

砂仁光合作用的 CO_2 扩散限制与气孔限制分析

李 新^{1,2} 冯玉龙^{1*}

(1 中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部, 昆明 650223) (2 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘 要 目前常用从气体交换参数计算的胞间 CO_2 浓度 (C_i) 来计算气孔限制值 (L_s), 但由于胁迫情况下计算的 C_i 偏高常导致结果不准确。该文引入扩散限制分析概念, 以砂仁为例介绍了一种不需 C_i 的计算扩散限制值 (L_d) 的新方法。同时通过叶绿素荧光参数间接估算受干旱胁迫植株的 C_i (用 C_i' 表示) 计算气孔限制值 (L_s')。采用这 3 种方法分析了生长在 100% 和 40% 土壤相对湿度 (RSM) 下的砂仁 (*Amomum villosum*) 净光合速率的限制因素。结果表明两种水分状况下砂仁午后净光合速率的限制因素不同。100% RSM 下, 午后砂仁 L_s 没有升高, 说明光合作用气孔限制并未增强; 午后其 L_d 升高表明光合作用的 CO_2 扩散限制增强, 这主要是由叶肉阻力相对增大所致。40% RSM 下, 午后砂仁 L_s' 升高比 L_d 升高明显, 说明气孔阻力在所有扩散阻力中占主导作用, 是限制净光合速率的主要原因; 而其 L_s 午后并未升高, 暗示传统的气孔限制分析会得出非气孔限制的错误结论。 C_i' 低于 C_i , 说明干旱胁迫时传统的气体交换方法高估了 C_i 。上述结果都证明水分胁迫情况下传统方法不可靠, 该文介绍的两种新方法比较准确可靠, 同时使用两种新方法还可定性推测叶肉阻力的变化方向。

关键词 光合速率 胞间 CO_2 浓度 扩散限制 气孔限制 砂仁

CO_2 DIFFUSIONAL AND STOMATAL LIMITATIONS OF PHOTOSYNTHESIS IN *AMOMUM VILLOSUM*

LI Xin^{1,2} and FENG Yu-Long^{1*}

(1 Kunming Division, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China)

(2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract Photosynthetic rate is a function of not only the CO_2 concentration gradient between the outside and inside of the leaf, but also the CO_2 diffusional resistance. It is accepted that stomatal resistance is the greatest factor that controls CO_2 diffusional resistance and is thus a crucial factor influencing photosynthesis. Hence, adequate analysis of CO_2 diffusional resistance is necessary for understanding photosynthesis. Intercellular CO_2 concentrations (C_i) are often utilized to calculate stomatal limitation (L_s). This traditional analysis is unreliable when plants are under stress, because C_i cannot be accurately measured under such conditions. Here we introduced the concept of diffusional limitation and introduced a new method to calculate the diffusional limitation value (L_d) without using C_i . In addition, C_i' , estimated indirectly through chlorophyll fluorescence parameters (C_i'), was used to calculate a new stomatal limitation value (L_s') for plants grown under 40% relative soil moisture (RSM). We compared the L_s' , L_s and L_d for *Amomum villosum* grown under both 100% and 40% RSM . Photosynthetic rates (P_n) and stomatal conductance (G_s) decreased after noon in both RSM treatments, and P_n and G_s were both higher in 100% RSM than in 40% RSM . Under 100% RSM , L_s did not increase after noontime in *A. villosum*, indicating stomatal limitation of photosynthesis did not increase, whereas L_d increased indicating the diffusional limitation of photosynthesis increased due to the relatively high mesophyll resistance. Under 40% RSM , L_s' increased sooner than L_d after noon, indicating stomatal resistance was the dominant factor controlling diffusional resistance. In contrast, L_s , calculated using the traditional stomatal limitation method, did not increase under 40% RSM , which might lead us to the wrong conclusion that stomatal limitation was not a factor. The estimated value, C_i' , was lower than C_i , indicating that gas exchange system was overestimated using C_i under conditions of water stress. Our results suggest that the traditional method is unreliable under soil water stress conditions, and the two new methods presented are more reliable. Furthermore, mesophyll resistance can be estimated indirectly through the joint analysis of diffusional and stomatal limitation.

Key words Photosynthetic rate, Intercellular CO_2 concentration, Diffusional limitation, Stomatal limitation, *Amomum villosum*

CO_2 是光合作用的底物, 光合速率不仅是叶内外 CO_2 浓度差的函数, 也是 CO_2 扩散阻力的函数。 CO_2 扩散阻力是决定叶片光合速率高低的一个重要因素, 是光合作用研究中的一个重要内容。 CO_2 从叶片周围的空气中进入叶片内羧化部位的过程需要克服种种阻力, 包括边界层阻力、气孔阻力、细胞间隙阻力(以上称气相阻力)和被水饱和的细胞壁阻力、原生质膜阻力、原生质阻力、叶绿体被膜阻力、叶绿体间质阻力(以上称液相阻力)等(许大全, 2002)。 CO_2 从气孔下腔扩散到羧化部位这一过程中的总阻力可以称为叶肉阻力。在众多阻力中, 气孔阻力变化最大, 对光合作用的影响也最大。常用气孔限制值(Stomatal limitation, L_s)来表示气孔对光合作用的影响程度, 气孔限制值的计算方法主要有以下两种:

1) Farquhar 和 Sharkey(1982)的方法,

$$L_s = 1 - P_n / P_{n0} \quad (1)$$

P_n 是存在气孔阻力时实测的光合速率, P_{n0} 是气孔阻力为零即 $P_n - C_i$ 曲线上 C_i 为当时空气 CO_2 浓度时的光合速率。

2) Berry 和 Downton(1982)的方法,

$$L_s = 1 - C_i / (C_a - \Gamma) \cong 1 - C_i / C_a \quad (2)$$

Γ 为 CO_2 补偿点, C_a 为环境 CO_2 浓度, C_i 是胞间 CO_2 浓度。 C_4 植物 Γ 接近零, 可以忽略不计; 对 C_3 植物而言, 当 C_a 是 Γ 的几倍时, Γ 也可以忽略。实际上 Γ 不是零, 所以这样计算的 L_s 也偏高。

在实际操作中, 除上述偏差外, C_i 的准确性也值得探讨。由于技术问题 C_i 的直接测定还很困难。目前, C_i 是根据叶片的气体交换测定资料计算的, 依赖于叶片对水汽的气孔导度、光合速率、蒸腾速率等。用这种方法计算 C_i 有一个前提: 叶片上全部气孔行为一致, 并且都是开放的。当气孔不均匀关闭时, 计算得出的 C_i 仅对那些开放的气孔下腔是适用的, 而对于关闭的气孔下腔来说, 那里的 CO_2 浓度实际上接近 CO_2 补偿点, 计算值偏高(许大全, 2002)。气孔不均匀关闭现象经常发生(Thomas *et al.*, 1999), 如空气湿度较低(Cardon *et al.*, 1994)、水分胁迫(Downton *et al.*, 1988)、外源 ABA 处理(Terashima *et al.*, 1988; Mott, 1995)和光强变化(Eckstein *et al.*, 1996)均会导致气孔不均匀关闭。由于角质层对水的透性大于对 CO_2 的透性(John *et*

al., 1997), 气孔导度低时角质层失水比例增大(Munchow & Sinclair, 1989; Araus *et al.*, 1991)也将导致从气体交换系统得到的 C_i 偏高, 因为气体交换系统对 C_i 的计算不考虑气孔传导和角质层传导之间的差异(John *et al.*, 1997; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 1999)。高估的 C_i 可能导致光合作用非气孔限制的假象。

鉴于气孔限制分析中存在上述问题, 本文引入扩散限制分析的概念(Muraoka *et al.*, 2000), 以砂仁(*Amomum villosum*)为例介绍了一种不需 C_i 的计算扩散限制值($L_d = 1 - P_n / P_{na}$)的新方法(Muraoka *et al.*, 2000)。同时通过叶绿素荧光参数间接估算受干旱胁迫植株的胞间 CO_2 浓度(用 C_i' 表示)(Dai *et al.*, 1992), 并对 40% RSM 下生长的砂仁叶片进行气孔限制分析($L_s' = 1 - C_i' / C_a$)。将这两种方法与传统气孔限制分析方法($L_s = 1 - C_i / C_a$, Berry & Downton, 1982)比较, 指出扩散限制分析的优越性, 通过两种新分析方法的结合还可以定性推测叶肉阻力的变化方向。

1 材料和方法

1.1 试验材料和处理

砂仁属姜科豆蔻属多年生常绿草本, 其果实可做药用和香料, 是我国重点发展的“南药”。试验在中国科学院西双版纳热带植物园中进行, 该地区的自然概况见冯玉龙等(2001)的报道。通过黑色尼龙网遮荫使荫棚中的生长光强为自然光强的 50%。2003 年 9 月 15 日从热带雨林下砂仁种群中采得生长一致具有 2~3 片叶子的幼苗, 种在直径 35 cm、深 25 cm 的陶盆中, 每盆 1 株, 栽培基质由林内 10 cm 以上表土(砖红壤)与河沙按 7:3 的体积比混合而成。材料培养过程中每月施复合肥 1 次, 随时防治病虫害。2003 年 11 月 10 日将砂仁幼苗随机分为两组, 每组 20 株。当天开始水分处理, 土壤相对湿度分别为 100%(每天浇水使土壤水分饱和)和 40%。用称重法控制盆内土壤湿度, 每天下午 5:00 称重并计算耗水量, 根据耗水量补充土壤水分到 40% 土壤相对湿度。在荫棚内用无色透明塑料薄膜建遮雨棚, 排除雨水干扰。2004 年 3 月初开始测定各参数。

1.2 试验方法

1.2.1 气体交换和叶绿素荧光参数的测定

用 LI-6400 光合仪(LI-COR, USA)在不同温度下(1 天中的不同时间段)测定饱和水处理植株成熟叶片的 CO₂ 响应曲线,使用开放气路,空气通量为 0.5 L·min⁻¹,相对湿度为 65%,光强为饱和光,CO₂ 浓度分别为 800、600、400、300、200、150、100、50、20 和 0 μmol·mol⁻¹,每个 CO₂ 浓度下平衡 200 s 后测定。以胞间 CO₂ 浓度(*C_i*)为横轴对 *P_n* 作图(*P_n* - *C_i* 曲线)。测定前叶片在饱和光强(约 650 μmol·m⁻²·s⁻¹,依预备试验结果而定)下诱导 30 min,叶片与光源间有 10 cm 厚的流动水层,以控制叶温。饱和水处理的植株的成熟叶片在不同温度下(1 天中的不同时间段)的暗呼吸速率 *R_d* 是在叶片暗适应(用黑布包裹)15 min 之后在叶室内光强为零的条件下测定的。

2004 年 3 月 14 日测定光合和荧光参数的日变化,同时记录光合仪测得的叶温。由于气孔导度很低时从气体交换系统得到的 *C_i* 不准确(John *et al.*, 1997; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 1999),不便于做气孔限制分析,因此本试验中各参数日变化的测定从 10:20 开始,每隔 80 min 测定 1 次,共测 5 次: 10:20, 11:40, 13:00, 14:20 和 15:40。至 15:40 气孔导度已下降到很低的水平(图 4C)。采用 LI-COR 公司提供的透明荧光叶室同时测定叶绿素荧光参数,将便携式调制荧光仪 FMS2(Hansatech, 英国)的光缆探头通过叶室上盖的孔道以 45°角斜插入叶室中。每次测定时保证荧光探头不遮挡进入叶室中的太阳光。测定和计算作用光存在时 PS II 的实际量子效率 $\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s)/F_m'$,用 Φ_{PSII} 计算电子传递速率 $J_T = \Phi_{PSII} \times PPFD \times 0.84 \times 0.5$ (Genty *et al.*, 1989)。每一处理选取成熟健康生长部位相同(从顶端数第四叶位)的叶子 4 片(每株 1 片)进行测定,测定时保持叶片自然着生角度和方向不变。

1.2.2 扩散限制分析

扩散限制值(Diffusional limitation, *L_d*)指 CO₂ 从叶片周围的空气中进入叶片内部羧化部位的过程需要克服的各种物理阻力之和,包括边界层阻力、气孔阻力、叶肉阻力,用以衡量 CO₂ 扩散过程对光合速率的影响程度(Muraoka *et al.*, 2000)。

$$L_d = 1 - P_n/P_{na} \tag{3}$$

P_n 是实测的净光合速率, *P_{na}* 表示羧化部位 CO₂ 浓度等于叶片周围环境 CO₂ 浓度时的理论光合值(Muraoka *et al.*, 2000)。 *P_{na}* 可通过下列方程计

算。根据 Genty 等(1989)的方程得:

$$J_T = \Phi_{PSII} \times PPFD \times 0.84 \times 0.5 \tag{4}$$

J_T 表示非循环电子传递速率; *PPFD* 是入射到叶片表面的光通量密度(μmol·m⁻²·s⁻¹),假设入射到叶片表面的光能平均有 84% 被叶片吸收,并且平均分配到两个光系统。

忽略 Mehler 反应消耗的电子流,假定 *J_T* 只用于 1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)的羧化反应和加氧反应,根据 Farquhar 等(1980)的方程得:

$$J_T = 4V_C + 4V_O \tag{5}$$

$$P_n = V_C - 0.5V_O - R_d \tag{6}$$

V_C 和 *V_O* 分别表示 RuBP 羧化酶(Rubisco)的羧化速率和加氧速率; *R_d* 是暗呼吸速率。我们用下面的经验公式(不同温度下测定饱和水处理植株叶片的暗呼吸速率,然后回归统计得到,图 1)计算砂仁叶片在 50% 相对光强下的暗呼吸速率。

$$R_{d(50\%)} = 0.0708 \exp(0.0883T_L) \tag{7}$$

T_L 表叶温,单位是摄氏度。

V_C/V_O 由 Rubisco 专一因子(Rubisco specificity factor, *S*; mol·mol⁻¹ in gas phase)和 Rubisco 催化部位的 CO₂ 与 O₂ 摩尔分数比(*C/O*)决定(Laing *et al.*, 1974); 这里假定 *O* 和空气中的氧浓度相同(210 000 μmol·mol⁻¹)。

$$V_C/V_O = S(C/O) \tag{8}$$

忽略暗呼吸释放的 CO₂, CO₂ 补偿点 Γ 可以从方程(8)得出,因为这时理论上 *V_C* = 0.5 *V_O*。

$$\Gamma = 0.5O/S \tag{9}$$

Γ 是 *P_n* - *C_i* 曲线初始段(*C_i* 在 30 ~ 200 μmol·mol⁻¹之间)的直线回归方程在 *x* 轴的截距。不同温度下测定饱和水处理的砂仁叶片 *P_n* - *C_i* 曲线,得到 *S* 随叶温变化的回归方程(图 2):

$$S = 4.9026T_L^2 - 395.27T_L + 9216.7 \tag{10}$$

将从方程(10)得到的 *S* 和 *C* = *C_a*, *O* = 210 000 μmol·mol⁻¹代入方程(8),可得:

$$V_C = V_O/\Phi \tag{11}$$

其中, $\Phi = (210\,000/C_a)/S$

将方程(11)代入方程(6)得:

$$P_{na} = (1/\Phi - 0.5)V_O - R_d \tag{12}$$

再将方程(11)代入方程(5)得:

$$J_T = 4(1/\Phi + 1)V_O \tag{13}$$

$$V_O = J_T/[4(1/\Phi + 1)] \tag{14}$$

将方程(14)代入方程(12)得:

$$P_{na} = (1/\Phi - 0.5)J_T/[4(1/\Phi + 1)] - R_d \tag{15}$$

将方程(15)代入方程(3)得：

$$L_d = 1 - P_n / [(1/\Phi - 0.5) J_T / 4(1/\Phi + 1) - R_d]$$

(16)

测定荧光参数后, J_T 可由方程(4)计算出, $\Phi = (210\,000/C_a)/S$, 其中 S 可由方程(10)计算出, R_d 可由方程(7)计算出。

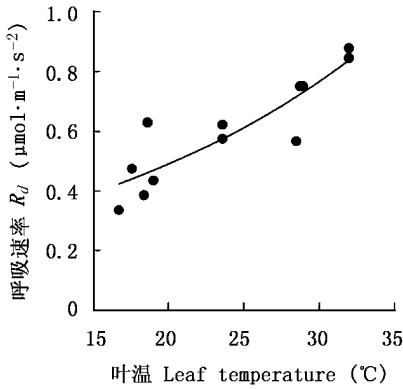


图 1 砂仁叶片温度与暗呼吸速率(R_d)之间的回归关系
Fig.1 The regressive relationship between leaf temperature and dark respiration rate (R_d) for *Amomum villosum*

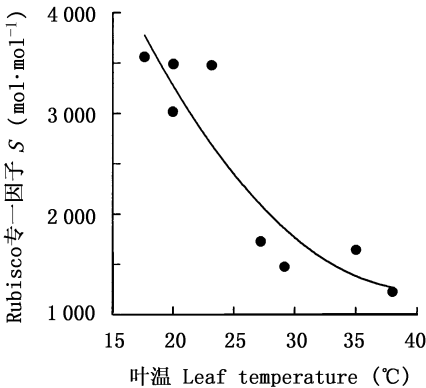


图 2 砂仁叶片温度与 Rubisco 专一因子(S)之间的回归关系
Fig.2 The regressive relationship between leaf temperature and Rubisco specificity factor (S) for *Amomum villosum*

1.2.3 用荧光参数估计 C_i 进行气孔限制分析

Dai 等(1992)提出对于灌溉良好的植物,由气体交换系统得到的 C_i 是准确可信的,可以用饱和水处理植株的 Φ_{PSII}/P_n 和其气体交换系统计算的 C_i 之间的回归关系来估算水分胁迫植物的 C_i 值,并首先将这种基于叶绿素荧光参数估算 C_i 的方法用于短期内叶片对叶内外高蒸汽压差的响应。这种方法后来被用于叶片对脱落酸响应的研究中(Meyer & Genty, 1998)及长期水分胁迫的研究中(Lal et al., 1996; Sánchez-Rodríguez et al., 1999)。通过饱和水

处理砂仁植株得出 Φ_{PSII}/P_n 和其气体交换系统计算的 C_i 之间的回归方程, Φ_{PSII}/P_n 与 C_i 呈负相关(图 3), $C_i = -96.535 \ln(\Phi_{PSII}/P_n) - 40.985$ 。忽略光呼吸和 Mehler 反应的影响,这种数量关系同样适用于干旱处理的植株,因此只需测量干旱胁迫植株的 Φ_{PSII} 和 P_n ,便可估算出干旱植株的胞间 CO₂ 浓度(用 C_i' 表示)。计算饱和水处理植株的气孔限制值 $L_s = 1 - C_i/C_a$;用于干旱处理植株的 C_i 和 C_i' 分别计算其气孔限制值($L_s = 1 - C_i/C_a$, $L_s' = 1 - C_i'/C_a$)。

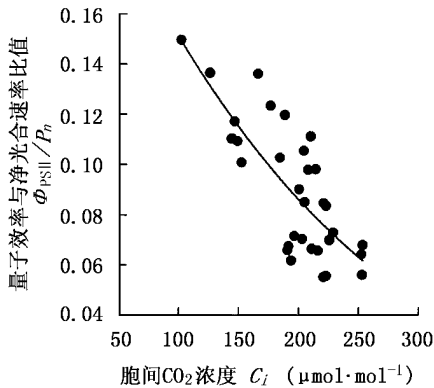


图 3 饱和水处理砂仁非循环电子传递的量子效率与净光合速率的比值(Φ_{PSII}/P_n)和胞间 CO₂ 浓度(C_i)之间的回归关系
Fig.3 The regressive relationship between the ratio of non-cycling quantum yield of PSII electron transport to net photosynthetic rate (Φ_{PSII}/P_n) and intercellular CO₂ concentration (C_i) for *Amomum villosum* grown under 100% relative soil moisture

2 实验结果

2.1 砂仁叶片气体交换参数及 Φ_{PSII} 的日变化

两种水分处理下砂仁净光合速率、蒸腾速率和气孔导度的日变化都呈单峰曲线形。干旱处理明显降低了砂仁叶片的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和 PSII 电子传递的量子效率(图 4)。干旱处理植株净光合速率下降约 40%,与饱和水处理植株相比干旱处理植株蒸腾速率下降早(图 4B)。

2.2 砂仁叶片 L_d 、 L_s 和 L_s' 的日变化

中午两种处理的 L_d 、饱和水处理的 L_s 和干旱处理的 L_s' 都有一个明显的低谷,之后又逐渐升高(图 5)。与此对应,中午气孔导度升至一天中的最高值,之后开始缓慢下降(图 4C)。 L_d 在 14:20 左右达到午后的最高值,之后略降低(图 5A);而 L_s 和 L_s' 在 14:20 之后仍在升高(图 5B)。干旱处理植株的 L_d 和 L_s' 始终高于饱和水处理植株(图 5)。相同处理下砂仁叶片 L_d 均高于其 L_s 或 L_s' , L_d 在 80% 到 95% 之间, L_s 和 L_s' 在 40% 到 75% 之间(图 5)。这是

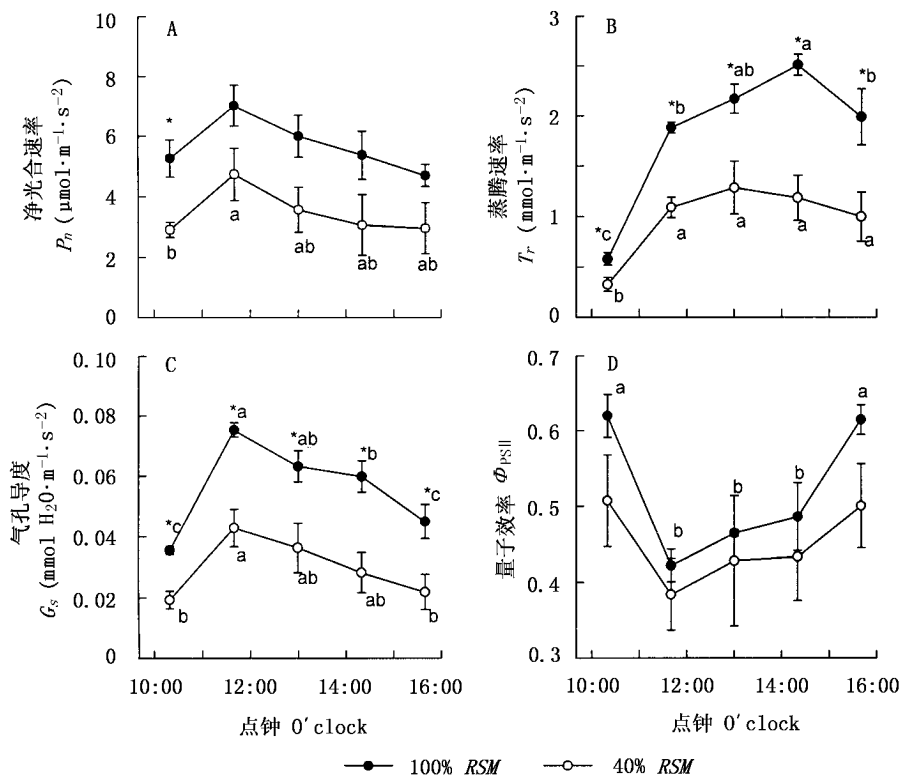


图4 不同土壤相对湿度下生长的砂仁净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和非循环电子传递的量子效率(Φ_{PSII})的日变化
Fig.4 The diurnal changes of net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), stomatal conductance (G_s) and non-cycling quantum yield of PSII electron transport (Φ_{PSII}) for *Amomum villosum* grown under different relative soil moistures
数据为4次重复的平均值 $\pm$ 标准误,不同字母表示相同水分处理不同时间测定值差异显著,*表示两种水分处理间相同时间测定值差异显著($p < 0.05$) The data were the mean $\pm$ SE of 4 independent experiments. Different letters indicated significant difference within treatment. * indicated significant difference between treatments($p < 0.05$)

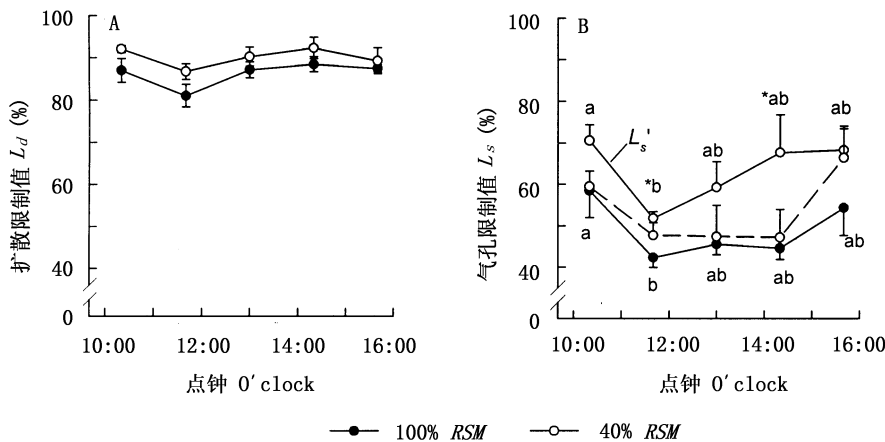


图5 不同相对土壤含水量下生长的砂仁的扩散限制值(L_d)与气孔限制值(L_s)的日变化
Fig.5 The diurnal changes of diffusional limitation (L_d) and stomatal limitation (L_s) for *Amomum villosum* grown under different relative soil water moistures
图注同图4 Notes see Fig.4

由于扩散限制分析考虑了 CO_2 扩散路径中的所有阻力,而气孔限制分析仅考虑了 CO_2 从环境到气孔下

腔的阻力,也表明不能忽视 CO_2 在叶肉中的扩散阻力。干旱处理植株的 L_s 明显低于其 L_s' ,更接近于

饱和水处理植株的 L_s (图 5B), 干旱处理植株用气体交换系统直接计算的 C_i 明显高于叶绿素荧光参数间接估算的 C_i' (图 6)。

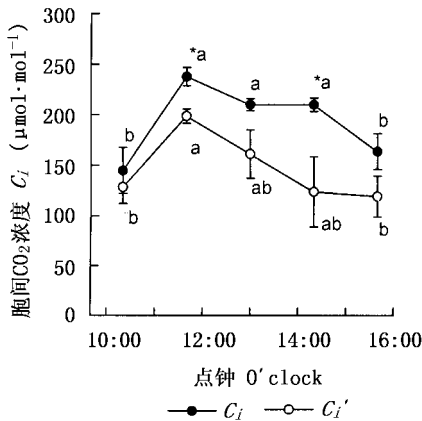


图 6 40% RSM 气体交换系统计算的胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 与叶绿素荧光参数估算的胞间 CO₂ 浓度 (C_i') 的比较
Fig.6 Intercellular CO₂ concentration calculated by gas exchange system (C_i) and estimated through chlorophyll fluorescence parameters (C_i') for *Annonum villosum* grown under 40% RSM
图注同图 4 Notes see Fig.4

3 讨 论

叶片内部对光合作用的限制包括扩散限制和生化限制两个方面, 非扩散限制就是生化阻力, 因此可以用 L_d 的变化趋势来判断扩散阻力与生化阻力对光合作用影响的相对大小。气孔限制描述 CO₂ 从外界空气传递到气孔下腔这一过程中的气相阻力, 然而非气孔限制的含义却很广泛且含糊不清, 非气孔限制既包括叶片内的气相和液相的物理阻力, 也包括生化阻力, 无法区分叶肉内物理阻力和生化阻力的相对重要性 (Centritto *et al.*, 2003)。在非气孔限制情况下, 由于 CO₂ 从气孔下腔到羧化部位这一过程中的扩散阻力也会随环境变化而变化, 所以我们不能确定是否发生了生化限制。在轻度胁迫下, 若分析得出光合作用受非气孔因素限制, 就可能错误地推出植物的光合作用已受到生化限制, 甚至光合器官已受到损害。同样的情况下若采用扩散限制分析, 就会得出扩散限制仍占主导地位, 这就避免了在轻度胁迫时光合器官可能已受到损伤的误解。午后饱和水处理的砂仁 L_s 并没有明显升高 (图 5B), 表明此时光合作用气孔限制并未升高, 气孔限制不是光合速率进一步降低的原因, 那么究竟是由于生化阻力增大还是非气孔的扩散阻力增大造成的呢? 通过扩散限制分析可以看出午后饱和水处理的砂仁 L_d 升高 (图 5A), 表明此时净光合速率降低主要是

由于扩散限制升高而非生化阻力的影响, 扩散限制升高则是叶肉内部阻力相对增大的结果。午后干旱处理的砂仁 L_s' 升高幅度大于 L_d 的升高幅度 (图 5), 说明 40% RSM 的干旱强度下, 气孔阻力在所有扩散阻力中占主导作用, 是砂仁午后净光合速率下降的主要原因, 干旱导致了气孔限制。

植株受干旱胁迫时气体交换系统直接计算的 C_i 高于用叶绿素荧光参数间接估算的 C_i' (图 6), 导致了气孔限制值的低估。若采用 L_s 就会得出干旱胁迫时砂仁叶片光合作用受非气孔限制的错误结论。可见, C_i 的准确性是能否得出正确结论的关键所在。

通过气孔限制和扩散限制分析可以明确光合作用是受气孔限制还是生化限制, 研究者可以根据目的选择适当的分析方法。如需单独研究叶肉中的 CO₂ 扩散情况, 可以参考 Loreto 等 (1992a, 1992b) 总结的 3 种判断叶肉导度的方法: ¹³C 同位素法、恒定电子传递法和变化电子传递法。第一种方法比较准确, 但所需设备复杂, 耗资多, 耗时长。后两种方法是基于模型的, 较简单, 需同时使用光合仪和调制荧光仪, 但这两种方法都需用 C_i 计算叶肉导度, 干旱等胁迫下光合仪给出的 C_i 是不准确的。此时, 我们可以通过扩散限制和气孔限制分析定性推测叶肉阻力的变化方向而不必测叶肉导度。本文通过扩散限制与气孔限制分析得出, 饱和水处理的砂仁植株中午叶肉阻力相对增大是限制光合速率的主要因素。

气孔限制分析较直观简便, 但对 C_i 的准确性要求较高。因此, 在气孔导度低或发生环境胁迫时, 需要一种相对准确的计算 C_i 的方法方可使用。本文介绍了一种利用 Φ_{PSII}/P_n 和 C_i 之间的回归关系估算 C_i 的方法, 这种方法没考虑光呼吸和 Mehler 反应对这种关系的可能影响。 Φ_{PSII} 反映 PS II 非循环电子传递的实际量子效率, 传递的电子流除了用于光合碳同化之外还用于其它途径, 如光呼吸和 Mehler 反应等, 饱和水处理植株和胁迫处理植株这些过程的变化将改变 Φ_{PSII}/P_n 和 C_i 之间的回归关系。但有试验证明 Mehler 反应增强时 Φ_{PSII} 的改变并不显著 (Arisi *et al.*, 1998)。因此与传统的气孔限制分析方法相比准确性大大提高。

参 考 文 献

Araus JL, Febrero A, Vendrell P (1991). Epidermal conductance in different parts of durum wheat grown under Mediterranean conditions: the role of epicuticular waxes and stomata. *Plant, Cell and Environment*, 14, 545 – 458.

- Arisi AM, Cornic G, Jouanin L, Focher CH (1998). Overexpression of iron superoxide dismutase in transformed poplar modifies the regulation of the photosynthesis at low CO₂ partial pressure or following exposure to the prooxidant herbicide methyl viologen. *Plant Physiology*, 117, 565 – 574.
- Berry JA, Downton WJS (1982). Environmental regulation of photosynthesis. In: Govindjee NY ed. *Photosynthesis* Vol. II. Academic Press, New York, 263 – 343.
- Cardon ZG, Mott KA, Berry JA (1994). Dynamics of patchy stomatal movements, and their contribution to steady-state and oscillating stomatal conductance calculated using gas-exchange techniques. *Plant, Cell and Environment*, 17, 995 – 1007.
- Centritto M, Loreto F, Chartzoulakis K (2003). The use of low [CO₂] to estimate diffusional and non-diffusional limitations of photosynthetic capacity of salt-stressed olive saplings. *Plant, Cell and Environment*, 26, 585 – 594.
- Dai Z, Edwards GE, Ku MSB (1992). Control of photosynthesis and stomatal conductance in *Ricinus communis* L. (castor bean) by leaf to air vapor pressure deficit. *Plant Physiology*, 99, 1426 – 1434.
- Downton WJS, Loveys BR, Grant WJR (1988). Non-uniform stomatal closure induced by water stress causes putative non-stomatal inhibition of photosynthesis. *New Phytologist*, 110, 503 – 509.
- Eckstein J, Beyschlag W, Mott KA, Ryel RJ (1996). Changes in photon flux can induce stomatal patchiness. *Plant, Cell and Environment*, 19, 1066 – 1074.
- Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149, 79 – 80.
- Farquhar GD, Sharkey TD (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33, 317 – 345.
- Feng YL (冯玉龙), Feng ZL (冯志立), Cao KF (曹坤芳) (2001). The protection against photodamage in *Amomum villosum* Lour. *Acta Phytophysiologica Sinica* (植物生理学报), 27, 483 – 488. (in Chinese with English abstract)
- Genty B, Briantais JM, Baker NR (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 990, 87 – 92.
- John S, Boyer S, Wong C, Farquhar CD (1997). CO₂ and water vapor exchange across leaf cuticle (epidermis) at various water potentials. *Plant Physiology*, 114, 185 – 191.
- Laing WA, Ogren WL, Hageman RH (1974). Regulation of soybean net photosynthesis CO₂, O₂, and ribulose 1,5-diphosphate carboxylase. *Plant Physiology*, 54, 678 – 685.
- Lal A, Ku MSB, Edwards GE (1996). Analysis of inhibition of photosynthesis due to water stress in the C₃ species *Hordeum vulgare* and *Vicia faba*: electron transport, CO₂ fixation and carboxylation capacity. *Photosynthesis Research*, 49, 57 – 69.
- Loreto F, Harley PC, Giorgio DM, Sharkey TD (1992a). Theoretical considerations when estimating the mesophyll conductance to CO₂ flux by analysis of the response of photosynthesis to CO₂. *Plant Physiology*, 98, 1429 – 1436.
- Loreto F, Harley PC, Giorgio DM, Sharkey TD (1992b). Estimation of mesophyll conductance to CO₂ flux by three different methods. *Plant Physiology*, 98, 1437 – 1443.
- Meyer S, Genty B (1998). Mapping intercellular CO₂ mole fraction (C_i) in *Rosa rubiginosa* leaves fed with abscisic acid by using chlorophyll fluorescence imaging. *Plant Physiology*, 116, 947 – 957.
- Mott KA (1995). Effects of patchy stomatal closure on gas exchange measurements following abscisic acid treatment. *Plant, Cell and Environment*, 18, 1291 – 1300.
- Munchow RC, Sinclair TR (1989). Measurement of transpiration and leaf stomatal size among genotypes of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Plant, Cell and Environment*, 12, 425 – 431.
- Muraoka H, Tang Y, Terashima I, Koizumi H, Washitani I (2000). Contributions of diffusional limitation, photoinhibition and photorespiration to midday depression of photosynthesis in *Arisaema heterophyllum* in natural high light. *Plant, Cell and Environment*, 23, 235 – 250.
- Sánchez-Rodríguez J, Pérez P, Martínez-Carrasco R (1999). Photosynthesis, carbohydrate levels and chlorophyll fluorescence-estimated intercellular CO₂ in water-stressed *Casuarina equisetifolia* Forst. & Forst. *Plant, Cell and Environment*, 22, 867 – 873.
- Terashima I, Wong SC, Osmond CB, Farquhar GD (1988). Characterization of non-uniform photosynthesis induced by abscisic acid in leaves having different mesophyll anatomies. *Plant and Cell Physiology*, 29, 385 – 394.
- Thomas NB, Farquhar GD, Mott KA (1999). Carbon-water balance and patchy stomatal conductance. *Oecologia*, 118, 132 – 143.
- Xu DQ (许大全) (2002). *Photosynthetic Efficiency* (光合作用效率) 1st edn. Shanghai Science and Technology Publishing House, Shanghai, 84 – 98. (in Chinese)

责任编辑: 林植芳 责任编辑: 张丽赫