

根源 ABA 参与气孔调节的数学模拟

金明现 王天铎

(中国科学院上海植物生理研究所, 上海 200032)

摘要 建立了包括植物体内的水分传输,并有根源 ABA 参与的气孔调节模型,模拟了饱和水气压差 (VPD)、气温、表层土壤含水量(θ_{s1})等环境因子对叶片水势、木质部汁液中 ABA 浓度($[ABA]_x$)及气孔导度的影响。结果显示,VPD 和气温的变化能够改变叶片水势及气孔导度; $[ABA]_x$ 几乎不受 VPD 和气温变化的影响,却决定着叶片水势及气孔导度对 VPD 和气温变化的响应幅度; θ_{s1} 影响 $[ABA]_x$,并由此影响气孔导度,但相比之下对叶片水势的作用并不显著。

关键词 模拟,饱和水气压差,气温,土壤含水量,ABA,气孔导度

A MATHEMATICAL SIMULATION OF STOMATAL REGULATION ASSOCIATED WITH ROOT-ORIGINATED ABA

Jin Ming-xian and Wang Tian-duo

(Shanghai Institute of Plant Physiology, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032)

Abstract A steady-state model of stomatal regulation has been developed, which includes a water flow system involving the effect of root-originated ABA. The influences of vapour pressure deficiency (VPD), air temperature and water content in the uppermost soil layer (θ_{s1}) on leaf water potential, ABA concentration in xylem sap ($[ABA]_x$) and stomatal conductance had been simulated. The results show that changes in VPD and air temperature affect the leaf water potential and stomatal conductance, in which the $[ABA]_x$ played a decisive role in controlling the extent of their affect, although they had very little effect on $[ABA]_x$ itself.

Key words Simulation, Vapour pressure deficiency, Air temperature, Soil water content, ABA, Stomatal conductance

在土壤-植物-大气连续体中,气孔是植物体控制水分传输的关键部位。许多环境因子及植物体自身的生理过程都会影响气孔的开张度。环境因子对气孔的调节不仅涉及物质的迁移和能量的转换,同时还包括根源信号的作用,这些过程之间相互耦合、相互渗透。辐射强度、风速、温度、大气饱和差等通过影响蒸腾而影响叶片含水量,特别是保卫细胞的含水量,从而影响气孔开度;根系的水分供应则最终决定着叶片的水分平衡及气孔开度。另一方面,由根际土壤水势变化引起的根源 ABA 含量的改变^[1,2]以及由叶片水势变化引起的叶内 ABA 的再分布^[3]同样能够影响气孔开度,这是地下和地上环境因子参与气孔调节的另一种机制。Tardieu 和 Davies^[2]的模型虽然包括了根系信号对气孔的调控,但假定土壤及根的水势是均匀的,没有考虑实际情况下常出现的上下层土壤含水量大不相同的

情形。本文结合水分传输、ABA 的合成及其对气孔的调控作用,模拟了稳态情况下饱和和水气压差(VPD)、空气温度以及表层土壤对气孔的影响,并对其作用机制进行了探讨。

1 模型介绍

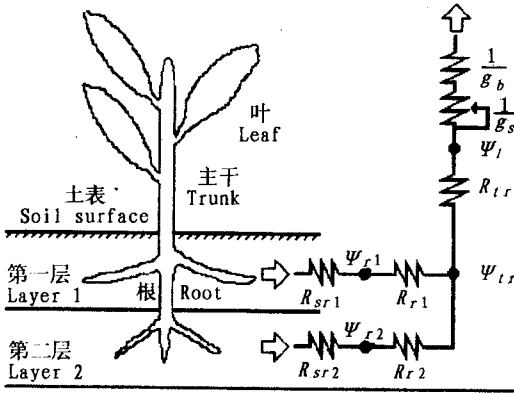


图1 植物体内水分运输的模式图

Ψ_l 、 Ψ_{tr} 、 Ψ_r 分别为叶片、主干和根的水势; R_{tr} 、 R_r 、 R_{sr} 分别代表水分在主干和根中及从土壤到根的传输阻力; g_s 和 g_b 分别为气孔和边界层的导度。

Fig.1 Schematic representation of water transport in plant

Ψ_l , Ψ_{tr} and Ψ_r are water potentials of leaf, trunk and root, respectively; R_{tr} , R_r and R_{sr} are hydraulic resistances of trunk, root and that from soil to root, respectively; g_s and g_b are conductances of stomata and boundary layer, respectively.

模型涉及地上和地下两部分(图1),地上部采用“大叶”模型(big leaf model),未分层;地下部分分为两层,以便模拟部分根系的干旱对气孔导度及水分传输的影响。本模型仅考虑土壤-植物-大气连续体中水分传输达到稳态时的情形。土壤含水量、VPD和空气温度作为可控参数输入。模型主要参数见文末附录。

1.1 植物体的构成

根据水的运输途径以及植物体的结构特点,将植株分为根、主干(包括根的基部和茎)、叶三部分,其干重分别为 WG_r 、 WG_{tr} 、 WG_l 。根系在两层土壤内的干重分别为 WG_{r1} 和 WG_{r2} ,叶面积指数为 LAI ,则:

$$WG_r = WG_{r1} + WG_{r2} \quad (1)$$

$$LAI = K1 \cdot WG_l \quad (2)$$

式中 $K1$ 为比叶面积。本模型中设 WG_{r1} 和 WG_{r2} 分别占 WG_r 的 30% 和 70%。

1.2 土壤水势及导水率

土壤水势(Ψ_s)和土壤导水率(K_s)均为土壤含水量(θ_s)的函数,且呈高度非线性。土壤水势按 Campbell^[4]的公式计算:

$$\Psi_s = \Psi_{smax} \frac{1}{(\theta_s/\theta_{smax})^{k1}} \quad (3)$$

式中 $k1$ 为常数, θ_{smax} 和 Ψ_{smax} 分别为土壤达到饱和时的相对含水量及水势。土壤导水率由 Thornley 和 Johnson^[5]的公式算出:

$$K_s = K_{smax} (\theta_s/\theta_{smax})^{k2} \quad (4)$$

式中 K_{smax} 为水分饱和时的导水率, $k2$ 为常数。

1.3 水分传输

当土壤-植物-大气的水分传输达到稳态时,单位时间内植物体从根到叶各段水的进出量相等,净增加量均为零,水流量可以按欧姆定率的类比来计算:

$$J_i = (\Psi_{si} - \Psi_{ri})/R_{sri} = (\Psi_{ri} - \Psi_{tr})/R_{ri} \quad (i = 1,2) \quad (5)$$

$$J = \sum_{i=1}^2 J_i = (\Psi_{tr} - \Psi_l)/R_{tr} \cdot Trsp \quad (6)$$

式中 J_i 代表自第 i 层土壤汇入的水流, J 为汇总后的水流; $Trsp$ 为蒸腾速率; Ψ_{si} 、 Ψ_{ri} 、

Ψ_r 、 Ψ_1 依次为土壤、根、主干和叶的水势; R_{sri} 和 R_{ri} 分别为水分从土壤到根以及从根到主干的传输阻力, R_r 为主干到叶的阻力。这些阻力可按 Johnson 等^[6]的公式计算:

$$R_{sri} = \frac{Ksrs}{K_{si} \cdot dz} + \frac{Krsr}{WG_{ri}} \quad (i = 1, 2) \quad (7)$$

$$R_{ri} = Kr / WG_{ri} \quad (8)$$

$$R_r = Kr / WG_r \quad (9)$$

式中 $Ksrs$ 、 $Krsr$ 、 Kr 为常数, dz 为土层厚度。

蒸腾速率用 Penman-Monteith 公式计算:

$$Trsp = \frac{s \cdot J_n + \lambda \cdot \gamma \cdot g_b \cdot \Delta \rho}{\lambda (s + r(g_b/g_c))} \quad (10)$$

式中 J_n 为辐射强度, g_b 为边界层导度, g_c 为冠层导度, $\Delta \rho$ 为饱和蒸汽浓度与当前空气中的蒸汽浓度之差, s 、 λ 、 γ 为参数, 三者皆为空气温度 T 的函数, 这里依 Campbell^[7]和 Jones^[8]提供的数据进行插值。

(10)式中的 $\Delta \rho$ 可由 VPD 求得:

$$\Delta \rho = \frac{W_{H_2O}}{R \cdot T} \text{VPD} \quad (11)$$

式中 W_{H_2O} 为水的分子量, R 为气体常数。 g_c 则取决于气孔导度 g_s 和叶面积指数:

$$g_c = g_s \cdot LAI \quad (12)$$

1.4 ABA 合成及其对气孔的调节

植物的各个部位都具有合成 ABA 的能力, 但是其合成量与根系在遭受干旱时的量相比很小, 因此根系成为 ABA 的主要来源^[9], 这里仅考虑根系的 ABA 合成。每层根系的蒸腾流中 ABA 的浓度不仅取决于根系的水势, 还与来自该层土壤的水流大小有关, 这里依照 Tardieu 和 Davies^[2]的经验公式计算:

$$[ABA]_{xi} = \frac{a \cdot \Psi_{ri}}{J_i + b} \quad (i = 1, 2) \quad (13)$$

式中 a 、 b 为常数。达到稳态时主干木质部汁液中的 ABA 浓度为:

$$[ABA]_x = \frac{\sum_{i=1}^2 J_i \cdot [ABA]_{xi}}{\sum_{i=1}^2 J_i} \quad (14)$$

与气孔导度直接有关的因素很多, 这里只考虑 ABA 的影响, 其它因素不变。ABA 诱发保卫细胞内的 K^+ 外流^[10], 导致气孔关闭。保卫细胞周围的 ABA 浓度不仅取决于 $[ABA]_x$, 而且还受叶片水势 Ψ_1 的影响^[3], Tardieu 等^[11]用以下经验公式表示这种关系:

$$g_s = (A + B \cdot \exp([ABA]_x \cdot \beta \cdot \exp(\delta \cdot \Psi_1))) g_{smax} \quad (15)$$

式中 g_{smax} 为气孔导度的最大值, A 、 B 、 β 、 δ 为常数。

1.5 方程组的求解

在以上各式中, 有待确定的量有植物体各段的水势 (Ψ_{r1} 、 Ψ_{r2} 、 Ψ_r 、 Ψ_1) 以及 $[ABA]_x$ 和 g_s 等。经过整理, 该模型可以简化为仅含 Ψ_r 的超越方程, 因此可用二分法确定满足水分平衡条件的 Ψ_r , 其它量最终可由 Ψ_r 算出。这样可使计算量大大减少。源程序用 Tur-

bo Pascal (5.0)编写。

2 结果和讨论

在本模型中,我们主要研究环境因子变化对叶片水势、ABA 浓度和气孔导度的影响。

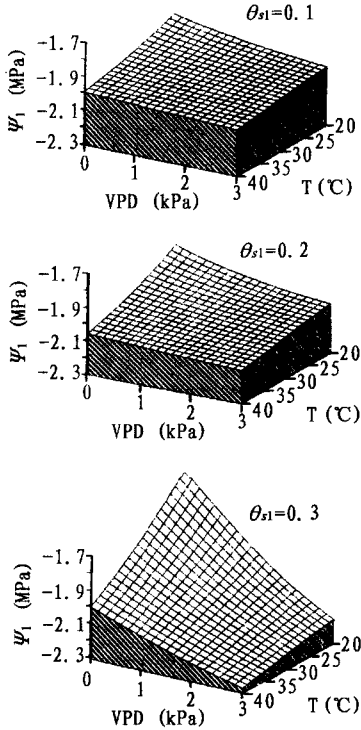


图 2 表层土壤含水量(θ_{s1})不等时叶片水势(Ψ_1)对饱和水汽压差(VPD)和气温(T)变化的响应
 Fig.2 The dependence of the response of leaf water potential (Ψ_1) to changes of vapour pressure deficiency (VPD) and air temperature (T) on top layer soil water content (θ_{s1})

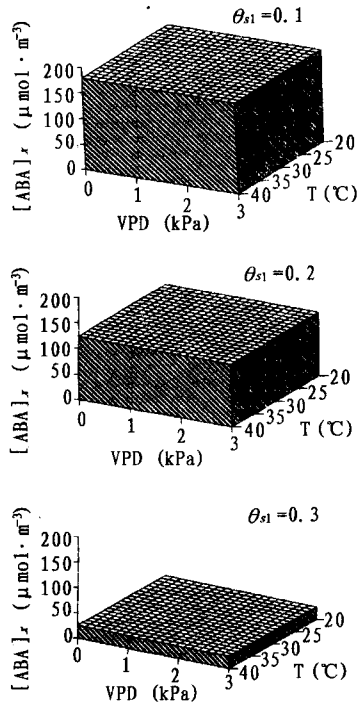


图 3 表层土壤含水量(θ_{s1})不等时木质部汁液中 ABA 浓度($[ABA]_x$)对饱和水汽压差(VPD)和气温(T)变化的响应
 Fig.3 The relationship between the response of ABA concentration in the xylem sap ($[ABA]_x$) to changes of vapour pressure deficiency (VPD) and air temperature (T) and top layer soil water content (θ_{s1})

从图 2~4 可以看出,VPD 和温度对 $[ABA]_x$ 影响甚微;但是随着 VPD 和温度的升高, Ψ_1 和 g_s 均降低,其降低的幅度和方式取决于表层土壤含水量(θ_{s1})。当 θ_{s1} 下降时, $[ABA]_x$ 显著升高, Ψ_1 和 g_s 对 VPD 和温度响应的灵敏度也大大提高。可见, θ_{s1} 主要通过控制根系 ABA 的输出影响气孔导度,VPD 和温度则通过改变叶片水势来调节气孔对 $[ABA]_x$ 的响应。图 2 还显示,随着 θ_{s1} 的降低,VPD 和温度较高时 Ψ_1 值又有所回升,这说明 θ_{s1} 的降低诱发的气孔关闭阻止了水分的进一步丧失,从而改变了叶片的水分平衡。这与 Tenhunen 等^[12]的实验结果一致。本模型中,温度主要通过改变 Penman-Monteith 公式中的气象参数影响蒸腾速率,最终影响气孔导度,因此,模拟结果只代表温度对气孔的间接影响。事实上,温度对气孔有直接影响,且存在最适温度^[13],温度过低和过高都将导致气孔导度的降低。因此,本模型不适用于极端温度,尤其是低温。

模拟结果说明,虽然气孔的长期行为最终取决于土壤水分状况,但在土壤水的总体供应仍比较充足时,部分根系的水分胁迫就可以导致气孔关闭,即受胁迫的根系向叶片传送某种信息;气孔导度的短期变化主要由气象因子(气温、VPD)的波动所致。上述结论有助于解释光合作用的中午降低即“午睡”现象,后者常常和气孔的中午关闭同时发生^[14~16],因此气孔导度的日变化被认为是光合“午睡”产生的主要原因。实验表明,只有当土壤含水量下降到一定程度以后才可能发生光合“午睡”^[17,18],此时若向土壤中补充水分,“午睡”现象又会消失^[19]。另一方面,气孔的中午关闭常常与高光强 AVP 以及由此引起的叶温升高、VPD 增大相对应^[20]。如果人为地增大空气湿度,使 VPD 减小,“午睡”就会被削弱乃至完全消失^[14,21]。我们的模拟结果与上述实验观测相互印证,并为阐明气孔中午关闭及光合“午睡”的机制提供了理论依据。

由于本文介绍的是稳态模型,模拟结果只代表环境条件相对恒定时植物体内水分运输最终所能达到的状态。在自然条件下,各种气象因子均为时间的函数,因此绝对的稳态很难达到。不过,当环境因子变化比较缓慢时,仍可用稳态模型来逼近。另外,由于 VPD 和气温的日变化皆依赖于光强的变化,而根系周围的水分供应也并不是恒定的,因此,根系水势的日变化不容忽视,由此引起的 $[ABA]_x$ 的波动也将成为影响气孔日变化的重要因素。我们的模型是把各种环境因子当做独立变量来考虑的,未涉及环境变量自身的相互影响,因此能够显示单个环境因子的变化对气孔的影响,从而为研究自然条件下的瞬态过程提供参照。

参 考 文 献

- 1 Davies W J, Zhang J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1991. **42**:55 ~ 76
- 2 Tardieu F, Davies W J. Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. *Plant Cell Environ*, 1993. **16**:341 ~ 349
- 3 Slovik S, Baier M, Hartung W. Compartmental distribution and redistribution of abscisic acid in intact leaves (I - III). *Planta*, 1992. **187**:14 ~ 47
- 4 Campbell G S. *Soil Physics with Basic*. New York: Elsevier, 1985.
- 5 Thornley J H M, Johnson I R. *Plant and Crop Modelling*. Oxford: Oxford University Press, 1990.
- 6 Johnson I R, Melkonian J J, Thornley J H M *et al*. A model of water flow through plants incorporating shoot/root 'message' control of stomatal conductance. *Plant Cell Environ*, 1991. **14**:531 ~ 544
- 7 Campbell G S. *An Introduction to Environmental Biophysics*. New York: Springer-Verlag, 1977.

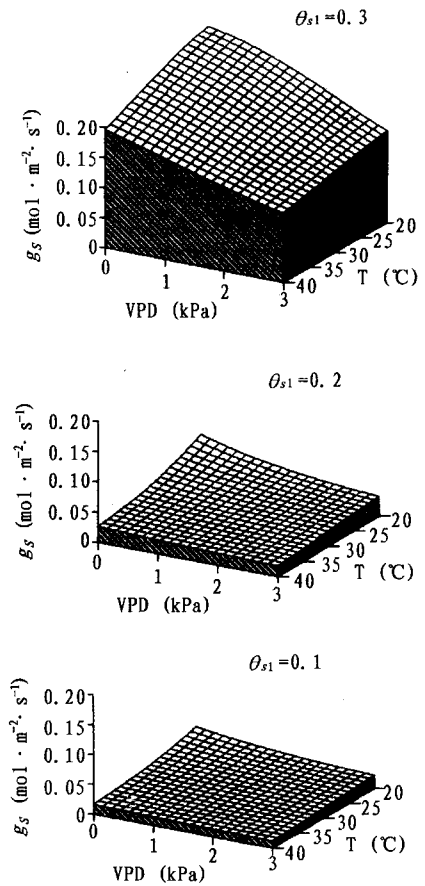


图4 表层土壤含水量(θ_{s1})不等时气孔导度(g_s)对饱和水汽压差(VPD)和气温(T)变化的响应

Fig.4 The dependence of the response of stomatal conductance (g_s) to changes of vapour pressure deficiency (VPD) and air temperature (T) on top layer soil water content (θ_{s1})

- 8 Jones H G. Plant and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology. Cambridge: Cambridge University Press, 1983.
- 9 Wolf O, Jeschke W D, Hartung W. Long distance transport of abscisic acid in NaCl-treated intact plants of *Lupinus albus*. *J Exp Bot*, 1990. **41**:596 ~ 600
- 10 Kearns E V, Assmann S M. The guard cell-environment connection. *Plant Physiol*, 1993. **102**:711 ~ 715
- 11 Tardieu F, Zhang J, Gowing D J G. Stomatal control by both [ABA] in the xylem sap and leaf water status: A test of a model for droughted or ABA-fed field-grown maize. *Plant Cell Environ*, 1993. **16**:413 ~ 420
- 12 Tenhunen J D, Lange O L, Gebel W *et al*. Changes in photosynthesis capacity, carboxylation efficiency, and CO₂ compensation point associated with midday stomatal closure and midday depression of net CO₂ exchange of leaves of *Quercus suber*. *Planta*, 1984. **162**:193 ~ 203
- 13 Hofstra G, Hesketh J D. The effect of temperature on stomatal aperture in different species. *Can J Bot*, 1969. **47**:1307 ~ 1310
- 14 许大全, 李德耀, 沈允钢等. 田间小麦光合“午睡”现象的研究. *植物生理学报*, 1984. **10**:269 ~ 276
- 15 Raschke K, Resemann A. The midday depression of CO₂ assimilation in leaves of *Arbutus unedo* L.: Diurnal changes in photosynthetic capacity related to changes in temperature and humidity. *Planta*, 1986. **168**:546 ~ 558
- 16 Tenhunen J D, Lange O L, Braum M *et al*. Midday stomatal closure in *Arbutus unedo* leaves in a natural macchia and under simulated habitat conditions in an environmental chamber. *Oecologia*, 1980. **47**:365 ~ 367
- 17 Rawson H M, Turner N C, Begg J E. Agronomic and physiological responses of soybean and sorghum crops to water deficits. IV. Photosynthesis, transpiration and water uses efficiency of leaves. *Aust J Plant Physiol*, 1978. **5**:195 ~ 209
- 18 Turner N C, Burch G J. The role of water in plants. In: Teare I D, Peet M M eds., Crop-water relations. New York: John Wiley and Sons, 1983. 73 ~ 126
- 19 许大全, 李德耀, 沈允钢等. 田间小麦叶片光合作用“午睡”现象的研究. II. 喷雾对小麦光合作用与籽粒产量的影响. *作物学报*, 1987. **13**:111 ~ 115
- 20 Tenhunen J D, Pearcy R W, Lange O L. Diurnal variations in leaf conductance and gas exchange in natural environments. In: Zeiger E, Farquhar G D, Cowan I R eds., Stomatal Function. California: Stanford University Press, 1987. 323 ~ 351
- 21 Schulze E D, Hall A E. Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation of plants in contrasting environments. In: Lange O L *et al* eds., Encyclopedia of Plant Physiology, New Series Vol 12B. Berlin: Springer-Verlag, 1982. 181 ~ 230
- 22 Tardieu F, Zhang J, Davies W J. What information is conveyed by an ABA signal from maize roots in drying field soil? *Plant Cell Environ*, 1992. **15**:185 ~ 191
- 23 Tardieu F, Zhang J, Katerji N *et al*. Xylem ABA controls the stomatal conductance of field-grown maize subjected to soil compaction or soil drying. *Plant Cell Environ*, 1992. **15**:193 ~ 197

附录:模型主要参数(不同单位制间的转换在程序中实现)

参数	取值	单位	来源
θ_{smax}	0.5	$m^3 \cdot m^{-3}$	Campbell ^[4]
Ψ_{smax}	-10.0		
$k1$	3	$J \cdot kg^{-1}$	
K_{smax}	0.001	$kg \cdot m^{-3} \cdot s^{-1}$	Thornley 和 Johnson ^[5]
$k2$	9		
K_{rs}	5	m^2	
K_{rr}	1e6	$m^2 \cdot s^{-1}$	
Kr	5e6	$m^2 \cdot s^{-1}$	
a	0.0038	$\mu mol \cdot kg \cdot m^{-5} \cdot s^{-1} \cdot MPa^{-1}$	依 Tardieu 等 ^[22,23] 的数据重新拟合
b	$1.12e-7$	$kg \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	
A	0.008		依 Tardieu 等 ^[11] 的数据重新拟合并整理
B	0.992		
β	$-4.474e-5$	$\mu mol^{-1} \cdot m^3$	
δ	-2.986	MPa^{-1}	