetic rate (P<sub>max</sub>) of T1 group decreases slightly, while that of T2 group decreases significantly; but there are not obvious changes in water use efficiency (WUE), apparent CO<sub>2</sub> use efficiency (CUE) and apparent light use efficiency (LUE) of two treatment groups. When flooding for 270 and 360 d, compared with CK group, Pn, Tr, Gs, Ls and Vpdl values of two treatment groups decrease, while their P<sub>max</sub>, LSP, LCP, WUE, CUE and LUE values decrease significantly, only Ci value increases; AQY value of T1 group decreases slightly, while that of T2 group decreases significantly. Changing trend of light response curve of two treatment groups is similar to that of CK group, but changing range of Pn value of two treatment groups is different with prolonging of flooding time, in which, Pn value of T1 group is generally higher than that of T2 group. When flooding for 30 and 90 d, compared with CK group, contents of chlorophyll b (Chlb) and total chlorophyll (Chl) of T1 group increase significantly in general, while those of T2 group decrease significantly in general; contents of chlorophyll a (Chla) and carotenoid (Car) and Chla/Chlb and Chl/Car values of two treatment groups also decrease significantly. When flooding for 180-360 d, only Chla/Chlb value of two treatment groups increases significantly, while other photosynthetic pigment contents and ratios decrease significantly in general. The comprehensive analysis result shows that the main reason for decreasing of Pn value of leaf of P. rivalis at early and middle flooding stages is stomatal limitation, while that at later stage is mainly non-stomatal limitation. P. rivalis has stronger tolerance to flooding environment, and has a certain adaptability to long-term flooding. In addition, efficiency of light energy conversion, utilization range to light radiation and adaptability to light change of leaf of P. rivalis under moderate flooding condition all are higher than those under severe flooding condition.

Key words: *Phylllostachys rivalis* H. R. Zhao; flooding; photosynthetic gas exchange parameter; photosynthetic characteristics; resource use efficiency parameter; photosynthetic pigment

光合作用是植物生长发育的能量和物质基础,对 植物体内能量的吸收、固定、分配及转化具有重要作 用<sup>[1]</sup>。在淹水胁迫条件下,耐淹植物叶片的光合速率 和气孔导度等指标在短时间内呈下降趋势,而不耐淹 植物叶片的光合速率和气孔导度等指标则长时间呈 下降趋势<sup>[2-3]</sup>。气孔导度下降、表观量子效率下降、库 尺寸减少及光合色素含量和组成比例改变等因素可 能是光合速率下降的主要原因<sup>[4]</sup>。耐淹植物通常可 以保持较高的光合速率、气孔导度和蒸腾速率,以维 持较高的光合能力,因此,这些光合气体交换参数在 一定程度上可以作为判定植物耐淹的指标<sup>[5]</sup>。气体 交换能力是影响植物水分和物质循环(碳水化物及营 养物质)的关键因子<sup>[6]</sup>,许多植物在缺氧条件下首先 表现为叶片气孔关闭、CO<sub>2</sub>向叶片扩散的阻力增强,继 而相关光合酶活性降低,最终导致叶片光合能力下 降<sup>[7]</sup>。然而,有些植物在淹水过程中气孔能够重新打 开,使叶片净光合速率逐渐恢复<sup>[8]</sup>。光合色素不仅担 负着光能吸收与转化的重要作用,而且能够在环境变 化过程中通过动态调节各种光合色素间的比例保证 光合系统的正常转运<sup>[9]</sup>,但淹水胁迫条件下不同树种 叶片光合色素含量及组成比例差异明显<sup>[10-12]</sup>。

河竹(Phyllostachys rivalis H. R. Zhao)隶属禾本 科(Poaceae)刚竹属(Phyllostachys Sieb. et Zucc.)水竹 组(Sect. Heterocladae Z. P. Wang),为复轴型混生竹 种,主要分布在浙江、福建及广东等地,生于溪涧边或 山沟旁,性喜水湿<sup>[13]</sup>。河竹的鞭根极为发达,其竹鞭 韧皮部密生1圈肉眼可见的气孔,呈现出明显的耐淹 植物特征<sup>[14]</sup>。刘玉芳等<sup>[15]</sup>发现,河竹通过改变根系 的形态可塑性和生理可塑性适应淹水环境,并在长期 淹水环境下自然生长和更新。目前,关于河竹的研究 主要集中在淹水环境下其鞭根系统的生物量分 配<sup>[15]</sup>、生理指标<sup>[16]</sup>及主要养分含量和积累量<sup>[17]</sup>等方 面,基本上揭示了河竹鞭根对淹水环境的养分生理适 应策略,但是对河竹叶片如何通过能量吸收、固定、分 配和转化适应长期淹水胁迫的生理机制尚未明确。

通过植物叶片气体交换特征可以明确植物的光 合特性和水分利用效率及其与环境之间的关系<sup>[18-20]</sup>。 为此,作者对不同淹水条件下河竹叶片的光合气体交 换参数、光响应曲线、光合特征参数、资源利用效率参 数、光合色素含量及比值的变化规律进行了比较,初 步探讨了淹水条件下河竹对光能过剩的保护机制及 其对资源利用的能力,以期为河竹在江、河、湖库区等 自然消落带生境中的应用提供基础研究数据。

### 1 研究地概况和研究方法

#### 1.1 研究地概况

研究地位于浙江省临安市太湖源观赏竹种园内。 该区域属中亚热带湿润季风气候,年均温15.4℃,极 端最低温和极端最高温分别为-13.3℃和40.2℃, 日均温大于10℃的活动积温约5100℃,年日照时数 1850~1950h,年均无霜期235d,年降水量1250~ 1600 mm,年均空气相对湿度在80%以上。

#### 1.2 材料

于 2012 年 2 月在研究地内的河竹种苗林中挖取 2 年生小丛状竹苗,每株保留 5 或 6 个盘枝。选择规 格基本一致[地径(1.0±0.2) cm、株高(1.03±0.38) m]的竹苗,将其移栽到上口径 32 cm、下口径 23 cm、 高 27 cm 的加仑盆中,每盆栽植 10 株立竹;以 V(红 壤):V(细沙)=3:1 混合基质作为栽培基质,每盆装栽 培基质约 15 kg。移栽后采取正常喷灌及清除竹笋和 杂草等日常管理措施。

### 1.3 方法

1.3.1 淹水处理方法 设置3个处理组:CK组(对 照,正常供水),定期人工喷灌供水使栽培基质的相对 含水率保持在85%左右;T1组(中度淹水),水面高出 基质表面5 cm,即相对淹水深度约为竹苗地上部高度 的5%;T2组(重度淹水),水面高出基质表面10 cm, 即相对淹水深度约为竹苗地上部高度的10%。于 2013年4月15日,将供试竹苗连盆置于长4.3 m、宽 3.3 m、深0.5 m的水泥池中进行处理。每个处理组 40 盆,每盆视为1个重复。 1.3.2 光合气体交换参数的测定 在淹水 30、90、 180、270 和 360 d,每处理组随机选取 3 盆,在所有竹 苗从顶部向下数第 3 和第 4 盘枝的成熟叶片中随机 选取 10 枚叶片测定光合气体交换参数。在测定当日 9:00 至 10:00,采用 LI-6400 便携式光合仪(美国 LI-COR 公司)测定叶片的净光合速率(Pn)、蒸腾速率 (Tr)、胞间 CO<sub>2</sub>浓度(Ci)、气孔导度(Gs)、空气 CO<sub>2</sub>浓 度(Ca)和叶面饱和水汽压亏缺(Vpdl);测定时,光量 子通量密度(PPFD)设为 1 000 µmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,气体 流速为 500 µmol·s<sup>-1</sup>。根据所测数据计算气孔限制 值(Ls)、水分利用效率(WUE)、表观 CO<sub>2</sub>利用效率 (CUE)和表观光能利用效率(LUE)。

1.3.3 光响应曲线的测定 在淹水 30、90、180、270 和 360 d,每处理组随机选取 3 盆,在所有竹苗从顶部 向下数第 3 和第 4 盘枝的成熟叶片中随机选取 10 枚,充分活化后在测定当日 9:00 至 10:00 用 LI-6400 便携式光合仪自带的红蓝光源测定叶片光响应曲线。 测定时,PPFD 设为 2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、 800、500、200、100、80、50、20 和 0  $\mu$ mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,叶 室 CO<sub>2</sub>浓度设为 370 ~ 390 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,叶片温度 设为 25 ℃ ~ 30 ℃,空气相对湿度 65% ~ 75%。

1.3.4 光合色素含量的测定 在淹水 30、90、180、 270 和 360 d,分别采集上述所有样叶及周围成熟叶 片,按处理组混匀;分别称取叶片 0.5 g,采用改良浸 提法<sup>[21]</sup>提取叶片的光合色素,并用 UV-2100 型分光 光度计(上海美谱达仪器有限公司)测定浸提液在波 长 663、645 和 470 nm 处的光密度值,重复测定 3 次。 根据所测数据计算叶绿素 a(Chla)、叶绿素 b(Chlb)、 总叶绿素(Chl) 和类胡萝卜素(Car)的含量,并计算 Chla/Chlb 和 Chl/Car 值。

#### 1.4 数据处理及统计分析

气孔限制值(Ls)、水分利用效率(WUE)、表观 CO<sub>2</sub>利用效率(CUE)和表观光能利用效率(LUE)分别 根据公式"Ls = 1 - Ci/Ca<sup>[22]</sup>"、"WUE = Pn/Tr<sup>[23]</sup>"、 "CUE = Pn/Ci<sup>[24]</sup>"和"LUE = Pn/PPFD<sup>[25-26]</sup>"计算。采 用最小二乘法对 Pn 与 PPFD 间的关系进行拟合分析, 方程式为"Pn =  $P_{max} \cdot (1 - C_0 \cdot e^{-AQY \cdot PPFD/P_{max}})^{[27]}$ ",式 中,  $P_{max}$ 为最大净光合速率; AQY 为表观量子效率;  $C_0$ 为度量弱光下净光合速率趋于 0 的指标。光补偿点 (LCP)根据公式"LCP =  $P_{max} \cdot \ln(C_0)/AQY$ "计算; 假 定 Pn 达到  $P_{max}$ 的 99% 时 PPFD 为光饱和点(LSP), 计 算公式为"LSP =  $P_{max} \cdot \ln(100C_0)/AQY$ <sup>[28]</sup>"。

## 2 结果和分析

# **2.1** 不同淹水条件下河竹叶片光合气体交换参数的 变化

不同淹水条件下河竹叶片光合气体交换参数的

变化见表1。由表1可以看出:随淹水时间的延长,各 处理组河竹叶片的各项光合气体交换参数大多呈"升 高一降低—升高"的变化趋势,且多数在淹水90d时 达到峰值、在淹水270d时达到谷值。

淹水 30 d, T1 组(中度淹水,水面高出基质表面 5 cm) 仅蒸腾速率(Tr) 与 CK 组(对照组,正常供水) 差异显著(P<0.05),且较 CK 组下降 24.9%;其余光 合气体交换参数与 CK 组均无显著差异(P>0.05)。 T2 组(重度淹水,水面高出基质表面 10 cm)的净光 合速率(Pn)、Tr 值和气孔导度(Gs)分别较 CK 组下

表 1 不同淹水条件下河竹叶片光合气体交换参数的变化  $(\overline{X}\pm SD)^{1}$ Table 1 Changes in photosynthetic gas exchange parameters of leaf of *Phyllostachys rivalis* H. R. Zhao under different flooding conditions  $(\overline{X}\pm SD)^{1}$ 

处理组 <sup>2)</sup>	不同淹水时间叶片的净光合速率/µmol・m <sup>-2</sup> ・s <sup>-1</sup> Net photosynthetic rate of leaf at different flooding times				
Treatment group <sup>2)</sup>	30 d	90 d	180 d	270 d	360 d
СК	9.05±0.72a	10.74±0.57a	8.41±0.15a	5.85±0.54a	9.03±0.31a
T1	8.86±0.70a	11.47±0.26a	8.06±0.51a	$4.73 \pm 0.19 \mathrm{b}$	$6.30{\pm}0.30{\rm b}$
T2	$6.50{\pm}0.38\mathrm{b}$	$9.04{\pm}0.29{\rm b}$	$5.63\pm0.15\mathrm{b}$	3.84±0.17c	$4.61\pm0.46c$
	不同淹水时间叶片的蒸腾速率/mmol・m <sup>-2</sup> ・s <sup>-1</sup> Transpiration rate of leaf at different flooding times				
$Treatment \ group^{2)}$	30 d	90 d	180 d	270 d	360 d
СК	1.73±0.05a	1.83±0.25a	1.22±0.24a	0.89±0.15a	1.06±0.08a
T1	$1.30\pm0.00\mathrm{b}$	$1.40 \pm 0.11 \mathrm{b}$	1.23±0.05a	0.91±0.06a	$0.96\pm0.04$ ab
T2	$1.25{\pm}0.12\mathrm{b}$	$1.41\pm0.15\mathrm{b}$	$0.88{\pm}0.09{\rm b}$	0.94±0.03a	$0.82\pm0.12b$
处理组 <sup>2)</sup>	不同淹水时间叶片的胞间 CO <sub>2</sub> 浓度/µmol·mol <sup>-1</sup> Intercellular CO <sub>2</sub> concentration of leaf at different flooding times				
$Treatment \ group^{2)}$	30 d	90 d	180 d	270 d	360 d
СК	256.72±4.88a	256.30±17.9a	250.10±10.26a	304.85±10.61a	243.07±2.61b
T1	260.74±11.12a	241.40±6.40a	245.25±13.19a	304.83±0.02a	301.23±8.97a
T2	223.59±15.32a	234.77±21.02a	$217.30 \pm 11.78 \text{b}$	$305.10\pm4.36$ ab	324.50±23.08a
处理组 <sup>2)</sup>	不同淹水时间叶片的气孔导度/mol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> Stomatal conductance of leaf at different flooding times				
Treatment group <sup>2)</sup>	30 d	90 d	180 d	270 d	360 d
СК	0.13±0.00a	0.14±0.01a	0.11±0.01a	$0.07\pm0.02\mathrm{b}$	0.10±0.00a
T1	0.13±0.00a	0.12±0.01a	0.10±0.02ab	0.08±0.00a	$0.06{\pm}0.00~{\rm b}$
T2	$0.09{\pm}0.00{\rm b}$	0.12±0.01a	$0.07{\pm}0.02{\rm b}$	$0.05{\pm}0.02{\rm ab}$	$0.06{\pm}0.00~\mathrm{b}$
处理组 <sup>2)</sup>	不同淹水时间叶片的气孔限制值 Limited stomatal value of leaf at different flooding times				
Treatment group <sup>2)</sup>	30 d	90 d	180 d	270 d	360 d
СК	0.36±0.01b	0.37±0.04a	$0.36{\pm}0.03{\rm b}$	0.22±0.02a	0.39±0.01a
T1	$0.35{\pm}0.03{\rm b}$	0.40±0.01a	$0.38\pm0.03$ ab	0.22±0.00a	$0.23{\pm}0.03{\rm b}$
T2	0.43±0.03a	0.42±0.06a	0.45±0.03a	0.22±0.01a	$0.17{\pm}0.05{\rm b}$
处理组 <sup>2)</sup> Treatment group <sup>2)</sup>	不同淹水时间叶面饱和水汽压亏缺/kPa Vapor pressure deficit of leaf surface at different flooding times				
	30 d	90 d	180 d	270 d	360 d
СК	1.34±0.33a	1.68±0.15a	1.64±0.11a	1.59±0.09a	1.61±0.12a
T1	1.30±0.28a	$1.42{\pm}0.02{\rm b}$	$1.41{\pm}0.00{\rm b}$	$1.44\pm0.00\mathrm{b}$	1.53±0.10a
T2	1.36±0.04a	$1.45{\pm}0.12\mathrm{b}$	$1.53\pm0.06$ ab	$1.46\pm0.04\mathrm{b}$	1.49±0.06a

<sup>1)</sup>同列中不同的小写字母表示差异显著(P<0.05) Different small letters in the same column indicate the significant difference (P<0.05).

<sup>2)</sup> CK: 对照(正常供水) The control (normal water supplying); T1: 中度淹水(水面高出基质表面5 cm) Moderate flooding (water surface higher than substrate surface 5 cm); T2: 重度淹水(水面高出基质表面10 cm) Severe flooding (water surface higher than substrate surface 10 cm).

降 28.2%、27.7% 和 30.8%, 气孔限制值(Ls) 较 CK 组升高 19.4%, 且差异均达到显著水平; 其余光合气 体交换参数与 CK 组无显著差异。

淹水 90 d,T1 组仅 Tr 值和叶面饱和水汽压亏缺 (Vpdl)较 CK 组显著降低;T2 组的 Pn、Tr 和 Vpdl 值 较 CK 组显著降低。2 个淹水处理组的其余光合气体 交换参数与 CK 组无显著差异。

淹水 180 d, T1 组仅 Vpdl 值显著低于 CK 组; T2 组的 Pn 值、Tr 值、胞间 CO<sub>2</sub>浓度(Ci)和 Gs 值显著低于 CK 组, Ls 值显著高于 CK 组。2 个淹水处理组的 其余光合气体交换参数与 CK 组无显著差异。

淹水 270 d, T1 组的 Pn 和 Vpdl 值显著低于 CK 组, Gs 值显著高于 CK 组; T2 组的 Pn 和 Vpdl 值均显 著低于 CK 组。2 个淹水处理组的其余光合气体交换 参数与 CK 组无显著差异。

淹水 360 d, T1 和 T2 组的 Pn、Gs 和 Ls 值以及 T2 组的 Tr 值均显著低于 CK 组, 而 Ci 值显著高于 CK 组。其中, T1 组的 Pn、Gs 和 Ls 值较 CK 组分别下降

30.2%、40.0%和41.0%,T2组Pn、Gs、Ls和Tr值较CK组分别下降48.9%、40.0%、56.4%和22.6%,T1和T2组的Ci值较CK组分别升高23.9%和33.5%。2个淹水处理组的其余光合气体交换参数与CK组无显著差异。

由表 1 还可以看出:不同淹水时间 T1 和 T2 组河 竹叶片的 Pn、Tr、Ci、Gs、Ls 和 Vpdl 6 项光合气体交换 参数总体上低于 CK 组,且 T2 组叶片的上述 6 项光合 气体交换参数总体上低于 T1 组。

# 2.2 不同淹水条件下河竹叶片光响应曲线和光合特 征参数的变化

2.2.1 光响应曲线的变化 不同淹水胁迫下河竹叶 片光响应曲线的变化见图 1。由图 1 可以看出:在淹 水处理的不同时间,随光量子通量密度(PPFD)的提 高,各处理组河竹叶片净光合速率(Pn)的变化趋势相 似,在 PPFD 低于 100 μmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>时叶片 Pn 值近 直线升高,在 PPFD 高于 1 000 μmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>时叶片 的 Pn 值趋于稳定,但在平衡状态下各组叶片的 Pn 值



—●-: CK(对照,正常供水 The control, normal water supplying); —■-: T1(中度淹水,水面高出基质表面 5 cm Moderate flooding, water surface higher than substrate surface 5 cm); —▲-: T2(重度淹水,水面高出基质表面 10 cm Severe flooding, water surface higher than substrate surface 10 cm).

A-E: 分别为淹水 30、90、180、270 和 360 d 时河竹叶片的光响应曲线 Representing light response curve of leaf of *P. rivalis* when flooding for 30, 90, 180, 270 and 360 d, respectively.

#### 图1 不同淹水条件下河竹叶片光响应曲线的变化

Fig. 1 Change in light response curve of leaf of Phyllostachys rivalis H. R. Zhao under different flooding conditions

#### 存在一定差异。

淹水 30 d, T1 组(中度淹水,水面高出基质表面 5 cm)叶片的光响应曲线与 CK 组(对照组,正常供水)基本一致,仅 Pn 值略低于 CK 组;T2 组(重度淹水,水面高出基质表面 10 cm)叶片的 Pn 值明显低于 T1 组和 CK 组。淹水 90 d, T1 组叶片的光响应曲线 几乎与 CK 组完全重合,T2 组的 Pn 值仍明显低于 T1 组和 CK 组。淹水 180~360 d,随淹水时间的延长,T1 组的 Pn 值与 CK 组的差异幅度越加明显,而与 T2 组

的差异幅度趋小。

2.2.2 光合特征参数的变化 不同淹水条件下河竹 叶片光合特征参数的变化见表 2。由表 2 可以看出: 随淹水时间的延长,各处理组河竹叶片的最大净光合 速率(P<sub>max</sub>)和表观量子效率(AQY)均呈"升高—降 低—升高"的变化趋势,并且均在淹水 90 d 时达到峰 值、在淹水 270 d 时达到谷值;而叶片的光饱和点 (LSP)和光补偿点(LCP)变化各异,但 LCP 值均在淹 水 270 d 时达到谷值。

表 2 不同淹水条件下河竹叶片光合特征参数的变化(X±SD)<sup>1)</sup>

Table 2 Changes in photosynthetic characteristic parameters of leaf of *Phyllostachys rivalis* H. R. Zhao under different flooding conditions  $(\bar{X}\pm SD)^{1}$ 

处理组 <sup>2)</sup>	不同淹水时间叶片的最大净光合速率/µmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> The maximum net photosynthetic rate of leaf at different flooding times					
group <sup>2)</sup>	30 d	90 d	180 d	270 d	360 d	
СК	9.834±1.370a	11.527±0.181a	8.908±0.477a	6.124±0.131a	9.219±0.544a	
T1	9.390±0.579a	11.471±0.080a	8.434±0.535a	$4.805 \pm 0.099 \mathrm{b}$	$6.005 \pm 0.355 \mathrm{b}$	
T2	$6.263{\pm}0.692{\rm b}$	$8.994{\pm}0.221\mathrm{b}$	$5.880{\pm}0.090{\rm b}$	$3.721 \pm 0.105 c$	$5.603{\pm}0.331\mathrm{b}$	
处理组 <sup>2)</sup> Treatment	不同淹	水时间叶片的表观量子效率 Apparent quantum yield of leaf at different flooding times				
group <sup>2)</sup>	30 d	90 d	180 d	270 d	360 d	
СК	$0.054 \pm 0.006 a$	$0.065 \pm 0.002 a$	0.049±0.001a	$0.033 \pm 0.001 \mathrm{b}$	0.050±0.003a	
T1	0.051±0.006a	$0.051 \pm 0.001 \mathrm{b}$	$0.043 \pm 0.001 \mathrm{b}$	0.037±0.001a	0.046±0.003a	
T2	$0.038{\pm}0.004{\rm b}$	$0.044 \pm 0.002 \mathrm{c}$	$0.036 \pm 0.001 \mathrm{c}$	$0.030 \pm 0.001 \mathrm{c}$	$0.038{\pm}0.002{\rm b}$	
处理组 <sup>2)</sup>	不同淹水时间叶片的光饱和点/µmol・m <sup>-2</sup> ・s <sup>-1</sup> Light saturation point of leaf at different flooding times					
group <sup>2)</sup>	30 d	90 d	180 d	270 d	360 d	
СК	1 034.311±114.156a	$893.651 \pm 21.906 \mathrm{b}$	$872.827 \pm 13.377  \mathrm{b}$	845.764±18.027a	901.410±53.234a	
T1	939.704±103.714a	1 140.074±27.946a	1 085.229±16.633a	$636.482 \pm 13.566$ b	$627.499 \pm 37.058 \mathrm{b}$	
T2	893.753±98.642a	$621.649 \pm 15.238 c$	$518.437 \pm 7.940c$	$364.429 \pm 7.767 c$	341.649±20.176c	
处理组 <sup>2)</sup>	不同淹水时间叶片的光补偿点/µmol・m <sup>-2</sup> ・s <sup>-1</sup> Light compensation point of leaf at different flooding times					
group <sup>2)</sup>	30 d	90 d	180 d	270 d	360 d	
CK	100.330±11.073a	$23.104 \pm 0.566 c$	20.964±0.321c	13.886±0.296a	20.647±1.219a	
T1	$78.319 \pm 8.644 \mathrm{b}$	112.667±2.762a	79.906±1.225a	$6.801 \pm 0.145 \mathrm{b}$	7.464±0.441a	
T2	$68.998 \pm 7.615 \mathrm{b}$	$46.412 \pm 1.138 \mathrm{b}$	$24.672 \pm 0.378 \mathrm{b}$	14.000±0.298a	$20.708 \pm 1.223$ b	

<sup>1)</sup> 同列中不同的小写字母表示差异显著(P<0.05) Different small letters in the same column indicate the significant difference (P<0.05).

<sup>2)</sup> CK: 对照(正常供水) The control (normal water supplying); T1: 中度淹水(水面高出基质表面5 cm) Moderate flooding (water surface higher than substrate surface 5 cm); T2: 重度淹水(水面高出基质表面10 cm) Severe flooding (water surface higher than substrate surface 10 cm).

淹水 30 d, T1 组仅 LCP 值显著低于 CK 组, T2 组 的 P<sub>max</sub>、AQY 和 LCP 值均显著低于 CK 组, 2 个处理组 的其余光合特征参数与 CK 组无显著差异。淹水 90 和 180 d, 仅 T1 组的 P<sub>max</sub>值与 CK 组无显著差异, T1 和 T2 组的其余光合特征参数与 CK 组均有显著差异。 淹水 270 d, 仅 T2 组 LCP 值与 CK 组无显著差异, T1 和 T2 组其余光合特征参数与 CK 组均有显著差异。 淹水 360 d, T1 组的 P<sub>max</sub>和 LCP 值及 T2 组的4 个光合 特征参数均与 CK 组差异显著。 由表 2 还可以看出:不同淹水时间 T1 和 T2 组河 竹叶片的 P<sub>max</sub>、AQY、LSP 和 LCP 4 项光合特征参数总 体上低于 CK 组,且 T2 组叶片的上述 4 项光合特征参 数总体上低于 T1 组。

### 2.3 不同淹水条件下河竹叶片资源利用效率参数的 变化

不同淹水条件下河竹叶片资源利用效率参数的 变化见表3。由表3可以看出:随淹水时间延长,各处 理组河竹叶片的水分利用效率(WUE)、表观 CO<sub>2</sub>利用 效率(CUE)和表观光能利用效率(LUE)均呈"升高—降低—升高"的变化趋势,并且均在淹水 90 d 时达到峰值,在淹水 270 d 时达到谷值。

淹水 30 d,仅 T2(重度淹水,水面高出基质表面 10 cm)组的 LUE 值与 CK 组(对照组,正常供水)差异 显著,T1(中度淹水,水面高出基质表面 5 cm)和 T2 组的其余资源利用效率参数与 CK 组无显著差异。淹 水 90 d,T1 组的 WUE 值和 T2 组 LUE 值与 CK 组差 异显著,T1 和 T2 组的其余资源利用效率参数与 CK 组无显著差异。淹水 180 d,仅 T2 组的 CUE 和 LUE 值与 CK 组差异显著,T1 和 T2 组的其余资源利用效

率参数与 CK 组无显著差异。淹水 270 和 360 d, T1 和 T2 组的各项资源利用效率参数与 CK 组均有显著 差异。至实验结束时(淹水 360 d), T1 和 T2 组的 WUE 值较 CK 组分别下降 23.0% 和 34.0%, CUE 值 较 CK 组分别下降 43.2% 和 62.2%, LUE 值较 CK 组 分别下降 33.3% 和 44.4%。

由表 3 还可以看出:不同淹水时间 T1 和 T2 组河 竹叶片的 WUE、CUE 和 LUE 3 项资源利用效率参数 总体上低于 CK 组,且 T2 组叶片的上述 3 项资源利用 效率参数总体上低于 T1 组。

Table 3 Changes in resource use efficiency parameters of leaf of *Phyllostachys rivalis* H. R. Zhao under different flooding conditions  $(\bar{X}\pm SD)^{(1)}$ 

处理组2)	不同淹水时间叶片的水分利用效率/µmol・mmol <sup>-1</sup> Water use efficiency of leaf at different flooding times				
Treatment group <sup>2)</sup>	30 d	90 d	180 d	270 d	360 d
СК	5.231±1.209a	$5.869 \pm 0.719 \mathrm{b}$	6.893±1.276a	6.573±0.518a	8.519±0.916a
T1	6.815±1.314a	8.193±0.955a	6.553±0.529a	$5.198{\pm}0.292{\rm b}$	$6.563{\pm}0.588\mathrm{b}$
T2	5.200±0.245a	$6.411{\pm}0.490\mathrm{b}$	6.398±0.499a	$4.085 \pm 0.048 \mathrm{c}$	$5.662 \pm 1.166$ b
处理组 <sup>2)</sup> Treatment group <sup>2)</sup>	不同淹水时间叶片的表观 CO <sub>2</sub> 利用效率/mol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> Apparent CO <sub>2</sub> use efficiency of leaf at different flooding times				
	30 d	90 d	180 d	270 d	360 d
СК	0.035±0.002a	0.044±0.004a	0.034±0.001a	0.021±0.001a	0.037±0.001a
T1	0.032±0.006a	$0.045 \pm 0.002 a$	0.033±0.003a	$0.016{\pm}0.001{\rm b}$	$0.021 \pm 0.001 \mathrm{b}$
T2	0.029±0.001a	$0.039 \pm 0.005 a$	$0.026{\pm}0.001{\rm b}$	$0.014 \pm 0.003 \mathrm{b}$	$0.014{\pm}0.002{\rm c}$
处理组 <sup>2)</sup> Treatment group <sup>2)</sup>	不同淹水时间	可叶片的表观光能利用效率	Apparent light use efficiency of leaf at different flooding times		
	30 d	90 d	180 d	270 d	360 d
СК	0.009±0.001a	0.011±0.001a	0.008±0.001a	0.006±0.001a	0.009±0.000a
T1	0.009±0.001a	0.011±0.001a	0.008±0.001a	$0.005\pm\!0.000\mathrm{b}$	$0.006 \pm 0.001 \mathrm{b}$
T2	$0.006{\pm}0.001{\rm b}$	$0.009{\pm}0.000{\rm b}$	$0.006 \pm 0.001 \mathrm{b}$	$0.004{\pm}0.000{\rm c}$	$0.005 \pm 0.001 \mathrm{c}$

<sup>1)</sup>同列中不同的小写字母表示差异显著(P<0.05) Different small letters in the same column indicate the significant difference (P<0.05).

<sup>2)</sup> CK: 对照(正常供水) The control (normal water supplying); T1: 中度淹水(水面高出基质表面5 cm) Moderate flooding (water surface higher than substrate surface 5 cm); T2: 重度淹水(水面高出基质表面10 cm) Severe flooding (water surface higher than substrate surface 10 cm).

# 2.4 不同淹水条件下河竹叶片光合色素含量及其比 值的变化

不同淹水条件下河竹叶片光合色素含量及其比 值的变化见表4。由表4可以看出:不同淹水时间,各 处理组河竹叶片的叶绿素 a(Chla)、叶绿素 b(Chlb)、 类胡萝卜素(Car)和总叶绿素(Chl)含量及 Chla/Chlb 和 Chl/Car 值的变化均存在一定的差异。

淹水 30 d, T1 组叶片的 Chla、Chlb、Car 和 Chl 含量分别较 CK 组升高 9.0%、20.4%、18.8% 和 11.5%,其中 Chlb、Car 和 Chl 含量与 CK 组差异显著; 而 T2 组叶片的这 4 项指标均与 CK 组无显著差异。 淹水90 d, T1 组叶片的 Chla 和 Car 含量较 CK 组分别 下降 27.6%和 30.3%,且 Chlb 含量较 CK 组升高 55.2%,且差异均达到显著水平,而 T2 组叶片的这 3项指标与 CK 组无显著差异;T1和 T2 组叶片的 Chl 含量均高于 CK 组,但均无显著差异。淹水 180~360 d, T1和 T2 组叶片的 Chla、Chlb、Car和 Chl 含量基本 上显著低于 CK 组。

由表4还可以看出:淹水30d,T1和T2组河竹叶 片的Chla/Chlb和Chl/Car值均显著低于CK组。淹 水90d,T1组叶片的Chla/Chlb值显著小于CK组,而 Chl/Car值显著大于CK组;T2组叶片的Chla/Chlb

表3 不同淹水条件下河竹叶片资源利用效率参数的变化(X±SD)<sup>1)</sup>

和 Chl/Car 值与 CK 组无显著差异。淹水 180 d, T1 和 T2 组叶片的 Chla/Chlb 值显著大于 CK 组, 而 Chl/Car 值却显著小于 CK 组。淹水 270 d, 仅 T1 组叶片的 Chl/Car 值与 CK 组无显著差异, T1 和 T2 组叶片的

Chla/Chlb 值以及 T2 组叶片的 Chl/Car 值均显著大于 CK 组。淹水 360 d,仅 T1 组叶片的 Chl/Chlb 值与 CK 组无显著差异,T2 组叶片的 Chla/Chlb 值以及 2 个处 理组叶片的 Chl/Car 值均显著小于 CK 组。

表4 不同淹水条件下河竹叶片光合色素含量及比值的变化(X±SD)<sup>1)</sup>

Table 4 Changes in contents and ratios of photosynthetic pigments in leaf of *Phyllostachys rivalis* H. R. Zhao under different flooding conditions  $(\bar{X}\pm SD)^{(1)}$ 

,							
处理组2)	不同淹水时间叶片的叶绿素 $a$ 含量(Chla)/mg·g <sup>-1</sup> Content of chlorophyll $a$ (Chla) in leaf at different flooding times						
Treatment group <sup>2)</sup>	30 d	90 d	180 d	270 d	360 d		
СК	3.34±0.13ab	2.68± 0.10a	3.58±0.13a	1.95± 0.03a	3.46 ±0.17a		
T1	3.64 ±0.27a	$1.94 \pm 0.29 b$	1.33 ±0.05c	1.15 ±0.12c	$1.96 \pm 0.06 b$		
T2	$3.22 \pm 0.05 \mathrm{b}$	2.93 ±0.22a	$1.74\ \pm 0.07\mathrm{b}$	$1.68\ \pm 0.26\mathrm{b}$	$0.64\ \pm 0.10\mathrm{c}$		
处理组2)	不同淹水时间叶片的	不同淹水时间叶片的叶绿素 b 含量(Chlb)/mg·g <sup>-1</sup> Content of chlorophyll b (Chlb) in leaf at different flooding times					
Treatment group <sup>2)</sup>	30 d	90 d	180 d	270 d	360 d		
СК	0.93 ±0.01b	$2.32 \pm 0.42b$	0.96 ±0.04a	0.56 ±0.05a	0.87 ±0.01a		
T1	1.12 ±0.11a	$3.60 \pm 0.54a$	$0.32 \pm 0.02c$	$0.32 \pm 0.07 \mathrm{b}$	$0.43\ \pm 0.10\mathrm{b}$		
T2	$0.98\ \pm 0.04\mathrm{b}$	$2.45\ \pm 0.41\mathrm{b}$	$0.43\ \pm 0.02\mathrm{b}$	$0.47 \pm 0.06a$	$0.40\ \pm 0.01\mathrm{b}$		
处理组2)	不同淹水时间叶片的	的类胡萝卜素含量(Car)。	$/\mathrm{mg} \cdot \mathrm{g}^{-1}$ Content of car	otenoid (Car) in leaf at d	ifferent flooding times		
$Treatment \ group^{2)}$	30 d	90 d	180 d	270 d	360 d		
СК	$0.69 \pm 0.04 \mathrm{b}$	1.32 ±0.02a	0.82 ±0.03a	0.65 ±0.03a	0.69 ±0.02a		
T1	0.82 ±0.05a	$0.92\ \pm 0.14\mathrm{b}$	$0.42 \pm 0.01 c$	$0.33 \pm 0.02 c$	$0.50~\pm0.08\mathrm{b}$		
T2	$0.69\ \pm 0.02\mathrm{b}$	1.41 ±0.12a	$0.53~\pm 0.02\mathrm{b}$	$0.47\ \pm 0.04\mathrm{b}$	$0.28\ \pm 0.09\mathrm{c}$		
处理组2)	不同淹水时间叶片的总叶绿素含量(Chl)/mg·g <sup>-1</sup> Content of total chlorophyll (Chl) in leaf at different flooding times						
$Treatment \ group^{2)}$	30 d	90 d	180 d	270 d	360 d		
СК	4.27 ±0.13b	4.99 ±0.34a	4.54 ±0.17a	2.51 ±0.02a	4.34 ±0.16a		
T1	$4.76 \pm 0.38a$	$5.54 \pm 0.83a$	$1.65 \pm 0.06 c$	$1.47\ \pm 0.17\mathrm{c}$	$2.39 \pm 0.15$ b		
T2	$4.20\ \pm 0.08\mathrm{b}$	5.38 ±0.62a	$2.17\ \pm 0.09\mathrm{b}$	$2.15~\pm 0.20\mathrm{b}$	$1.04~\pm0.10\mathrm{c}$		
处理组2)	不同淹水时间叶片的 Chla/Chlb 值 Chla/Chlb value in leaf at different flooding times						
$Treatment \ group^{2)}$	30 d	90 d	180 d	270 d	360 d		
СК	3.60 ±0.12a	1.16 ±0.23a	$3.71 \pm 0.02b$	$3.45 \pm 0.12b$	3.96 ±0.25a		
T1	$3.24 \pm 0.08 \mathrm{b}$	$0.54 \pm 0.00 \mathrm{b}$	4.10 ±0.16a	3.59 ±0.33a	4.08 ±0.14a		
T2	$3.30~\pm 0.09\mathrm{b}$	1.20 ±0.11a	4.09 ±0.03a	$3.60 \pm 0.37a$	$1.61~\pm1.61\mathrm{b}$		
处理组2)	不同淹水时间叶片的 Chl/Car 值 Chl/Car value in leaf at different flooding times						
Treatment group <sup>2)</sup>	30 d	90 d	180 d	270 d	360 d		
СК	6.20 ±0.18a	3.78 ±0.25b	5.55 ±0.04a	3.85 ±0.13b	6.32 ±0.13a		
T1	$5.84 \pm 0.10$ b	6.03 ±0.12a	$3.92 \pm 0.06 \mathrm{c}$	$4.43 \pm 0.25$ ab	$4.77 \pm 0.55 $ b		
T2	6.11 ±0.17ab	3.82 ±0.12b	4.12 ±0.03b	4.59 ±0.54a	$3.76 \pm 0.46$ b		

<sup>1)</sup>同列中不同的小写字母表示差异显著(P<0.05) Different small letters in the same column indicate the significant difference (P<0.05).

<sup>2)</sup> CK: 对照(正常供水) The control (normal water supplying); T1: 中度淹水(水面高出基质表面5 cm) Moderate flooding (water surface higher than substrate surface 5 cm); T2: 重度淹水(水面高出基质表面10 cm) Severe flooding (water surface higher than substrate surface 10 cm).

# 3 讨论和结论

净光合速率(Pn)能够直接反映植物的光合作用 能力,其降幅可用于衡量植物对逆境条件的光合响应 能力<sup>[29-31]</sup>。贾中民等<sup>[25]</sup>的研究结果表明:耐淹能力 较强的树种其叶片的 Pn 值在淹水初期有所下降,但 在淹水后期逐步趋于稳定。在淹水深度 5 cm 的条件 下,耐淹能力较强的树种枫杨(*Pterocarya stenoptera* C. DC.)幼苗在持续淹水 1 a 后,其叶片的 Pn 值降为对照 的 54.16%<sup>[25]</sup>; 而不耐淹的树种栓皮栎 (Quercus variabilis Bl.)的幼苗在根部淹水时间短于 50 d 情况 下,其叶片的 Pn 值降至对照的 0.00%~25.00%<sup>[10]</sup>。 本研究中,随淹水时间延长,T1(中度淹水,水面高出 基质表面5 cm)和T2(重度淹水,水面高出基质表面 10 cm)组河竹叶片的 Pn 值均呈"升高—降低—升高" 的变化趋势,并在淹水90d时达到峰值、在淹水270d 时达到谷值;而淹水时间达到 270 和 360 d, T1 和 T2 组叶片的 Pn 值仍能够达到 CK 组(对照组,正常供 水)的50%以上。由此可见,河竹对于相对淹水深度 不超过竹苗地上部高度10%的长期淹水环境具有较 强的耐受能力。总体来看, 淹水 30~180 d, 2 个处理 组河竹叶片的 Pn 值、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs)、 胞间 CO,浓度(Ci)和叶面水汽压亏缺(Vpdl)均低于 CK组,而气孔限制值(Ls)却高于CK组;淹水270和 360 d,2 个处理组的 Pn、Tr、Gs、Ls 和 Vpdl 值均低于 CK组,仅Ci值高于CK组。说明在淹水处理的前期 (30 和 90 d)和中期(180 d),河竹叶片 Pn 值下降的 主要原因为气孔限制;而在淹水处理的后期(270和 360 d),其 Pn 值下降的主要原因则是叶肉细胞光合 活性下降,即非气孔限制。

最大净光合速率( $P_{max}$ )、表观量子效率(AQY)、 光饱和点(LSP)和光补偿点(LCP)4项光合特征参数 是判定植物光合机构运转状况、光合作用能力、光合 利用率及受环境影响程度的重要指标<sup>[32-34]</sup>。其中, AOY 是反映植物光能转化效率的指标之一,其与光饱 和时的 Pmax 值存在显著正相关。本研究中, CK 组河 竹叶片的 AQY 值为 0.033~0.065 µmol·µmol<sup>-1</sup>, 与 自然条件下植物叶片的 AQY 值(0.03~0.06)<sup>[35]</sup>基 本一致;而在淹水条件下,河竹叶片的 AQY 值基本上 均低于 CK 组,且不同淹水时间 T1 组叶片的 AQY 值 与CK组大多无显著差异,但T2组叶片的AQY值与 CK 组均有显著差异,说明在中度淹水条件下,河竹叶 片的光能转化效率高,光合能力强。LSP 和 LCP 分别 代表强光与光合作用关系的上限和下限临界指标,能 反映植物叶片对光辐射的利用范围<sup>[31]</sup>。本研究中. 淹水 90 d 时 T1 组河竹叶片的 LSP 和 LCP 值均较 CK 组显著升高,说明在中度淹水条件下,河竹叶片对光 辐射的利用范围增大,对光环境变化的适应能力更 强,表明一定程度的淹水处理可能对河竹的光能利用 能力无明显影响。

植物的资源利用效率体现在植物对周围环境中

光能、水分、氮素和矿质元素等资源的利用水平上。 叶片的表观光能利用效率(LUE)反映了植物对光能 的捕获和利用效率,能够决定植物能否适应环境并生 存<sup>[36]</sup>;叶片的水分利用效率(WUE)是一个衡量植物 碳固定和水分消耗能力的较稳定指标<sup>[37]</sup>;而表观 CO<sub>2</sub> 利用效率(CUE)则能够反映植物将吸收的碳素转化 为生长和贮存的营养物质的能力<sup>[38]</sup>。在淹水条件 下,植物的耐淹能力同样取决于 LUE、WUE 和 CUE 值<sup>[39-40]</sup>。本研究中,淹水 30~180 d,2 个淹水处理组 河竹叶片的 WUE、CUE 和 LUE 值均与 CK 组无显著 差异,但在淹水 270 和 360 d 则显著低于 CK 组。表 明在淹水条件下,河竹叶片的资源利用效率与淹水时 间长短有关,其中,淹水 180 d 内,河竹叶片的资源利 用效率没有受到显著影响;淹水 180 d 以上,其叶片对 水分、光能和 CO<sub>2</sub>的利用效率均受到显著影响。

植物叶片中的叶绿素(Chl)和类胡萝卜素(Car) 能够参与光合作用过程中对光能的吸收、传递和转化 过程,并能够随着环境的变化动态调整其比例,利于 植物叶片更加合理地分配和耗散光能[41-43]。本研究 中,淹水 30 d 时各淹水处理组河竹叶片的 Chla 含量 或高于或低于 CK 组,但均与 CK 组无显著差异,说明 此时淹水处理对河竹叶片光能转化能力的影响较小; 但同一时期,中度淹水可导致河竹叶片的 Chlb 和 Car 含量较 CK 组显著升高,而重度淹水也可使河竹叶片 的 Chlb 和 Car 含量仅较 CK 组略升高,说明淹水条件 下河竹叶片对光能的吸收和传递能力明显增强。淹 水180~360 d,河竹叶片的总叶绿素含量显著低于 CK 组,表明长期淹水处理可导致河竹叶片中的叶绿 素加速分解。淹水 30 d,2 个处理组间河竹叶片的 Chla/Chlb 值无显著差异但均显著低于 CK 组;而淹水 360 d, T1 组的 Chla/Chlb 值略高于 CK 组, 而 T2 组的 Chla/Chlb 值则显著低于 CK 组,由于 Chla/Chlb 值能 够反映植物叶片的光合作用强度[4],由此说明在重 度淹水条件下,长期淹水可导致河竹叶片光合作用强 度下降。淹水 30 d,2 个处理组河竹叶片的 Chl/Car 值显著低于或略低于 CK 组; 而淹水 360 d, 2 个处理 组的 Chl/Car 值均显著低于 CK 组, 推测短期淹水造 成的河竹叶片 Chl/Car 值下降可能与叶片中 Car 含量 升高有关,而长期淹水导致的叶片 Chl/Car 值下降可 能与叶片中 Chl 含量降低、光合色素合成及积累遭到 破坏有关。

综上所述,不同程度淹水条件下,河竹叶片对光

能的捕获、传递和利用能力均受到一定程度的影响, 河竹叶片的光合气体交换参数、光合特征参数、资源 利用效率参数和光合色素含量均随淹水时间延长呈 "升高—降低—升高"的变化趋势,并且多数参数在淹 水 90 d 时达到峰值、在淹水 270 d 时达到谷值,其中 Pn 值的谷值仍达到 CK 组的 50% 以上。比较而言,中 度淹水(水面高出基质表面 5 cm)条件下河竹叶片的 各项光合生理参数总体上高于重度淹水(水面高出基 质表面 10 cm)条件,说明淹水程度越重,河竹叶片的 光合生理参数受到的影响越大。总体上看,河竹对淹 水环境具有较强的耐受性,对长期淹水也具有一定的 耐受能力。

#### 参考文献:

- [1] 吴统贵,周和锋,吴 明,等.旱柳光合作用动态及其与环境因 子的关系[J].生态学杂志,2008,27(12):2056-2061.
- [2] CHAVES M M, PEREIRA J S, MAROCO J, et al. How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth [J]. Annals of Botany, 2002, 89: 907–916.
- [3] 赵竑绯,赵 阳,张 驰,等.模拟淹水对杞柳生长和光合特性 的影响[J]. 生态学报,2013,33(3):898-906.
- [4] 衣英华, 樊大勇, 谢宗强, 等. 模拟淹水对池杉和栓皮栎光合生 理生态过程的影响[J]. 生态学报, 2008, 28(12): 6021-6033.
- [5] 马瑞娟,张斌斌,蔡志翔,等.不同桃砧木品种对淹水的光合响 应及其耐涝性评价[J].园艺学报,2013,40(3):409-416.
- [6] 董 蕾,李吉跃. 植物干旱胁迫下水分代谢、碳饥饿与死亡机理
  [J]. 生态学报, 2013, 33(18): 5477-5483.
- [7] ASHRAF M, ARFAN M. Gas exchange characteristics and water relations in two cultivars of *Hibiscus esculentus* under waterlogging
   [J]. Biologia Plantarum, 2005, 49: 459-462.
- [8] KOZLOWSKI T T. Responses of woody plants to flooding and salinity
  [J]. Tree Physiology Monograph, 1997, 1: 1–29.
- [9] 朱桂才,杨中艺.水分胁迫下李氏禾叶绿素含量变化研究[J]. 山东农业科学,2009(11):48-50.
- [10] 衣英华,樊大勇,谢宗强,等.模拟淹水对枫杨和栓皮栎气体 交换、叶绿素荧光和水势的影响[J].植物生态学报,2006,30 (6):960-968.
- [11] PARELLE J, ZAPATER M, SCOTTI-SAINTAGNE C, et al. Quantitative trait loci of tolerance to waterlogging in a European oak (*Quercus robur* L.): physiological relevance and temporal effect patterns[J]. Plant, Cell and Environment, 2007, 30: 422-434.
- [12] 吴 静, 王小德, 叶建峰, 等. 涝渍胁迫对鸡爪槭幼苗光合生
  理特性的影响[J]. 西北林学院学报, 2014, 30(5): 26-30.
- [13] 中国科学院中国植物志编辑委员会.中国植物志:第九卷第一分册[M].北京:科学出版社,1996:311.
- [14] ROBERTSON A I, BACON P, HEAGNEY G. The responses of floodplain primary production to flood frequency and timing [J].

Journal of Applied Ecology, 2001, 38: 126-136.

- [15] 刘玉芳,陈双林,郭子武,等.淹水对河竹鞭根系统生物量分 配及异速生长模式的影响[J].林业科学研究,2015,28(4): 502-507.
- [16] 刘玉芳,陈双林,李迎春,等.河竹鞭根对长期淹水环境的生 理响应[J].林业科学研究,2014,27(5):621-625.
- [17] 刘玉芳, 陈双林, 李迎春, 等. 淹水环境下河竹鞭根养分吸收 与积累的适应性调节[J]. 生态学报, 2016, 36(10); 2926-2933.
- [18] 张卫强,贺康宁,田晶会,等.不同土壤水分下侧柏苗木光合
  特性和水分利用效率的研究[J].水土保持研究,2006,13
  (6):44-47.
- [19] 朱启红,徐冬冬,夏红霞,等.淹水胁迫对滴水观音光合气体 交换参数的影响[J].水生态学杂志,2014,35(5):91-94.
- [20] 郭淑红,薛 立,杨振意,等.水淹胁迫对4种园林绿化树种 幼苗气体交换参数的影响[J].华南农业大学学报,2013,34
   (4):548-552.
- [21] 张宪政,陈凤玉,王荣富. 植物生理学实验技术[M]. 沈阳: 辽宁科学技术出版社, 1994: 164-165.
- [22] NIJS I, FERRIS R, BLUM H, et al. Stomatal regulation in a changing climate: a field study using free air temperature increase (FATI) and free air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) [J]. Plant, Cell and Environment, 1997, 20: 1041–1050.
- [23] BERRY J, BJÖRKMAN O. Photosynthesis response and adaptation to temperature in higher plants [J]. Annual Review of Plant Physiology, 1980, 31: 491-543.
- [24] 何维明,马风云.水分梯度对沙地柏幼苗荧光特征和气孔交换 的影响[J].植物生态学报,2000,24(5):630-634.
- [25] 贾中民,魏 虹,田晓峰,等.长期水淹对枫杨幼苗光合生理和叶绿素荧光特性的影响[J].西南大学学报(自然科学版), 2009,31(5):124-129.
- [26] PEÑUELAS J, FILELLA I, LLUSIÀ J, et al. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia* [J]. Journal of Experimental Botany, 1998, 49: 229-238.
- [27] BASSMAN J H, ZWIER J C. Gas exchange characteristics of Populus trichocarpa, Populus deltoides and Populus trichocarpa × P. deltoides clones[J]. Tree Physiology, 1991, 8: 145–159.
- [28] 张小全,徐德应. 杉木中龄林不同部位和叶龄针叶光合特性的 日变化和季节变化[J]. 林业科学,2000,36(3):19-26.
- [29] 王 瑞,梁坤伦,周志宇,等.不同淹水梯度对紫穗槐的营养 生长和生理响应[J]. 草业学报,2012,21(1):149-155.
- [30] 王振夏,巍 虹,李昌晓,等. 土壤水分交替变化对湿地松幼 苗光合特性的影响[J]. 西北植物学报, 2012, 32(5):980-987.
- [31] 唐晓芬,王 彬,王玉杰,等.不同酸度模拟酸雨对重庆缙云山2种阔叶树光合特性的影响[J].植物资源与环境学报,2015,24(4):45-51.
- [32] 徐伟洲,徐炳成,段东平,等.不同水肥条件下白羊草光合生 理生态特征研究Ⅱ.光响应曲线[J].草地学报,2010,18(6):

773-779.

- [33] 段爱国, 张建国, 何彩云, 等. 干热河谷主要植被恢复树种干 季光合光响应生理参数[J]. 林业科学, 2010, 46(3): 59-73.
- [34] 蒋冬月, 钱永强, 刘俊祥, 等. 基于光合-光响应特性的柳树优 良无性系光能利用效率的评价[J]. 北京林业大学学报, 2015, 37(5): 49-61.
- [35] 蹇洪英, 邹寿青. 地毯草的光合特性研究[J]. 广西植物, 2003, 23(2): 181-184.
- [36] 刘玉静,董周焱,柏新富,等.烟台海岸防护林带6树种资源
  利用效率比较[J].山东农业大学学报(自然科学版),2015,46(4):570-575.
- [37] 郑淑霞, 上官周平. 8 种阔叶树种叶片气体交换特征和叶绿素 荧光特性比较[J]. 生态学报, 2006, 26(4): 1080-1087.
- [38] 宋英石,李 锋,王效科,等.城市地表硬化对银杏生境及生 理生态特征的影响[J].生态学报,2014,34(8):2164-2171.
- [39] CRAWFORD R M M, BRAENDLE R. Oxygen deprivation stress in a changing environment [J]. Journal of Experimental Botany, 1996, 47: 145-159.

- [40] 潘 澜,薛 立. 植物淹水胁迫的生理学机制研究进展[J]. 生态学杂志, 2012, 31(10): 2662-2672.
- [41] RONZHINA D A, NEKRASOVA G F, P YANKOV V I. Comparative characterization of the pigment complex in emergent, floating, and submerged leaves of hydrophytes [J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2004, 51: 21–27.
- [42] 李玉灵,朱 帆,王俊刚,等.水分胁迫下臭柏(Sabina vulgaris Ant.)光合特性和色素组成的季节变化[J]. 生态学报, 2009, 29(8):4346-4352.
- [43] 韦继光,曾其龙,姜燕琴,等.水分胁迫及恢复正常水分供应 后兔眼蓝浆果生长及光合特性的变化[J]. 植物资源与环境学 报,2015,24(3):77-84.
- [44] 何 军,许 兴,李树华,等.水分胁迫对牛心朴子叶片光合 色素及叶绿素荧光的影响[J].西北植物学报,2004,24(9): 1594-1598.

(责任编辑: 佟金凤)

# 欢迎订阅 2017 年《生态与农村环境学报》

《生态与农村环境学报》系国家环境保护部主管、国家环 境保护部南京环境科学研究所主办的学术期刊,是中文核心 期刊(GCJC)、中国科学引文数据库(CSCD)核心期刊、中国学 术期刊评价研究报告(RCCSE)中国权威学术期刊、中国科技 论文统计源期刊(中国科技核心期刊),被中国科技论文与引 文数据库(CSTPCD)、中文社会科学引文索引(CSSCI)、中国学 术期刊综合评价数据库(CAJCED)、中国期刊全文数据库 (CJFD)、中国核心期刊(遴选)数据库、CA、CABI、BA、BP、BD、 UPD、GeoBase、ZR、EM、Scopus、AGRIS、中国农业文摘、中国生 物学文摘、中国学术期刊文摘、地球与环境科学信息网(EES) 等国内外重要刊库网收录。系全国优秀环境科技期刊、江苏 省优秀期刊、中国期刊协会赠建全国百家期刊阅览室指定赠 送期刊。

本刊宗旨:及时报道生态与农村环境保护领域研究的动态、理论、方法与成果等。主要栏目:研究报告、研究简报、研究方法、专论与综述、学术讨论与建议等。主要内容:1)区域 环境与发展,包括生态环境变化与全球环境影响、区域生态环 境风险评价、环境规划与管理、区域生态经济与生态安全等; 2)自然保护与生态,包括自然资源保护与利用、生物多样性与 外来物种入侵、转基因生物环境安全与监控、生态保护、生态 工程与生态修复、有机农业与农业生态等;3)污染控制与修 复,包括污染控制原理与技术、土壤污染与修复、水环境污染 与修复、农业废物综合利用与资源化、农用化学品(包括化学 品)风险评价与监控等。主要读者对象:从事生态学、环境科 学、农学、林学、地学、资源科学等研究、教学、生产的科技人 员,相关专业的高等院校师生以及各级决策与管理人员。

本刊为月刊,每月 25 日出版,A4 开本,每期 96 页,每期定 价 25.00 元,全年定价 300.00 元,国内外公开发行。全国各地 邮局均可订阅,国内邮发代号 28-114;国外发行代号 Q5688, 由中国国际图书贸易总公司(北京 399 信箱)负责发行。如漏 订,可向编辑部补订。编辑部地址:江苏省南京市蒋王庙街 8 号(邮编 210042);电话:025-85287092,85287601,85287036, 85287052,85287053; 网址: http://www.ere.ac.cn; E-mail: ere@ vip. 163. com,bjb@ nies.org。