

# 环境因子对温室茄子光合非稳态性的影响

高志奎<sup>1</sup> 高荣孚<sup>2</sup> 何俊萍<sup>1</sup> 王 梅<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> 河北农业大学园艺学院, 保定 071001; <sup>2</sup> 北京林业大学, 北京 100083)

**摘 要:** 采用光合作用测定系统 CRAS-2 以 2 s 的间隔时间采集数据, 对日光温室茄子光合进程进行了瞬态测试, 发现光合的非稳态性。结合光强和 CO<sub>2</sub> 浓度的阶梯式处理进行瞬态测试以及瞬态光合进程的回归、相关分析发现, Ci 和 Ca 对 Pn 非稳态性的作用最大, 其次是 Gs、E 和 PAR, 而 T<sub>l</sub> 和 RH 的作用很弱; 瞬态 Ci 与 Pn 变化呈镜像反式, 为极显著或显著负相关性; 瞬态 Gs 与 Pn 未达到显著相关性。

**关键词:** 日光温室; 茄子; 瞬态光合; 非稳态光合

**中图分类号:** S 641.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2005) 04-0624-04

## Effect of Environmental Factors on Unsteady-state Photosynthesis in Greenhouse Aubergine

Gao Zhiku<sup>1</sup>, Gao Rongfu<sup>2</sup>, He Junping<sup>1</sup>, and Wang Mei<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> College of Horticulture, Hebei Agriculture University, Baoding 071001, China; <sup>2</sup> Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

**Abstract:** Transient photosynthesis was measured by CRAS-2 of PP Systems Ltd. at automatic recording with an interval of 2 s, and unsteady-state photosynthesis was found in greenhouse aubergine. By combining the transient measurement at the step treatment on photosynthetic available radiation (PAR) and ambient CO<sub>2</sub> concentration Ca in greenhouse with regression and correlation analysis of transient photosynthesis course, it was found that effects of intercellular CO<sub>2</sub> concentration Ci and Ca on unsteady-state photosynthesis were the strongest, followings were stomatal conductance Gs, transpiration rate E and PAR, and T<sub>l</sub> and RH the least. At the same time, there was significant negative correlation at the P<sub>0.01</sub> or P<sub>0.05</sub> level between Ci and net photosynthetic rate Pn, but no correlation between Gs and Pn.

**Key words:** Greenhouse; Aubergine; Transient photosynthesis; Unsteady-state photosynthesis

近一个世纪以来, 人们广泛采用稳态法进行室内和室外光合速率测定研究<sup>[1,2]</sup>, 并已经取得显著进展, 包括光合速率对光强的响应、对气温或叶温的响应、对大气 CO<sub>2</sub> 或胞间 CO<sub>2</sub> 的响应以及光合日变化对田间小气候因子的响应等<sup>[3]</sup>。然而, 无论是露地还是日光温室内, 小气候因子会呈现连续性或骤然性的变化, 植物叶片的光合系统也会跟随响应, 即呈现瞬态响应。

迄今, 植物光合作用的瞬态响应极少被研究。这方面的研究以光合瞬时值测定为手段, 需要光合仪器硬件的快速响应性能和快速数据采集功能。Laisk 等采用自制的快速响应系统尝试了有关快速响应测量方法和向日葵的瞬态 CO<sub>2</sub> 同化现象<sup>[4]</sup>。但是因为带有较多的附属硬件, 目前只能进行室内测定, 不能完成便携机式的室外测定工作。

本研究以日光温室茄子 (*Solanum melongena* L.) 为试材, 采用便携式光合作用测定系统 CRAS-2 以 2 s 的数据采集方式, 在光合日变化测试中发现田间茄子光合的非稳态性, 并且结合光强和 CO<sub>2</sub> 浓度的阶梯式处理手段, 初步探索了日光温室小气候下光合非稳态性的机理。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料培养与处理

本试验供试品种为‘黑贝 1 号’圆茄, 在保定清苑县日光温室秋冬茬种植。2003 年 7 月 6 日播

收稿日期: 2005 - 01 - 14; 修回日期: 2005 - 03 - 18

基金项目: 河北省科学技术厅科技攻关项目 (03220139D); 河北省农业综合开发科技推广项目 (2004)

种育苗, 9月5日栽植, 12月在温室中进行瞬态光合测试研究。叶室的光量子通量密度 PAR 和  $\text{CO}_2$  浓度 ( $\text{Ca}$ ) 的阶梯式调节采用 CRAS-2 内置系统进行, 其阶梯式处理为: PAR 从日光温室内的即时值  $n_1$  处理值  $n_2$   $1\ 000\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  室内即时值  $n_3$ ; 相应地,  $\text{Ca}$  为  $n_1$   $n_2$   $1\ 100\ \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$   $n_3$ 。

## 1.2 光合速率及有关参数测定

采用 PP Systems Ltd 的 CRAS-2 便携式光合系统进行瞬态光合及其相关参数测定。瞬态测试时, 首先向叶室内通入日光温室自然状态下的气体, 以室内日照或大气  $\text{CO}_2$  作为即时值  $n_1$ , 经过 5~10 min 的稳定后, 将 PAR 或  $\text{Ca}$  调至预定处理值  $n_2$ , 经过 600 s 后再恢复为日光温室自然日照或大气  $\text{CO}_2$  自然状态, 在相应 PAR 或  $\text{Ca}$  的即时值  $n_3$  下经过 600 s 后结束。整个瞬态测试进程中, 以 2 s 的时间间隔进行数值采集。在本试验 PAR 或  $\text{Ca}$  阶梯式变化范围内, 其调节变化速率实测值为 PAR  $18.815\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $\text{Ca}$   $8.701\ \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ 。测定部位为植株顶部第 3~4 片叶。在晴天进行连体 3 次重复测定。数据的统计分析由 SPSS10.0 完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 光合日变化的非稳态现象

从图 1 可见, 日光温室茄子光合进程的瞬态值呈现抖动的非稳态现象。将图 1, A 和 B 的  $P_n$  (净光合速率) 瞬态变化进程与主要参数因子建立线性回归方程 (1) 和 (2), 均呈  $F_{0.01}$  显著水平。

$$P_n = 0.008\ \text{PAR} + 0.014\ T_1 + 0.289\ \text{Ca} + 0.211\ \text{RH} + 0.005\ \text{Gs} - 0.239\ \text{Ci} + 5.834\ E - 52.515$$

$$\text{方程的 } F = 778.883^{**}, r = 0.994^{**} \quad (1)$$

$$P_n = 0.0000394\ \text{PAR} + 0.087\ T_1 + 0.168\ \text{Ca} + 0.01\ \text{Gs} - 0.178\ \text{Ci} - 84.564\ E - 7.948$$

$$\text{方程的 } F = 56.889^{**}, r = 0.676^{**} \quad (2)$$

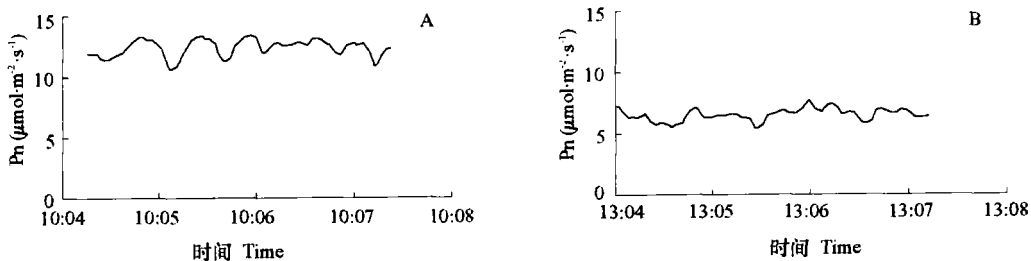


图 1 日光温室茄子瞬态光合速率的进程

Fig. 1 Course curve of transient photosynthesis in greenhouse aubergine (sunny, 2003 - 12 - 22)

在方程 (1) 中, 各因子——PAR (光量子通量密度)、 $T_1$  (叶温)、 $\text{Ca}$  (空气  $\text{CO}_2$  浓度)、RH (相对湿度)、Gs (气孔导度)、Ci (细胞间隙  $\text{CO}_2$  浓度)、E (蒸腾速率) 的标准化系数分别为 0.024、0.001、0.549、0.015、0.095、-0.717、0.053; 相应地, 方程 (2) 中分别为 0.001、0.006、0.431、0、0.083、-0.855、0.012。在上午时段从方程 (1) 的标准化系数可见, Ci 和  $\text{Ca}$  对  $P_n$  非稳态性的作用最大; 其次是 Gs、E 和 PAR; 而  $T_1$  和 RH 的作用很弱。相比之下, 中午时段方程 (2) 的标准化系数中, Ci 和  $\text{Ca}$  的作用仍然最大; Gs 和 E 其次; 而  $T_1$  和 PAR 的作用很弱; RH 在逐步回归中被淘汰。相关分析表明, 上午和中午时段温室中瞬态  $P_n$  与 Ci 呈极显著负相关性,  $r = -0.847$  和  $-0.879$  ( $P < 0.01$ ); 与 Gs 未达到显著相关性,  $r = 0.128$  和  $0.101$ 。

### 2.2 光强阶梯式变化与光合非稳态性的关系

尽管  $P_n$  瞬态值在 PAR 阶梯式变化前后一直处于小抖动状态, 但是温室中 PAR 阶梯式变化处理时,  $P_n$  瞬态值会发生相应的阶梯式变化, 呈现非稳态性 (图 2, A)。因此, 在温室中 PAR 不稳定时段, PAR 会成为引起温室茄子光合非稳态性的主要因素。

图 2, B 和 C 显示出 PAR 阶梯式升高或降低时, Gs、Ci 的瞬态变化亦相应呈现非稳态性。相关

分析表明,  $P_n$ 与  $C_i$ 呈极显著负相关性,  $r = -0.904$ 和  $-0.987$  ( $P < 0.01$ ); 与  $G_s$ 未达到显著相关性,  $r = 0.050$ 和  $-0.347$ 。

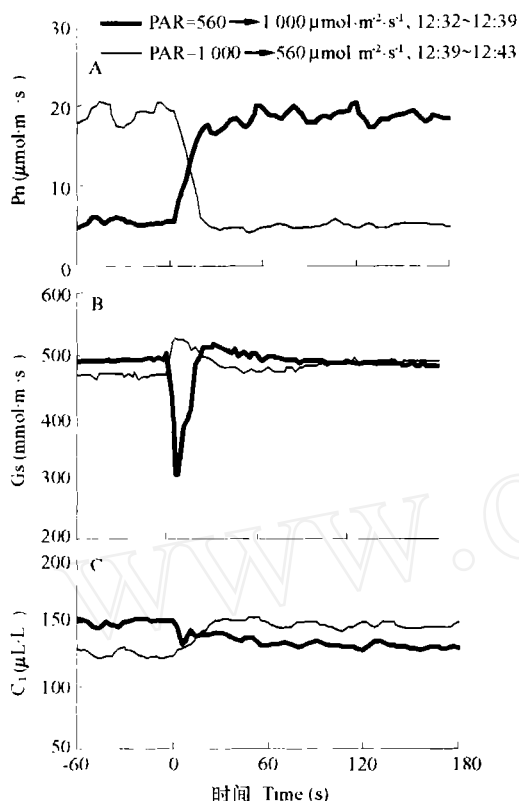


图2 PAR阶梯式变化下温室茄子瞬态光合、气孔导度和胞间  $CO_2$  浓度进程

Fig. 2 Course curve of transient  $P_n$ ,  $G_s$  and  $C_i$  at PAR-step-vibration in greenhouse aubergine (2003-12-22)

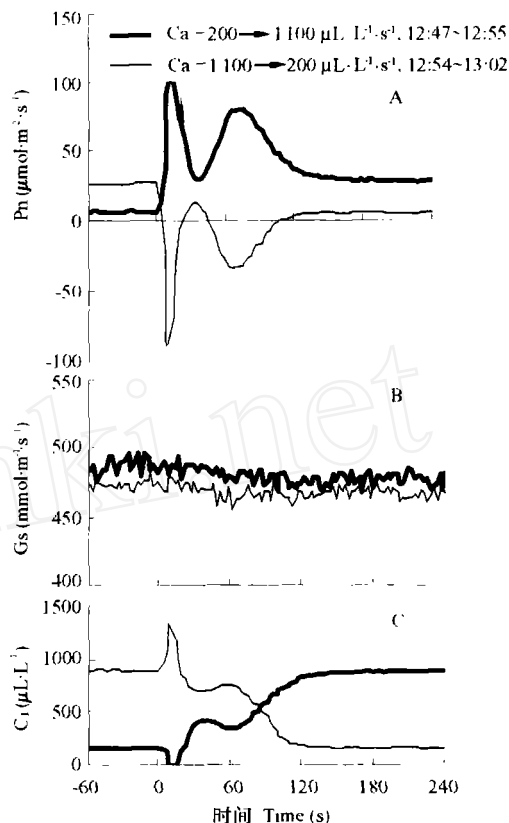


图3  $CO_2$  阶梯式变化下温室茄子瞬态光合、气孔导度和胞间  $CO_2$  浓度进程

Fig. 3 Course curve of transient  $P_n$ ,  $G_s$  and  $C_i$  at  $CO_2$ -step-vibration in greenhouse aubergine (2003-12-22)

### 2.3 $CO_2$ 浓度阶梯式变化与光合非稳态性的关系

温室中  $Ca$  阶梯式变化处理时, 茄子的  $P_n$  和  $G_s$ 、 $C_i$  的瞬态变化亦呈现非稳态性 (图3)。从图3, A可见, 在  $Ca$  阶梯式升高或降低时,  $P_n$  瞬态值均会发生相应的大起伏波动式变化与小抖动式变化共存状态; 但是无论是在  $Ca$  阶梯式变化之前还是之后,  $Ca$  低浓度下  $P_n$  瞬态值的小抖动现象明显, 而  $Ca$  高浓度下  $P_n$  瞬态值较为平稳。因此, 在温室中  $Ca$  不稳定时段,  $Ca$  会成为引起温室茄子光合非稳态性的主要因素, 而且  $Ca$  变幅越大,  $P_n$  波动起伏越大 (数据未列出)。

在温室茄子  $Ca$  阶梯式升高或降低时,  $C_i$  瞬态值的变化基本上与  $P_n$  变化呈镜像反式 (图3, C), 二者相关系数为  $-0.224$  和  $-0.421$ , 达到  $P < 0.05$  显著水平, 但对  $G_s$  瞬态值没有明显影响 (图3, B),  $P_n$  与  $G_s$  相关系数为  $-0.021$  和  $0.065$ , 未达到  $P < 0.05$  显著水平。

## 3 讨论

### 3.1 日光温室小气候与光合瞬态响应

日光温室茄子在其生长状态下, 小气候因子会呈现连续性的自然变化, 也时常发生阶梯式变化。从微分角度来说, 小气候因子连续性的自然变化与阶梯式变化的差异只是梯度大小不同而已。通常在光合日进程研究中, 采用稳态法测定  $P_n$  值, 更确切地说是将植物叶片放入叶室以后经过一定的时间间隔 (一般为  $5 \sim 40$  min), 叶片光合系统适应叶室微气候环境后, 其光合值在短时间内变化幅度较小时的瞬时值。因此, 缩短光合仪读数的采集时间间隔, 会测试到光合的瞬态响应。本研究在  $CR-$

AS-2田间测试中, 设置 2 s为数据采集间隔时间, 成功地观测到温室中茄子光合的瞬态变化。通过线性回归分析揭示出, 光合瞬态变化对日光温室小气候因子连续性自然变化(微量变化)的依赖性。

### 3.2 环境因子与光合非稳态性

本研究采用瞬态测试技术发现, 日光温室茄子光合呈现非稳态性(图 1)。其成因可能有三: 一方面, 可能与仪器的机械漂移现象有关; 另一方面, 可能与光合生化系统动力学有关, 主要包括 Rubisco活性、用于 RuBP再生能力的电子传递能力、磷酸丙糖的供给等; 再一方面, 可能与光合系统对环境因子动态变化的滞后响应有关。本文只进行光合对环境因子的瞬态响应分析。

在日光温室小气候下, 茄子  $P_n$ 瞬态变化进程的线性回归分析表明, 4个主要环境因子中上午时段  $C_a$ 对  $P_n$ 非稳态性的作用最大, 其次是 PAR, 而  $T_l$ 和 RH的作用很弱; 中午时段  $C_a$ 的作用仍然最大, 而  $T_l$ 和 PAR的作用很弱, RH在逐步回归中被淘汰。

在  $C_a$ 和 PAR阶梯式变化研究中发现, 茄子光合系统对二因子的骤然变化呈现滞后响应, 从  $P_n$ 初响应至稳定约需要 20~120 s。同时还发现,  $C_a$ 和 PAR阶梯式升高或降低时,  $P_n$ 瞬态值均会发生相应的大起伏波动式变化, 会成为引起温室茄子光合非稳态性的主要因素。另外,  $C_a$ 和 PAR阶梯式变幅减小时,  $P_n$ 瞬态值变幅也减小(数据未列出), 对茄子光合非稳态性的作用减弱。

在 PAR阶梯式变化的过程中或者之前、之后,  $P_n$ 瞬态值均呈现明显的小抖动状态。但是无论是在  $C_a$ 阶梯式变化之前还是之后,  $C_a$ 低浓度下  $P_n$ 瞬态值的小抖动现象明显加强, 而  $C_a$ 高浓度下  $P_n$ 瞬态值较为平稳。表明环境因子中  $C_a$ 是引起光合非稳态性主要因子。这与温室中  $P_n$ 瞬态变化进程的线性回归分析相一致。

### 3.3 $C_i$ 和 $G_s$ 的瞬态与稳态响应

通常, 在光合的稳态测试中, 稳态  $P_n/C_i$ 响应曲线呈双曲线型或抛物线型<sup>[5]</sup>。本研究另外测得温室茄子的稳态  $P_n/C_i$ 响应曲线呈双曲线型,  $P_n = 19.28 - 855.66/C_i$  ( $F = 115.32^{**}$ ,  $PAR = 1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $T_l = 20^\circ\text{C}$ ), 呈极显著正相关, 其复相关系数  $r = 0.963^{**}$ 。而在光合的瞬态测试中则发现, PAR、 $C_a$ 阶梯式过程变化中, 瞬态  $C_i$ 与  $P_n$ 变化呈镜像反式(图 2, C和图 3, C), 为极显著或显著负相关性。另外, 上午和中午时段, 不仅温室中瞬态  $C_i$ 与  $P_n$ 呈极显著负相关性, 而且瞬态  $C_i$ 对  $P_n$ 非稳态性的作用最大(方程 (1)和 (2))。这显示出光合系统对环境因子的瞬态响应中, 胞间  $\text{CO}_2$ 的响应最为敏感。因为, 无论是 PAR变化引起的光合系统电子传递的瞬态变化, 进而导致的 rubisco羧化反应速度瞬态变化, 还是  $C_a$ 变化引起的 Rubisco羧化反应底物供给丰亏瞬态变化, 均会反映在  $C_i$ 上。因此, 光合非稳态性的机理有待于在光合生化水平上进行深入研究。相比之下, 在光合的瞬态测试中未发现瞬态  $G_s$ 与  $P_n$ 的显著相关性(图 2, B和图 3, B), 但是在温室中瞬态  $G_s$ 对  $P_n$ 非稳态性仍然具有较大的作用(方程 (1)和 (2))。这方面有待于在光合动力学上进行深入研究。

### 参考文献:

- 1 许大全. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002 9~19  
Xu D Q. Efficiency of photosynthesis. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2002 9~19 (in Chinese)
- 2 Long S P, Bernacchi C J. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitation to photosynthesis? Procedures and sources of error. Journal of Experimental Botany, 2003, (54): 392, 2393~2401
- 3 Hand D W, Wilson J W, Acock B. Effect on light and  $\text{CO}_2$  on net photosynthetic rates of stands of aubergine and *Amaranthus*. Annals of Botany, 1993, 71: 209~216
- 4 Laisk A, Oja V. Dynamics of leaf photosynthesis: rapid-response measurements and their interpretations. Australia: Csiro Publishing, 1998 58~88
- 5 张振贤, 郑国生, 赵德婉. 大白菜光合作用特性的研究. 园艺学报, 1993, 20 (1): 38~44  
Zhang Z X, Zheng G S, Zhao D W. Studies on photosynthetic characteristics of Chinese cabbage. Acta Horticulturae Sinica, 1993, 20 (1): 38~44 (in Chinese)