

# 日光温室草莓光合特性及对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应

苏培玺 杜明武 张立新 毕玉蓉 赵爱芬 刘新民

(中国科学院寒区旱区环境与工程研究所, 兰州 730000)

**摘 要:** 运用美国 LFCOR 公司制造的 LF6400 便携式光合作用测定系统, 研究了日光温室草莓盛果期的光合特性及对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应。结果表明, 叶片净光合速率 (Pn) 日变化呈双峰型, 有明显的“光合午休”现象, 第 1 个峰值出现在 10 时左右, Pn 达到 CO<sub>2</sub> 13.1  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ; 第 2 个峰值出现在 16 时, Pn 为 CO<sub>2</sub> 9.5  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。造成光合午休的主要原因为气孔因素, 中午光照强度最大, 叶片与空气之间的水蒸气压差、气孔限制值达到最大值, 空气相对湿度、气孔导度、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度达到最小值, 出现光合午休。在 CO<sub>2</sub> 浓度低于 600  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ , 光照强度为 1 000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时, 草莓 CO<sub>2</sub> 饱和点为 943.3  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ , CO<sub>2</sub> 补偿点为 91.7  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ , Pn 高于光强更高者。

**关键词:** 草莓; 光合特性; CO<sub>2</sub> 浓度; 日光温室

**中图分类号:** S 668.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2002) 05-0423-04

近年来, 草莓栽培面积不断扩大, 特别是日光温室栽培面积不断发展, 产量不断上升。温室中 CO<sub>2</sub> 气肥的施用已相当普遍, 但缺乏科学依据而盲目施用的现象不容忽视, 它不仅造成生产成本提高, 而且多余 CO<sub>2</sub> 气体大量扩散到大气造成污染。研究日光温室栽培下草莓的光合特性及对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应, 对于深入探讨其光合生理具有重要意义, 可为设施栽培草莓提供理论指导。

## 1 材料与方法

所用日光温室位于甘肃省河西走廊中段临泽绿洲边缘, 面积 480 m<sup>2</sup>。草莓 (*Fragaria ananassa* Duch.) 品种为‘鬼怒甘’, 宽窄行种植, 窄行距 30 cm, 宽行距 60 cm, 株距 20 cm, 膜下滴灌。前一年露地培育壮苗, 生产当年 6 月上、中旬高温闷棚消毒土壤, 8 月下旬将壮苗移栽温室中, 气温降到 0 时扣塑料膜。这样一级果上市可在 2 月份, 陆续采摘到 5 月份。3 月下旬选取 3 株 2 年生盛果期草莓, 每株选取 3 片功能叶, 于膜下滴灌后第 3 天 (晴天, 防风) 利用美国 LFCOR 公司制造的 LF6400 便携式光合作用测定系统从 8 时到 18 时每隔 1 h 测定光合速率、气孔导度等, 同时得到胞间 CO<sub>2</sub> 浓度、气温、叶温、大气 CO<sub>2</sub> 浓度、空气相对湿度、光合有效辐射等参数。利用测定系统提供的稳定可调的 CO<sub>2</sub> 气源, 设置了 CO<sub>2</sub> 200、400、600、800、1 000  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  共 5 个水平, 分别设定在光照强度 1 000、1 500、2 000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  下测定光合速率、气孔导度、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度等变化。光照强度由置于叶室顶部的 LED 光源自动调节。气孔限制值 (Ls) 按 Berry 的方法计算 ( $L_s = 1 - C_i / C_a$ )<sup>[2]</sup>。测定资料及微环境参数等直接存入仪器控制台电脑, 在 Microsoft Excel 2000 程序中读取资料并分析, 用 Origin 5.0 软件绘制图形。

## 2 结果与分析

### 2.1 光合速率的日变化

草莓叶片净光合速率 (Pn) 的日变化曲线呈双峰型 (图 1), 在早晨尽管胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 (C<sub>i</sub>) 比较高 (图 2), 8 时比 10 时高出 125  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ , 但是由于光强 (PFD) 和气温 (T<sub>a</sub>) 低 (图 1, 图 3), 8

收稿日期: 2001 - 11 - 21; 修回日期: 2002 - 02 - 07

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目 (G2000048704); 中国科学院重大项目 (KZCX1-09-02); 中国科学院“百人计划”项目

时光照强度只有  $120 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $P_n$  很低;但随着气温和光照强度的上升,  $P_n$  迅速增高,在 10 时出现最高峰 ( $\text{CO}_2$   $13.07 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ );随后  $P_n$  开始下降,在中午 12 ~ 14 时下降到  $\text{CO}_2$   $8.26 \sim 8.33 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ;以后逐渐回升,到 16 时出现第 2 个高峰,此峰值比第 1 个峰值小  $\text{CO}_2$   $3.55 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 随后迅速下降。

由图 2 可以看出,草莓叶片  $G_i$  早晨最高,12 时以前呈下降趋势,12 ~ 14 时基本保持不变,14 时以后呈上升趋势。气孔导度 ( $G_s$ ) 呈双峰型,与  $P_n$  的变化趋势一致 (图 1, 图 2), 第 1 个峰值出现在 10 时, 最大为  $266 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 第 2 个峰值在 16 时, 为  $212 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 中午 12 时最小。对比图 3 可以看出, 高温时  $G_s$  减小, 这是由于中午大气温度较高, 空气湿度低造成的。气孔作为气体交换的调节机构, 其导度的变化可以影响光合作用, 调节蒸腾作用。

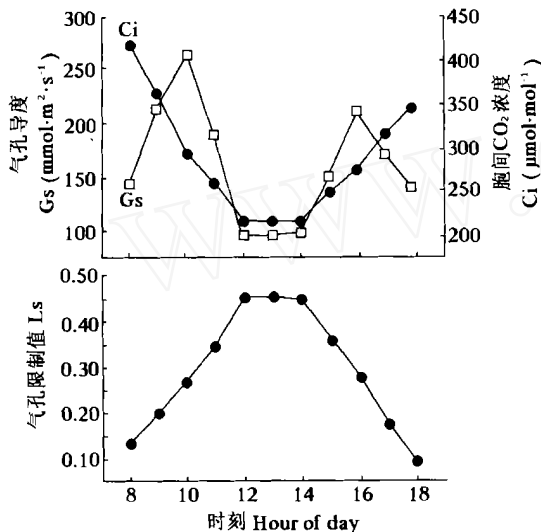


图 2 草莓叶片胞间  $\text{CO}_2$  浓度、气孔导度及气孔限制值的日变化

Fig. 2 Diurnal changes of intercellular  $\text{CO}_2$  concentration, stomatal conductance and limitation value in strawberry leaves

分析草莓叶片周围微气象因子 (图 3) 可以看出, 空气相对湿度 (RH) 低、叶片与空气之间的水蒸气压差 (VPD) 大时,  $G_s$  减小, 气孔限制值 ( $L_s$ ) 增大,  $G_i$  降低,  $P_n$  下降; 中午 PFD 最大, VPD、 $L_s$  达到最大值, RH、 $G_s$ 、 $G_i$  达到最小值, 出现光合午休现象。

光合午休与中午光照强、温度高、空气相对湿度低及胞间  $\text{CO}_2$  亏缺等因素有关。目前许多学者认为, 低的空气湿度是导致光合午休的重要生态因子, 本文图 3 也证明了这一点, 中午 RH 迅速下降到日最低点, 叶片与空气之间 VPD 迅速增大到日最大值 (图 3)。湿度除了能影响气孔导度外, 还可以直接影响叶肉细胞的光合活性, 随着 VPD 的增加, 羧化效率和最大光合能力都下降。

根据 Farquhar 等<sup>[3]</sup>提出的气孔限制值分析的观点和目前国内学者常用的分析光合速率降低的方法<sup>[4,5]</sup>, 判定引起叶片光合速率降低主要因素的主要根据是胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $G_i$ ) 和气孔限制值 ( $L_s$ ) 的变化方向;  $G_i$  降低和  $L_s$  升高表明气孔导度降低是主要原因; 而  $G_i$  增高和  $L_s$  降低则表明引起光合速率降低的主要原因是非气孔因素。我们计算得出, 气孔限制值呈单峰型 (图 2), 中午最大, 按照

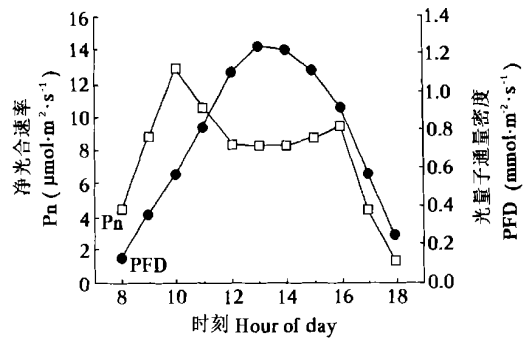


图 1 草莓叶片净光合速率的日变化

Fig. 1 Diurnal changes of net photosynthetic rate in strawberry leaves

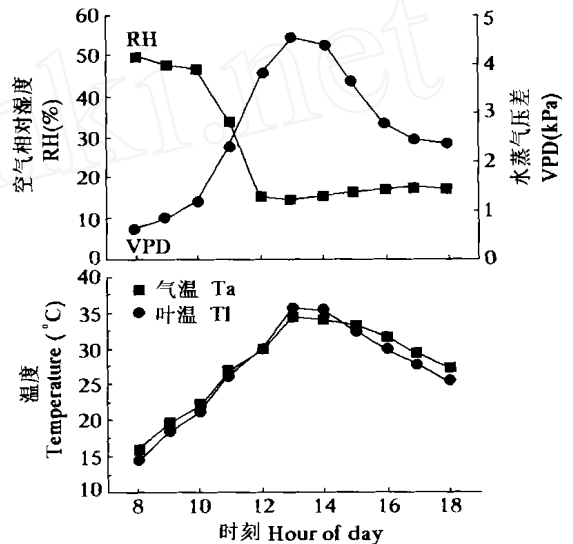


图 3 微气象因子日变化

Fig. 3 Diurnal changes of micrometeorological factor

以上文献<sup>[3~5]</sup>观点,由图 1、图 2 分析得出,引起草莓光合速率降低的主要因素为气孔因素,即 G<sub>s</sub> 降低导致 CO<sub>2</sub> 供应不足,引起光合速率下降。据 Cowan<sup>[6]</sup>分析,气孔波动可能具有调整 CO<sub>2</sub> 吸收与水分散失之间矛盾的作用。气孔的开张是受到多种因素影响的,但它的开张在一日内无论怎样变化都是为了以尽可能少的水分消耗来维持尽可能多的 CO<sub>2</sub> 供应。

## 2.2 光合速率对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应

日光温室中草莓 CO<sub>2</sub> 浓度的变化呈中午低,早晚高的凹形曲线,早晨 8 时比中午 12~14 时高 100  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  左右,最高可达 550  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。随着 CO<sub>2</sub> 气肥的增施,CO<sub>2</sub> 浓度还会升高。不同 CO<sub>2</sub> 浓度、不同光照条件下,草莓光合速率不同(图 4)。在 CO<sub>2</sub> 浓度低于 600  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  时, PFD 1 000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  下的 P<sub>n</sub> 与 1 500  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  下的 P<sub>n</sub> 差异不显著,但与 2 000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  下的 P<sub>n</sub> 差异显著。随着 CO<sub>2</sub> 浓度的增高,低光强下 P<sub>n</sub> 的增长速率减小,在 CO<sub>2</sub> 浓度为 800  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ , PFD 为 1 000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时的 P<sub>n</sub> 显著低于更高光强下 P<sub>n</sub>; 当 CO<sub>2</sub> 浓度接近 1 000  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  时,1 000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  光强下 P<sub>n</sub> 出现下降趋势。对 1 000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  光强下 P<sub>n</sub>-CO<sub>2</sub> 响应曲线进行了模拟,其方程为  $y = -0.00003x^2 + 0.0566x - 4.936$  ( $r = 0.9998$ ), y 为光合速率, x 为 CO<sub>2</sub> 浓度,由此得到在 1 000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  光强下草莓叶片 CO<sub>2</sub> 饱和点为 943.3  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ , CO<sub>2</sub> 补偿点为 91.7  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,在不同光照强度下,CO<sub>2</sub> 饱和点是不同的,随着光强的增大,CO<sub>2</sub> 饱和点也增大。

从前面草莓 P<sub>n</sub> 的日变化分析得出,引起草莓 P<sub>n</sub> 下降的主要原因是气孔因素,即 G<sub>s</sub> 降低引起 CO<sub>2</sub> 供应不足。图 5、图 6 也证明了这一点,在相同大气 CO<sub>2</sub> 浓度下,随着光强的增加, G<sub>s</sub> 降低, C<sub>i</sub> 减少,而且 CO<sub>2</sub> 浓度越高,这种变化越明显。

由图 6 还可以看到, G<sub>s</sub> 在高光照强度下比在低光照强度下变化平缓,低光照强度下,随着 CO<sub>2</sub> 浓度的增加, G<sub>s</sub> 明显增大;高光照条件下, G<sub>s</sub> 显著减小,而且随 CO<sub>2</sub> 浓度的增大变化不明显。这是植物对高温环境的一种适应,这种气孔的生理调节使水分由体内向外排放的阻力增大,即蒸腾速率降低。全光照条件(2 000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )下,不论 CO<sub>2</sub> 浓度高低,草莓的 G<sub>s</sub> 随 CO<sub>2</sub> 浓度升高的变化很小, G<sub>s</sub> 平均为 (131.2  $\pm$  4.2)  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ;而在全光照的一半光强下, CO<sub>2</sub> 浓度为 400  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  时, G<sub>s</sub> 为 178.2  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , CO<sub>2</sub> 浓度为 800  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  时, G<sub>s</sub> 为 213.4  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

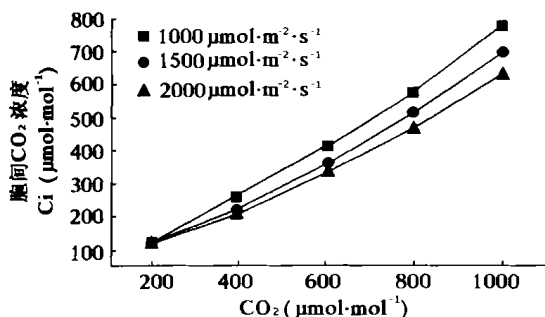


图 5 草莓叶片胞间 CO<sub>2</sub> 浓度在不同光照强度下随 CO<sub>2</sub> 浓度的变化

Fig. 5 Changes of intercellular CO<sub>2</sub> concentration in leaves of strawberry with CO<sub>2</sub> levels under different light intensity

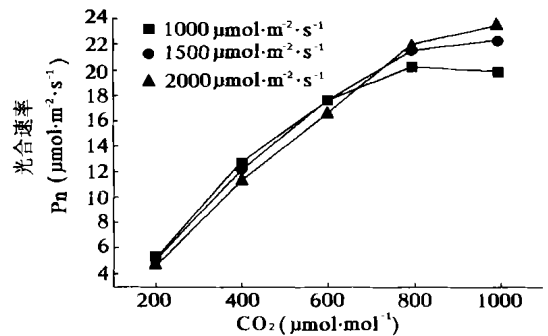


图 4 草莓叶片光合速率在不同光照强度下随 CO<sub>2</sub> 浓度的变化

Fig. 4 Changes of net photosynthetic rate in leaves of strawberry with CO<sub>2</sub> levels under different light intensity

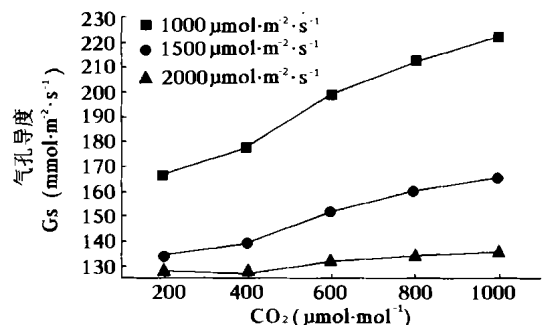


图 6 草莓叶片气孔导度在不同光照强度下随 CO<sub>2</sub> 浓度的变化

Fig. 6 Changes of stomatal conductance in leaves of strawberry with CO<sub>2</sub> levels under different light intensity

### 3 结论

草莓叶片  $P_n$  日变化为双峰曲线, 有明显的“光合午休”现象, 第 1 个峰出现在 10 时左右, 达到  $\text{CO}_2$   $13.07 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 次高峰比第 1 个峰小  $\text{CO}_2$   $3.55 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。Gs 的变化也呈双峰型, 与光合速率的变化趋势一致, 第 1 个峰值在 10 时, 最大为  $266 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 第 2 个峰值在 16 时, 为  $212 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 中午 12 时最小。造成光合午休的主要原因为气孔因素, 中午时 PFD 最大, VPD、 $L_s$  达到最大值, RH、Gs、Ci 达到最小值, 出现光合午休现象。

在光照强度为  $1\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $\text{CO}_2$  浓度低于  $600 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  时, 草莓叶片  $P_n$  高于更高光强者。在  $1\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  光强下  $\text{CO}_2$  饱和点为  $943.3 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,  $\text{CO}_2$  补偿点为  $91.7 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。

#### 参考文献:

- 1 中国农业科学院主编. 中国果树栽培学. 北京: 农业出版社, 1987. 755 ~ 765
- 2 Berry J, Björkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1980, 31: 491 ~ 543
- 3 Farquhar GD, Sharkey TD. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1982, 33: 317 ~ 345
- 4 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题. *植物生理学通讯*, 1997, 33 (4): 241 ~ 244
- 5 关义新, 戴俊英, 林 艳. 水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制. *植物生理学通讯*, 1995, 31 (4): 293 ~ 297
- 6 Cowan IR, Farquhar GD. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, 1977, 31: 471 ~ 505
- 7 蒋高明, 林光辉, Bruno D V Marino. 美国生物圈二号内生长在高  $\text{CO}_2$  浓度下的 10 种植物气孔导度、蒸腾速率及水分利用效率的变化. *植物学报*, 1997, 39 (6): 546 ~ 553

## Changes of Photosynthetic Characteristics and Response to Rising $\text{CO}_2$ Concentration in Strawberry in Solar Greenhouse

Su Peixi, Du Mingwu, Zhang Lixin, Bi Yurong, Zhao Aifen, and Liu Xinmin

(Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China)

**Abstract:** The LI-6400 Portable Photosynthesis System of LI-COR was used to study the photosynthetic characteristics of strawberry and its response to the rising  $\text{CO}_2$  concentration at the full-fruit stage in the solar greenhouse. The results showed that the daily variation of net photosynthetic rate in leaves presented a bimodal curve and an obvious ‘midday depression’ phenomenon occurred. The first peak value was the highest, which occurred at about 10:00 am, the net photosynthetic rate was  $\text{CO}_2$   $13.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , the second peak value occurred at 16:00 pm, the net photosynthetic rate was  $\text{CO}_2$   $9.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . The main reason for the midday depression was stomatal factors. At midday, light intensity was the largest, vapor pressure deficit between leaves and air as well as stomatal limiting value reached maximum but air relative humidity, stomatal conductance and intercellular  $\text{CO}_2$  concentration reached minimum and hence occurred photosynthetic midday depression. When light intensity reached  $1\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  and  $\text{CO}_2$  concentration was lower than  $600 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ , its net photosynthetic rate was higher than that of the much higher light intensity. At such light intensity the  $\text{CO}_2$  saturation point was  $943.3 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  and  $\text{CO}_2$  compensation point was  $91.7 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ .

**Key words:** Strawberry; Photosynthetic characteristics;  $\text{CO}_2$  concentration; Solar greenhouse