

高温和加富 CO₂ 温室中黄瓜 Rubisco 活化酶与光合作用的关系

潘璐, 刘杰才, 李晓静, 宋阳, 张之为, 马立国, 崔世茂*

(内蒙古农业大学农学院, 呼和浩特 010019)

摘要: 以温室嫁接黄瓜为试材, 研究高温和加富 CO₂ 条件下叶片净光合速率、Rubisco 活性、Rubisco 活化酶活性、蒸腾速率、胞间 CO₂ 浓度的日变化规律及其相互关系。旨在高温季节温室黄瓜高产优质栽培提供理论依据和实践支持。研究表明: ①高温 + CO₂ 条件下, 净光合速率、Rubisco 活性和 Rubisco 活化酶活性存在明显的光合日变化, 均呈双峰曲线, 存在“午休”现象, 但与对照相比全天的数值明显增加, 其中净光合速率在 10: 00、11: 00、12: 00、13: 00、14: 00 和 15: 00 时分别比对照高 22%、47%、37%、27%、39%和 28%; Rubisco 活性在 9: 00、10: 00、11: 00、12: 00、13: 00、14: 00 和 15: 00 时分别比对照高 51%、69%、70%、42%、77%、61%和 59%; RCA 活性在 8: 00、9: 00、10: 00、11: 00、12: 00、13: 00、14: 00、15: 00 和 16: 00 时比对照分别升高了 40%、39%、23%、41%、43%、31%、60%、60%和 54%; ② Rubisco 活化酶对光合速率的直接影响较小, 其本质是调节 Rubisco 活性, 从而影响光合作用; ③高温 + CO₂ 可以有效提高 Rubisco 活化酶活力以及胞间 CO₂ 浓度, 从而提高光合速率。

关键词: 黄瓜; 高温; 加富 CO₂; Rubisco 活化酶; 光合作用

中图分类号: S 642.2

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2014) 08-1591-10

Correlation Between Rubisco Activase and Photosynthesis of Cucumber in Greenhouse Under High Temperature and Elevated CO₂

PAN Lu, LIU Jie-cai, LI Xiao-jing, SONG Yang, ZHANG Zhi-wei, MA Li-guo, and CUI Shi-mao*

(College of Agronomy, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, China)

Abstract: The diurnal changes of photosynthetic rate, Rubisco activity, Rubisco activase (RAC) activity, transpiration rate and intercellular CO₂ concentration of cucumber leaves in greenhouse were studied under high temperature and elevated CO₂, and the relationship between photosynthetic rate and Rubisco activity, Rubisco activase activity were also analyzed. Main results are as follows: ①The photosynthetic rate, Rubisco activity and Rubisco activase activity showed distinct diurnal changes under high temperature and elevated CO₂. Compared with the control, high temperature and elevated CO₂ led to a remarkable increase in values of the photosynthetic rate, Rubisco activity and Rubisco activase activity. ②Rubisco activase activity had an effect on photosynthetic rate by adjusting Rubisco activity. ③Rubisco

收稿日期: 2014 - 03 - 05; **修回日期:** 2014 - 06 - 19

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

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: cuishimao@sina.com)

activase activity and intercellular CO₂ concentration were increased by high temperature and elevated CO₂, thus photosynthetic rate was improved.

Key words: cucumber; high temperature; elevated CO₂; Rubisco activase; photosynthetic rate

1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶 (Rubisco) 是一种双功能酶, 是调节光合作用和光呼吸从而决定净光合的关键酶 (Jiang & Resermel, 1995)。该酶催化光合作用的 CO₂ 固定的第 1 步反应, 使 CO₂ 和二磷酸核酮糖 (RuBP) 转变成两个分子的 3-磷酸甘油酸, 是碳同化的限速酶, 对净光合速率起着决定性的作用 (Hartman & Harpel, 1994)。但其催化效率很低, 因为加氧反应除了消耗能量, 还损失了羧化反应中固定的 25% 的有机碳; 同时各种磷酸糖类能抑制 Rubisco 的活性, 且活化态 Rubisco 易于脱氨甲酰化而失活, 这些因素使 Rubisco 成为限制作物光合速率的重要因素 (张国等, 2005)。有研究得出小麦光合日变化过程中 Rubisco 活性的变化规律, 并推测 Rubisco 活性下降可能与 Rubisco 活化酶 (RCA) 有关 (王焘等, 1996)。经过多年研究, 现在人们普遍认为 RCA 活化 Rubisco 是最大限度产生 Rubisco-CO₂-Mg²⁺ 形式的 Rubisco, 即 RCA 克服了其与磷酸糖类物质结合的不利效应, 并且降低了催化氨基甲酰化所需要的 CO₂ 浓度而促进了 Rubisco 的活性 (李卫芳等, 2002)。也就是说, 植株体内 Rubisco 必须经过 RCA 的活化才能表现出其羧化/加氧活性, 即 Rubisco 在植物体内的活性取决于 RCA 对它的活化 (姜振升等, 2010)。黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 在夏秋之际日光温室栽培中因温度较高, 营养生长旺盛 (王玉静等, 2012), 同时由于高温引起细胞大量失水, 进而引起代谢异常, 使植株逐渐受害 (李合生, 2002), 导致产量和品质下降。有研究表明, 对于黄瓜来说, Rubisco 活性会随着 CO₂ 浓度的增加而提高 (于国华等, 1997; 芮爱兰等, 1998)。Joseph 等 (2008) 提出, 随着 CO₂ 浓度的升高, 植物光合作用的最适温度会增加 5 ~ 10 °C。CO₂ 浓度升高可在两方面影响 C₃ 植物的光合作用, 即增加了 CO₂ 对 Rubisco 酶结合位点的竞争从而提高羧化速度; 同时通过抑制光呼吸提高净光合效率 (林伟宏, 1998)。但有关黄瓜 RCA 在高温、高 CO₂ 浓度下对 Rubisco 以及光合作用的调节报道较少。为此, 本试验以温室嫁接黄瓜为材料, 研究高温、高 CO₂ 浓度下黄瓜光合日变化的变化规律, 以及 Rubisco 和 RCA 在调节光合日变化中的作用, 从而为高温季节温室黄瓜高产优质栽培提供理论依据和技术支持。

1 材料与方法

1.1 供试材料与试验设计

温室嫁接黄瓜为‘津优 35 号’, 选用‘云南黑籽南瓜’作为砧木。

试验于 2013 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 27 日播种育苗, 砧木和接穗均采用穴盘育苗的方法。4 月 14 日嫁接, 5 月 7 日定植。

试验在同一温室内进行, 各处理之间用塑料膜完全隔开, 使其相互独立。设置 4 个处理: 即高温 + CO₂、常温 + CO₂、高温和对照。每个处理设 1 个小区, 小区面积为 16.5 m², 每个处理设 3 次重复。采用双行垄作栽培, 行距 50 cm, 株距 30 cm。5 月 21 日开始增施 CO₂。各处理具体操作如下。

高温 + CO₂ 处理: 采用全封闭不放风的办法 (晴天温度达到 40 ~ 50 °C, 维持 4 ~ 5 h), 同时全天 4 次增施高浓度的 CO₂ (1 000 ~ 1 500 μmol · L⁻¹)。

常温 + CO₂ 处理: 全天增施高浓度 CO₂ (1 000 ~ 1 500 μmol · L⁻¹), 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 CO₂ 的施用量, 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 °C, 维持 4~5 h)。

对照处理: 采取常规管理模式, 即每天 9:00—18:00 放风。

CO₂ 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 CO₂, 其原理是高温分解碳酸氢铵产生 CO₂、NH₃, 经过滤系统除去 NH₃ 后施 CO₂。每天施用 4 次 CO₂ 用来维持试验所需浓度, 时间分别为 7:00、10:00、12:00 和 14:00, 每次向二氧化碳发生器中加入 3~5 kg 碳酸氢铵, 常温 + CO₂ 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 CO₂ 浓度。

于处理 1 个月后选择天气晴或少云的 3 d (6 月 21 日、23 日、26 日), 在 7:00—17:00 间进行指标测定。

1.2 测定项目与测定方法

生长量、单瓜质量: 选取生长健壮的植株用直尺测定叶长, 按照龚建华和向军 (2001) 的方法计算叶面积, 测定时间为进行高温、加富 CO₂ 处理后 0、7、14、21、28 d, 各指标重复测定 5 次, 取平均值。单瓜质量测定时间在高温、加富 CO₂ 处理后 30 d, 各处理随机取 10 条大小均一的黄瓜进行测定。

温度、CO₂ 浓度日变化: 用北京旗硕基业科技有限责任公司生产的旗硕“农用通”, 选择晴或少云的天气 (6 月 21 日、6 月 23 日、6 月 26 日), 于 7:00—17:00 间进行实时测定。

净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、胞间 CO₂ 浓度 (C_i): 用美国 (原英国) PP-Systems 公司生产的 Ciras-2 型光合仪, 于 7:00—17:00 选取中间功能叶, 每隔 1 h 测定 1 次。

Rubisco 活性与 RCA 活性: 剪下已经测定 P_n 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 μ L 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仪 (温度为 25 °C, 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。

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 高温和加富 CO₂ 处理的温度和 CO₂ 浓度日变化

不同处理温度日变化都在 13:00—14:00 达到最高 (图 1), 在 11:00—12:00 之间温度变化平稳。高温处理每天平均温度保持在 40~50 °C 的时间为 4 h 以上, 达到了试验要求。常温处理每天最高温度保持在 26~31 °C。高温与常温处理在每天 9:00 以后温度差异显著。

由图 2 可知, 由于夜晚土壤微生物和植物呼吸作用释放了大量的 CO₂, 在早晨未施用 CO₂ 以前, 4 个处理的 CO₂ 浓度基本相同, 可以达到 500 μ mol · L⁻¹ 左右。CO₂ 加富条件下的高温和常温处理, 8:00 左右可以达到试验要求为 1 000 μ mol · L⁻¹ 以上, 在 10:00 到 11:00 之间 CO₂ 浓度达到最大值, 之后缓慢减少, 其中由于常温处理 11:00 以后开始通风, 所以 CO₂ 浓度下降较快, 但由于在 12:00 和 14:00 施加了 CO₂, 12:00 之后则开始变缓。未进行 CO₂ 加富的高温处理和对照处理, 在早晨 7:00 时达到最大值, 之后逐渐降低。同时, 进行 CO₂ 加富与未进行 CO₂ 加富的处理在每天 8:00 以后 CO₂ 浓度差异显著。

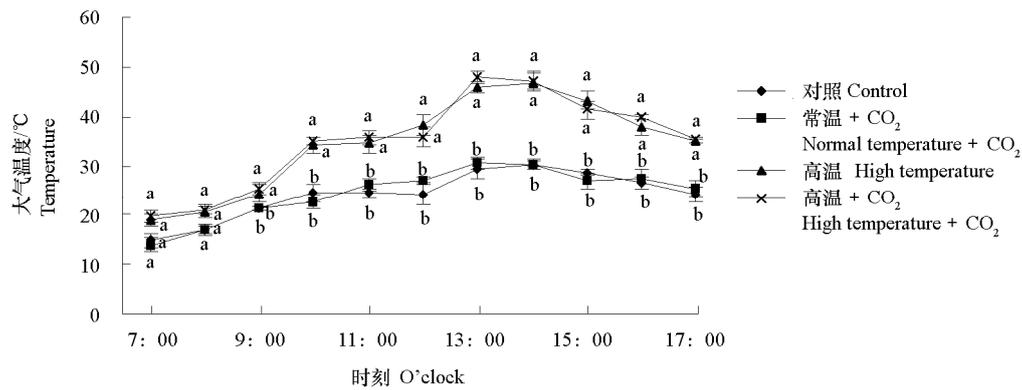


图1 高温和加富 CO₂ 处理的温度日变化

相同时刻不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Fig. 1 Diurnal changes of temperature under high temperature and elevated CO₂ treatments

Different letters in the same time mean significant difference among treatments at 0.05 level. The same below.

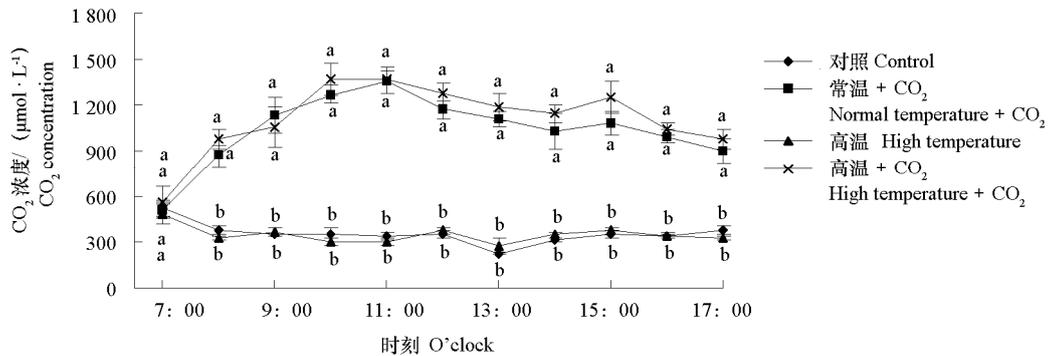


图2 高温和加富 CO₂ 处理的 CO₂ 浓度日变化

Fig. 2 Diurnal changes of CO₂ concentration under high temperature and elevated CO₂ treatments

2.2 高温和加富 CO₂ 处理对黄瓜生长量、单瓜质量的影响

高温 + CO₂ 处理和常温 + CO₂ 处理的黄瓜单株株高、单株叶面积日增量和单瓜质量均显著高于对照 (表 1)。其中高温 + CO₂ 处理最高分别比对照增加了 70.0%、38.2%和 23.1%；常温 + CO₂ 处理比对照分别增加了 30.0%、9.3%和 9.4%。而高温处理均低于对照，比对照分别降低了 32.9%、25.4%和 12.9%。

表 1 高温和加富 CO₂ 处理黄瓜株高、叶面积与单瓜质量

Table 1 Stem height, leaf area of cucumber and weight per cucumber under high temperature and elevated CO₂ treatments

处理 Treatment	株高日增量/cm Increase of stem height	单株叶面积日增量/cm ² Increase of leaf area per day	单瓜质量/g Weight per cucumber
对照 Control	3.53 ± 0.86 c	7.12 ± 0.78 b	194.95 ± 4.64 c
常温 + CO ₂ Normal temperature + CO ₂	4.59 ± 0.74 b	7.78 ± 0.71 b	213.24 ± 5.01 b
高温 High temperature	2.37 ± 0.56 d	5.31 ± 0.74 c	169.77 ± 5.66 d
高温 + CO ₂ High temperature + CO ₂	6.00 ± 0.68 a	9.84 ± 0.96 a	257.46 ± 4.01 a

注：同列不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

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

2.3 高温和加富 CO₂ 处理对黄瓜叶片光合特性的影响

2.3.1 净光合速率

不同处理下黄瓜叶片净光合速率日变化总体表现为: 高温 + CO₂ > 常温 + CO₂ > 对照 > 高温 (图 3)。高温 + CO₂、常温 + CO₂ 和对照的黄瓜叶片净光合速率日变化均呈双峰曲线。高温处理呈单峰曲线。高温 + CO₂ 处理明显高于对照, 在 10:00—15:00 之间差异显著, 分别高于对照 22%、47%、37%、27%、39% 和 28%。高温处理与对照相比在每天 8:00 以后差异显著, 10:00—15:00 分别低于对照 45%、46%、53%、47%、54% 和 65%。说明高温降低了净光合速率, 但高温配合高浓度 CO₂ 净光合速率提高。

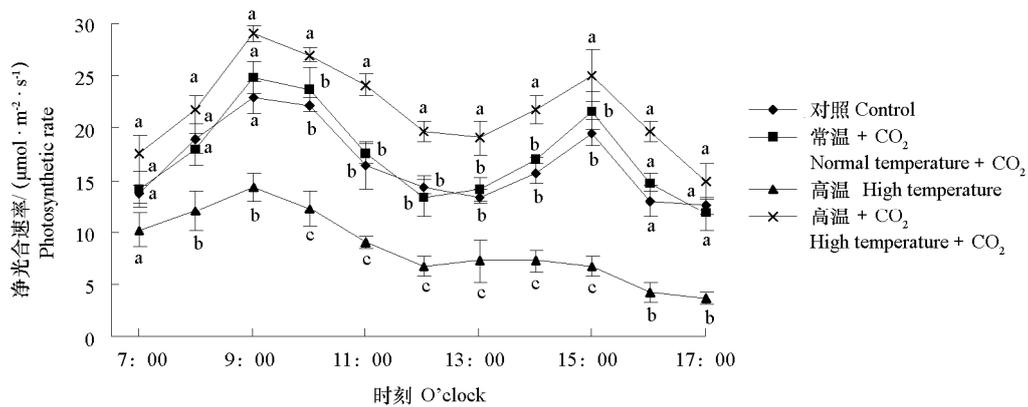


图 3 高温和加富 CO₂ 处理的黄瓜叶片净光合速率日变化

Fig. 3 Diurnal changes of net photosynthetic rate (P_n) of cucumber leaf under high temperature and elevated CO₂ treatments

2.3.2 蒸腾速率

蒸腾作用是植物对水分吸收和运输的主要动力, 它与植物净光合速率关系密切 (潘瑞炽, 2011)。不同处理的黄瓜叶片蒸腾速率日变化呈单峰曲线, 峰值出现在 13:00 (图 4)。这是因为蒸腾作用随着温度的上升而升高, 但是存在 1 个最适温度, 超过最适温度时, 蒸腾作用会下降 (于强 等, 1998)。从图 4 可以看出高温 + CO₂ 和常温 + CO₂ 蒸腾速率, 在 16:00 略有回升, 这可能与 15:00 时净光合速率出现一个高峰, 光合作用加强, 使得胞间 CO₂ 浓度降低, 因此加强了蒸腾作用, 从而增强了气体的交换有关。

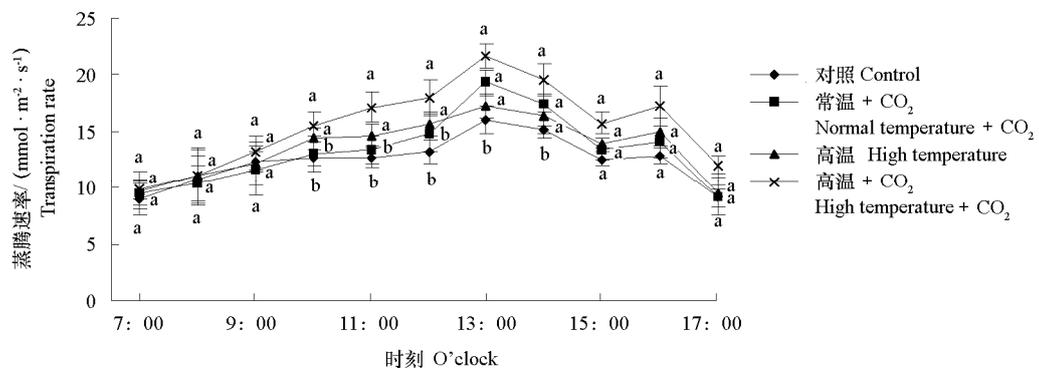


图 4 高温和加富 CO₂ 处理的黄瓜叶片蒸腾速率日变化

Fig. 4 Diurnal changes of transpiration rate (T_r) of cucumber leaf under high temperature and elevated CO₂ treatments

2.3.3 胞间 CO₂ 浓度

黄瓜叶片不同处理的 C_i 在一天中呈早晚高、中午又回升的“W”型曲线变化趋势(图 5)。 C_i 随着 P_n 的加强,叶片固定较多的 CO₂,致使 C_i 逐渐下降;随着 P_n “午休”时减弱而上升,与 P_n 表现出相反的变化趋势。高温 + CO₂ 和常温 + CO₂ 处理的全天叶片胞间 CO₂ 浓度均高于高温和对照处理,其中高温 + CO₂ 处理的黄瓜叶片下降和上升幅度较大。高温 + CO₂ 处理与对照相比在 10:00—14:00 之间差异显著。

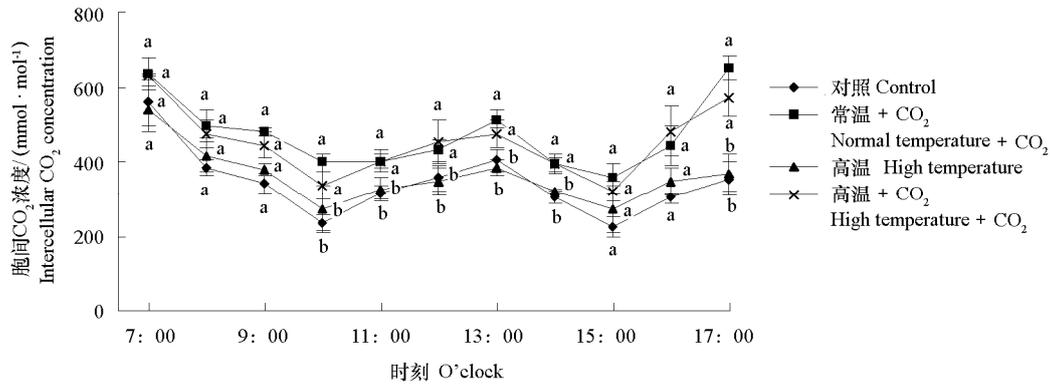


图 5 高温和加富 CO₂ 处理的黄瓜叶片胞间 CO₂ 浓度日变化

Fig. 5 Diurnal changes of intercellular CO₂ concentration (C_i) of cucumber under high temperature and elevated CO₂ treatments

2.4 高温和加富 CO₂ 处理对黄瓜叶片 Rubisco 活性以及 RCA 活性的影响

2.4.1 Rubisco 活性

不同处理的黄瓜叶片 Rubisco 活性日变化同净光合速率日变化的变化趋势一致(图 6),与光合速率比较高峰时间短、变幅小,总体表现为:高温 + CO₂ > 常温 + CO₂ > 对照 > 高温,其中高温 + CO₂ 和常温 + CO₂ 处理的 Rubisco 活性明显高于对照,在 9:00—15:00 之间差异显著,分别高于对照处理 51%、69%、70%、42%、77%、61%和 59%;而高温处理与对照相比在 8:00—16:00 之间差异显著,分别低于对照 26%、30%、31%、23%、33%、26%、52%、58%和 66%。

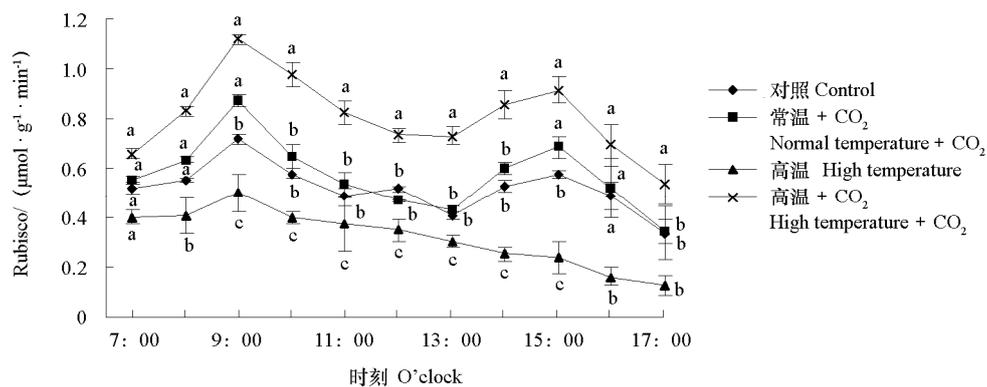


图 6 高温和加富 CO₂ 处理的黄瓜叶片 Rubisco 活性日变化

Fig. 6 Diurnal changes of Rubisco activity of cucumber leaf under high temperature and elevated CO₂ treatments

2.4.2 RCA 活性

不同处理的黄瓜叶片 RCA 活性日变化同 Rubisco 活性的变化趋势一致(图 7),但比 Rubisco 活性和光合速率的日变化高峰出现的时间略早一些,总体表现为:高温 + CO₂ > 常温 + CO₂ > 对照 >

高温。高温 + CO₂、常温 + CO₂ 和对照处理的 RCA 活性日变化均呈双峰曲线, 高温处理的 RCA 活性日变化呈单峰曲线。高温 + CO₂ 处理的 RCA 活性与对照相比在 8: 00—16: 00 之间差异显著, 分别升高了 40%、39%、23%、41%、43%、31%、60%、60% 和 54%, 而高温处理与对照相比在 9: 00—15: 00 之间差异显著, 分别比对照低 33%、43%、37%、39%、50%、60% 和 59%。

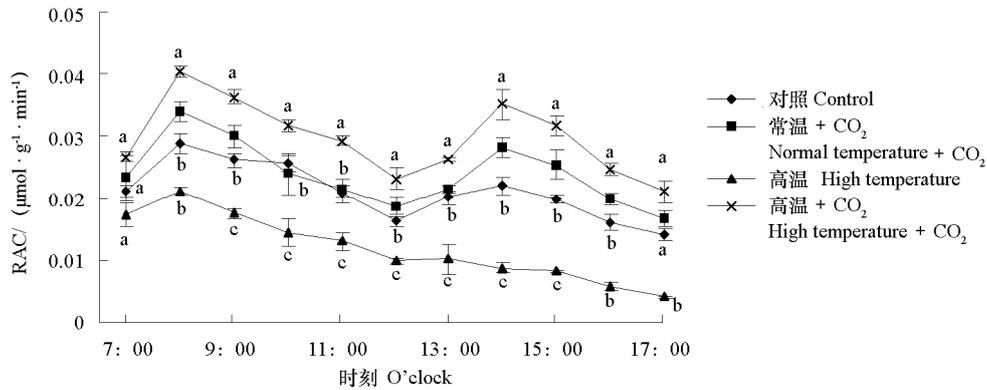


图 7 高温和加富 CO₂ 的黄瓜叶片 RCA 活性日变化

Fig. 7 Diurnal changes of RCA activity of cucumber leaf under high temperature and elevated CO₂ treatments

2.5 高温和加富 CO₂ 处理黄瓜叶片净光合速率与 Rubisco 活性相关性分析

不同处理黄瓜叶片净光合速率日变化与 Rubisco 活性以及 RCA 活性相关性分析 (表 2) 表明: 不同处理条件下 P_n 日变化与 Rubisco 活性日变化之间呈极显著正相关, 与 RCA 活性日变化之间呈显著正相关; 而与胞间 CO₂ 浓度日变化相关性则表现为高温 + CO₂ 处理呈显著负相关; 常温 + CO₂ 和对照处理呈负相关; 高温处理则不相关。

不同处理黄瓜叶片 Rubisco 活性与 RCA 活性相关性分析 (表 2) 表明: Rubisco 活性日变化与 RCA 活性日变化之间均呈极显著正相关, 而光合速率受 RCA 活力直接影响较小 (表 2), 这说明 Rubisco 活化酶对光合速率影响的本质是调节 Rubisco 活性, 从而影响光合作用 (翁晓燕 等, 2001)。

表 2 高温和加富 CO₂ 处理黄瓜叶片净光合速率与 Rubisco 活性以及 RCA 活性胞间 CO₂ 浓度相关系数

Table 2 Correlation coefficients of photosynthetic rate (P_n) and Rubisco activity, RCA activity, C_i of cucumber leaf under high temperature and elevated CO₂ treatments

处理 Treatment	相关系数 Correlation coefficient			
	P_n -Rubisco	P_n -RCA	P_n - C_i	Rubisco-RCA
对照 Control	0.837**	0.775*	-0.467	0.789**
常温 + CO ₂ Normal temperature + CO ₂	0.912**	0.618*	-0.564	0.770**
高温 High temperature	0.941**	0.712*	0.132	0.886**
高温 + CO ₂ High temperature + CO ₂	0.961**	0.675*	-0.721*	0.745**

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

3 讨论

3.1 高温和加富 CO₂ 对黄瓜叶片光合特性的影响

叶片光合速率与自身因素和环境因子密切相关 (陈铁柱 等, 2010)。本试验结果表明: 高温、加富 CO₂ 以及常温、加富 CO₂ 处理的黄瓜叶片 P_n 日变化呈双峰曲线, 中午出现低谷, 出现了光合

“午休”现象； C_i 日变化呈早晚高、中午又回升的“W”型变化趋势。这与陈铁柱等（2010）在羌活上的研究结果相一致。高温处理的 P_n 呈单峰曲线，说明高温会降低黄瓜叶片的 P_n ，这与马博等（2013）的报道相似。同时，从试验结果可以看出：高温条件下，加富 CO_2 显著增加了黄瓜叶片胞间 CO_2 浓度，提高了黄瓜叶片的全天 P_n ，特别是提高了“午休”时段的光合速率。而单纯的高温处理使黄瓜叶片全天的 P_n 下降，在常温下加富 CO_2 处理与对照相比光合速率也有所提高，但是远没有在高温、加富 CO_2 条件下提高的明显。有研究报道指出， CO_2 饱和光合速率及 CO_2 饱和点随温度上升而增高（林伟宏，1998），同时随 CO_2 浓度升高，植物光合作用的最适温度会增加 $5 \sim 10 \text{ }^\circ\text{C}$ （Joseph & Leon，2008）。本试验结果与之相一致，表明 CO_2 和温度具有协同作用，同时提高 CO_2 浓度和温度对光合速率的增加效果要比单纯 CO_2 加富效果明显。因此，在高温条件下增加 CO_2 的浓度，可以有效促进黄瓜叶片的光合作用，从而增加黄瓜的产量。

3.2 高温、加富 CO_2 条件下黄瓜叶片的 Rubisco 对光合日变化的调节

Rubisco 是处于光合碳还原和光合碳氧化两个方向相反但又相互连锁的循环交叉点上，它对净光合速率起着决定性的影响，是光合碳同化的关键酶（田秀英，2000）。本研究中进一步证实，黄瓜叶片的 P_n 和 Rubisco 活性具有明显的光合日变化，并且变化趋势一致，这与李卫芳等（2006）在小麦上的研究相似。同时，二者之间呈极显著正相关。因此，在适宜温度条件下，光合作用的强弱取决于 Rubisco 活性（Monson et al.，1982；Jordan & Ogren，1984）；而胞间 CO_2 与 O_2 浓度差别会直接影响 Rubisco 活性强弱（田秀英，2000）。本研究结果显示，常温、加富 CO_2 处理的黄瓜叶片 Rubisco 活性和 P_n 高于对照，说明适宜温度条件下增施 CO_2 能够增加胞间 CO_2 浓度和 Rubisco 活性，进而使光合作用速率提高（田秀英，2000）；高温处理的黄瓜叶片 Rubisco 活性和 P_n 日变化均呈单峰曲线，而且其值明显低于对照，这可能与高温抑制了 Rubisco 活性（姜振升等，2010），以及高温促进淀粉积累（蔡水文和陈良碧，2004）有关；而高温、加富 CO_2 处理的黄瓜叶片 Rubisco 活性全天明显高于对照，并且高于常温、加富 CO_2 处理，这与高温增加了黄瓜叶片的蒸腾速率有关（图 4），随着蒸腾作用加强，气体交换也加强（于强等，1998）。因此，高温、加富 CO_2 条件下增加了胞间 CO_2 ，浓度减少了胞间 O_2 浓度，从而增加了胞间 CO_2 与 O_2 浓度之差，提高了 Rubisco 活性，增强了光合作用。

3.3 高温和加富 CO_2 条件下黄瓜叶片的 RCA 对 Rubisco 活性和光合日变化的调节

Rubisco 活化酶（RCA）是一种核编码的叶绿体蛋白，在 ATP 的参与下使 Rubisco 迅速与生理浓度的 CO_2 ($10 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)、 Mg^{2+} 结合形成 ECM (Rubisco- CO_2 - Mg^{2+}) 三元复合物，从而达到最大的活化程度，能解除磷酸糖对 Rubisco 活性的抑制作用，被认为是 Rubisco 的分子伴侣（李卫芳等，2002）。本研究结果进一步表明：不同处理 RCA 与 Rubisco 日变化呈极显著正相关。说明 Rubisco 在植物体内的活性取决于 RCA 对它的活化（姜振升等，2010）。本研究结果显示：不同处理的 RCA 与净光合速率日变化之间呈显著正相关，说明 RCA 通过调节 Rubisco 活性，间接调节光合作用。同时研究结果表明，RCA 活性日变化的高峰比 Rubisco 活性和光合速率的日变化高峰出现的时间略早一些，因此进一步证实了，不同时期的光合速率大小取决于两种酶的变化。Rubisco 活化酶通过 Rubisco 活性影响光合速率的机制，即当光合速率较低情况下，Rubisco 活化酶活性增强，提高 Rubisco 活性；当光合速率达到高峰后，Rubisco 活化酶活性减弱，降低 Rubisco 活性，使光合速率维持在一定的水平（于强等，1998）。翁晓燕等（2001）的研究表明，在 Rubisco 活化酶活性较低情况下，温度低于 $35 \text{ }^\circ\text{C}$ 时，随温度升高光合速率上升；但温度升至 $35 \text{ }^\circ\text{C}$ 以上，光合速率迅速下降。本试验进一步证实高温处理条件下，RCA 活性明显低于对照处理（图 7）。

3.4 高温和加富 CO₂ 条件下黄瓜叶片的 RCA 和胞间 CO₂ 浓度对光合日变化的调节

翁晓燕等(2001)在水稻上的研究表明, 由于 Rubisco 活化酶是通过调节 Rubisco 活力对光合速率进行调节, 因此在胞间 CO₂ 浓度很低情况下, Rubisco 活化酶活力的升高并不能提高水稻的光合速率; 随着胞间 CO₂ 浓度的提高, 光合速率随 Rubisco 活化酶活力提高而上升的幅度也增大, 故只有同时具备高胞间 CO₂ 浓度和高 Rubisco 活化酶活力才能达到很高的光合速率。一般情况下, 早晨大气的 CO₂ 浓度较高(图 2), 因而胞间 CO₂ 浓度较高(图 5), 而 RCA 活性较低(图 7), 所以光合速率很低(图 3); 中午期间胞间 CO₂ 浓度很低, 无论 RCA 活性高低, 光合速率都较低。因此, 高温、CO₂ 加富条件下, 早晨温度升高光合速率上升(翁晓燕等, 2001); 同时, 中午增加了胞间 CO₂ 浓度, 也使光合速率上升。

4 结论

高温和 CO₂ 加富处理温室黄瓜, 提高了 Rubisco 活化酶的活性和胞间 CO₂ 浓度, 从而增加了 Rubisco 活性, 最终使光合速率上升, 为高温季节温室黄瓜的高产、优质奠定了基础。

References

- Cai Shui-wen, Chen Liang-bi. 2004. Effect of temperature on change in starch accumulation and activity of Fru-1,6-P₂ase during grain filling stage. *Research of Agricultural Modernization*, 25 (4): 310 - 312. (in Chinese)
- 蔡水文, 陈良碧. 2004. 水稻灌浆期温度对籽粒淀粉积累和 FBP 酶活性的影响. *农业现代化研究*, 25 (4): 310 - 312.
- Chen Tie-zhu, Jiang Shun-yuan, Sun Hui, Zhou Yi, Ma Xiao-jun. 2010. Diurnal variation of photosynthesis and relationship with the eco-physiological factors of *Notopterygium incisum*. *Acta Botanica Boreali Occidentalia Sinica*, 30 (3): 557 - 563. (in Chinese)
- 陈铁柱, 蒋舜媛, 孙辉, 周毅, 马小军. 2010. 羌活光合作用日变化及其与生理生态因子的关系. *西北植物学报*, 30 (3): 557 - 563.
- Gong Jian-hua, Xiang Jun. 2001. Studies on a quick intact measurement to cucumber colony's leaf area. *China Vegetables*, (4): 7 - 9. (in Chinese)
- 龚建华, 向军. 2001. 黄瓜群体叶面积无破坏性速测方法研究. *中国蔬菜*, (4): 7 - 9.
- Hartman F C, Harpel M R. 1994. Regulation of photosynthesis during leaf development in rbcS antisense DNA mutants of tobacco. *Plant Physiology*, 63: 197 - 234.
- Jiang C Z, Rodermel S R. 1995. Structurefunction, regulation and assembly of D-ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Annu Rev Biochem*, 107: 215 - 224.
- Jiang Zhen-sheng, Sun Xiao-qi, Ai Xi-zhen, Wang Mei-ling, Bi Huan-gai, Wang Hong-tao. 2010. Responses of Rubisco and Rubisco activase in cucumber seedlings to low temperature and weak light. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 21 (8): 2045 - 2050. (in Chinese)
- 姜振升, 孙晓琦, 艾希珍, 王美玲, 毕焕改, 王洪涛. 2010. 低温弱光对黄瓜幼苗 Rubisco 与 Rubisco 活化酶的影响. *应用生态学报*, 21 (8): 2045 - 2050.
- Jordan D B, Ogren W L. 1984. The CO₂/O₂ specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Planta*, 161: 308 - 313
- Joseph C V Vu, Leon H Allen. 2008. Growth at elevated CO₂ delays the adverse effects of drought stress on leaf photosynthesis of the C₄ sugarcane. *Journal of Plant Physiology*, 166 (2): 107 - 116.
- Li He-sheng. 2002. *Modern Plant Physiology*. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press: 348 - 349. (in Chinese)
- 李合生. 2002. 现代植物生理学. 2 版. 北京: 高等教育出版社: 348 - 349.
- Li Wei-fang, Wang Xiu-hai, Wang Zhong. 2006. Correlation between Rubisco, Rubisco activase and diurnal photosynthesis rate changes of flag leaf in wheat. *Journal of Anhui Agricultural University*, 33 (1): 30 - 34. (in Chinese)
- 李卫芳, 王秀海, 王忠. 2006. 小麦旗叶 Rubisco 和 Rubisco 活化酶与光合作用日变化的关系. *安徽农业大学学报*, 33 (1): 30 - 34.
- Li Wei-fang, Wang Zhong, Han Ying, Gu Yun-jie. 2002. Purification and activity characteristics of Rubisco activase from wheat leaves. *Scientia Agricultura Sinica*, 35 (8): 929 - 933. (in Chinese)
- 李卫芳, 王忠, 韩鹰, 顾蕴洁. 2002. 小麦 Rubisco 活化酶的纯化及其活性特性. *中国农业科学*, 35 (8): 929 - 933.

- Lin Wei-hong. 1998. Response of photosynthesis to elevated atmospheric CO₂. *Acta Ecologica Sinica*, 9 (5): 529 - 538. (in Chinese)
林伟宏. 1998. 植物光合作用对大气 CO₂ 浓度升高的反应. *生态学报*, 9 (5): 529 - 538.
- Ma Bo, Cui Shi-mao, Zhang Zhi-wei, Liu Jie-cai, Ren Jie, Xia Yong-heng. 2013. Effect of high temperature and elevated CO₂ on morphological features, net photosynthetic rate and RubpCase activity of grafted cucumber in greenhouse. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University*, 34 (3): 32 - 39. (in Chinese)
马 博, 崔世茂, 张之为, 刘杰才, 任 杰, 夏永恒. 2013. 高温、CO₂ 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. *内蒙古农业大学学报*, 34 (3): 32 - 39.
- Man Ai-lan, Jiang Wei, Sun Ping, Luo Wen-xi, Wang Zhong-guang. 1998. Effect of CO₂ concentrations on stomatal state and Rubisco activity in cucumber leaves. *Journal of Laiyang Agricultural College*, 5 (2): 132 - 134. (in Chinese)
蔺爱兰, 姜 伟, 孙 萍, 罗文熹, 王忠广. 1998. CO₂ 浓度增加对黄瓜叶片气孔和 Rubisco 活性的影响. *莱阳农学院学报*, 5 (2): 132 - 134.
- Monson R K, Stidham M A, Williams G J. 1982. Temperature dependence of photosynthesis in *Agropyron smithii* Rydb1 factors affecting net CO₂ uptake in intact leaves and contribution from ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase measured *in vivo* and *in vitro*. *Plant Physiol*, 69: 921 - 928.
- Pan Rui-chi. 2011. *Plant physiology*. 6th ed. Beijing: Higher Education Press: 18 - 19. (in Chinese)
潘瑞炽. 2011. *植物生理学*. 第6版. 北京: 高等教育出版社: 18 - 19.
- Tian Xiu-ying. 2000. The recent research in Ribulose1,5-Bisphosphate caboxylase/oxygenase. *Journal of Chongqing Teachers College*, 19 (3): 77 - 79. (in Chinese)
田秀英. 2000. RuBP 羧化酶/加氧酶的研究进展. *重庆师专学报*, 19 (3): 77 - 79.
- Wang Tao, Zheng Guo-sheng, Zou Qi. 1996. Changes of Ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase activity during midday photosynthetic depression. *Plant Physiology Communications*, 32 (4): 257 - 260. (in Chinese)
王 焘, 郑国生, 邹 琦. 1996. 小麦光合午休过程中 RuBPCase 活性的变化. *植物生理学通讯*, 32 (4): 257 - 260.
- Wang Yu-jing, Cui Shi-mao, Fang Hao, Liu Jie-cai, Yang Zhi-gang, Fu Chong-yi, Chen Yuan-min. 2012. Influence of elevated CO₂ and high temperature on the permeability of membrane and protective enzymes of grafting cucumber seedlings in the greenhouse. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 27 (1): 159 - 163. (in Chinese)
王玉静, 崔世茂, 方 浩, 刘杰才, 杨志刚, 付崇毅, 陈源闵. 2012. CO₂ 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. *华北农学报*, 27 (1): 159 - 163.
- Weng Xiao-yan, Lu Qing, Jiang De-an. 2001. Rubisco activase and its regulation on diurnal changes of photosynthetic rate and the activity of Ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco). *Chinese J Rice Sci*, 15 (1): 35 - 40. (in Chinese)
翁晓燕, 陆 庆, 蒋德安. 2001. 水稻 Rubisco 活化酶在调节 Rubisco 活性和光合日变化中的作用. *中国水稻科学*, 15 (1): 35 - 40.
- Yu Guo-hua, Man Hui-min, Zhang Guo-shu, Zhan Shu-min, Luo Wen-xi. 1997. Effect of CO₂ concentrations on photosynthetic rate, Rubisco activity and respiratory rate of the cucumber leaves. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 12 (4): 101 - 104. (in Chinese)
于国华, 蔺辉民, 张国树, 战淑敏, 罗文熹. 1997. CO₂ 浓度对黄瓜叶片光合速率、RubisCO 活性及呼吸速率的影响. *华北农学报*, 12 (4): 101 - 104.
- Yu Qiang, Ren Bao-hua, Wang Tian-duo, Sun Shu-fen. 1998. A simulation of diurnal variations of photosynthesis of C₃ plant leaves. *Scientia Atmospherica Sinica*, 22 (6): 867 - 880. (in Chinese)
于 强, 任保华, 王天铎, 孙蓀芬. 1998. C₃ 植物光合作用日变化的模拟. *大气科学*, 22 (6): 867 - 880.
- Zhang Guo, Li Bin, Zou Qi. 2005. Cloning and expression of Rubisco activase gene in wheat. *Chinese Bulletin of Botany*, 22 (3): 313 - 319. (in Chinese)
张 国, 李 滨, 邹 琦. 2005. 小麦 Rubisco 活化酶基因的克隆和表达特性. *植物学通报*, 22 (3): 313 - 319.