

问题讨论 Discussion

关于净光合速率和胞间 CO_2 浓度关系的思考

陈根云, 陈娟, 许大全*

中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所, 上海 200032

Thinking about the Relationship between Net Photosynthetic Rate and Inter-cellular CO_2 Concentration

CHEN Gen-Yun, CHEN Juan, XU Da-Quan*

Institute of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institutes for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China

胞间 CO_2 浓度(C_i)是光合生理生态研究中经常用到的一个参数。特别是在光合作用的气孔限制分析中, C_i 的变化方向是确定光合速率变化的主要原因和是否为气孔因素的必不可少的判断依据(Farquhar 和 Sharkey 1982; 许大全 1997)。许多现代化的光合作用测定仪器在显示叶片光合速率测定结果的同时,也记录下根据气体交换资料计算出来的相应的 C_i 值,为光合作用的气孔限制分析提供了便利条件。可是,这种计算的 C_i 值仅仅在叶片上全部气孔的开放或关闭行为均匀一致的前提下才是正确的。当叶片气孔发生不均匀关闭现象即一部分气孔开放而另一部分气孔关闭(Downton 等 1988a, b; Ward 和 Drake 1988)时,计算的 C_i 值仅仅对那些开放的气孔下腔来说是正确的,因为它远高于那些关闭的气孔下腔内实际的 C_i 值,于是难免导致把气孔关闭引起的光合速率降低归因于非气孔因素的错误判断。在植物遭受严重水分胁迫条件下进行气孔限制分析时尤其应当注意这个问题。

实际上, C_i 的大小取决于4个可能变化的因素:叶片周围空气的 CO_2 浓度、气孔导度、叶肉导度(g_m)和叶肉细胞的光合活性。空气的 CO_2 浓度增高、气孔导度与叶肉导度增大和叶肉细胞的光合活性降低都可以导致 C_i 的增高;而空气的 CO_2 浓度降低、气孔导度与叶肉导度减小和叶肉细胞的光合活性提高都可以导致 C_i 的降低。当空气的 CO_2 浓度恒定不变时, C_i 变化是气孔导度、叶肉导度和叶肉细胞光合活性变化的代数和。近20年来积累的大量证据表明, g_m 足够小,可以明显限制光合作

用。最近, Flexas 等(2008)重新考察了多种功能型植物 g_m 的变化范围和可能的生理基础及其生态意义。

看到本文题目,有人可能会说,二氧化碳是光合作用碳同化的底物,它的浓度高时光合速率必然高,两者之间必然呈正相关,还有什么好思考的。然而,问题似乎没有这样简单。在研究实践中,可能会遇到多种不同的情况。

1 负相关

在一些情况下可以统计到两者呈负相关。(1)在不能使光合作用饱和的有限光下,叶片净光合速率随光强变化而变化的过程中,光合速率与胞间

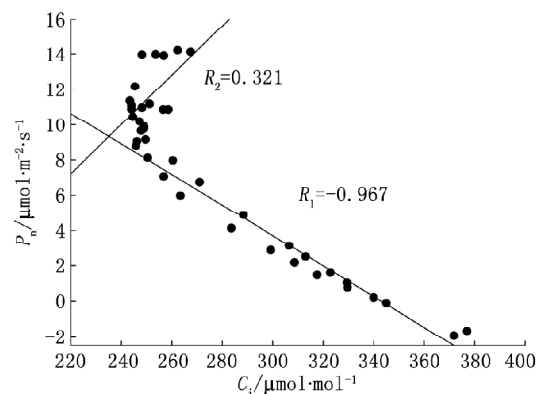


图1 小麦剑叶光响应过程中净光合速率(P_n)与胞间 CO_2 浓度(C_i)的关系
在中国科学院禹城实验站测定,下同。

收稿 2009-10-09 修定 2009-11-23

资助 国家重点基础研究发展规划(2005cb121106)。

* 通讯作者(E-mail: dqxu@sippe.ac.cn; Tel: 021-54924231)。

CO₂ 浓度之间呈负相关(图 1)。这种负相关说明, 光合速率随光强增加而增高主要是叶肉细胞的光合活性增大的结果, 而不是 C_i 降低的结果。相反, C_i 降低是叶肉细胞光合活性增大乃至光合速率增高的结果。显然, 不能由这种负相关得出 C_i 越低光合速率会越高的错误结论。(2) 水稻剑叶上中下不同部位的光合速率与胞间 CO₂ 浓度之间呈负相关(Zhang 等 2005)。这种负相关可能意味着, 叶片中部的高羧化活性以至高光合速率导致了低 C_i, 而不是相反。与此相类似, (3) 一株水稻中不同分蘖的剑叶的光合速率与胞间 CO₂ 浓度之间呈负相关(Zhang 等 2005)。这种负相关可能是不同分蘖的剑叶羧化活性不同的反映, 可以说高羧化活性是低 C_i 的原因。

2 正相关

在另一些情况下, 可以统计到两者呈正相关。(1) 叶片净光合速率随 CO₂ 浓度变化而变化的过程中, 光合速率与胞间 CO₂ 浓度之间呈正相关(图 2)。这种正相关说明, 光合速率的增高是 C_i 增高的结果, 是两者关系的规律性反映。(2) 当叶片暴露在干空气中之后, 光合速率与胞间 CO₂ 浓度之间也呈正相关(图 3)。这种正相关说明, 光合速率的降低是气孔导度降低引起的 C_i 降低的结果, 所以叶片光合速率的降低应当主要归因于气孔因素, 而不是非气孔因素。

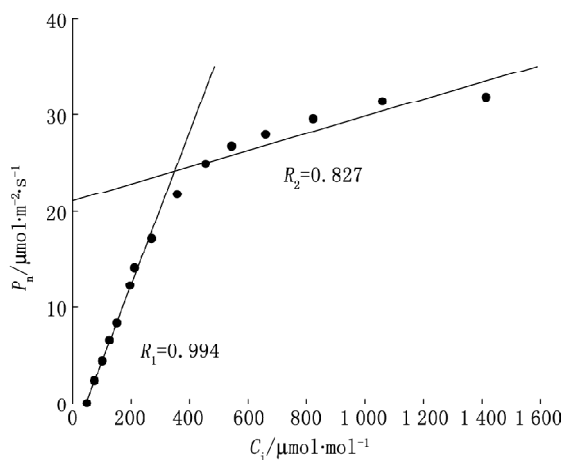


图2 小麦剑叶光合作用对 CO₂ 响应过程中净光合速率(P_n)与胞间 CO₂ 浓度(C_i)的关系

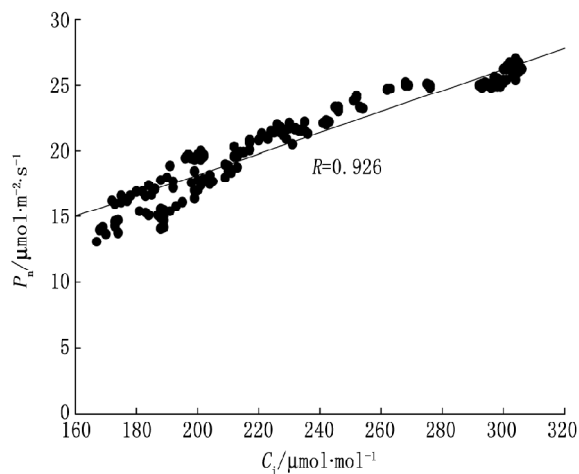


图3 在干空气中水稻剑叶净光合速率(P_n)与胞间 CO₂ 浓度(C_i)的关系

3 无相关

有时候可能会遇到更复杂的情况。例如, 在对光合速率日变化资料进行相关分析时, 如果把全天的资料放在一起分析, 会得到光合速率与胞间 CO₂ 浓度之间基本上无相关的结果; 如果把一天分成上午、中午和下午 3 个不同时段来分析, 可以得到上午、中午两者呈负相关而下午两者却无相关的结果(图 4-a~d)。上午的负相关可能说明, C_i 的降低主要是在光合作用的光诱导过程中叶肉细胞的光合活性随光强增高而增高的结果; 中午的负相关可能说明, C_i 的增高主要是某种原因引起的叶肉细胞光合活性降低的结果。

至于下午的无相关, 一时还难以解释。不过, 有一点似乎可以肯定, 那种把不同情况下获得的资料不分青红皂白地放到一起分析一些参数之间的相关性(例如图 4-a)的作法, 不是好办法, 难以得到清晰可靠的结论。这也不难理解, 因为在不同情况下决定叶片光合速率高低的主要因子是不同的, 不同因子之间的相互作用是错综复杂的。

4 结论

两个参数之间相关还是不相相关、正相关还是负相关的分析结果本身也许并不重要, 重要的是它说明什么, 表明了什么因果关系。所以, 得到相关与否的结果并不是分析的结束, 而是分析的开始, 不应当在起点止步不前, 半途而废, 而应当继续分析, 透过现象看本质, 直至获得关于它们之间因果关系的正确结论。

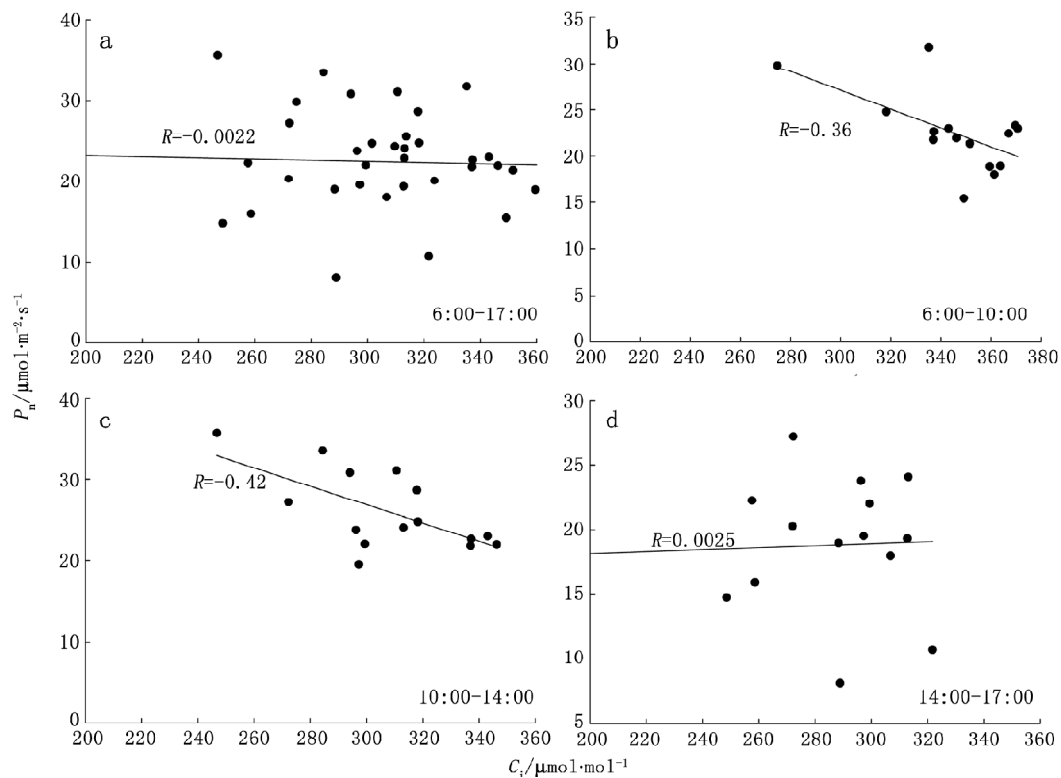


图4 小麦剑叶光合作用日变化过程中净光合速率(P_n)与胞间 CO_2 浓度(C_i)的关系
测定在籽粒灌浆期进行, 共测定 5~6 片叶片。

参考文献

- 许大全(1997). 光合作用气孔限制分析中的一些问题. 植物生理学通讯, 33: 241~244
- Downton WJS, Loveys BR, Grant WJR (1988a). Stomatal closure fully accounts for the inhibition of photosynthesis by abscisic acid. *New Phytol*, 108: 263~266
- Downton WJS, Loveys BR, Grant WJR (1988b). Non-uniform stomatal closure induced by water stress causes putative non-stomatal inhibition of photosynthesis. *New Phytol*, 110: 503~510
- Farquhar GD, Sharkey TD (1982). Stomatal conductance and

- photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol*, 33: 317~345
- Flexas J, Ribas-Carbo M, Diaz-Espejo A, Galmes J, Medrano H (2008). Mesophyll conductance to CO_2 : current knowledge and future prospects. *Plant Cell Environ*, 31: 602~621
- Ward DA, Drake BG (1988). Osmotic stress temporarily reverses the inhibitions of photosynthesis and stomatal conductance by abscisic acid—evidence that abscisic acid induces a localized closure of stomata in intact, detached leaves. *J Exp Bot*, 39: 147~155
- Zhang D-Y, Wang X-H, Chen Y, Xu D-Q (2005). Determinant of photosynthetic capacity in rice leaves under ambient air conditions. *Photosynthetica*, 43: 273~276