

◆ 濒危植物光合生理多样性 ◆

光强对白花兜兰光合特性及干物质积累的影响^{*}秦惠珍^{1,2}, 邹蓉¹, 韦霄¹, 柴胜丰¹, 唐凤鸾^{1**}

(1. 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西植物功能物质与资源持续利用重点实验室, 广西桂林 541006; 2. 广西大学林学院, 广西森林生态与保育重点实验室, 广西南宁 530004)

摘要:为探明最适宜栽培白花兜兰(*Paphiopedilum emersonii*)的光强,采用人工遮阴方法研究不同光强处理(RI 10、RI 30 和 RI 50)对其叶片光合日变化、光响应曲线、叶绿素含量,以及地上、地下部分生物量的影响。结果表明:不同光强对白花兜兰净光合速率(Net photosynthetic rate, P_n)日变化影响基本一致, P_n 均随着时间递进而降低,白花兜兰叶片进行光合作用主要集中在 12:00 之前,不同光强处理下白花兜兰叶片 P_n 的降低主要是由非气孔因素导致的,气孔因素对 RI 10 光强处理下白花兜兰叶片 P_n 影响较大。RI 30 光强处理下白花兜兰叶片 P_n 日均值最大且具有最大净光合速率(P_{max})、光饱和点(Light Saturation Point, LSP)和表观量子效率(Apparent Quantum Efficiency, AQE),显著高于其他光强处理,是白花兜兰生长的最适光强。白花兜兰为阴生植物,RI 50 光强处理下白花兜兰叶片叶绿素易受损。经过 2 个月遮阴处理后,白花兜兰的地上和地下生物量均在 RI 30 光强处理下最大。因此,人工栽培白花兜兰时应进行适当遮阴处理,其最适宜栽培的光强为 $750 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,约为自然光强($2\ 500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)的 30%。

关键词:白花兜兰;光强;光合特性;叶绿素;生物量

中图分类号: S682.31 文献标识码: A 文章编号: 1005-9164(2023)06-1171-09

DOI: 10.13656/j.cnki.gxkx.20240125.016

光照是森林群落更新、植物存活与生长的关键限制因子,植物对不同光环境的响应和适应特性是森林群落更新及植物群落演替的重要内在驱动力^[1]。一些极小种群野生植物的种群更新与光照密切相关。

如高光强水平(100%光照)和深度遮阴(20%光照)均不利于极小种群野生植物云南蓝果树(*Nyssa yunnanensis*)幼苗的生长及光合作用,适度遮阴(60%光照)最利于其幼苗的个体发育,而天然生境中日趋于

收稿日期: 2023-06-27

修回日期: 2023-10-15

^{*} 广西自然科学基金项目(2023GXNSFAA026253),国家重点研发计划课题(2022YFF1300703),国家自然科学基金项目(31760085),广西林业局科技项目(2023LYKJ03)和广西科技计划项目(桂科 AD18281077)资助。

【第一作者简介】

秦惠珍(1993-),女,在读博士研究生,主要从事濒危植物保育与研究, E-mail: qhz0122@sina.com。

【**通信作者简介】

唐凤鸾(1978-),女,研究员,主要从事生物技术与濒危植物保育研究, E-mail: 1251657759@qq.com。

【引用本文】

秦惠珍, 邹蓉, 韦霄, 等. 光强对白花兜兰光合特性及干物质积累的影响[J]. 广西科学, 2023, 30(6): 1171-1179.

QIN H Z, ZOU R, WEI X, et al. Effects of Light Intensity on Photochemistry and Dry Weight Accumulation of *Paphiopedilum emersonii* [J]. Guangxi Sciences, 2023, 30(6): 1171-1179.

早的土壤环境加剧了云南蓝果树幼苗对光照的敏感性, 导致其野外天然更新困难^[2]。因此, 研究极小种群野生植物对光强的需求和适应性尤为重要。

植物可以通过改变生长量、叶片形态特征、光合色素含量和生物量分配等光合生理特征来响应光强的改变^[3,4]。目前, 关于濒危植物对不同光强的响应特性的研究较多, 如适度遮阴可提高珙桐(*Davidia involucrata*)的光合速率, 改善其生长状况^[5]; 极危种毛果木莲(*Manglietia ventii*)表现出强光不适应性^[6]。许多濒危植物由于原生境破坏严重, 种群数量急剧减少, 成为极小种群野生植物。极小种群野生植物往往对生境光照和水热条件要求严格, 因此有必要开展极小种群野生植物对不同光强的响应研究。

白花兜兰(*Paphiopedilum emersonii*)是我国特有的兰科(Orchidaceae)兜兰属(*Paphiopedilum*)植物, 具有极高的观赏价值^[7]。白花兜兰作为栽培种中的优良种质资源, 市场需求量高。目前, 白花兜兰已被列为国家Ⅰ级重点保护植物, 世界自然保护联盟(International Union for Conservation of Nature, IUCN)评估其为极度濒危物种, 属典型的极小种群野生植物^[8,9]。白花兜兰在生长过程中遭遇了自然生境破碎、自然繁殖困难导致种群稀少等问题, 再造或重建其原生境是保护白花兜兰的有效措施。综合前人野外测量结果, 白花兜兰天然生境林下的光强很低, 从种子萌发至植株成熟大都处于林下荫蔽环境。因此根据野生生境对光强的需求采用仿生技术栽培白花兜兰可以有效提高其个体数量。目前仿生栽培技术已运用于白及(*Bletilla striata*)、铁皮石斛(*Dendrobium officinale*)和霍山石斛(*D. huoshanense*)^[10-12]等兰科植物的人工栽培中, 成为培育兰科植物的有效技术手段。尽管研究报道白花兜兰原生境光强较低, 但是不同光强对白花兜兰生长的影响不得而知。因此, 本研究采用盆栽方法模拟不同光强对白花兜兰植株光合特性和生物量积累的影响, 拟为白花兜兰繁育与栽培奠定生态学基础。

1 材料与方法

1.1 材料及预处理

白花兜兰野生群落多分布在光照较弱的林下^[13], 本试验在夏季最大自然光强约为 $2\ 500\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 基础上, 通过增加遮阴网设计研究不同自然光强对白花兜兰光合生理特性和生物量积累的影响, 3个不同光强处理分别标记为 RI 10、RI

30 和 RI 50, 对应的最大光合有效辐射分别为 250、750、1 250 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。试验地点位于广西壮族自治区桂林市广西植物研究所, 地理坐标为 $25^{\circ}11' \text{N}$, $110^{\circ}12' \text{E}$, 地处低纬度, 属亚热带季风气候, 具有明显的干湿季, 夏季雨量充沛; 年平均气温 $18.8\ ^{\circ}\text{C}$, 年平均日照 1 553.09 h, 日照时数最多月份为 7 月, 平均日照时数为 202.0 h, 最少月份为 12 月, 平均日照时数为 28.1 h。试验材料为 3 年生白花兜兰栽培植株, 2021 年 3 月下旬将白花兜兰长势良好的植株移栽于内径 30 cm、深 25 cm 的塑料花盆中, 栽培基质为腐殖土: 木屑质量比为 3:1 的混合土壤。进行光照处理前将所有试验材料放置于 RI 10 光强的遮阴棚中缓苗, 5 月下旬将植株随机分成 4 组, 每组 10 盆, 移栽至各光强的阴棚中。试验期间进行常规的浇水和病虫害防治。7 月下旬进行试验指标测定。

1.2 测定指标与方法

1.2.1 光合日变化测定方法

2022 年 8 月, 于晴天采用 Li-6400XT 便携式光合仪(北京力高泰科技有限公司)的透明叶室测量白花兜兰光合日变化, 每个光强处理选择 3 株生长良好的植株进行测定, 每株植株测定同一部位的 3 片叶片, 测定时间为 9:00–17:00, 每小时测量 1 次, 测量指标包括净光合速率(Net photosynthetic rate, P_n , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、胞间二氧化碳(CO_2)浓度(Intercellular carbon dioxide concentration, $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, C_i)、气孔导度(Stomatal conductance, G_s , $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$)、蒸腾速率(Transpiration rate, T_r , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。测量指标均可从 Li-6400XT 便携式光合仪中导出, 根据这些指标计算水分利用效率(Water Use Efficiency, WUE, $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$)和气孔限制值(Limiting value of stomata, L_s)等^[14]。WUE、 L_s 计算公式如下:

$$\text{WUE} = P_n / T_r, \quad (1)$$

$$L_s = 1 - (C_i / C_a), \quad (2)$$

公式(2)中 C_i 为叶片内环境中的胞间 CO_2 浓度, C_a 为空气中的 CO_2 浓度。

1.2.2 光响应曲线测定方法

光响应曲线采用 Li-6400XT 便携式光合仪 LED 红蓝光源叶室测定, 测定时间为 9:00–12:00, 每个光强处理测定 3 株, 每株选择 3 片生长基本一致的健康成熟叶片。光强依次设置为 0、20、30、50、100、150、200、400、500、800、1 000、1 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。使用二氧化碳钢瓶控制二氧化碳浓度为 400

$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 测量前将叶片置于 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强下进行诱导^[15]。

$$P_n = \frac{\alpha I + P_{\max} - \sqrt{(\alpha I + P_{\max})^2 - 4\theta\alpha I P_{\max}}}{2\theta} - R_d, \quad (3)$$

公式(3)中, α 为初始量子效率, 用 $0 - 100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强下直线的斜率表示。 P_{\max} 为最大净光合速率或光饱和光合速率, R_d 为暗呼吸速率, I 为光合有效辐射, θ 为非直角双角线的曲角。光补偿点表示净光合速率为零时的光强, 即与 X 轴交点, 光饱和点(Light Saturation Point, LSP)为 P_{\max} 对应的光强。光饱和点由直线方程(4)计算^[16]。

$$P_{\max} = \alpha \times \text{LSP} - R_d. \quad (4)$$

1.2.3 叶绿素测定方法

光合作用测定结束后, 将叶片取下, 迅速放入装有冰块的保温箱中, 带回实验室进行研磨, 用 80% 丙酮提取, 使用岛津 UV-1900i 紫外分光光度计(上海元析仪器有限公司)分别在 663 和 645 nm 处测定吸光值 A , 并按以下公式计算叶绿素 a (Chl a)、叶绿素 b (Chl b) 和叶绿素总量 (Chl $a + \text{Chl } b$)。

$$\text{Chl } a = 12.72A_{663} - 2.59A_{645}, \quad (5)$$

$$\text{Chl } b = 22.88A_{645} - 4.673A_{663}, \quad (6)$$

$$\text{Chl } a + \text{Chl } b = 120.29A_{645} + 8.05A_{663}. \quad (7)$$

1.2.4 生物量测定

叶绿素测定完成后, 选取每个光强处理下叶片完整的植株各 10 株, 用枝剪在土面接触处将植株分为地上部分和地下部分, 分别用信封在 70°C 烘箱烘干至恒重后, 测定地上部分和地下部分干重。

1.3 数据处理与分析

采用 Microsoft Excel 2021 进行数据筛选与整理; 采用 SPSS 22.0 软件进行方差分析与 Duncan 多重比较, 并对 P_n 和其他光合指标进行相关性分析;

表 1 不同光强下白花兜兰叶片光合参数日均值

Table 1 Daily average photosynthetic parameters of *P. emersonii* leaves under different light intensity

光合指标 Photosynthetic index	RI 10	RI 30	RI 50
P_n	$0.89 \pm 0.02\text{b}$	$1.06 \pm 0.06\text{a}$	$0.75 \pm 0.03\text{c}$
G_s	$0.0162 \pm 0.0003\text{a}$	$0.0175 \pm 0.0040\text{a}$	$0.0155 \pm 0.0015\text{a}$
C_i	$259.51 \pm 6.34\text{a}$	$232.15 \pm 17.5\text{b}$	$274.66 \pm 6.46\text{a}$
T_r	$0.81 \pm 0.18\text{a}$	$0.57 \pm 0.06\text{ab}$	$0.46 \pm 1.10\text{b}$
WUE	$1.42 \pm 0.18\text{b}$	$2.04 \pm 0.14\text{a}$	$1.24 \pm 0.39\text{b}$
L_s	$0.26 \pm 0.03\text{b}$	$0.34 \pm 0.05\text{a}$	$0.28 \pm 0.06\text{b}$

Note: different letters in the same line indicate significant differences ($P < 0.05$).

采用叶子飘^[15] 光合计算软件 4.1.1 进行光响应曲线拟合; 采用 Origin 2023b 绘图。

2 结果与分析

2.1 光强对白花兜兰光合日变化的影响

2.1.1 白花兜兰叶片 P_n 日变化特征

不同光强处理下白花兜兰叶片 P_n 日变化趋势基本相似, 随着时间推进 P_n 均呈现下降趋势。上午为白花兜兰光合作用能力较强时间, 表现在 3 个光强处理下白花兜兰叶片 P_n 在 12:00 前具有较大值, 但在 12:00 之后 3 个光强处理下白花兜兰 P_n 均下降到 $1.00 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以下(图 1)。测定时间范围内 3 个光强处理下白花兜兰 P_n 日变化并没有呈现明显“单峰”或“双峰”曲线, 原因可能是日变化开始测定时间较晚, 其峰值可能在 9:00 及 9:00 以前。RI 30 处理下白花兜兰叶片 P_n 日均值最高, 其值为 $1.06 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 显著高于 RI 10 和 RI 50 ($P < 0.05$)(表 1)。由此可见, 在一定光强范围内增加光强可以促进白花兜兰光合作用。

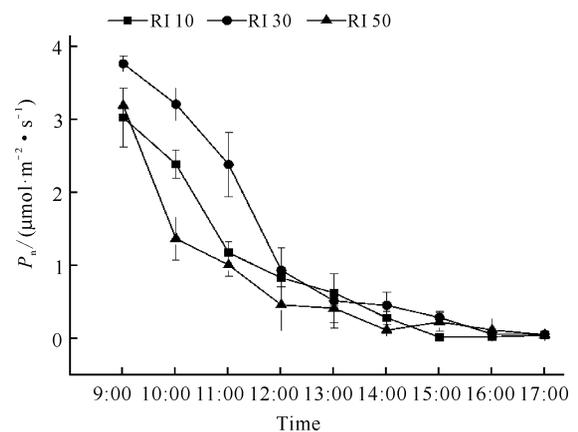


图 1 不同光强下白花兜兰叶片 P_n 日变化

Fig. 1 Diurnal variation of P_n of *P. emersonii* leaves under different light intensity

2.1.2 白花兜兰叶片 G_s 日变化特征

不同光强处理下白花兜兰 G_s 日变化趋势如图 2 所示, RI 10 和 RI 30 处理基本随时间递进呈现“下降-上升-下降”趋势, RI 50 处理随时间递进呈现下降趋势。3 种光强处理在 9:00 - 11:00 对白花兜兰 G_s 影响和 P_n 一致, 均随时间进程呈现下降趋势; RI 10 处理下白花兜兰 G_s 在 11:00 - 13:00 随时间变化趋势与 P_n 变化趋势相反。不同光强处理对白花兜兰叶片 G_s 日均值影响与 P_n 日均值不同, RI 30 处理下白花兜兰 G_s 日均值大于其他处理, 但不同光强处理对白花兜兰叶片 G_s 无显著影响 ($P > 0.05$, 表 1)。

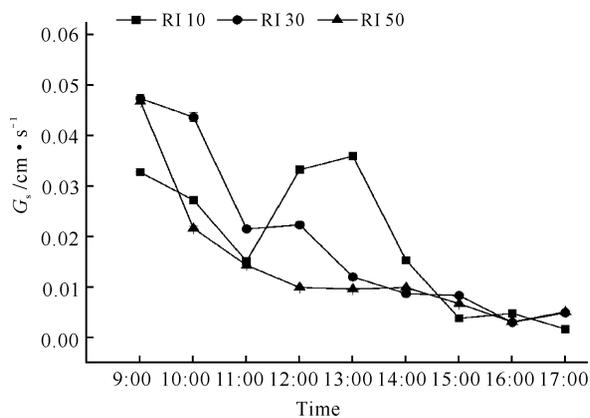


图 2 不同光强下白花兜兰叶片 G_s 日变化

Fig. 2 Diurnal variation of G_s of *P. emersonii* leaves under different light intensity

2.1.3 白花兜兰叶片 C_i 日变化特征

RI 30 和 RI 50 处理对白花兜兰 C_i 的影响相似, 均随时间呈现“下降-上升-下降-上升”趋势, 而 RI 10 处理在 9:00 - 11:00 时 C_i 变化与其他光强处理相反。3 个光强处理均在 12:00 达到最大值, 其 C_i 分别为 324.58、302.85 和 318.77 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (图 3), 此时白花兜兰叶片气孔导度减小, 进入叶片细胞用于光合作用的二氧化碳浓度较低, 导致 C_i 较高。RI 50 处理 C_i 日均值显著低于 RI 10 和 RI 30 处理 ($P < 0.05$, 表 1)。

2.1.4 白花兜兰叶片 T_r 日变化特征

不同光强处理下白花兜兰 T_r 日变化趋势不同 (图 4), RI 10 处理整体上具有较大的蒸腾速率, 表现在 12:00 - 14:00 T_r 值明显高于其他光强处理。随着光强的增加, 白花兜兰叶片 T_r 日均值降低, RI 30 处理下白花兜兰 T_r 日均值仅为 RI 10 处理的 70.37%, 而 RI 10 处理显著高于 RI 50 ($P < 0.05$, 表 1)。

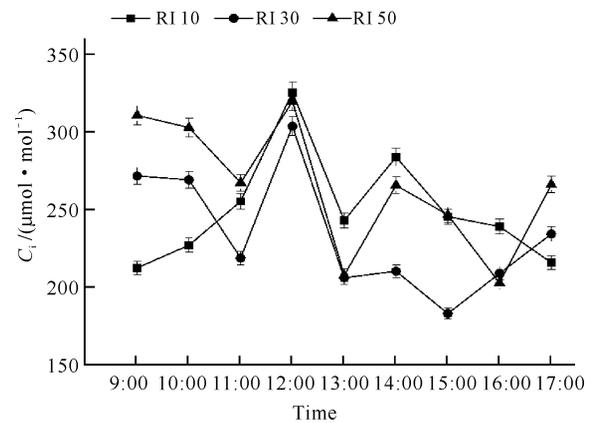


图 3 不同光强下白花兜兰叶片 C_i 日变化

Fig. 3 Diurnal variation of C_i of *P. emersonii* leaves under different light intensity

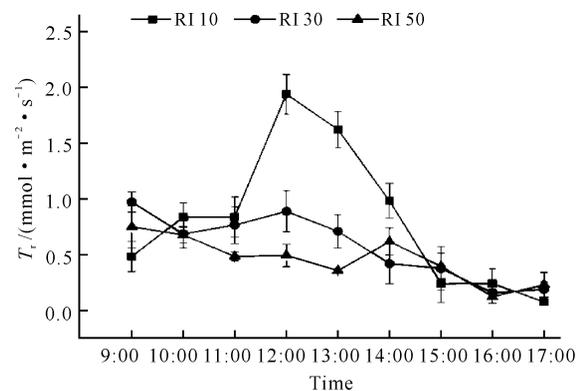


图 4 不同光强下白花兜兰叶片 T_r 日变化

Fig. 4 Diurnal variation of T_r of *P. emersonii* leaves under different light intensity

2.1.5 白花兜兰叶片 WUE 日变化特征

不同光强处理对白花兜兰 WUE 的影响相似, 与 P_n 日变化大致相似, 基本上随时间递进呈现下降趋势, WUE 均于 9:00 左右达到最大值, 13:00 以后均小于 1 $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (图 5)。各光强处理下白花兜兰的 WUE 日均值大小依次为 RI 30 > RI 10 > RI 50, RI 30 处理下 WUE 显著高于其他处理 ($P < 0.05$, 表 1)。

2.1.6 白花兜兰叶片 L_s 日变化特征

不同光强处理对白花兜兰 L_s 的影响不同, RI 30 和 RI 50 处理随时间呈现“上升-下降-上升-下降”趋势, 但出现拐点的时间不完全一致; 而 RI 10 处理随时间递进呈现“下降-上升-下降”趋势 (图 6)。中午 12:00 左右 3 个光强处理下白花兜兰叶片 L_s 均达到一个较低值, 13:00 之后不同光强处理下白花兜兰 L_s 变化趋势完全不一致。各处理白花兜兰的 L_s 日均值大小依次为 RI 30 > RI 50 > RI 10, 且 RI 30 处理 L_s 日均值显著高于其他两个处理 ($P < 0.05$,

表 1)。

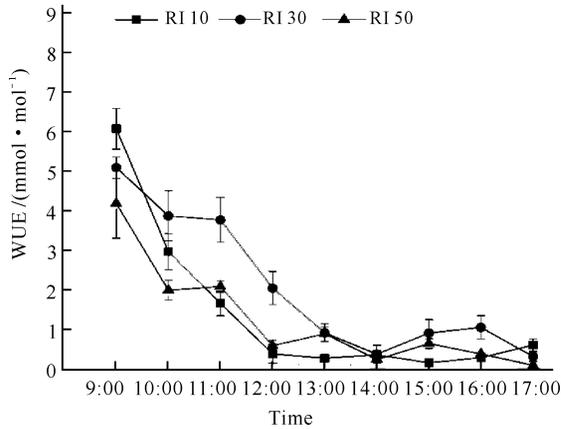


图 5 不同光强下白花兜兰叶片 WUE 日变化

Fig. 5 Diurnal variation of WUE of *P. emersonii* leaves under different light intensity

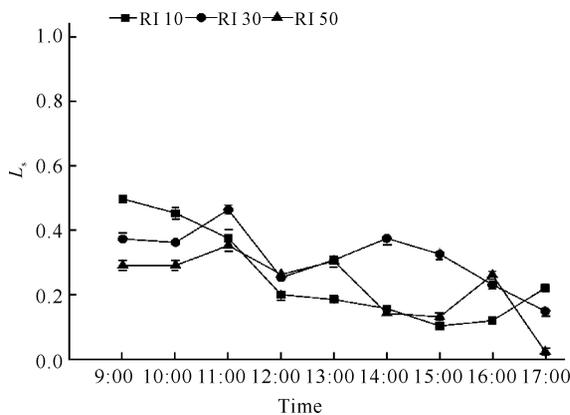


图 6 不同光强下白花兜兰叶 L_s 日变化

Fig. 6 Diurnal variation of L_s of *P. emersonii* leaves under different light intensity

2.2 光强对白花兜兰光响应曲线的影响

白花兜兰叶片 P_n 对不同光强的响应相似(图 7), 光强为 $0-800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, P_n 随着光强的增加而增加, 在 $0-200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时增长速率最快, 后期缓慢增长, 当光强达到 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, P_n 趋于平衡, 但 RI 50 处理出现随着光强的增加 P_n 呈下降的趋势, 说明强光下白花兜兰光合作用出现了光抑制。

表 3 不同光强下白花兜兰叶片光响应曲线模拟参数

Table 3 Simulation parameters of light response curves of *P. emersonii* leaves under different light intensities

处理 Treatment	$P_{\max}/$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	LSP/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	LCP/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$R_d/$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	AQE/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	R^2
RI 10	$2.28 \pm 0.01\text{b}$	$551.00 \pm 1.71\text{c}$	$14.55 \pm 0.19\text{a}$	$0.36 \pm 0.01\text{a}$	$0.0111 \pm 0.002\text{b}$	0.952 5
RI 30	$2.68 \pm 0.03\text{a}$	$839.29 \pm 172.58\text{a}$	$3.36 \pm 0.26\text{b}$	$0.18 \pm 0.04\text{b}$	$0.0140 \pm 0.0005\text{a}$	0.966 2
RI 50	$2.08 \pm 0.01\text{c}$	$735.53 \pm 7.10\text{b}$	$0.82 \pm 0.25\text{c}$	$0.06 \pm 0.02\text{c}$	$0.0081 \pm 0.0001\text{c}$	0.950 9

Note, different letters in the same column indicate significant differences.

2.3 光强对白花兜兰叶绿素含量的影响

两个月试验结束时观察到 RI 10 处理下白花兜兰植株生长较好, 叶片浓绿而有光泽, RI 30 处理的

叶色浅绿, 而 RI 50 光强处理的叶片开始发黄, 且少量叶片有日灼现象。由表 4 可知, RI 10 和 RI 30 处理下白花兜兰叶片光合色素含量显著高于 RI 50 处

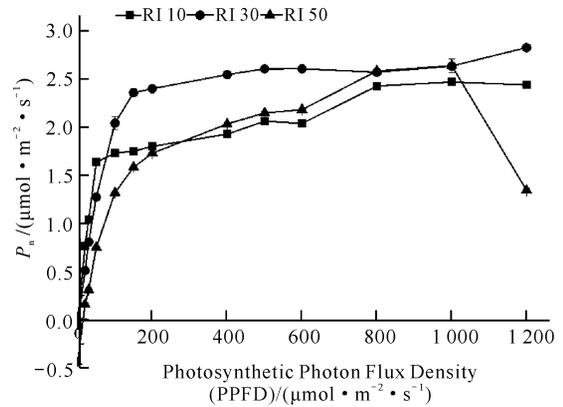


图 7 不同光强下白花兜兰叶片光响应曲线

Fig. 8 Light response curves of *P. emersonii* leaves under different light intensities

由表 3 可知, 3 种光强处理下白花兜兰叶片的光响应曲线拟合较好, 均达到显著水平, 其 R^2 均在 0.95 以上。根据表 3 中光合计算软件模拟出的 P_{\max} 可看出, RI 30 处理的 P_{\max} 最大, 其值为 $2.68 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 显著高于 RI 50 和 RI 10 处理。不同光强处理下模拟的光饱和点(LSP)具有显著性差异, RI 30 处理下 LSP 最大, 为 $839.29 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 其次分别为 RI 50 和 RI 10 处理, 其 LSP 值分别为 RI 30 处理的 87.64% 和 65.65%。不同光强处理下模拟的光补偿点(LCP)差异显著, RI 10 处理下 LCP 最大, 为 $14.55 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 其次分别为 RI 30 和 RI 50 处理, 其 LCP 分别为 RI 10 处理的 23.09% 和 5.63%。暗呼吸速率 R_d 在 RI 10 处理最高, 其值为 $0.36 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。不同光强处理下表观量子效率(Apparent Quantum Efficiency, AQE)由大至小依次为 RI 30、RI 10、RI 50。

理,但 RI 10 和 RI 30 处理间无显著性差异,这说明当光强达到自然光强度的 50% 时,白花兜兰叶片叶绿素易遭到破坏,不利于叶绿素形成;在光强较弱条

表 4 不同光强下白花兜兰叶片光合色素含量及比例

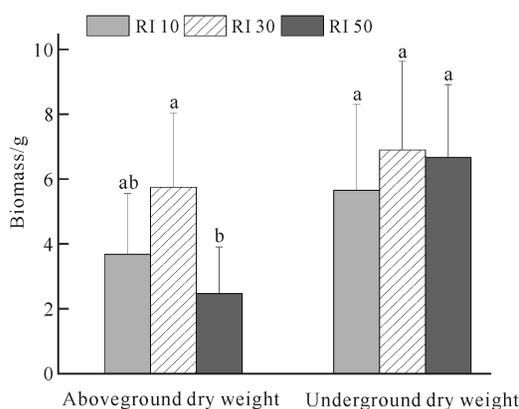
Table 4 Content and ratios of photosynthetic pigments in *P. emersonii* leaves under different light intensities

光强 Intensities	叶绿素 a Chl a/ (mg · g ⁻¹ FW)	叶绿素 b Chl b/ (mg · g ⁻¹ FW)	叶绿素 a 和叶绿素 b Chl(a + b)/ (mg · g ⁻¹ FW)	类胡萝卜素 Car/ (mg · g ⁻¹ FW)	叶绿素 a/ 叶绿素 b Chl a/Chl b	类胡萝卜素/ 叶绿素 Car/Chl
RI 10	6.63 ± 0.87a	2.58 ± 0.35a	9.20 ± 1.22a	1.92 ± 0.18a	2.67 ± 0.07a	0.21 ± 0.01b
RI 30	6.41 ± 0.41a	2.41 ± 0.21a	8.82 ± 0.61a	1.84 ± 0.80a	2.57 ± 0.44a	0.21 ± 0.01b
RI 50	5.28 ± 0.81b	2.05 ± 0.31b	7.33 ± 1.11b	1.66 ± 0.16b	2.58 ± 0.07a	0.23 ± 0.01a

Note: different letters in the same column indicate significant differences.

2.4 光强对白花兜兰生物量的影响

光强对白花兜兰地上和地下生物量积累的影响不同(图 8), RI 30 处理下白花兜兰地上和地下生物量均达到最大值,分别为 5.75 g 和 6.90 g。地上部分生物量在不同光强处理下具有显著性差异($P < 0.05$),地下部分干重无显著差异($P > 0.05$),原因可能是光强处理时间仅为 2 个月,时间过短无法准确反映光强处理对植株地下部分的影响。



Different letters of the same treatment indicate significant differences ($P < 0.05$).

图 8 不同光强下白花兜兰地上和地下生物量变化

Fig. 8 Changes of aboveground and underground biomass of *P. emersonii* under different light intensity

3 讨论

光照是影响植物最重要的环境因素之一,不同光照条件对植物生长发育与生物量积累有重要的影响^[17]。本研究结果表明, P_n 、 G_s 、 P_{max} 都在 RI 30 处理条件下达到最高,同时 RI 30 处理具有最高的 LSP 和 AQE,该处理条件下水分利用效率也显著高于其他处理(表 1)。说明 RI 30 光强条件下白花兜兰可利用光强范围相对较广,能保持较高的生产力水平。该

条件下白花兜兰会调整其叶片叶绿素含量以便于充分吸收和利用散射光。

研究结果与香草兰 (*Vanilla fragrans*) 在 75% 遮阴条件达到较高光合生产力结果一致^[18]。

P_n 下降的影响因素大致有气孔因素与非气孔因素两种。气孔因素是由于光照、温度和湿度等环境因子等引起植物部分气孔关闭,二氧化碳进入叶片受阻而使净光合速率下降;非气孔因素主要是叶肉细胞自身羧化酶活性降低而导致净光合速率下降。根据 Farquhar 和 Sharkey^[19] 的观点,只有当 P_n 和 C_i 同时减小,且 L_s 增大时,才可认为 P_n 下降主要是由气孔因素引起,否则 P_n 下降应归因于叶肉细胞羧化能力的降低。由 P_n 日变化(图 1)、 C_i 日变化(图 3)和 L_s 日变化(图 6)可知,RI 10 光强处理下白花兜兰叶片在 9:00 - 12:00 和 13:00 - 14:00 时间段 C_i 增大,与 P_n 变化相反,而在 12:00 - 13:00 时间段 C_i 变化与 P_n 变化一致,可见 RI 10 光强处理下白花兜兰叶片 P_n 9:00 - 12:00 主要受非气孔因素限制,12:00 - 17:00 同时受气孔和非气孔因素限制。同理可见,RI 30 光强处理下白花兜兰叶片 P_n 在 14:00 前和 15:00 后主要受非气孔因素制约,只有在 14:00 - 15:00 时受到气孔因素制约;RI 50 光强处理下白花兜兰叶片 P_n 在 13:00 前和 16:00 后主要受非气孔因素制约,只有在 14:00 - 16:00 时受气孔因素制约。由此可见,不同光强处理下白花兜兰 P_n 的降低主要是由于羧化酶活性降低引起的,原因可能是夏季温度过高,导致酶活性下降。

光强的升高在一定程度上促进了白花兜兰的光合作用,随着光强增加,白花兜兰 P_{max} 显著升高。白花兜兰叶片对不同光强的响应不同,RI 10 - RI 30 光强范围内增加光强能促进其光合作用,但光强达到 RI 50 后,白花兜兰 P_{max} 显著降低,原因可能是强光引起 PSII 结构破坏,降低 Rubisco 酶活性,增加暗呼吸速率,诱导活性氧和光抑制的产生,从而导致叶片

光合速率下降。表观量子效率 AQE 是度量植物对弱光利用能力的指标,在适宜的生长条件下,植物的 AQE 为 0.03-0.05。在本研究中,白花兜兰 3 个光强处理下的 AQE 均低于 0.03,原因可能有两个:一是白花兜兰自身生长特性决定其光合作用能力和对弱光的利用能力较低,这一点可以从白花兜兰的 P_n 日均值(表 1)和 P_{max} (表 3)可以看出,3 个光强处理下白花兜兰的 P_n 日均值和 P_{max} 均小于 $3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;另一个原因是白花兜兰均受到一定程度的光抑制,这从光响应曲线可以看出,当光量子通量密度达到 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,白花兜兰的 P_n 出现下降趋势。此外,LSP 和 LCP 反映了植物对强光和弱光的适应范围,两者的差值越大,反映其对光强的适应能力越强。本研究中,RI 30 处理下白花兜兰 LSP 和 LCP 差值为 $835.39 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,明显高于 RI 10 处理($536.45 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)和 RI 50 处理($734.71 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),表明 30% 光强是白花兜兰最佳的生长光强,在此光强处理下白花兜兰可利用光强范围最广,光合作用能力较强。

叶绿素作为光合作用的光敏催化剂,其含量及比例是植物适应并利用光能的关键指标之一^[20]。在植物光合作用过程中,光强会影响叶绿素的形成与分解。弱光条件下,植物为了弥补光强不足,通过增加单位面积色素含量以增加其对光能的利用^[21];反之,强光条件下,色素含量会降低^[22]。本研究中白花兜兰叶片光合色素含量随着光强降低而显著增加,这与大多数植物叶绿素对光强的响应相似^[23,24]。阴生植物通过提高 Chl *b* 的比率以适应弱光环境中的散射光,捕获更多的光能。白花兜兰在提高 Chl *b* 含量的同时也提高了 Chl *a* 的含量,使各光强下 Chl *a*/Chl *b* 值无显著差异,与桤木(*Alnus formosana*)^[25]和山茶(*Camellia japonica*)幼苗^[26]的研究结果类似,但与许多植物在遮阴环境下 Chl *a*/Chl *b* 降低的研究结果不同^[27,28]。此外,植物还可以根据环境因子的变化来调节胡萝卜素(Car)和两种叶绿素(Chl)的比例,Car/Chl 的增加有利于增强光破坏防御能力,可减轻光合机构的损害^[29]。白花兜兰叶片 Car/Chl 在 3 种光强处理中具有差异,RI 10 和 RI 30 处理无显著性差异,但 RI 50 处理下 Car/Chl 显著升高,说明其应对强光环境启动了光破坏保护机制。

植物生物量在一定程度上表征了植物光合能力和对生长发育的贡献,适当光强有利于植物充分利用光能制造有机物,促进植物生物量积累。本研究中

RI 30 处理下白花兜兰具有较高的地上生物量和地下生物量,表明 RI 30 处理促进了白花兜兰生物量的积累,该研究结果与李浩铭对伯乐树(*Bretschneidera sinensis*)幼苗的研究结果相似^[30]。

4 结论

白花兜兰在不同光强处理下光合参数、叶绿素含量和生物量积累等的变化规律揭示了其对不同光照环境的适应和调节能力。白花兜兰为阴生植物,在 RI 50 光强下生长受到抑制,叶绿素含量降低,地上部生物量积累减少,生长缓慢;而在 RI 30 光强环境下,其叶片可以通过增大气孔导度,提高 PS II 反应中心的开放程度与活性、减少热耗散等途径来增加 PS II 的光化学效率,作用于光合特征参数和生长发育上,表现为 P_n 较高、WUE 最高、地上生物量最大,生长最快。整体上白花兜兰对光强的要求较为严格,对强光具有不耐性,强光容易导致白花兜兰叶绿素合成受阻,启动光破坏保护机制。RI 30 光强是白花兜兰生长的最适光强,光强达到自然光强的 50% ($1250 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)时光合作用和生物量积累受到影响。因此在林下栽种白花兜兰时应进行遮阴处理,以免叶片被强光灼伤,在温室栽培时应注意提供合适的光强,以提高其产量和品质。

参考文献

- [1] SANFORD N L, HARRINGTON R A, FOWNES J H. Survival and growth of native and alien woody seedlings in open and understory environments [J]. *Forest Ecology and Management*, 2003, 183(1/2/3): 377-385.
- [2] 张珊珊, 杨文忠, 康洪梅, 等. 光强和土壤含水量对云南蓝果树幼苗生长及光合特征的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2018, 46(3): 16-23.
- [3] 杨小波, 王伯荪. 森林次生演替优势种苗木的光可塑性比较研究[J]. *植物学报*, 1999, 16(3): 304-309.
- [4] XU C, YIN Y, CAI R, et al. Responses of photosynthetic characteristics and antioxidative metabolism in winter wheat to post-anthesis shading [J]. *Photosynthetica*, 2013, 51(1): 139-150.
- [5] 姜瑞芳, 刘艳红. 光照对珙桐幼苗光合与生长特性的影响[J]. *生态科学*, 2017, 36(5): 114-120.
- [6] 徐清, 闭鸿雁, 崔光帅, 等. 珍稀濒危植物毛果木莲幼苗光合特性及对遮阴处理的响应[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2019, 43(6): 46-52.
- [7] 王莲辉, 魏鲁明, 姜运力, 等. 白花兜兰的组织培养与快速繁殖[J]. *植物生理学通讯*, 2010, 46(10): 1071-1072.

- [8] 王代谷, 邓克云, 魏春杰. 贵州兜兰属植物的现状及展望[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(6): 2469-2470.
- [9] 黄暖爱, 黄绵佳. 兰科植物保育研究概况(综述)[J]. 亚热带植物科学, 2007, 36(4): 72-76.
- [10] 李媛媛, 邹军, 张玉武, 等. 贵州野生兰科植物引种栽培试验研究[J]. 江苏林业科技, 2014, 41(3): 19-22.
- [11] 袁颖丹, 李志, 胡冬南, 等. 铁皮石斛仿生栽培中不同附生树种和栽培基质的效应[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(4): 112-114.
- [12] 朱景武. 霍山石斛园仿生栽培应用技术[J]. 农技服务, 2020, 37(5): 76-77, 79.
- [13] 唐凤鸾, 盘波, 赵健, 等. 极小种群野生植物白花兜兰的分布现状及生境研究[J]. 广西科学, 2021, 28(5): 491-498.
- [14] 何春霞, 李吉跃, 郭明, 等. 4种乔木叶片光合特性和水分利用效率随树高的变化[J]. 生态学报, 2008, 28(7): 3008-3016.
- [15] 叶子飘, 于强. 光合作用光响应模型比较[J]. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1356-1361.
- [16] 叶子飘. 光合作用对光和CO₂响应模型的研究进展[J]. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727-740.
- [17] 靳红磊, 明宇, 王宏斌. 阴生和阳生植物在光合结构及功能中的差异概述[J]. 中山大学学报(自然科学版)(中英文), 2021, 60(6): 1-8.
- [18] 王辉, 赵青云, 朱自慧, 等. 不同遮阴处理对香草兰光合作用及花芽分化的影响[J]. 福建农业学报, 2017, 32(1): 42-46.
- [19] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photo-synthesis [J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1982, 33: 317-345.
- [20] 李西文, 陈士林. 遮阴下高原濒危药用植物川贝母(*Fritillaria cirrhosa*)光合作用和叶绿素荧光特征[J]. 生态学报, 2008, 28(7): 3438-3446.
- [21] 孟衡玲, 沈云玫, 陶宏征, 等. 不同遮阴处理对通光藤光合特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(16): 129-132.
- [22] 卢晓, 李美真, 徐智广, 等. 光照对脆江蓠生长及光合色素含量的影响[J]. 渔业科学进展, 2013, 34(1): 145-150.
- [23] 赵鸿杰, 黄福长, 胡羨聪, 等. 不同遮阴对6种山茶科植物叶绿素和生长的影响[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2014, 35(3): 57-61.
- [24] 王艳林, 高姗姗, 何兴元, 等. 遮阴对东北地区四种可食用蕨类植物生长和光合特征的影响[J]. 生态学杂志, 2019, 38(8): 2397-2404.
- [25] 刘柿良, 马明东, 潘远智, 等. 不同光环境对桉木幼苗生长和光合特性的影响[J]. 应用生态学报, 2013, 24(2): 351-358.
- [26] 翟玫瑰, 李纪元, 徐迎春, 等. 遮阴对茶花幼苗生长及生理特性的影响[J]. 林业科学研究, 2009, 22(4): 533-537.
- [27] 张云, 夏国华, 马凯, 等. 遮阴对堇叶紫金牛光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 应用生态学报, 2014, 25(7): 1940-1948.
- [28] DAI Y J, SHEN Z G, LIU Y, et al. Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg [J]. Environmental and Experimental Botany, 2009, 65(3): 177-182.
- [29] ELSHEERY N I, CAO K. F. Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2008, 30(6): 769-777.
- [30] 李浩铭, 余著成, 陈卓, 等. 光强对伯乐树幼苗生长及相关生理指标的影响[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2021, 41(3): 23-30.

Effects of Light Intensity on Photochemistry and Dry Weight Accumulation of *Paphiopedilum emersonii*

QIN Huizhen^{1,2}, ZOU Rong¹, WEI Xiao¹, CHAI Shengfeng¹, TANG Fengluan^{1* *}

(1. Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin, Guangxi, 541006, China; 2. Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, College of Forestry, Guangxi University, Nanning, Guangxi, 530004, China)

Abstract: In order to determine the most suitable light intensity for cultivation of *Paphiopedilum emersonii*, we examined the diurnal variation of photosynthesis, light response curve, chlorophyll content, aboveground and belowground biomass of leaves under different light intensity treatments (RI 10, RI 30 and RI 50) using artificial shading method. The results show that, different light intensification had the same effect on diurnal change of Net Photosynthetic rate (P_n) of *Paphiopedilum*. P_n decreased with time. Photosynthesis in leaves of *P. emersonii* mainly occurred before noon. Stomatal factors had great influence on P_n of *P. emersonii* leaf under RI 10 light intensity treatment. The decrease of P_n of leaves of *P. emersonii* under different light intensity treatment was mainly caused by non-stomatal factors. Stomatal factors had great influence on P_n of *P. emersonii* leaf under RI 10 light intensity treatment. Under RI 30 light intensity treatment, the average daily P_n of the leaves of *P. emersonii* had the maximum Net Photosynthetic Rate (P_{max}), Light Saturation Point (LSP) and Apparent Quantum Efficiency (AQE), which were significantly higher than other light intensity treatments, and were the most suitable light intensity for the growth of *P. emersonii*. *P. emersonii* is a shade plant, and the leaf chlorophyll of *P. emersonii* was easily damaged under RI 50 light intensity treatment. After 2 months of shade treatment, both above and below ground biomass of *P. emersonii* was maximum under RI 30 light intensity treatment. Therefore, appropriate shade treatment should be applied to the artificial cultivation of *P. emersonii*. The most suitable light intensity for cultivation is $750 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, which is about 30% of the natural light intensity ($2500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$).

Key words: *Paphiopedilum emersonii*; light intensity; photosynthetic characteristics; chlorophyll; biomass

责任编辑: 陆雁



微信公众号投稿更便捷

联系电话: 0771-2503923

邮箱: gxkx@gxas.cn

投稿系统网址: <http://gxkx.ijournal.cn/gxkx/ch>