

基于电生理信息的两种桑科植物叶片细胞代谢能比较

邓智先¹ 李朝婵¹ 吴沿友^{2,*}

(1. 贵州师范大学 生命科学学院/贵州省植物生理与发育调控重点实验室, 贵阳 550001;

2. 中国科学院地球化学研究所 环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550081)

摘要: 植物的细胞代谢能可以表征植物的生理活性和源库状况, 而植物的细胞代谢能可由细胞的生理电容、生理电阻和生理阻抗来表征。本研究以桑科植物构树(*Broussonetia papyrifera*)和桑树(*Morus alba*)为例研究了不同夹持力下生理电阻、生理阻抗和生理电容的特征。先依据吉布斯自由能方程和 Nernst 方程构建模型, 再基于模型的各个参数联合计算植物叶片细胞代谢能。结果表明, 基于电阻计算和基于阻抗计算所获得的自由能相差不大; 桑树叶片细胞的自由能(8.858×10^{-12} J)与构树叶片细胞自由能(8.486×10^{-12} J)相近, 表明两种植物在实验环境下的生理活性相差不大; 桑树叶片细胞的自由能绝对极差(10.865×10^{-12} J)小于构树(19.684×10^{-12} J), 表明前者的生理活性变异性小于后者, 后者叶片之间的源库关系较前者灵活; 构树叶片比有效厚度绝对极差(6.380×10^{-12} m)大于桑树(3.999×10^{-12} m), 表明构树叶片形态多样性与功能多样性相适应。本研究方法可以在线、快速、无损地表征植物叶片细胞代谢能, 并为研究植物的生理活性和源库状况提供了新的方法和思路。

关键词: 电生理参数; 细胞代谢能; 源库关系

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1672-9250(2021)03-0307-08 doi: 10.14050/j.cnki.1672-9250.2021.49.063

作为一种可以直接被细胞代谢利用的能量, 代谢能是对生命运动作出反应的一种能量形式, 也是生物体直接用来构建自身和维持生命活动的能量形式^[1-2]。植物的生长发育的过程是一种物质代谢过程, 该过程需要植物的代谢能支持^[3]。它反映了植物中的一系列同化和异化过程。它包括氢交换, 无机物同化和利用, 有机物和能量的合成与转化以及体内所有其他生理和生化过程^[4]。植物生长发育所需的能量称为植物细胞的代谢能^[5]。

细胞的代谢能主要被有机体以分解三磷酸腺苷(ATP)的方式使用。尽管目前使用细胞内能量的状态来反映体内细胞的代谢能^[6], 但对于许多物质的同化和异化而言, 代谢能的需求和供应尚不清楚, 许多代谢过程中代谢能的需求和供应也不清楚^[7]。因此, 简单地测量细胞内能荷的状态并不能真正代表植物细胞的代谢能。

植物电生理早期具有代表性的研究是 1873 年 Burdon 在 *Dionaea muscipula* 的敏感毛中发现了电信

号的传递^[8]。当植物受到环境或外界刺激时, 植物所产生的电信号是其对环境或外界刺激的一种直接的响应, 研究植物的电信号对植物生理的研究具有重大意义^[9]。植物的动作电位^[10-11], 生理电容^[12]和生理电阻^[13]等指标是研究植物电生理的重要研究对象。

为探求一种便捷和全面表征植物细胞代谢能的方法, 本研究通过对 Nernst 方程的推导^[14-15], 将细胞内的化学能通过电能来表征。基于此原理, 通过将细胞的自由能以电能的形式表征, 并将电能与细胞的生理电阻和生理阻抗偶联, 进而用生理电阻和生理阻抗来表征细胞的自由能。相比测量细胞内的能荷状态来表征细胞自由能的方法, 以电生理参数对自由能的表征更为实时便捷和全面。

植物的生长发育是源库的相互转化及其动态发展的结果^[16], 在植物的生长发育过程中, 植物的同一个器官对于不同物质而言, 既可以是源也可以是库, 充当物质和能量的来源体和接受体^[17-18]。对

收稿日期: 2020-06-30; 改回日期: 2020-12-07

基金项目: 贵州省自然科学基金项目(黔科合基础[2018]1175); 国家重点研发计划专题计划项目(2016YFC0502602); 国家自然科学基金项目(U1612441)。

第一作者简介: 邓智先(1993-), 男, 硕士研究生, 主要研究方向为生物化学与分子生物学。E-mail: dengzhixian@hotmail.com.

* 通讯作者: 吴沿友(1966-), 男, 博士, 研究员, 研究方向为环境地球化学和喀斯特地质。E-mail: wuyanyou@mail.gyig.ac.cn.

源库关系的研究可用于解释植物生长发育过程中的物质和能量分配过程,也有利于解释植物对逆境胁迫的响应和适应机制^[19]。

构树(*Broussonetia papyrifera*)和桑树(*Morus alba*)同属桑科(Moraceae)落叶乔木,其不同环境下的生理活性和生长状况并不相同,因此本文以构树和桑树为材料,通过测定其叶片细胞代谢能指标来表征其生理活性。代谢能越高,反映植物体内的生化反应和细胞过程越迅速,植物的生理活性越强。植物的叶片细胞代谢能变化范围和叶片比有效厚度的变化范围可反映植物的源库关系灵活性,植物的叶片细胞代谢能变化范围和叶片比有效厚度的变化范围越大,则植物叶片的源库关系灵活性越强。

1 材料与方法

1.1 实验材料

从苗圃中取出三年生构树与桑树树苗,用标准霍格兰培养液正常培养两周后,选择植株生长状态相似的两种植株各3株,分别从每株植株上选择一枝条,共3枝。

1.2 实验方法

实验在中国科学院地球化学研究所环境地球化学国家重点实验室温室中进行。实验仪器采用日本日置产HIOKI 3532-50型LCR测试仪。测定装置参照文献^[20-21]。

将测定装置与LCR测试仪连接;从同一枝条顶部的展开叶中随机采集2片,分别编号为构树Bp-1到Bp-6,桑树Ma-1到Ma-6;将采集的待测叶片放到蒸馏水中浸泡,确保每片叶片从采集到测定的浸泡时间为30 min;吸干叶片表面水,立即将待测叶片夹在测定装置平行电极板之间,电极板的直径10 mm,设置测定电压1.5伏,测定频率为3 000 Hz,通过添加已知质量为0.1 kg的铁块数目来改变装置的压力(单位:牛顿,N),并联模式同时测定不同夹持力下的植物叶片生理电容、生理电阻、生理阻抗。

1.3 构模和细胞代谢能获取方法

依据不同夹持力下叶片的生理电容、生理电阻和生理阻抗的数据分别构建叶片的生理电容、生理电阻和生理阻抗随夹持力变化模型,获得模型的各个参数。

以叶片中细胞液溶质作为电介质,将叶片夹在平行板电容器的两平行板电容器极板之间,构成平行板电容传感器。对平行板施加不同压力(夹持力)会导致叶片中细胞液溶质浓度的不同变化,从

而改变叶片细胞的弹性及可塑性,引起两电容器极板间叶片组织细胞液溶质介电常数的变化,影响植物生理电容。植物细胞水分的多少关系着植物叶片细胞弹性的强弱,在不同夹持力下,不同植物生理电容是不同的。

吉布斯自由能方程表达为 $\Delta G = \Delta H + PV$,植物细胞可看成球形电容器,其能量公式表达为 $W = \frac{1}{2}U^2C$, W 为电容器的能量,等于吉布斯自由能 ΔG 转化的功,即 $W = \Delta G$; ΔH 为系统(由细胞组成的植物叶片系统)的内能, P 为植物细胞受到的压强, V 为植物细胞体积, U 为测试电压, C 为植物叶片的生理电容。

植物细胞受到的压强 P 可由压强公式求出, $P = \frac{F}{S}$,其中 F 为夹持力, S 为极板作用下的有效面积;植物叶片的生理电容 C 随夹持力 F 变化模型:

$$C = \frac{2\Delta H}{U^2} + \frac{2V}{S \cdot U^2}F \quad (1)$$

假定以 d 代表植物叶片的比有效厚度,则 $d = \frac{V}{S}$; (1)式可变形为:

$$C = \frac{2\Delta H}{U^2} + \frac{2d}{U^2}F \quad (2)$$

令 $x_0 = \frac{2\Delta H}{U^2}$, $h = \frac{2d}{U^2}$, (2)式可变形为:

$$C = x_0 + hF \quad (3)$$

(3)式是一个线性模型,其中 x_0 和 h 为模型参数。由于 $h = \frac{2d}{U^2}$,因此 $d = \frac{U^2h}{2}$ 。

由于电阻性电流是由离子传递引起的,所以它是由膜对各种离子通透性的大小和通透离子是否大量存在等因素决定的。外界激励改变离子的通透性,影响了内外离子的浓度,而内外离子浓度差服从Nernst方程,而生理电阻与电导率成反比,而电导率与细胞内离子浓度成正比,由此可推导出,细胞的生理电阻与外界激励的关系。

植物细胞水分的多少关系着植物叶片细胞弹性的强弱,在不同夹持力下,不同植物细胞膜的通透性发生不同的改变,因此其生理电阻是不同的。

能斯特方程的表达式如(4)式:

$$E - E^0 = \frac{R_0 \cdot T}{n_R \cdot F_0} \ln \frac{C_i}{C_0} \quad (4)$$

其中 E 为电动势; E^0 为标准电动势; R_0 是理想气体

常数, 等于 $8.314\ 570\ \text{J}/(\text{K}\cdot\text{mol})$, T 是温度, 单位 K ; C_i 为细胞膜内响应生理电阻的通透离子浓度, C_o 为细胞膜外响应生理电阻的通透离子浓度, 膜内外响应生理电阻的通透离子总量 $C_T = C_i + C_o$, F_0 是法拉第常数, 等于 $96\ 485\ \text{C}/\text{mol}$; n_R 是响应生理电阻的通透离子转移数, 单位 mol 。

电动势 E 的内能可转化成压力做功, 与 PV 成正比 $PV = aE$, 即:

$$PV = aE = aE^0 + \frac{aR_0 \cdot T}{n_R \cdot F_0} \ln \frac{C_i}{C_o} \quad (5)$$

其中, P 为植物细胞受到的压强, a 是电动势转换能量系数, V 为植物细胞体积。

在叶肉细胞里, 液泡和细胞质占据了细胞内绝大部分空间。对叶肉细胞而言, C_o 与 C_i 之和是一定的, 等于膜内外响应生理电阻的通透离子总量 C_T , C_i 则与电导率成正比, 而电导率为电阻 R 的倒数,

$$\text{因此, } \frac{C_i}{C_o} \text{ 可表达成 } \frac{C_i}{C_o} = \frac{\frac{f_0}{R}}{C_T - \frac{f_0}{R}} = \frac{f_0}{C_T R - f_0}, \text{ 其中 } R$$

为电阻, f_0 是细胞膜内响应生理电阻的通透离子浓度 C_i 与电阻之间转化的比例系数, 因此, (5) 可变成:

$$\frac{V}{S} F = aE^0 - \frac{aR_0 \cdot T}{n_R \cdot F_0} \ln \frac{C_T \cdot R - f_0}{f_0} \quad (6)$$

(6) 式变形得

$$\frac{aR_0 \cdot T}{n_R \cdot F_0} \ln \frac{C_T \cdot R - f_0}{f_0} = aE^0 - \frac{V}{S} F \quad (7)$$

(7) 式两边取对数, 可变成:

$$\ln \frac{C_T \cdot R - f_0}{f_0} = \frac{n_R \cdot F_0 \cdot E^0}{R_0 \cdot T} - \frac{V \cdot n_R \cdot F_0}{SaR_0 \cdot T} F \quad (8)$$

(8) 式中令 $\alpha = \frac{n_R \cdot F_0 \cdot E^0}{R_0 \cdot T}$, $\beta = \frac{V \cdot n_R \cdot F_0}{SaR_0 \cdot T}$, 则

(8) 式可变形为:

$$\ln \frac{C_T \cdot R - f_0}{f_0} = \alpha - \beta F \quad (9)$$

(9) 式两边取指数, 可变成:

$$\frac{C_T \cdot R - f_0}{f_0} = e^{\alpha} e^{-\beta F} \quad (10)$$

进一步变形, 可得:

$$R = \frac{f_0}{C_T} + \frac{f_0}{C_T} e^{\alpha} e^{-\beta F} \quad (11)$$

式(10)中 R 为生理电阻, 由于 $d = \frac{V}{S}$, (9) 式

中 $\beta = \frac{V \cdot n_R \cdot F_0}{SaR_0 \cdot T}$ 可变形为:

$$\gamma = \frac{dn_R \cdot F_0}{aR_0 \cdot T} \quad (12)$$

进一步将 R 变形为:

$$R = \frac{f_0}{C_T} + \frac{f_0}{C_T} e^{\alpha} e^{-\gamma F} \quad (13)$$

对于同一个待测叶片在同一环境下, 式(11)、(12)中 d 、 a 、 E^0 、 R_0 、 T 、 n_R 、 F_0 、 C_T 、 f_0 都为定值; 令 $y_0 = \frac{f_0}{C_T}$ 、 $k_1 = \frac{f_0}{C_T} e^{\alpha}$ 、 $b_1 = -\gamma$, 因此(13)式可变形为:

$$R = y_0 + k_1 e^{-b_1 F} \quad (14)$$

(14) 式中 y_0 、 k_1 和 b_1 为模型的参数。因此, 基于生理电阻的植物叶片细胞单位代谢能 $\Delta G_{R-E} = \frac{aE^0}{d} = \frac{\ln k_1 - \ln y_0}{b_1}$ 。基于生理电阻的植物叶片细胞代谢能 $\Delta G_R = \Delta G_{R-E} \cdot d$ 。

同理, 我们构建植物叶片的生理阻 Z 抗随夹持力变化模型为:

$$Z = p_0 + k_2 e^{-b_2 F} \quad (15)$$

(15) 式中 p_0 、 k_2 和 b_2 为模型的参数。因此, 基于生理阻抗的植物叶片细胞单位代谢能 $\Delta G_{Z-E} = \frac{aE^0}{d} = \frac{\ln k_2 - \ln p_0}{b_2}$ 。基于生理阻抗的植物叶片细胞代谢能 $\Delta G_Z = \Delta G_{Z-E} \cdot d$ 。

ΔG_B 为基于生理电阻的植物叶片细胞代谢能 ΔG_R 和基于生理阻抗的植物叶片细胞代谢能 ΔG_Z 的平均值。

1.4 数据处理与分析统计

采用 Sigma Plot 和 Microsoft Excel 2019 对试验数据进行整理和分析, 采用 GraphPad Prism 8.4.2 进行作图。

2 结果与分析

2.1 构树和桑树不同叶片的生理电容随夹持力的变化

对所测构树和桑树叶片的生理电容 C 和夹持力 F 作图, 随着夹持力 F 的增大, 构树和桑树的叶片生理电容 C 增大, 且生理电容随夹持力的变化呈线性关系, 如图 1 所示。

试验数据经 sigma plot 动态拟合, 求出方程 $C = x_0 + hF$ 中 x_0 与 h 的参数, 获取构树与桑树不同叶片的生理电容 C 随夹持力 F 的函数参数及方程, 同时

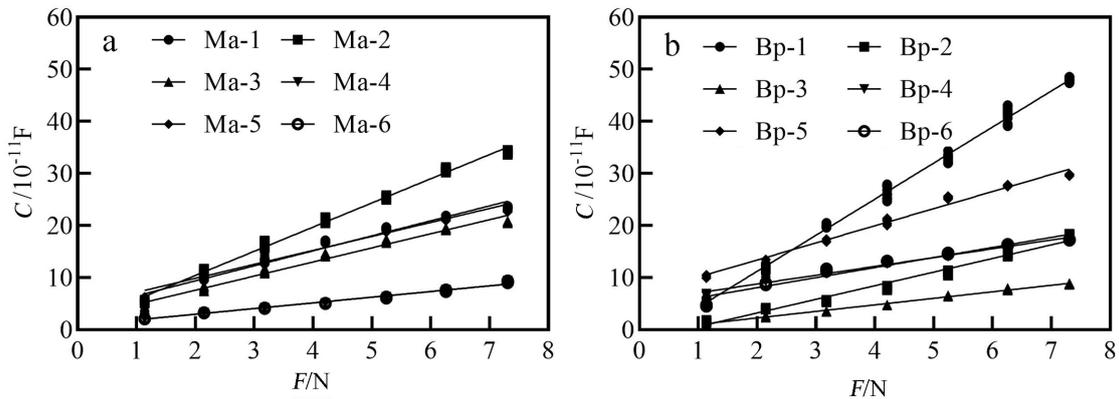


图1 桑树(a)和构树(b)不同叶片生理电容C随夹持力F的变化

Fig.1 Variation of physiological capacitance C with clamping force F in different leaves of *Morus alba* (a) and *Broussonetia papyrifera* (b)

获取方程契合统计数据 R^2 , n 和 P 值如表1所示。

2.2 不同叶片的生理电阻随夹持力的变化

对所测构树和桑树叶片的生理电阻R和夹持

力F作图,随着夹持力F的增大,构树和桑树的叶片生理电阻R下降,且生理电阻R随夹持力F的变化呈指数下降关系,如图2所示。

表1 构树与桑树不同叶片生理电容(C)随夹持力(F)变化模型(C-F)方程和参数

Table 1 Equations and parameters of the physiological capacitance (C) with clamping force (F) change model (C-F) in different leaves of *Broussonetia papyrifera* and *Morus alba*

叶片编号	x_0	h	方程	R^2	n	P
Ma-1	3.62	2.88	$C=3.62+2.88F$	0.979 5	84	<0.000 1
Ma-2	1.11	4.64	$C=1.11+4.64F$	0.994 1	84	<0.000 1
Ma-3	2.16	2.71	$C=2.16+2.71F$	0.976 4	84	<0.000 1
Ma-4	2.57	3.57	$C=2.57+3.57F$	0.986 3	84	<0.000 1
Ma-5	4.49	2.68	$C=4.49+2.68F$	0.958 6	84	<0.000 1
Ma-6	0.79	1.09	$C=0.79+1.09F$	0.986 3	84	<0.000 1
Bp-1	-2.65	6.92	$C=-2.65+6.92F$	0.995 3	84	<0.000 1
Bp-2	-2.05	2.63	$C=-2.05+2.63F$	0.980 1	84	<0.000 1
Bp-3	-0.24	1.25	$C=-0.24+1.25F$	0.995 2	84	<0.000 1
Bp-4	5.39	1.69	$C=5.39+1.69F$	0.988 1	84	<0.000 1
Bp-5	6.80	3.28	$C=6.80+3.28F$	0.988 4	84	<0.000 1
Bp-6	4.20	1.93	$C=4.20+1.93F$	0.944 3	84	<0.000 1

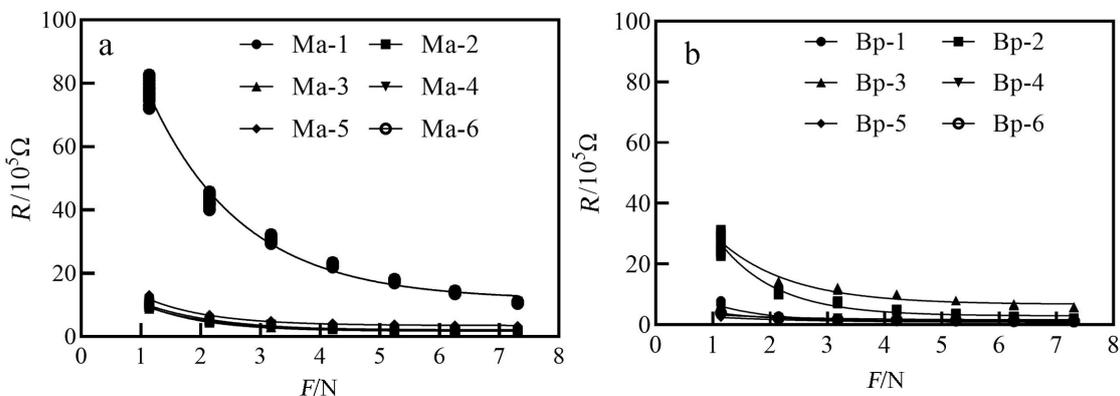


图2 桑树(a)和构树(b)不同叶片生理电阻R随夹持力F的变化

Fig.2 Variation trend of physiological resistance R with clamping force F in different leaves of *Morus alba* (a) and *Broussonetia papyrifera* (b)

试验数据经 sigma plot 动态拟合, 得出方程 $R = y_0 + k_1 e^{-b_1 F}$ 中 y_0 , k_1 与 b_1 的参数, 获取构树与桑树不同叶片的生理电阻 R 随夹持力 F 的函数参数及方程, 同时获取方程契合统计数据 R^2 , n 和 P 值如表 2 所示。

2.3 不同叶片的生理阻抗随夹持力的变化

对所测构树和桑树叶片的生理阻抗 Z 和夹持力 F 作图, 随着夹持力 F 的增大, 构树和桑树的叶片生理阻抗 Z 下降, 且生理阻抗 Z 随夹持力 F 的变化呈指数下降关系, 如图 3 所示。

试验数据经 sigma plot 动态拟合, 得出方程 $Z = p_0 + k_2 e^{-b_2 F}$ 中 p_0 , k_2 试验数据经 sigma plot 动态拟合, 得出方程 $Z = p_0 + k_2 e^{-b_2 F}$ 中 p_0 , k_2 与 b_2 的参数, 获取构树与桑树不同叶片的生理阻抗 Z 随夹持力 F 的函数参数及方程, 同时获取方程契合统计数据 R^2 , n 和 P 值如表 3 所示。

2.4 不同叶片的比有效厚度及细胞代谢能

依据以上数据, 得出构树与桑树叶片的比有效厚度 d (10^{-12} m)、基于生理电阻的植物叶片细胞单位代谢能 ΔG_{R-E} (J/m)、基于生理阻抗的植物叶片细胞单位代谢能 ΔG_{Z-E} (J/m)、基于生理电阻的植物叶片细胞代谢能 ΔG_R (10^{-12} J)、基于生理阻抗的植物叶片细胞代谢能 ΔG_Z (10^{-12} J) 以及植物叶片细胞代谢能 ΔG_B (10^{-12} J) 如表 4。

从表 4 中可以看出, 不同叶片的叶片比有效厚度各不相同, 基于生理电阻的植物叶片细胞单位代谢能 ΔG_{R-E} (J/m)、基于生理阻抗的植物叶片细胞单位代谢能 ΔG_{Z-E} (J/m)、基于生理电阻的植物叶片细胞代谢能 ΔG_R (10^{-12} J)、基于生理阻抗的植物叶片细胞代谢能 ΔG_Z (10^{-12} J) 以及植物叶片细胞代谢能 ΔG_B (10^{-12} J) 都不相同, 而且同一叶片基于生理电阻的植物叶片细胞单位代谢能 ΔG_{R-E} (J/m) 和基于

表 2 构树与桑树不同叶片生理电阻 (R) 随夹持力 (F) 变化模型 ($R-F$) 方程和参数

Table 2 Equations and parameters of different leaf physiological resistance (R) with clamping force (F) model ($R-F$) in different leaves of *Broussonetia papyrifera* and *Morus alba*

y_0	k_1	b_1	方程	R^2	n	P
2.165	20.347	0.924	$R = 2.165 + 20.347e^{-0.924F}$	0.9854	84	<0.0001
1.779	19.808	0.788	$R = 1.779 + 19.808e^{-0.788F}$	0.9896	84	<0.0001
2.316	39.896	1.085	$R = 2.316 + 39.896e^{-1.085F}$	0.9896	84	<0.0001
5.848	48.471	0.816	$R = 5.848 + 48.471e^{-0.816F}$	0.9823	84	<0.0001
3.553	24.309	0.942	$R = 3.553 + 24.309e^{-0.942F}$	0.9842	84	<0.0001
11.664	134.405	0.639	$R = 11.664 + 134.405e^{-0.639F}$	0.9889	84	<0.0001
0.954	16.547	1.022	$R = 0.954 + 16.547e^{-1.022F}$	0.9272	84	<0.0001
2.847	73.905	0.994	$R = 2.847 + 73.905e^{-0.994F}$	0.9716	84	<0.0001
6.691	51.626	0.805	$R = 6.691 + 51.626e^{-0.805F}$	0.9706	84	<0.0001
1.548	3.301	0.616	$R = 1.548 + 3.301e^{-0.616F}$	0.9750	84	<0.0001
0.770	3.268	0.612	$R = 0.770 + 3.268e^{-0.612F}$	0.9958	84	<0.0001
1.258	8.049	1.016	$R = 1.258 + 8.049e^{-1.016F}$	0.9892	84	<0.0001

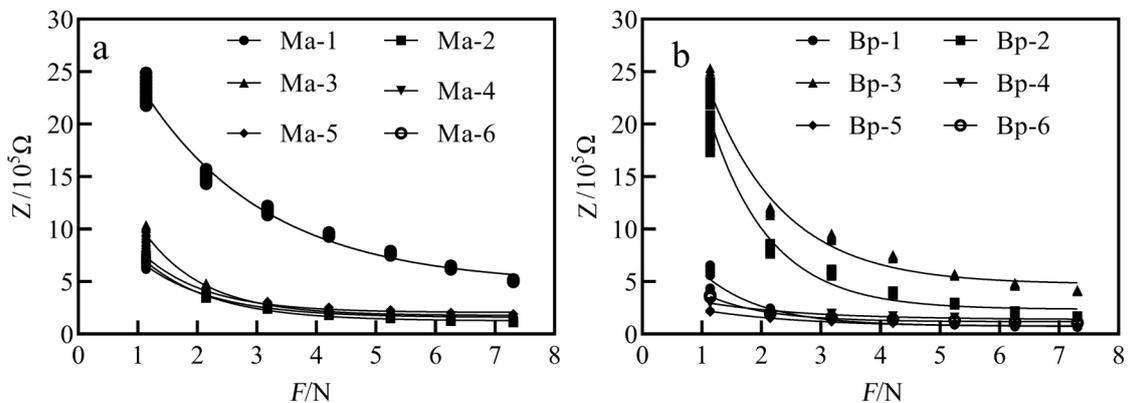


图 3 桑树 (a) 和构树 (b) 不同叶片生理阻抗 Z 随夹持力 F 的变化

Fig.3 Variation of physiological impedance Z with clamping force F in different leaves of *Morus alba* (a) and *Broussonetia papyrifera* (b)

表3 构树与桑树不同叶片生理阻抗(Z)随夹持力(F)变化模型($Z-F$)方程和参数Table 3 Equations and parameters of the physiological impedance (Z) with clamping force (F) variation model ($Z-F$) of different leaves of *Broussonetia papyrifera* and *Morus alba*

p_0	k_2	b_2	方程	R^2	n	P
0.159	1.272	0.832	$Z=0.159+1.272e^{-0.832F}$	0.989 9	84	<0.000 1
0.125	1.478	0.845	$Z=0.125+1.478e^{-0.845F}$	0.990 1	84	<0.000 1
0.177	2.386	0.990	$Z=0.177+2.386e^{-0.990F}$	0.987 4	84	<0.000 1
0.200	2.130	0.905	$Z=0.200+2.130e^{-0.905F}$	0.982 3	84	<0.000 1
0.206	1.537	0.934	$Z=0.206+1.537e^{-0.934F}$	0.980 6	84	<0.000 1
0.474	3.122	0.479	$Z=0.474+3.122e^{-0.479F}$	0.986 8	84	<0.000 1
0.077	1.380	0.996	$Z=0.077+1.380e^{-0.996F}$	0.939 2	84	<0.000 1
0.232	5.549	0.982	$Z=0.232+5.549e^{-0.982F}$	0.970 2	84	<0.000 1
0.475	4.553	0.796	$Z=0.475+4.553e^{-0.796F}$	0.980 1	84	<0.000 1
0.138	0.307	0.588	$Z=0.138+0.307e^{-0.588F}$	0.976 8	84	<0.000 1
0.069	0.285	0.577	$Z=0.069+0.285e^{-0.577F}$	0.996 1	84	<0.000 1
0.118	0.760	1.008	$Z=0.118+0.760e^{-1.008F}$	0.989 5	84	<0.000 1

表4 构树和桑树不同叶片的厚度及细胞代谢能

Table 4 Effective specific thickness and cell metabolic energy of different leaves of *Broussonetia papyrifera* and *Morus alba*

叶片编号	$d/10^{-12}$ m	$\Delta G_{R-E}/(J/m)$	$\Delta G_{Z-E}/(J/m)$	$\Delta G_R/10^{-12}$ J	$\Delta G_Z/10^{-12}$ J	$\Delta G_B/10^{-12}$ J
Ma-1	3.241	2.423	2.504	7.854	8.115	7.984
Ma-2	5.225	3.059	2.921	15.984	15.262	15.623
Ma-3	3.048	2.624	2.628	7.998	8.010	8.004
Ma-4	4.013	2.591	2.614	10.397	10.488	10.443
Ma-5	3.020	2.041	2.152	6.164	6.501	6.333
Ma-6	1.226	3.826	3.936	4.691	4.826	4.758
Bp-1	7.790	2.792	2.894	21.752	22.547	22.149
Bp-2	2.958	3.276	3.233	9.689	9.562	9.626
Bp-3	1.410	2.539	2.838	3.581	4.002	3.792
Bp-4	1.903	1.230	1.361	2.340	2.590	2.465
Bp-5	3.695	2.361	2.452	8.723	9.059	8.891
Bp-6	2.173	1.827	1.851	3.970	4.022	3.996

表5 构树和桑树不同叶片比有效厚度及细胞代谢能统计分析

Table 5 Statistical analysis of effective specific thickness and cell metabolic energy of different leaves of *Broussonetia papyrifera* and *Morus alba*

叶片种类	ΔG_B 平均值/ 10^{-12} J	ΔG_B 绝对极差/ 10^{-12} J	ΔG_B 相对极差	d 平均值/ 10^{-12} m	d 绝对极差/ 10^{-12} m	d 相对极差
Ma	8.858	10.865	1.227	3.295	3.999	1.213
Bp	8.486	19.684	2.320	3.321	6.380	1.921

生理阻抗的植物叶片细胞单位代谢能 ΔG_{Z-E} (J/m) 相差较小。同时同一叶片基于生理电阻的植物叶片细胞代谢能 ΔG_R (10^{-12} J)、基于生理阻抗的植物叶片细胞代谢能 ΔG_Z (10^{-12} J) 以及植物叶片细胞代谢能 ΔG_B (10^{-12} J) 差异较小。

对叶片比有效厚度 d 和细胞代谢能 ΔG_B 进行分析,分别计算构树和桑树的叶片比有效厚度及细胞代谢能平均值,绝对极差和相对极差,如表5所示。

从表5中可以看出,桑树叶片细胞的平均代谢与构树叶片细胞的平均代谢能相差不大,但构树叶

片细胞的代谢能变化区间大于桑树叶片细胞。桑树叶片的平均比有效厚度与构树相差不大,但桑树叶片的比有效厚度变化范围小于构树叶片。

3 讨论

本文中基于生理电阻的植物叶片细胞单位代谢能 ΔG_{R-E} 和基于生理阻抗的植物叶片细胞单位代谢能 ΔG_{Z-E} 的意义是分别通过生理电阻 R 和生理阻抗 Z 来构建其与叶片细胞单位代谢能 ΔG_B 的函数关系,通过两种方式表征的是同一个物理量。因此经两种方式所测得的叶片细胞单位代谢能 ΔG_{R-E} 和

ΔG_{Z-E} 应是相等的, 而由表 4 中的测算结果差异较小, 说明了本文所使用的方法是合理可信的。

通过测定叶片的电生理指标, 能快速定量检测不同环境下植物叶片细胞的代谢能, 还可以用生物物理指标表征不同环境下不同植物叶片水分和物质在系统中的交流特征^[22], 以及表征植物在不同逆境胁迫下的抗逆能力^[23-24]。随着植物电生理数据量的不断增加, 植物电生理的研究发展也随之加快, 在线、快速、无损地测定植物相应电生理指标, 将这些数据作为参数代入公式中, 就能计算出所需的植物生理高阶数据, 为今后的研究方法改进提供了新的思路。

从表 4 中可以看出, 不同叶片比有效厚度 d 明显不同, 叶片比有效厚度越大, 反映其叶片细胞越大, 液泡越大, 表明其越趋于成熟, 其水分储存能力越强^[25]。

由表 5 中的数据可知, 桑树叶片的平均代谢能和构树叶片的细胞差异不大, 这表明了在本实验的标准霍格兰溶液培养下, 桑树的生理活性与构树差异不大, 这解释了在实验条件下, 桑树与构树均能正常生长。而构树叶片的细胞代谢能绝对极差大于桑树叶片的细胞, 反映了构树叶片的细胞代谢能变化区间大于桑树叶片的细胞, 表明相比桑树而言, 构树叶片的源库关系更为灵活^[26]。另一方面, 构树的叶片细胞平均代谢能高于桑树叶片的细胞, 从叶形上看, 目前未有文献报道桑树的叶形有非正常状态变化, 而已有文献报道构树叶形的多样性, 并且构树叶片的形态呈正常叶和

缺刻状态, 构树的叶片形态与构树叶片的营养成分有关^[27]。此外, 表 5 还表明了构树叶片的细胞比有效厚度绝对极差大于桑树叶片的细胞, 反映了构树叶片的细胞比有效厚度变化区间大于桑树叶片的细胞, 说明构树叶片的形态上的多样性是高于桑树的, 构树叶片的多态性与其叶片的功能多样性可能相关, 也能从另一个角度说明构树的适应性强于桑树。

本文方法不仅可以快速、无损、在线定量检测不同环境下不同植物叶片细胞的代谢能, 测定的结果具有可比性, 而且还可以用生物物理指标表征不同环境下不同植物叶片水分和物质在系统中的交流特征, 为阐明复杂的生物学规律和植物器官的源库关系提供科学数据。

4 结论

通过测定植物的叶片在不同夹持力下的生理电阻、生理阻抗和生理电容, 依据吉布斯自由能方程和 Nernst 方程, 分别构建叶片的生理电容、生理电阻以及生理阻抗随夹持力变化的模型, 利用上述三个模型的各个参数联合计算植物叶片细胞代谢能的方法, 是高效且可信的。

在标准霍格兰溶液培养下, 桑树与构树的叶片细胞平均代谢能差异不大, 表明构树与桑树的生理活性差异不大, 构树和桑树均正常生长。构树叶片的细胞代谢能变化区间大于桑树, 构树的叶片比有效厚度变化区间大于桑树, 表明构树叶片的源库关系变化灵活性大于桑树。

参 考 文 献

- [1] Sun A C, Seider W D. Homotopy-continuation method for stability analysis in the global minimization of the Gibbs free energy[J]. Fluid Phase Equilibria, 1995, 103(2): 213-249.
- [2] Rains D. Metabolic energy cost for plant cells exposed to salinity[J]. California Agriculture, 1984, 38(10): 22-22.
- [3] Vanhercke T, Tahchy A E, Liu Q, et al. Metabolic engineering of biomass for high energy density: Oilseed-like triacylglycerol yields from plant leaves[J]. Plant Biotechnology Journal, 2014, 12(2): 231-239.
- [4] Shu S, Duan X, Zhao Y, et al. A model based on time, space, energy and iterative mechanism for woody plant metabolic rates and biomass[J]. Journal of Biobased Materials & Bioenergy, 2016, 10(3): 184-194.
- [5] Saglio P H, Raymond P, Pradet A. metabolic activity and energy charge of excised maize root tips under anoxia[J]. Plant Physiology, 1980, 66(6): 1053-7.
- [6] Hardie D G. AMPK: positive and negative regulation, and its role in whole-body energy homeostasis[J]. Current Opinion in Cell Biology, 2015, 33: 1-7.
- [7] Reuveni M. Utilization of metabolic energy under saline conditions: Changes in properties of ATP dependent enzymes in plant cells grown under saline conditions[J]. Biologia Plantarum (Prague), 1992, 34(3-4): 181-191.
- [8] Burdon S J. Note on the electrical phenomena which accompany irritation of the leaf of *Dionaea muscipula*[J]. Proceedings of the Royal Society of London, 1872 21: 495-496.
- [9] 陈洋. 面向植物电生理多源数据的在线分析方法研究[J]. 中国农业文摘-农业工程, 2017, 029(1): 75-75.

- [10] Pickard B G. Action potentials in higher plants[J]. *Botanical Review*, 1973, 39(2) : 172-201.
- [11] Mwesigwa J, Collins D J, Volkov A G. Electrochemical signaling in green plants: Effects of 2,4-dinitrophenol on variation and action potentials in soybean[J]. *Bioelectrochemistry*, 2000, 51(2) : 201-205.
- [12] 李兴伟,周章义,张俊楼,等. 探测树势的电测技术—电容法[J]. *林业与环境科学*, 2002, 18(1) : 19-24.
- [13] 董占元,张衡. 苗木根系生物电阻测量和固氮能力分析预测荒漠草原三种固沙植物抗[J]. *内蒙古林学院学报*, 1997, 19(2) : 43-48.
- [14] Lu X. Application of the Nernst-Einstein equation to concrete[J]. *Cement and Concrete Research*, 1997, 27(2) : 293-302.
- [15] Koichi A. Nernst equation complicated by electric random percolation at conducting polymer-coated electrodes[J]. *Journal of Electroanalytical Chemistry & Interfacial Electrochemistry*, 1991, 310(1-2) : 1-12.
- [16] Tanaka A, Fujita K. Nutrio-physiological studies on the tomato plant IV. Source-sink relationship and structure of the source-sink unit[J]. *Soil Science & Plant Nutrition*, 1974, 20(3) : 305-315.
- [17] 屠乃美,官春云. 油菜库器官分化发育期剪叶对源库关系的影响[J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2001, 27(4) : 258-263.
- [18] 易镇邪. 杂交稻不同节位再生稻源库关系研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2003.
- [19] Taheri M M, Ahmadi A, Poustini K, et al. Effect of source-sink reduction on grain weight at different positions within the spike and spikelet[J]. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 2010, 41(3) : 479-489.
- [20] 吴沿友,张明明,邢德科,等. 快速反映植物水分状况的叶片紧张度模型[J]. *农业机械学报*, 2015, 46(3) : 310-314.
- [21] 吴沿友,吴沿胜,方蕾,等. 一种测定植物叶片细胞代谢能的方法[P]. CN109060886A, 2018-12-21.
- [22] 张兵,邹一琴,韩霞,等. 小麦叶片生理电特性测定与含水率预测研究[J]. *西南农业学报*, 2015, 28(5) : 1957-1960.
- [23] 黎明鸿. 构树和桑树的电生理特征对干旱的响应[D]. 镇江: 江苏大学, 2018.
- [24] 黎明鸿,吴沿友,邢德科,等. 基于叶片电生理特性的2种桑科植物抗盐能力比较[J]. *江苏农业科学*, 2019, 47(14) : 217-221.
- [25] 汪良驹,刘友良. 植物细胞中的液泡及其生理功能[J]. *植物生理学通讯*, 1998, 34(5) : 394-400.
- [26] 刘惠芬,郭志义,丁得亮. 氮、磷、钾营养水平对粳型半矮水稻源库关系的调控[J]. *哲里木畜牧学院学报*, 1999(2) : 25-30.
- [27] 翟晓巧,曾辉,刘艳萍,等. 构树不同无性系间叶片营养成分及叶形的变化[J]. *东北林业大学学报*, 2012, 40(11) : 38-39+52.

Comparison of Metabolic Energy in Two Mulberry Species Based on Leaf Electrophysiological Properties

DENG Zhixian¹, LI Chaochan¹, WU Yanyou²

(1. School of Life Science/Key Laboratory of Plant Physiology and Development Regulation, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China; 2. State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550081, China)

Abstract: The cellular metabolic energy of plants can be used to characterize the physiological activity and source-sink status of plants, while the cellular metabolic energy of plants can be characterized by the physiological capacitance, physiological resistance and physiological impedance of the cells. This study took *Broussonetia papyrifera* and *Morus alba* as examples to study the characteristics of physiological resistance, physiological impedance and physiological capacitance under different clamping forces. The model is first constructed based on the Gibbs free energy equation and the Nernst equation, and then the plant leaf cell metabolic energy is jointly calculated based on the various parameters of the model. The results showed that the free energy obtained based on resistance calculation and impedance calculation is not much different; and the free energy of *Morus alba* leaf cells (8.858×10^{-12} J) is similar to that of *Broussonetia papyrifera* leaf cells (8.486×10^{-12} J), which indicates that the physiological activities of the two plants in the experimental environment are not much different; the range of free energy of *Morus alba* leaf cells (10.865×10^{-12} J) is smaller than that of *Broussonetia papyrifera* (19.684×10^{-12} J), indicating that the former has a smaller variation in physiological activity, and the source-sink relationship between the leaves of the latter is more flexible than the former; the effective thickness of *Broussonetia papyrifera* leaves is extremely poor (6.380×10^{-12} m) than that of *Morus alba* (3.999×10^{-12} m), which indicates that the morphological diversity is compatible with the functional diversity. This research method can characterize plant leaf cell metabolic energy online, quickly and non-destructively, and provides new methods and ideas for studying plant physiological activities and source-sink status.

Key words: electrophysiological parameters; cell metabolic energy; source-sink relationship