

# 黄瓜叶片光合作用的温度补偿点与光合启动时间

张振贤<sup>1</sup> 艾希珍<sup>2</sup> 赵世杰<sup>2</sup> 杨红艳<sup>2</sup>( <sup>1</sup> 中国农业大学蔬菜学系, 北京 100094; <sup>2</sup> 山东农业大学园艺学院, 泰安 271018)

**摘 要:** 利用英国 PP system 公司生产的 CIRAS-1 型便携式光合仪并配置有关设备, 在控温、控光条件下, 对黄瓜叶片的光合启动时间、温度补偿点及其某些影响因素进行了测定。结果表明, 黄瓜低温温度补偿点约为 3.3℃, 高温温度补偿点为 48.9 ~ 50.7℃。日光温室品种新泰密刺的高温温度补偿点低于露地品种津研 4 号。低温下老叶的温度补偿点明显高于新叶。黄瓜功能叶的光合作用的启动时间一般在 42 ~ 45 min, 而老叶则相对较长, 约 54 ~ 60 min。

**关键词:** 黄瓜; 温度补偿点; 光合启动时间; 气孔导度

**中图分类号:** S 642.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2003) 02-0157-06

黄瓜是日光温室冬春栽培的主要蔬菜, 但日光温室设施简陋, 室内温度状况受外界环境条件影响很大, 在最冷的 1 月份, 特别是在阴雪天较多的年份, 室内的温度常降到 5℃或更低, 往往造成冷害, 而炎热的夏季室内温度往往高于 40℃, 严重影响植株正常的光合作用和生长, 导致植株早衰, 产量和品质降低。已有研究表明, 黄瓜在低温弱光下有自身的保护机制<sup>[1,2]</sup>, 光合作用的上限、下限温度分别为 3 ~ 6℃和 42 ~ 44℃<sup>[3]</sup>, 但在温度胁迫下的温度补偿点, 即光合作用吸收的 CO<sub>2</sub> 和呼吸释放出的 CO<sub>2</sub> 达到动态平衡时的叶片温度, 尚缺乏研究。此外, 日光温室冬季采用覆盖草苫保温, 而揭苫和盖苫的主要依据是室内温度, 在生产中早晨温室见光后因怕降低温度而推迟揭苫, 夜间为了保温, 下午温度下降到一定程度时即使光照较强也提前盖苫, 缩短了见光时间, 降低了光合产物的积累。因此, 研究黄瓜光合作用的温度补偿点和启动时间, 对于延长黄瓜的光合时间, 增加光合产物的积累, 为日光温室的温度和光照管理提供可靠的理论依据等方面具有重要的意义。

## 1 材料与方 法

### 1.1 材 料

供试黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 分别为日光温室品种新泰密刺、津春 3 号, 露地品种津研 4 号和津春 4 号, 均由泰安市种子公司提供。

### 1.2 栽培管理

试验在山东农业大学蔬菜实验站日光温室内进行, 采用盆栽 (高 × 直径为 20 × 20 cm 瓦盆), 每盆装培养土 12 kg, 种子处理后进行直播, 出苗后于 2 ~ 3 片叶时每盆留 1 棵, 常规管理, 植株长到 10 ~ 12 片叶 (坐瓜) 后进行有关项目的测定。

### 1.3 温度补偿点的测定

将光照和温度设 2 个组合, 一组光照/温度为 400 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>/15、12、9、6、3℃, 另一组光照/温度为 1 300 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>/40、42、44、46、48℃。用英国 PP system 公司生产的 CIRAS-1 光合仪测定各组的功能叶, 测定时将夹住叶片的光合室固定在滴定架上, 在计算机自动监控下分别测定低温温度补偿点和高温温度补偿点。

收稿日期: 2002 - 05 - 03; 修回日期: 2002 - 09 - 11

基金项目: 国家自然科学基金重点项目 (39830230)

### 1.4 温度补偿点影响因素的测定

在温度/光强为  $15 \sim 3^\circ\text{C}/400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  的条件下, 自动测定 4 个品种功能叶的温度补偿点; 新泰密刺新叶 (展开后 4 d) 和老叶 (展开后 35 d) 温度补偿点; 在温度/光强  $15 \sim 3^\circ\text{C}/400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  和  $15 \sim 3^\circ\text{C}/200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  下分别测定新泰密刺、津研 4 号的温度补偿点, 以研究不同品种、叶片发育程度和光照强度对温度补偿点的影响。

### 1.5 光合启动时间

将植株在暗箱中预暗 6~8 h 以上, 分别选择功能叶 (展叶后 4~5 d) 和基部老叶 (展叶后约 35 d), 在温度/光照为  $20^\circ\text{C}/800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  条件下, 将夹住叶片的光合室固定在滴定架上, 每隔 3 min 由计算机监控自动测定叶片的光合速率 ( $P_n$ ) 及有关参数, 测定  $P_n$  达到最大值时所需要的时间 (min)。

温度和光照是通过配套设备 (外接风帆牌蓄电池、佛山牌 CD-150 型充电器) 在光合室内直接由计算机和光合仪进行控制, 在温度梯度转换时都预适应 10~15 min。为使光合仪的叶室采气均匀, 用一塑料管引至室外 5~6 m 处, 将管插入 5 L 小口径的塑料桶中进行采气。

上述指标每处理测 5~6 片叶, 将获得的数据用 CIRAS 软件采集后, 用 Microsoft Excel 97 处理, 进行分析时选近中值的 3 个叶片求出直线方程并绘图, 通过计算求出其相关系数及温度补偿点。

## 2 结果与分析

### 2.1 黄瓜叶片的温度补偿点

在低温弱光 ( $400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}/15 \sim 3^\circ\text{C}$ ) 下, 测得津研 4 号的温度补偿点为  $3.35^\circ\text{C}$ 。新泰密刺为  $3.32^\circ\text{C}$ , 低温弱光条件下 2 个品种的温度补偿点相近; 在强光高温 ( $1300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}/40 \sim 48^\circ\text{C}$ ) 下, 津研 4 号的温度补偿点为  $50.70^\circ\text{C}$ , 新泰密刺为  $48.88^\circ\text{C}$ , 高温强光下, 新泰密刺的温度补偿点低于津研 4 号 (图 1)。这说明, 新泰密刺耐高温强光的能力略低于津研 4 号。

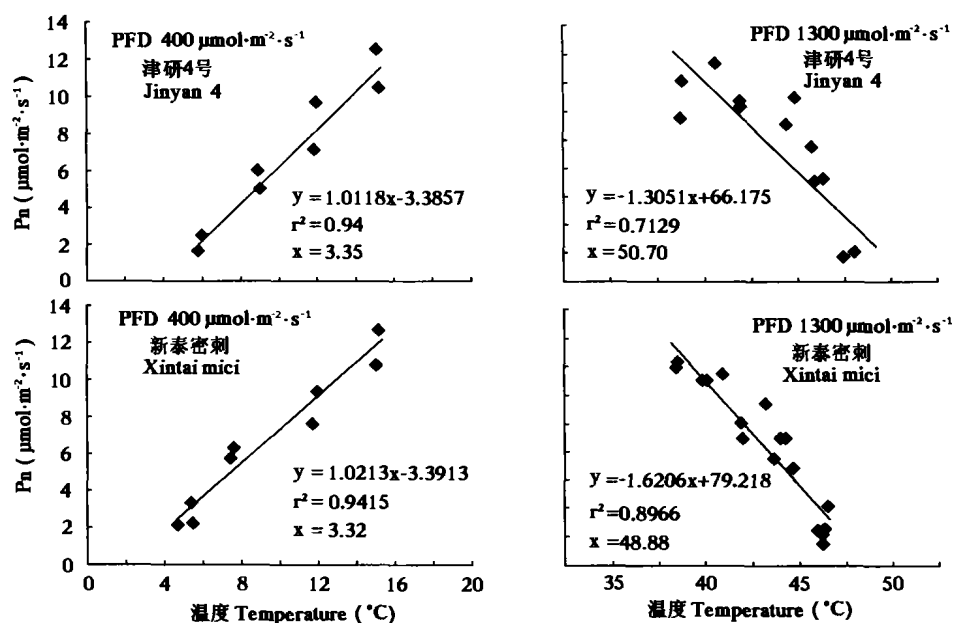


图 1 黄瓜叶片的温度补偿点

Fig. 1 Temperature compensation point (TCP) of photosynthesis in cucumber leaves

### 2.2 品种、叶龄、光强对黄瓜叶片温度补偿点的影响

2.2.1 品种与低温温度补偿点 在低温/弱光 ( $15 \sim 3^\circ\text{C}/400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) 下, 新泰密刺的温度补偿点为  $3.26^\circ\text{C}$ , 津研 4 号为  $3.49^\circ\text{C}$ , 津春 4 号为  $3.42^\circ\text{C}$ , 津春 3 号为  $4.09^\circ\text{C}$  (图 2), 在供试品种中,

除津春3号温度补偿点较高外, 其它3个品种相近。

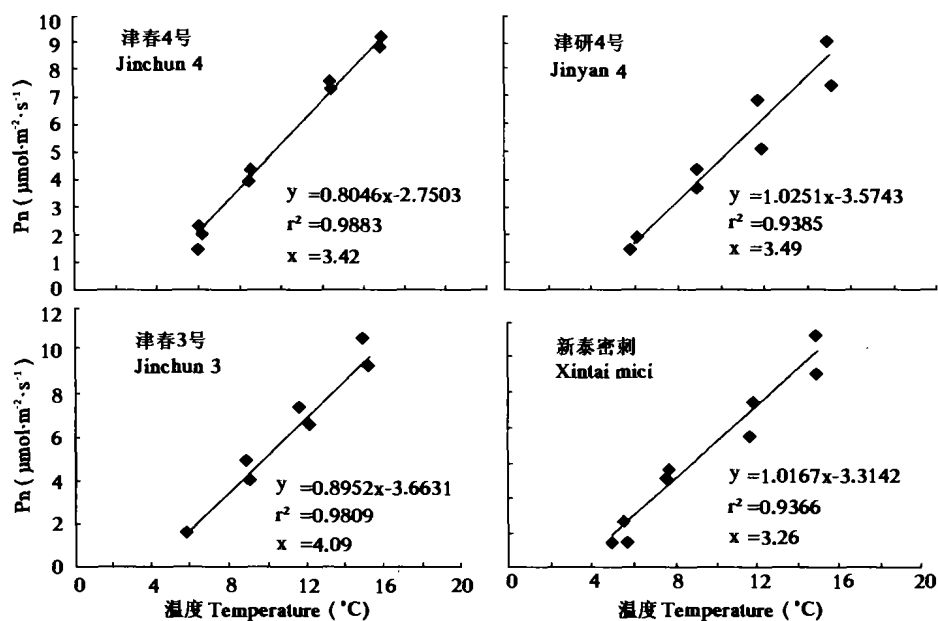


图2 黄瓜不同品种叶片的温度补偿点 (PFD 400  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )

Fig. 2 TCP of cucumber leaves in different varieties

2.2.2 光强与温度补偿点 光照强度是影响黄瓜温度补偿点的重要因素, 在低温/弱光 ( $15 \sim 3^\circ\text{C}/400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) 下, 新泰密刺的温度补偿点为  $3.26^\circ\text{C}$ , 而津研4号为  $3.49^\circ\text{C}$ , 二者略有差异 (图2)。而在  $15 \sim 3^\circ\text{C}/200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (更弱的光照下), 津研4号的温度补偿点为  $3.46^\circ\text{C}$ , 而新泰密刺则为  $2.17^\circ\text{C}$  (图3)。可以看出, 与津研4号相比, 越是弱光条件下, 新泰密刺的温度补偿点越低, 说明耐低温的能力越强。

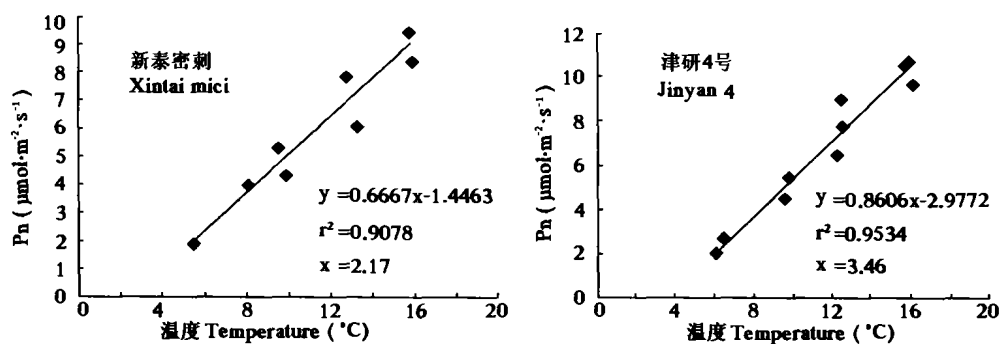


图3 光强对黄瓜温度补偿点的影响 (PFD 200  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )

Fig. 3 Effect of light intensity on TCP of cucumber leaves

2.2.3 叶龄与温度补偿点 在低温/弱光 ( $15 \sim 3^\circ\text{C}/400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) 下, 新泰密刺新叶的温度补偿点为  $3.86^\circ\text{C}$ , 而老叶却高达  $6.46^\circ\text{C}$  (图4)。这表明黄瓜新叶的耐低温能力较老叶强, 即便是在较低的温度条件下新叶仍有较强的光合速率。

### 2.3 黄瓜的光合启动时间

通过对图5分析表明, 黄瓜功能叶的光合启动时间为  $42 \sim 45 \text{ min}$ , 个别叶只需  $36 \text{ min}$ , 而老叶的光合启动时间明显较功能叶长, 一般在  $54 \sim 56 \text{ min}$ , 个别的需要  $60 \text{ min}$  或以上。

从黑暗移至光下, 并不是一见光黄瓜叶片的光合速率就达到最大, 而是逐渐增加, 其主要原因是气孔有一个逐步开放的过程, 是气孔导度限制了光合速率。图5表明, 从暗中移至光下, 黄瓜叶片的

气孔导度逐渐增大,当气孔导度达到最大时光合速率也达到最大。

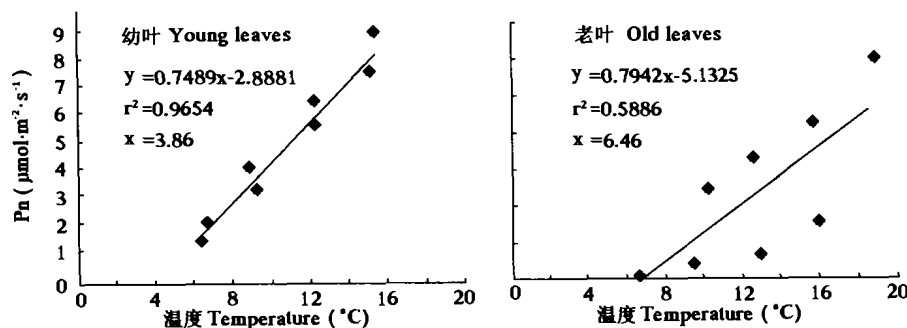


图4 新泰密刺黄瓜叶龄与温度补偿点 (PFD  $400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )

Fig. 4 Effect of leaf age on TCP of photosynthesis of cucumber 'Xintai mici'

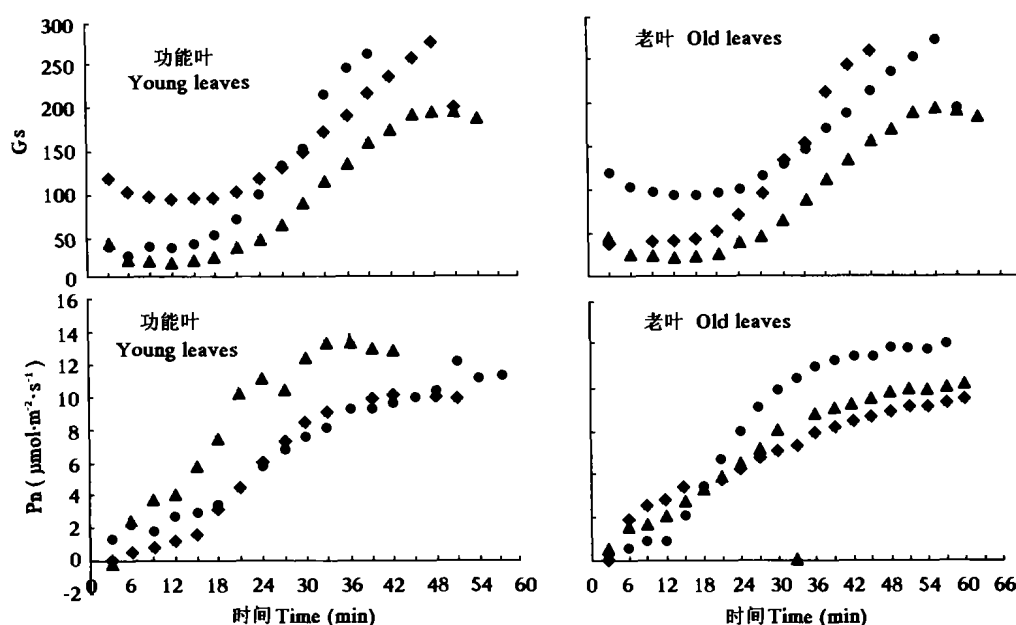


图5 新泰密刺黄瓜叶片光合作用的起动时间 (图中●、▲和◆为不同重复)

Fig. 5 Start time of photosynthesis in cucumber leaves ( $T_a/\text{PFD}$ :  $20^\circ\text{C}/800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )

### 3 讨论

本文是根据目前中国节能日光温室设施简陋,易受自然环境条件(特别是光照和温度)影响现状,探讨了黄瓜光合作用的温度补偿点和光合作用起动时间,这对于指导当前日光温室喜温果菜类的温度和光照管理具有重要的理论和实际意义。但本研究是在试验范围内获得的结果,实际上,温度补偿点除受叶龄、光照、品种等条件的影响外,还受诸如土壤水分、相对湿度、营养条件以及植株的生长状况、源库关系等条件的影响。要完全弄清黄瓜的温度补偿点及其影响因素,利用温度补偿点理论进行日光温室的温度管理,还有许多具体问题尚待于进一步研究。

本试验是对黄瓜单叶进行温、光局部控制获得的结果,如果控制整株,叶片的温度补偿点可能会有一定的差异,也许低温温度补偿点就可能高一些,高温温度补偿点就会低一些,同时,本研究的温度控制是短时间(10~15 min)的,如果长期控制,叶片对胁迫温度适应后,温度补偿点也可能发生变化,这都有待于进一步研究。但本研究在低温和高温下所得到的叶片温度补偿点还是科学、可信的,因为黄瓜生长过程中在1月份阴雪天气条件下,日光温室早晨的温度往往在 $5^\circ\text{C}$ 左右,甚至更

低, 但持续一定时间后黄瓜仍能生存。不过, 本试验的温度补偿点较以前估计的  $3 \sim 6^{\circ}\text{C}$ <sup>[3]</sup> 和  $20^{\circ}\text{C}$ <sup>[4]</sup> 要低一些, 这是当时的测定手段和所取资料的年代不同所致。此外, 在黄瓜生产上为防治霜霉病、白粉病等病害进行高温闷棚的温度往往达到  $46 \sim 48^{\circ}\text{C}$ <sup>[5]</sup>, 黄瓜仍能承受。本试验高温下的温度补偿点为  $48.9 \sim 50.7^{\circ}\text{C}$ , 略高于高温闷棚的温度。当然, 温度、空气相对湿度、光照、土壤水分等环境因子, 特别是土壤水分含量和空气相对湿度对温度补偿点的影响更重要。

短期温度胁迫使光合速率下降的原因是多方面的, 低温影响光合机构, 如叶绿体类囊体膜的结构发生改变, 膜透性和原生质的流动性下降, 光化学反应降低<sup>[6,7]</sup>; 低温会使 Rubisco 活性下降或暂时失活, 气孔开度减小或关闭<sup>[8,9]</sup>, 特别是气孔关闭、酶活性下降或失活及叶绿体类囊膜透性和流动性下降对光合速率影响较大。长期低温还会使叶绿体亚显微结构受到不同程度的破坏, 叶绿素降解。同时, 低温还会引起水分胁迫、光合产物运输受阻等。但适当进行低温锻炼与适应, 低温胁迫下增施谷胱甘肽有利于启动叶黄素循环, 无机磷、苯甲酸和阿斯匹林等都可在一定程度上缓解低温胁迫的影响<sup>[9,12]</sup>, 这些成果, 不但丰富了日光温室蔬菜耐低温、弱光等逆境生理的内容, 也为冬季日光温室生产管理提供了重要的理论依据。

植物置于暗中  $6 \sim 8 \text{ h}$  以上, 突然照光后光合速率有一个逐渐增加的过程, 从照光时很低的光合速率到光合速率达到最大时所需要的时间为“光合作用启动时间 (the start time of photosynthesis, STP)”, 也称为“光合滞后期 (lag phase of photosynthesis, LPP)”或“光合诱导期”<sup>[4]</sup>。本研究表明, 黄瓜叶片的光合作用启动时间大约需要  $40 \sim 60 \text{ min}$ , 老叶需要的时间明显高于新叶。光合作用之所以需要一个启动过程主要是由于, 一是 1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶 (Rubisco) 活性需要由光诱导; 二是光合碳循环过程中中间产物的增生也需要一个过程; 三是气孔从关闭状态到正常开放需要一定的时间进行生理调节, 而且需要一定时间的光诱导<sup>[4,8]</sup>。本试验是将温度控制在  $20^{\circ}\text{C}$  下获得的结果, 如果提高温度光合启动时间是否会改变, 黄瓜植株从暗中移至光下, 是光强逐渐增加, 或直接放在较强的光照条件下光合作用启动时间是否有变化, 这些都需要进一步研究。总之, 这一研究结果为日光温室冬季草苫管理提供了理论依据, 早晨见光后应将草苫逐渐揭开, 以缩短蔬菜作物的光合作用启动过程, 延长最大光合速率的持续时间, 增加光合产物的积累。希望引起生产上的重视。

#### 参考文献:

- 1 王永健, 姜亦魏, 吴国盛, 等. 黄瓜对低温弱光的耐受性与光合补偿点的关系. 园艺学报, 1998, 25 (2): 199 ~ 200
- 2 马德华, 庞金安, 霍振荣, 等. 黄瓜对温度胁迫的抗性研究. 中国农业科学, 1999, 32 (5): 28 ~ 35
- 3 徐克章, 史跃林, 许贵民, 等. 保护地黄瓜叶片光合作用温度特性的研究. 园艺学报, 1993, 20 (1): 51 ~ 55
- 4 王 忠主编. 植物生理学. 北京: 中国农业出版社, 2001. 175 ~ 176
- 5 吕佩珂, 李明远, 吴钜文, 等. 中国蔬菜病虫害原色图谱. 北京: 中国农业出版社, 1998. 8 ~ 18
- 6 Lyach D V. Low temperature-induced alterations in the chloroplast and microtonal membrane of *Puruliella salina*. Plant Physiol., 1982, 69: 1369 ~ 1375
- 7 Weeden N F, Buchanan B B. Leaf cytosolic fructose-1, 6-bisphosphatase A potential target site in low temperature stress. Plant Physiol., 1983, 72: 259 ~ 261
- 8 Farquhar G D, Stomata T D. Stomata conductance and photosynthesis. Ann. Rev. Plant Physiol., 1982, 33: 317
- 9 Astrom J, Savitch L V, Ivanov A G, et al. Effects of low temperature stress and cold acclimation on photosynthesis in *Arabidopsis thaliana* leaves. Photosynthesis: mechanisms and effects. Volume IV. Proceedings of the XIth International congress on photosynthesis, Budapest, Hungary, 1998. 2501 ~ 2504
- 10 Janda T, Szalai G, Antunovics Z, et al. Effect of benzoic acid and aspirin on chilling tolerance and photosynthesis in young maize plants. Maydica, 2000, 45: 1, 29 ~ 33
- 11 Hurry V, Strand A, Furbank R, et al. The role of inorganic phosphate in the development of freezing tolerance and the acclimatization of photosynthesis to low temperature is revealed by the phomutants of *Arabidopsis thaliana*. Plant-Journal, 2000, 24: 3, 383 ~ 396
- 12 Xu C C, Li L B, Kuang T Y. The inhibited xanthophylls cycle is responsible for the increase in sensitivity to low temperature photoinhibition in rice leaves fed with glutathione. Photosynthesis Research, 2000, 65: 2, 107 ~ 114

# The Temperature Compensation Point and the Start Time of Photosynthesis of Cucumber Leaves

Zhang Zhenxian<sup>1</sup>, Ai Xizhen<sup>2</sup>, Zhao Shijie<sup>2</sup>, and Yang Hongyan<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>Department of Vegetable Science, China Agricultural University, Beijing 100094, China; <sup>2</sup>Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China)

**Abstract:** Under controlling temperature and light intensity conditions, the temperature compensation point (TCP) and the start time of photosynthesis (STP) of cucumber leaves have been studied by using a CIRAS-1 portable photosynthetic instruments which manufactured by PP system company of England. The results showed that the TCP of cucumber leaves was 3.3°C at low temperature (3–15°C and 400  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  PFD) and 48.9–50.7°C at high temperature (40–48°C and 1300  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  PFD) respectively. The effect of low temperature on TCP in different cucumber varieties was small. TCP of cv. 'Xintai mici', a solar greenhouse variety, was relatively lower at high temperature than that of the 'Jinyan 4', an open-field variety. The TCP of cucumber of old leaf was higher than that of young leaf under low temperature. Generally, the start time of photosynthesis (namely, Pn from zero to maximum) in cucumber functional leaf was 42–45 min, but that in old leaf was 54–60 min.

**Key words:** Cucumber; Temperature compensation point of photosynthesis; Start time of photosynthesis; Stomata conductance

## 欢 迎 购 阅 下 列 新 书

- |                             |                                 |                                |
|-----------------------------|---------------------------------|--------------------------------|
| 1-1 《英汉生物学词汇》(第二版) 99 元     | 1-28 《植物基因工程原理与技术》(第二版) 87 元    | 1-51 《拉汉英种子植物名称》(第3版) 134 元    |
| 1-2 《英汉/汉英生物化学词汇》 30 元      | 1-31 《被子植物有性生殖图谱》 96 元          | 1-52 《分子克隆实验指南》(第三版) 187 元     |
| 1-3 《拉汉英农业害虫名称》 90 元        | 1-32 《基因工程原理》(第二版) 上册 58 元      | 1-53 《生物信息学: 序列与基因组分析》 82 元    |
| 1-7 《PCR 技术实验指南》(译) 110 元   | 1-33 《基因工程原理》(第二版) 下册 78 元      | 1-54 《生物化学技术原理及应用》(第三版) 45 元   |
| 1-8 《植物生理与分子生物学》 94 元       | 1-34 《基因及其表达》 24 元              | 1-55 《基因工程》 49 元               |
| 1-9 《汉英生物学词汇》 106 元         | 1-38 《植物生殖遗传学》 30 元             | 1-56 《分子生物学》 44 元              |
| 1-10 《新英汉病毒学词典》 36 元        | 1-39 《蛋白质技术手册》 33 元             | 1-57 《微注射和转基因实验指南》 66 元        |
| 1-11 《蛋白质结构分析》(译) 46 元      | 1-41 《英汉生物化学及分子生物学词典》 88 元      | 1-58 《真核基因转录调控——概念、策略和方法》 86 元 |
| 1-12 《生物化学制备技术》 39 元        | 1-42 《生物技术概论》 23 元              | 1-59 《DNA 与 RNA 基本操作技术》 52 元   |
| 1-13 《蛋白质电泳实验技术》 29 元       | 1-43 《分子细胞生物学》 78 元             | 1-60 《蛋白质组学: 从序列到功能》 50 元      |
| 1-14 《分子遗传学》 70 元           | 1-44 《现代遗传学原理》 77 元             | 1-61 《植物种群生态适应机理研究》 143 元      |
| 1-16 《植物发育的分子机理》 45 元       | 1-45 《分子克隆实验指南》(第三版英文原版) 1300 元 | 1-62 《植物基因工程》(第2版) 97 元        |
| 1-17 《植物分子遗传学》 45 元         | 1-47 《植物体细胞胚发生的分子生物学》 34 元      | 1-63 《基因组》 55 元                |
| 1-22 《英汉化学化工词汇》(第四版) 110 元  | 1-48 《细胞信号转导》(第三版) 55 元         | 1-64 《植物数量性状遗传体系》 57 元         |
| 1-24 《精编分子生物学实验指南》(译) 123 元 | 1-49 《植物营养分子生理学》 48 元           |                                |
| 1-25 《植物分子生物学实验指南》(译) 52 元  | 1-50 《细胞实验指南》(译)(上、下) 244 元     |                                |
| 1-26 《蛋白质纯化与鉴定实验指南》(译) 52 元 |                                 |                                |
| 1-27 《实用分子生物学方法手册》 32 元     |                                 |                                |

以上价格已含邮资。购书者请通过邮局汇款至北京中关村南大街 12 号《园艺学报》编辑部, 邮编: 100081。