

光、温度、水蒸汽压亏缺及二氧化碳对番木瓜 (*Carica papaya*)光合作用的影响*

林植芳

詹姆士·阿勒林格

(中国科学院华南植物研究所)

(美国犹他大学生物系)

提 要

三个番木瓜栽培种“岭南”、“2×0.7”和“4×2”的净光合率随入射光强度增高而增大。光合作用光饱和现象出现在 $0.7 \sim 0.8 \text{ m mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。量子 ϕ 额 ($\text{mol CO}_2/\text{mol 吸收量子}$) 为 0.042~0.048，相近于已测定过的 C_3 植物。气孔对 CO_2 的传导率和蒸腾作用亦随入射光强度增高而增大。细胞间 CO_2 浓度在叶温 25°C 时为 $260 \mu\text{l.l}^{-1}$ ，在近于光补偿点时为最大。蒸腾作用和净 CO_2 同化率皆随入射量子流增高而增大。

三个栽培品种木瓜的光合作用最适温度为 25°C。蒸腾作用及气孔对 CO_2 及水分丧失的传导率以 35°C 为最大。光合作用的补偿点为 $50 \mu\text{l.l}^{-1}$ ，相近于多数 C_3 植物。气孔对细胞间 CO_2 浓度变化的反应敏感。

水蒸汽压亏缺(VPD)从 6 毫巴增至 26 毫巴时，“4×2”和“岭南”的净光合作用降低 32~33%， “2×0.7”则降低 19%。当 VPD 在 19 毫巴时，蒸腾作用最大。VPD 增大则降低水分利用效率。结果亦表明气孔传导率对限制木瓜叶子光合作用的意义。

引 言

番木瓜(*Carica papaya*)是一种高产的热带水果。在美国的夏威夷、佛罗里达等州及其他地方，人们种植木瓜以收获果实及花蜜。番木瓜也是一种南方常见的水果。番木瓜原产热带美洲。目前已广泛分布于热带和亚热带地区。美国夏威夷州的木瓜年单位面积产量大约 3500 斤/亩。中国广东省的木瓜年单位面积产量平均约为 7000 斤/亩。

种植番木瓜已有很长的历史，然而对番木瓜生理学的研究几乎是空白。只有一篇文章涉及受花叶病影响的叶片的光合作用(Decker 和 Tio 1958)。因此，了解更多关于番木瓜的基本生理特性甚为必要，这将有助于人们认识那些限制其生长、产量及分布的因素，从中探求丰产的途径。我们的兴趣在于对番木瓜完整叶片光合作用的研究。其目的是分析外部及内部因素对番木瓜叶片光合作用的影响，包括环境条件的影响、叶片个体发育中的光合作用特性的变化以及发育不同的叶片光谱特征等。本文报道了关于光强度、温度、水蒸汽压亏缺以及二氧化碳浓度对番木瓜叶片的光合作用、蒸腾作用以及气孔对 CO_2 转移的传导率的影响。

1982年4月6日收到。

* 本工作在美国犹他大学生物系完成。承郭俊彦、孙谷畴两位同志协助整理，特此致谢。

材料和方法

生长条件 本试验采用三个番木瓜栽培品种，即岭南、 2×0.7 及 4×2 。种子采自广州市河南园艺场，栽培在美国犹他大学生物系的温室。植株种植在盛有标准盆栽土壤混合物的塑料盆中（25×29cm）。每周施两次营养液。温室的温度是 30°C (白天)/ 18°C (晚上)。叶温接近气温。光暗周期为 13/11 小时，中午的光辐射为 $1.2 \text{ m mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 光源由钠及金属卤化物的 1000 WHID 灯加上天然光照混合而成。相对湿度为 20~60%。叶片的微气候条件是用 CR-1 micrologger 测量的。

CO₂ 交换的测定 CO₂ 交换 (光合作用) 及蒸腾作用是用开放式气体循环交换系统同时测定的 (Ehleringer 与 Björkman, 1977)。叶室 (内部体积 1.2 升) 有水夹套，叶室的镍壁涂有铝，其中有四个高速的小风扇 (Minronel, Hudson, Mass) 保持高的边界层传导性。

被测定的叶片是植株顶部的第三或第四片。将单个连体叶片的一部分 (36~50 cm²) 密封在叶室中。通入叶室的空气流量为 39 升/分。将通过叶室之前和之后的一部分空气泵引入相对湿度探测器 (model HMP 14V, Weathermeasure crop, Sacramento, Calif.) 及红外线 CO₂ 分析仪 (model Mark 11, Analytical Development Crop., Hoddesdon, England) 中分别测定水蒸汽含量及 CO₂ 浓度的变化。两个连接到叶片下表面的热电偶用于测量叶片温度。

温度反应曲线通常从 25°C 开始，得到稳定的光合作用值后，随后以 5°C 间隔降温至 15°C 。当温度回升到 25°C 并得到与第一点相似的数值后，继续以 5°C 间隔升温至 $40\sim45^{\circ}\text{C}$ 。测定时光强度为 $1.5 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ($400\sim700\text{nm}$)，VPD = 10 毫巴。外界 CO₂ 浓度为 $33\mu\text{a} \pm 0.5$ ($= 330 \pm 5 \mu\text{l l}^{-1}$)

光合作用光反应曲线由高光强开始做起，叶片先曝露在约 $20 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ($400\sim700\text{nm}$) 下，待得到稳定的光合率后，在光源和叶室之间加入无色金属网以逐步降低光强度。

通常，光合作用和蒸腾作用是在叶温 25°C 、 $330 \mu\text{l l}^{-1}$ CO₂ 及 VPD 为 10 毫巴下测定的。净光合率 (P_n) 由进入和流出叶室气体中 CO₂ 浓度差计算而得。蒸腾作用 (T_r) 由进入气流中 (VP_{in}) 和出来气流中 (VP_{out}) 的水蒸汽含量计算：

$$P_n = \frac{(4 \text{ CO}_2) (F) (K_p)}{(L)} \quad (1)$$

$$T_r = \frac{(VP_{out} - VP_{in}) (F) (18)}{(K_T) (L)} \quad (2)$$

这里， F 是空气流量； L 是叶面积， K_p 是从 $\mu\text{l l}^{-1}$ 转换为 $\mu\text{ mol m}^{-3}$ 的常数， K_T 是每个 mol 的气体体积。细胞内部空间的 CO₂ 浓度 (C_i) 为

$$C_i = C_a - P_n / C_{CO_2} \quad (3)$$

C_a 是外界 CO₂ 浓度， C_{CO_2} 是叶片对 CO₂ 的传导率。

水蒸汽压亏缺 (VPD) 是

$$VPD = VPL - VP_{out} \quad (4)$$

VPL 及 VP_{out} 是叶片的饱和蒸汽压 (在叶温下) 及从叶室出来的气流的蒸汽压。

叶片对水分丧失的传导率 (C_{H_2O}) 按下面公式计算：

$$C_{H_2O} = \frac{(VP_{out} - VP_{in}) (F)}{(VPD) (L)} \quad (5)$$

气孔对 CO₂ 扩散的传导率是

$$C_{CO_2} = C_{H_2O} / 1.56 \quad (6)$$

水分利用效率以蒸腾水分的毫克数及同化的 CO₂ 毫克数的比例表示。

结果和讨论

一、光合作用和蒸腾作用对光强的反应

光是影响光合作用的最重要的因子。在自然条件下, 净光合率通常为入射到叶片上的太阳辐射所限制。尽管已在一系列的植物研究过光和光合作用之间的基本关系。但由于光饱和辐射、光补偿点及暗呼吸率的变化, 这种光—光合作用关系的绝对效率仍然有着多样性。

图1说明番木瓜的净光合作用(P_n)对入射量子通量变化的反应。净光合率随入射光强度增高而增大, 最后达至最大值。两个栽培品种“岭南”及“ 2×0.7 ”的有效光合作用饱和点(95%的最大值)出现在 $0.8 \text{ m mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 处。光合作用曲线在低光强度下(0至 $0.4 \text{ m mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)急剧上升。此后, 曲线变得平缓。生长在高光强度($2.3 \text{ m mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)的“岭南”植株, 其叶片的净光合率及光饱和水平都比生长在 $1.6 \text{ m mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 者为高。

叶温也影响光合作用——光反应曲线。在入射光强低于 $0.5 \text{ m mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时, 叶温从 25°C 增至 30°C , 光合率并无显著的差异。在高光强下, 25°C 叶温的净光合率最高。在更高的温度下同时增大了暗呼吸率。

光合作用——光吸收作用曲线最初部分的斜率称为量子产额。它是光合作用中光能转化的最大效率的一种度量。从图2可看出三个栽培品种的量子产额($\text{mol CO}_2/\text{mol 吸收量子}$)为0.042至0.048。这个数值与 C_3 植物的测定值相近似(Ehleringer 和 Björkman 1977)。

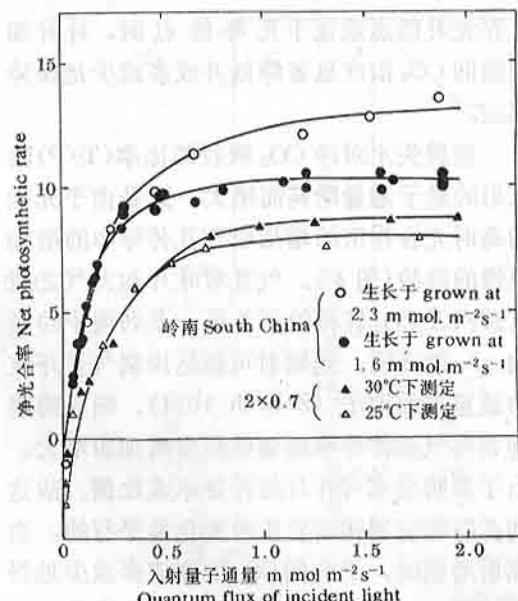


图1 番木瓜叶子的净光合率——光反应曲线

Fig. 1 Net photosynthesis as a function of incident quantum flux for papaya leaves.

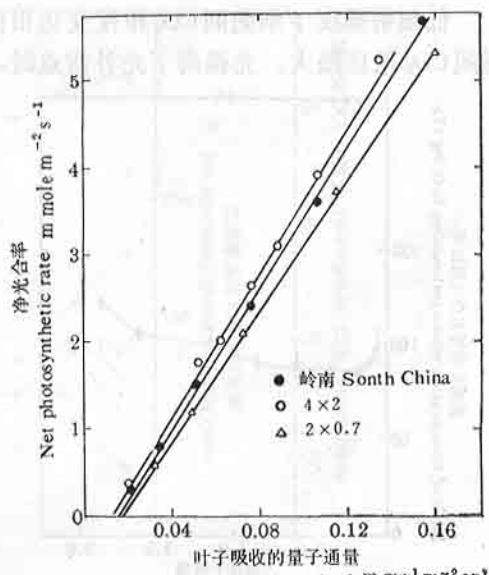


图2 三个番木瓜栽培品种的光合作用量子产额

Fig. 2 The quantum yield of three cultivars of papaya.

气孔对 CO_2 扩散的传导率及蒸腾作用随光强度增高而增大(图3)。两条曲线的形状很相似。气孔的传导率及蒸腾作用之间有着密切的线性关系,相关系数为0.983。此一实验结果与上述公式相符。在光饱和区内没有发现净光合作用、蒸腾作用或气孔传导率之间有任何正相关性。

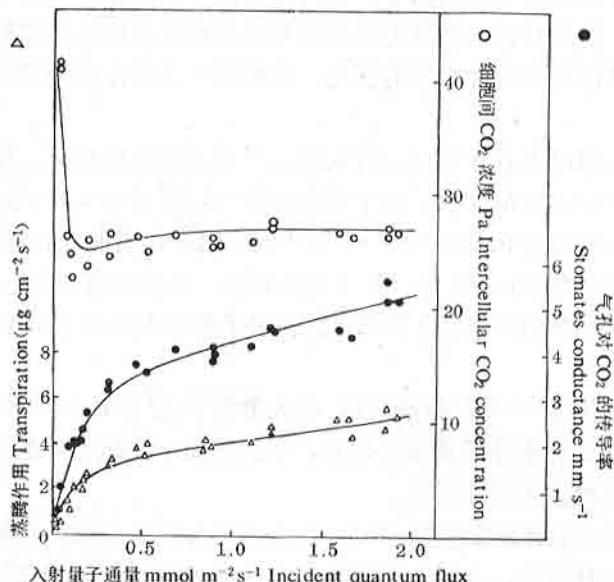


图3 入射量子通量对“岭南”木瓜蒸腾作用、气孔传导率及细胞间 CO_2 浓度的影响

Fig. 3 Effect of incident quantum flux on transpiration, stomatal conductance and intercellular CO_2 concentration in the leaves of papaya South China.

低辐射强度下细胞间 CO_2 浓度变化很快。在光补偿点或低于光补偿点时,叶片细胞间 CO_2 浓度最大。光强高于光补偿点时,细胞间 CO_2 浓度显著降低并或多或少地保持恒定。

蒸腾失水对净 CO_2 吸收的比率(T/P)随入射的量子通量增高而增大。这是由于光强增高时光合作用的增加较气孔传导率的增加要慢的缘故(图4)。气孔对叶片和大气之间水蒸汽及 CO_2 转移的调节受一系列因子的影响。一般来说,光辐射可能是控制气孔开放的最重要的因子(Zelitch 1971)。图3清楚地表明气孔传导率随辐射强度增加而增大。由于蒸腾效率与叶片的传导率成比例。故这两者随辐射增强而发生的变化是平行的。当辐射增强时,细胞间 CO_2 浓度或多或少地保持恒定,这表明气孔开张的大小和生化暗反应两者是紧密偶联的。

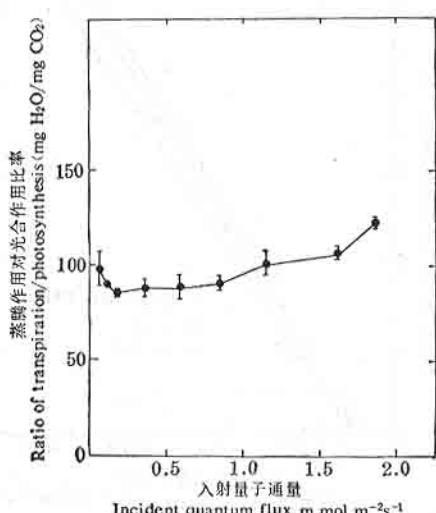


图4 入射量子通量对水分利用效率的影响
Fig. 4 Effect of incident quantum flux on ration of T/P in cultivar South China. Each point with the standard error of mean for Figs. 4, 9, 11.

二、温度对光合作用的影响

光合作用的最适温度随植物种类及生长

环境的温度而异(Berry和Björkman 1980)。通常, 光合作用的最适温度为25~30°C (C_3 植物) 和35~40°C (C_4 植物)。在我们的实验中, 三个番木瓜栽培品种的最适温度为25°C (图5)。叶温25°C及30°C之间净光合率的差别依季节不同而改变。“岭南”木瓜在七月份时, 叶温由25°C增高至30°C时, 净光合率降低12%, 但在八月末, 却只降低1%。

光合作用——温度曲线呈抛物线状。它有三个不同的区域。25°C和30°C间出现一个相对的坪, 接着明显地降低。

随着温度的变化, 蒸腾作用及气孔对 CO_2 及水分丧失的传导率表现相似的变化趋势(图6)。温度从20°C增至30°C, 蒸腾作用及气孔对 CO_2 及水分丧失的传导率皆略有增大。当温度升至35°C时, 这三个参数达至最大值。高于40°C, 这三个参数都有降低。这说明随着温度从20°C增至35°C, 气孔逐步开启。我们所得的结果与其他研究者在菜豆、玉米、小麦、大豆所得的结果相符合(Zelitch 1971)。40°C时气孔的关闭不是由于干旱, 因为实验的叶片水蒸汽压亏缺都保持在10毫巴左右。在大田条件下, 气孔在较高温度下关闭则可能是由于增大水分亏缺以及受热叶片的干燥而引起的。

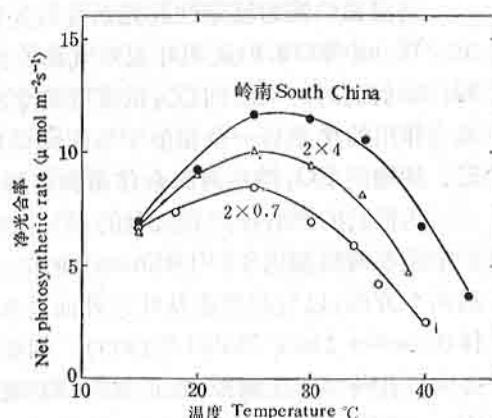


图5 番木瓜叶子净光合率与温度的关系。每点为三次测定平均值

Fig. 5 Temperature dependence of the net photosynthesis in leaves of papaya. Each point represents three replications for Figs. 5, 6.

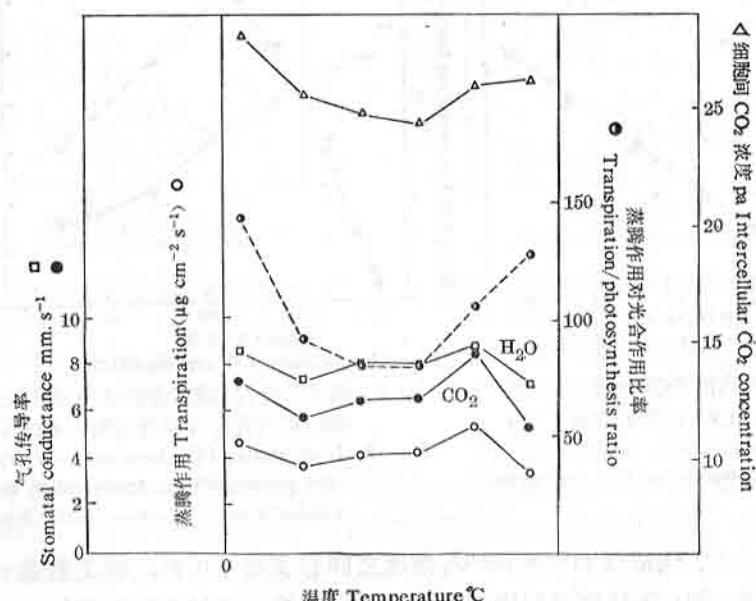


图6 叶片温度对蒸腾作用、气孔传导率、细胞间 CO_2 浓度及蒸腾作用/光合作用比率(T/P)的影响

Fig. 6 Effect of temperature on transpiration, stomatal conductance to CO_2 and water vapor, intercellular CO_2 concentration and ratio of T to P.

高温影响酶的稳定性及光系统的完整性，因此引起曲线的降低及光合效率的不稳定。Wong等(1979)表明叶温对气孔的传导率及光合率之间关系的影响因光强度而不同。辐射高时，细胞间 CO_2 浓度在高于或低于光合作用最适温度时为最低。蒸腾作用对光合作用的比率以一个相似于细胞间 CO_2 浓度的图式随温度而改变。

三、细胞间 CO_2 浓度对光合作用和蒸腾作用的影响

C_3 植物的光合作用在大气的 CO_2 浓度下并未饱和。因此， CO_2 是植物光合生产率的一个重要的限制因子(Björkman 1973)。 CO_2 从大气向叶绿体中羧化部位移动的阻力包括两个方面：以气相状态从叶片外面进入细胞间隙，以及以液相状态从细胞间隙进入叶绿体(Gaastra 1959, Nobel等1977)。细胞间隙二氧化碳浓度受外界二氧化碳浓度的影响，并受气孔传导率所调控。在正常的 CO_2 浓度下， C_3 和 C_4 植物的细胞间 CO_2 浓度不相同。Wong等(1979)指出八种 C_3 植物的细胞间 CO_2 浓度为 $220\mu\text{l}\cdot\text{l}^{-1}$ ，而在四种 C_4 植物中则约为 $100\mu\text{l}\cdot\text{l}^{-1}$ 。Goudriaan等(1978)指出玉米(C_4 植物)中细胞间 CO_2 浓度稳定在 $120\mu\text{l}\cdot\text{l}^{-1}$ 左右。菜豆的细胞间 CO_2 浓度为 $210\mu\text{l}\cdot\text{l}^{-1}$ 。在我们的实验中，木瓜的细胞间 CO_2 浓度是 $260\mu\text{l}\cdot\text{l}^{-1}$ (叶温 25°C ，外界 CO_2 浓度 $330\mu\text{l}\cdot\text{l}^{-1}$)。

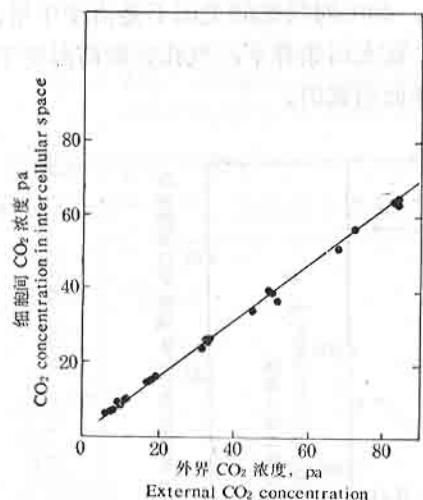


图 7 叶片周围 CO_2 浓度与细胞间 CO_2 浓度的关系

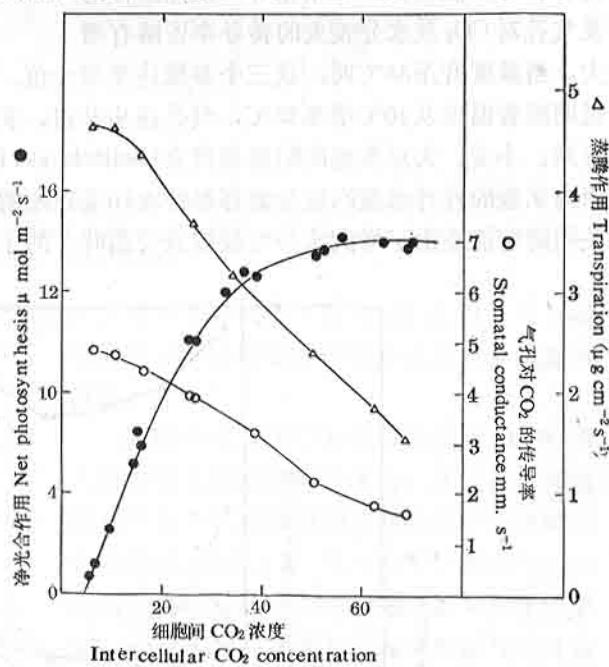


图 8 番木瓜叶片(岭南栽培品种)的净光合率、蒸腾作用和气孔传导率与细胞间 CO_2 浓度的关系

Fig. 7 The relationship between ambient and intercellular CO_2 concentration.

Fig. 8 Intercellular CO_2 concentration dependence of net photosynthesis, transpiration and stomatal conductance in papaya South China.

图7看出外界 CO_2 浓度和细胞间 CO_2 浓度之间存在线性关系，相关系数(r^2)为0.996。光合作用与细胞间 CO_2 浓度之间密切相关(图8)。当细胞间 CO_2 浓度低于 26Pa ($260\mu\text{l}\cdot\text{l}^{-1}$ ， Ca 相应为 33Pa)时， CO_2 决定的净光合作用曲线呈线性。细胞间 CO_2 浓度高于 50Pa 时，曲线出现坪。

图8的 CO_2 曲线可用于测定 CO_2 补偿点(I)。若把曲线外推至与横坐标交接点，可

得 CO₂ 补偿点, 它的数值为 5Pa(50μl·l⁻¹), 相似于 C₃ 植物的典型数值。

当 CO₂ 浓度增高时, 蒸腾作用和气孔传导率显著降低。在早期的研究中, Meidner 和 Mensfield (1965) 得出近保卫细胞的细胞间 CO₂ 浓度调节气孔传导率的结论。净光合作用增高和蒸腾作用的降低引起 P/T 比率的增大(图 9)。可见 CO₂ 浓度增高不仅可提高番木瓜的光合效率, 还能增大水分的利用效率。根据 Raschke (1975) 的意见, 气孔对 CO₂ 浓度的变化有两种不同的反应形式。有些种类的气孔对 CO₂ 浓度变化反应敏感; 另一些则仅有微弱的反应。番木瓜看来属于前一种类型, 它的气孔对细胞间 CO₂ 浓度的增高反应敏感。

四、水蒸汽压亏缺对光合作用的影响

图10指出增大 VPD 时光合作用及气孔传导率的变化。在三个栽培品种中, VPD 的增大使光合作用及气孔传导率降低。当 VPD 从 6 毫巴增至 26 毫巴时, 栽培种“4×2”和“岭南”的净光合作用降低 32~33%, 栽培种“2×0.7”则降低 19%。气孔对 CO₂ 传导率的降低更为显著(56~66%), 同时引起细胞间 CO₂ 浓度相应的降低(图11)。

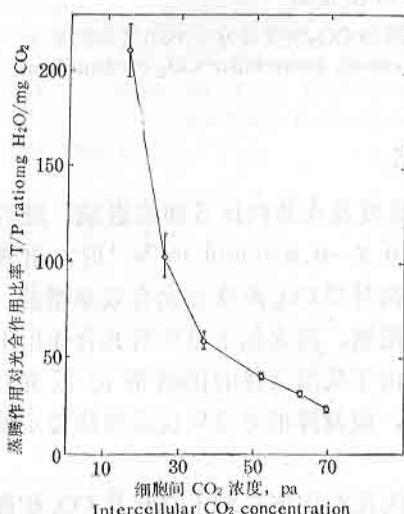


图 9 细胞间 CO₂ 浓度对 T/P 的影响

Fig. 9 Effect of intercellular CO₂ concentration on ratio T/P.

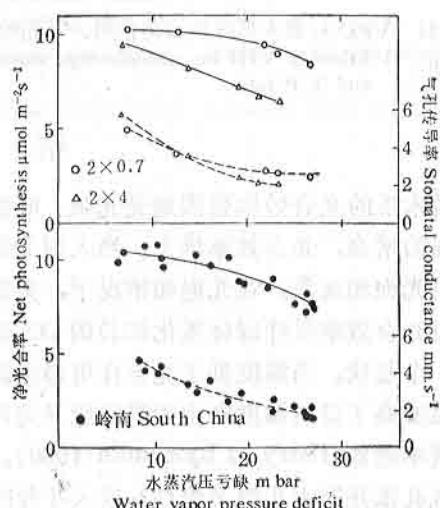


图 10 净光合率、气孔传导率和水蒸汽压亏缺的关系

Fig. 10 Water vapor pressure deficit dependence on photosynthesis and stomatal conductance.

蒸腾作用率及水蒸汽传导率随 VPD 的增大而明显地改变(图11)。随着 VPD 增大, 蒸腾作用率增加。VPD 为 19 毫巴时, 蒸腾作用达至最大, 随后则降低。这种反应相似于 Farquhar 等(1980)讨论的负反馈反应方式。

水分利用效率随 VPD 增大而线性降低(图11)。当 VPD 从 10 毫巴增至 26 毫巴时, 叶片同化等量的 CO₂ 要多消耗 70% 的水分。VPD 高时, 气孔的关闭可能是植物防止更多水分丧失的适应性调节。然而蒸腾作用引起水分丧失的减少, 同时造成净光合作用的降低。

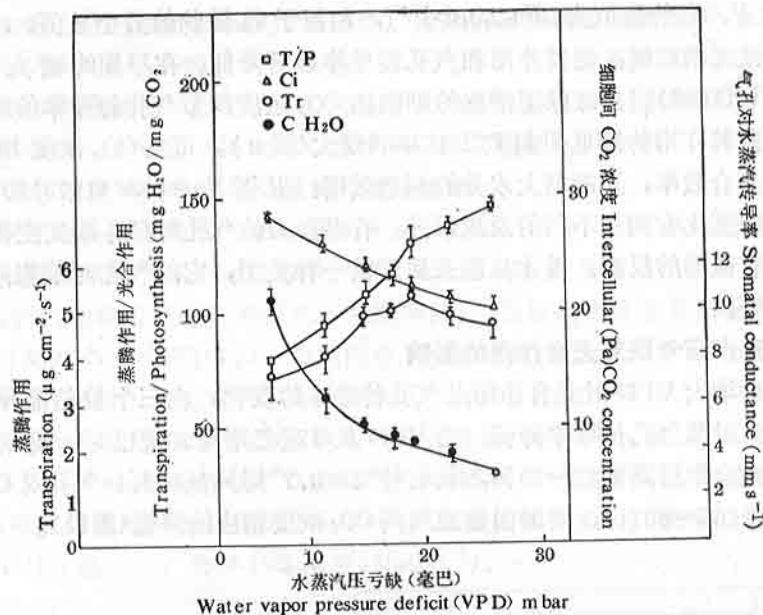


图11 VPD对番木瓜叶片蒸腾作用、气孔传导率、细胞间CO₂浓度及水分利用效率的影响

Fig. 11 Effect of VPD on transpiration, stomatal conductance, intercellular CO₂ concentration and T/P ratio.

结 论

番木瓜的光合效率强烈地受光强、叶温、CO₂浓度及水蒸汽压亏缺的影响。随着入射光强的增高，光合效率增大。当入射光辐射达至0.7~0.8 m mol m⁻²s⁻¹时，出现光合作用光饱和现象。在光饱和情况下，只能通过提高外界CO₂浓度使光合效率增益。因为这时光合效率受叶绿体羧化部位的CO₂利用率的限制。高光强下温度对光合作用的影响有一个起伏。当温度低于光合作用最适温度时，由于受酶活性的限制而降低光合效率。温度高于最适温度则由于暗呼吸及光呼吸增大，以及降低光反应成份的热稳定性使光合效率降低(Berry 和 Björkman 1980)。

气孔张开的大小调节着CO₂进入叶片的速率。因此测定气孔对水蒸汽及CO₂扩散的传导率将有助于对光合作用过程更进一步的了解。气孔张开的大小和光合反应对CO₂需要是相互协调的。因而气孔传导率的改变使细胞间CO₂浓度保持在一个恒定的水平。许多研究者(Wong 等, 1979; Goudriaan 和 Van Laar, 1978)曾经观察过这种现象并提出过有关气孔及叶绿体内部光合活性之间相互协调的动力学的概念。

气孔张开使得CO₂扩散进入叶子的同时，不可避免会引起蒸腾的水分丧失。光合作用效率或VPD(蒸腾作用的驱动力)增高而引起气孔传导率的改变，使得蒸腾的水分丧失减少。这不仅改变了蒸腾作用的绝对效率，而且实际上改变了水分利用效率。因而测定光合作用的同时测定蒸腾作用，这对于了解光合效率的改变是很有意义的。测定蒸腾作用则可能测定气孔的传导率、细胞间CO₂浓度以及水分利用效率等与光合作用密切相关的几个重要的因子。虽然我们不能直接测定气孔对CO₂的传导率，但可以从测定气孔对水蒸汽传导率间接推算出来。本试验亦证实了气孔传导率在番木瓜叶片光合作用限制因子中的重要性。

参 考 文 献

- Berry, J., Björkman, O., 1980. Photosynthetic response and adaption to temperature in higher plants. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 31: 491—543.
- Björkman, O., 1973. Comparative studies on photosynthesis in higher plants. In: A. Giese, (ed.) *Photo-physiology*, Vol. 8, 1—16. Academic Press, New York-London.
- Decker, J. P., Tio, M. A., 1958. Photosynthesis of papaya as affected by leaf mosaics. *Jour. Agric. U. Puerto Rico*, 42: (3) 145—150.
- Ehleringer, J. R., Miller, P. C., 1977. Quantum yield for CO_2 uptake in C_3 and C_4 plants. *Plant Physiol.*, 59: 86—90.
- Farquhar, G. D., Von Caemmerer, S., Berry, J. A., 1980. A biochemical model of photosynthesis CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Planta*, 149: 78—90.
- Gaastra, P. 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide and stomatal diffusion resistances. *Meded Landbouwhogesch. Wageningen*. 59: 1—68.
- Goudriaan, J., van Laar, H. H., 1978. Relations between leaf resistance, CO_2 -assimilation in maize, beans, jaland grass and sunflower. *Photosyn.* 12: 241—249.
- Meidner, H., Mansfield, T. A., 1965. Studies in stomatal Behaviour: XI Further observations on responses to night length. *J. Expt. Bot.*, 16: 145—150.
- Nobel P. S. 1977. Internal leaf area and cellular CO_2 resistance: Photosynthetic implications of variations with growth conditions and plant species. *Physiol. Plant.*, 40: 137—144.
- Raschke, K. 1975. Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 26: 309—340.
- Wong, S. C., Cowan, I. R., Farquhar, G. D., 1979. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature*, 282 (5737): 424—426.
- Zelitch, I. 1971. *Photosynthesis, Photorespiration and Plant Productivity*. Academic Press, London and New York, p. 347.