

土壤干旱胁迫下非水力根信号调控夏玉米 气体交换对大气环境的响应

郭安红¹, 冯兆忠², 刘庚山¹, 任三学¹, 安顺清¹

(1. 中国气象科学研究院生态环境和农业气象研究中心, 北京 100081; 2. 中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085)

摘要: 对不同程度土壤干旱胁迫下夏玉米非水力根信号的产生以及气体交换过程对大气环境的响应进行了试验研究。充足底墒播种后采用 3 个土壤水分处理等级 (0~200cm 土壤相对湿度为 >80%、60%~70%、40%~50%, 代号为 WT₁、WT₂ 和 WT₃)。生育期内遮去自然降水。试验结果表明, 在拔节期轻度和中度土壤干旱胁迫的情况下, 玉米根系合成大量 ABA 传输到地上部分, 参与控制气孔开度和气体交换过程对大气环境变化的响应并调节水分消耗。在日变化过程中, 当光强和水汽压亏缺较高时, 由于蒸腾速率较高, 非水力根信号物质向冠层的传输速率也较高, ABA 在叶片中的累积影响了气孔开张对光强响应的敏感度, 气孔开度受到抑制, 并且随着 ABA 累积和浓度的增加, 气孔抑制作用越强; 在水汽压亏缺较低的情况下, 非水力根信号物质向冠层的传输速率较低, ABA 的代谢过程以及再分配过程能够保证这种信号物质保持在低水平, 从而保证一定程度的气孔开度和光合、蒸腾速率。这种策略能够使夏玉米在轻、中等干旱条件下保证最大的光合作用, 同时在可能的胁迫情况下降低蒸腾作用以提高水分利用效率。

关键词: 土壤干旱胁迫; 夏玉米; 非水力根信号; 气体交换; 大气环境

文章编号: 1000-0933(2005)12-3161-06 **中图分类号:** S513 **文献标识码:** A

Non-hydraulic root-sourced signaling regulates the response of maize gas exchange to micro-climate during soil drying

GUO An-Hong¹, FENG Zhao-Zhong², LIU Geng-Shan¹, REN San-Xue¹, AN Shun-Qing¹ (1. Institute of Eco-Environment & Agro-Meteorology, Chinese Academy of Meteorological Sciences, Beijing, 100081, China; 2. Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy Sciences, Beijing, 100081, China). Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(12): 3161~3166

Abstract In the Soil-Plant-Air Atmosphere Continuum (SPAC), stomata controls the gas exchanges, its behavior is frequently affected by micro-climatic conditions and physiological processes. Radiation, air temperature, [CO₂], and soil moisture are the main factors affecting stomatal aperture. During soil drying, the root-sourced abscisic acid (ABA) plays a central role as a long distance signal inducing stomatal closure and reduction of leaf expansion, both reduce plant water use.

With summer maize (cv. Shandan 902), experiments in a rhizotron field with rainout shelter were conducted to study the endogenous ABA changes and the response of maize gas exchanges to micro-climatic conditions at Gucheng Agro-meteorological Experimental Base. At jointing stage, three water treatments WT₁, WT₂, and WT₃ were applied where the relative soil moisture were >80%, 60%~70%, and 40%~50%, respectively. The ABA content in plant tissues, stomatal conductance

基金项目: 国家“十五”科技攻关资助项目 (2001BA509B-15); 农业科技成果转化资金资助项目 (05EFN217400414)

收稿日期: 2004-10-27; **修订日期:** 2005-06-10

作者简介: 郭安红 (1972~), 女, 陕西商县人, 博士, 副研究员, 主要从事生态学和干旱农业研究. E-mail: guoanh@cams.cma.gov.cn

致谢: 衷心感谢丹麦皇家兽医和农业大学农业科学研究院 Christian R. Jensen 博士和 Liu Fulai 博士对本文写作的帮助; 本试验中 ABA 含量的测定得到了中国科学院植物研究所种子生理实验室和分子生态实验室的大力帮助和支持, 在此表示感谢

Foundation item: State Tenth Five-year Plan, Spreading Project for Agriculture Founded by MOST (No. 2001BA509B-15, 05EFN217400414)

Received date: 2004-10-27; **Accepted date:** 2005-06-10

Biography: GUO An-Hong, Ph.D., Associate professor, mainly engaged in ecology and arid-agriculture. E-mail: guoanh@cams.cma.gov.cn

Acknowledgement Many thanks to Dr. Christian R. Jensen and Dr. Liu Fulai at the Department of Agricultural Sciences, The Royal Veterinary and Agricultural University (KVL), Denmark, for reviewing the paper. The authors are grateful for Seed Physiology Laboratory and Molecular & Ecology Laboratory, Institute of Botany, Chinese Academy Sciences, for their help with the determination on ABA.

(G_s), net photosynthesis rate (P_n), transpiration rate (T_r), photosynthetic active radiation (PAR), air temperature (T), and vapor pressure deficit (VPD) were determined

ABA content in maize root (R_{ABA}), stem (S_{ABA}) and leaf (L_{ABA}) increased significantly under mild and moderate soil drought condition (WT_2 and WT_3); however, the positive correlation of stomatal conductance to PAR was inhibited greatly in comparison to well-watered treatments (WT_1). When PAR , VPD , and T were low, P_n and T_r under WT_2 and WT_3 were relative higher, but tend to increase slower compared to WT_1 with the increase of the air factors. T_r under WT_2 and WT_3 only changed little by increase of VPD .

In conclusion, the results indicated that during soil drying, the production of root-sourced non-hydraulic signaling (ABA) increases, which delivered to the shoot and plays an important role in regulating maize gas exchange responses to micro-climatic conditions. Under high PAR and VPD , the delivery rate of ABA and its content in leaves are higher due to the higher transpiration rate, which decreasing the stomatal aperture under high PAR and T . This inhibition on stomatal opening is increased as ABA is accumulated in leaves. Whereas under low VPD , the delivery rate is lower, and maintains the stomatal conductance to some extent. This strategy would increase the efficiency of water use by allowing maximum photosynthesis under the mild and moderate soil condition but would reduce transpiration during potential stressful conditions.

Key words: soil drying; summer maize; non-hydraulic root-sourced signaling; gas exchange; micro-climate

在土壤-植物-大气连续体 (SPAC) 中, 气孔是植物气体交换和水分传输的关键部位。许多环境因子以及植物体自身的生理过程都会影响气孔开张度。在大气环境中, 影响气孔运动的因子主要包括光照、温度和 CO_2 等, Ball 等提出了一个半经验模型用以描述气孔对大气环境因子的响应, 其中气孔导度是光合速率、空气相对湿度、 CO_2 浓度的函数^[1]。Leuning 将 Ball 模型中空气相对湿度替换为饱和水汽压差 (VPD)^[2]。Ball-Berry 模型和 Leuning 模型广泛应用于作物生长模型中气孔导度过程的模拟, 例如基于气孔行为的光合——蒸腾作用耦合模型可以很好地模拟大田玉米的气体交换过程^[3]。但是上述模型描述的是在土壤水分条件得到满足时气孔导度对大气环境变化的响应过程, 或者说上述模型没有考虑到土壤干旱胁迫和作物水分亏缺情况。

从另一个方面, 土壤水肥环境也对气孔的形成和开闭有着明显的影响。目前就土壤水肥胁迫对气体交换过程的影响已多有报道^[4-10]。非水力根信号 (现普遍认为是脱落酸 abscisic acid, ABA) 的产生是干旱胁迫下植物体气孔关闭的调控机制之一: 土壤出现一定程度干旱时, 植物根系迅速感知干旱, 以化学信号脱落酸 (ABA) 的形式将干旱的信息传递到地上部分, 在叶片水分状况尚未发生改变时即主动降低气孔开度, 降低叶片生长速率, 抑制蒸腾作用, 平衡植物的水分利用——称为根冠通讯学说^[11-18]。基于根冠通讯学说的发展, Tardieu 等提出了非水力根信号 ABA 协同 SPAC 水流共同控制气孔导度的半经验模型^[19]。在该模型中, 非水力根信号 ABA 、植株体水势等与气孔开度存在着相关关系。

因此, 大气环境、土壤环境共同影响着气孔行为, 但是以往的研究则分别从上述两个方面对气孔行为的影响进行了研究。在土壤干旱胁迫下植物气体交换过程对大气环境的不同响应模式报道较少, 在气孔行为的模型中对于大气环境因子和土壤环境因子协同作用的描述由于缺乏实验数据的支持而不完善。本研究对土壤干旱胁迫下夏玉米拔节期非水力根信号的产生以及气体交换过程对光合有效辐射 (Photosynthetic Active radiation, PAR), 饱和水汽压差 (Vapor Pressure Deficit, VPD) 等大气环境因子变化的响应关系进行研究, 为描述土壤干旱胁迫下气孔行为对大气环境变化的响应提供理论和试验依据, 全面反映气孔对土壤干旱和大气干旱的响应关系, 同时探讨土壤干旱胁迫下非水力根信号对气孔的调节作用在植物体水分利用中的重要作用。

1 材料及方法

试验在中国气象局固城农业气象试验基地 (位于河北省定兴县固城镇, $39^{\circ}08'N$, $115^{\circ}40'E$, 海拔高度 $15.2m$) 的大型植物根剖面观测试验场进行。试验时间 2002 年 6 月至 2002 年 9 月, 供试夏玉米品种为陕单 902 (适宜黄淮海流域夏播)。试验场土壤类型为壤土, 肥力中等, $0\sim 200cm$ 土层平均田间持水量为 22.71% (占干土重百分比), 平均凋萎湿度为 5.0% (占干土重百分比), 土壤容重为 $1.43g/cm^3$ 。2002 年 6 月 15 日播种, 播种量每小区 4×9 (株)。

利用根剖面观测试验场的 9 个小区 (小区面积 $4\times 2m^2$)。每个小区均埋有 $3m$ 深的 PVC 管子 (供土壤水分中子仪使用)。充足底墒 ($0\sim 200cm$ 土壤相对湿度 80% 左右, 土层土壤平均有效底墒量 $352mm$) 播种后采用 3 个土壤水分等级 ($0\sim 200cm$ 土壤相对湿度的上下限分别为: $> 80\%$ 、 $60\%\sim 70\%$ 、 $40\%\sim 50\%$), 代号分别为 WT_1 、 WT_2 和 WT_3 , 每个处理 3 重复。生育期内的全部降水用大型电动防雨棚遮去, 小区土壤水分经测定后控制在各处理土壤水分高限, 并保证土壤湿度不低于各处理规定下限。每隔 10d 观测土壤湿度, $30\sim 200cm$ 用土壤水分中子仪 (美国 CPN 公司 503DR) 观测, 地表到 $30cm$ 之间用土钻法观测, 两种观测方法的测量间距均为 $10cm$ 。

夏玉米叶片气体交换测定和内源 ABA 的测定: 在夏玉米拔节期 7 月 27 日和抽雄始期 8 月 10 日 (晴或多云天气), 采用英

国产 CIRAS-1 型便携式光合作用测定系统, 利用开放系统活体测定夏玉米单叶气孔导度 G_s ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、光合速率 P_n ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和蒸腾速率 T_r ($\text{mmolH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 同时测定光合有效辐射 (Photosynthetic Active radiation, PAR , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、叶温、气温 (T_a), 并测定饱和水汽压差 (Vapor Pressure Deficit, VPD , kPa)。测定叶位为完全展开新叶中上部(避开中脉)。各测定项目一般重复 4 次, 每隔 2h 测定 1 次。同天 10:00~11:00 取根、茎、叶鲜样用液氮冷冻后进行脱落酸 (ABA) 含量的测定。叶片取完全展开新叶 0.5 g, 避开中脉; 茎选取叶片下茎节部分, 剥去叶鞘后称取 0.5 g; 根系取根茎下主根部位称取 0.5 g, ABA 用购自南京农业大学农学系植物激素研究室 ABA-ELISA 试剂盒进行测定。

2 结果与分析

2.1 土壤湿度和气体交换测定日大气环境状况

图 1 为夏玉米整个生育期 3 个处理 0~100cm 土壤湿度变化。播种后第 3 旬(7 月 5 日左右)3 个处理土壤水分拉开明显差距。拔节期前后, WT_1 的土壤水分供应比较充足, WT_2 和 WT_3 分别处于轻度和中度的土壤干旱胁迫下(在试验后期, WT_2 和 WT_3 由于持续的土壤干旱分别达到中等和严重干旱胁迫)。其中, 土壤水分处理差异主要表现在 0~60cm 土层。图中箭头为拔节期气体交换和内源 ABA 测定时间——7 月 27 日。7 月 27 日是典型的夏季干热天气: 气温 8:00 左右就达到 25℃ 以上, 日最高达到 35℃; 光合有效辐射 (PAR) 介于 300~1300 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 饱和水汽压差 (VPD) 由 8:00 的 1.2 kPa 增加到 15:00 的 3.5 kPa 左右。空气相对湿度为 19%~26%。

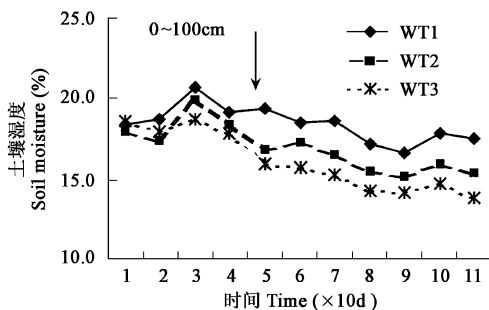


图 1 夏玉米整个生育期 3 个水分处理 0~100 cm 土壤湿度变化

Fig 1 Soil moisture in 0~100 cm layer under 3 water treatments during the growth period of summer maize

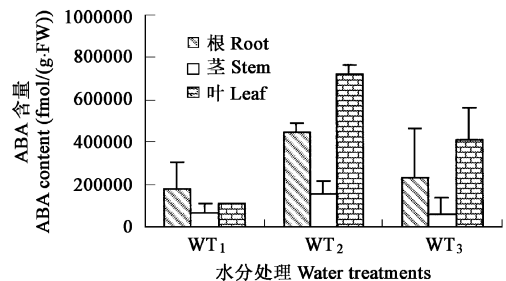


图 2 拔节期(7 月 27 日)夏玉米根、茎、叶组织中游离 ABA 含量

Fig 2 ABA content in the root, stem, and leaf of maize on July 27th (at jointing stage)

2.2 拔节期不同土壤湿度条件下玉米组织中 ABA 含量

图 2 为 7 月 27 日夏玉米根、茎、叶组织中 ABA 含量的测定结果。拔节期干旱胁迫使玉米根、茎、叶组织中 ABA 含量有较大幅度增加, 以 WT_2 处理增加最为明显。3 个处理茎 ABA 含量都是最低的, WT_2 、 WT_3 叶 ABA 含量最高, 其次为根 ABA 含量, 显然干旱胁迫下根系合成了大量的 ABA, 并且通过茎运输到叶中累积起来。

2.3 不同土壤湿度条件下夏玉米气体交换过程对大气环境因子变化的响应

2.3.1 气孔导度对大气环境因子变化的响应 气孔是植物体气体交换的枢纽, CO_2 通过气孔进入植物的叶肉细胞进行光合作用, 同时植物蒸腾作用的水分也通过气孔散失到大气中去。气孔的开闭受光照、温度、二氧化碳、叶片含水量以及植物体内的一些化学物质等多个因素共同影响。这里主要分析不同土壤湿度条件下气孔日变化过程, 气孔对 PAR 、气温等大气环境的响应。

图 3 为 7 月 27 日夏玉米 3 个水分处理气孔导度 (G_s) 日变化情况。为了更清晰地看出土壤湿度对气孔导度日变化的影响情况, 图中将观测点隐去, 所列曲线为二次多项式回归结果(相关系数分别为 0.65, 0.62, 0.59, n 都为 48; 均达到显著水平, $p < 0.01$)。拔节期, 在不同的土壤湿度条件下, 气孔导度早晚差异不是很大, 但是在中午气孔导度随土壤干旱加剧而明显减小。

在植物体水分不受影响的情况下, 光照是影响气孔开闭的主要因素: 气孔在光照下张开, 在黑暗中关闭, 在玉米中表现为饱和曲线的形式^[20]。7 月 27 日 3 个土壤湿度处理气孔导度对 PAR 均为正相关(图 4), 在相同的光合有效辐射下 WT_1 气孔开

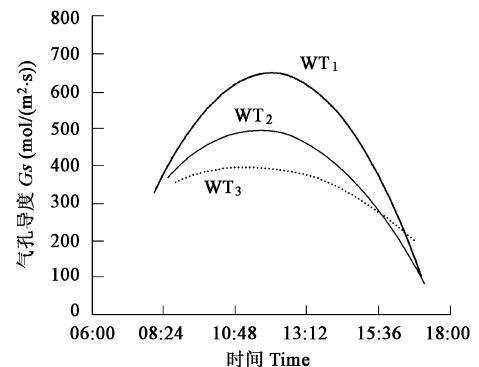


图 3 7 月 27 日 3 个土壤湿度处理气孔导度 (G_s) 日变化曲线

Fig 3 Diurnal changes of stomatal conductance (G_s) of summer maize under 3 soil moisture treatments on July 27th

变化反应较敏感,而 WT_3 气孔导度对光合有效辐射变化反应不敏感并且全天都维持在较低的水平。显然,中等程度土壤干旱胁迫明显降低了日气孔开度并影响了气孔开闭对光照响应的敏感性。

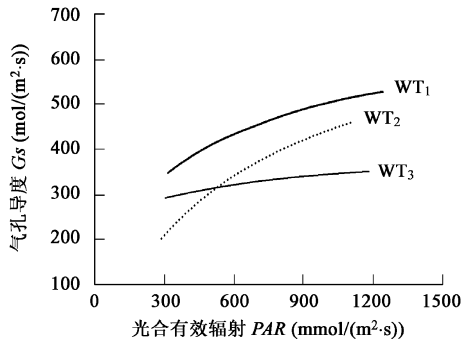


图4 7月27日3个土壤湿度处理气孔导度-光合有效辐射(G_s - PAR)变化曲线

Fig 4 G_s - PAR changes of summer maize under 3 soil moisture treatments on July 27th

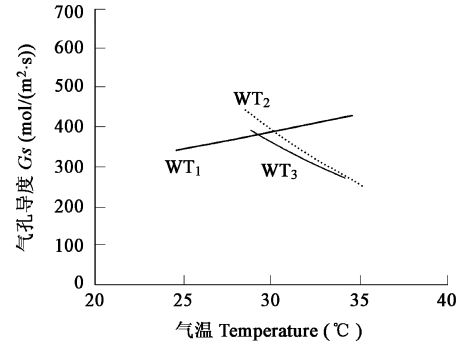


图5 7月27日3个土壤湿度处理气孔导度-温度(G_s - T)变化曲线

Fig 5 G_s - T changes of summer maize under 3 soil moisture treatments on July 27th

同样的方法对7月27日3个处理气孔导度对空气温度(T)的变化情况作了分析(图5)。7月27日随着气温的增加, WT_1 气孔导度略有增加,而 WT_2 和 WT_3 在气温增加到30℃以上时,气孔导度有降低的趋势。显然,在土壤水分供应充足的情况下,空气温度并未影响夏玉米的气孔开闭程度,而在轻、中度土壤干旱胁迫下当中午气温增高时,气孔张开程度受到了限制。

根据上面的分析得知,在轻度和中度土壤干旱胁迫的情况下,气孔导度对光强响应的敏感性受到影响,并且高温干旱复合作用抑制了气孔开度,从而降低了日变化过程中午间光照和温度较高时的气孔导度(图3)。

2.3.2 光合速率、蒸腾速率对大气环境因子变化的响应 光合作用是一个光生化反应,所以光合速率随着光照强度的增加而加快,在一定范围内几乎成正相关。7月27日的光照强度未达到玉米的光饱和点,所以将3个处理光合速率对 PAR 的变化作线性回归^[21](图6,相关系数分别为0.92,0.59,0.69, n 都为48;均达到显著水平, $p < 0.01$),以近似估算在 PAR 介于300~1300 $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时不同土壤水分条件下玉米叶片的表现光合效率(或称光量子效率,吸收单位摩尔光子所同化的 CO_2 摩尔数)。7月27日表现光合效率为0.037,0.020,0.023 $mol CO_2 / mol PAR$, WT_1 处理表现光合效率较高,并且光合速率对光强变化反应最敏感,光合速率随光强的增加迅速升高; WT_2 和 WT_3 表现光合效率接近,与 WT_1 相比下降了38%左右,光合速率随光强增加而增加的幅度明显小于 WT_1 。土壤水分亏缺影响叶片光合作用的光饱和点和光量子效率,因而在相同光量子通量密度情况下降低叶片的光能利用效率^[22]。

7月27日3个处理蒸腾速率与 PAR 呈明显的正相关关系(图7,相关系数分别为0.57,0.66,0.39, n 都为48)。 WT_1 蒸腾速率随光强的增加迅速升高,反应敏感; WT_2 和 WT_3 蒸腾速率随光强增加而增加的趋势平缓。 WT_1 蒸腾速率对 VPD 呈明显的正相关关系(r 为0.57, n 为48), WT_2 和 WT_3 蒸腾速率与 VPD 相关关系不显著(图略)。

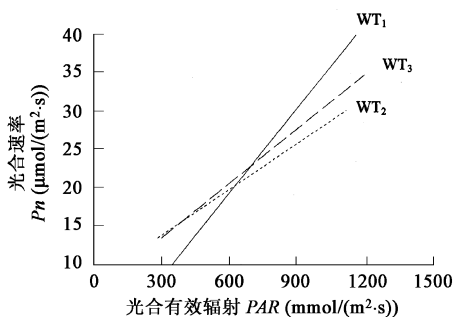


图6 7月27日3个土壤湿度处理光合速率-光合有效辐射(P_n - PAR)变化曲线

Fig 6 P_n - PAR changes of summer maize under 3 soil moisture treatments on July 27th

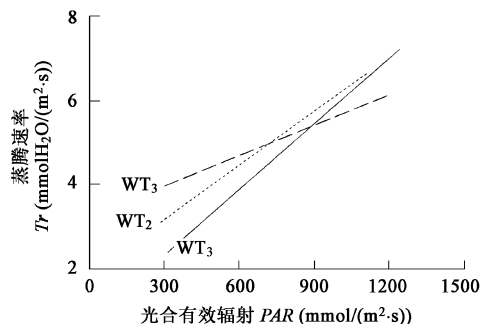


图7 7月27日3个土壤湿度处理蒸腾速率-光合有效辐射(Tr - PAR)变化曲线

Fig 7 Tr - PAR changes of summer maize under 3 soil moisture treatments on July 27th

另外可以看到, 在夏玉米拔节期, 在土壤水分供应充足的情况下, 在日变化过程中当大气环境因子量值比较低时 (PAR 、 VPD 、气温等较小时), 光合速率和蒸腾速率量值也比较低, 但是随着环境因子量值的增加, 光合速率和蒸腾速率迅速增加 (图 6、7 线性相关的斜率都比较大, 蒸腾速率对 VPD 呈明显的正相关关系); 而在轻度和中度土壤干旱胁迫的情况下, 在日变化过程中当大气环境因子量值比较低时, 光合速率和蒸腾速率量值相对较高, 但是随着环境因子量值的增加, 光合速率和蒸腾速率增加比较缓慢 (图 6, 图 7 线性相关的斜率都较小, 蒸腾速率与 VPD 没有明显的相关关系), 因此随着大气环境因子日变化, 充分供水和轻、中度干旱胁迫下光合速率和蒸腾速率的日累积量 (光合日累积和蒸腾日累积) 没有表现出显著的差异。

3 结论与讨论

3.1 土壤干旱胁迫下非水力根信号的产生和作用

Blackman 和 Davies 早在 1985 年就指出随土壤干旱植物根系能产生非水力根信号脱落酸 (ABA) ^[11], 之后众多研究提供了大量证据证明这种根源的化学物质通过蒸腾流运输到地上部分, 抑制气孔开度和地上部分生长 ^[23, 24, 25], 这种抑制作用不依赖于叶片水分状况, 而是依赖于土壤-植物-大气连续体的水流运动 ^[19]。田间实验的大量数据表明气孔导度和木质部 ABA 浓度存在着明显的相关关系 ^[14, 18, 23, 25]。如果在干土层中分布的根量较多, 且这部分根系脱水情况越严重, 非水力根信号产生的强度也越大, 如果没有足够的蒸腾流进行稀释作用, 那么非水力根信号对气孔导度和地上部分生长的抑制作用就越强 ^[9, 13, 26, 27]。近年来一些研究表明, 叶周围水汽压差 (VPD) 增加会在不影响叶水势的状况下增加气孔对 ABA 的敏感度 ^[19, 28, 29]。也有证据表明 VPD 增加会增加 ABA 向叶中的传输速率, 因为 VPD 增加会加快蒸腾流, 进而增加叶中 ABA 的总浓度 ^[30]。另外, 局部 VPD 增加会增加蒸腾失水, 增加保卫细胞周围非原生质体溶液中 ABA 浓度, 从而增加气孔对 ABA 的敏感度 ^[31]。

本试验中, 土壤水分处理差异主要表现在 0~60cm 土层, 因而干旱胁迫主要是对上层 (0~60cm 土层) 根系产生的。玉米部分根系经历水分亏缺后合成大量 ABA 传输到地上部分。参与控制日气孔开度和气体交换过程对周围大气环境变化的响应并调节水分消耗, 主要表现在以下 3 个方面: (1) 拔节期轻度和中度土壤干旱胁迫下 (WT_2 和 WT_3), 玉米根、茎、叶中 ABA 含量大幅度增加, 叶 ABA 含量最高, 其次为根 ABA 含量; (2) 轻度和中度土壤干旱胁迫下, 在日变化过程中日间光照和温度较高时气孔导度降低, 并且气孔导度对光强响应的敏感性受到影响; (3) WT_1 蒸腾速率对 VPD 呈明显的正相关关系, 而 WT_2 和 WT_3 蒸腾速率在 VPD 由低到高增加时相关关系不显著。

3.2 土壤干旱胁迫下非水力根信号调控玉米气体交换过程对大气环境的响应

土壤水环境和大气环境的日变化过程相比, 前者的日变化较小, 而后者由于太阳辐射变化, 光合有效辐射 PAR 、空气温度 T 和饱和水汽压差 VPD 等存在较大幅度的日变化。在玉米不同的生长发育期, 土壤水分亏缺和大气环境因子对气体交换 3 指标 (气孔导度、光合速率、蒸腾速率) 的影响是不同的。拔节期是玉米营养生长旺盛时期, 玉米气体交换过程对土壤水分状况和大气环境因子的变化反应敏感。在本实验中, 充分供水的 WT_1 日气孔导度明显较高, 并且气孔导度对光强变化反应敏感, 随着大气环境因子 (PAR 、 VPD 、气温等) 量值的增加, 光合速率和蒸腾速率迅速增加; 而在轻度和中度土壤干旱胁迫的情况下, 气孔导度对光强响应的敏感性受到影响, 并且高温干旱复合作用抑制了气孔开度, 从而降低了日变化过程日间光照和温度较高时的气孔导度, 同时随着环境因子量值的增加, 光合速率和蒸腾速率增加比较缓慢。随着大气环境因子日变化, 充分供水和轻、中度干旱胁迫下光合速率和蒸腾速率的日累积量 (光合日累积和蒸腾日累积) 没有表现出显著的差异。

非水力根信号 ABA 的产生、运输和累积是拔节期玉米植株协调土壤干旱胁迫和大气环境变化, 最大程度保证光合作用并提高水分利用效率的有效调控因素。当整个根系能够获得充足的水分供应时, 非水力根信号物质的产生达到最低水平, 气孔对光照响应开张的生理过程进行正常 ^[33], 气孔导度对光强变化反应敏感, 光合作用随光强增加迅速增加, 蒸腾作用完全依赖于水汽压亏缺。当部分根系经历干旱的时候, 非水力根信号物质产生量增加, 地上部分对非水力根信号的响应取决于非水力根信号物质向冠层的传输速率: 在光强和水汽压亏缺较高情况下, 由于蒸腾速率较高, 传输速率也较高, ABA 在叶片中的累积刺激保卫细胞外向 K^+ 通道 ^[34, 35], 影响了气孔对光照响应开张的生理过程, 从而影响了气孔开度对光照响应的敏感度, 气孔开度受到抑制, 并且随着 ABA 累积和浓度的增加, 气孔抑制作用越强; 在水汽压亏缺较低的情况下, 非水力根信号物质向冠层的传输速率较低, ABA 的代谢过程以及再分配过程能够保证这种信号物质保持在低水平, 从而保证一定程度的气孔开度和光合、蒸腾速率。这种策略能够使夏玉米在轻、中等干旱条件下保证最大的光合作用, 同时在可能的胁迫情况下降低蒸腾作用以提高水分利用效率 ^[32]。

根据本文的实验结果, 在土壤干旱胁迫的情况下, 玉米作物气孔导度不仅是光合速率、空气相对湿度 (或水汽压亏缺)、 CO_2 浓度的函数 (Ball-Berry 模型和 Leuning 模型) ^[1, 2], 而且也是非水力根信号 ABA 和叶水势的函数 (Tardieu & Davies 模型) ^[19]。两者的结合更有助于从机理上揭示土壤和大气环境胁迫下气孔调节的行为模式, 完善作物对于干旱的生理响应机制。

References

- [1] Ball J T, Woodrow I E, Berry J A. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under

- different environmental conditions. In Biggins J eds *Progress in Photosynthesis Research*. Vol 4 Dordrecht: Martinus Nijhoff Publishers, 1987. 221~ 234
- [2] Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal photosynthesis model for C_3 plants. *Plant, Cell and Environment*, 1995, **18**: 339~ 355
- [3] Yu G R, Kobayashi T, Zhuang J, et al. A coupled model of photosynthesis-transpiration based on stomatal behavior of maize (*Zea mays* L.) grown in the field. *Plant and Soil*, 2003, **249**: 401~ 416
- [4] Shan L, Chen P Y. *Physio-ecological Bases of dryland agriculture*. Beijing: Science Press, 1998. 219~ 220
- [5] Zhao M, Li S K, Wang M Y. Stomatal resistance and its relationship between photosynthesis and transpiration of maize in field conditions. *Journal of Applied Ecology*, 1997, **8**(5): 481~ 485
- [6] Liang Z S, Li X Y, Kang S Z. The relationship between stomatal conductance and photosynthesis rate of summer maize under water-saving irrigation. *Agricultural Research in Arid Areas*, 1996, **14**(1): 101~ 105
- [7] Guo A H, Wei H, Li F M, et al. The effect of soil water deficiency on the accumulation and allocation of root biomass of spring wheat. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, **19**(2): 179~ 184
- [8] Li H C, Liu K, Zhou S Z, et al. Response of photosynthesis to physio-ecological factors of summer maize on different fertilization amounts. *Acta Agronomica Sinica*, 2002, **28**(2): 265~ 269
- [9] Jensen C R, Henson I E, Turner N C. Leaf gas exchange and water relation of lupins and wheat. II. Root and shoot water relations of lupins during drought-induced stomatal closure. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1991, **16**: 415~ 428
- [10] Gollan T, Passioura J B, Munns R. Soil water status affects the stomatal conductance of fully turgid wheat and sunflower leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1986, **13**: 459~ 464
- [11] Blackman P G, Davies W J. Root-to-shoot communication in maize plants of the effect of soil drying. *J. Exp. Bot*, 1985, **36**: 39~ 48
- [12] Gowing D J, Davies W J, John H G. A positive root-sourced signal as an indicator of soil drying in apple, *Malus domestica* Borkh. *J. Exp. Bot*, 1990, **41**: 1535~ 1540
- [13] Gowing D J, Jones H G, Davies W J. Xylem-transported abscisic acid: the relative importance of its mass and its concentration in the control of stomatal aperture. *Plant, Cell and Environment*, 1993, **16**: 453~ 459
- [14] Khalil A A M, Grace J. Does xylem sap ABA control the stomatal behavior of water stressed sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) seedlings? *J. Exp. Bot*, 1993, **44**: 1127~ 1134
- [15] Tuberosa R, Sanguineti M C, Landi P. Abscissic acid concentration in leaf and xylem sap, leaf water potential and stomatal conductance in maize. *Crop Science*, 1994, **34**(6): 1557~ 1263
- [16] Davies W J, Zhang J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*, 1991, **42**: 55~ 57
- [17] Davies W J. Xylem ABA controls the stomatal conductance of field-grown maize subject to soil compacting and soil drying. *Plant Cell and Environment*, 1992, **15**: 193~ 197
- [18] Zhang J, Schurr U, Davies W J. Control of stomatal behavior by abscisic acid that originated in roots. *J. Exp. Bot*, 1987, **38**: 1174~ 1181
- [19] Tardieu F, Davies W J. Integration of hydraulic and chemical signaling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. *Plant, Cell and Environment*, 1993, **16**: 341~ 349
- [20] Bethenod O, Tardieu F. Water use efficiency in field grown maize. In: Baltscheffsky M ed *Current Research in Photosynthesis*. Kluwer, Dordrecht, 1990. IV: 737~ 740
- [21] Monteith J L. Does light limit crop production? In: Johnson C B, ed *Physiological processes limiting plant productivity*. Butterworths, London, 1981. 23~ 28
- [22] Deng X P. Leaf photosynthetic characters during different growth stages of spring wheat in dryland. In: Shan L, Chen P Y eds *Physio-ecological Bases of dryland agriculture*. Beijing: Science Press, 1998. 214~ 220
- [23] Tardieu F, Zhang J, Katerji N, et al. Xylem ABA controls the stomatal conductance of field-grown maize subject to soil compacting and soil drying. *Plant, Cell and Environment*, 1992, **15**: 193~ 197
- [24] Zhang J, Davies W J. Abscissic Acid produced in dehydrating roots may enable the plant to measure the water status of the soil. *Plant, Cell and Environment*, 1989, **12**: 73~ 81
- [25] Zhang J, Davies W J. Sequential response of whole plant relations to prolonged soil drying and the involvement of xylem sap ABA in the regulation of stomatal behavior of sunflower plants. *New Phytol*, 1989, **113**: 167~ 174
- [26] Gallardo M, Turner N C, Ludwig C. Water relation, gas exchange and abscisic acid content of *Lupinus cosentinii* leaves in response to drying different proportions of the root system. *J. Exp. Bot*, 1994, **45**(276): 909~ 918
- [27] Neales T F, Masia A, Zhang J, et al. The effects of partially drying part of the root system of *Heliannus annuus* on the abscisic acid content of the root, xylem sap and leaves. *J. Exp. Bot*, 1989, **40**: 1113~ 1120
- [28] Assmann S M, Snyder J A, Lee Y R J. ABA-deficient (*aba1*) and ABA-insensitive (*abi1*, *abi2*) mutants of *Arabidopsis* have a wild-type stomatal response to humidity. *Plant, Cell and Environment*, 2000, **23**: 387~ 395
- [29] Tardieu F, Davies W J. Stomatal response to ABA is a function of current plant water status. *Plant Physiol*, 1992, **98**: 540~ 545
- [30] Trejo C L, Clephan A L, Davies W J. How do stomata read abscisic acid signals? *Plant Physiol*, 1995, **109**: 803~ 811
- [31] Zhang S Q, Outlaw W H. Abscissic acid introduced into the transpiration stream accumulates in the guard-cell apoplast and cause stomatal closure. *Plant, Cell and Environment*, 2001, **24**: 1045~ 1054
- [32] Davies W J, Wilkinson S, Loveys B. Stomatal control by chemical signaling and the exploitation of this mechanism to increase water use efficiency in agriculture. *New Phytol*, 2002, **153**: 449~ 460
- [33] Pan R Z, Dong Y D. *Plant physiology*. Higher Education Publisher 1990, 19~ 21

参考文献:

- [4] 山仑, 陈培元主编. 旱地农业生理生态基础. 北京: 科学出版社, 1998. 219~ 220
- [5] 赵明, 李少昆, 王美云. 田间不同条件下玉米叶片的气孔阻力及与光合、蒸腾作用的关系. 应用生态学报, 1997, **8**(5): 481~ 485
- [6] 梁宗锁, 李新有, 康绍忠. 节水灌溉下夏玉米气孔导度与光合速率的关系. 干旱地区农业研究, 1996, **14**(1): 101~ 105
- [7] 郭安红, 魏虹, 李凤民, 等. 土壤水分亏缺对春小麦根系干物质累积和分配的影响. 生态学报, 1999, **19**(2): 179~ 184
- [8] 李海潮, 刘奎, 周苏致, 等. 不同施肥条件下夏玉米光合对生理生态因子的响应. 作物学报, 2002, **28**(2): 265~ 269
- [21] 邓西平. 旱地春小麦不同生育期叶片光合特性. 山仑, 陈培元主编. 旱地农业生理生态基础. 北京: 科学出版社, 1998. 214~ 221
- [33] 潘瑞瑞, 董愚德编. 植物生理学(上册). 高等教育出版社, 1990. 19~ 21