

铁皮石斛叶片光合作用的碳代谢途径

苏文华 张光飞

(云南大学生态学与地植物学研究所,昆明 650091)

摘 要 利用 LI-6400 光合测定系统测定了不同天气条件下铁皮石斛(*Dendrobium officinale*)叶片 24 h CO₂ 吸收的动态以及 CO₂ 吸收对光强和温度的响应。晴天的白天和夜间铁皮石斛都能吸收 CO₂, 中午 CO₂ 吸收速率为负值, CO₂ 的交换方式具景天酸代谢途径(CAM)的特点。阴雨天, 只有白天吸收 CO₂, 夜间表现为暗呼吸, 光合作用碳代谢的途径为 C₃ 途径。在多云的天气条件下, 白天吸收 CO₂, 并持续至日落后。夜间 21:00 仍有 CO₂ 吸收, 23:00 以后至次日凌晨处于暗呼吸状态。在 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照条件下, 20 $^{\circ}\text{C}$ 出现最大 CO₂ 吸收值。在夜间, 25 $^{\circ}\text{C}$ 时 CO₂ 的吸收速率最高。有光和无光条件下, 低温或高温引起 CO₂ 吸收速率下降均为非气孔因素所致。晴天上午, 铁皮石斛叶片的表观量子产额为 0.035, 光合补偿点为 2.9 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 饱和光强为 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 强光下出现光抑制现象。叶片受到强光预先照射后, 即使光照减弱光抑制效应应保持一段时间, 致使光合补偿点升高, 表观量子产额下降, 相同光强下的 CO₂ 吸收效率降低。结果表明: 铁皮石斛为兼性 CAM 植物, 随着环境条件的变化, 其光合作用在景天酸代谢途径(CAM)与 C₃ 途径间变化。

关键词 铁皮石斛 光合途径 景天酸代谢 温度 光

THE PHOTOSYNTHESIS PATHWAY IN LEAVES OF *DENDROBIUM OFFICINALE*

SU Wen-Hua and ZHANG Guang-Fei

(Institute of Ecology and Geobotany, Yunnan University, Kunming 650091, China)

Abstract The patterns of CO₂ exchange were studied in leaves of *Dendrobium officinale* during 24 hour periods in sunny, rainy and cloudy days to identify its photosynthetic pathway, and the response of CO₂ exchange rate to light intensity and temperature was studied. The results showed that there were differences in patterns of CO₂ exchange among sunny, rainy and cloudy days. In sunny days CO₂ was assimilated by *D. officinale* in daytime and at night, with the exception of midday, where no net CO₂ was taken up. The maximum rate of CO₂ uptake in daytime and at night was at 9:00 and 23:00, respectively, which showed that the pattern of CO₂ exchange was typical of Crassulacean Acid Metabolism (CAM) with four phases of CO₂ assimilation during a 24 hour period. On rainy days CO₂ uptake appeared only in daytime, and the CO₂ exchange pattern was typical of C₃ photosynthesis. On cloudy days, CO₂ uptake occurred in daytime and continued to 21:00, then CO₂ was released from 23:00 to dawn, showing a pattern intermediate between CAM and C₃ photosynthesis.

Under 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ light intensity CO₂ uptake rate was the highest, (4.55 ± 0.17) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, at 20 $^{\circ}\text{C}$; it decreased with temperature increase or decrease. The net rate of photosynthesis was near zero at 35 $^{\circ}\text{C}$. The stomatal conductance decreased from 10 $^{\circ}\text{C}$ to 35 $^{\circ}\text{C}$, the lowest internal CO₂ concentration and the highest stomatal limiting value both occurred at 25 $^{\circ}\text{C}$. The temperature-dependent reduction of CO₂ uptake rate was due to stomatal limitation at 20–25 $^{\circ}\text{C}$, but not at the low temperature (< 20 $^{\circ}\text{C}$) and high temperature (> 25 $^{\circ}\text{C}$). However, the nocturnal CO₂ uptake rate was the highest, (1.01 ± 0.03) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, at a temperature of 25 $^{\circ}\text{C}$, and it showed a negative value at 35 $^{\circ}\text{C}$. Stomatal conductance was the highest at 25 $^{\circ}\text{C}$, and both the lowest internal CO₂ concentration and the highest stomatal limiting value were at 30 $^{\circ}\text{C}$. The temperature-dependent reduction of nocturnal CO₂ uptake rate was due to stomatal limitation at 20–30 $^{\circ}\text{C}$, but not at the low temperature (< 20 $^{\circ}\text{C}$) and high temperature (> 30 $^{\circ}\text{C}$).

Apparent quantum yield, light compensation point and saturated light intensity in the morning was 0.035, 2.9 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ and approximately 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, respectively. Photoinhibition of photosynthesis was induced by light intensity over 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. When leaves were pre-exposed to high-light for 20 min, light compensation point increased, while apparent quantum yield and CO₂ uptake rate decreased. After leaves were pre-exposed to high-light of 2 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, apparent quantum yield decreased to

0.018, and the light compensation point was increased to $69 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. This indicated that photoinhibition remained while light intensity decreased.

Based on the results above, *D. officinale* should be a facultative CAM plant. The pathway of photosynthesis could change between CAM and C_3 pathway with variations of environmental factors. The difference of CO_2 exchange patterns in *D. officinale* among sunny, cloudy and rainy days depended mainly on changes in light intensity, humidity and air temperature.

Key words *Dendrobium officinale*, Photosynthetic pathway, CAM, Temperature, Light

铁皮石斛(*Dendrobium officinale*)是兰科石斛属多年附生草本,为传统名贵中药(包雪声等,2001)。野外观察和栽培试验发现,其生长极为缓慢。

植物生长的物质基础来自光合作用合成的碳水化合物,植物的光合能力与其生长速度有着密切的联系。一些兰科植物光合作用有特殊的景天酸代谢途径(CAM)(Arditti, 1979; Avadhani *et al.*, 1982; Benzinger, 1986; 张能义等, 1991; 叶庆生等, 1998),有的石斛属植物已被确认为 CAM 植物(Khoo *et al.*, 1997)。徐云鹄等(1993)曾对铁皮石斛的光合特性进行了初步研究,但未探讨其光合作用碳代谢的途径。

景天酸代谢植物的叶片较厚,具厚的角质层(曹仪植等, 1998)。铁皮石斛的叶片具有此特征,其光合作用碳代谢途径也可能为景天酸代谢途径。本研究通过对铁皮石斛叶片一天中 CO_2 吸收动态的观测,探讨其光合作用碳代谢途径及光合特征。

国内对石斛植物光合特性及光合作用与环境条件的关系研究很少(徐云鹄等, 1993; 丑敏霞等, 2001)。铁皮石斛光合作用的碳代谢途径的研究,有助于了解其光合作用对环境条件的需求规律,也有助于制定出高效人工种植技术措施。

1 研究方法

1.1 实验材料

实验用铁皮石斛 2001 年 10 月采自云南省广南县,引至昆明后盆栽,冬季放置在温室内,春季气温升高后移至蕨类植物栽培荫棚内。

实验于 2002 年 6~8 月在蕨类植物栽培荫棚内进行,每项试验选择盆栽铁皮石斛 3 株,每株测定植株顶端 3 片完全展开的叶片。 CO_2 的交换速率使用 LI-6400 光合测定仪测定,并记录气孔导度、胞间 CO_2 浓度、蒸腾速率等参数。以一容积约 25 L,壁上有 3 个 0.79 cm^2 小孔的塑料容器缓冲吸入空气,减弱进入叶室空气中 CO_2 浓度和相对湿度的波动。

1.2 CO_2 吸收的日动态变化测定

从清晨 7:00 开始,每隔 2 h 测定 1 次,至次日清晨 7:00 结束。测定使用 $2 \text{ cm} \times 3 \text{ cm}$ 普通叶室,在自

然光照条件下进行。每次测定时,先测量当时叶片的温度和大气相对湿度,测定过程中利用叶室温度和湿度控制功能,保持叶室温度和湿度稳定。试验在当地雨季进行,以阴雨天和多云天多见,晴天偶尔出现在其间。试验中的晴天均是阴雨天和多云天后的第一个晴天。

1.3 气温对 CO_2 吸收速率的影响

分有光条件和无光条件进行。有光条件在晴天上午 8:00~9:00 进行,无光条件在晴天日落后的 21:00~22:00 进行。将待测的盆栽铁皮石斛移入预先调至试验温度和空气湿度为 60% 的人工气候箱内 20 min,利用光合测定仪叶室温度控制功能调节叶室温度至试验温度。第一天试验自 20℃ 开始,逐渐降温。第二天试验自 20℃ 开始,逐渐升温。降温 and 升温试验不在同一天进行,降温 and 升温试验同一叶片交替各做 3 d,共 3 叶片 9 次。

1.4 光照强度对 CO_2 吸收速率的影响

光照强度对 CO_2 吸收的影响在晴天上午 8:00~9:00 进行,叶室空气湿度设定在 $60\% \pm 5\%$,叶室温度设定为 $(20 \pm 1)^\circ\text{C}$,叶室内人工光源设置到实验光照强度,预处理 20 min,观察光合速率的变化,待数值稳定后再开始测量记录。测定的方式和叶片次数与温度影响实验的相同。

1.5 气孔限制值的计算

按 Berry 等的方法(Berry & Downton, 1982; 许大全等, 2001),计算中补偿点做忽略处理。对弱光强下($> 100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)的光响应数据进行直线回归求得表观量子产额(AQY)(Long & Hallgren, 1986; 邱国雄, 1992)。数据使用 SPSS 统计软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 不同天气条件下 24 h CO_2 交换速率的动态变化

晴天、多云天和阴雨天铁皮石斛 24 h 叶片 CO_2 交换速率变化情况见图 1。不同天气条件下铁皮石斛 CO_2 交换的动态有很大不同。

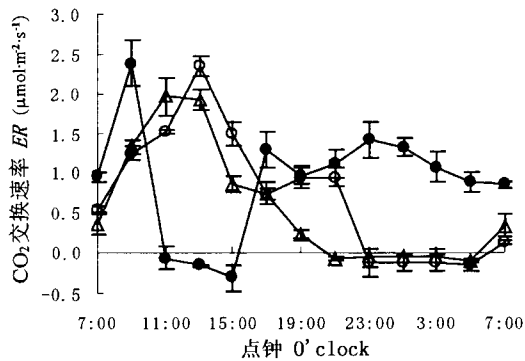


图 1 不同天气条件下 24 h 内铁皮石斛叶片 CO₂ 交换率的动态变化
Fig.1 The changes of CO₂ exchange rate (ER) in leaves of *Dendrobium officinale* during 24 hours in sunny, rainy and cloudy days
白天 Daytime: 6:00 ~ 20:00

在晴天的白天(除 11:00 ~ 15:00 外)和夜间,铁皮石斛都吸收 CO₂,以夜间略多于白天,约占全天的 60%(图 1)。上午 9:00 为一天中 CO₂ 吸收速率的最高值。从上午 11:00 以后到下午 15:00, CO₂ 吸收速率低于 0 μmol·m⁻²·s⁻¹,处于光下呼吸状态。约 16:00 开始又吸收 CO₂ 直到日落后。整个夜间都吸收 CO₂,23:00 时出现夜间 CO₂ 吸收速率的最高值((1.42 ± 0.13) μmol·m⁻²·s⁻¹)。夜间吸收 CO₂ 是光合作用碳代谢途径以景天酸代谢途径进行的特征(Osmond, 1978; 毛宗渊等, 1985; 龚宁等, 1992)。晴天铁皮石斛 24 h 叶片 CO₂ 吸收的动态形式与 CAM 植物的典型“四阶段”气体交换模式相符(Osmond, 1978; 张维经, 1986), 故其光合作用碳代谢的途径应是景天酸代谢(CAM)途径。

在阴雨天气条件下,只有白天吸收 CO₂,整个夜间都表现为暗呼吸。白天 CO₂ 吸收为“单峰曲线”, 11:00 ~ 13:00 出现 CO₂ 吸收的最高值,没有出现光下呼吸。其 CO₂ 吸收速率及其日变化呈现 C₃ 植物的特点(曹仪植等, 1998)。

在多云的天气条件下,白天 CO₂ 吸收速率呈“单峰”形式变化,13:00 出现 CO₂ 吸收的最高值,也没有光下呼吸现象。但 CO₂ 吸收由白天持续至日落后,夜间 21:00 仍在吸收 CO₂。23:00 以后,由 CO₂ 吸收转为暗呼吸至次日凌晨。其 CO₂ 交换的日变化形式是晴天与阴雨天变化形式的中间型。

2.2 气温对 CO₂ 吸收的影响

在 500 μmol·m⁻²·s⁻¹ 光照条件下,叶片温度从 10 °C 升高到 35 °C,20 °C 出现最大 CO₂ 吸收值, CO₂ 吸收的最适温度为 20 °C 左右。相对于最适温度,温度升高或下降 CO₂ 吸收速率都将下降。升高或下降相同的数值,温度升高比温度降低导致 CO₂ 吸收速率

下降更多,35 °C 时 CO₂ 吸收速率已接近为零(图 2)。在温度从 10 °C 升高到 35 °C 的过程中,气孔导度均下降(图 3)。胞间 CO₂ 浓度在 25 °C 时出现转折点, 25 °C 前随温度升高下降,之后随温度升高增加(图 3)。气孔限制值的变化与胞间 CO₂ 浓度的变化相反(图 3)。综合温度变化时 CO₂ 吸收速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和气孔限制值的变化,相对于最适温度的温度下降时 CO₂ 吸收速率的下降是非气孔因素的限制。温度升高 CO₂ 吸收速率的下降在 20 ~ 25 °C 范围内主要是气孔关闭所致,25 °C 以后为非气孔因素所致(Farquhar & Sharkey, 1982; 许大全, 1997)。

在无光条件下,叶片夜间 CO₂ 吸收速率也受温度影响(图 2)。夜间温度从 10 °C 升高到 35 °C,25 °C 出现最大 CO₂ 吸收值,此时最适温度比有光条件下的高。温度超过 25 °C 后, CO₂ 吸收速率迅速下降,35 °C 时 CO₂ 吸收速率为负值。夜间温度影响气体交换方式。无光条件下温度变化时 CO₂ 吸收速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和气孔限制值变化的比较分析表明(图 2, 图 3),20 ~ 30 °C 范围内温度变化对 CO₂ 吸收速率的影响与气孔的开闭有密切关系; 而 20 °C 以下和 30 °C 以上,温度下降或升高引起 CO₂ 吸收速率的下降都是非气孔因素所致。

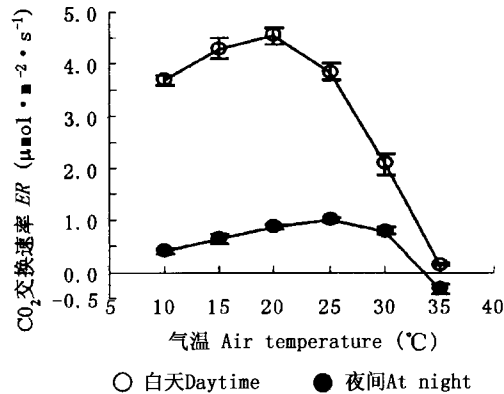


图 2 白天和夜间 CO₂ 吸收速率对温度变化的响应
Fig.2 The response of CO₂ exchange rate (ER) to temperature in day and at night

2.3 光照强度对 CO₂ 吸收速率的影响

晴天上午 8:00 ~ 9:00 时铁皮石斛叶片在无光条件下为暗呼吸,2.9 μmol·m⁻²·s⁻¹ 光照时 CO₂ 吸收为零,随着光照增加 CO₂ 吸收速率迅速增加,表观量子产额为 0.035。光照达 500 μmol·m⁻²·s⁻¹ 时 CO₂ 吸收速率最高,此后光照增强 CO₂ 吸收速率显著下降(图 4)。2 000 μmol·m⁻²·s⁻¹ 光照时,光合速率只是 500 μmol·m⁻²·s⁻¹ 的 37.6%。铁皮石斛叶片

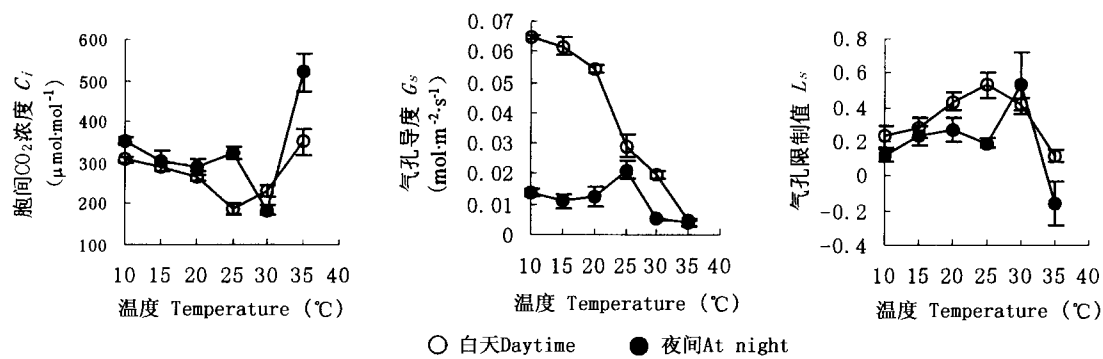


图3 白天和夜间胞间 CO₂ 浓度、气孔导度和气孔限制值对温度变化的响应

Fig.3 The response of internal CO₂ concentration (C_i), stomatal conductance (G_s) and stomatal limiting value (L_s) to temperature in day and at night

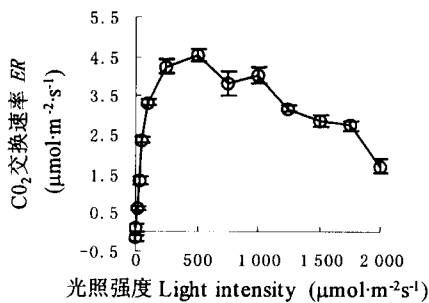


图4 铁皮石斛叶片 CO₂ 吸收对光照强度响应

Fig.4 The response of CO₂ exchange rate (ER) in leaves of *Dendrobium officinale* to light

CO₂ 吸收对强光的响应表现出光抑制现象。这与长药景天 (*Sedum spectabile*)、土三七 (*S. aizoon*) 等 CAM 植物 CO₂ 吸收速率对光强的响应不同 (龚宁等, 1992)。

叶片受到不同强光预处理后, 对光照减弱的响应有所不同, 表现出不同的光合特征 (图 5)。500、1 000、2 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光强预处理 20 min 后, 光合补偿点分别为 2.9、7.5、62.2 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。预处理光强提高, 光合补偿点升高, 表观量子产额下降, 相同光强下的 CO₂ 吸收效率降低 (图 5)。这些

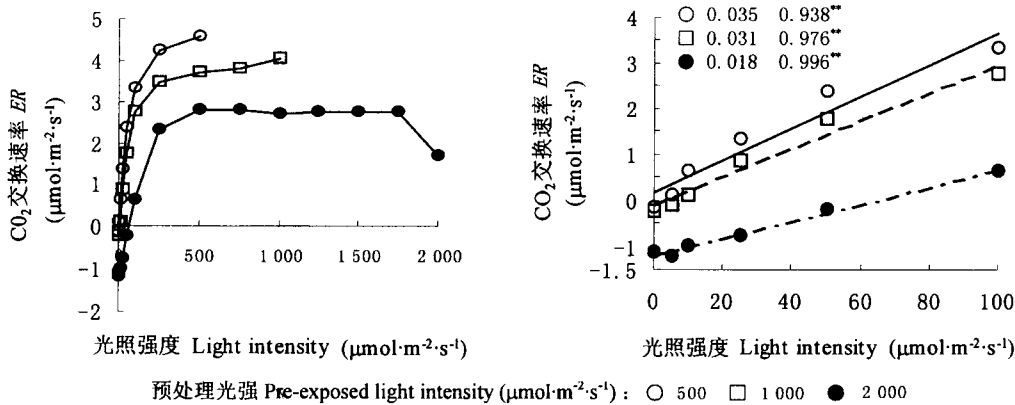


图5 不同光照预处理 20 min 后铁皮石斛叶片 CO₂ 吸收对光照强度响应曲线和表观量子产额 (AQR) 的变化

Fig.5 The response of CO₂ exchange rate (ER) and the response of apparent quantum yield (AQR) to light intensity after 20 min high-light pretreatment
*: 相关极显著 Very significant difference

现象表明, 叶片受到强光照后, 即使光照减弱光抑制效应仍会保持一段时间。

光强超过 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 随着光强的增强 CO₂ 吸收速率逐步下降。同时, 气孔导度也明显下降。相关分析表明, CO₂ 吸收速率降低与气孔导度和胞间 CO₂ 浓度下降有明显的正相关, 而与光照增加呈显著的负相关 (表 1), 气孔导度和胞间 CO₂ 浓

度之间表现出正相关 ($R^2 = 0.955, p < 0.05$), 光照增强 CO₂ 吸收速率降低的光抑制现象与气孔开度减小有关系。光强低于 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 后, 光照下降 CO₂ 吸收速率变化与气孔导度和光照呈现一定的正相关, 但与胞间 CO₂ 浓度之间表现出负相关 (表 1)。光照下降 CO₂ 吸收速率降低是非气孔因素所致, 可能是由于光强降低同化力不足限制了光合碳同化。

表 1 光照变化时铁皮石斛叶片气孔导度和胞间 CO₂ 浓度与 CO₂ 吸收速率变化的相关性分析

光强 Light intensity ≤ 500 μmol·m ⁻² ·s ⁻¹			光强 Light intensity ≥ 500 μmol·m ⁻² ·s ⁻¹		
气孔导度 G _s	胞间 CO ₂ 浓度 C _i	光强 Light intensity	气孔导度 G _s	胞间 CO ₂ 浓度 C _i	光强 Light intensity
0.749 **	-0.994 **	0.835 **	0.912 **	0.960 *	-0.972 **

** : 相关极显著 Very significant difference * : 相关显著 Significant difference

3 讨 论

景天酸代谢(CAM)在附生兰科植物普遍存在(Arditti, 1979; Avadhani *et al.*, 1982), 石斛属的一些种类已被确定是 CAM 植物(Khoo *et al.*, 1997)。CAM 植物可分为专一 CAM 植物和兼性 CAM 植物, 兼性 CAM 植物的光合途径可在 CAM 途径与 C₃ 途径或 C₄ 途径间转变(Osmond, 1978)。有些兼性 CAM 植物光合途径由 C₃ 向 CAM 途经的转化与 PEP 羧化酶和 NADP-苹果酸酶的活性有关(Foster *et al.*, 1982; Hofner *et al.*, 1987; 王晨等, 1997), 环境因子变化或生长发育等因素可诱发其转变(Guralnick *et al.*, 1984; 龚宁等, 1992; Ong *et al.*, 1997; Markovska & Dimitrov, 2001)。有的兼性 CAM 植物在几个小时内即可完成光合途径的转变(王晨等, 1991)。铁皮石斛叶片在晴天夜间有明显的 CO₂ 吸收现象, 中午可观测到光下呼吸和气孔导度显著下降(数据未列出), 表现出景天酸代谢的特征。阴雨天, 铁皮石斛只白天吸收 CO₂, CO₂ 吸收速率低, 可测到饱和光强, 表现出 C₃ 植物的特征。晴天、阴雨天和多云天 CO₂ 吸收的昼夜动态形式表明, 铁皮石斛应是兼性 CAM 植物, 光合途径可在 CAM 与 C₃ 途径间转变。

在我们的试验中, 测试叶片的发育程度基本相同。因此, 光合途径的转变很可能是由环境因子诱发。试验过程中, 晴天、阴雨天和多云天白天的日照强度、气温和空气相对湿度存在明显的差异, 晴天的

光照和气温明显高于阴雨天和多云天, 但空气湿度则较低。龚宁等(1992)认为在晴天和雨天中午气体交换差异, 温度起着关键作用, 光照的作用不大。本试验中, 有光条件下 35 ℃ 仍未达气体交换转换的临界温度(图 2)。而试验晴天中午的气温只有 32 ℃ 左右, 却出现交换速率由正值向负值的转变。晴天和阴雨天中午气体交换差异除与温度有一定关系外, 似乎还有其它更重要的因子。兼性 CAM 植物光合途径的转变, 水分胁迫也是一重要的诱导因素(张维经等, 1987; Mazen, 2001; Kholodova *et al.*, 2002)。图 6 显示, 晴天中午空气湿度明显低于阴雨天和多云天。晴天中午空气湿度下降也应该是铁皮石斛晴天和阴雨天中午气体交换差异的原因。强光虽然抑制铁皮石斛 CO₂ 的吸收, 但即使在全阳光照射时也未出现气体交换方向的转变, 晴天的强光照显然不是晴天和雨天中午气体交换差异的主要原因。综合上述分析, 晴天强光气温升高和空气湿度下降可能是晴天和雨天中午气体交换差异的主要因素。

从图 6 可看出, 3 种天气夜间光照相同, 空气湿度相近, 差异主要为温度。晴天和多云天的夜间气温相似, 高于阴雨天。因此, 夜间空气湿度显然不是造成 3 种天气夜间气体交换差异的主要原因。温度对夜间 CO₂ 吸收速率的影响试验显示, 温度可影响夜间气体交换方式(图 2)。但晴天和多云天的夜间气温相似, 夜间气体交换却有很大差异。夜间温度也不可能是气体交换方式差异的主要因素。虽然 3

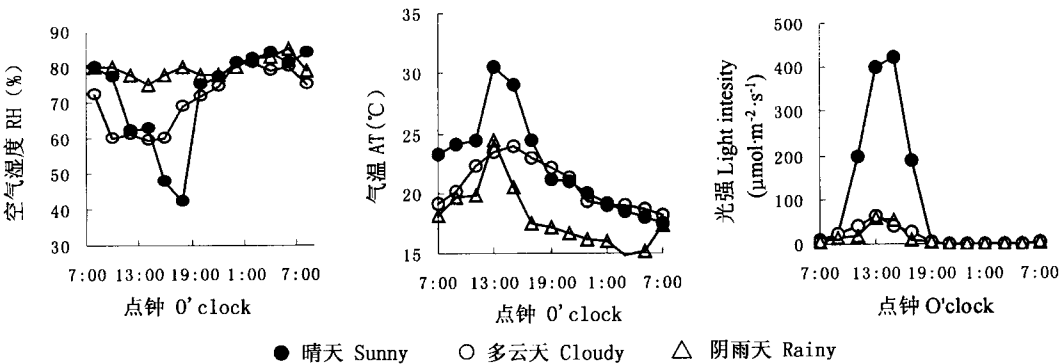


图 6 晴天、阴雨天和多云天铁皮石斛生境空气湿度、气温和光照强度 24 h 的变化
Fig.6 The variations of air humidity (RH), air temperature (AT) and light intensity during 24 hour in sunny, rainy and cloudy days

种天气的夜间温度、空气湿度及光照条件较为接近,但白天的光、温和空气湿度有明显的差异和不同。据 Osmond (1978) 的 CAM 植物气体交换模式,白天出现脱酸阶段,苹果酸发生脱酸反应,夜间才有充足的 CO_2 受体 (PEP)。进而推测,夜间气体交换方式除与夜间温度等因素有关外,与白天的天气状况有更密切的关系。

在试验中,尽管晴天天气条件下,白天有 4~5 h 处于光下呼吸状态,由于夜间吸收 CO_2 , 24 h 的 CO_2 同化量仍高于多云天和阴雨天 (图 7)。但这并不表明铁皮石斛光合作用在 CAM 途径时的光合积累能力高于 C_3 途径,因为试验不一定都是在各自途径最适环境条件下进行的。而且,由于试验地不在原产地,实验结果也不能表明自然状态下野生铁皮石斛的光合作用在晴天、多云天和阴雨天的光合途径和产物积累的情况。

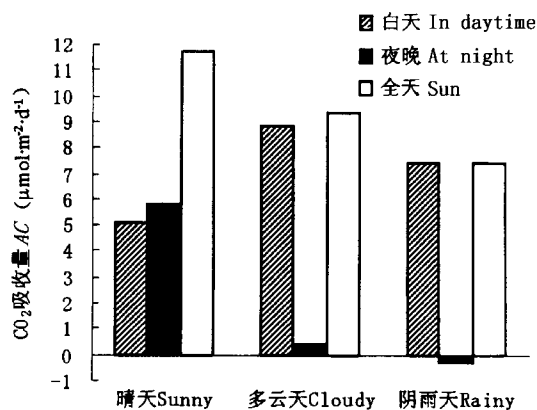


图 7 24 h 内白天和夜间 CO_2 的积累量

Fig. 7 The accumulated CO_2 (AC) in daytime and at night in 24 hour

本研究得出的铁皮石斛叶片光合补偿点和光饱和光强与徐云鹃等 (1993) 研究结果有一定差异,这可能是由于测定方法或条件不同所致。2 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光强预处理 20 min 后测得的光合补偿点和饱和光强与徐云鹃等结论相近。

受到强光照后,光抑制效应将保持一段时间。这可能与强光造成损伤后,需要时间修复有关 (许大全等, 1992)。强光预处理后,即使光照减弱,各光照条件下 CO_2 吸收速率也大大降低。同时,光合补偿点升高。在测定光合速率对光照变化的响应时,光照强度变化的方式是由强光逐渐减至弱光,还是由弱光升高至强光,测定得到的有些光合特征参数值,如光合补偿点和饱和光强会有一定差异。对于一些光合作用强光抑制现象明显的种类,进行光合曲线测定应由弱光开始逐步增至强光。

由于光合作用碳代谢的途径随环境条件变化在景天酸代谢途径与 C_3 途径间转换,铁皮石斛的光合速率不高,日光合积累有限。特殊的光合特性可能是铁皮石斛生长缓慢的原因之一。

参考文献

- Arditii, J. 1979. Aspects of the physiology of orchids. In: Woolhouse, H. W. ed. *Advances in botanical research*. Vol. 1. London: Academic Press. 422 ~ 655.
- Avadhani, P. N., C. J. Goh, A. H. Rao & J. Arditii. 1982. Carbon fixation in orchids. In: Arditii, J. ed. *Orchid biology: reviews and perspectives*. II. New York: Cornell University Press. 173 ~ 193.
- Bao, X. S. (包雪声), Q. S. Shun (顺庆生) & L. Z. Chen (陈立钻). 2001. The medical plants of dendrobium (Shi-hu) in China. Shanghai: Shanghai Medical University Press & Fudan University Press. 56 ~ 60. (in Chinese)
- Benzing, D. H. 1986. The genesis of orchid diversity emphasis on floral biology leads to misconceptions. *Lindleyana*, 1: 73 ~ 89.
- Berry, J. A. & W. J. S. Downton. 1982. Environmental regulation of photosynthesis. In: Govind, J. ed. *Photosynthesis* (Vol. II). New York: Academic Press. 263.
- Chou, M. X. (丑敏霞), L. Q. Zhu (朱利泉), Y. J. Zhang (张玉进), M. Zhang (张明), Z. L. Bie (别之龙), S. J. Chen (陈仕江) & Q. S. Li (李泉森). 2001. Effect of light intensities and temperatures on growth of *Dendrobium nobile* Lindl. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 25: 325 ~ 330. (in Chinese with English abstract)
- Cao, Y. Z. (曹仪植) & Z. W. Song (宋占午). 1998. Plant physiology. Lanzhou: Lanzhou University Press. 106 ~ 107, 138 ~ 139. (in Chinese)
- Farquhar, G. D. & T. D. Sharkey. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33: 317 ~ 345.
- Foster, J. G., G. E. Edwards & K. Winter. 1982. Changes in leaves of phosphoenolpyruvate carboxylase with induction of crassulacean acid metabolism in *Mesembryanthemum crystallinum* L. *Plant and Cell Physiology*, 23: 585 ~ 594.
- Gong, N. (龚宁), Y. H. Wei (尉亚辉) & W. J. Zhang (张维经). 1992. Environmental regulation of CO_2 exchange pattern in facultative CAM plants. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 34: 51 ~ 57. (in Chinese with English abstract)
- Guralnick, L. T., P. A. Rorabaugh & Z. Hanscom III. 1984. Seasonal shifts of photosynthesis in *Portulacaria afra* (L.) Jacq. *Plant Physiology*, 76: 643 ~ 646.
- Hofner, R., L. Vazquez-Moreno, K. Winter, H. J. Bohnert & J. M. Schmitt. 1987. Induction of crassulacean acid metabolism in *Mesembryanthemum crystallinum* by high salinity: mass increase and *de Novo* synthesis of PEP-carboxylase. *Plant Physiology*, 83: 915 ~ 919.
- Kholodova, V. P., D. S. Neto, A. B. Meshcheryakov, N. N. Borisova, S. N. Aleksandrova & V. Kuznetsov VI. 2002. Can stress-induced CAM provide for performing the developmental program in *Mesembryanthemum crystallinum* plants under long-term salinity? *Russian Journal of Physiology*, 49: 336 ~ 343.
- Khoo, G. H., H. He & C. S. Hew. 1997. Photosynthetic utilization of radiant energy by CAM *Dendrobium* flowers. *Photosynthetica*, 34: 367 ~ 376.
- Long, S. P. & J. E. Hallgren. (translated by Xu, D. Q. (许大

- 全) & J. L. Chen (陈家麟). 1986. Measurement for CO₂ assimilation by plants in the field and in the laboratory. In: Coombs, J., D. O. Hall, S. P. Long & J. M. O. Scurlock eds. Techniques in bioproductivity and photosynthesis. 2nd ed. Beijing: Science Press. 63 ~ 96. (in Chinese)
- Mao, Z. Y. (毛宗渊) & W. J. Zhang (张维经). 1985. A sample method of identifying CAM plant. Plant Physiology Communications (植物生理学通讯), **21**(2): 55 ~ 56. (in Chinese)
- Markovska, Y. K. & D. S. Dimitrov. 2001. The effect of leaf age on gas exchange and malate accumulation in C₃-CAM plant *Marrubium frivaldszkianum* (Lamiaceae). Photosynthetica, **39**: 191 ~ 195.
- Mazen, A. M. A. 2001. Changes in properties of phosphoenolpyruvate carboxylase with induction of crassulacean acid metabolism (CAM) in the C₄ plant *Portulaca oleracea*. Photosynthetica, **38**: 385 ~ 391.
- Ong, B. L., C. K. K. Koh & Y. C. Wee. 1997. Relationship between fern development and CAM in *Pyrrosia piloselloides* (L.) price. Photosynthetica, **34**: 147 ~ 149.
- Osmond, C. B. 1978. Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. Annual Review of Plant Physiology, **29**: 379 ~ 414.
- Qiu, G. X. (邱国雄). 1992. Photosynthetic efficiency in plants. In: Yu, S. W. (余叔文) ed. Plant physiology and molecular biology. Beijing: Science Press. 236 ~ 243. (in Chinese)
- Wang, C. (王晨), Y. H. Wei (尉亚辉), X. P. Liu (刘小平) & W. J. Zhang (张维经). 1991. Rapid induction of CAM in *Sudum spectabile*. Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica (西北植物学报), **11**: 138 ~ 143. (in Chinese with English abstract)
- Wang, C. (王晨), Y. H. Wei (尉亚辉) & L. Y. Wu (吴丽园). 1997. The activity changes of NADP-malic enzyme and its regulation in the transformation C₃ type photosynthesis into CAM type. Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica (西北植物学报), **17**: 200 ~ 204. (in Chinese with English abstract)
- Xu, D. Q. (许大全), Y. Z. Zhang (张玉忠) & R. X. Zhang (张荣铤). 1992. Photoinhibition of photosynthesis in plant. Plant Physiology Communications (植物生理学通讯), **28**: 237 ~ 243. (in Chinese)
- Xu, D. Q. (许大全). 1997. Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis. Plant Physiology Communications (植物生理学通讯), **33**: 241 ~ 244. (in Chinese)
- Xu, D. Q. (许大全) & Y. G. Shen (沈允钢). 2001. Limiting factors of photosynthesis. In: Yu, S. W. (余叔文) & Z. C. Tang (汤章城) eds. Plant physiology and molecular biology. 2nd ed. Beijing: Science Press. 262 ~ 276. (in Chinese)
- Xu, Y. C. (徐云鹄), L. W. Yu (于力文), Q. S. Wu (吴庆生), D. Q. Yang (杨道麒), L. Y. Zhai (翟立业) & F. J. Cheng (程扶玖). 1993. Photosynthetic characteristics of three species of *Dendrobium* in Houshan county of Anhui province. Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报), **4**: 18 ~ 21. (in Chinese with English abstract)
- Ye, Q. S. (叶庆生), R. C. Pan (潘瑞炽) & Hew Choy-Sin (丘才新). 1998. Study on photosynthetic pathway of *Cymbidium*. Journal of Tropical and Subtropical Botany (热带亚热带植物学报), **6**: 25 ~ 29. (in Chinese with English abstract)
- Zhang, N. Y. (张能义) & C. X. Li (李存信). 1991. Photosynthetic properties of leaves in *Vanilla planifolia* among different seasons. Acta Botanica Yunnanica (云南植物研究), **13**: 173 ~ 180. (in Chinese with English abstract)
- Zhang, W. J. (张维经). 1986. The CAM pathway and its regulation. Plant Physiology Communications (植物生理学通讯), **22**(2): 7 ~ 11. (in Chinese)
- Zhang, W. J. (张维经), Y. H. Wei (尉亚辉) & Z. Y. Mao (毛宗渊). 1987. Shift of photosynthesis in *Mesembryanthemum cordifolium* following exposure to water stress. Acta Phytophysiological Sinica (植物生理学报), **13**: 217 ~ 221. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 林植芳 责任编辑: 张丽赫