

doi:10.6041/j.issn.1000-1298.2018.12.035

# 基于 CO<sub>2</sub> 传输阻力解析的土壤水分调控番茄光合生理机制

张大龙<sup>1,2</sup> 柳玉平<sup>3</sup> 李洋<sup>1</sup> 冯改利<sup>1</sup> 李清明<sup>1,2</sup> 魏珉<sup>1,2</sup>

(1. 山东农业大学园艺科学与工程学院, 泰安 271018; 2. 农业农村部黄淮海设施农业工程科学观测实验站, 泰安 271018;  
3. 山东蓝奥生物技术有限公司, 济南 250001)

**摘要:** 利用盆栽试验控制土壤含水率, 基于叶绿素荧光、气体交换和响应曲线拟合相结合的方法解析番茄光合作用中 CO<sub>2</sub> 由大气传输至叶绿体羧化位点的系列阻力构成, 揭示了土壤水分胁迫限制番茄光合速率的关键步骤及位点。结果表明: 番茄光合速率 ( $P_n$ )、最大羧化速率 ( $V_{c,max}$ )、最大电子传递速率 ( $J_{max}$ ) 及初始羧化效率 ( $C_E$ ) 随土壤含水率变化呈“S”形变化曲线, 初期缓慢增长, 中期迅速增长, 土壤水分充分时达到最大值并趋于稳定, 可用 logistic 函数模拟。气孔和叶肉对 CO<sub>2</sub> 的传输导度及总传输导度随土壤含水率变化均呈明显的“S”形变化曲线, 各支段 CO<sub>2</sub> 导度及总传输导度在土壤水分充分时趋于稳定并达到最大值; 随着土壤水分胁迫的增大, 各 CO<sub>2</sub> 传输导度逐渐降低并在重度土壤水分胁迫下达到最低值, 可用 logistic 函数模拟。气孔导度与叶肉导度对光合速率限制的相对贡献率变化趋势相似, 随着水分胁迫的加重, 其贡献率逐渐增大, 可以用指数函数模拟; 羧化反应对光合速率限制的相对贡献率与气孔和叶肉导度相反, 随着水分胁迫的增大, 其贡献率逐渐减小, 可以用对数函数模拟; 在土壤水分充分时, 羧化反应限速光合速率的相对贡献率最大, 是限制光合速率的主导因子; 在水分胁迫状况下, 气孔限制和叶肉限制占主导地位, 羧化反应的相对贡献率较低。气孔对 CO<sub>2</sub> 的传输导度与叶水势呈正相关, 随叶水势的下降, 气孔导度也呈线性下降趋势; 叶肉导度与比叶重呈线性负相关关系, 叶肉导度随比叶重的增大而线性减小, 比叶重随土壤水分胁迫程度的加剧而逐渐增大。因此, 水分胁迫状况下, 气孔与叶肉对 CO<sub>2</sub> 的传输是水分胁迫限制光合速率的关键位点, 气孔限速与保卫细胞水分失衡相关, 而叶肉限速则由叶片厚度和组织疏松程度决定。

**关键词:** 土壤水分; 光合速率; 番茄; 气孔导度; 叶肉导度; 羧化效率

**中图分类号:** S152.7; S626 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-1298(2018)12-0292-08

## Mechanism of Soil Moisture Regulating Photosynthesis Rate of Tomato Based on Resistance of CO<sub>2</sub> Transport along Pathway

ZHANG Dalong<sup>1,2</sup> LIU Yuping<sup>3</sup> LI Yang<sup>1</sup> FENG Gaili<sup>1</sup> LI Qingming<sup>1,2</sup> WEI Min<sup>1,2</sup>

(1. College of Horticultural Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China  
2. Scientific Observing and Experimental Station of Environment Controlled Agricultural Engineering in Huang-Huai-Hai Region, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Tai'an 271018, China  
3. Lan'ao Biotechnology Co., Ltd., Ji'nan 250001, China)

**Abstract:** Soil moisture was closely linked to plant photosynthesis rate and plant productivity. Water stress was important factors for photosynthetic depression and yield decrease. However, the key limiting step and underlying mechanism was highly uncertain. The resistance distribution along the pathway of CO<sub>2</sub> transport from the atmosphere surrounding the leaf to the site of carboxylation inside the chloroplast stroma of tomato under different soil water content gradients was explored. Soil moisture was maintained by a standardized gravimetric approach. Stomatal and mesophyll conductance were estimated from simultaneous measurement of leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence. The results showed that the photosynthesis rate ( $P_n$ ), rubisco carboxylation capacity ( $V_{c,max}$ ), maximum electron transport capacity ( $J_{max}$ ) and carboxylation efficiency ( $C_E$ ) were increased with the increase of soil moisture, which

收稿日期: 2018-08-17 修回日期: 2018-10-04

基金项目: 山东省重点研发计划项目(2017CXGC0206)和国家自然科学基金项目(31471916)

作者简介: 张大龙(1988—),男,讲师,主要从事设施节水灌溉研究,E-mail: zdl880626@sdau.edu.cn

通信作者: 魏珉(1968—),男,教授,博士生导师,主要从事设施蔬菜生理生态研究,E-mail: minwei@sdau.edu.cn

showed as “S” curves and can be described in logistic models. Stomatal conductance, mesophyll conductance and the total conductance for CO<sub>2</sub> transport were decreased with water stress. The proportions of stomatal and mesophyll conductance limitations imposed on photosynthetic depression were increased with soil water stress, which were the dominant limiting factors; in contrast to stomatal and mesophyll limitation, biochemical limitations were increased with the increase of soil moisture and performed as predominant limiting factors when soil moisture was sufficient. Stomatal conductance showed positive linear relationship with leaf water potential, which was declined with soil water stress; mesophyll conductance showed negative linear relationship with leaf mass area, which was increased with soil water stress. The research result demonstrated that stomatal and mesophyll resistance for CO<sub>2</sub> uptake were key limiting step for photosynthesis rate. The greatest resistance of stomata under water stress was determined by the turgor loss of guard cells while the mesophyll conductance was determined by the leaf anatomical structure.

**Key words:** soil moisture; photosynthesis rate; tomato; stomatal conductance; mesophyll conductance; carboxylation efficiency

## 0 引言

灌溉制度是作物生理生态、作物栽培和农田水利等学科的重要研究内容,通过优化灌溉频率、灌水时间和灌溉定额可以挖掘作物生产潜力,提高水资源利用效率<sup>[1]</sup>。光合作用是作物生长的基本驱动力,土壤水分与植物个体及组织细胞的水分平衡密切相关,决定叶片解剖结构和保卫细胞行为,进而决定 CO<sub>2</sub> 的吸收、运输与同化进程。因此,解析土壤水分调控光合作用的机理是优化灌溉设计和高效栽培的理论基础。在植物光合作用过程中,底物 CO<sub>2</sub> 首先从外界大气扩散到叶片表层,然后穿过气孔到达气孔下腔,克服叶肉阻力到达叶绿体羧化位点,由羧化酶进行同化。每克服一个阻力,细胞内的 CO<sub>2</sub> 浓度都会相应降低<sup>[2]</sup>。番茄是重要的蔬菜作物,设施及露地栽培广泛。番茄为 C3 植物,CO<sub>2</sub> 传输阻力较大,其叶绿体内有效 CO<sub>2</sub> 浓度显著低于胞间,远远不能满足叶绿体内羧化反应的需求,是提高光合 CO<sub>2</sub> 同化能力和挖掘产量潜力的重要限制因子<sup>[3]</sup>。

CO<sub>2</sub> 需要克服阻力从大气传输到羧化位点,构成“源-流-库”模式<sup>[4]</sup>。气孔仅为 CO<sub>2</sub> 由大气传输至叶绿体羧化位点的第一步。早期的光合作用研究中,由气孔传输至叶绿体羧化位点的叶肉阻力对光合作用的限制一般忽略不计。基于作物生命需水信息的亏缺灌溉、分根交替灌溉等节水理论与技术不断发展,在大田作物与设施栽培中得到广泛应用,但传统节水理论仍以气孔作为光合 CO<sub>2</sub> 吸收传输唯一限速节点<sup>[5-6]</sup>。大量研究集中于以气孔功能为切入点,从水分动力传输和水分平衡角度解析了气孔保卫细胞响应土壤水分的前馈和反馈调节机制,揭示土壤水分调控番茄光合 CO<sub>2</sub> 吸收的第一道“门户”的机制,为全面定量解析 CO<sub>2</sub> 传输“源-流-库”的阻

力构成及分布奠定了基础,但对 CO<sub>2</sub> 传输过程缺乏系统和全面认知。随着碳同位素测量和荧光技术的发展,叶肉阻力已被证明是 CO<sub>2</sub> 传输总阻力的重要组成部分,是除气孔阻力和羧化反应之外的第 3 个光合效率限制因素,叶肉阻力与气孔阻力相当甚至要大于气孔阻力,是光合 CO<sub>2</sub> 传输同化的重要限制因子<sup>[7-10]</sup>。气孔限制和非气孔限制已经很难精准描述土壤水分调控番茄光合 CO<sub>2</sub> 吸收同化机理,而需要从气孔阻力、叶肉阻力和羧化反应限制 3 个限制因素解析,但相关研究鲜见报道。不同土壤水分梯度下番茄光合 CO<sub>2</sub> 吸收与传输的阻力分布、关键限速位点和调控机制仍不清晰。

本研究基于叶绿素荧光、气体交换和响应曲线相结合的方法,解析不同土壤水分梯度下番茄光合 CO<sub>2</sub> 传输的各支段阻力及权重,量化各支段阻力抑制光合 CO<sub>2</sub> 吸收的相对贡献率,基于“源-流-库”总路径阐明土壤水分胁迫限制番茄 CO<sub>2</sub> 传输与供应的关键步骤及位点。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验区概况

试验于 2018 年 5—7 月在山东农业大学园艺试验站进行(北纬 36°09', 东经 117°09', 海拔 126 m)。该试验区属黄淮海平原,温带大陆性湿润季风气候区。全年平均气温 12.9℃,平均日照时数 2 627.1 h,平均降水量 697 mm。选用番茄品种为圣罗兰,于四叶一心期定植到塑料盆内(高 40 cm,直径 30 cm)。栽培基质由菜园土与有机肥按照 2:1(体积比)配制而成,每盆装基质 10 kg。基质容重为 1.37 g/cm<sup>3</sup>,田间持水率为 25.8%(质量分数)。盆内表面用地膜覆盖防止土面蒸发。根据水量平衡原理和称量法<sup>[11]</sup>将土壤相对含水率控制到 40%、50%、60%、

70%、80% 和 90% 6 个水平。试验于日光温室内进行,长度 43 m,跨度 10 m,全镀锌钢管桁架结构。

## 1.2 原理

CO<sub>2</sub>“源-流-库”传输模式及阻力分布如图 1 所示。图中,  $C_a$ 、 $C_b$ 、 $C_i$ 、 $C_c$  分别表示大气、叶面、胞间和羧化基的 CO<sub>2</sub> 浓度,  $r_b$ 、 $r_s$ 、 $r_m$  分别表示边界层、气孔和叶肉阻力。CO<sub>2</sub> 在不同位点分压梯度的驱动下,由高分压位点克服阻抗向低分压位点扩散。根据物理学中表征流体及物质扩散的一般法则,阻力 ( $R$ ) 为分压差  $\Delta P$  与通量的比值。

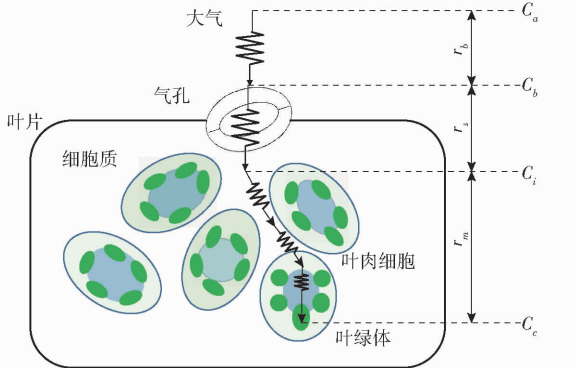


图 1 叶片 CO<sub>2</sub>“源-流-库”扩散过程梯度驱动力及阻力分布

Fig. 1 Distribution of driving force and resistance for CO<sub>2</sub> transport through “source - path - sink”

## 1.3 气孔 CO<sub>2</sub> 传输导度及光合参数测量

根据叶绿素荧光、气体交换和响应曲线拟合相结合的方法测定并估算不同水分梯度下“源-流-库”的 CO<sub>2</sub> 分压梯度,根据气体扩散定律计算气孔和叶肉导度。在环境控制良好的室内测定,环境温度设 30℃,相对湿度 70%,光强 1 000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,CO<sub>2</sub> 浓度 400  $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 。光合气体交换及叶绿素荧光采用 Li-Cor6400XT 型光合作用测量系统所配置的叶室测定。CO<sub>2</sub> 初始浓度设为 400  $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 。待系统稳定后,调用自动程序测定荧光  $P_n/C_i$  曲线。测定过程中 CO<sub>2</sub> 浓度依次设定为 400、300、200、150、50、400、600、800、1 000、1 500  $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 。叶绿素荧光测定设定为多闪饱和脉冲模式。待测定完成后,将系统接入低氧环境,并将光强调成 2 000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,测定低氧光合荧光响应曲线以校正电子传递效率。气孔对 CO<sub>2</sub> 的传输导度 ( $g_{sc}$ ) 根据气体交换测量的对水汽传输的气孔导度 ( $g_{s,H_2O}$ ) 进行换算,由于 H<sub>2</sub>O 在空气中的传播能力为 CO<sub>2</sub> 的 1.6 倍,  $g_{sc} = g_{s,H_2O}/1.6$  [12]。最大羧化速率  $V_{c,max}$  以及最大电子传递速率  $J_{max}$  根据 CO<sub>2</sub> 响应曲线及 FvCB 模型进行估算 [13],羧化效率  $C_E$  为初始阶段 CO<sub>2</sub> 浓度小于 200  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  时曲线的斜率 [14]。

## 1.4 叶肉 CO<sub>2</sub> 传输导度计算

根据气体扩散定律,叶肉导度  $g_m$  可以由光合 CO<sub>2</sub> 同化速率 ( $P_n$ ) 与胞间至叶绿体内 CO<sub>2</sub> 分压梯度 ( $C_i - C_c$ ) 计算 [15],即

$$g_m = \frac{P_n}{C_i - C_c} \quad (1)$$

胞间 CO<sub>2</sub> 浓度  $C_i$  和净光合速率  $P_n$  由气体交换测得,由于 CO<sub>2</sub> 同化的能量可以通过电子传递速率进行量化,从而可以反推得到 Rubisco 酶 (1,5-二磷酸核酮糖羧化酶) 羧化反应底物叶绿体内 CO<sub>2</sub> 浓度

$$C_c = \frac{\Gamma^* [J + 8(P_n + R_d)]}{J - 4(P_n + R_d)} \quad (2)$$

其中

$$J = \Phi_{psII} P \alpha \beta$$

$$\Phi_{psII} = \frac{F'_m - F_s}{F'_m} \quad (3)$$

式中  $J$ ——电子传递速率

$R_d$ ——光照下线粒体呼吸速率 (光照下暗呼吸速率)

$\Gamma^*$ ——无线粒体呼吸时叶绿体 CO<sub>2</sub> 补偿点

$P$ ——光合光子通量密度

$\alpha$ ——叶片对光量子的吸收效率

$\beta$ ——光子在光系统间的分配比例

$\Phi_{psII}$ ——光系统 II 的光量子效率

$F'_m$ ——最大荧光值

$F_s$ ——稳态荧光值

$\alpha\beta$  根据低氧 (小于 1%) 条件下不同光强下 CO<sub>2</sub> 的量子吸收效率 ( $\Phi_{CO_2}$ ) 与  $\Phi_{psII}/4$  之间的斜率计算。通过测定不同光强 (饱和光强以下) 的 CO<sub>2</sub> 响应曲线估算,这些曲线的交点横坐标为无呼吸作用的胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $C_i^*$ ),纵坐标为光下线粒体呼吸速率  $R_d$ 。假定叶肉阻力不变,再根据  $C_i^*$  和  $R_d$ ,通过回归得到  $\Gamma^*$ 。

## 1.5 阻力权重和光合限速分析

类比电流,CO<sub>2</sub> 通过气孔传输至羧化位点“源-流-库”动力传输路径为串联电路,因此总传输阻力 ( $1/g_{tot}$ ) 可计算为气孔阻力 ( $1/g_{sc}$ ) 与叶肉阻力 ( $1/g_m$ ) 之和:  $1/g_{tot} = 1/g_{sc} + 1/g_m$ 。因此,CO<sub>2</sub> 总传输导度可计算为

$$g_{tot} = \frac{g_{sc} g_m}{g_{sc} + g_m} \quad (4)$$

依据光合经典理论,将光合限速步骤划分为气孔限制 ( $L_s$ )、叶肉限制 ( $L_m$ ) 和羧化反应限制 ( $L_b$ ),可通过权重分析确定关键限速位点和步骤 [16] 为

$$\left\{ \begin{array}{l} L_s = \frac{\frac{g_{tot}}{g_{sc}} \frac{\partial A}{\partial C_c}}{g_{tot} + \frac{\partial A}{\partial C_c}} \times 100\% \\ L_m = \frac{\frac{g_{tot}}{g_m} \frac{\partial A}{\partial C_c}}{g_{tot} + \frac{\partial A}{\partial C_c}} \times 100\% \\ L_b = \frac{g_{tot}}{g_{tot} + \frac{\partial A}{\partial C_c}} \times 100\% \end{array} \right. \quad (5)$$

$\partial A / \partial C_c$  根据光合速率-叶绿体内 CO<sub>2</sub> 浓度响应曲线 ( $P_n - C_c, C_c = 4 \times 10^{-5} \sim 1.1 \times 10^{-4}$ ) 的斜率进行估算<sup>[17]</sup>。

## 2 结果分析

### 2.1 土壤水分对光合参数的影响及模拟

番茄光合参数对土壤水分的响应呈现相似趋势: 光合速率 ( $P_n$ )、最大羧化速率 ( $V_{c,max}$ )、最大电子

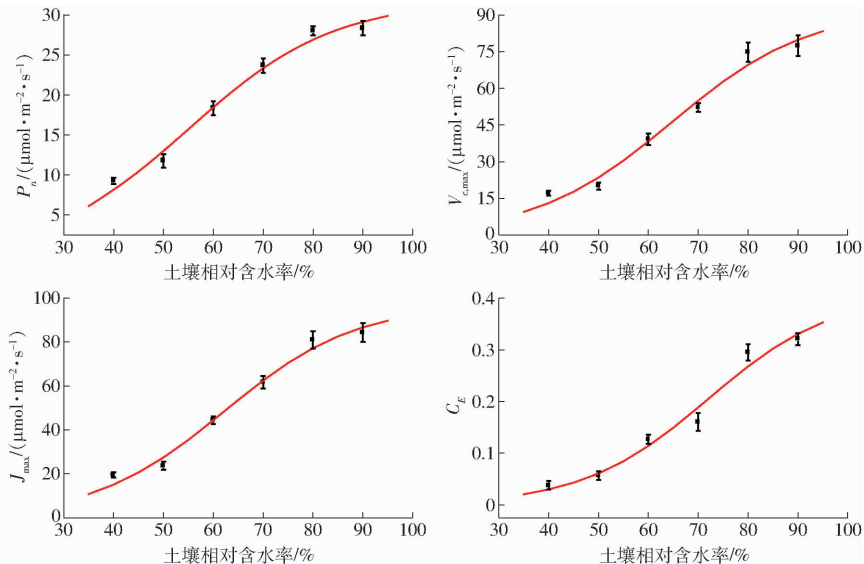


图 2 土壤水分对光合速率 ( $P_n$ )、最大羧化速率 ( $V_{c,max}$ )、最大电子传递速率 ( $J_{max}$ ) 及初始羧化效率 ( $C_E$ ) 的影响  
Fig. 2 Effect of soil moisture on photosynthesis rate ( $P_n$ ), rubisco carboxylation capacity ( $V_{c,max}$ ), maximum electron transport capacity ( $J_{max}$ ) and carboxylation efficiency ( $C_E$ )

表 1 光合和 CO<sub>2</sub> 传输导度响应土壤水分的 logistic 模型参数及检验

Tab. 1 Parameters and tests of logistic models describing responses of photosynthetic and CO<sub>2</sub> transport conductance to soil moisture

变量	模型参数			$P$	$R^2$
	$a$	$b$	$c$		
光合速率 $P_n$	31.72	3.86	0.07	0.001 6	0.98
最大羧化速率 $V_{c,max}$	92.54	4.72	0.07	0.003 0	0.98
最大电子传递速率 $J_{max}$	97.12	4.74	0.07	0.001 7	0.98
初始羧化效率 $C_E$	0.41	5.72	0.08	0.004 4	0.97
气孔导度 $g_{sc}$	0.83	9.80	0.16	0.000 2	0.99
叶肉导度 $g_m$	0.84	12.51	0.22	0.000 3	0.99
总传输导度 $g_{tot}$	0.42	10.65	0.18	0.000 3	0.99

传递速率 ( $J_{max}$ ) 及初始羧化效率 ( $C_E$ ) 在土壤水分充足时达到最大值, 在土壤相对含水率 80% ~ 90% 范围内波动较为平缓, 随着土壤水分胁迫的增大, 光合参数迅速下降, 在重度土壤水分胁迫状况下 (40% ~ 50%), 光合参数最小, 且变化趋势趋于平稳 (图 2)。光合参数随土壤水分变化整体呈现出“S”形变化曲线, 初期缓慢增长, 中期迅速增长, 末期达到最大值并趋于稳定, 可用 logistic 模型模拟为

$$Y = \frac{a}{1 + e^{b - cx}} \quad (6)$$

式中  $a$ ——增长极限, 表征土壤水分充足时光合的极限速率

$b$ ——截距系数, 为基础状态参数

$c$ ——增长率系数, 表征系统状态趋近于顶级的速度

模型均通过显著性检验, 光合速率 ( $P_n$ )、最大羧化速率 ( $V_{c,max}$ )、最大电子传递速率 ( $J_{max}$ ) 及初始羧化效率 ( $C_E$ ) 的模型参数如表 1 所示。

### 2.2 土壤水分对 CO<sub>2</sub> 传输导度的影响及模拟

气孔、叶肉对 CO<sub>2</sub> 的传输导度及总传输导度与光合参数的响应规律相似, 随土壤水分变化均呈现明显的“S”形变化曲线 (图 3), 气孔导度、叶肉导度及总 CO<sub>2</sub> 传输导度随水分胁迫加重而逐渐减小, 这种下降趋势在土壤相对含水率由 70% 降到 50% 时表现最为明显; 当土壤水分饱和时, 气孔和叶肉对 CO<sub>2</sub> 的传输导度为最大值, 且趋于稳定。

### 2.3 光合限速步骤解析

在番茄光合 CO<sub>2</sub> 吸收与传输过程中, 各支段阻力及限速光合速率的权重与土壤水分状态密切相关。如图 4 所示, 气孔阻力与叶肉阻力对光合速率

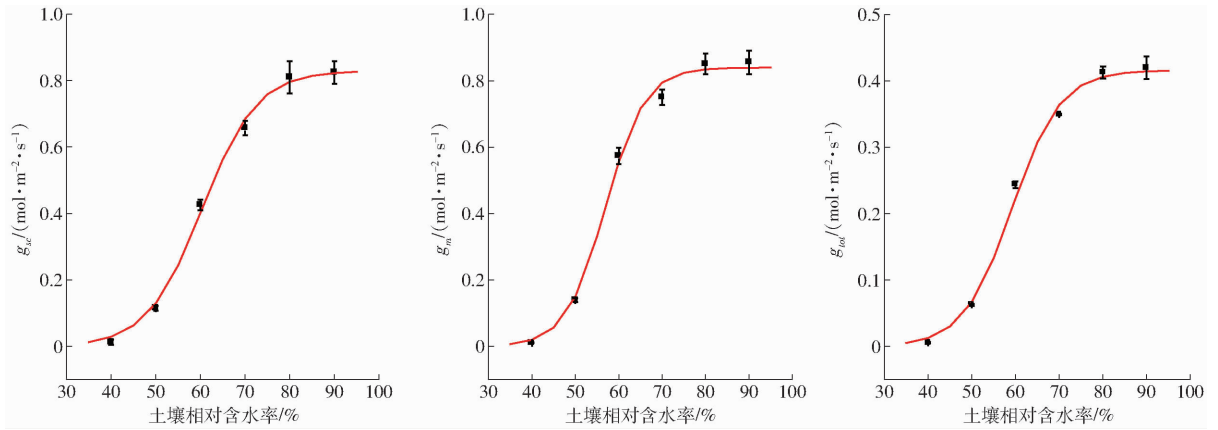


图3 土壤水分对气孔导度( $g_{sc}$ )、叶肉导度( $g_m$ )及总 $\text{CO}_2$ 传输导度( $g_{tot}$ )的影响

Fig. 3 Effect of soil moisture on stomatal conductance ( $g_{sc}$ ), mesophyll conductance ( $g_m$ ) and total conductance ( $g_{tot}$ ) for  $\text{CO}_2$  transport

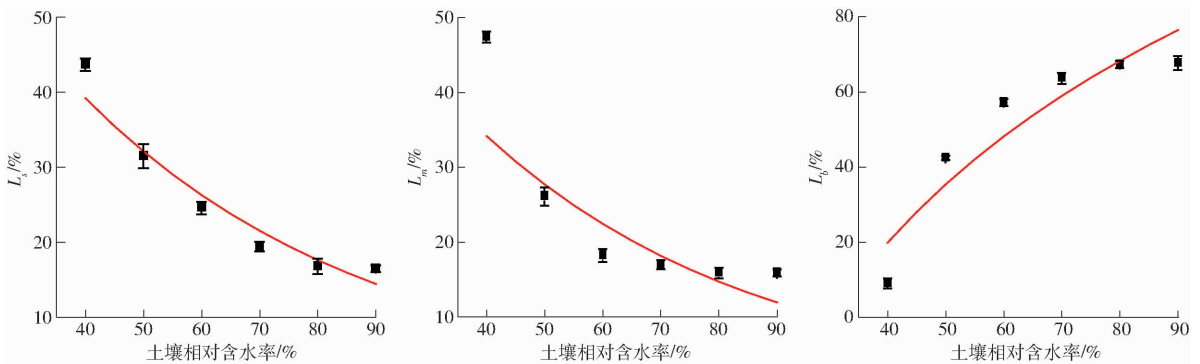


图4 气孔阻力、叶肉阻力和羧化反应限速光合速率的相对贡献率随土壤水分的变化趋势

Fig. 4 Effect of soil moisture on proportion of stomatal limitation, mesophyll limitation and biochemical limitation on photosynthesis

限制的相对贡献率变化趋势相似,随着水分胁迫的加重,其贡献率逐渐增大,可以用指数函数模拟( $L_s = 0.8718e^{-0.02x}$ ,  $P < 0.01$ ;  $L_m = 0.791e^{-0.021x}$ ,  $P < 0.01$ )。羧化反应对光合速率限制的相对贡献率与气孔和叶肉导度相反,随着水分胁迫的加重,其贡献率逐渐减小,可以用对数函数模拟( $L_b = 0.6987\ln x - 2.3788$ ,  $P < 0.01$ )。因此,在土壤水分充足时,羧化反应限速光合的相对贡献率最大,是光合速率的关键限制因子;在水分胁迫状况下,气孔阻力和叶肉阻力对光合速率的限制作用占主导地位,羧化反应的相对贡献率较低。

## 2.4 气孔与叶肉阻力的影响因素

气孔由保卫细胞构成,叶片水分状况通过调控膨压决定气孔开放程度,进而决定 $\text{CO}_2$ 传输阻力。本研究中,气孔对 $\text{CO}_2$ 的传输导度与叶水势呈正相关,随叶水势的下降,气孔导度也呈线性下降趋势(图5a)。叶水势与土壤含水率关系密切,叶水势随着土壤含水率的下降而下降;气孔开度受植物水分状况影响,与叶水势变化趋势一致,随水分胁迫加重,气孔开度逐渐变小(图5b),是导致气孔 $\text{CO}_2$ 传输导度下降的重要原因。比叶重是叶片重要经济性

状,在本研究与叶肉导度密切相关,是土壤水分影响叶肉导度的重要途径。叶肉导度与比叶重呈线性负相关关系,叶肉导度随比叶重的增大而线性减小(图6a);比叶重随土壤水分胁迫程度的加剧而逐渐增大(图6b)。

## 3 讨论

基于气体扩散理论全面解析 $\text{CO}_2$ “源-流-库”传输总路径阻力构成及各支段阻力权重,量化了气孔限制、叶肉限制和羧化反应限制的相对贡献率,揭示了不同土壤水分梯度下番茄光合 $\text{CO}_2$ 传输的关键限速位点,突破了设施栽培研究中将气孔作为光合 $\text{CO}_2$ 吸收传输唯一限速节点的局限性,拓展并丰富了光合理论,对番茄节水高效栽培具有重要意义。本研究表明,除气孔行为以外,叶肉阻力对番茄叶绿体内光合底物 $\text{CO}_2$ 的供应同样有重要影响;气孔、叶肉和羧化反应对光合限速的相对贡献率在不同水分状况下亦有所不同。在土壤水分胁迫状况下,气孔和叶肉阻力限制是光合的关键限制因子,而且其相对贡献率随土壤水分胁迫的加剧而增大,叶绿体基质的羧化反应限制对光合的抑制作用较小。在土壤

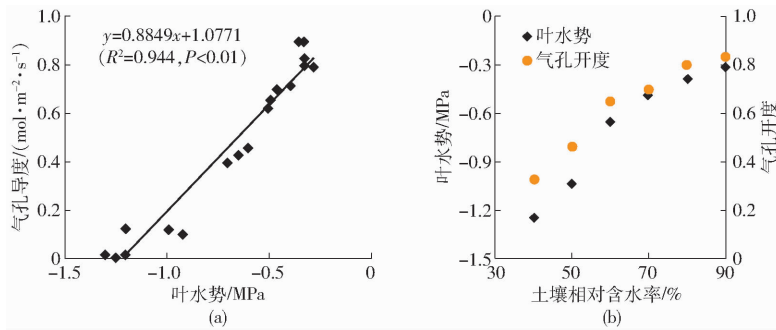


图 5 叶水势与气孔导度的关系及对土壤水分的响应

Fig. 5 Response of leaf water potential to soil moisture and relationship with stomatal conductance

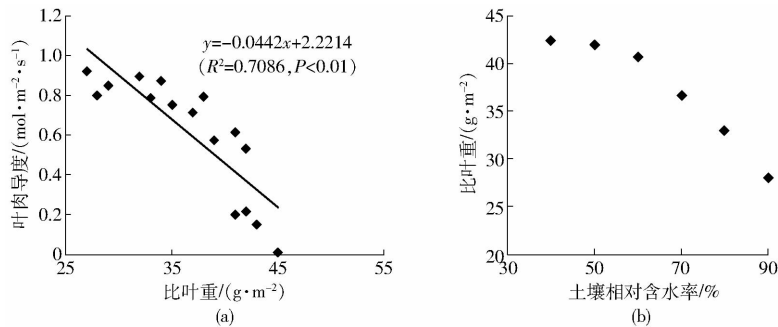


图 6 比叶重对土壤水分的响应及与叶肉导度的关系

Fig. 6 Response of leaf mass area to soil moisture and relationship with mesophyll conductance

水分充足时,气孔和叶肉阻力限制对光合速率的抑制作用较小,羧化反应限制则成为光合抑制的主导因子。

气孔控制水流和 CO<sub>2</sub> 流,与溶质流和能量流以及营养物质循环有着密切联系。气孔运动受植物生理和环境要素变化的共同影响,气孔的调控存在两个机理,即保卫细胞膨压的前馈和反馈调节<sup>[18]</sup>。气孔能对环境波动迅速响应,进而调控 CO<sub>2</sub> 的吸收阻力,气孔运动的直接原因是保卫细胞的膨压变化,当保卫细胞膨压增大时,保卫细胞膨胀,气孔开度增大,气孔对 CO<sub>2</sub> 吸收传输的导度亦随之增大<sup>[19]</sup>。在土壤水分胁迫状况下,根系吸水与供水能力不足,叶片水势和细胞膨压低,气孔关闭,气孔对 CO<sub>2</sub> 的传输导度低,因此,土壤水分胁迫情况下,气孔限制对光合抑制的相对贡献率较大。随着土壤含水率增加,胁迫逐渐缓解,叶片水势和膨压逐渐升高,气孔开度增大,气孔对 CO<sub>2</sub> 的传输导度亦随之增大,气孔限制对光合抑制的相对贡献率较小,此时叶绿体内 CO<sub>2</sub> 浓度较高,光合速率主要受叶绿体基质的羧化反应限制。

CO<sub>2</sub> 由气孔下腔传输至叶绿体羧化位点的过程,虽然路径较短,但叶肉阻力对光合抑制的相对贡献率较大,对 CO<sub>2</sub> 吸收传输具有重要调控作用。叶肉导度的变化及相对贡献率与气孔相似,均呈“S”形变化曲线,在土壤水分亏缺时,叶肉导度较小,CO<sub>2</sub> 传输阻力大,对光合抑制的相对贡献率较大,是

光合速率提高的限制因子。当土壤水分充足时,叶肉导度大,对 CO<sub>2</sub> 传输的限制作用较小。与气孔迅速响应环境变化的膨压调控机制不同,叶片解剖结构是影响叶肉导度的重要因子<sup>[20]</sup>。在结构层面上影响叶肉导度的依次是叶片厚度、叶肉细胞孔隙度、细胞壁厚度、细胞膜通透性等<sup>[21]</sup>。叶片厚度增加是植物适应干旱胁迫的响应机制之一,可以有效防止过度水分散失<sup>[22]</sup>。比叶重是表征叶片厚度的重要指标,比叶重较大的叶片可能具有较多细胞或单个细胞具有较大生物量,叶片较厚,细胞组织间隙较为紧密,不利于水分散失<sup>[23]</sup>。虽然比叶重可以保持水分抵御干旱胁迫,但 CO<sub>2</sub> 吸收传输的阻力相应增大,叶肉对 CO<sub>2</sub> 的传输导度降低。因此,在本研究中,水分亏缺时,叶片比叶重大,叶片厚度大,CO<sub>2</sub> 吸收传输阻力大,对光合速率的抑制作用明显。随着土壤含水率的增大,叶片比叶重降低,叶面积大而薄,叶肉组织分化程度低,气腔和通气组织发达,叶肉组织间隙疏松。CO<sub>2</sub> 在叶肉组织中的传输阻力较小,因而在水分充足时对光合速率的限制作用较小。CO<sub>2</sub> 以被动运输方式跨越细胞膜和叶绿体膜,水通道蛋白在 CO<sub>2</sub> 跨膜运输过程中显得尤为重要<sup>[24-25]</sup>。目前已发现,水通道蛋白能够促进跨膜快速 CO<sub>2</sub> 传输,主要由质膜水通道蛋白 PIP1s 小家族负责,其表达量与叶肉阻力和光合速率密切相关<sup>[25-26]</sup>。解析质膜通道蛋白在不同水分梯度下的活性以及对叶肉导度的调控机理仍需深入探讨,将是本研究的下一步工作。

## 4 结论

(1) 番茄光合速率 ( $P_n$ )、最大羧化速率 ( $V_{c,max}$ )、最大电子传递速率 ( $J_{max}$ ) 及初始羧化效率 ( $C_E$ ) 随土壤含水率变化呈“S”形变化曲线, 初期缓慢增长, 中期迅速增长, 末期达到最大值并趋于稳定, 可用 logistic 函数模拟。

(2) 气孔、叶肉对  $CO_2$  的传输导度及总传输导度随土壤含水率变化均呈明显的“S”形变化曲线, 气孔导度、叶肉导度及总  $CO_2$  传输导度在土壤水分充足时趋于稳定并达到最大值; 随着土壤水分胁迫的加重, 各支段导度及总  $CO_2$  传输导度逐渐降低, 并在重度土壤水分胁迫状况下达到最低, 可用 logistic 函数模拟。

(3) 气孔导度与叶肉导度对光合速率限制的相对贡献率变化趋势相似, 随着水分胁迫的加重, 其贡献率逐渐增大, 可以用指数函数模拟; 羧化反应对光合速率限制的相对贡献率与气孔和叶肉导度相反, 随着水分胁迫的增大, 其贡献率逐渐减小, 可以用对数函数模拟; 在土壤水分充足时, 叶绿体内  $CO_2$  浓度充足, 羧化反应限速光合速率的相对贡献率最大, 是关键限制因子; 在水分胁迫状况下, 气孔限制和叶肉限制占主导地位, 羧化反应的相对贡献率较低。

(4) 气孔对  $CO_2$  的传输导度与叶水势呈正相关, 随叶水势的下降, 气孔导度也呈线性下降趋势; 叶肉导度与比叶重呈线性负相关关系, 叶肉导度随比叶重的增大而线性减小, 比叶重随土壤水分胁迫程度的加剧而逐渐增大。

## 参 考 文 献

- 1 马莉, 王全九. 不同灌溉定额下春小麦光合响应特征研究[J/OL]. 农业机械学报, 2018, 49(6): 271-277. [http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view\\_abstract.aspx?file\\_no=20180632&flag=1&journal\\_id=jcsam](http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view_abstract.aspx?file_no=20180632&flag=1&journal_id=jcsam). DOI: 10.6041/j.issn.1000-1298.2018.06.032.
- 2 MA Li, WANG Quanjiu. Photosynthetic and light response characteristics of spring wheat under different irrigation schedules[J/OL]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2018, 49(6): 271-277. (in Chinese)
- 3 韩吉梅, 张旺锋, 熊栋梁, 等. 植物光合作用叶肉导度及主要限制因素研究进展[J]. 植物生态学报, 2017, 41(8): 914-924.
- 4 HAN Jimei, ZHANG Wangfeng, XIONG Dongliang, et al. Mesophyll conductance and its limiting factors in plant leaves[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2017, 41(8): 914-924. (in Chinese)
- 5 NADA K, KITADE S, HIRATSUKA S. Evaluation of tomato photosynthetic potential based on the chlorophyll fluorescence of leaflets sealed with transparent film or vaseline[J]. Environment Control in Biology, 2018, 56: 7-12.
- 6 THOLEN D, ZHU X G. The mechanistic basis of internal conductance: a theoretical analysis of mesophyll cell photosynthesis and  $CO_2$  diffusion[J]. Plant Physiology, 2011, 156: 90-105.
- 7 魏永霞, 马瑛瑛, 刘慧, 等. 调亏灌溉下滴灌玉米植株与土壤水分及节水增产效应[J/OL]. 农业机械学报, 2018, 49(3): 252-260. [http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view\\_abstract.aspx?flag=1&file\\_no=20180330&journal\\_id=jcsam](http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view_abstract.aspx?flag=1&file_no=20180330&journal_id=jcsam). DOI: 10.6041/j.issn.1000-1298.2018.03.030.
- 8 WEI Yongxia, MA Yingying, LIU Hui, et al. Effects of soil water, plant, water saving and yield increasing of maize under regulated deficit drip irrigation[J/OL]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2018, 49(3): 252-260. (in Chinese)
- 9 庞桂斌, 徐征和, 杨士红, 等. 控制灌溉水稻叶片水分利用效率影响因素分析[J/OL]. 农业机械学报, 2017, 48(4): 233-241. [http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view\\_abstract.aspx?flag=1&file\\_no=20170430&journal\\_id=jcsam](http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view_abstract.aspx?flag=1&file_no=20170430&journal_id=jcsam). DOI: 10.6041/j.issn.1000-1298.2017.04.030.
- 10 PANG Guibin, XU Zhenghe, YANG Shihong, et al. Influence factors analysis of rice leaf water use efficiency under controlled irrigation[J/OL]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2017, 48(4): 233-241. (in Chinese)
- 11 BERNACCHI C J, PORTIS A R, NAKANO H, et al. Temperature response of mesophyll conductance. Implications for the determination of *Rubisco enzyme* kinetics and for limitations to photosynthesis in vivo[J]. Plant Physiology, 2002, 130: 1992-1998.
- 12 FLEXAS J, NIINEMETS Ü, GALLÉ A, et al. Diffusional conductances to  $CO_2$  as a target for increasing photosynthesis and photosynthetic water-use efficiency[J]. Photosynthesis Research, 2013, 117: 45-59.
- 13 TERASHIMA I, HANBA Y T, THOLEN D, et al. Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis[J]. Plant Physiology, 2010, 155: 108-116.
- 14 KEENAN T, SABATE S, GRACIA C. Soil water stress and coupled photosynthesis-conductance models: bridging the gap between conflicting reports on the relative roles of stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2010, 150: 443-453.
- 15 ZHANG D, DU Q, ZHANG Z, et al. Vapour pressure deficit control in relation to water transport and water productivity in greenhouse tomato production during summer[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 43461.
- 16 VON C S, FARQUHAR G D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves[J]. Planta, 1981, 153: 376-387.
- 17 FARQUHAR G D, VON CAEMMERER S, BERRY J A. A biochemical model of photosynthetic  $CO_2$  assimilation in leaves of C3

- species[J]. *Planta*, 1980, 149: 78 – 90.
- 14 SUN J, YE M, PENG S, et al. Nitrogen can improve the rapid response of photosynthesis to changing irradiance in rice (*Oryza sativa* L.) plants[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 31305.
- 15 LU Z, REN T, PAN Y, et al. Differences on photosynthetic limitations between leaf margins and leaf centers under potassium deficiency for *Brassica napus* L.[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 21725.
- 16 MUIR C D, HANGARTER R P, MOYLE L C, et al. Morphological and anatomical determinants of mesophyll conductance in wild relatives of tomato (*Solanum* sect. *Lycopersicon*, sect. *Lycopersicoides*; Solanaceae) [J]. *Plant Cell and Environment*, 2014, 37(6): 1415 – 1426.
- 17 XIONG D, DOUTHE C, FLEXAS J. Differential coordination of stomatal conductance, mesophyll conductance, and leaf hydraulic conductance in response to changing light across species[J]. *Plant Cell and Environment*, 2018, 41(2): 436 – 450.
- 18 BUCKLEY T N. The control of stomata by water balance[J]. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 275 – 292.
- 19 BUCKLEY T N. Modeling stomatal conductance[J]. *Plant Physiology*, 2017, 174(2): 572 – 582.
- 20 HASSIOTOU F, LUDWIG M, RENTON M, et al. Influence of leaf dry mass per area, CO<sub>2</sub>, and irradiance on mesophyll conductance in sclerophylls[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(8): 2303 – 2314.
- 21 PEGUERO-PINA J J, FLEXAS J, GALMES J, et al. Leaf anatomical properties in relation to differences in mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> and photosynthesis in two related Mediterranean *Abies* species[J]. *Plant Cell and Environment*, 2012, 35(12): 2121 – 2129.
- 22 LIU F, STÜTZEL H. Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to drought stress[J]. *Scientia Horticulturae*, 2004, 102(1): 15 – 27.
- 23 SHIPLEY B. Net assimilation rate, specific leaf area and leaf mass ratio: which is most closely correlated with relative growth rate? A meta-analysis [J]. *Functional Ecology*, 2006, 20: 565 – 574.
- 24 VANDELEUR R K, SULLIVAN W, ATHMAN A, et al. Rapid shoot-to-root signalling regulates root hydraulic conductance via aquaporins[J]. *Plant Cell and Environment*, 2014, 37(2): 520 – 538.
- 25 GROSZMANN M, OSBORN H L, EVANS J R. Carbon dioxide and water transport through plant aquaporins[J]. *Plant Cell and Environment*, 2017, 40(6): 938 – 961.
- 26 FLEXAS J, RIBAS-CARBÓ M, HANSON D T, et al. Tobacco aquaporin NtAQPI is involved in mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> in vivo[J]. *The Plant Journal*, 2006, 48(3): 427 – 439.

~~~~~

(上接第 245 页)

- 28 任菊章, 黄中艳, 郑建萌. 基于相对湿度度指数的云南干旱气候变化特征[J]. *中国农业气象*, 2014, 35(5): 567 – 574.  
REN Juzhang, HUANG Zhongyan, ZHENG Jianmeng. Analysis on drought climate change in Yunnan based on relative moisture index[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2014, 35(5): 567 – 574. (in Chinese)
- 29 左冬冬, 侯威, 颜鹏程, 等. 基于游程理论和两变量联合分布的中国西南地区干旱特征研究[J]. *物理学报*, 2014, 63(23): 45 – 56.  
ZUO Dongdong, HOU Wei, YAN Pengcheng, et al. Research on drought in southwest China based on the theory of run and two-dimensional joint distribution theory[J]. *Acta Physica Sinica*, 2014, 63(23): 45 – 56. (in Chinese)
- 30 张万诚, 郑建萌, 任菊章. 云南极端气候干旱的特征分析[J]. *灾害学*, 2013, 28(1): 59 – 64.  
ZHANG Wancheng, ZHENG Jianmeng, REN Juzhang. Climate characteristics of extreme drought events in Yunnan[J]. *Journal of Catastrophology*, 2013, 28(1): 59 – 64. (in Chinese)
- 31 刘瑜, 赵尔旭, 黄玮, 等. 2005 年初夏云南严重干旱的诊断分析[J]. *气象*, 1998, 24(8): 50 – 56.  
LIU Yu, ZHAO Erxu, HUANG Wei, et al. Diagnostic analysis of the severe drought over Yunnan area in the early summer of 2005[J]. *Journal of Tropical Meteorology*, 1998, 24(8): 50 – 56. (in Chinese)
- 32 刘瑜, 赵尔旭, 彭贵芬, 等. 2005 年春末初夏云南异常干旱与中高纬度环流[J]. *干旱气象*, 2007, 25(1): 32 – 37.  
LIU Yu, ZHAO Erxu, PENG Guifen, et al. Severe drought in the early summer of 2005 in Yunnan and middle—high latitudes circulation[J]. *Journal of Arid Meteorology*, 2007, 25(1): 32 – 37. (in Chinese)
- 33 刘瑜, 赵尔旭, 孙丹, 等. 东南亚地区夏季风异常对云南 2005 年初夏干旱的影响[J]. *气象*, 2006, 32(6): 91 – 96.  
LIU Yu, ZHAO Erxu, SUN Dan, et al. Impacts of anomaly of summer monsoon over the Southeast Asia on the early summer drought of Yunnan in 2005[J]. *Meteorological Monthly*, 2006, 32(6): 91 – 96. (in Chinese)
- 34 陶云, 郑建萌, 黄玮, 等. 云南春末夏初干旱的气候特征[J]. *自然灾害学报*, 2009, 18(1): 124 – 132.  
TAO Yun, ZHENG Jianmeng, HUANG Wei, et al. Climatic characteristics of Yunnan's drought in later spring and early summer [J]. *Journal of Natural Disasters*, 2009, 18(1): 124 – 132. (in Chinese)
- 35 晏红明, 段旭, 程建刚. 2005 年春季云南异常干旱的成因分析[J]. *热带气象学报*, 2007, 23(3): 300 – 306.  
YAN Hongming, DUAN Xu, CHENG Jian'gang. Study on a severe drought event over Yunnan in spring 2005 [J]. *Journal of Tropical Meteorology*, 2007, 23(3): 300 – 306. (in Chinese)