

# 长期加富 CO<sub>2</sub> 条件下温室黄瓜 光合作用对高温的应答机理

潘 璐, 崔世茂, 宋 阳, 康立茹, 张丽红, 孙世军

(内蒙古农业大学 农学院, 内蒙古 呼和浩特 010019)

**摘 要:**以温室嫁接黄瓜为试材,研究了长期加富 CO<sub>2</sub> 和高温条件下叶片光合指标、叶绿素含量、Rubisco 活性以及 Rubisco 活化酶活性随时间的变化规律及其相互关系。旨在为高温季节温室黄瓜高产优质栽培提供参考依据和实践支持,以及为未来由于 CO<sub>2</sub> 浓度升高引起的“温室效应”对作物造成的影响进行探究。结果表明:长期加富 CO<sub>2</sub> 和高温条件下,净光合速率、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度、气孔导度、蒸腾速率、叶绿素含量、Rubisco 活性以及 Rubisco 活化酶活性均显著提高,其平均值分别高于对照 38.83%、66.88%、28.2%、26.07%、37.2%、37.06% 以及 44.16%;长期 CO<sub>2</sub> + 高温是显著提高叶片净光合速率的直接原因,因其提高了胞间 CO<sub>2</sub> 浓度,从而提高了叶片叶绿素含量以及 Rubisco 活性,最终在光合作用光反应和暗反应 2 个过程中促进净光合速率提高;长期 CO<sub>2</sub> + 高温可以解除长时间 CO<sub>2</sub> 施肥带来的“光合适应”现象,从而提高光合速率。

**关键词:**黄瓜;高温;CO<sub>2</sub> 加富;光合作用;Rubisco 活化酶

**中图分类号:**S 642.226.5 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2015)16-0001-06

CO<sub>2</sub> 是最主要的温室气体,由于 CO<sub>2</sub> 浓度升高导致的温室效应引起全球气温上升,使得高温逆境对光合作用影响的研究受到广泛关注。光合作用是作物产量形成的基础,光合速率是其重要的衡量指标,大量研究表明,光合作用是一个对温度变化非常敏感的生理生化过程<sup>[1-3]</sup>。CRAFTS-BRANDNER 等<sup>[4]</sup>和 YAMORI 等<sup>[5]</sup>认为高温对碳同化的影响主要表现为对 Rubisco(核酮糖-1,5-二磷酸羧化/加氧酶)和 RCA(Rubisco 活化酶)活性的影响,马博等<sup>[6]</sup>认为,高温显著降低了温室黄瓜叶片的 Rubisco 活性,SAGE 等<sup>[7]</sup>通过比较 C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 植物光合作用对高温的响应时指出,RCA 比电子传递对高温更敏感。张洁等<sup>[8]</sup>对日光温室番茄昼间亚高温处理,结果表明,番茄叶片净光合速率下降,叶绿素含量下降,叶绿体膜受到伤害,基粒数减少,基粒片层结构状态变差。黄瓜(*Cucumis sativus* L.)是设

施栽培的重要蔬菜作物,但在北方夏秋之际,日光温室温度较高,黄瓜营养生长旺盛<sup>[1]</sup>,而且由于高温引起细胞大量失水,进而引起代谢异常,使植物逐渐受害<sup>[9]</sup>。同时,在设施蔬菜生产中,由于设施自身密闭性特点,作物经常处于严重的 CO<sub>2</sub> 亏缺状态,成为光合作用和产量提高的重要限制因素之一<sup>[10]</sup>。有研究指出,随着 CO<sub>2</sub> 浓度的升高,植物光合作用的最适温度会增加 5~10℃<sup>[11]</sup>;同时升高温度、增加 CO<sub>2</sub> 浓度,提高了柿树、葡萄、西葫芦、结球莴苣和水稻的净光合速率、群体最大光合速率以及加速了植株器官发育<sup>[12-14]</sup>,但有关 CO<sub>2</sub> 加富与高温相互作用对植物光合作用的影响多集中在短期作用的研究,有关光合作用在长期(数天至数周或数月)CO<sub>2</sub> 加富条件下对高温的响应机理研究较少。因此,探讨长期 CO<sub>2</sub> 加富条件下温室黄瓜光合作用对高温的应答机理,不仅对研究未来大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高导致的高温胁迫对作物的影响具有重要意义,而且为高温季节温室黄瓜高产优质栽培提供参考依据和技术支撑,对今后设施周年生产、促进设施农业产业化、现代化的发展都具有重要意义。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

以温室嫁接黄瓜为供试材料,选用‘津优 35 号’黄瓜作为接穗,‘云南黑籽南瓜’作为砧木。

**第一作者简介:**潘璐(1989-),女,博士研究生,研究方向为设施园艺及抗性生理。E-mail:baby\_pl0911@163.com.

**责任作者:**崔世茂(1961-),男,博士,教授,博士生导师,研究方向为设施园艺及抗性生理。E-mail:cuishimao@sina.com.

**基金项目:**国家自然科学基金资助项目(31060269);内蒙古自治区科技计划资助项目(20110710);教育部博士点基金资助项目(20101515110005)。

**收稿日期:**2015-05-27

## 1.2 试验方法

试验于2014年3—7月在内蒙古农业大学教学试验基地日光温室中进行。3月22日播种育苗,砧木和接穗均采用穴盘育苗的方法。4月9日嫁接,5月1日定植。

试验在同一温室内进行,各处理之间用双层塑料膜完全隔开,使其相互独立。设置3个处理和1个对照:即高温+CO<sub>2</sub>、常温+CO<sub>2</sub>、高温、对照。每处理设1个小区,小区面积为16.5 m<sup>2</sup>,每处理设3次重复。采用双行垄作栽培,行距50 cm,株距30 cm。5月16日开始增施CO<sub>2</sub>。

高温+CO<sub>2</sub>处理:采用全封闭不放风的办法(晴天温度达到40~50℃,维持4~5 h),同时全天4次增施高浓度的CO<sub>2</sub>(1 000~1 500 μmol/L)。

常温+CO<sub>2</sub>处理:全天增施高浓度CO<sub>2</sub>(1 000~1 500 μmol/L),每天7:00—11:00闷棚,11:00开始微放风,12:00—18:00全放风,放风时增加CO<sub>2</sub>施用量,18:00之后采取常规管理模式。

高温处理:采用全封闭不放风的办法(晴天温度达到40~50℃,维持4~5 h)。

对照处理:采取常规管理模式,每天9:00—18:00放风。

CO<sub>2</sub>增施方法:采用乌兰察布市慧明科技有限公司生产的AI型二氧化碳发生器增施CO<sub>2</sub>,其原理是高温分解碳酸氢铵产生CO<sub>2</sub>、NH<sub>3</sub>,经过滤系统除去NH<sub>3</sub>后施CO<sub>2</sub>。每天施用CO<sub>2</sub>4次用来维持试验所需CO<sub>2</sub>浓度,时间分别为7:00、10:00、12:00、14:00,每次向二氧化碳发生器中加入3~5 kg碳酸氢铵,常温+CO<sub>2</sub>需要特殊处理,在12:00、14:00向二氧化碳发生器中加入5~7 kg碳酸氢铵以用来达到试验所需CO<sub>2</sub>浓度。同时,用北京旗硕基业科技有限责任公司生产的旗硕“农用通”,对CO<sub>2</sub>浓度进行实时测定。

试验结果于处理7 d后开始测定,之后每隔7 d测定1次,共测定5次。

表1 不同处理黄瓜叶片净光合速率、胞间CO<sub>2</sub>浓度、气孔导度、蒸腾速率、叶绿素含量、Rubisco及RCA活性(平均值±标准差)

Table 1 Net photosynthetic rate (Pn), intercellular CO<sub>2</sub> concentration (Ci), stomatal conductance (Gs), transpiration rate (Tr), chlorophyll content (Chl), Rubisco activity and RCA activity of cucumber leaf under different treatments (mean±SD)

处理	净光合速率	胞间CO <sub>2</sub> 浓度	气孔导度	蒸腾速率	叶绿素含量	Rubisco活性	RCA活性
Treatment	Pn/(μmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> )	Ci/(μmol·mol <sup>-1</sup> )	Gs/(mmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> )	Tr/(mmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> )	Chl content/(mg·g <sup>-1</sup> )	Rubisco activity	RCA activity
对照	21.15±0.58 b	309.20±6.75 c	0.66±0.04 c	11.56±0.69 c	33.62±0.89 b	0.50±0.05 b	0.023±0.000 28 b
常温+CO <sub>2</sub>	23.97±2.51 b	431.33±23.22 b	0.37±0.08 d	7.28±0.72 d	35.44±6.11 b	0.57±0.06 b	0.027±0.000 89 b
高温	10.69±4.93 c	205.30±36.47 d	1.10±0.04 a	17.77±1.00 a	21.54±6.37 c	0.31±0.06 c	0.012±0.000 47 c
高温+CO <sub>2</sub>	29.37±3.03 a	516.00±33.43 a	0.85±0.05 b	14.57±0.52 b	46.13±5.06 a	0.69±0.12 a	0.034±0.000 54 c

注:同列不同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05)。

Note: Different lowercase letters in the same column show significant difference among treatments at 0.05 level.

## 1.3 项目测定

净光合速率(Pn)、胞间CO<sub>2</sub>浓度(Ci)、气孔导度(Gs)、蒸腾速率(Tr)用美国LICOR公司生产的LI-6400便携式光合仪,于9:00—10:00选取中间功能叶,每片叶子测定3次取平均值,共测定3个叶片。

Rubisco活性与RCA活性:剪下已经测定Pn的叶片,立即置于液氮中,带回实验室后称取0.2 g叶片置于研钵中,加入500 μL GENMED裂解液(上海杰美基因医药科技有限公司生产),磨成匀浆,涡旋振荡,充分混匀,分别按照上海杰美基因医药科技有限公司生产的GMS16015.1试剂盒和GMS16016试剂盒说明书提取Rubisco和RCA,之后放入紫外分光光度计(温度为25℃,波长340 nm)检测。同时,按照试剂盒说明书测定样品背景,计算RCA活性。

叶绿素含量采用高俊凤<sup>[15]</sup>方法测定。

## 1.4 数据分析

采用Microsoft Excel 2007软件对数据进行处理和作图,SPSS 17.0和SAS 9.0软件进行统计分析。

## 2 结果与分析

## 2.1 不同处理对温室黄瓜光合特性的影响

2.1.1 净光合速率 由表1可以看出,对照的Pn平均为21.15 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,高温加富CO<sub>2</sub>处理的Pn平均为29.37 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,高温加富CO<sub>2</sub>处理显著比对照提高了38.87%;高温处理的Pn平均为10.69 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,高温胁迫使叶片Pn显著比对照平均下降了49.46%,比高温加富CO<sub>2</sub>处理平均下降了63.60%。由图1可知,处理初期高温加富CO<sub>2</sub>处理和常温加富CO<sub>2</sub>处理的Pn均随着处理时间增加而升高,21 d后常温加富CO<sub>2</sub>处理的Pn达到最大值,之后呈直线下降;而高温加富CO<sub>2</sub>处理在28 d后Pn达到最大值,之后略有下降。高温处理一直呈下降趋势,处理第14~21天时下降幅度最大,之后变化缓慢。

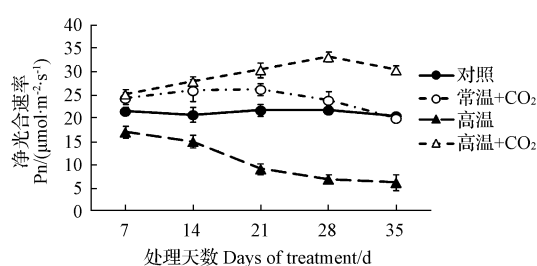


图1 不同处理的黄瓜叶片净光合速率变化

Fig. 1 Change of net photosynthetic rate (Pn) of cucumber leaf under different treatments

2.1.2 胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 表 1 显示, 对照的 Ci 平均为 309.2 μmol/mol, 高温加富 CO<sub>2</sub> 处理和常温加富 CO<sub>2</sub> 的 Ci 平均为 516.00、431.33 μmol/mol, 平均比对照提高了 66.88%、39.49%, 无论是高温还是常温处理, 加富 CO<sub>2</sub> 之后均显著提高了 Ci; 高温处理的 Ci 平均为 205.33 μmol/mol, 高温胁迫使叶片 Ci 显著下降, 平均比对照、高温加富 CO<sub>2</sub> 以及常温加富 CO<sub>2</sub> 处理的 Ci 下降了 33.59%、60.21% 及 52.4%。由图 2 可知, 高温加富 CO<sub>2</sub> 处理和常温加富 CO<sub>2</sub> 处理的 Ci 均随着处理时间增加而升高, 而高温处理一直呈直线下降。

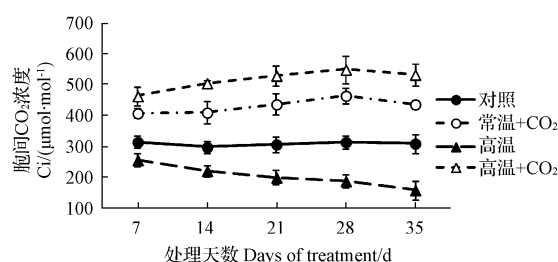
图2 不同处理的黄瓜叶片胞间 CO<sub>2</sub> 浓度变化

Fig. 2 Change of intercellular CO<sub>2</sub> concentration (Ci) of cucumber leaf under different treatments

2.1.3 气孔导度 由表 1、图 3 可以看出, 不同处理下黄瓜叶片 Gs 变化总体表现为: 高温 > 高温 + CO<sub>2</sub> > 对

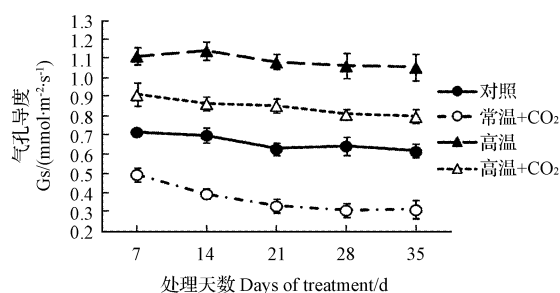


图3 不同处理的黄瓜叶片气孔导度变化

Fig. 3 Change of stomatal conductance (Gs) of cucumber leaf under different treatments

照 > 常温 + CO<sub>2</sub>。在整个处理期间高温加富 CO<sub>2</sub> 处理和高温处理的 Gs 平均值均高于对照, 分别提高了 28.79%、66.67%; 常温加富 CO<sub>2</sub> 处理一直呈下降趋势, 其 Gs 显著下降, 比对照处理降低了 43.94%。

2.1.4 蒸腾速率 不同处理的黄瓜叶片 Tr 随时间变化趋势同 Gs 的变化趋势一致, 总体表现为: 高温 > 高温 + CO<sub>2</sub> > 对照 > 常温 + CO<sub>2</sub> (图 4)。这是因为蒸腾速率是气孔导度在植物个体水平的表现<sup>[16]</sup>, 蒸腾速率随着气孔导度的变化而变化。在整个处理期间高温加富 CO<sub>2</sub> 处理和高温处理的 Tr 平均值均显著高于对照 (表 1), 分别提高了 26.04%、53.72%; 常温加富 CO<sub>2</sub> 处理一直呈下降趋势, 其 Tr 显著下降, 比对照处理降低了 37.02%。

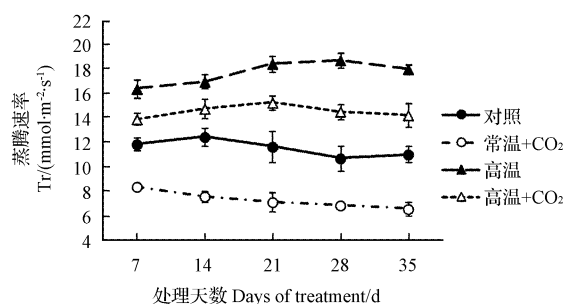


图4 不同处理的黄瓜蒸腾速率变化

Fig. 4 Change of transpiration rate (Tr) of cucumber leaf under different treatments

2.2 不同处理对温室黄瓜叶片叶绿素含量的影响

在整个试验处理期间, 高温加富 CO<sub>2</sub> 处理使黄瓜叶片叶绿素含量显著上升 (表 1), 与对照相比平均提高了 37.21%; 在高温条件下黄瓜叶片叶绿素含量变化剧烈, 呈直线下降趋势, 变化显著, 与对照相比平均下降幅度达到 35.93%; 常温加富 CO<sub>2</sub> 处理使黄瓜叶片叶绿素含量先上升后下降, 21 d 时达到最大值, 之后急剧下降。

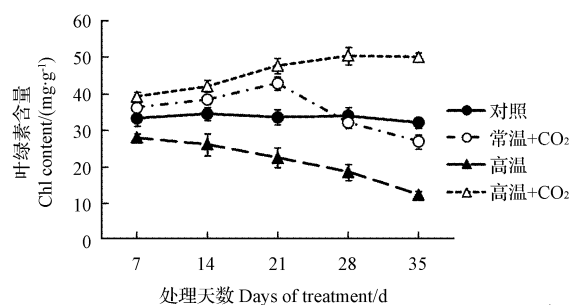


图5 不同处理的黄瓜叶绿素含量变化

Fig. 5 Change of the chlorophyll content (Chl) of cucumber leaf under different treatments

2.3 不同处理对温室黄瓜叶片 Rubisco 及 RCA 活性的影响

由图 6 可以看出,在整个试验处理期间,高温加富 CO<sub>2</sub> 处理的 Rubisco 活性随着处理时间增加而增加,28 d 后 Rubisco 活性达到最大值,同时,高温加富 CO<sub>2</sub> 处理显著提高了黄瓜叶片 Rubisco 活性(表 1),平均比对照的 Rubisco 活性提高了 38.00%;高温处理初期 Rubisco 活性变化不明显,在处理 14~28 d 之间急剧下降,之后变化缓慢,高温胁迫使叶片 Rubisco 活性显著下降,比对照的 Rubisco 活性平均下降了 38.00%,比高温加富 CO<sub>2</sub> 处理 Rubisco 活性平均下降了 54.9%;常温加富 CO<sub>2</sub> 处理的 Rubisco 活性初期呈上升趋势,但与对照相比变化不显著。

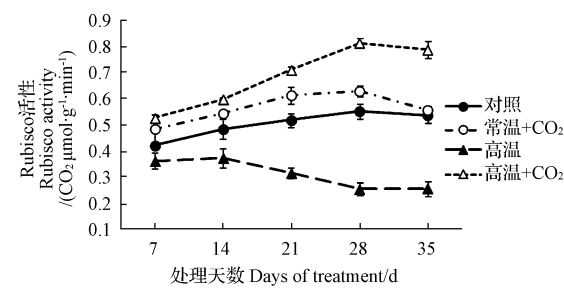


图 6 不同处理的黄瓜 Rubisco 活性变化  
Fig. 6 Change of Rubisco activity of cucumber leaf under different treatments

不同处理的黄瓜叶片 RCA 活性随时间变化趋势同 Rubisco 活性的变化趋势一致,但与 Rubisco 活性变化相比变化平稳,总体表现为:高温+CO<sub>2</sub>>常温+CO<sub>2</sub>>对照>高温(图 7)。在整个试验处理期间,高温加富 CO<sub>2</sub> 处理的 RCA 活性随着处理时间增加而升高,21 d 后达到最大值,之后略有下降,同时,高温加富 CO<sub>2</sub> 处理显著提高了黄瓜叶片 RCA 活性(表 1),平均比对照的 RCA

活性提高了 47.83%;常温加富 CO<sub>2</sub> 处理的 RCA 活性初期呈上升趋势,21 d 达到最大值后呈急剧下降趋势,但与对照相比变化不显著;高温胁迫使叶片 RCA 活性显著下降,比对照的 RCA 活性平均下降了 47.83%,比高温加富 CO<sub>2</sub> 处理 RCA 活性平均下降了 64.71%。

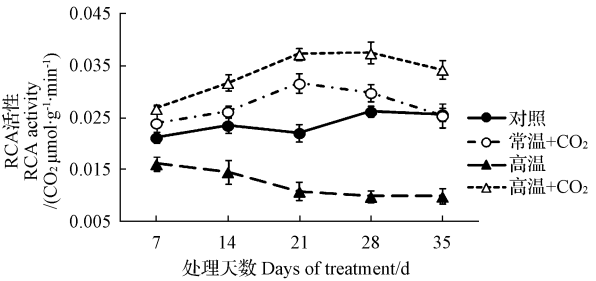


图 7 不同处理的黄瓜 RCA 活性变化  
Fig. 7 Change of RCA activity of cucumber leaf under different treatments

2.4 温度、CO<sub>2</sub>、时间 3 个因素对温室黄瓜叶片光合特性、叶绿素含量、Rubisco 及 RCA 活性的方差分析

从表 2 方差分析可知,温度、CO<sub>2</sub> 浓度和试验处理时间对净光合速率均具有显著影响,同时温度×CO<sub>2</sub> 浓度、CO<sub>2</sub> 浓度×时间及其三因素交互作用也显著影响净光合速率,但其不受温度×时间的影响;胞间 CO<sub>2</sub> 浓度受 CO<sub>2</sub>、温度×CO<sub>2</sub> 和 CO<sub>2</sub>×时间的显著影响;气孔导度主要受温度、CO<sub>2</sub>、时间及温度×CO<sub>2</sub> 的显著影响,但相比之下,温度×CO<sub>2</sub> 对其影响较小;蒸腾速率受到温度、CO<sub>2</sub> 浓度以及温度×时间的显著影响,与气孔导度相同,其受到温度×CO<sub>2</sub> 的影响较小。除了温度单因素对叶绿素含量不产生影响,其它因素及其交互作用均对叶绿素含量具有显著影响,相比之下,温度×时间对其影响较小。Rubisco 活性与 RCA 活性除了不受温度×时间的影响,其它因素对其均具有显著影响。

表 2 温度(T)、CO<sub>2</sub>、时间对黄瓜叶片净光合速率、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度、气孔导度、蒸腾速率、叶绿素含量、Rubisco 及 RCA 活性的三因素方差分析

Table 2 Result of three-way analysis of net photosynthetic rate (Pn), intercellular CO<sub>2</sub> concentration (Ci), stomatal conductance (Gs), transpiration rate (Tr), chlorophyll content (Chl), Rubisco activity and RCA activity

因素 Factor	净光合速率 Pn	胞间 CO <sub>2</sub> 浓度 Ci	气孔导度 Gs	蒸腾速率 Tr	叶绿素含量 Chl content	Rubisco 活性 Rubisco activity	RCA 活性 RCA activity
T	**	ns	**	**	ns	**	**
CO <sub>2</sub>	**	**	**	**	**	**	**
Time	**	ns	**	ns	**	**	**
T×CO <sub>2</sub>	**	**	*	*	**	**	**
T×time	ns	ns	ns	**	*	ns	ns
CO <sub>2</sub> ×time	**	**	ns	ns	**	**	**
T×CO <sub>2</sub> ×time	**	ns	ns	ns	**	**	**

注:ns 表示差异不明显;\* 和 \*\* 分别表示在 0.5 和 0.01 水平上差异显著。  
Note:ns means no significant difference, \* and \*\* mean significant difference at 5% and 1% levels, respectively.



### 3 讨论与结论

在处理初期,CO<sub>2</sub> 浓度是光合作用的主要限制因素,因此,高温加富 CO<sub>2</sub> 和常温加富 CO<sub>2</sub> 处理的 Pn 在处理 14 d 内均呈上升趋势。许多短期增施 CO<sub>2</sub> 的研究表明,CO<sub>2</sub> 浓度的倍增会刺激植物增加光合速率,提高光合产量<sup>[17-18]</sup>。随着加富 CO<sub>2</sub> 时间的增长,在处理 21 d 后,常温加富 CO<sub>2</sub> 处理的 Pn 表现出持续下降趋势,这可能与长期生长在高浓度 CO<sub>2</sub> 下的植物,产生了“光合适应现象”有关,即植物因长期生活在高浓度 CO<sub>2</sub> 下光合能力反而下降的现象<sup>[19]</sup>。该结果与郝兴宇等<sup>[20]</sup>、韩士杰等<sup>[21]</sup> 的研究报告一致。高温处理的 Pn 呈直线下降趋势,处理初期变化平稳,可能与植物自身防御系统的作用有关,但持续高温处理使 Pn 在 14~21 d 之间显著下降,高温最终导致叶片结构破坏,光合相关酶失活<sup>[22]</sup>。该试验结果表明,高温加富 CO<sub>2</sub> 处理的 Pn 在处理 28 d 内呈直线上升,在整个处理期间 Pn 的平均值显著高于对照,并且 Pn 受到高温和加富 CO<sub>2</sub>、加富 CO<sub>2</sub> 和处理时间以及高温加富 CO<sub>2</sub> 和处理时间交互作用的显著影响,说明长期加富高浓度 CO<sub>2</sub> 可以提高植物对高温的适应能力,高温可以缓解长期加富 CO<sub>2</sub> 引起的“光合适应现象”从而,在长期高温加富 CO<sub>2</sub> 条件下显著提高温室黄瓜的光合能力。

一般而言,增加 CO<sub>2</sub> 浓度会引起 Ci 的增加,高 CO<sub>2</sub> 浓度可以通过增加光合作用底物和抑制光呼吸提高 C<sub>3</sub> 植物的 Pn<sup>[23]</sup>。但有报道指出,大气 CO<sub>2</sub> 增加会使 Gs 和 Tr 降低<sup>[24]</sup>,从而减少 CO<sub>2</sub> 进入气孔以及减少水分散失,与该研究结果一致(图 3、4)。该研究结果表明,高温处理显著降低了 Ci,却显著增加了 Gs 和 Tr,说明高温胁迫降低温室黄瓜 Pn 的是非气孔因素造成的;同时,长期高温加富 CO<sub>2</sub> 处理使 Ci、Gs 和 Tr 显著增加,但由于受到加富 CO<sub>2</sub> 的影响,Gs 和 Tr 却显著低于高温处理,因此,高温加富 CO<sub>2</sub> 处理与高温处理相比,既缓解了高温对气孔的永久伤害,又减少了水分散失,与常温加富 CO<sub>2</sub> 处理相比,则缓解了高浓度 CO<sub>2</sub> 对气孔导度的影响,从而通过增加了 Ci,提高了温室黄瓜的 Pn。

Rubisco 是光合碳循环中最初的 CO<sub>2</sub> 固定酶,该酶也同时催化光呼吸作用的第一步,因此 Rubisco 是一个双功能酶,是光合碳同化的关键酶,其活性的高低直接影响光合速率,而 Rubisco 必须经过 RCA 活化才具有催化作用<sup>[25]</sup>。现在,人们普遍认为 RCA 活化 Rubisco 是最大限度地产生 ECM(Rubisco-CO<sub>2</sub>-Mg<sup>2+</sup>) 形式的 Rubisco<sup>[26]</sup>,从而达到最大的活化程度。该研究结果表明,Rubisco 和 RCA 对高温、加富 CO<sub>2</sub>、常温、加富 CO<sub>2</sub>、高温处理的响应与 Pn 具有很强的一致性,说明长期高温、加富 CO<sub>2</sub> 处理提高 Pn 的本质是高温、加富 CO<sub>2</sub> 和

处理时间的交互作用,显著提高了 RCA 活性和 Ci,从而增强 Rubisco 活性的结果<sup>[27]</sup>。

研究表明,光合作用的强弱与叶绿素含量的多少成正相关<sup>[8,28]</sup>,这是因为叶绿素参与的光合作用原初反应,为光合碳同化过程提供了能源和还原动力-ATP 和 NADPH<sup>[29]</sup>。高温使叶绿体的结构遭到破坏,叶绿素合成受阻,叶绿素含量下降<sup>[8]</sup>;短期加富高浓度 CO<sub>2</sub> 条件下,叶绿体数量、叶绿素含量增加,但随着时间延长,这些促进作用均减弱甚至出现胁迫状况<sup>[30]</sup>,此结果与该研究结果一致,其原因可能是长期加富高浓度 CO<sub>2</sub> 条件下,淀粉粒积累,破坏了叶绿体结构<sup>[31]</sup>,即长期加富 CO<sub>2</sub> 对光合作用产生了“反馈抑制”。从该研究结果可以看出,高温处理的叶绿素含量呈直线下降趋势,处理初期变幅较小,随着时间的推移变幅增大,说明叶绿素含量对温度的响应不显著,但是对温度与时间互作效应的响应显著;温度与加富 CO<sub>2</sub>、加富 CO<sub>2</sub> 与处理时间以及温度、加富 CO<sub>2</sub> 与处理时间的互作效应对叶绿素含量具有显著影响,说明长期加富高浓度 CO<sub>2</sub> 不仅可以通过提高植株光合作用的最适温度来缓解高温对叶绿体的伤害<sup>[11]</sup>,还能够提高叶绿素含量,从而通过增加 ATP 等物质的含量提高光合碳同化能力。

由于长期高温 CO<sub>2</sub> 加富处理,提高了温室黄瓜叶片的气孔导度和蒸腾速率,从而增加了胞间 CO<sub>2</sub> 浓度,导致 RCA 对 Rubisco 的活化程度加强,以及叶绿素含量增加,结果显著提高了温室黄瓜叶片的净光合速率。因此,推测在北方夏季高温季节,通过长期设施 CO<sub>2</sub> 施肥技术,可解除增施 CO<sub>2</sub> 对光合作用的“反馈抑制”,最终使净光合速率显著提高。同时,推测未来由于 CO<sub>2</sub> 浓度升高导致全球变暖的“温室效应”,可能在一定程度上改善作物的光合特性,有利于提高作物产量。

### 参考文献

- [1] 王玉静,崔世茂,方浩,等. CO<sub>2</sub> 加富、高温处理对温室嫁接黄瓜幼苗质膜透性和保护酶活性的影响[J]. 华北农学报,2012,27(1):159-163.
- [2] 赵娟,崔世茂,吴迪,等. 不同温度对黄瓜灰霉病和霜霉病的影响研究[J]. 内蒙古农业大学学报,2011,32(3):322-324.
- [3] 刘杰才,崔世茂,吴玉峰,等. CO<sub>2</sub> 加富下空气湿度调控对高温大棚嫁接黄瓜逆境生理的影响[J]. 华北农学报,2012,27(3):130-135.
- [4] CRAFTS-BRANDNER S J, SALVUCCI M E. Analyzing the impact of high temperature and CO<sub>2</sub> on net photosynthesis: biochemical mechanisms, models and genomics[J]. Field Crops Res, 2004, 90(1): 75-85.
- [5] YAMORI W, SUZUKI K, NOGUCHI K, et al. Effects of Rubisco kinetics and Rubisco activation state on the temperature dependence of the photosynthetic rate in spinach leaves from contrasting growth temperatures [J]. Plant Cell Environ, 2006, 29(8): 1659-1670.
- [6] 马博,崔世茂,张之为,等. 高温、CO<sub>2</sub> 加富对温室嫁接黄瓜形态特征、净光合速率和 Rubisco 羧化酶活性的影响[J]. 内蒙古农业大学学报, 2013, 34(5): 32-39.
- [7] SAGE R F, KUBIEN D S. The temperature response of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> photosynthesis[J]. Plant Cell Environ, 2007, 30(9): 1365-13040.

- [8] 张洁,李天来.日光温室亚高温对番茄光合作用及叶绿体超微结构的影响[J].园艺学报,2005,32(4):614-619.
- [9] 李合生.现代植物生理学[M].2版.北京:高等教育出版社,2002:348-349.
- [10] 袁会敏,周健民,段增强,等.CO<sub>2</sub>浓度升高与增施钾肥对黄瓜生长的影响[J].土壤,2009,41(6):869-874.
- [11] JOSEPH C V V, LEON H A. Growth at elevated CO<sub>2</sub> delays the adverse effects of drought stress on leaf photosynthesis of the C<sub>4</sub> sugarcane[J]. Journal of Plant Physiology, 2008, 166(2): 107-116.
- [12] 刘俊稚,葛亚明, PUGLIESE M, 等. CO<sub>2</sub>和温度升高情况下白粉菌侵染对西葫芦生长特性的影响[J].生态学报, 2011, 31(2): 0491-0497.
- [13] 谢强,石磊,杜峰,等.CO<sub>2</sub>、温度对葡萄群体光合作用的影响[J].上海交通大学学报, 2007, 25(2): 110-114.
- [14] 李萍萍,胡永光,赵玉国,等.增施CO<sub>2</sub>气肥对温室结球莴苣光合作用影响的综合模型[J].农业工程学报, 2001, 17(3): 75-70.
- [15] 高俊凤.植物生理学实验技术[M].西安:世界图书出版社, 2000: 74-77.
- [16] 郑凤英,彭少麟.不同尺度上植物叶气孔导度对升高CO<sub>2</sub>的响应[J].生态学杂志, 2003, 22(1): 26-30.
- [17] 王为民,王晨,李春俭,等.大气二氧化碳浓度升高对植物生长的影响[J].西北植物学报, 2000, 20(4): 676-683.
- [18] 蒋高明,渠春梅.北京山区辽东栎林中几种木本植物光合作用对CO<sub>2</sub>浓度升高的响应[J].植物生态学报, 2000, 24(2): 204-208.
- [19] 余峥,胡庭兴,王开运,等.植物光合作用对大气CO<sub>2</sub>和温度升高的响应及其适应机制的研究进展[J].四川林业科技, 2006, 27(2): 30-35.
- [20] 郝兴宇,韩雪,李萍,等.大气CO<sub>2</sub>浓度升高对绿豆叶片光合作用[J].应用生态学报, 2011, 22(10): 2776-2780.
- [21] 韩士杰,周玉梅,王琛瑞,等.红松幼苗对CO<sub>2</sub>浓度升高的生理生化反应[J].应用生态学报, 2001, 12(1): 27-30.
- [22] 田婧,郭世荣.黄瓜的高温胁迫伤害及其耐热性研究进展[J].中国蔬菜, 2012(18): 43-52.
- [23] CHEN G Y, YONG Z H, LIAO Y, et al. Photosynthetic acclimation in rice leaves to free-air CO<sub>2</sub> enrichment related to both ribulose-1,5-bisphosphate carboxylation limitation and ribulose-1,5-bisphosphate regeneration limitation[J]. Plant Cell Physiol, 2005, 46(7): 1036-1045.
- [24] 郑凤英,彭少麟.植物生理生态指标对大气CO<sub>2</sub>浓度倍增响应的整合分析[J].植物学报, 2001, 43(11): 1101-1109.
- [25] 田秀英. RuBP羧化酶/加氧酶的研究进展[J].重庆师专学报, 2000, 19(3): 77-79.
- [26] 韩鹰,陈刚,王忠. Rubisco活化酶的研究进展[J].植物学通报, 2000, 17(4): 306-311.
- [27] 翁晓燕,陆庆,蒋德安.水稻 Rubisco活化酶在调节 Rubisco活性和光合日变化中的作用[J].中国水稻科学, 2001, 15(1): 35-40.
- [28] 张振贤,艾希珍,张福漫.蔬菜作物光合作用研究进展[J].园艺学报, 2001, 28(增刊): 627-632.
- [29] 潘瑞炽.植物生理学[M].6版.北京:高等教育出版社, 2008: 66.
- [30] 姜明途,徐福玲,李荣钦,等.高浓度CO<sub>2</sub>条件下拟南芥叶绿体结构观察[J].安徽农业科学, 2014, 42(13): 3780-3781, 3790.
- [31] 夏永恒,崔世茂,刘杰才,等.CO<sub>2</sub>加富条件下高温对温室黄瓜可溶性糖和淀粉含量的影响[J].内蒙古农业大学学报, 2013, 34(4): 16-20.

## High Temperature Response Mechanism of Photosynthesis of Grafting Cucumber in Greenhouse Under Long-term Elevated CO<sub>2</sub>

PAN Lu, CUI Shimao, SONG Yang, KANG Liru, ZHANG Lihong, SUN Shijun  
(College of Agronomy, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot, Inner Mongolia 010019)

**Abstract:** Taking grafting cucumber in greenhouse as materials, the changes and relationship with time of photosynthesis, chlorophyll content, Rubisco activity and Rubisco activase activity of grafting cucumber leaves in greenhouse were studied under long-term elevated CO<sub>2</sub> and high temperature, to provide reference for high yield and quality of cucumber cultivation under high temperature in greenhouse, and to discuss greenhouse effect caused by high concentration of CO<sub>2</sub> on plant growth. The results showed that compared with the control, long-term elevated CO<sub>2</sub> and high temperature led to a remarkable increase in values of the photosynthetic rate, intercellular CO<sub>2</sub> concentration, stomatal conductance, transpiration rate, chlorophyll content, Rubisco activity and Rubisco activase activity. Through increasing intercellular CO<sub>2</sub> concentration, chlorophyll content and Rubisco activity were increased, and eventually photosynthetic rate was affected under long-term elevated CO<sub>2</sub> and high temperature. Photosynthetic rate was increased by removing 'photosynthetic adaptation' phenomenon under long-term elevated CO<sub>2</sub> and high temperature.

**Keywords:** cucumber; high temperature; CO<sub>2</sub> enrichment; photosynthetic rate; Rubisco activase