

段俊宇,崔世茂,宋 阳,等. 高温、加富 CO<sub>2</sub> 条件对黄瓜幼苗碳水化合物分配规律的影响机制[J]. 江苏农业科学,2023,51(14):187-197.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.14.026

# 高温、加富 CO<sub>2</sub> 条件对黄瓜幼苗碳水化合物分配规律的影响机制

段俊宇<sup>1</sup>,崔世茂<sup>1</sup>,宋 阳<sup>1</sup>,张丽红<sup>2</sup>,金丽萍<sup>3</sup>,潘 璐<sup>1</sup>,张 敏<sup>4</sup>

(1. 内蒙古农业大学园艺与植物保护学院/内蒙古自治区设施园艺工程技术研究中心,内蒙古呼和浩特 010000;  
2. 内蒙古喀喇沁旗农牧局,内蒙古喀喇沁 024000; 3. 内蒙古达尔罕茂明安联合旗农牧业局,内蒙古达茂旗 014000;  
4. 内蒙古固阳县农村社会事业发展中心,内蒙古固阳 014000)

**摘要:**为探究温室黄瓜幼苗碳水化合物在高温条件下对 CO<sub>2</sub> 加富响应的分配规律和机制,为培育优质种苗奠定理论基础,以津春 4 号黄瓜品种为试验材料,在高温(温度 35~45℃,大气 CO<sub>2</sub> 浓度)、高温加富 CO<sub>2</sub>(温度 35~45℃,CO<sub>2</sub> 浓度 700~900 μL/L)、常温加富 CO<sub>2</sub>(温度 15~25℃,CO<sub>2</sub> 浓度 700~900 μL/L)以及常温(温度 15~25℃,大气 CO<sub>2</sub> 浓度)条件下,研究高温、加富 CO<sub>2</sub> 对黄瓜幼苗叶片和根系光合作用、碳水化合物分配以及其代谢酶活性的影响。结果表明,高温条件下,增施 CO<sub>2</sub> 可以缓解高温胁迫,提升幼苗的净光合速率( $P_n$ ),使幼苗的生物量、叶片和根系中的可溶性总糖、蔗糖、葡萄糖、果糖以及淀粉含量显著提升,蔗糖合成酶(SS)、蔗糖磷酸合成酶(SPS)、酸性转化酶(AI)以及淀粉酶活性显著提高。表明高温加富 CO<sub>2</sub> 有利于幼苗碳水化合物由源组织叶片向库组织根系的转运。

**关键词:**黄瓜;高温;CO<sub>2</sub> 加富;光合作用;碳水化合物

**中图分类号:**S642.201 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)14-0187-11

黄瓜是我国北方地区设施栽培常见作物,随着设施黄瓜栽培面积逐年增加,我国对于优质种苗的需求量也不断增大。夏季内蒙古自治区日光温室虽光照充沛,但却不可避免遭受高温胁迫与 CO<sub>2</sub> 匮乏。高温环境下,叶片出现明显的水渍状烫伤斑点,甚至变褐坏死;出现雄性不育、花粉活力下降<sup>[1]</sup>;还会引起核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(rubisco)活性降低,导致光合作用受阻等情况的发生<sup>[2]</sup>。

环境 CO<sub>2</sub> 浓度升高通常能够促进植物 CO<sub>2</sub> 的吸收,从而产生更多的光合产物<sup>[3]</sup>。当植物处于 CO<sub>2</sub> 浓度升高环境下,其体内非结构性碳水化合物

合成与代谢将会受到影响,进而影响植物体内碳平衡的源-库关系对环境的响应<sup>[4]</sup>。例如,大气中的高 CO<sub>2</sub> 浓度条件促进了蒙古栎幼苗叶片中可溶性糖和淀粉的积累<sup>[5]</sup>。宋阳等研究表明,增施 CO<sub>2</sub> 能够有效提高黄瓜幼苗的株高、茎粗、叶面积、净光合速率以及胞间 CO<sub>2</sub> 浓度,同时还能降低叶片的气孔导度和蒸腾速率,从而促进黄瓜幼苗生长<sup>[6]</sup>。潘璐等研究表明,高温条件下长期增施 CO<sub>2</sub> 可以提高黄瓜叶片的蒸腾速率以及气孔导度,诱导 Rubisco 活化酶的活性增强,还能解除 CO<sub>2</sub> 对光合作用的反馈抑制,提高叶绿素含量,显著提升净光合速率<sup>[7-8]</sup>。

碳水化合物作为光合作用的主要产物,分为参与植物体形态建成的结构性碳水化合物和参与生命代谢的非结构性碳水化合物(简称 NSC,主要包括葡萄糖、果糖、蔗糖和淀粉等)2 类<sup>[4]</sup>。已有研究表明,大气中 CO<sub>2</sub> 浓度升高能够促进植物体内碳水化合物的积累<sup>[9]</sup>。碳水化合物在植物体内由源到库的运输是一个动态过程。夏永恒通过对高温、CO<sub>2</sub> 加富条件下黄瓜叶片光合作用、叶片和果实中碳水化合物变化的研究得出,高温条件下增施 CO<sub>2</sub> 能够增强果实的库强,加速光合产物的转运<sup>[10]</sup>。赵

收稿日期:2022-10-09

基金项目:内蒙古农业大学高层次人才科研启动资金(编号:NDYB2018-54);国家自然科学基金(编号:31860573);内蒙古自治区自然科学基金(编号:2019BS03013);“科技兴蒙”行动重点专项(编号:KJXM-EEEDS-2020008);内蒙古自治区设施园艺工程技术研究中心能力建设项目(编号:BR221030)。

作者简介:段俊宇(1994—),男,内蒙古包头人,硕士,主要从事设施蔬菜环境调控与抗逆生理研究。E-mail:543408714@qq.com。

通信作者:潘 璐,博士,讲师,主要从事设施蔬菜环境调控与抗逆生理研究。E-mail:13214059089@163.com。

国锦研究表明,CO<sub>2</sub> 浓度升高能够促进番茄可溶性糖含量显著增加<sup>[11]</sup>。尹燕东等研究表明,加富 CO<sub>2</sub> 能够促进黄瓜幼苗根系生长,单株分泌的糖、有机酸和酚酸含量显著增加,说明加富 CO<sub>2</sub> 促进了黄瓜幼苗碳水化合物的合成以及由地上部向地下部的转运<sup>[12]</sup>。

植物体内碳水化合物分配是一个动态的过程,植物光合作用主要产物为蔗糖与淀粉,而植物同化物的主要运输形式为蔗糖,这就需要各种相关代谢酶来调节。在植物体中,蔗糖合成酶(SS)、蔗糖磷酸合成酶(SPS)、蔗糖转化酶(INV)是主要的蔗糖代谢酶<sup>[13]</sup>。SS 和 INV 能够调节蔗糖的分解与合成,使库细胞与韧皮部之间保持一定的蔗糖浓度梯度,促使蔗糖向库细胞转运<sup>[14]</sup>。研究不同生长阶段甘蔗蔗糖积累发现,甘蔗组织中糖的合成与分解是由 SPS、中性转化酶(NI)与酸性转化酶(AI)进行调节的<sup>[15]</sup>。Huber 等研究表明,SPS 活性与蔗糖质量分数之间存在正比关系,与淀粉合成之间存在负相关关系,表明 SPS 能够对蔗糖和淀粉之间碳的分配产生影响<sup>[16]</sup>。赵智中等提出,在研究糖积累机制时应考虑蔗糖代谢相关酶的综合作用,酶的净活性是反映这种综合作用的指标<sup>[17]</sup>。淀粉酶是淀粉代谢的关键酶之一,淀粉酶与其他代谢酶相互作用,共同维持着植物体内糖分的合成与转运过程。张丽红研究表明,高温 CO<sub>2</sub> 加富条件下,蔗糖的合成主要与 SPS 活性有关,分解与 AI、NI 有关,常温加富 CO<sub>2</sub> 条件下蔗糖的合成主要与 SPS、AI 活性相关<sup>[18]</sup>。

综上所述,关于作物碳水化合物分配和代谢机制的研究结果存在较多的分歧,仍需进一步探究。同时,近年来大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高,导致全球变暖以及全球粮食生产和安全问题,高温条件下植物碳水化合物的分配和代谢对 CO<sub>2</sub> 加富的响应机制将成为亟待解决的问题。因此,本试验旨在通过研究高温、加富 CO<sub>2</sub> 条件对黄瓜幼苗叶片和根系中碳水化合物含量、碳水化合物代谢酶活性及其相关性的影响,阐明温室黄瓜碳水化合物在高温条件下对 CO<sub>2</sub> 加富响应的分配及其机制,以期为北方高温季节温室黄瓜生产的碳代谢机制研究提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

试验采用天津利润农业科技股份有限公司生

产的津春 4 号黄瓜作为试材。

### 1.2 试验设计

试验于 2021 年 3—4 月在内蒙古农业大学教学科研基地日光温室内进行。试验采用穴盘育苗。播种前,挑选籽粒饱满的种子,用温水浸种 4 h 后,将种子用纱布包好,放到培养皿中,将培养皿置于 28 ℃ 恒温培养箱中进行催芽。待有 80% 的种子露白时进行播种。育苗基质按照草炭、蛭石、珍珠岩体积比 2 : 3 : 1 配制。苗期温度保持在白天 25 ℃、夜间 20 ℃。

试验共设置 4 个处理,不同处理用 PVC 管和塑料膜搭建的小拱棚隔开,其中,拱棚长 2 m,宽 2 m,高 1.5 m。具体处理如下:

(1)CK(对照):采用常规模式管理,小拱棚每天 08:00—17:00 放风,全天温度控制在 15 ~ 25 ℃,大气 CO<sub>2</sub> 浓度,此条件在整个试验期间维持 7 d;(2)H(高温):采用全封闭不放风模式管理,小拱棚全天密闭不放风,晴天最高温度为 35 ~ 45 ℃,维持 4 ~ 5 h,大气 CO<sub>2</sub> 浓度,此条件在整个试验期间维持 7 d;(3)C + CO<sub>2</sub>(常温 CO<sub>2</sub> 加富):采用常规模式管理,小拱棚每天 08:00—17:00 放风,全天温度控制在 15 ~ 25 ℃,同时不间断施加 CO<sub>2</sub>,使其浓度维持到 700 ~ 900 mol/L,此条件在整个试验期间维持 7 d;(4)H + CO<sub>2</sub>(高温 CO<sub>2</sub> 加富):采用全封闭不放风模式管理,小拱棚全天密闭不放风,晴天最高温度为 35 ~ 45 ℃,维持 4 ~ 5 h,同时不间断施加 CO<sub>2</sub>,使其浓度维持在 700 ~ 900 mol/L 之间,此条件在整个试验期间维持 7 d。

待黄瓜幼苗生长至 2 叶 1 心时开始处理。CO<sub>2</sub> 通过气体钢瓶连接浓度控制阀的方式释放气体,控制阀为北京三启创为科技有限公司生产的“YTJ - 220 系”二氧化碳测控一体机。处理时 CO<sub>2</sub> 施放时间为晴天 08:00—17:00,阴雨天不施放。

### 1.3 测定指标及方法

1.3.1 取样时间与方法 在处理 0、1、3、5、7 d 分别进行取样,取样时间为 09:00—11:00,取样部位为幼苗从上数第 2 张真叶与根系。每个处理取 3 株苗,每株幼苗取 1 张叶片与全部的根系,每个处理重复 3 次。所取材料用于生理指标的测定。

1.3.2 生理指标测定方法 (1)生物量(处理 7 d 后)的测定:将植株放于烘箱中,105 ℃ 杀青 30 min 后转至 85 ℃ 恒温烘 8 ~ 10 h 至恒质量。(2)形态指标的测定:株高用直尺测量茎基部到生长点的距

离;茎粗用游标卡尺测量靠近子叶基部胚轴的直径;叶面积计算方式为真叶面积 =  $0.743A$ , 其中  $A$  表示真叶长与宽的积。(3)可溶性总糖、葡萄糖、果糖、蔗糖、淀粉含量的测定:参照张志良等的方法<sup>[19]</sup>。(4)蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶、可溶性酸性转化酶、淀粉酶活性的测定:参照高俊凤的方法<sup>[20]</sup>。(5)光合气体指标的测定:采用美国 LI-COR 公司生产的 Li-6400 型便携式光合仪测定幼苗叶片的净光合速率( $P_n$ )。(6)环境指标测定:日光温室内  $\text{CO}_2$  浓度、温度等指标采用北京旗硕基业科技股份有限公司生产的“农用通”全程测定,于处理期间晴天 08:00—17:00 测定。

#### 1.4 数据处理

采用 Microsoft Excel 2016 软件进行数据分析及图表的制作,SPSS 18.0 软件进行方差分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同处理温度和 $\text{CO}_2$ 浓度日间变化

由图 1 可以看出,不同处理温度日变化均在 12:00—14:00 之间达到最高值,高温与高温 +  $\text{CO}_2$  处理在 11:00—15:00 温度保持在  $35 \sim 45^\circ\text{C}$ , 达到了试验要求。由图 2 可知,在早晨未开始处理之前,不同处理的  $\text{CO}_2$  浓度基本一致,达到  $400 \text{ mol/L}$  左右,这是由于夜间植物呼吸作用释放  $\text{CO}_2$  后浓度有所升高,开始处理后,各处理达到试验所需的浓度要求。

### 2.2 不同处理对黄瓜苗期生物量与形态指标的影响

由表 1 可知,在处理 7 d 后,不同处理条件下黄瓜幼苗的地下部生物量、株高、茎粗和叶面积的总体趋势为  $\text{H} + \text{CO}_2 > \text{C} + \text{CO}_2 > \text{CK} > \text{H}$ 。其中,  $\text{H} + \text{CO}_2$  处理地上部生物量显著高于 CK 和 H 处理,而

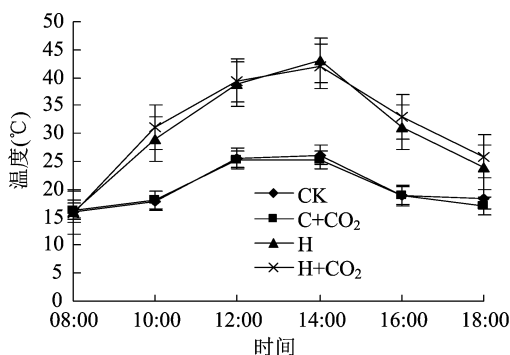


图1 不同处理的温度日变化

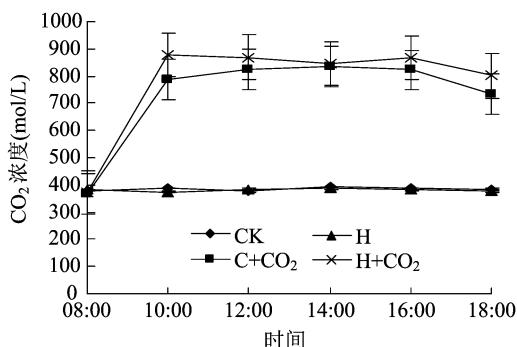


图2 不同处理的  $\text{CO}_2$  浓度日变化

地下部生物量各处理之间差异不显著;  $\text{H} + \text{CO}_2$  处理株高显著高于 CK 与 H 处理,茎粗与叶面积均显著高于 CK、 $\text{C} + \text{CO}_2$  以及 H 处理。处理 7 d 后,  $\text{H} + \text{CO}_2$  处理条件下幼苗地上部生物量比 CK、 $\text{C} + \text{CO}_2$  以及 H 处理分别提高 77.36%、17.50%、34.29%;地下部生物量分别提高 46.67%、29.41%、69.23%;株高分别提高 3.06%、2.53%、4.12%;茎粗分别提高 31.20%、20.81%、46.76%;叶面积分别提高 13.69%、8.26%、28.87%。说明在高温条件下加富  $\text{CO}_2$  可以显著提高幼苗地上部的生物量、株高、茎粗和叶面积。

表 1 不同处理下黄瓜苗期生物量与形态指标的变化

处理	生物量(g/株)		株高 (cm)	茎粗 (mm)	叶面积 ( $\text{cm}^2/\text{株}$ )
	地上部	地下部			
CK	$0.53 \pm 0.08\text{b}$	$0.15 \pm 0.05\text{a}$	$7.85 \pm 0.10\text{b}$	$5.00 \pm 0.08\text{b}$	$26.74 \pm 0.22\text{c}$
$\text{C} + \text{CO}_2$	$0.80 \pm 0.21\text{ab}$	$0.17 \pm 0.07\text{a}$	$7.89 \pm 0.06\text{ab}$	$5.43 \pm 0.40\text{b}$	$28.08 \pm 0.45\text{b}$
H	$0.70 \pm 0.10\text{b}$	$0.13 \pm 0.05\text{a}$	$7.77 \pm 0.11\text{b}$	$4.47 \pm 0.21\text{c}$	$23.59 \pm 0.30\text{d}$
$\text{H} + \text{CO}_2$	$0.94 \pm 0.22\text{a}$	$0.22 \pm 0.09\text{a}$	$8.09 \pm 0.14\text{a}$	$6.56 \pm 0.26\text{a}$	$30.40 \pm 0.37\text{a}$

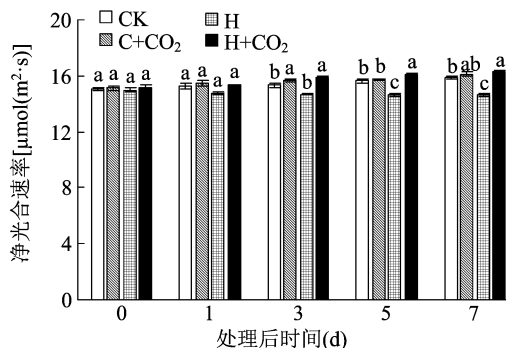
注:同列数据后标不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著。

### 2.3 不同处理对黄瓜苗期叶片净光合速率( $P_n$ )的影响

由图 3 可知,不同处理条件下黄瓜苗期的净光合速率总体趋势为  $\text{H} + \text{CO}_2 > \text{C} + \text{CO}_2 > \text{CK} > \text{H}$ ,随

着处理时间的延长,除 H 处理表现出下降的趋势外,CK、 $\text{H} + \text{CO}_2$  和  $\text{C} + \text{CO}_2$  处理均呈现逐渐上升的趋势。在处理 1 d 后,各处理之间的差异并不显著;从处理后 3 d 开始,  $\text{H} + \text{CO}_2$  处理的净光合速率显著

高于 CK 和 H 处理;处理后 5 d 时,H + CO<sub>2</sub> 显著高于 CK、C + CO<sub>2</sub> 和 H 处理;处理 7 d 后,H + CO<sub>2</sub> 处理条件下幼苗叶片净光合速率比 CK、C + CO<sub>2</sub> 以及 H 处理分别提高 2.77%、1.37%、11.77%。说明高温胁迫会降低叶片净光合速率,而在高温条件下加富 CO<sub>2</sub> 可以显著提高幼苗叶片的光合能力。



柱上不同小写字母表示处理间差异显著( $P < 0.05$ )。下同

图3 不同处理下黄瓜苗期净光合速率的变化

## 2.4 不同处理对黄瓜苗期叶片和根系可溶性总糖含量的影响

由图 4 可知,随着处理时间的延长,各处理叶片可溶性总糖含量整体呈现逐渐上升的趋势。在处理 1 d 后,各处理间差异不显著;从处理后 3 d 开始,不同处理间的可溶性总糖含量出现显著性差异,H + CO<sub>2</sub> 和 C + CO<sub>2</sub> 处理显著高于 H 及 CK 处理;处理 7 d 后,H + CO<sub>2</sub> 处理条件下幼苗叶片可溶性总糖含量比 CK、C + CO<sub>2</sub> 以及 H 处理分别提高 2.20%、0.72%、3.38%。说明无论在高温还是常温条件下,加富 CO<sub>2</sub> 条件均可以显著提高幼苗叶片可溶性总糖的含量,这可能与加富 CO<sub>2</sub> 增加了光合作用的反应物浓度有关。

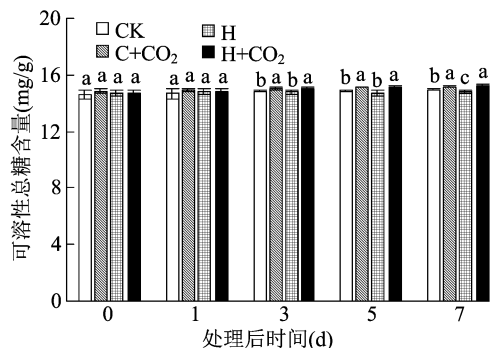


图4 不同处理下黄瓜苗期叶片可溶性总糖含量的变化

由图 5 可知,不同处理条件下黄瓜幼苗根系可溶性总糖含量的总体趋势为 H + CO<sub>2</sub> > C + CO<sub>2</sub> > CK > H,随着处理时间的延长,各处理黄瓜苗期根系可溶性总糖含量整体呈现逐渐上升的趋势。在

处理前 3 d,各处理之间差异不显著;从处理后 5 d 开始,H + CO<sub>2</sub> 处理显著高于 H 处理;在整个试验期间,H + CO<sub>2</sub> 处理与 CK、C + CO<sub>2</sub> 处理差异不显著;处理 7 d 后,H + CO<sub>2</sub> 处理条件下幼苗根系可溶性总糖含量比 CK、C + CO<sub>2</sub> 以及 H 处理分别提升 1.45%、0.68%、5.31%。说明在高温胁迫下,幼苗根系可溶性总糖含量会显著降低,而加富 CO<sub>2</sub> 可以缓解高温对根系可溶性总糖含量的影响。

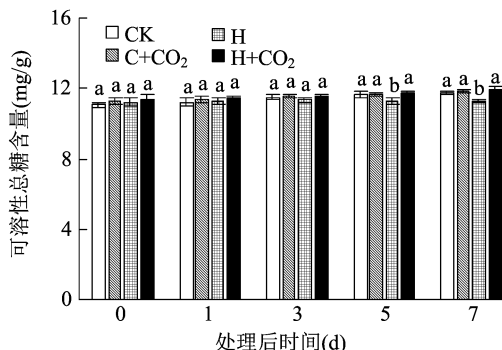


图5 不同处理下黄瓜苗期根系可溶性总糖含量的变化

## 2.5 不同处理对黄瓜苗期叶片和根系葡萄糖含量的影响

由图 6 可知,不同处理条件下幼苗叶片葡萄糖含量在处理 1 d 后,其总体趋势为 H + CO<sub>2</sub> > C + CO<sub>2</sub> > CK > H,且随着处理时间增加,各处理叶片葡萄糖含量均呈现上升的趋势。从处理后 3 d 开始,各处理之间出现显著性差异,H + CO<sub>2</sub> 处理显著高于 CK 和 H 处理;5 d 后 H + CO<sub>2</sub> 处理显著高于 CK、C + CO<sub>2</sub>、H 处理,分别提高 14.7%、4.97%、18.48%。说明高温会降低幼苗叶片葡萄糖含量,而高温加富 CO<sub>2</sub> 条件可以促进幼苗叶片葡萄糖含量的提高,而且提高水平随着处理时间的延长而增加。

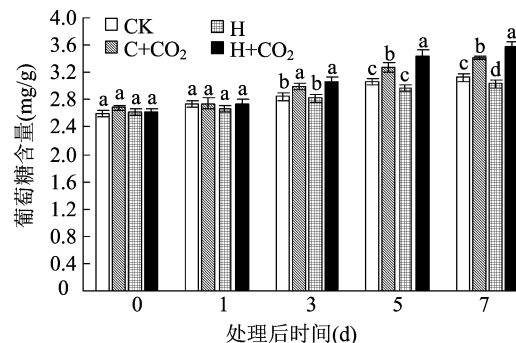


图6 不同处理下黄瓜苗期叶片葡萄糖含量的变化

据图 7 可知,不同处理条件下幼苗根系葡萄糖含量与叶片中葡萄糖含量变化一致,在处理 1 d 后,总体趋势为 H + CO<sub>2</sub> > C + CO<sub>2</sub> > CK > H,且随着处

理时间增加,各处理根系葡萄糖含量呈现上升的趋势。在处理 1 d 后,各处理之间出现显著性差异,  $H + CO_2$  处理显著高于 CK 与 H 处理。处理 7 d 后,  $H + CO_2$  处理条件下幼苗根系葡萄糖含量比 CK、 $C + CO_2$  以及 H 处理分别提高 20.39%、8.93%、34.56%。说明在高温条件下加富  $CO_2$  可以显著提升幼苗根系葡萄糖的含量。

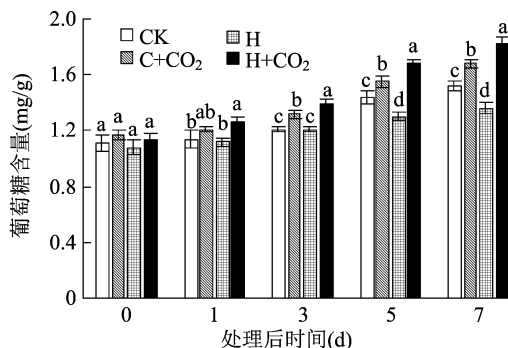


图7 不同处理下黄瓜苗期根系葡萄糖含量的变化

## 2.6 不同处理对黄瓜苗期叶片和根系果糖含量的影响

由图 8 可知,在处理 1 d 后,各处理条件下叶片果糖含量呈显著性差异,其总体趋势为  $H + CO_2 > C + CO_2 > CK > H$ ;处理 7 d 后,  $H + CO_2$  处理条件下幼苗叶片果糖含量比 CK、 $C + CO_2$  以及 H 处理分别提高 60.81%、50.96%、110.7%。说明在高温条件下加富  $CO_2$  可以显著提升幼苗叶片果糖的含量。

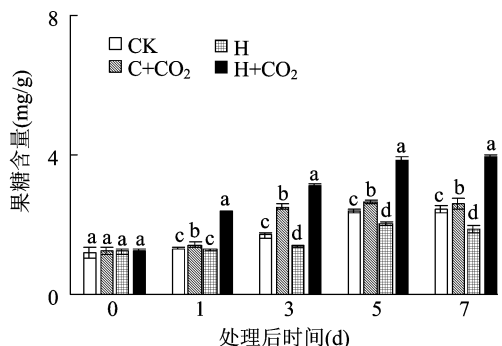


图8 不同处理下黄瓜苗期叶片果糖含量的变化

由图 9 可知,在处理 1 d 后,不同处理条件下幼苗根系果糖含量总体变化趋势为  $H + CO_2 > C + CO_2 > CK > H$ ,且随着处理时间增加,各处理幼苗根系果糖含量均呈现上升的趋势;在处理 1 d 后, H 处理显著低于  $H + CO_2$ 、 $C + CO_2$  处理;3 d 后各处理之间差异显著。处理 7 d 后,  $H + CO_2$  处理条件下幼苗根系果糖含量比 CK、 $C + CO_2$  以及 H 处理分别提高 56.5%、25.2%、67.37%。说明在高温条件下加富

$CO_2$  可以显著提升幼苗根系果糖的含量,有利于果糖在根系中的积累。

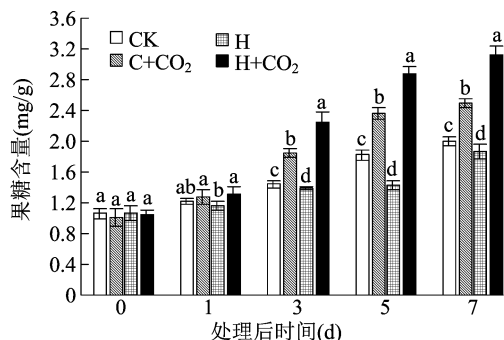


图9 不同处理下黄瓜苗期根系果糖含量的变化

## 2.7 不同处理对黄瓜苗期叶片和根系蔗糖含量的影响

由图 10 可知,不同处理条件下幼苗叶片蔗糖含量的总体趋势为  $H + CO_2 > C + CO_2 > CK > H$ ,且随着处理时间增加,各处理幼苗叶片蔗糖含量均呈现上升的趋势。在处理 1 d 后,各处理幼苗叶片蔗糖含量均呈现上升的趋势。在处理 1 d 后,各处理之间出现显著性差异,  $H + CO_2$  处理显著高于 CK、 $C + CO_2$  与 H 处理;处理 3 d 后,各处理之间呈现显著性差异;处理 7 d 后,  $H + CO_2$  处理条件下幼苗叶片蔗糖含量比 CK、 $C + CO_2$  以及 H 处理分别提高 39.06%、13.38%、61.09%。说明温度和  $CO_2$  浓度的变化都会影响黄瓜幼苗叶片中的蔗糖含量,高温会显著降低叶片蔗糖含量,加富  $CO_2$  能够显著提高叶片蔗糖含量,高温、加富  $CO_2$  不仅可以缓解高温胁迫,而且对蔗糖的积累效果优于单纯加富  $CO_2$ 。

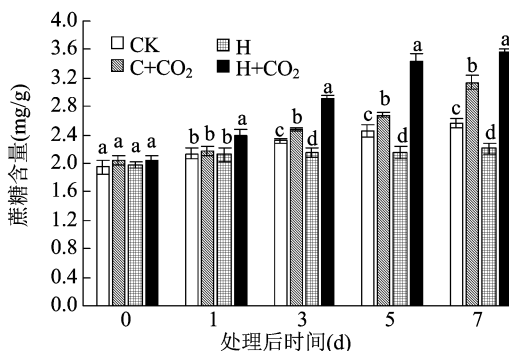


图10 不同处理下黄瓜苗期叶片蔗糖含量的变化

由图 11 可知,不同处理条件下幼苗根系蔗糖含量的总体趋势为  $H + CO_2 > C + CO_2 > CK > H$ ,随着处理时间增加,除 H 处理在 5 d 时出现下降外,其他 3 个处理均呈现上升的趋势。在处理 1 d 后,  $H + CO_2$  处理显著高于 CK、 $C + CO_2$  与 H 处理;处理 7 d 后,  $H + CO_2$  和  $C + CO_2$  处理差异不显著,  $H + CO_2$

处理条件下幼苗根系蔗糖含量比 CK、C + CO<sub>2</sub> 以及 H 处理分别提高 9.46%、2.53%、33.88%。说明与叶片蔗糖含量相似,幼苗根系蔗糖含量在不同处理之间变化显著。

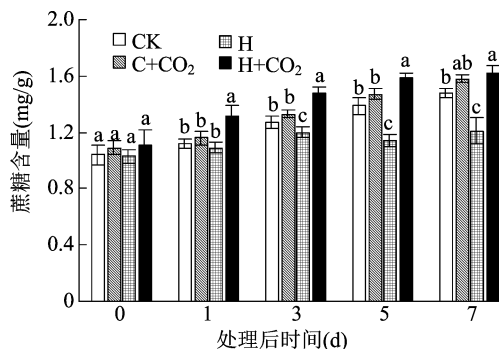


图11 不同处理下黄瓜苗期根系蔗糖含量的变化

## 2.8 不同处理对黄瓜苗期叶片和根系淀粉含量的影响

由图 12 可知,不同处理条件下幼苗叶片淀粉含量的总体趋势为 H + CO<sub>2</sub> > C + CO<sub>2</sub> > CK > H,随着处理时间增加,H 处理淀粉含量呈现先上升后下降的趋势,其他 3 个处理幼苗叶片淀粉含量均逐渐上升。在处理 1 d 后,H + CO<sub>2</sub> 处理显著高于 CK 与 H 处理;处理 7 d 时,各处理之间出现显著性差异;H + CO<sub>2</sub> 处理条件下幼苗叶片淀粉含量比 CK、C + CO<sub>2</sub> 以及 H 处理分别提高 17.99%、13.1%、29.13%。说明高温胁迫会使叶片中淀粉含量显著降低,但在加富 CO<sub>2</sub> 后反而能够促进幼苗叶片淀粉含量的增加。

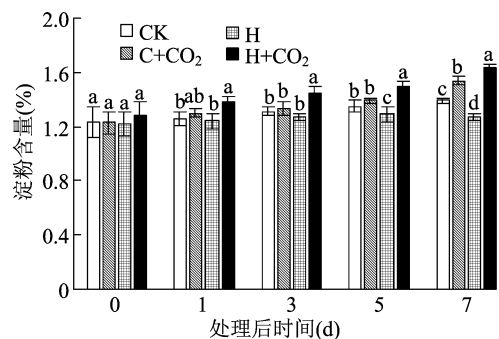


图12 不同处理下黄瓜苗期叶片淀粉含量的变化

由图 13 可知,不同处理条件下幼苗根系淀粉含量的总体趋势为 H + CO<sub>2</sub> > C + CO<sub>2</sub> > CK > H,除 H 处理外,其余 3 个处理呈现上升的趋势。在处理 1 d 后,H + CO<sub>2</sub> 与 C + CO<sub>2</sub> 处理显著高于 CK 与 H 处理;处理 3 d 时,H 处理显著低于其他 3 个处理;处理 5 d 时,各处理之间出现显著性差异;处理 7 d 时,H + CO<sub>2</sub> 与 C + CO<sub>2</sub> 处理之间的显著性差异消失。

处理 7 d 后,H + CO<sub>2</sub> 处理条件下幼苗根系淀粉含量比 CK、C + CO<sub>2</sub> 以及 H 处理分别提高 14.78%、4.76%、26.92%。说明在高温条件下加富 CO<sub>2</sub> 可以显著提升幼苗根系淀粉的含量,有利于淀粉在根系中的积累。

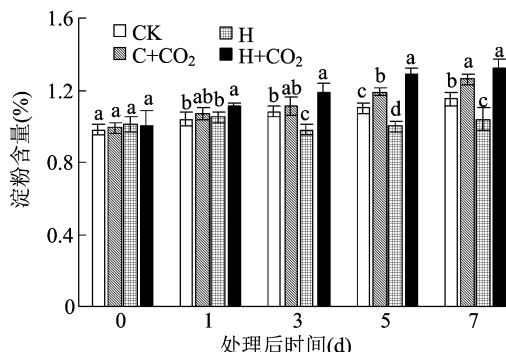


图13 不同处理下黄瓜苗期根系淀粉含量的变化

## 2.9 不同处理对黄瓜苗期叶片和根系蔗糖合成酶活性的影响

由图 14 可知,不同处理条件下黄瓜幼苗叶片蔗糖合成酶活性总体趋势为 H + CO<sub>2</sub> > C + CO<sub>2</sub> > CK > H,除 H 处理外,其余 3 个处理均呈现逐渐上升的趋势。处理 1 d 后,H + CO<sub>2</sub> 处理显著高于其他 3 个处理,C + CO<sub>2</sub> 处理显著高于 H 与 CK 处理,H 与 CK 处理差异不显著;处理 3 d 后,各处理之间均出现显著性差异;处理 7 d 后,H + CO<sub>2</sub> 处理条件下幼苗叶片蔗糖合成酶活性比 CK、C + CO<sub>2</sub>、H 处理分别提高 30.51%、15.42%、56.19%。说明高温条件下加富 CO<sub>2</sub> 可以显著提高叶片中蔗糖合成酶的活性,减轻了高温对叶片的伤害。

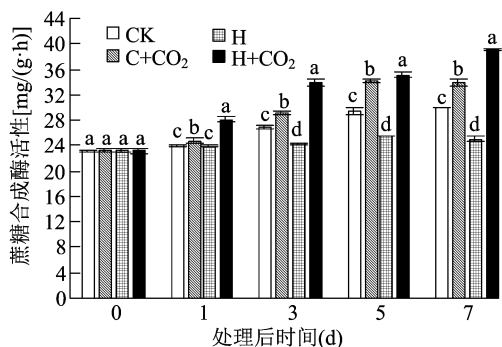


图14 不同处理下黄瓜苗期叶片蔗糖合成酶活性的变化

由图 15 可知,不同处理条件下黄瓜幼苗根系蔗糖合成酶活性呈现上升的趋势,其总体趋势为 H + CO<sub>2</sub> > C + CO<sub>2</sub> > CK > H。处理 1 d 后,H + CO<sub>2</sub> 处理显著高于其他 3 个处理,C + CO<sub>2</sub> 处理显著高于 H 处理,CK 处理与 C + CO<sub>2</sub>、H 处理差异不显著;处理

3 d 后各处理之间出现显著性差异。处理 7 d 后, H + CO<sub>2</sub> 处理下幼苗叶片蔗糖合成酶活性较 CK、C + CO<sub>2</sub>、H 处理分别提高 36.38%、21.57%、78.50%。说明高温条件下加富 CO<sub>2</sub> 可以极大地提高根系中蔗糖合成酶的活性,减轻高温对幼苗产生的伤害。

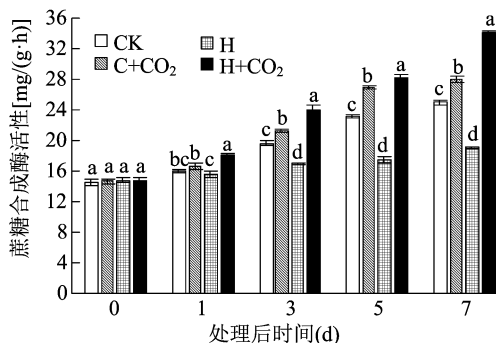


图15 不同处理下黄瓜苗期根系蔗糖合成酶活性的变化

## 2.10 不同处理对黄瓜苗期叶片和根系蔗糖磷酸合成酶活性的影响

由图 16 可知,不同处理条件下黄瓜幼苗叶片蔗糖磷酸合成酶活性的总体趋势为 H + CO<sub>2</sub> > C + CO<sub>2</sub> > CK > H,除 H 处理外,其余 3 个处理均呈现逐渐上升的趋势。处理 1 d 后,H + CO<sub>2</sub> 处理显著高于其他 3 个处理,其余 3 个处理差异不显著;处理 3 d 后,H 与 CK 处理显著低于 C + CO<sub>2</sub> 与 H + CO<sub>2</sub> 处理;处理 5 d 后,各处理之间均出现显著性差异。处理 7 d 后,H + CO<sub>2</sub> 处理下幼苗叶片蔗糖磷酸合成酶活性较 CK、C + CO<sub>2</sub>、H 处理分别提高 16.15%、4.03%、42.62%。说明高温加富 CO<sub>2</sub> 有助于幼苗叶片中蔗糖磷酸合成酶活性的升高,有利于蔗糖的合成并在叶片中积累。

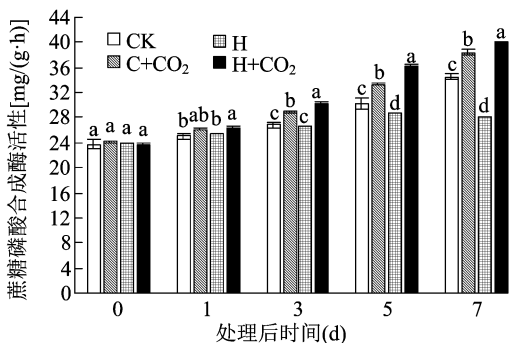


图16 不同处理下黄瓜苗期叶片蔗糖磷酸合成酶活性的变化

由图 17 可知,不同处理条件下黄瓜幼苗根系蔗糖磷酸合成酶的总体趋势为 H + CO<sub>2</sub> > C + CO<sub>2</sub> > CK > H,除 H 处理外,其余 3 个处理均呈现逐渐上

升的趋势。处理 1 d 后,H + CO<sub>2</sub> 处理显著高于 H 与 CK 处理,C + CO<sub>2</sub> 处理显著高于 H 处理;处理 3 d 后,H + CO<sub>2</sub>、C + CO<sub>2</sub> 处理显著高于 H 与 CK 处理;处理 7 d 后,各处理之间均出现显著性差异,H + CO<sub>2</sub> 处理下幼苗根系蔗糖磷酸合成酶活性较 CK、C + CO<sub>2</sub>、H 处理分别提高 24.66%、5.07%、36.69%。说明高温加富 CO<sub>2</sub> 可以显著提高根系中蔗糖磷酸合成酶的活性,并与叶片的变化趋势一致。

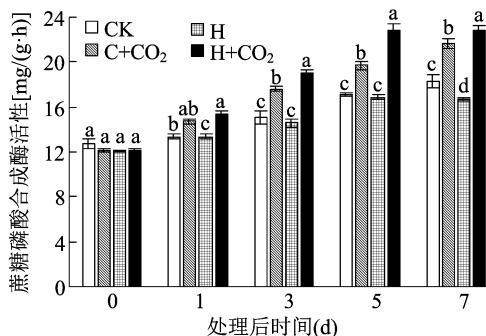


图17 不同处理下黄瓜苗期根系蔗糖磷酸合成酶活性的变化

## 2.11 不同处理对黄瓜苗期叶片和根系可溶性酸性转化酶活性的影响

由图 18 可知,不同处理条件下黄瓜幼苗叶片可溶性酸性转化酶活性的总体趋势为 H + CO<sub>2</sub> > C + CO<sub>2</sub> > CK > H,各处理均呈现整体上升的趋势。处理 1 d 后,各处理之间均出现显著性差异。处理 7 d 后,H + CO<sub>2</sub> 处理下幼苗叶片可溶性酸性转化酶活性较 CK、C + CO<sub>2</sub>、H 处理分别提高 39.31%、23.83%、78.79%。由此可见,高温处理下酶活性会显著降低,但加富 CO<sub>2</sub> 后酶活性便会大幅升高,有利于蔗糖在体内的转化。

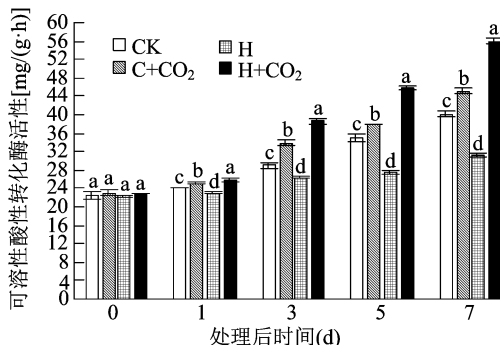


图18 不同处理下黄瓜苗期叶片可溶性酸性转化酶活性的变化

由图 19 可知,不同处理条件下黄瓜幼苗根系可溶性酸性转化酶活性的总体趋势为 H + CO<sub>2</sub> > C + CO<sub>2</sub> > CK > H,整体呈现逐渐上升的趋势。处理 1 d 后,C + CO<sub>2</sub> 处理酶活性显著高于其他 3 个处理,

H + CO<sub>2</sub> 处理显著高于 CK 与 H 处理,CK 与 H 处理差异不显著;处理 3 d 后,各处理之间均出现显著性差异。处理 7 d 后,H + CO<sub>2</sub> 处理下幼苗根系可溶性酸性转化酶活性较 CK、C + CO<sub>2</sub>、H 处理分别提高 23.81%、18.55%、59.41%。由此可见,根系中可溶性酸性转化酶活性与叶片中变化一致,高温下加富 CO<sub>2</sub> 可显著提高酶活性,减轻高温带来的伤害。

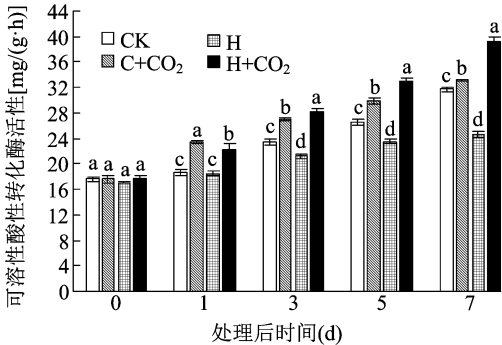


图19 不同处理下黄瓜苗期根系可溶性酸性转化酶活性的变化

2.12 不同处理对黄瓜苗期叶片和根系淀粉酶活性的影响

由图 20 可知,不同处理条件下黄瓜幼苗叶片淀粉酶活性的总体趋势为 H + CO<sub>2</sub> > C + CO<sub>2</sub> > CK > H,总体呈现逐渐上升的趋势。处理 3 d 后,H 处理显著低于其他 3 个处理;处理 5 d 后,H + CO<sub>2</sub> 处理显著高于其他 3 个处理,且 CK 与 C + CO<sub>2</sub> 处理显著高于 H 处理;处理 7 d 后,各处理之间均出现显著性差异,H + CO<sub>2</sub> 处理下幼苗叶片淀粉酶活性较 CK、C + CO<sub>2</sub>、H 处理分别提高 5.11%、2.72%、8.96%。说明高温处理下加富 CO<sub>2</sub> 可以使叶片中淀粉酶活性增加,有效减缓高温对叶片带来的伤害。

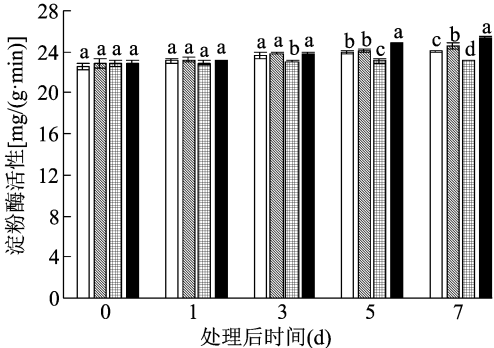


图20 不同处理下黄瓜苗期叶片淀粉酶活性的变化

由图 21 可知,不同处理条件下黄瓜幼苗根系淀粉酶活性的总体趋势为 H + CO<sub>2</sub> > C + CO<sub>2</sub> > CK > H,除 H 处理在处理 5 d 较 3 d 略有下降外,其余 3 个处理均呈现逐渐上升的趋势。处理 3 d 后,H +

CO<sub>2</sub>、C + CO<sub>2</sub> 处理显著高于 CK 与 H 处理;处理 5 d 后,各处理之间均出现显著性差异。处理 7 d 后,H + CO<sub>2</sub> 处理下幼苗根系淀粉酶活性较 CK、C + CO<sub>2</sub>、H 处理分别提高 16.51%、12.96%、22.55%。说明高温条件下加富 CO<sub>2</sub> 可以显著提高淀粉酶活性,且增幅高于叶片,有利于淀粉在根系中的转化。

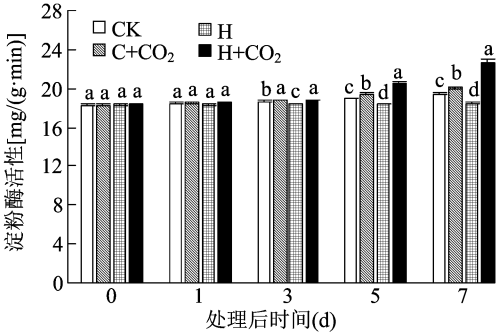


图21 不同处理下黄瓜苗期根系淀粉酶活性的变化

2.13 不同处理下黄瓜幼苗碳水化合物与相关代谢酶相关性分析

由表 2 可知,在 C + CO<sub>2</sub>、H + CO<sub>2</sub> 处理与 CK 中,各碳水化合物与相关代谢酶活性均产生显著或极显著相关性,而在高温处理下,可溶性总糖含量与各代谢酶活性不具有显著相关性,蔗糖含量只与淀粉酶活性产生显著正相关性,果糖含量与蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶活性具有显著相关性,淀粉含量与可溶性酸性转化酶活性不具有显著相关性。由此可见,C + CO<sub>2</sub>、H + CO<sub>2</sub> 处理与 CK 中各碳水化合物的含量均与各相关代谢酶活性有关,调节碳水化合物的合成与分解,而高温条件却打破了这一规律,说明高温不利于幼苗生长,而加富 CO<sub>2</sub> 可以缓解高温带来的伤害。

由表 3 可知,在对不同处理下黄瓜幼苗根系碳水化合物与相关代谢酶活性相关性分析后得出,根系的变化与叶片基本一致,H + CO<sub>2</sub>、C + CO<sub>2</sub> 处理与 CK 各碳水化合物与相关代谢酶活性有显著或极显著正相关性,而高温处理下蔗糖、可溶性总糖、淀粉含量与各代谢酶活性没有显著相关性,果糖与蔗糖磷酸合成酶活性也没有显著相关性,说明高温条件对幼苗根系的生长产生了极大的影响。

3 讨论

3.1 高温、CO<sub>2</sub> 加富对黄瓜幼苗碳水化合物含量的影响

光合作用的主要作用是将碳元素从无机态向



表 2 不同处理下黄瓜苗期叶片碳水化合物与相关代谢酶相关性分析

处理	相关酶活性	相关系数				
		蔗糖含量	葡萄糖含量	果糖含量	可溶性总糖含量	淀粉含量
CK	蔗糖合成酶活性	0.981 **	0.988 **	0.988 **	0.986 **	0.987 **
	蔗糖磷酸合成酶活性	0.938 *	0.958 *	0.950 *	0.940 *	0.974 **
	可溶性酸性转化酶活性	0.963 **	0.982 **	0.980 **	0.968 **	0.991 **
	淀粉酶活性	0.994 **	0.959 **	0.919 *	0.965 **	0.954 *
C + CO <sub>2</sub>	蔗糖合成酶活性	0.970 **	0.982 **	0.922 *	0.983 **	0.862
	蔗糖磷酸合成酶活性	0.994 **	0.982 **	0.787	0.974 **	0.983 **
	可溶性酸性转化酶活性	0.992 **	0.985 **	0.872	0.986 **	0.954 *
	淀粉酶活性	0.981 **	0.978 **	0.894 *	0.993 **	0.948 *
H	蔗糖合成酶活性	0.815	0.938 *	0.953 *	-0.072	0.948 *
	蔗糖磷酸合成酶活性	0.850	0.958 *	0.926 *	0.036	0.971 **
	可溶性酸性转化酶活性	0.840	0.964 **	0.806	0.306	0.768
	淀粉酶活性	0.881 *	0.987 **	0.852	0.263	0.888 *
H + CO <sub>2</sub>	蔗糖合成酶活性	0.974 **	0.954 *	0.975 **	0.980 **	0.974 **
	蔗糖磷酸合成酶活性	0.980 **	0.995 **	0.952 *	0.992 **	0.973 **
	可溶性酸性转化酶活性	0.974 **	0.987 **	0.930 *	0.995 **	0.973 **
	淀粉酶活性	0.980 **	0.997 **	0.931 *	0.986 **	0.949 **

注：\* 表示在 0.05 水平上显著相关，\*\* 表示在 0.01 水平上显著相关，下同。

表 3 不同处理下黄瓜苗期根系碳水化合物与相关代谢酶相关性分析

处理	相关酶活性	相关系数				
		蔗糖含量	葡萄糖含量	果糖含量	可溶性总糖含量	淀粉含量
CK	蔗糖合成酶活性	0.998 **	0.973 **	0.995 **	0.992 **	0.960 **
	蔗糖磷酸合成酶活性	0.995 **	0.983 **	0.997 **	0.984 **	0.954 *
	可溶性酸性转化酶活性	0.958 **	0.965 **	0.982 **	0.964 **	0.958 *
	淀粉酶活性	0.974 **	0.971 **	0.981 **	0.947 *	0.959 **
C + CO <sub>2</sub>	蔗糖合成酶活性	0.794	0.977 **	0.997 **	0.960 **	0.970 **
	蔗糖磷酸合成酶活性	0.991 **	0.958 *	0.989 **	0.984 **	0.988 **
	可溶性酸性转化酶活性	0.973 **	0.934 *	0.972 **	0.969 **	0.987 **
	淀粉酶活性	0.975 **	0.994 **	0.950 *	0.967 **	0.982 **
H	蔗糖合成酶活性	0.854	0.985 **	0.983 **	0.639	0.096
	蔗糖磷酸合成酶活性	0.773	0.972 **	0.843	0.646	-0.540
	可溶性酸性转化酶活性	0.845	0.996 **	0.921 *	0.690	-0.540
	淀粉酶活性	0.767	0.976 **	0.960 **	0.537	0.012
H + CO <sub>2</sub>	蔗糖合成酶活性	0.949 *	0.984 **	0.983 **	0.995 **	0.972 **
	蔗糖磷酸合成酶活性	0.990 **	0.960 **	0.986 **	0.943 *	0.997 **
	可溶性酸性转化酶活性	0.956 *	0.984 **	0.980 **	0.994 **	0.977 **
	淀粉酶活性	0.793	0.949 *	0.879 *	0.962 **	0.858

有机态进行转变,这是植物体内碳水化合物的主要来源。其中,光合作用末端产物包含单糖、双糖和多糖,单糖主要是葡萄糖与果糖,双糖是蔗糖,多糖则是淀粉<sup>[21]</sup>。碳水化合物作为光合作用的最终产物,其代谢能力代表了光合作用对外界环境变化的

响应。  
目前国内外研究普遍认为,在白天光合作用同化吸收的碳主要用于叶绿体中形成淀粉,或将其运输到细胞质中合成蔗糖,蔗糖随后被运输到植物的非光合作用部位,即库中;在夜间,糖苷键断裂产生

麦芽糖和葡萄糖,两者跨过叶绿体膜来填充磷酸己糖库,有利于高效合成蔗糖。而加富  $\text{CO}_2$  增加了植物碳的吸收,提高了叶片中淀粉的含量,高温又能够促进呼吸作用,从而加速淀粉的分解。许多研究结果显示,高温胁迫会降低叶片中的碳水化合物含量,例如,在高温胁迫下,茄子幼苗叶片、波叶金桂叶片中碳水化合物含量降低,主要表现为可溶性总糖、淀粉含量显著降低;紫色不结球白菜叶片中的可溶性总糖含量也会显著下降<sup>[22-24]</sup>。而在高温条件下加富  $\text{CO}_2$ ,能够促进黄瓜叶片中的碳水化合物含量提升,表现为可溶性总糖以及淀粉含量显著升高<sup>[25]</sup>,这一结果与本次试验结果一致。此外,本试验还发现,高温、加富  $\text{CO}_2$  条件下的黄瓜幼苗叶片其葡萄糖、果糖和蔗糖含量均显著升高。有研究表明, $\text{CO}_2$  施肥促进了黄瓜幼苗碳水化合物的合成以及由地上部向根部和土壤的转移<sup>[10]</sup>。本试验结果同时表明,根系中的葡萄糖、果糖、蔗糖和淀粉含量也显著提高,可溶性糖含量显著高于高温处理。以上结果表明,高温、 $\text{CO}_2$  加富能够同时促进幼苗叶片和根系碳水化合物积累,促进幼苗叶片和根系的生长,从而增强幼苗质量。

### 3.2 高温、 $\text{CO}_2$ 加富对黄瓜幼苗碳水化合物分配的影响

有研究表明,增施  $\text{CO}_2$  能够促进非结构性碳水化合物在叶片中的积累,这可能与  $\text{CO}_2$  促进糖代谢有关。蔗糖是重要的光合产物,是植物体内运输的主要物质,同时又是碳水化合物的暂贮形式之一<sup>[20]</sup>,蔗糖是植物果实和成熟器官中糖的主要贮存形式,叶片内蔗糖浓度升高,短期内可促进同化产物源端的输出速率<sup>[26]</sup>。高温、 $\text{CO}_2$  加富条件下幼苗叶片中蔗糖含量显著高于其他 3 个处理,同时,加富  $\text{CO}_2$  促进了糖在体内的转运,使得幼苗根系中蔗糖的含量也有所提升,与前人研究结果一致。淀粉也是植物光合产物之一<sup>[27-30]</sup>,是植物细胞消耗能量的来源,而  $\text{CO}_2$  浓度升高有利于淀粉的合成,从而促进植物生长发育<sup>[26-27]</sup>。高温、 $\text{CO}_2$  加富条件下净光合速率显著提升,叶片中淀粉生成量也有所提升。叶片中积累的淀粉,只有通过呼吸作用被分解成单糖或双糖才能被转运到根系、果实等库器官中。在夜间,植物通过呼吸作用分解淀粉,产生糖类物质,以此来为植物提供能量,白天大量淀粉的积累有利于植物夜间的生长。

徐影等研究表明,大气  $\text{CO}_2$  浓度升高条件下,

大豆叶片中可溶性糖的积累可能是由于  $\text{CO}_2$  浓度升高促进了大豆叶片光合能力的提高,所产生的多光合产物不能迅速运输到库端<sup>[31]</sup>。本试验中,高温、 $\text{CO}_2$  加富条件对黄瓜叶片和根系中的碳水化合物影响不同。一方面,高温、 $\text{CO}_2$  加富处理条件下叶片中可溶性总糖含量显著高于对照,而根系中可溶性总糖含量与对照之间差异不显著,说明高温、 $\text{CO}_2$  加富条件对黄瓜叶片中可溶性糖含量积累效果更加显著。另一方面,除了可溶性总糖和果糖,高温、 $\text{CO}_2$  加富处理的幼苗叶片中碳水化合物(葡萄糖、蔗糖、淀粉)含量显著高于对照、高温及  $\text{C} + \text{CO}_2$  加富处理,晚于根系变化的时间,这可能是因为在植物苗期叶片中生成的碳水化合物除了用于自身生长之外,主要作用是促进幼苗生长,而根系是幼苗最大的库器官,因此,优先增强根系中碳水化合物的积累,促进根系生长,从而为植株后期生长提供充足的营养和水分。

### 3.3 高温、 $\text{CO}_2$ 加富对黄瓜幼苗碳水化合物相关代谢酶活性的影响

植物糖分积累与转化是一个复杂的代谢过程,而蔗糖是光合同化物向库器官运输的主要方式。研究发现,转化酶在植物生长发育过程中起着非常重要的作用,植物的生长和器官的建成都与其息息相关,同时还调节着韧皮部糖分的卸载及库组织糖分的构成,参与蔗糖的分解。淀粉也是植物叶片光合产物之一,叶片中的淀粉只有在淀粉酶的作用下被分解为单糖才可以在体内进行转运。本研究表明,高温条件下加富  $\text{CO}_2$  可以显著提高黄瓜幼苗相关代谢酶的活性,SS、SPS 以及 AI 活性最为显著,有利于蔗糖在体内的合成与转运。通过相关性分析得出,除高温条件外,其余各处理 SS、SPS 以及 AI 活性均与各碳水化合物呈显著正相关, $\text{H} + \text{CO}_2$  处理下,根系中葡萄糖、果糖含量均与 SS、SPS 活性呈显著正相关,说明 SS 与 SPS 活性促进了蔗糖在库器官中的分解,有利于糖分在库器官中的积累。而淀粉酶提高幅度却没有其他 3 个酶明显,有利于淀粉在叶片中积累。

碳水化合物在植物体内的合成与转运是由一系列相关代谢酶来调控的,本试验表明,高温、 $\text{CO}_2$  加富对于黄瓜幼苗碳水化合物相关代谢酶活性有着重要的影响。在高温、 $\text{CO}_2$  加富的情况下,可以进一步提升黄瓜幼苗碳水化合物相关代谢酶活性,促使碳水化合物在植物体内的合成与转化,以及在

源-库之间的转运。

## 4 结论

在高温条件下,加富 CO<sub>2</sub> 可以有效缓解高温对黄瓜幼苗产生的胁迫,提升幼苗叶片的净光合速率,促进叶片和根系中碳水化合物(可溶性总糖、葡萄糖、果糖、蔗糖、淀粉)的积累,提高蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶、可溶性酸性转化酶与淀粉酶的活性,促进碳水化合物在体内的合成与转化,以及碳水化合物在源-库间的转运,阐明了高温加富 CO<sub>2</sub> 条件下碳水化合物在黄瓜幼苗叶片与根系之间分配的规律。

## 参考文献:

- [1] 李合生. 现代植物生理学[M]. 3 版. 北京:高等教育出版社,2012.
- [2] 许大全. 光合作用学[M]. 北京:科学出版社,2013:178.
- [3] Xu Z Z, Shimizu H, Yagasaki Y, et al. Interactive effects of elevated CO<sub>2</sub>, drought, and warming on plants[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2013, 32(4): 692-707.
- [4] 潘庆民, 韩兴国, 白永飞, 等. 植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展[J]. 植物学通报, 2002, 19(1): 30-38.
- [5] 毛子军, 贾桂梅, 刘林馨, 等. 温度增高、CO<sub>2</sub> 浓度升高、施氮对蒙古栎幼苗非结构碳水化合物积累及其分配的综合影响[J]. 植物生态学报, 2010, 34(10): 1174-1184.
- [6] 宋 阳, 杜 宪, 王 鹏, 等. CO<sub>2</sub> 加富对黄瓜幼苗光合特性及生长发育的影响[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2020, 41(2): 13-19.
- [7] 潘 璐, 李志鑫, 崔世茂, 等. 高温、加富 CO<sub>2</sub> 耦合对温室黄瓜光合作用及叶片衰老的影响[J]. 华北农学报, 2017, 32(3): 168-173.
- [8] 潘 璐, 崔世茂, 宋 阳, 等. 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[J]. 北方园艺, 2015(16): 1-6.
- [9] van Oosten J J, Besford R T. Acclimation of photosynthesis to elevated CO<sub>2</sub> through feedback regulation of gene expression: climate of opinion[J]. Photosynthesis Research, 1996, 48(3): 353-365.
- [10] 夏永恒. CO<sub>2</sub> 加富条件下高温对温室黄瓜糖和淀粉代谢的影响[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学, 2013.
- [11] 赵国锦. 高浓度 CO<sub>2</sub> 对温室番茄光合特性的影响[J]. 北方园艺, 2007(9): 79-81.
- [12] 尹燕东, 裴立群, 魏 珉, 等. 温室 CO<sub>2</sub> 施肥对黄瓜幼苗根系生长及分泌物和伤流液组成的影响[J]. 生态学报, 2010, 30(7): 1860-1867.
- [13] Winter H, Huber S C. Regulation of sucrose metabolism in higher

- plants; localization and regulation of activity of key enzymes[J]. Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology, 2000, 35(4): 253-289.
- [14] 郑紫燕, 郑国琦, 朱 强, 等. 果实中糖分的运输和积累相关研究进展[J]. 农业科学研究, 2009, 30(1): 42-46.
- [15] Dair S, Joshi S. The contribution of sucrose metabolism enzymes to sucrose accumulation in sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) genotypes[J]. Indian Journal of Plant Physiology, 2016, 21(1): 76-82.
- [16] Huber S C, Huber J L. Role of sucrose-phosphate synthase in sucrose metabolism in leaves[J]. Plant Physiology, 1992, 99(4): 1275-1278.
- [17] 赵智中, 张上隆, 陈俊伟, 等. 柑橘品种间糖积累差异的生理基础[J]. 中国农业科学, 2002, 35(5): 541-545.
- [18] 张丽红. 高温 CO<sub>2</sub> 加富对温室黄瓜糖代谢及其关键酶活性的影响[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学, 2015.
- [19] 张志良, 瞿伟菁. 植物生理学实验指导[M]. 3 版. 北京:高等教育出版社, 2003.
- [20] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社, 2006.
- [21] 李婷婷, 薛璟祺, 王顺利, 等. 植物非结构性碳水化合物代谢及体内转运研究进展[J]. 植物生理学报, 2018, 54(1): 25-35.
- [22] 吴雪霞, 张圣美, 张爱冬, 等. 外源褪黑素对高温胁迫下茄子幼苗光合和生理特性的影响[J]. 植物生理学报, 2019, 55(1): 49-60.
- [23] 汪俊宇, 王小东, 马元丹, 等. 波叶金桂对干旱和高温胁迫的生理生态响应[J]. 植物生态学报, 2018, 42(6): 681-691.
- [24] 朱红芳, 李晓锋, 朱玉英. 温度对紫色不结球白菜外观和营养品质的影响[J]. 西北植物学报, 2019, 39(2): 268-276.
- [25] Sharma-Natu P, Khan F A, Ghildiyal M C. Photosynthetic acclimation to elevated CO<sub>2</sub> in wheat cultivars[J]. Photosynthetica, 1998, 34(4): 537-543.
- [26] 周玉梅, 韩士杰, 张军辉, 等. CO<sub>2</sub> 浓度升高对长白山三种树木幼苗叶碳水化合物和氮含量的影响[J]. 应用生态学报, 2002, 13(6): 663-666.
- [27] 刘 岩, 傲 雁, 徐茂森, 等. 稻米淀粉合成和食味品质改良研究进展[J]. 江苏农业科学, 2021, 49(16): 18-25.
- [28] 陶 丽. CO<sub>2</sub> 加富对温室番茄生理特性及果实产量品质的影响[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学, 2019.
- [29] 陶 丽, 崔世茂, 宋 阳, 等. CO<sub>2</sub> 加富对番茄株高、茎粗及光合作用的影响[J]. 北方农业学报, 2019, 47(3): 102-107.
- [30] 梁 滨. 镧对 UV-B 辐射胁迫下大豆幼苗类黄酮的影响[D]. 无锡:江南大学, 2006.
- [31] 徐 影, 于镇华, 李彦生, 等. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对大豆不同器官碳水化合物积累的影响[J]. 中国油料作物学报, 2021, 43(5): 859-871.