

DOI: 10.13376/j.cblls/2022052

文章编号: 1004-0374(2022)04-0448-11

水稻叶片气孔导度及叶肉导度对 干旱胁迫的响应机理研究进展

王乐乐¹, 王 权¹, 黄亚茹¹, 武立权^{1,2}, 何海兵^{1*}

(1 安徽农业大学农学院, 合肥 230036; 2 江苏省现代作物生产协同创新中心, 南京 210095)

摘 要: 水稻作为亚洲主要口粮作物, 生产中常遭受水分亏缺的影响, 进而导致光合速率和产量显著降低。干旱条件下, 气孔导度 (g_s) 和叶肉导度 (g_m) 是限制光合速率的主要因素。 g_s 表征 CO_2 从叶片周围的大气通过气孔移动到气孔下的内腔的传导阻力, g_m 用于衡量细胞间隙 CO_2 通过叶肉到达叶绿体基质内的核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶/加氧酶 (RuBisCo) 羧化部位的传导阻力。该文从 g_s 和 g_m 对干旱胁迫的响应入手, 系统总结了气孔大小 (S)、气孔密度 (D)、脱落酸 (ABA)、水通道蛋白 (AQPs) 等对 g_s 的调控机理, 以及单位叶面积暴露于细胞间隙的叶绿体表面积 (S_c/S)、细胞壁厚度 (T_{cw})、碳酸酐酶 (CAs) 和 AQPs 等对 g_m 的调控机制。在此基础上, 阐述了 g_s 和 g_m 二者响应干旱的协同作用机理, 提出了生理层面和叶片结构层面协同调控水稻叶片 g_s 和 g_m 的假设。最后对干旱条件下栽培措施提高光合性能的相关研究进行了展望。该文将对水稻抗旱丰产高效的品种选育和栽培措施提供一定的理论依据和实践指导。

关键词: 干旱; 水稻; 气孔导度; 叶肉导度; 光合作用

中图分类号: Q945.11; Q945.78; S511 **文献标志码:** A

Research progress on response mechanism of leaf stomatal conductance and mesophyll conductance to drought stress in rice (*Oryza sativa* L.)

WANG Le-Le¹, WANG Quan¹, HUANG Ya-Ru¹, WU Li-Quan^{1,2}, HE Hai-Bing^{1*}

(1 College of Agronomy, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China;

2 Jiangsu Collaborative Center for Modern Crop Production, Nanjing 210095, China)

Abstract: Rice (*Oryza sativa* L.), as a major food crop in Asia, is often affected by water deficit, which leads to a significant decrease in photosynthetic rate and yield. Stomatal conductance (g_s) and mesophyll conductance (g_m) are the main factors limiting photosynthesis under drought conditions. g_s characterizes the conduction resistance of CO_2 moving from the atmosphere around the leaf through the stomata to the inner cavity under the stomata, while g_m is used to measure the conduction resistance of intercellular CO_2 through the mesophyll to the carboxylation site of RuBisCo in the chloroplast matrix. Starting with the response of g_s and g_m to drought stress, this paper systematically summarized the regulation mechanism of stomatal size (S), stomatal density (D), abscisic acid (ABA) and aquaporins (AQPs) on g_s , as well as the regulation mechanism of g_m by the chloroplast surface area exposed to intercellular airspaces per leaf area (S_c/S), cell wall thickness (T_{cw}), carbonic anhydrases (CAs) and AQPs. Based on these above, this article expounds the synergistic mechanism of g_s and g_m in response to drought, assumes the synergistic regulation of g_s and g_m in rice leaves at physiological level and leaf structure level. Finally, the related

收稿日期: 2021-08-04; 修回日期: 2021-10-15

基金项目: 国家自然科学基金项目(32071946, 31801286); 安徽省自然科学基金项目(1908085MC67); 国家级大学生创新创业项目(S202010364129); 安徽农业大学校级大学生创新创业项目(202110364687, 202110364345)

*通信作者: E-mail: hhb_agr@ahau.edu.cn

research on cultivation measures to improve photosynthetic performance under drought conditions was prospected. This paper will provide some theoretical basis and practical guidance for the breeding and cultivation measures of rice varieties with drought resistance, high yield and high efficiency.

Key words: drought; rice; stomatal conductance; mesophyll conductance; photosynthesis

全球气候变化背景下, 各种气候因素均对农业生产有较大影响, 其中干旱将成为制约农业发展最严重的非生物胁迫之一。此外, 农业用水的集约化程度不高, 农业用水浪费现象较为明显, 加之工业用水和城市生活用水占比不断加重, 这些因素导致农业用水资源紧缺日益突出^[1-2]。水稻 (*Oryza sativa* L.) 作为农业耗水第一大粮食作物, 水稻耗水约占农业用水的 70%, 水资源紧缺势必威胁水稻生产。在稻谷需求保持不断增长的趋势下, 水资源紧缺会引发粮食安全危机。因此, 水稻节水高产栽培的高水分利用率 (water use efficiency, WUE) 生产模式是水稻可持续发展的唯一途径。

干旱条件下, 水稻光合速率受限是导致产量下降的主要原因, 即维持干旱下高光合生产速率是获得较高产量水平和高 WUE 的重要保障^[3]。作为光合作用的底物, CO₂ 必须从大气中通过气孔扩散到气孔下腔, 气孔为气体通量提供了初始控制点气孔导度 (stomatal conductance, g_s), 衡量 CO₂ 在气孔内传输阻力的因子是调控胞间 CO₂ 浓度的重要门禁, g_s 越大, 气孔对 CO₂ 的传输阻力越小, 反之则越大。在通过核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶 (RuBisCo) 固定之前, 胞间 CO₂ 需要通过细胞间隙继续扩散至细胞壁周围, 然后再依次克服细胞壁、细胞膜、细胞质、叶绿体膜和叶绿体基质的阻力才能到达 RuBisCo 的羧化位点。CO₂ 从气孔下腔 (细胞间隙) 到达 RuBisCo 羧化位点的传导度称为叶肉导度 (mesophyll conductance, g_m), 它是限制光合作用的又一主要因素。一般来说, g_m 越大, 羧化位点 CO₂ 浓度越高, 光合速率越强, 若 g_m 越小, 羧化位点 CO₂ 浓度则相应降低, 光合速率受限。由此可见, g_s 和 g_m 是影响光合速率的重要生理因子, 尤其在干旱条件下, 大量研究均表明 g_s 和 g_m 存在显著降低的风险, 是调控水稻光合速率大幅降低的主要因子^[4-6]。此外, H₂O 和 CO₂ 共用气孔通道, g_s 通过调控蒸腾速率 (transpiration rate, T_s) 对水分耗散也起到重要调控作用, 进而对 WUE 也具有一定影响。为此, 本文总结水稻 g_s 和 g_m 对干旱的响应及其对光合速率与 WUE 的影响, 重点从叶片形态、细胞结构和亚细胞超微结构、激素水平和分子水平综述

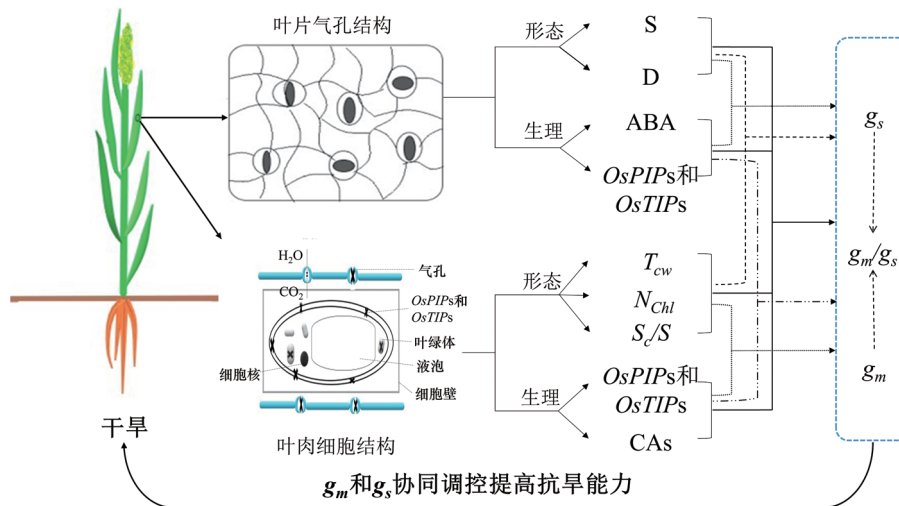
其对 g_s 和 g_m 的调控机理, 分析基因和栽培措施对干旱下 g_s 和 g_m 的调控效应, 在此基础上, 提出 g_s 和 g_m 响应干旱的研究展望, 通过综述现有研究, 为水稻抗旱丰产的品种选育和栽培技术提供一定的理论依据。

1 g_s 对干旱的响应

气孔是植物完成气体交换的主要场所, 吸收 CO₂, 并通过蒸腾作用释放水分。若想增加碳同化, 增加 g_s , 使植物既可以增加胞间 CO₂ 浓度 (the concentration of intercellular airspaces CO₂, C_i), 进而增加叶绿体 CO₂ 浓度 (the concentration of chloroplast CO₂, C_c), 光合效率提高, 但增加 g_s 途径往往会增加蒸腾作用^[2]。通过降低 g_s , 蒸腾作用下降减少水分耗散, 但常面临光合碳同化降低的风险。因此, 气孔是维持水稻碳同化和水分散失平衡, 以获得节水高产 (即高蒸腾水分利用效率) 的重要组织, 特别在干旱条件下, 对维持水稻抗旱丰产具有极其重要的意义。总体而言, 调节 g_s 主要包括两种气孔驱动机制, 一是响应短期环境变化的气孔大小 (stomatal size, S) 和气孔孔径的调节机制, 二是长期发育过程中气孔密度 (stomatal density, D)、大小对环境的适应机制^[2]。两种驱动机制在响应干旱过程中相互协作, 其中涉及叶片解剖结构、激素以及水通道蛋白 (aquaporins, AQPs) 等因素参与 (图 1)。

1.1 叶片结构

Hérault 等^[7] 研究分析干旱条件下不同气候来源的桉树最适 g_s 与光合作用的关系, 得出叶片必须调整其气孔孔径, 以最大限度地提高光合作用, 同时最大限度地减少过度失水造成的不利影响。气孔较小能够更快地应对干旱, 气孔大小和气孔密度共同决定了最大气孔导度^[8-9], 这在 Ouyang 等^[5] 的文章中也得到了证实。水稻方面, Reddy 等^[10] 以 Nagina-22 水稻的高叶面积突变体 (5.10 mg/cm²) 和低叶面积突变体 (4.00 mg/cm²) 植株为试验材料, 发现高叶面积突变体具有较高的气孔密度, 表现出更高的蒸腾潜力。当水分有限时, 气孔在远轴面和近轴面上的尺寸减小不影响蒸腾, 但高叶面积突变体水稻植株因具有较厚的叶片, 光合作用效率较高,



S: 气孔大小; D: 气孔密度; ABA: 脱落酸; T_{cw} : 细胞壁厚度; N_{Ch} : 叶绿体数目; S_c/S : 单位叶面积暴露于细胞间隙的叶绿体表面积; CA5: 碳酸酐酶。实线表示已经确定的互作效应, 虚线表示尚未验证的互作效应。

图1 g_s 及 g_m 协同响应干旱模式

最终获得较高的 WUE, 以此实现抗旱丰产目的。水稻中近轴面的气孔密度 (D on the adaxial side, $D_{adaxial}$) 低于远轴面的气孔密度 (D on the abaxial side, $D_{abaxial}$), $D_{adaxial}$ 在不同品种间差异显著, 而 $D_{abaxial}$ 差异较小。水稻中干旱只对 $D_{adaxial}$ 有影响, 而对 $D_{abaxial}$ 无影响, 这表明适应干旱环境的水稻植株为避免直接水分流失, 其上表面气孔发育较少^[5]。目前最为简单直观地表现了气孔响应干旱的概念模型是, 在忽略周围表皮细胞反作用的情况下, 水分状况控制 g_s , 通过保卫细胞的膨胀和收缩来调节叶片水势^[11]。虽然有关气孔对干旱的响应机制这一基础问题尚未解决, 但气孔快速关闭被认为是植物响应干旱的第一步。

1.2 脱落酸(abscisic acid, ABA)

叶片中的 ABA 含量能调节气孔开闭以促进水分利用的有效性, 其在空气湿度下降情况下仍可在叶片内重新迅速合成。Wang 等^[6]以水稻为研究材料提出干旱引起气孔关闭是由水力导度降低触发, 从而导致光合作用受到抑制; 随后 ABA 等逆境激素积累则主要用于维持较低的 g_s 与 g_m 。ABA 诱导气孔关闭的作用机制涉及 ABA 受体和反应蛋白, 是由此导致的保卫细胞的离子外流介导的^[12]。ABA 介导 SnRK2 (sucrose nonfermenting 1-related protein kinases 2) 活性的调节。这种 SnRK2 通过激活阴离子通道来调节保卫细胞通道的活动^[13-14], 诱导保卫细胞膜去极化, 导致钾离子向外移动^[15]。离子外流反过来导致渗透水外流, 保卫细胞膨压下降, 体积

减小, 导致气孔关闭。在气孔关闭过程中, S 型阴离子通道和 R 型阴离子通道的激活起主导作用^[16-17]。由于 S 型阴离子通道和钾外流通道在植物中都可以保持激活几分钟或更长时间, 这使得保卫细胞能够有效释放溶质并关闭气孔^[17]。研究表明, ABA 胁迫成熟诱导蛋白基因 *ASR* (abscisic acid-, stress-, and ripening-induced) 参与对非生物胁迫的响应。Park 等^[18]对 *OsASR1* 在水稻植株中的功能鉴定结果显示, 转基因水稻通过 ABA 介导的气孔关闭在干旱胁迫下表现出更好的水分调节能力。干旱胁迫下, *OsASR1* 转基因水稻 ABA 水平升高, 气孔开口率低, 气孔完全闭合率高, g_s 和 T_c 降低, 从而提高了植株抗旱性。

1.3 AQPs

从土壤到根, 再从根到地上部的连续水分流入是由质外体和共质体水分运输系统建立的, 这些系统主要依赖于—组称为 AQPs 的小分子转运蛋白^[19]。AQPs 属于一类家族蛋白, 根据序列同源性, 可将植物 AQPs 分为五类, 包括质膜嵌入蛋白 (plasma membrane intrinsic proteins, PIPs)、液泡膜嵌入蛋白 (tonoplast intrinsic proteins, TIPs)、类 Nod26 膜嵌入蛋白 (nodulin-26-like intrinsic proteins, NIPs)、小分子碱性膜嵌入蛋白 (small basic intrinsic proteins, SIPs) 以及类 GlpF 膜嵌入蛋白 (GlpF-like intrinsic proteins, GIPs)^[20-21]。PIPs 和 TIPs 是叶片中 H_2O 和 CO_2 转运蛋白^[22]。NIPs 在豆科植物固氮共生根瘤的类菌周膜中表达, 但在非豆科植物的质膜或内质网中也有

表达^[23]。SIPs 只有 2~3 个亚型, 主要定位于内质网^[24]。GIPs 则存在于苔藓植物中^[25]。水稻中已确定有 33 个 AQP 家族成员, 分别为 11 个 PIPs、10 个 TIPs、10 个 NIPs 和 2 个 SIPs 共 4 个亚家族^[20]。其中 TIPs 主要定位于液泡膜, 其在运输尿素方面可能比作为 AQP 的作用更大^[26], 一些 TIPs 已被证明促进 NH₃ 的转运^[27-28]。

对水稻 AQP 的研究主要集中在 PIPs 上。对水稻而言, 干旱和低浓度盐胁迫可诱导 *OsPIP1;1* 表达上调, 拟南芥过表达 *OsPIP1;1* 通过增加种子萌发、根系导水率和种子产量来抵抗水和盐胁迫^[29-30]。在烟草中异位表达 *OsPIP1;3*, 转基因烟草的光合速率、根系导水率、WUE 和抗水分亏缺能力均高于野生型^[31]。Ding 等^[32] 研究表明, 过表达 *OsPIP2;1* 增加了酵母膜透性 (PF), 而敲除 *OsPIP2;1* 降低了水稻根系的水力传导性。*OsPIP2;2* 介导的 H₂O 运输伴随着脯氨酸含量和多胺浓度的增加, 这两种物质都是抗旱的生理标志。水稻中 *OsPIP2;2* 的过表达显著促进了水稻原生质体中 H₂O 的运输和耐旱反应^[33]。转 *OsPIP2;3* 基因水稻对水分亏缺表现出耐性, 显著促进了植株的生长, 干旱诱导的细胞损伤程度较低^[34]。Nada 等^[35] 的研究结果显示, 干旱胁迫下, *OsPIP2;4* 在两个水稻品种的叶片中表达, 但在根中受到抑制; 在粳稻品种中过表达 *OsPIP2;4* 促进根系水分吸收和植株生长; 而在籼稻品种中过表达与野生型相比没有表现出额外的表型。干旱胁迫下, 水稻耐旱品种植株 *OsPIP2;5* 表达上调, 可能有利于吸收更多的水分^[36]。在水稻中过表达 *OsPIP2;6* 增强了植物对干旱、渍水和盐胁迫的抗性^[37]。*OsPIP2;7* 在水稻中过表达促进了蒸腾作用和对低温胁迫的抗性^[38]。在拟南芥中异位过表达雪莲 *SiPIP2;7*, 转基因植株 D 降低, 细胞内 Cl⁻ 增加, g_s、WUE 和细胞内渗透压得以提高, 从而提高了抗旱性^[39]。尽管已经在水稻中确定了许多 PIPs 与水分转运密切相关, 这些潜在功能可能直接或间接调控 g_s, 但干旱条件下 AQP 基因与 g_s 的内在联系还缺乏深入和系统的研究。

1.4 多因素对g_s的协同调控

Xu 等^[40] 以拟南芥为材料, 水分亏缺下非蛋白质氨基酸 γ -氨基丁酸 (γ -aminobutyric acid, GABA) 增加, 定位于气孔保卫细胞液泡膜的阴离子转运体 ALMT9 (aluminium-activated malate transporter 9) 通过转导 GABA 信号减少了气孔开度和蒸腾失水, 证明了保卫细胞 GABA 的产生对于减少气孔张开和蒸

腾失水是必要且充分的, 其通过负调控 ALMT9 来提高 WUE 和抗旱性。由此可见, ABA、AQPs 以及 GABA 均对 g_s 起到积极的调控作用, 在作物响应干旱胁迫中发挥重要作用。但三者间是否存在对 g_s 的协同调控目前尚不清楚, 有研究表明, ABA 介导 AQPs 基因表达响应干旱胁迫, 引起气孔关闭^[41-42], 从而实现作物抗旱目的 (图 1)。

2 g_m对干旱的响应

早期的研究认为, 除了气孔因素限制光合速率外, 导致植物光合作用下降的非气孔因素主要是由叶绿素降解和 RuBisCo 及叶绿体蛋白质分解成氨基酸所引起。然而, Flexas 等^[43] 通过研究拟南芥 g_m 与光合作用的关系, 首次证明了拟南芥叶片衰老导致的光合作用衰减是由 g_m 下降引起, 而不是由叶绿素降解和蛋白质分解引起。此外, 体外分析表明, 净光合速率 (net photosynthetic rate, A_N) 的差异不能归因于 RuBisCo 活性或含量的改变; 叶绿素荧光分析和碳同位素分辨率 ($\Delta^{13}\text{C}$) 在线分析表明, 不同基因型间 A_N 的差异是由于 g_m 的不同造成的^[44]。促进高 g_m 形成, 维持高光合生产潜力是进一步挖掘作物产量潜力的有效途径之一^[45]。此外, 由于 g_m 的变化只涉及叶肉细胞内 CO₂ 的传导效率, 高 g_m 形成在增加叶绿体羧化部位的 CO₂ 浓度同时并不涉及水分散失, A_N 和 WUE 会增加^[46], 因此有研究提出, g_m 是实现植物叶片光合速率和 WUE 同步提高的生理位点^[47], 特别在干旱条件下, 高 g_m 形成可能是作物抗逆丰产的重要途径。近年来, 关于植物 g_m 是光合生理及逆境生理的研究热点和重点领域。一般而言, 外界环境通过影响叶片内部物理 (叶片解剖结构) 和 (或) 生化因素 [AQPs 和碳酸酐酶 (carbonic anhydrases, CAs)] 进而影响 g_m^[48] (图 1)。

2.1 叶肉细胞结构

研究人员提出了采取 3 个主要步骤潜在调控 g_m 及其快速反应的途径: 细胞壁的性质、细胞膜性质的调节, 以及叶绿体形态和分布特性^[49]。面向细胞间隙的叶绿体面积 (S_c) 与叶片总面积 (S) 的比值 (S_c/S)^[48, 50] 和细胞壁厚度 (cell wall thickness, T_{cw})^[51-52] 是影响 g_m 的主要结构因素。细胞壁阻力约占整个叶肉阻力的 25%~50%^[53], 但各细胞构成对 g_m 的影响及贡献度还与物种、品种特性以及环境等因素有关^[54]。从超微结构特征看, S_c/S 比重越大, 对 CO₂ 的接纳能力越强, 能显著提高水稻 g_m 和光合能力^[55], 但有研究认为 S_c/S 对水稻 g_m 的影响较小, 主要通过

细胞壁特性的改变影响 g_m 。水分胁迫使水稻叶片叶绿体变小, S_c/S 则会大幅减少, 继而导致 g_m 降低, 抑制了供应到叶绿体和 RuBisCo 羧化位点的 CO_2 [56], 最终降低了光合速率 [57]。

研究显示, 棉花轻度 (或重度) 干旱条件下, T_{cw} 未明显增加, 干旱导致的 g_m 降低主要与叶片 S_c/S 降低有关。干旱条件下, 叶绿体数目 (number of chloroplasts, N_{chl})、大小和排列发生变化 [49, 56], S_c/S 降低 [56, 58]。Tholen 等 [59] 认为干旱可能会导致光合能量过剩, 因此为了避免光合作用的损害, 可能会发生叶绿体运动, 叶绿体运动导致沿细胞膜排列的叶绿体减少, 进而导致 S_c/S 降低。

2.2 ABA

作物干旱胁迫时, ABA 还参与诱导 g_m 的快速下降。Mizokami 等 [60] 通过干旱处理野生型烟草和 ABA 缺失突变体植株发现, 随叶片 ABA 浓度增加, g_m 下降的幅度越大, 即 ABA 以剂量依赖的方式降低了 g_m 值。ABA 对 g_m 的影响可能是通过降低 AQPs 和 CAs 的活性来实现的 [61]。ABA 浓度的升高也可能还与 pH 的变化有关, pH 变化通过 AQPs 等蛋白质的作用改变了膜的特性 [62], 从而影响了 g_m [63]。

2.3 CAs和AQPs

植物 g_m 值短期内随土壤水分、 CO_2 浓度和光强变化而变化, 但叶肉细胞、叶绿体分布以及超微结构参数无变化, 也就是说叶片解剖学不能解释 g_m 对外界环境变化的短期明显反应。由此说明 g_m 明显且快速的短期变化应该是生化因素 (如 AQPs 和 CAs) 的变化。

CAs 可以通过催化 CO_2 和 HCO_3^- 之间的可逆转换来调节细胞中的 pH 变化, 促进 CO_2 在细胞内的传导, 从而影响 g_m [48]。这种扩散促使整个叶绿体基质得以保持相对稳定的 CO_2 浓度, 从而允许更有效地利用可用的 RuBisCo [64-65]。Perez-Martin 等 [66] 通过对 5 年生橄榄树进行短期水分胁迫和恢复试验, 验证了 AQPs 和 CAs 参与调控 g_s 和 g_m 。 g_s 在轻度胁迫和恢复期开始时对光合作用限制占优势, 而在重度干旱下 g_m 的下降占光合作用限制的 60%, 复水后 g_m 快速恢复促进光合速率的恢复。该研究中 CAs 的表达对橄榄的 g_m 影响相对较小, g_m 主要受 AQPs 的调控。

水稻 *OsPIP1;2* 过表达植株与野生型相比, g_m 显著提高, 从而增加 CO_2 的净同化速率和蔗糖的运输 [67]。缺失 *NtAQPI* (AS) 和过表达 *NtAQPI* (O) 的烟

草植株与各自的野生型相比, AS 植株的光合速率和 g_m 降低。Ding 等 [32] 研究发现, 过表达 AQPs *OsPIP2;1* 增加了酵母膜透性, 可能在促进高 g_m 形成中具有显著的正调控效应。然而, Kromdijk 等 [68] 用 4 种不同的方法分别对拟南芥 *PIP1;2*、*PIP1;3* 和 *PIP2;6* 基因敲除品系的 g_m 进行了估算, 所有方法都没有显示出 g_m 在 PIP 基因敲除系与对照植株间存在明显差异, 处理间的光合效率和 g_m 也未受影响。Huang 等 [69] 发现, 在田间条件下, 水稻 PIP 基因敲除系与野生型在植物表观、光合速率和 g_m 上无明显差异, 盆栽条件下则不然, 即, 水稻 PIP 基因敲除系与野生型的 g_m 差异取决于其生长环境 (田间和盆栽条件) 和生长阶段, 而 AQPs 对 g_m 的内在调控机制还需进一步研究。上述研究表明, 干旱下水稻 CAs 和 AQP 对 g_m 协同调控效应以及调控 g_m 的关键 AQPs 基因还有待深入研究。

3 g_s 和 g_m 的协同调控

从理论上讲, 增加 g_m 可以同时增加 A_N 和 WUE [46, 70-71]。然而研究表明, g_s 和 g_m 间存在密切联系, 维持 g_s 和 g_m 间的平衡关系可能是决定叶内在水分利用效率 (iWUE) 的核心点, 即 WUE 应该与 g_m/g_s 的比率相关, 而不是单独的 g_m [70]。在桉树中, 较高的 iWUE 与较高的 g_m/g_s 有关, 较高的 g_m/g_s 也有助于提高叶片 A_N [72]。在干旱胁迫下, 作物达到较低的 g_s 以减少水分损失, 而这只有在 g_m 增加即 C_c 保持在较高水平时才有可能保持较高的固碳强度, 进而获得较高 WUE [48]。 g_s 单独增加时, 会由于增加的 T_r 而不利于 WUE 的增加, 然而, Han 等 [73] 认为, 干旱预处理下, 棉花 g_m 增加, WUE 提高, 因此 g_m 可能可以抵消 g_s 提高 WUE 的影响从而在高 A_N 中起重要作用。由此可见, g_s 和 g_m 对 A_N 和 WUE 起着重要的协同调控作用 (图 1)。

CAs 除了在干旱胁迫下对 g_m 起作用外, 其产物碳酸氢钠还可能是拟南芥保卫细胞 S 型阴离子通道的小分子激活剂 [74], 从而对 g_s 起作用, 即说明 CAs 可能是协调调控 g_s 和 g_m 的关键生理因素之一。此外, AQPs 既调控 g_s , 也调控 g_m 。从现有研究来看, 调控 g_m 的关键 AQPs 基因还存在一定的争议, 是否可能因这些基因参与了多层次的生理特征的调控, 或调控 g_m 的关键基因可能受调控 g_s 关键 AQPs 基因的影响, 即 AQPs 在调控 g_s 和 g_m 中可能存在一定的调控网络模式, 特别是在 g_s 和 g_m 响应干旱胁迫快速变化时, 协同调控 g_s 和 g_m 的 AQPs 调控

网络尚不清楚。

研究表明, 拟南芥的正面叶表面气孔密度与栅栏组织叶肉细胞密度呈显著正线性关系^[75], 气孔大小与叶肉细胞间隙大小密切相关^[76-77], 说明气孔形态特征与叶肉结构特征发育具有高度的协调性, 是 g_s 与 g_m 协同调控光合碳固定的叶片结构基础^[77]。但目前关于水稻气孔和叶肉组织结构的协同关系及其对光合作用调控效应的研究不足(图1)。

4 干旱下栽培措施对 g_s 和 g_m 的影响

水分调控、肥料施用、外源物质调控等一系列栽培措施可有效缓解干旱胁迫给水稻生产带来的危害, 这些潜在的调控途径提高作物的抗逆性可能与栽培措施对 g_s 和(或) g_m 直接或间接的调控过程有关。

4.1 水肥调控

农田生态系统中, 水分和肥料二因素之间相互作用而影响作物生长与水肥利用效率, 被称为水肥耦合调控, 水肥耦合可以提高水稻光合能力, 具有明显的增产作用。氮素作为植物所必需的重要营养元素, 嵇庆才等^[78]研究了水培条件下水氮耦合对水稻根系形态及其活力的影响, 结果表明高氮有利于水稻根系干重的积累, 低氮有利于不定根的生长; 而适度水分胁迫能增加根系的干重, 增加根冠比, 提高作物的抗旱能力。氮肥运筹可以通过调节 RuBisCo 的含量、 g_s 、 g_m 来影响光合作用。阳彬等^[79]研究表明, 同一灌溉模式下, 施肥对叶绿素含量、光合速率、 g_s 影响程度不同, 但增施氮各指标均显著高于不施氮肥处理 ($P < 0.05$), 叶绿素含量、光合速率、 g_s 与施肥量呈显著的正相关关系; 肥料充足时补充水分能显著提高叶绿素含量、光合速率、 g_s 等光合参数。干旱条件下, 施肥在一定程度上能缓解水分胁迫的压力。缺氮主要通过影响光能吸收、运输和转化与氮分配来抑制 CO_2 同化。缺氮条件下, 与 g_m 相关的 CO_2 扩散是光合作用的主要限制因素^[80]。氮素形态对植物光合作用也有影响, 其与 g_s 和 C_i 有关^[81]。当水稻在水分胁迫条件下生长时, 主要由 NO_3^- 提供营养, 但水稻在 NH_4^+ 和 $NH_4^+-NO_3^-$ 混合营养下的生长通常比在 NO_3^- 营养下生长更好。在这3种氮素营养下, 水分胁迫对水稻幼苗的生长有不同的影响。与 NO_3^- 营养相比, NH_4^+ 营养通过优化 RuBisCo 含量和调节 AQP 的表达提高了水稻幼苗的抗旱性^[82-84]。

钾素可以通过调节 g_s 和 g_m 从而影响干旱胁迫下的植物光合作用。钾通过提高 S_c/S 和降低细胞质

阻力来调节 g_m ^[85-87], 以改变叶片解剖结构的方式来协调叶片光合作用和导水率^[88]。Zahoor 等^[89]发现, 干旱胁迫下, 随着施钾量的增加, 棉花叶片生物量损失量减少, 这可能是由于钾通过控制干旱胁迫下的 g_s 来帮助植物吸收 CO_2 的积极作用, 因为 K 在改变植物木质部汁液导水率和水分关系中起着关键作用^[90]。Oddo 等^[91]研究发现短期施用钾肥后, 离子介导的木质部水力传导性上调, 这有利于植物在中度干旱胁迫下保持细胞膨胀率、气孔开度和气体交换速率, 从而影响干旱胁迫下的 g_s 。

4.2 外源物喷施

Sasi 等^[92]表明植物生长调节剂如茉莉酸甲酯 (MJ)、水杨酸 (SA)、多效唑 (PBZ) 在缓解干旱引起的生理生化指标如相对含水量 (relative water content, RWC)、总抗氧化活性 TAO、ABA 含量和 NADPH 氧化酶等显著变化的方面具有良好的作用, 有效地缓解了干旱胁迫的危害, 增强了水稻的抗旱性。Farooq 等^[93]研究发现外源 SA 的施用改善了水稻在正常和逆境条件下的表现。干旱条件下, 水稻 A_N 和 g_s 均显著低于正常浇水条件下的水平, 一定 SA 浓度范围内, A_N 随 SA 浓度升高而升高, g_s 却没有明显变化。初步推测 SA 的施用调控其他决定光合作用的因素如 g_m 从而对 A_N 产生影响。

除了常见的植物生长激素外, 海藻糖在多种生物体的代谢调节和非生物胁迫耐受中也起着重要作用^[94-97]。在植物中, 其生物合成由两个关键酶催化: 海藻糖-6-磷酸合成酶 (TPS) 和海藻糖-6-磷酸磷酸酶 (TPP)。在水稻中, 过表达 TPS 和 TPP 的双功能融合蛋白 (TPSP) 增加了海藻糖的含量, 增强了水稻对非生物胁迫的耐受性而不影响生长; 进一步的分析表明, 在非生物胁迫下过表达 TPSP 可以减轻光系统 II 的损伤^[98-99]。水稻过表达 *OsTPPI* 通过激活非生物胁迫诱导基因提高水稻耐盐性和耐冷性^[100]; 干旱条件下, *OSTPP3* 过表达植株表现出更好的耐性^[101]; *OsTPSI* 过表达植株可能通过增加海藻糖和脯氨酸的含量以及调节胁迫相关基因的表达来提高其抗旱性^[102]。拟南芥中 *AtTPPI* 介导的气孔调节是应对干旱胁迫、提高 WUE 的重要机制。*AtTPPI* 过表达增加了拟南芥初生根的长度, 减小了气孔开度, 最终降低了 T_r , 提高了 WUE^[103]。

4.3 其他栽培措施

类似的, 干旱情况下, 施用硅酸钙渣可使水稻光合速率几近恢复到充分灌溉水平, 但对 g_s 或胞间 CO_2 浓度并无明显影响^[104], 那么硅酸钙渣是否和

SA一样通过调控其他光合因素来恢复水稻光合速率呢?硅可以缓解许多植物的干旱胁迫。施用硅酸钙渣显著提高土壤中水稻有效硅含量和组织中硅的积累量,减轻水稻的干旱胁迫。硅酸钙渣是磷矿精炼生产磷肥的副产物,一种潜在的石灰原料和硅的来源,适用于现场规模输送,实际可操作性高。

5 展望

提高WUE的同时增加光合速率是水稻应对水分胁迫亟待解决的问题。对 g_s 和 g_m 的了解对于提高WUE、增加光合速率、有针对的作物育种计划和科学性的田间栽培管理以及可持续发展的农业战略有重要意义。植物光合速率的提高不仅与气孔和叶脉密度的增加有关,如气孔从叶片一侧(下生)向两侧(双生)分配的转移显著增加叶片的 g_s 和 g_m 与光合作用^[105],还有涉及调控 g_m 的 S_c/S 和 T_{cw} 等。除了上述的叶片气孔情况和叶肉细胞特征,干旱下水稻叶片亚细胞结构层次中叶绿体的大小、数量和分布及其对 g_s 和(或) g_m 的调控也需进一步研究。胞内生理层面,虽然已知AQPs和CAs会影响 g_s 和 g_m 的大小,但在水分胁迫下调控 g_s 和 g_m 响应的机制仍需要探索研究。

节水抗旱稻是指兼具水稻高产优质特性和旱稻节水抗旱能力的一类新水稻品种^[106]。与高产水稻品种相比,节水抗旱稻高产抗旱特征与叶片高光合性能密切相关,干旱条件下,节水抗旱稻通过维持较高光合速率^[107-109],可有效避免光合结构受损,为复水后水稻高光合生产打下良好的生理基础^[110],进而获得较高产量^[107, 110]。节水抗旱稻在中-重度干旱下仍具较高光合生产潜力,这与 g_s 大幅降低后维持高 g_m 的生理补偿效应有关^[111],但干旱下节水抗旱稻 g_s 和 g_m 对高光合速率形成的协同作用机理尚不清楚。

已有研究表明,水稻在苗期拔节前和灌浆后期到成熟期进行适当水分胁迫,复水后作物的亏缺补偿作用可以得到有效发挥,产量也可以得到提高^[112-114]。在水稻,特别是具有较高抗旱潜力的节水抗旱稻在干旱后的复水中,水稻的叶片结构与生化特征有何变化,其对 g_s 和 g_m 的调控效应又是如何还有待探究。

干旱条件下,气孔关闭, T_r 降低,冠层温度增加。因此,干旱条件下碳固定能力下降可能是干旱与高温的互作模式。热休克蛋白(heat shock proteins, HSPs)和热休克因子(heat shock factors, Hsfs)在保

护植物细胞或组织免受干旱和高温方面起着关键作用。耐热耐旱水稻品种N22的花药、小穗和剑叶中高水平的HSPs与高温下的产量维持显著相关^[115]。AQPs是一种水转运蛋白,在调节水分状态以应对环境变化方面发挥重要作用^[116]。研究表明,AQPs和HSPs在植物响应干旱中的功能还需要更多的试验探索^[117-119],其在水稻耐旱性中的作用尚不清楚,其是否协调控制 g_s 和 g_m 以响应水稻抗旱,需要进一步研究。

[参 考 文 献]

- [1] 王韩民. 关于做好农业和农村节水工作的几点思考. 节水灌溉, 2002, (1): 5-6, 14, 46
- [2] 罗良国, 任爱胜, 王瑞梅, 等. 我国农业可持续发展的水危机及广泛开展节水农业前景初探. 节水灌溉, 2000, (5): 6-9, 12, 42
- [3] He HB, Ma FY, Yang R, et al. Rice performance and water use efficiency under plastic mulching with drip irrigation. PLoS One, 2013, 8: e83103
- [4] Lauteri M, Haworth M, Serraj R, et al. Photosynthetic diffusional constraints affect yield in drought stressed rice cultivars during flowering. PLoS One, 2014, 9: e109054
- [5] Ouyang WJ, Struik PC, Yin XY, et al. Stomatal conductance, mesophyll conductance, and transpiration efficiency in relation to leaf anatomy in rice and wheat genotypes under drought. J Exp Bot, 2017, 68: 5191-205
- [6] Wang X, Du T, Huang J, et al. Leaf hydraulic vulnerability triggers the decline in stomatal and mesophyll conductance during drought in rice. J Exp Bot, 2018, 69: 4033-45
- [7] Héroult A, Lin YS, Bourne A, et al. Optimal stomatal conductance in relation to photosynthesis in climatically contrasting *Eucalyptus* species under drought. Plant Cell Environ, 2013, 36: 262-74
- [8] Galmés J, Ochogavía JM, Gago J, et al. Leaf responses to drought stress in Mediterranean accessions of *Solanum lycopersicum*: anatomical adaptations in relation to gas exchange parameters. Plant Cell Environ, 2013, 36: 920-35
- [9] Franks P, Beerling D. Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. Proc Natl Acad Sci USA, 2009, 106: 10343-7
- [10] Reddy SH, Da Costa MVJ, Kambalimath SK, et al. Relative contribution of stomatal parameters in influencing WUE among rice mutants differing in leaf mass area. Plant Physiol Rep, 2020, 25: 483-95
- [11] Buckley TN. How do stomata respond to water status? New Phytol, 2019, 224: 21-36
- [12] Pandey V, Shukla A. Acclimation and tolerance strategies of rice under drought stress. Rice Sci, 2015, 22: 147-61
- [13] Geiger D, Scherzer S, Mumm P, et al. Activity of guard cell anion channel SLAC1 is controlled by drought-stress signaling kinase-phosphatase pair. Proc Natl Acad Sci USA, 2009, 106: 21425-30
- [14] Lee SC, Lan W, Buchanan BB, et al. A protein kinase-

- phosphatase pair interacts with an ion channel to regulate ABA signaling in plant guard cells. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 21419-24
- [15] Kim TH, Böhmer M, Hu H, et al. Guard cell signal transduction network: advances in understanding abscisic acid, CO₂, and Ca₂⁺ signaling. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61: 561-91
- [16] Keller BU, Hedrich R, Raschke K. Voltage-dependent anion channels in the plasma membrane of guard cells. *Nature*, 1989, 341: 450-3
- [17] Schroeder JI, Hagiwara S. Cytosolic calcium regulates ion channels in the plasma membrane of *Vicia faba* guard cells. *Nature*, 1989, 338: 427-30
- [18] Park SI, Kim JJ, Shin SY, et al. *ASR* enhances environmental stress tolerance and improves grain yield by modulating stomatal closure in rice. *Front Plant Sci*, 2020, 10: 1752
- [19] Maurel C, Verdoucq L, Luu D T, et al. Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59: 595-624
- [20] Sakurai J, Ishikawa F, Yamaguchi T, et al. Identification of 33 rice aquaporin genes and analysis of their expression and function. *Plant Cell Physiol*, 2005, 4: 1568-77
- [21] Maurel C, Boursiac Y, Luu DT, et al. Aquaporins in plants. *Physiol Rev*, 2015, 95: 1321-58
- [22] Kaldenhoff R, Kai L, Uehlein N. Aquaporins and membrane diffusion of CO₂ in living organisms. *Biochim Biophys Acta*, 2014, 1840: 1592-5
- [23] Wallace IS, Choi WG, Roberts DM. The structure, function and regulation of the nodulin 26-like intrinsic protein family of plant aquaglyceroporins. *Biochim Biophys Acta*, 2006, 1758: 1165-75
- [24] Ishikawa F, Suga S, Uemura T, et al. Novel type aquaporin SIPs are mainly localized to the ER membrane and show cell-specific expression in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Lett*, 2005, 579: 5814-20
- [25] Danielson JAH, Johanson U. Unexpected complexity of the aquaporin gene family in the moss *Physcomitrella patens*. *BMC Plant Biol*, 2008, 8: 1-15
- [26] Gao L, Lu Z, Ding L, et al. Role of aquaporins in determining carbon and nitrogen status in higher plants. *Int J Mol Sci*, 2018, 19: 35
- [27] Jahn TP, Möller ALB, Zeuthen T, et al. Aquaporin homologues in plants and mammals transport ammonia. *FEBS Lett*, 2004, 574: 31-6
- [28] Bárzana G, Aroca R, Bienert G, et al. New insights into the regulation of aquaporins by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in maize plants under drought stress and possible implications for plant performance. *Mol Plant Microbe Interact*, 2014, 27: 349-63
- [29] Guo L, Wang ZY, Lin H, et al. Expression and functional analysis of the rice plasma-membrane intrinsic protein gene family. *Cell Res*, 2006, 16: 277-86
- [30] Liu C, Fukumoto T, Matsumoto T, et al. Aquaporin *OsPIP1;1* promotes rice salt resistance and seed germination. *Plant Physiol Biochem*, 2013, 63: 151-8
- [31] Liu S, Fukumoto T, Gena P, et al. Ectopic expression of a rice plasma membrane intrinsic protein (*OsPIP1;3*) promotes plant growth and water uptake. *Plant J*, 2020, 102: 779-96
- [32] Ding L, Uehlein N, Kaldenhoff R, et al. Aquaporin *PIP2;1* affects water transport and root growth in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Physiol Biochem*, 2019, 139: 152-60
- [33] Bai JQ, Wang X, Yao XH, et al. Rice aquaporin *OsPIP2;2* is a water transporting facilitator in relevance to drought tolerant responses. *Plant Direct*, 2021, 5: e338
- [34] Sun JY, Liu XS, Khan IU, et al. *OsPIP2;3* as an aquaporin contributes to rice resistance to water deficit but not to salt stress. *Environ Exp Bot*, 2021, 183: 104342
- [35] Nada RM, Abogadallah G. Contrasting root traits and native regulation of aquaporin differentially determine the outcome of overexpressing a single aquaporin (*OsPIP2;4*) in two rice cultivars. *Protoplasma*, 2019, 257: 583-95
- [36] Anupama A, Bhugra S, Lall B, et al. Assessing the correlation of genotypic and phenotypic responses of indica rice varieties under drought stress. *Plant Physiol Biochem*, 2018, 127: 343-54
- [37] Li Y, Niu XL, Miao YW, et al. Functional characterization of the plasma intrinsic protein gene *OsPIP2;6* in rice. *Sci Agr Sin*, 2013, 46: 3079-86
- [38] Li GW, Zhang MH, Cai WM, et al. Characterization of *OsPIP2;7*, a water channel protein in rice. *Plant Cell Physiol*, 2008, 49: 1851-8
- [39] Xia W, Liu X, Xin H, et al. *Saussurea involucreta PIP2;7* improves photosynthesis and drought resistance by decreasing the stomatal density and increasing intracellular osmotic pressure. *Environ Exp Bot*, 2021, 191: 104605
- [40] Xu B, Long Y, Feng XY, et al. GABA signalling modulates stomatal opening to enhance plant water use efficiency and drought resilience. *Nat Commun*, 2021, 12: 1952
- [41] Li S, Liu JM, Liu H, et al. Role of hydraulic signal and ABA in decrease of leaf stomatal and mesophyll conductance in soil drought-stressed tomato. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 653186
- [42] Shivaraj SM, Sharma Y, Chaudhary J, et al. Dynamic role of aquaporin transport system under drought stress in plants. *Environ Exp Bot*, 2021, 184: 104367
- [43] Flexas J, Ortuno MF, Ribas-Carbo M, et al. Mesophyll conductance to CO₂ in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, 2007, 175: 501-11
- [44] Flexas J, Ribas-Carbo M, Hanson DT, et al. Tobacco aquaporin *NtAQPI* is involved in mesophyll conductance to CO₂ *in vivo*. *Plant J*, 2006, 48: 427-39
- [45] Berghuijs HN, Yin X, Ho QT, et al. Mesophyll conductance and reaction-diffusion models for CO₂ transport in C3 leaves; needs, opportunities and challenges. *Plant Sci*, 2016, 252: 62-75
- [46] Flexas J, Galmés J, Gallé A, et al. Improving water use efficiency in grapevines: potential physiological targets for biotechnological improvement. *Aust J Grape Wine R*, 2010, 16: 106-21
- [47] Niinemets U, Diaz-Espejo A, Flexas J, et al. Role of mesophyll diffusion conductance in constraining potential photosynthetic productivity in the field. *J Exp Bot*, 2009,

- 60: 2249-70
- [48] Flexas J, Barbour MM, Brendel O, et al. Mesophyll diffusion conductance to CO₂: an unappreciated central player in photosynthesis. *Plant Sci*, 2012, 193: 70-84
- [49] Flexas J, Diaz-Espejo A. Interspecific differences in temperature response of mesophyll conductance: food for thought on its origin and regulation. *Plant Cell Environ*, 2015, 38: 625-8
- [50] Terashima I, Hanba YT, Tholen D, et al. Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis. *Plant Physiol*, 2011, 155: 108-16
- [51] Hanba YT, Miyazawa SI, Terashima I. The influence of leaf thickness on the CO₂ transfer conductance and leaf stable carbon isotope ratio for some evergreen tree species in Japanese warm-temperate forests. *Funct Ecol*, 1999, 13: 632-9
- [52] Hanba YT, Kogami H, Terashima I. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. *Plant Cell Environ*, 2002, 25: 1021-30
- [53] Evans JR, Kaldenhoff R, Genty B, et al. Resistances along the CO₂ diffusion pathway inside leaves. *J Exp Bot*, 2009, 60: 2235-48
- [54] Tomas M, Flexas J, Copolovici L, et al. Importance of leaf anatomy in determining mesophyll diffusion conductance to CO₂ across species: quantitative limitations and scaling up by models. *J Exp Bot*, 2013, 64: 2269-81
- [55] Xiong DL, Flexas J, Yu TT, et al. Leaf anatomy mediates coordination of leaf hydraulic conductance and mesophyll conductance to CO₂ in *Oryza*. *New Phytol*, 2017, 213: 572-83
- [56] Ellsworth PV, Ellsworth PZ, Koteyeva NK, et al. Cell wall properties in *Oryza sativa* influence mesophyll CO₂ conductance. *New Phytol*, 2018, 219: 66-76
- [57] Li Y, Ren BB, Yang XX, et al. Chloroplast downsizing under nitrate nutrition restrained mesophyll conductance and photosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.) under drought conditions. *Plant Cell Physiol*, 2012, 53: 892-900
- [58] Han JM, Lei ZY, Zhang YJ, et al. Drought-introduced variability of mesophyll conductance in *Gossypium* and its relationship with leaf anatomy. *Physiol Plant*, 2018, 166: 873-87
- [59] Tholen D, Boom C, Noguchi K, et al. The chloroplast avoidance response decreases internal conductance to CO₂ diffusion in *Arabidopsis thaliana* leaves. *Plant Cell Environ*, 2008, 31: 1688-700
- [60] Mizokami Y, Noguchi K, Kojima M, et al. Mesophyll conductance decreases in the wild type but not in an ABA-deficient mutant (*aba1*) of *Nicotiana plumbaginifolia* under drought conditions. *Plant Cell Environ*, 2015, 38: 388-98
- [61] Sorrentino G, Haworth M, Wahbi S, et al. Abscisic acid induces rapid reductions in mesophyll conductance to carbon dioxide. *PLoS One*, 2016, 11: e0148554
- [62] Tournaire-Roux C, Sutka M, Javot H, et al. Cytosolic pH regulates root water transport during anoxic stress through gating of aquaporins. *Nature*, 2003, 425: 393-7
- [63] Hanba YT, Shibasaki M, Hayashi Y, et al. Overexpression of the barley aquaporin *HvPIP2;1* increases internal CO₂ conductance and CO₂ assimilation in the leaves of transgenic rice plants. *Plant Cell Physiol*, 2004, 45: 521-9
- [64] Tholen D, Zhu XG. The mechanistic basis of internal conductance: a theoretical analysis of mesophyll cell photosynthesis and CO₂ diffusion. *Plant Physiol*, 2011, 156: 90-105
- [65] Tholen D, Boom C, Zhu XG. Opinion: prospects for improving photosynthesis by altering leaf anatomy. *Plant Sci*, 2012, 197: 92-101
- [66] Perez-Martin A, Michelazzo C, Torres-Ruiz JM, et al. Regulation of photosynthesis and stomatal and mesophyll conductance under water stress and recovery in olive trees: correlation with gene expression of carbonic anhydrase and aquaporins. *J Exp Bot*, 2014, 65: 3143-56
- [67] Xu FY, Wang K, Yuan W, et al. Overexpression of rice aquaporin *OsPIP1;2* improves yield by enhancing mesophyll CO₂ conductance and phloem sucrose transport. *J Exp Bot*, 2019, 70: 671-81
- [68] Kromdijk J, Glowacka K, Long SP. Photosynthetic efficiency and mesophyll conductance are unaffected in *Arabidopsis thaliana* aquaporin knock-out lines. *J Exp Bot*, 2020, 71: 318-29
- [69] Huang XH, Wang ZX, Huang JL, et al. Mesophyll conductance variability of rice aquaporin knockout lines at different growth stages and growing environments. *Plant J*, 2021, 107: 1503-12
- [70] Flexas J, Niinemets U, Galle A, et al. Diffusional conductances to CO₂ as a target for increasing photosynthesis and photosynthetic water-use efficiency. *Photosynth Res*, 2013, 117: 45-59
- [71] Xu G, Huang TF, Zhang XL, et al. Significance of mesophyll conductance for photosynthetic capacity and water-use efficiency in response to alkaline stress in *Populus cathayana* seedlings. *Photosynthetica*, 2013, 51: 438-44
- [72] Cano FJ, Lopez R, Warren CR. Implications of the mesophyll conductance to CO₂ for photosynthesis and water-use efficiency during long-term water stress and recovery in two contrasting *Eucalyptus* species. *Plant Cell Environ*, 2014, 37: 2470-90
- [73] Han JM, Meng HF, Wang SY, et al. Variability of mesophyll conductance and its relationship with water use efficiency in cotton leaves under drought pretreatment. *J Plant Physiol*, 2016, 194: 61-71
- [74] Xue SW, Hu HH, Ries A, et al. Central functions of bicarbonate in S-type anion channel activation and OST1 protein kinase in CO₂ signal transduction in guard cell. *EMBO J*, 2011, 30: 1645-58
- [75] Dow GJ, Berry JA, Bergmann DC. Disruption of stomatal lineage signaling or transcriptional regulators has differential effects on mesophyll development, but maintains coordination of gas exchange. *New Phytol*, 2017, 216: 69-75
- [76] Lundgren MR, Mathers A, Baillie AL, et al. Mesophyll porosity is modulated by the presence of functional stomata. *Nat Commun*, 2019, 10: 2825
- [77] Baillie AL, Fleming AJ. The developmental relationship

- between stomata and mesophyll airspace. *New Phytol*, 2020, 225: 1120-6
- [78] 嵇庆才, 周明耀, 张凤翔, 等. 水培条件下水肥耦合对水稻根系形态及其活力的影响. *水利与建筑工程学报*, 2005, 3: 18-21, 24
- [79] 阳彬, 郭碧芝, 郭荣发. 水肥耦合调控对水稻光合特性的影响. *热带作物学报*, 2018, 39: 1311-7
- [80] Li HX, Li JJ, Zhang XH, et al. Mesophyll conductance, photoprotective process and optimal N partitioning are essential to the maintenance of photosynthesis at N deficient condition in a wheat yellow-green mutant (*Triticum aestivum* L.). *J Plant Physiol*, 2021, 263: 153469
- [81] Guo S, Brück H, Sattelmacher B. Effects of supplied nitrogen form on growth and water uptake of French bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants. *Plant Soil*, 2004, 239: 267-75
- [82] Guo SW, Chen G, Zhou Y, et al. Ammonium nutrition increases photosynthesis rate under water stress at early development stage of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Soil*, 2007, 296: 115-24
- [83] Li Y, Gao YX, Ding L, et al. Ammonium enhances the tolerance of rice seedlings (*Oryza sativa* L.) to drought condition. *Agr Water Manage*, 2009, 96: 1746-50
- [84] Ding L, Li YR, Wang Y, et al. Root ABA accumulation enhances rice seedling drought tolerance under ammonium supply: interaction with aquaporins. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 1206
- [85] Lu ZF, Lu JW, Pan YH, et al. Anatomical variation of mesophyll conductance under potassium deficiency has a vital role in determining leaf photosynthesis. *Plant Cell Environ*, 2016, 39: 2428-39
- [86] Xie KL, Lu ZF, Pan YH, et al. Leaf photosynthesis is mediated by the coordination of nitrogen and potassium: the importance of anatomical-determined mesophyll conductance to CO₂ and carboxylation capacity. *Plant Sci*, 2020, 290: 110267
- [87] Jakli B, Tavakol E, Trankner M, et al. Quantitative limitations to photosynthesis in K deficient sunflower and their implications on water-use efficiency. *J Plant Physiol*, 2017, 209: 20-30
- [88] Lu ZF, Xie KL, Pan YH, et al. Potassium mediates coordination of leaf photosynthesis and hydraulic conductance by modifications of leaf anatomy. *Plant Cell Environ*, 2019, 42: 2231-44
- [89] Zahoor R, Dong H, Abid M, et al. Potassium fertilizer improves drought stress alleviation potential in cotton by enhancing photosynthesis and carbohydrate metabolism. *Environ Exp Bot*, 2017, 137: 73-83
- [90] Nardini A, Grego F, Trifilò P, et al. Changes of xylem sap ionic content and stem hydraulics in response to irradiance in *Laurus nobilis*. *Tree Physiol*, 2010, 30: 628-35
- [91] Oddo E, Inzerillo S, La Bella F, et al. Short-term effects of potassium fertilization on the hydraulic conductance of *Laurus nobilis* L. *Tree Physiol*, 2011, 31: 131-8
- [92] Sasi M, Awana M, Samota MK, et al. Plant growth regulator induced mitigation of oxidative burst helps in the management of drought stress in rice (*Oryza sativa* L.). *Environ Exp Bot*, 2021, 185: 104413
- [93] Farooq M, Basra SMA, Wahid A, et al. Improving the drought tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) by exogenous application of salicylic acid. *J Agron Crop Sci*, 2009, 195: 237-46
- [94] Wiemken A. Trehalose in yeast, stress protectant rather than reserve carbohydrate. *Antonie van Leeuwenhoek*, 1990, 58: 209-17
- [95] Strom AR, Kaasen I. Trehalose metabolism in *Escherichia coli*: stress protection and stress regulation of gene expression. *Mol Microbiol*, 1993, 8: 205-10
- [96] Wingler A. The function of trehalose biosynthesis in plants. *Phytochemistry*, 2002, 60: 437-40
- [97] Fernandez O, Béthencourt L, Quero A, et al. Trehalose and plant stress responses: friend or foe? *Trends Plant Sci*, 2010, 15: 409-17
- [98] Garg AK, Kim JK, Owens TG, et al. Trehalose accumulation in rice plants confers high tolerance levels to different abiotic stresses. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 15898-903
- [99] Jang IC, Oh SJ, Seo JS, et al. Expression of a bifunctional fusion of the *Escherichia coli* genes for trehalose-6-phosphate synthase and trehalose-6-phosphate phosphatase in transgenic rice plants increases trehalose accumulation and abiotic stress tolerance without stunting growth. *Plant Physiol*, 2003, 131: 516-24
- [100] Ge LF, Chao DY, Shi M, et al. Overexpression of the trehalose-6-phosphate phosphatase gene *OsTPPI* confers stress tolerance in rice and results in the activation of stress responsive genes. *Planta*, 2008, 228: 191-201
- [101] Jiang DG, Chen WT, Gao JE, et al. Overexpression of the trehalose-6-phosphate phosphatase *OsTPP3* increases drought tolerance in rice. *Plant Biotechnol Rep*, 2019, 13: 285-92
- [102] Li HW, Zang BS, Deng XW, et al. Overexpression of the trehalose-6-phosphate synthase gene *OsTPS1* enhances abiotic stress tolerance in rice. *Planta*, 2011, 234: 1007-18
- [103] Lin QF, Wang S, Dao YH, et al. *Arabidopsis thaliana* trehalose-6-phosphate phosphatase gene *TPPI* enhances drought tolerance by regulating stomatal apertures. *J Exp Bot*, 2020, 71: 4285-97
- [104] Yang R, Howe JA, Golden BR. Calcium silicate slag reduces drought stress in rice (*Oryza sativa* L.). *J Agron Crop Sci*, 2018, 205: 353-61
- [105] Xiong DL, Flexas J. From one side to two sides: the effects of stomatal distribution on photosynthesis. *New Phytol*, 2020, 228: 1754-66
- [106] 罗利军, 梅捍卫, 余新桥, 等. 节水抗旱稻及其发展策略. *科学通报*, 2011, 56: 804-11
- [107] Chu G, Chen TT, Wang ZQ, et al. Morphological and physiological traits of roots and their relationships with water productivity in water-saving and drought-resistant rice. *Field Crops Res*, 2014, 162: 108-19
- [108] 何海兵, 武立权, 杨茹, 等. 干旱区控制灌溉下水稻光合特性与蒸腾效率研究. *农业机械学报*, 2016, 47: 186-93
- [109] 卞金龙, 蒋玉兰, 刘艳阳, 等. 干湿交替灌溉对抗旱性不同水稻品种产量的影响及其生理原因分析. *中国水稻科学*, 2017, 31: 379-90

- [110] He HB, Yang R, Jia B, et al. Rice photosynthetic productivity and PSII photochemistry under nonflooded irrigation. *ScientificWorldJournal*, 2014, 2014: 839658
- [111] He HB, Wang Q, Wang LL, et al. Photosynthetic physiological response of water-saving and drought-resistant rice to severe drought under wetting-drying alternation irrigation. *Physiol Plant*, 2021, 173: 2191-206
- [112] 康燕, 王根轩. 水稻苗期水分亏缺产生补偿节水效应的亏缺阈值研究. *科技通报*, 2009, 25: 784-91
- [113] 周磊. 水稻分蘖后期水分亏缺补偿节水技术的生理生态机制研究[D]. 浙江大学, 2011
- [114] 王青梅. 水稻旱后复水补偿效应的研究[D]. 河海大学, 2007
- [115] Shi W, Muthurajan R, Rahman H, et al. Source-sink dynamics and proteomic reprogramming under elevated night temperature and their impact on rice yield and grain quality. *New Phytol*, 2013, 197: 825-37
- [116] Luu D, Maurel C. Aquaporins in a challenging environment: molecular gears for adjusting plant water status. *Plant Cell Environ*, 2005, 28: 85-96
- [117] Liu XH, Zhang RH, Ou HP, et al. Comprehensive transcriptome analysis reveals genes in response to water deficit in the leaves of *Saccharum narenga* (Nees ex Steud.) hack. *BMC Plant Biol*, 2018, 18: 250
- [118] Shafqat W, Jaskani MJ, Maqbool R, et al. Heat shock protein and aquaporin expression enhance water conserving behavior of citrus under water deficits and high temperature conditions. *Environ Exp Bot*, 2021, 181: 104270
- [119] Alhathloul HAS. Impact of combined heat and drought stress on the potential growth responses of the desert grass *Artemisia sieberi alba*: relation to biochemical and molecular adaptation. *Plants (Basel)*, 2019, 8: 416