

齿瓣石斛光合特性研究

刘高慧, 李 昆, 孙永玉*, 侯 锐, 闫 红

(中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 云南 昆明 650224)

关键词: 齿瓣石斛; 光合特性; 生长环境

中图分类号: S718.4

文献标识码: A

Study of Photosynthetic Characteristics of *Dendrobium devonianum*

LIU Gao-hui, LI Kun, SUN Yong-yu, HOU Rui, YAN Hong

(Research Institute of Resources Insects, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, Yunnan, China)

Abstract: In order to study the photosynthetic characteristics of *Dendrobium devonianum*, the diurnal dynamics of photosynthesis and the response of photosynthetic rate to photosynthetic active radiation and CO₂ were analyzed by LI-6400 portable photosynthesis analysis system under overshadow conditions. The results showed: (1) The diurnal variation of *D. devonianum* followed a double-peaks curve, there was obvious midday depression of photosynthesis. (2) The change rule of the response of photosynthetic rate to photosynthetic effective radiation and CO₂ were similar, the critical points of light compensation and saturation of *D. devonianum* were 4.4 and 182.5 μmol · m⁻² · s⁻¹, respectively; the apparent quantum efficiency was 0.03 mol · mol⁻¹. Its CO₂ compensation point and saturation point were 162.5 and 1 240.25 μmol · m⁻² · s⁻¹, respectively; its carboxylation efficiency was 0.004. (3) *D. devonianum*, as the same as other *Dendrobium* plants, belong to shade plants, therefore, shading and temperature and humidity controlling are needed in the cultivation and management.

Key words: *Dendrobium devonianum*; photosynthetic characteristics; growing environment

石斛(*Dendrobium* SW.)为兰科(Orchidaceae)多年生草本植物,常附生于温暖湿润半荫环境下的树干或岩石上,生长缓慢,是我国传统名贵中药。目前发现的石斛属植物有1 500多种,主要分布在亚洲热带和太平洋岛屿的东亚、东南亚及澳大利亚等地区。我国记载有86种(含2变种)^[1],其中具有药用价值的有51种,18种为我国特有种^[2],在我国西南、中南及台湾地区均有分布,尤其云南南部最多。齿瓣石斛(*Dendrobium devonianum* Paxt.)是石斛属的重要药用植物,其石斛多糖含量与铁皮石斛(*Den-*

drobium. officinale Kimura et Migo)差异不大^[3],可以作为铁皮石斛的替代品制作成枫斗。齿瓣石斛是我国药用石斛的主要原料植物之一,目前在云南省保山、普洱、版纳、德宏等石斛主产区广泛栽培。迄今已有齿瓣石斛组培快繁及驯化移栽等方面的研究报道^[4-6],鲜有其生理生态特性及生长环境条件的研究报道。本文对齿瓣石斛的光合日动态、光响应和CO₂响应等光合生理特性进行了研究,以期为其人工栽培和环境调控进一步提供理论指导。

收稿日期: 2013-09-29

基金项目: 国家林业科学技术推广项目“药用石斛繁育与栽培关键技术推广示范[2012]27号”、国家林业公益性行业专项“金沙江河谷生态公益林结构调控与资源培育研究 201304202

作者简介: 刘高慧(1987—),女,在读硕士. 主要研究方向: 种苗培育.

* 通讯作者.

1 材料与方 法

1.1 试验地基本概况

试验在云南墨江县通 关镇森发木业有限公司石 斛种植基地进行,该石 斛种植基地地理位置为 23° 18'33"N,101°25'7"E,海 拔 1 448 m,该地属亚热 带季风气候,年均温 17.9℃,积温 6 525.8℃,平均昼夜温 差 11.3℃,气温年较差 为 22.4℃;南亚热带季 风气候,冬季温暖,但 夏季较热,1 月份均温 为 11.6℃,6 月份均温 为 22.1℃;干湿季明 显,年总降水量 1 400 mm,主要集中在雨季 (5—10 月份)。

1.2 材料及其处理

选择大小一致,长 势良好的 3 年生齿瓣 石斛植株为试验材料, 种植基质为盆栽 6:3:1 比例的树皮、锯末和羊粪,花盆高 约 30 cm,基质至花盆 的 1/2 处,每盆种植 3 株,共 20 盆。于 2013 年 3 月 23 日 种植,种植前基质和 石斛苗均用 50% 可 湿性多菌灵粉剂 800 倍液杀菌,石 斛苗另用 1 000 mg · L⁻¹ 的生根粉浸泡 10 min, 然后种植并浇透水。 将栽植试验材料的 花盆放置于荫棚内 进行管护及观测。

$$P_n = \frac{Q \cdot PAR + A_{max} - \sqrt{(Q \cdot PAR + A_{max})^2 - 4K \cdot Q \cdot PAR \cdot A_{max}}}{2K} - R_d \quad (1)$$

式中: P_n 为净光合速率; Q 为初始量子效率; PAR 为光合有效辐射; A_{max} 为最大净光合速率; K 为光响应曲线曲角; R_d 为暗呼吸速率。

用 SPSS 统计分析软件对非直角双曲线模型公式(1)进行非线性回归,计算出参数 K 、 A_{max} 、 Q 、 R_d 的估计值及 R^2 。

对光响应曲线上趋于直线型的数据进行直线回归,得出直线回归方程,此直线方程的斜率即为表观量子效率^[8],并根据方程计算出光补偿点 LCP 和光饱和点 LSP。

1.3.3 CO₂ 响应曲线 利用 LI-6400XT 自带的 CO₂ 注入系统,将 CO₂ 浓度梯度设置为 400、300、200、100、50、400、600、800、1 000、1 200、1 500 μmol · mol⁻¹,测定叶片 P_n ,绘制 P_n -CO₂ 响应曲线,测定光强设为饱和光强(根据光响应曲线得到),设定流速为 500 μmol · s⁻¹,测定时温度为 23.1℃,湿度为 69.3%。

CO₂ 响应曲线直角双曲线修正模型的表达式^[9-10]为:

$$P_n = \alpha \cdot \frac{1 - \beta \cdot C_i}{1 + \gamma \cdot C_i} \cdot C_i - R_p \quad (2)$$

1.3 方 法

1.3.1 光合日动态的测定 采用美国 LI-COR 公司生产的 LI-6400XT 便携式光合作用测量系统测定各项光合指标。于 2013 年 6 月 15 日至 17 日选择晴朗无云的天气进行测定,测定时间为 8:00 至 18:00,每隔 2 小时测定一次,测定部位为石斛茎条顶端起数第 3、4 片已长成且健康的功能叶^[7],测定 6 株,每次测量 6 个重复,取其平均值。测定指标为净光合速率值(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度($Cond$)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)、空气温度(T_{air})、相对湿度($RH-S$)、光照强度(PAR_i)等参数。

1.3.2 光响应曲线 安装 LI-6400XT 红蓝光源,光强梯度自高到低设定为 1 200、1 000、800、600、400、200、100、50、20、0 μmol · m⁻² · s⁻¹,测定不同光照梯度下的叶片 P_n 。测定时的温度为 24℃,湿度为 60.5%,CO₂ 浓度为 300 μmol · mol⁻¹,设定流速为 500 μmol · s⁻¹,根据光照强度及测得的相应光合速率绘制 P_n - PAR 响应曲线。

光响应曲线非直角双曲线模型的表达式^[8]为:

式中: P_n 为净光合速率; α 为 CO₂ 响应曲线的初始羧化效率; β 和 γ 为系数(单位为: mol · μmol⁻¹); C_i 为胞间 CO₂ 浓度; R_p 为光呼吸速率。

饱和 CO₂ 浓度下最大光合效率 $A_{max(C)}$ 的表达式^[9-10]为:

$$A_{max(C)} = \alpha \cdot \left[\frac{\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right]^2 - R_p \quad (3)$$

用 SPSS 统计分析软件对直角双曲线修正模型公式(2)进行非线性回归,计算出待定系数 α 、 β 、 γ 、 R_p 的估计值及 R^2 。根据公式(3)计算出饱和 CO₂ 浓度下最大光合效率 $A_{max(C)}$ 。

对 CO₂ 响应曲线上趋于直线型的数据进行直线回归,得出直线回归方程,所得直线的斜率即为羧化效率,并根据方程计算出 CO₂ 补偿点 CCP 和 CO₂ 饱和点 CSP。

1.4 数 据 分 析

应用 Microsoft Excel 软件进行数据分析和图表处理,SPSS 统计分析软件对光响应、CO₂ 响应数据进行拟合分析。

2 结果与分析

2.1 净光合速率日变化

由表1可知,测定期间,荫棚内的温度在1 d内随着时间推移慢慢升高,在16:00左右达到最高值33.42℃,而后急速下降;湿度则相反,呈现先降后升的趋势,在16:00左右达到最小值52.1%;光强在1 d内的变化与温度的变化趋势相似,先升后降,在中午12:00左右达到最大,为739.52 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

表1 荫棚内日平均温湿度、光强及齿瓣石斛的净光合速率

时间	温度 /℃	相对湿度 /%	PAR/($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	P_n /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
8:00	24.65	99.5	68.00	3.68
10:00	28.69	77.8	140.40	4.12
12:00	30.38	56.2	739.52	0.92
14:00	32.33	55.9	634.54	0.36
16:00	33.42	52.1	465.10	-0.57
18:00	31.00	61.9	127.13	1.64

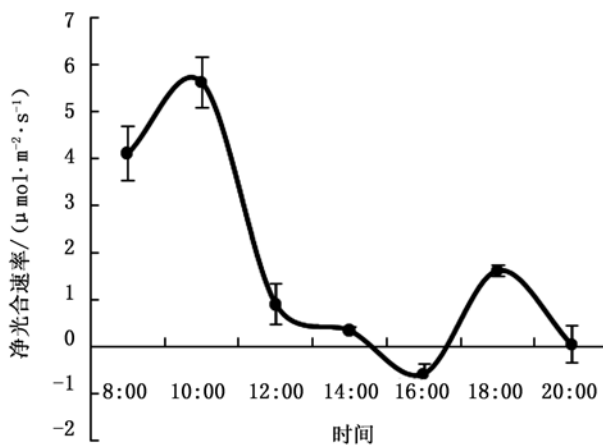


图1 齿瓣石斛净光合速率日变化

齿瓣石斛净光合速率总体较低,光合能力较弱,且具有明显的光合“午休”现象,但第二个峰值远小于第一个峰值(如图1)。在上午8:00至10:00时段内齿瓣石斛的净光合速率相对较强,最大净光合速率出现在10:00左右,这与吕献康^[11]对铁皮石斛光合特性的研究结果一致,在16:00之前,光合速率一直处于下降趋势,在16:00后,净光合速率又开始增加。表2的相关性分析结果表明,在棚室密闭环境下栽培的齿瓣石斛净光合速率与相对湿度呈显著正相关关系($P < 0.05$),同时与温度及光强也呈显著相关关系($P < 0.05$)。由此可见,本试验中对光合效率影响最大的环境因素是空气相对湿度,其次

是温度,然后是光照强度。一般情况下,光照强度对于植物光合效率的影响较大,但是对于本研究而言,由于研究对象齿瓣石斛为兰科阴生植物,其光饱和点较低,在12:00—16:00期间的光照强度较大,已经超过了齿瓣石斛的光饱和点,故此期间光照强度对其光合效率的影响不大。

表2 净光合速率与温度、湿度、光强的相关系数

相关系数 R	温度	相对湿度	光强
P_n	-0.862	0.872	-0.742

2.2 净光合速率对光强的响应

图2所示,齿瓣石斛的净光合速率在光照强度为400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之前一直处于上升趋势,继而开始下降,说明此后可能受到了光抑制。对非直角双曲线模型公式(1)进行非线性回归,计算得出 K 、 A_{max} 、 Q 、 R_d 的估计值分别为0.649、5.343、0.057和0.254 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,拟合曲线 R^2 为0.975,拟合效果较好($P < 0.05$)。PAR 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以下曲线趋于直线型,根据数据做直线回归(图3),可得到自变量PAR与因变量 P_n 的直线回归方程: $P_n = -0.132 + 0.03PAR$,直线与X轴的交点为LCP即光补偿点,与 A_{max} 的交点在X轴上的数值为LSP即光饱和点,此直线方程的斜率即为表观量子效率^[8]。计算得出其光补偿点为4.4 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光饱和点为182.5 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,表观量子效率为0.03,可见齿瓣石斛的光补偿点及光饱和点均较低。

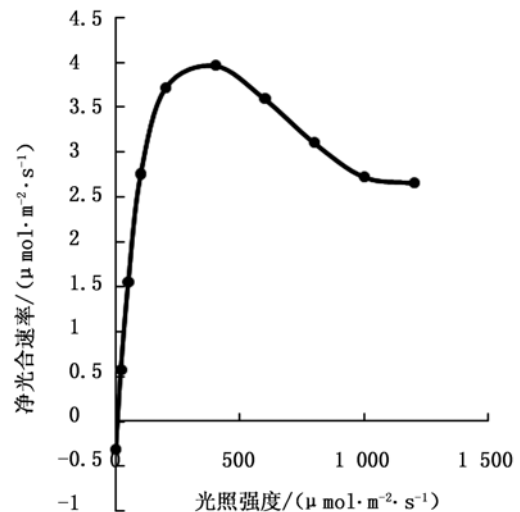


图2 P_n -PAR 响应曲线

2.3 净光合速率对CO₂浓度的响应

由图4可知,在一定范围内净光合速率随着

CO₂ 浓度的增加而增大,这是因为 CO₂ 是光合作用的底物,CO₂ 浓度的增加意味着光合作用的原料增加,同时 CO₂ 浓度的增加可以抑制核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(Rubisco)的加氧活性,从而抑制光呼吸,二者共同作用促进净光合速率的提高^[12]。在 CO₂ 浓度为 300 μmol·mol⁻¹之前,二者关系趋于直线型,之后增加缓慢,在 CO₂ 浓度为 1 200 μmol·mol⁻¹之后,净光合速率不再增加。

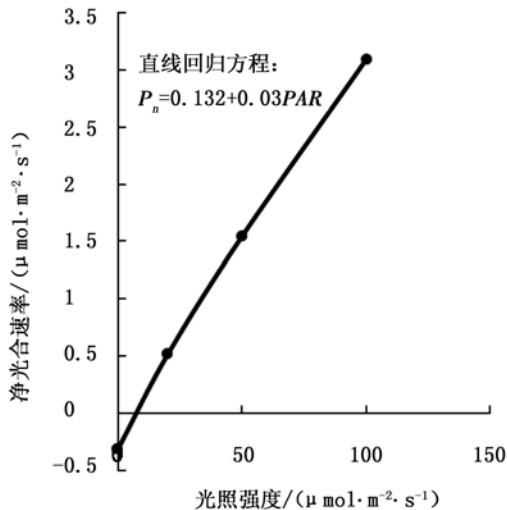


图3 P_n -PAR 直线回归

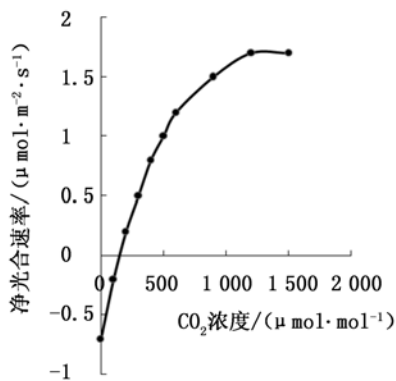


图4 P_n -CO₂ 响应曲线

对直角双曲线修正模型公式(2)进行非线性回归,计算出待定系数 α 、 β 、 γ 、 R_p 的估计值分别为 0.005、0.000、0.001、0.689, R^2 为 0.999,拟合效果较好($P < 0.01$)。根据公式(3)得出饱和 CO₂ 浓度下最大光合效率 $A_{max(C)}$ 为 4.311 μmol·m⁻²·s⁻¹。由响应曲线看出,当 CO₂ 浓度小于 300 μmol·mol⁻¹时,图像趋于直线型,故对 CO₂ 浓度小于 300 μmol·mol⁻¹时的数据进行直线回归(图5),得到 CO₂ 浓度与光合速率的直线关系为: $P_n = -0.65 + 0.004C_i$,所

得直线的斜率即为羧化效率,直线与 X 轴的交点即为 CO₂ 补偿点(CCP),直线与 $A_{max(C)}$ 的交点在 X 轴上的数值即为 CO₂ 饱和点(CSP)。由上式得出羧化效率为 0.004;CO₂ 补偿点为 162.5 μmol·mol⁻¹;CO₂ 饱和点为 1 240.25 μmol·mol⁻¹。

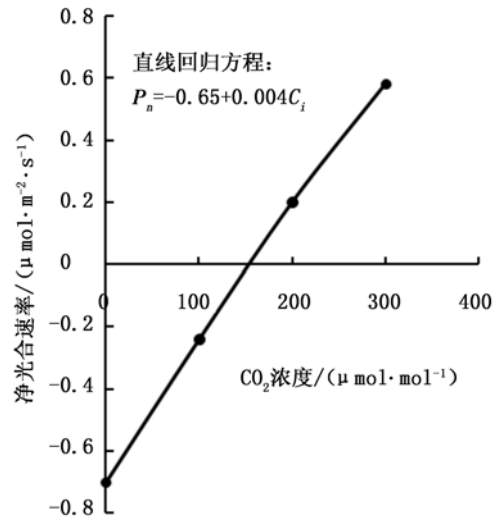


图5 P_n -CO₂ 直线回归

3 讨论

植物的光合作用是一个复杂的过程,光合速率除了取决于植物本身的内部因素及受光照、温湿度的影响之外,还会受到 CO₂ 浓度、基质含水量、矿质元素、叶绿素含量等因素的影响^[13],它们的协同作用导致光合速率的变化。本研究发现,齿瓣石斛的净光合速率值较低,有明显的光合“午休”现象,光补偿点及光饱和点较低,但是 CO₂ 饱和点较高。通常情况下,造成光合“午休”现象的原因主要有两种,一种是气孔限制,另一种是光抑制^[14-16],由于本试验中胞间 CO₂ 浓度和气孔导度与净光合速率无明显的相关性,表明齿瓣石斛光合作用降低为非气孔限制造成的^[17],故很可能是光抑制的结果。石斛产生光抑制现象不是光破坏的结果,而是为了避免强光损伤的保护机制^[7,18-19],关于光抑制现象,需进一步通过叶绿素荧光进行研究。

植物叶片的 LSP、LCP、 A_{max} 、Q 体现了植物对光照条件的要求,LCP 和 LSP 的高低直接反映了植物对光能利用能力的强弱,是植物耐阴性评价的重要指标^[20],也反映了植物对光照的需求范围^[21]。LCP 反映了植物对弱光的利用能力,其值越低,表明植物对弱光的利用能力越强^[22];LSP 的高低反映了光合

机构暗反应过程对同化力的最大需求量^[23],体现了植物对强光的适应能力^[21]。本试验中齿瓣石斛的LSP、LCP较低,说明其较能适应弱光条件,耐荫性强,而对强光的适应能力较弱。最大光合速率 A_{max} 体现了植物潜在的光合能力,而齿瓣石斛的 A_{max} 仅为 $5.343 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光合能力较弱,是其生长缓慢的重要原因。表观量子效率Q是光合作用中光能转化效率的一种度量,它的大小反映了自然状态下植物捕获光子用于光合作用的能力^[24],表观量子效率越大,表明植物对光能的利用效率越高。一般情况下,植物表观量子效率在0.03~0.07之间^[25],而本文中齿瓣石斛的表观量子效率为0.03,相对较低,这也可能是其产量不高的体现。

CCP和CSP是判断植物是否具有高光合效率遗传特性的一个重要指标。一般 C_3 植物的CCP为 $50 \sim 150 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ^[26],而齿瓣石斛的CCP高于此水平,说明其光合潜力较弱;其CSP远高于大气 CO_2 浓度,说明 CO_2 浓度较高的生境适宜齿瓣石斛的生长。在一定范围内增加 CO_2 浓度不仅可以提高光合速率,还可以改变植物的形态,促进其生长发育,提高生物量。因此,在棚室密闭环境下栽培齿瓣石斛并增施 CO_2 肥,可以提高其光合产物,增加植株高度及产量。

沈宗根等^[7]的研究发现美花石斛、春石斛及铁皮石斛的光补偿点和光饱和点都较低,对比本研究的齿瓣石斛LSP、LCP更低,说明同其它石斛属植物一样是严格意义上的阴生植物,并且其净光合速率值总体偏低,对环境要求严格、生长较缓慢,人工栽培更为不易。因此在人工栽培时,要适当遮阴避免强烈的直射光,以免灼伤叶片,但也不宜过暗,低于光补偿点,光合太差,生长不良。同时温湿度等外界环境条件对其光合作用的影响较大,故要控制好荫棚内的温湿度。

参考文献:

[1] 李振坚,王国平,缪 昆. 中国濒危石斛属植物资源多样性及分布[C]. 第三届中国石斛产业(学术)发展论坛论文集,2009:34-40
 [2] 王 雁,李振坚,彭红明. 石斛兰[M]. 北京:中国林业出版社,2007
 [3] 赵俊凌,马 洁,段立胜. 西双版纳地区铁皮石斛及齿瓣石斛质的初步研究[J]. 时珍国医国药,2009,20(12):2944-2946

[4] 崔秋华,孙永玉,李 昆,等. 珍稀林药植物齿瓣石斛芽增殖和快繁研究[J]. 江西农业大学学报,2011,33(6):1139-1143
 [5] 孙永玉,李恒安,闫 红,等. 齿瓣石斛的无菌播种和组织培养[J]. 植物生理学通讯,2009,45(10):1017-1018
 [6] 郑志新,李 昆,张昌顺,等. 云南龙陵齿瓣石斛化学成分分析测定及栽培方式选择[J]. 安徽农业科学,2008,36(4):1426-1427
 [7] 沈宗根,陈翠琴,王岚岚,等. 3种石斛光合作用和叶绿素荧光特性的比较研究[J]. 西北植物学报,2010,30(10):2067-2073
 [8] 刘宇锋,萧浪涛,童建华,等. 非直线双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用[J]. 农业基础科学,2005,21(8):76-79
 [9] 叶子飘,高 峻. 光响应和 CO_2 响应新模型在丹参中的应用[J]. 西北农林科技大学学报,2009,37(1):130-134
 [10] 叶子飘. 光合作用对光和 CO_2 响应模型的研究进展[J]. 植物生态学报,2010,34(6):727-740
 [11] 吕献康,徐春华,舒小英. 3种石斛的光合特性研究[J]. 中草药,2004,35(11):1296-1298
 [12] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海:上海科学技术出版社,2002:123-131
 [13] 潘瑞炽,叶庆生. 国兰生理[M]. 北京:科学出版社,2006:74-88
 [14] 许大全,张玉忠,张荣铎. 光合作用的光抑制[J]. 植物生理学通讯,1992,28(4):237-243
 [15] 蒋高明,何维明. 毛乌素沙地若干植物光合作用、蒸腾作用和水利用效率种间及生境间差异[J]. 植物学报,1999,41(10):1114-1124
 [16] Berry J A, Downton W J S. Photosynthesis. Vol II: Development, carbon metabolism and plant productivity [M]. New York: Academic Press, 1982:263
 [17] 任建武,王 雁,彭镇华. 3种温室栽培石斛冬季光合特性研究[J]. 西北林学院学报,2009,24(1):39-43
 [18] 蔡永萍,李 玲,李合生,等. 霍山石斛叶片光合速率和叶绿素荧光参数的日变化[J]. 园艺学报,2004,31(6):778-783
 [19] 任建武,王 雁,胡 青,等. 温室栽培的3种石斛冬季冬季叶绿素荧光动力学研究[J]. 西南林业大学学报,2011,31(5):40-46
 [20] 刘悦秋,孙向阳,王 勇,等. 遮荫对异株荨麻光合特性和荧光参数的影响[J]. 生态学报,2007,27(8):3457-3464
 [21] 黄成林,赵昌恒,傅松玲,等. 安徽休宁倭竹光合生理特性的研究[J]. 安徽农业大学学报,2005,32(2):187-191
 [22] 张国斌,郁继华. 低温弱光对辣椒幼苗光合特性与光合作用启动时间的影响[J]. 西北植物学报,2006,26(9):1770-1775
 [23] 方保停,邵运辉,岳俊芹,等. 冬小麦灌浆后期光响应曲线特征参数及其对施氮量响应[J]. 西北农业学报,2011,20(3):52-56
 [24] 黄 俊,郭世荣,吴 震,等. 6个不结球白菜品种光合作用特性的研究[J]. 西北植物学报,2006,26(6):1183-1189
 [25] 耿世洲,陈 悟,崔永明,等. 苧麻光合生理生态特性研究[J]. 西北植物学报,2011,31(9):1860-1865
 [26] 蒋高明,林光辉. 几种荒漠植物与热带雨林植物在不同 CO_2 浓度下光合作用对光照强度的反应[J]. 植物学报,1996,38(12):972-981