

# 国兰光合生理生态研究进展

赵雪梅, 潘远智, 关朝玺

(四川农业大学 林学院, 四川 雅安 625014)

**摘要:** 国兰为色、香、形兼具的观赏植物, 有“观花一时, 赏叶终年”的评价, 具有很高的文化和经济价值。且国兰叶片色、形与其光合生理密切相关。现从国兰叶片的解剖结构、生理特性以及外界环境影响因素等方面综述了国兰光合生理生态特性研究成果, 立足于观赏和实际生产的要求, 提出进一步研究的方向。

**关键词:** 光合特性; 养分积累; 国兰; 组织结构; 光合生理生态

**中图分类号:** S 682.31 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2010)07-0212-04

国兰亦称中国兰, 外国人称之为“东方兰”或“东洋兰”, 通常指兰属植物中的一部分地生种。现代意义上的国兰已扩充为春兰 [*Cymbidium goeringii* (Rehb.f.) Rehb.f.]、蕙兰 (*Cymbidium f.berii* Rolfe)、剑兰 [*Cymbidium ensifolium* (L.) Sw.]、墨兰 [*Cymbidium sinense* (Andr.) Willd.]、寒兰 (*Cymbidium kanran* Makino)、莲瓣兰 (*Cymbidium lianpan* Tang et Wang) 和春剑 (*Cymbidium longibracteatum* Y. Y. Wu et S. C. Chen) 7 大品种系列。其生境多为湿度较高、空气清新、无烈日和高温的针阔混交林或其它林地。其花朴素无华, 花香清雅, 叶态优美, 具有很高的观赏价值, 深受我国及日本、朝鲜等国人民的喜爱。国兰的研究和发展也已引起业内学者的广泛重视。

植物光合作用是一个复杂的生理生化过程, 既与植物自身有关, 也受环境因子 (大气  $\text{CO}_2$  浓度、光照强度、营养、温度、水分等) 的影响。对国兰光合作用进行系统研究 (组织结构与光合作用的关系、光补偿点、光饱和点、光能利用效率、环境因子对光合作用的影响等), 可为国兰的规模化生产提供科学的理论依据, 且对合理开发和利用中国丰富的国兰资源具有非常重要的意义。

## 1 国兰光合特性的测定

李鹏民等<sup>[1]</sup>对分别引自福建、浙江、四川、河南及台湾省的 5 种国兰 (建兰、春兰、春剑、蕙兰、墨兰) 2 a 生植株采用气体交换和叶绿素荧光分析等方法研究其光合特性。测定其光饱和点、光补偿点、 $\text{CO}_2$  补偿点和  $\text{CO}_2$  饱和点, 认为它们具有  $\text{C}_3$  植物特征; 光合速率在  $3.0 \sim$

$5.9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  之间,  $\text{CO}_2$  浓度低于  $2\ 000 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  下时, 光合速率受影响较大; 5 种国兰的光合能力、表观量子效率、羧化效率等都有差异; 光饱和点在  $350 \sim 650 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  之间, 属于喜阴植物; 其中春兰、建兰耐阴性相对较低, 墨兰、春剑耐阴性相对较高, 蕙兰居中。从暗处暴露到强光下, 5 种国兰的光化学反应启动差异较大, 墨兰的光化学反应启动最快, 春剑和蕙兰次之, 其次为建兰, 春兰最慢; 启动后的光化学效率差异也较大, 这可能与国兰不同种起源地的生态环境适应性及其进化有关。

叶庆生等<sup>[2]</sup>对兰属植物的 7 个种中的 10 个栽培种的光合途径研究表明, 这些兰属植物的光合速率较低, 光合速率最高的春兰为  $3.33 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 光合速率最低的寒兰仅为  $0.96 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 而通常大多数的植物的光合速率在  $5 \sim 50 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 而兰属植物的光合速率均低于这个值。

叶庆生等<sup>[3]</sup>1993 年测定出墨兰叶片中  $\text{C}_4$  植物标记酶 PEPCase 和 PPDK 活性很低, 分别为  $4.8 \sim 6.6 \mu\text{mol CO}_2 \text{mg}^{-1} \text{min}^{-1}$  和  $3.2 \mu\text{mol AMP mg}^{-1} \text{min}^{-1}$ 。1998 年对兰属植物光合途径研究中, 在对 10 个栽培种的叶片中测得的上述 2 种酶的活性得到相似的结论, 活性最高的象牙白活性也仅为  $3.27 \mu\text{mol CO}_2 \text{mg}^{-1} \text{min}^{-1}$ , 一般都在  $1 \sim 2 \mu\text{mol CO}_2 \text{mg}^{-1} \text{min}^{-1}$  左右<sup>[4]</sup>。而  $\text{C}_4$  植物甘蔗 (*Saccharum officinarum*) 叶片中 PEPCase 活性高达  $100 \mu\text{mol CO}_2 \text{mg}^{-1} \text{min}^{-1}$  以上<sup>[4]</sup>。EDWARDS<sup>[5-6]</sup>、Hocking and Anderson<sup>[7]</sup> 等对  $\text{C}_3$ 、 $\text{C}_4$ 、CAM 植物光合途径的研究均表明, PEPCase 和 PPDK 活性在  $\text{C}_3$  植物中很低或测不出活性, 因此认为兰属植物应该是  $\text{C}_3$  光合途径植物。

## 2 国兰组织结构与光合特性

植物自身的组织结构是影响光合作用的内因, 在研

第一作者简介: 赵雪梅 (1984), 女, 四川成都人, 硕士, 现从事植物栽培与应用研究工作。

通讯作者: 潘远智 (1969), 男, 四川达州人, 博士, 教授, 现从事园林植物配置与应用方向研究工作。E-mail: scpyzls@163.com。

基金项目: 四川省“十一五”育种攻关资助项目 (2006yzg)。

收稿日期: 2010-01-11

究植物光合生理生态时,研究原生境下植物的组织结构是了解植物光合特性重要的环节。

## 2.1 叶片结构与光合特性

叶片是光合作用的主要部位,叶的结构如叶厚度、栅栏组织与海绵组织的比例、叶绿体和类囊体的数目等都对光合速率有影响。通常  $C_4$  植物的叶片光合速率要大于  $C_3$  植物,这与  $C_4$  植物叶片具有花环结构等特性有关<sup>[8]</sup>。

孙安慈<sup>[9]</sup>对墨兰、春兰、建兰、虎头兰(*Cymbidium hookerianum* Rehb.f.)、寒兰、蕙兰、莲瓣兰等的叶面形态结构作了详细的研究。认为各种兰属植物的叶片结构特征基本相同,即上、下表皮细胞矩形、表面有突起,气孔分布在下表皮,叶肉细胞无海绵组织和栅栏组织的分化,主维管束的厚壁组织发达等。这与 Puy and Cribb<sup>[10]</sup>对春兰、冬凤兰(*Cymbidium dayanum* Rehb.f.)等研究结果一致。且该研究认为兰属植物叶片较厚,造成光合细胞空间分隔加大,有效光辐射进入叶片内部的光径加长,大气中  $CO_2$  扩散到羧化作用中心的距离也变大,因而光合速率较低。

墨兰叶片叶肉无栅栏组织和海绵组织分化,其光合速率低,是典型的阴生植物<sup>[11]</sup>,与墨兰生境(山林或林缘)相符。Abram and Kubiske<sup>[12]</sup>、张玲慧<sup>[13]</sup>认为生长在阳光下的叶片,栅栏组织细胞长而大,并且相互靠紧;在严重遮荫下则转为短小而松散。然而墨兰叶片中的叶肉组织却排列紧密,胞间间隙小,说明其在生长发育过程中仍需适当光照<sup>[14]</sup>。

## 2.2 叶片年龄及叶位与光合特性

在对国兰的研究中发现不同年龄叶片,其光合速率和体内叶绿素含量存在差异。墨兰成熟叶的叶绿素含量高于幼叶,而且叶尖部高于叶基部。叶绿素  $a/b$  值虽然成熟叶比幼叶略高,但同一叶片的不同部位除幼叶基部较低外,其比值基本不变<sup>[15]</sup>。在对墨兰不同年龄及叶位叶片叶绿素含量的测定发现,1 a 生叶片叶绿素含量随叶位(从上到下)增加而有规律地增加,2 a 生和 3 a 生叶片的叶绿素含量高于 1 a 生叶片,但 2、3 a 生叶片不同年龄,不同叶位之间叶绿素含量已无明显差异。不管是几年生叶片、或不同叶位,墨兰叶绿素  $a/b$  的比例都基本稳定在 2.7 左右<sup>[11]</sup>。虞佩珍等<sup>[16]</sup>在墨兰、春兰(天绿、大富贵、绿英、宋梅、西神梅、广西春素)、蕙兰、寒兰、建兰(铁骨素、大叶白、小凤素、大贡)的栽培试验中发现,3 a 生叶片叶绿素含量最高,1 a 生最低,认为国兰叶片叶龄在 1~3 a 内,叶绿素含量与叶龄呈正相关。

成熟叶的光合放氧速率(约  $0.88 \mu\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )略高于幼叶的光合放氧速率(约  $0.65 \mu\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )。

同一叶片叶基部的放氧速率最大,叶尖部的放氧速率最小。虽然幼叶的光饱和点(约  $180 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ),比成熟叶的光饱和点(约  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )高,但总的说,叶片的光合速率仍然很低<sup>[9]</sup>。叶庆生等<sup>[11]</sup>也发现 3 a 龄墨兰叶片叶绿素含量最高而光合放氧速率却最小。这说明光合放氧速率与叶绿素含量间并不存在正相关性。

## 2.3 叶绿体与光合作用

叶绿体是植物进行光合作用的场所,叶绿体超微结构与光合作用是密切相关的。仅少数研究者对墨兰的叶绿体进行了超微结构观察。墨兰叶片的叶绿体在叶肉细胞中常沿细胞壁分布,其超微结构比较典型,常呈纺锤形,双层膜明显,类囊体膜垛叠较紧密但在不同的发育时期其结构有变化。在幼叶里,基粒数目较少,类囊体膜的垛叠程度较简单,很少见到亲饥饿颗粒。叶绿体的大小是从叶尖部向叶基部逐渐变小的。在成熟叶中,基粒数目增多,类囊体膜的垛叠程度较复杂,含亲饥饿颗粒较多,也有淀粉粒,叶绿体的大小没有明显差异。成熟叶中的叶绿体较幼叶里的大<sup>[11,15]</sup>。线艺墨兰黄区叶细胞中,叶绿体被膜模糊或凹凸不平,类囊体排列混乱或解体<sup>[17]</sup>。

从叶绿体的大小来看,成熟叶比幼叶大,光合放氧速率也是成熟叶比幼叶高,但是幼叶叶尖部叶绿体比叶基部叶绿体大许多,而光合放氧速率反而是叶尖部比叶基部小。因此,叶绿体的大小并不与光合放氧速率呈正比。一般认为亲饥饿颗粒的增加是衰老叶片的一般特征<sup>[18,19]</sup>,成熟叶叶尖的叶绿体中含较多的亲饥饿颗粒,呈衰老状态,故其光合放氧速率比叶基部低。叶基部叶绿体含亲饥饿颗粒少而含淀粉粒多,也表明其光合作用较强,有较多淀粉储藏<sup>[15]</sup>。叶庆生等没有观察叶绿体中含淀粉粒,这可能与叶片的发育时期和取材部位有关。

## 2.4 花瓣与光合作用

很多国兰种类的花朵花瓣因叶绿素含量高而成绿色,但未见有关于绿色花瓣是否能进行光合作用以及固定  $CO_2$  等的相关报道。Jon and Joseph<sup>[20]</sup>使用  $C_{14}$  标记追踪的方法研究发现,在有光的条件下,卡特兰(*Cattleya*)、万代兰(*Vanda*)、蝴蝶兰(*Phalaenopsis*)等兰花的绿色花瓣能固定  $CO_2$ ,固定的量因不同种类和花朵的不同部位而异。其中萼片固定量最高,花瓣其次,子房最低。

## 3 环境因素与光合作用

### 3.1 光照

墨兰叶片在  $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  左右光强下可达到光补偿点,在  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  光强范围内,随光强增加,光合速率呈线性增加,而在  $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  左右光强下,光合作用达到饱和。光饱和点也不过是夏季中午光强的

10%~15%。这可能是墨兰植物长期生长在阴蔽环境中形成的适应<sup>[1]</sup>。

将蕙兰置于室外晴天日照一整天(全天 PFD 值高于  $300 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  的时数达 10 h 以上)后,叶片最大净光合速率大大下降,其中强光胁迫后的最大净光合速率仅为对照的 60%;光补偿点增加近 2 倍,光饱和点基本未变。这表明强光胁迫不仅会造成蕙兰叶片的光合水平下降,同时也会导致蕙兰对光强的可利用范围减少。而在室内环境下对其进行恢复时发现,除了光饱和点在处理前后变化幅度较小外,随着蕙兰在室内天数的延长光补偿点逐渐降低,  $P_n$  值逐渐提高,但 3~5 d 不能恢复正常。且研究还发现,强光胁迫后蕙兰叶片的  $\text{Ci}/\text{Ca}$  值没有下降反而上升,说明蕙兰叶片的光合速率的下降并非是由于气孔限制引起的<sup>[2]</sup>。

在无遮光、遮光率 30%、遮光率 60%、遮光率 90% 的不同光照强度培养下,蕙兰叶片干物率(以干重计)和淀粉含量均以遮光率 30% 处理最高,无遮光率次之,60% 处理居中,90% 处理最低,且差异显著。而叶片可溶性糖含量随遮光率的增大而减小。说明不同光照强度对蕙兰的光合能力产生了直接的影响,从而影响了光合产物的积累<sup>[2]</sup>。Keun 等<sup>[2]</sup> 研究也认为,在遮光(光强为  $110 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )、通风、中等相对湿度(61.5% RH)的环境条件下,春兰叶片叶绿素 a、b 和碳水化合物含量与生长在高光强( $800 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )、封闭、高湿(95.1% RH)的相比均较高,说明适当遮光和通风有利于春兰的光合作用。

### 3.2 $\text{CO}_2$ 浓度

在高浓度  $\text{CO}_2$  (5%)、合适的温度(25℃)和光强( $200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )条件下,墨兰叶片的最高光合速率达  $7.3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$  左右,是通常条件下的 2.5 倍左右<sup>[11]</sup>。这可能是因为高浓度的  $\text{CO}_2$  既能促进光合作用,又能抑制光呼吸<sup>[24]</sup>。

### 3.3 水分

国兰“喜雨而畏涝,喜润而畏湿”,并要求较高的空气湿度。由于在不同的生长季节和不同的生长时期对水分的要求都不同。故有“会不会种兰主要看会不会浇水”之说。因此控制水分是养好兰花的最根本条件。

张铭光等<sup>[25]</sup> 研究了土壤湿度对墨兰叶片生长和光合速率的影响,认为墨兰叶片在土壤保水力 90% 和 70% 处理的叶片生长速率和光合速率差异不大,土壤保水力 50% 和 30% 处理的光合速率逐渐下降,尤其是处理 60 d 后,50% 处理的光合速率为 90% 处理的 25%,土壤保水力 30% 处理的全部干死。供水不足会限制光合作用的 Hill 反应,电子传递和 NADP 还原;缺水更甚时,气孔关

闭,吸收  $\text{CO}_2$  少,韧皮部运输受阻等。张铭光研究所用土壤为塘泥,保水力 100% 相当于土壤含水量的 51.66%。换算得知,保水力 70% 等于土壤含水量 36.16%,保水力 50% 等于土壤含水量 27.58%。也就是说,墨兰叶片生长最适土壤含水量是 36% 左右,如含水量下降到 27% 则生长不良。潘瑞炽等<sup>[26]</sup> 对土壤干旱期间墨兰的水分生理变化进行研究认为,墨兰的土壤临界水分是在土壤保水力 44%~22% 之间。二者研究结果基本一致。无论是处理 20 d 还是 60 d,不管叶绿素 a、b 或 a+b 含量,都是 50% 处理最高,70% 处理其次,30% 处理差一些,90% 最少<sup>[25]</sup>。90% 处理叶绿素含量最少的原因,可能由于叶片生长快,干物质较多,而叶绿素含量是以干重为基础,故计算出的叶绿素含量就低。至于 50% 和 30% 处理叶绿素含量高的原因,可能因为该时生长缓慢甚至接近停顿,光合速率较弱甚至测不出来,干重显著下降,但叶片仍呈暗绿色,故叶绿素含量较高。

对蕙兰进行晾根处理,发现处理 5 d 后新叶和老叶的  $F_m$  和  $F_v/F_m$  开始逐步下降,晾根 11 d 后进行盆栽恢复处理,各项叶绿素荧光参数指标都有所恢复,且新叶的恢复程度明显好于老叶,2 周后接近正常水平。这表明晾根处理使根失水会使叶片的 PSII 反应中心受损,影响叶片的光合能力<sup>[21]</sup>。

### 3.4 温度

墨兰不同年龄叶片光合速率对温度的变化有不同的反应。已成熟的 1 a 年生功能叶片在 25℃ 时光合速率最大( $2.61 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ); 35℃ 时,光合速率则大幅度下降,只有 25℃ 时的一半左右。这说明 1 a 生叶片光合作用最适温度在 25℃ 左右。而 3 a 生叶片光合速率则随温度升高而下降,温度越高、下降越大。由此可见,不同年龄叶片光合作用最适温度是不同的,即随叶龄增加,光合作用最适温度下降。在 15℃ 和 25℃ 时,墨兰 1 a 生叶片  $\text{CO}_2$  补偿点分别为  $110 \mu\text{mol mol}^{-1}$  和  $105 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ,而 35℃ 时,  $\text{CO}_2$  补偿点迅速增加到  $147 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ; 3 a 生叶片的  $\text{CO}_2$  补偿点显著高于 1 a 生叶片,且随温度上升而增加。 $\text{CO}_2$  补偿点的变化正好与光合速率的变化呈反比<sup>[11]</sup>。

### 3.5 营养元素

3.5.1 氮 氮素对植物的叶绿素、光合速率、暗反应的主要酶以及光呼吸等都有明显的影响,直接或间接影响着光合作用。研究表明氮素对植物光合作用有一定促进作用<sup>[27-28]</sup>。Mooney<sup>[29]</sup>、Field<sup>[30-31]</sup> 的研究认为,单片叶子在光饱和的条件下,净光合速率与 N 含量成正比例关系。不同形态的氮素营养相比,  $\text{NO}_3^- - \text{N} + \text{NH}_4^+ - \text{N}$  混合处理较有利于提高小麦 (*Triticum aestivum*) 净光合速

率,  $\text{NO}_3^-$  处理次之,  $\text{NH}_4^+$  处理最差<sup>[32]</sup>, 在水分胁迫条件下施  $\text{NH}_4^+$ -N 则有利于水稻 (*Oryza sativa*) 净光合速率的提高<sup>[33]</sup>。潘瑞炽和陈俊贤<sup>[34]</sup> 认为,  $\text{NO}_3^-$ -N 处理墨兰的光合速率大于  $\text{NH}_4^+$ -N 处理的; 随着氮水平增高到 50 mmol/L 时,  $\text{NH}_4^+$ -N 处理的光合速率急剧下降, 2 a 生叶片枯死。至于叶绿素含量,  $\text{NH}_4^+$ -N 处理较  $\text{NO}_3^-$ -N 处理高, 2 种形态氮处理的叶绿素含量, 都是随氮水平提高而增加。从植株生长来看, 低浓度和中等浓度的  $\text{NO}_3^-$ -N 或  $\text{NH}_4^+$ -N 对墨兰叶芽和叶片生长都有促进作用, 相差不大, 中等浓度的  $\text{NO}_3^-$ -N 稍好一些, 但到高浓度 (50 mmol/L) 时, 2 种形态氮处理的生长都受抑制, 尤其是  $\text{NH}_4^+$ -N 处理。而  $\text{NH}_4^+$ -N 抑制生长的原因, 可能与下列因素有关: 第一,  $\text{NH}_4^+$ -N 是光合磷酸化的解偶联剂, 阻止光合磷酸化进行, 光合作用下降; 第二, 由于  $\text{NH}_4^+$ -N 与  $\text{K}^+$  对抗,  $\text{NH}_4^+$ -N 过多, 引起  $\text{K}^+$  缺乏, 叶片缺绿, 影响光合作用, 所以生长受抑制<sup>[35]</sup>。盆栽墨兰在施用 Hoagland 溶液基础上, 喷施等量的、浓度均为 5 mmol/L 的  $\text{NO}_3^-$ -N 或  $\text{NH}_4^+$ -N 的混合液, 其根系生长、叶片生长和光合速率都比浓度为 10 mmol/L 的 2 种氮化物单独处理好<sup>[36]</sup>。

3.5.2 磷 缺磷时墨兰的光合作用受到抑制<sup>[37]</sup>, 在对农作物如大豆、甜菜等作低磷处理时也得出相同的结论。将处理磷饥饿状态的墨兰分别培养在含有 0、0.02、0.20、1.00 和 10.00 mmol/L  $\text{NaH}_2\text{PO}_4$  的培养液中培养 6 个月后, 发现叶片的光合速率随磷浓度的加大而增高, 1.00 mmol/L 处理光合速率最高, 为  $2.41 \pm 0.085 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (对照为  $1.57 \pm 0.058 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ); 当浓度达到 10.00 mmol/L 时, 光合速率有下降趋势, 为  $2.08 \pm 0.196 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。

3.5.3 钾 在使墨兰钾饥饿 2 个月后, 转入钾 (KCl) 含量水平分别为 0.0、1、5、10 mmol/L 的营养液中培养。发现培养 4 个月后各处理的植株光合速率较对照均有显著提高, 其中 5 mmol/L 处理光合速率最高; 而各处理间叶绿素含量没有明显差异<sup>[38]</sup>。

## 4 展望

光合作用是生物界获得能量、食物以及氧气的根本途径, 被称为“地球上最重要的化学反应”。通过测定光合生理生态相关生物量, 分析它们与各生理生态因子的关系, 有助于了解植物的生长发育规律, 揭示植物生长过程的机理, 并且对植物引种、驯化、科学栽培和提高生产力等方面在理论和实践上都有重要的参考作用。光合作用受植物内部生理状态和外界环境因子的共同制约, 因此研究光合作用与其影响因子之间的关系显得尤为重要。

国兰为色、香、形具佳的观赏植物, 具有很高的文化和经济价值, 但其对生长环境要求较高。叶片的组织结构和环境因子对光合特性影响较大。然而对国兰光合生理生态特性的研究略显单薄。特别是环境条件对国兰光合特性的影响研究方面试验材料均为单一品种, 且多为墨兰 (研究已较透彻)。对其它国兰, 诸如春兰、寒兰、建兰、春剑等报道甚少。通过温度、光照等研究初步表明, 环境对卡特兰和寒兰叶绿素含量影响较大, 且卡特兰和寒兰的花芽分化及花芽发育都要求植株有较高的养分含量<sup>[39-41]</sup>, 寒兰花芽分化受日长和温度影响较小, 要在养分含量较高的茎、叶生长后期才能进行<sup>[42]</sup>。光合作用又是影响植株养分含量的主要因素, 若环境因子不利于国兰的光合作用, 则对其叶、花的生长及观赏价值产生很大影响。在今后的研究中, 应从以下几方面对国兰的光合生理生态特性进行深入研究。即一是国兰属于喜半阴植物, 全年均具观赏价值, 而且光照偏强或偏弱均会影响国兰叶片的观赏价值和花朵韵味。因此应在整个生长周期内观察各环境因子对其光合生理及生长状况的影响, 加强不同光照强度对国兰生长状况及养分积累响应研究; 同时, 通常认为叶片氮含量通过影响植物叶绿素含量、叶片解剖结构、RUBP 羧化酶/Rubisco 加氧酶含量来影响叶片光合能力。应加强国兰氮素及其它营养元素与其光合作用关系的深入研究, 为实际栽培中的合理、高效施肥提供依据。二是不同种国兰对环境条件的要求有所不同, 应加强不同种、不同品种国兰对环境条件适应性的比较, 以便实际生产时对环境条件的综合调控。

## 参考文献

- [1] 李鹏民, 高辉远, 邹琦, 等. 五种国兰的光合特性[J]. 园艺学报, 2005, 32(1): 151-154.
- [2] 叶庆生, 潘瑞炽, 丘才新. 兰属植物光合途径的研究[J]. 热带亚热带植物学报, 1998, 6(1): 25-29.
- [3] 叶庆生, 潘瑞炽, 丘才新. 墨兰光合途径的研究[J]. 植物学报, 1993, 35(6): 441-446.
- [4] Osmond C B, Harris B. Photorespiration during C4 photosynthesis[J]. Biochimica et Biophysica Acta(BBA)-Bioenergetics, 1974, 234(2): 270-282.
- [5] Edwards G E, Walker D. C3, C4: mechanism and cellular and environmental regulation of photosynthesis[M]. Oxford: Blackwell, 1983: 542.
- [6] Edwards G E, Nakamoto H. Pyruvate, Pi dikinase and NADP-malate dehydrogenase in C4 photosynthesis: properties and mechanism of light/dark regulation[J]. Ann Rev Plant Physiol, 1985, 36: 255-286.
- [7] Hocking C G, Anderson J W. Survey of pyruvate phosphate dikinase activity of plants in relation to the C3, C4 and CAM mechanisms of  $\text{CO}_2$  assimilation[J]. Photochemistry, 1986, 25: 1537-1543.
- [8] 王忠. 植物生理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 160-170.
- [9] 孙安慈. 兰属、兜兰属、石斛属植物叶片的扫描电镜观察[J]. 武汉植物学研究, 1995, 13(4): 289-294.

- [10] Puy D D, Cribb P. The Genus *Cymbidium* [M]. Christopher Helm. London: Timber Press; 9-21.
- [11] 叶庆生, 潘瑞炘, 丘才新. 墨兰叶片结构及光合作用的研究[J]. 植物学报, 1992, 34(10): 771-776.
- [12] Abram M D, Kubiske M E. 1990. Leaf structural characteristics of 31 hardwood and conifer tree species in Central Wisconsin: Influence of light regime and shade tolerance rank [J]. For Ecol Manage, 1988, 31: 145-153.
- [13] 张玲慧. 地被植物耐阴性研究及园林配置探讨[D]. 杭州: 浙江大学, 2004.
- [14] 李爱民, 叶秀麟, 陈功锡, 等. 墨兰的解剖学研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2002, 10(4): 295-300.
- [15] 李爱民, 陈泽灏, 叶秀麟. 墨兰幼叶和成熟叶不同部位叶绿体超微结构和光合作用[J]. 热带亚热带植物学报, 2000, 8(3): 225-228.
- [16] 虞佩珍, 白绿江, 李红宇, 等. 几种中国兰花在北方的栽培试验[J]. 园艺学报, 1998, 25(4): 374-378.
- [17] 范燕萍, 李慧玲, 李浩健. 几种花叶线艺兰叶片色斑色素组成和叶绿体超微结构研究[J]. 华南农业大学学报, 2006, 27(2): 8-12.
- [18] 马国英, 吴源英, 徐锡忠, 等. 不同小麦种叶片光合特性及叶绿体超微结构的比较[J]. 植物生理学通讯, 1991, 27(4): 255-259.
- [19] 陈绍潘, 黄维南, 陈睦传, 等. 甜菊不同层次叶片叶绿体超微结构观察及其糖苷含量变化[J]. 核农学报, 1989, 3(1): 48-52.
- [20] Jon D, Joseph A. Photosynthetic  $^{14}\text{CO}_2$  fixation by green *Cymbidium* (Orchidaceae) flowers [J]. Plant Physiol, 1968, 43: 130-132.
- [21] 朱丽花. 蕙兰对强光和干旱胁迫生理反应机制的研究[D]. 扬州: 扬州大学, 2006.
- [22] 李进才, 赵习武, 张秦英, 等. 遮光对兰花养分含量及生育的影响[J]. 华北农学报, 2006, 21(4): 51-54.
- [23] Keun H G, Beyoung H K, Moo R H, Chiwon W L. Environmental factors affect the growth and transpiration rate of potted Oriental *Cymbidium* (*Cymbidium goeringii*) [J]. HortScience, 2000, 35: 387-391.
- [24] Zelitch I. Dark respiration and photorespiration. In: Photosynthesis, Photorespiration and Plant Productivity [J]. Academic Press, 1971: 127-171.
- [25] 张铭光, 潘瑞炘, 叶庆生. 土壤湿度对墨兰叶片生长和光合速率的影响[J]. 华南师范大学学报(自然科学版), 1994(2): 71-75.
- [26] 潘瑞炘, 郑先念, 温兆清. 土壤干旱期间墨兰的水分生理变化[J]. 云南植物研究, 1994, 16(4): 379-384.
- [27] 李保国, 王永惠. 增施氮肥和环剥对枣树光合速率的影响[J]. 河北农业大学学报, 1991, 14(3): 33-37.
- [28] 吴良欢, 陈峰, 方萍, 等. 水稻叶片氮素营养对光合作用的影响[J]. 中国农业科学, 1995, 28(增刊): 104-107.
- [29] Mooney H A, Field G, Gulmon S L et al. Photosynthetic capacity in relation to leaf position in desert versus old-field annuals [J]. Oecologia, 1981, 50: 109-112.
- [30] Field G, Mooney H A. Leaf age and seasonal effects on light, water and nitrogen use efficiency in a Californian shrub [J]. Oecologia, 1983, 56: 348-355.
- [31] Field G. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf as a control on the allocating program [J]. Oecologia, 1989, 56: 341-347.
- [32] 肖凯, 张树华, 邹定辉, 等. 不同形态氮素营养对小麦光合特性的影响[J]. 作物学报, 2000, 26(1): 53-58.
- [33] 陈贵, 周毅, 郭世伟, 等. 水分胁迫条件下不同形态氮素营养对水稻叶片光合速率的调控机理研究[J]. 中国农业科学, 2007, 40(10): 2162-2168.
- [34] 潘瑞炘, 陈俊贤. 硝态氮和铵态氮对墨兰生长发育的影响[J]. 云南植物研究, 1994, 16(3): 285-290.
- [35] Orehamjo T O, Stewart G R. Ammonium inactivation of nitrate reductase in *Lemna minor* [J]. Planta, 1975, 122: 37-44.
- [36] Wen Z Q, Hew C S. Effects of nitrate and ammonium on photosynthesis, nitrogen assimilation and growth of *Cymbidium sinense* [J]. Singapore Nat Acad Soc, 1993, 20: 21-23.
- [37] 潘瑞炘, 梁旭野. 不同水平磷对磷饥饿墨兰生长发育及某些生理特性的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 1993(1): 71-77.
- [38] 潘瑞炘, 陈健源, 温兆清. 不同钾水平对钾饥饿墨兰生长发育和生理的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 1992, 2(3): 46-53.
- [39] 李進才, 趙習コウ, 松井鍬一郎. CattleyaおよびCymbidiumの交配種における温度が茎葉の養分含有率および開花に及ぼす影響[J]. 植物工学会誌, 2001, 13(2): 58-90.
- [40] 李進才, 趙習コウ, 松井鍬一郎. 光ストレスおよび遮光栽培におけるCattleyaとCymbidiumの抗酸化酵素活性および色素含量の変化[J]. 日本芸学会雑誌, 2001, 70(3): 372-379.
- [41] 小森照彦, 新津陽, 村上高. 日照条件がシンビジウムの生育、開花及び炭水化合物含量に及ぼす影響[J]. 総農試研, 1990(4): 17-26.
- [42] Kosugi K, Yokoi M, Asai N. Flower bud formation on the floral initiation and development in miniature *Cymbidium* [J]. Tech Bull Fac Hortic-Chiba Univ, 1971, 19: 23-27.

## Research Progress of *Cymbidium* on Photosynthetic Physiological Ecology

ZHAO Xue-mei, PAN Yuan-zhi, GUAN Chao-xi

(College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Sichuan Ya'an 625014)

**Abstract:** The cymbidium is a rare ornamental plant with the color, the aroma, the shape. And that, the color and shape of the leaves were related to the photosynthetic physiological closely. In the paper, the anatomy structure, physiological characteristics, the environment about the Photosynthetic Physiological Ecology were summarized. Advices for future studies were put forward according to the requirements of enjoying and producing.

**Key words:** photosynthetic characteristics; nutrient accumulation; *Cymbidium*; organization Structure; photosynthetic physiological ecology