

预报植物叶水势的阻—容网络法

邵明安

康绍忠

蔡焕杰

(中国科学院
水利部西北水土保持研究所)

(西北农业大学)

摘 要

本文在土壤—植物系统中水流过程物理分析的基础上,建立了该系统中水流电模拟最通用的非线性模式。用模拟实验的资料估算了模式中的参数,并预报了植物叶水势的动态变化过程。模拟结果与实验之间的比较令人满意。此外,本文还对土壤—植物系统中水流的电模拟理论和概念有所发展和完善。

关键词: 叶水势 非线性模式 阻—容网络法

RESISTOR-CAPACITOR CIRCUIT METHOD FOR PREDICTING PLANT LEAF WATER POTENTIALS

Shao Mingan Kang Shao Zhong Cai Huanjie

Abstract

Based on the physical analysis of water flow processes in soil-plant system, a universal model of circuit analog for water flow in the system was developed in this paper. The parameters in the model were evaluated by use of two simulating experiments conducted in greenhouse and growth room respectively. The leaf water potentials were predicted by the model and the results between simulation and experiment work are satisfactory. Moreover, some aspects of the theory and concept in circuit analog for water flow in the system have been developed and deepened.

key words: leaf water potential non-linear model resistor-capacitor circuit

1 引 言

土壤—植物—大气连续体中的水分运动可分为植物根系吸收土壤水分,水分在根内的径向和轴向流动,水分在茎、叶木质部导管内传输到叶气孔或其他孔洞,水汽由气孔扩散进入叶片周围的静空气层最后进入大气。水分无论在那一流程,其运行速率由水势梯度和水流阻力决定^[1,2]。然而,当SPAC中某一部分的水势变化率与另一部分的水势变化率不同步时,系统中呈现的水容(亦即充放水特性)对其水分运行就有明显的影响^[3]。我们知道,用电路模拟来研究整个SPAC中的水分动力学至少目前还存在困难。但模拟SPAC中的一个重要的子系统——土壤—植物系统中的水分动力学还是方便的。尤其是

用阻—容网络法来进行植物叶水势与蒸腾速率之一为已知时的相互预报就更有可能了。

为了建立和验证预报植物叶水势或蒸腾速率的阻—容模式,由于植物叶水势、土壤水势都易于测定,水流速率也可间接测定,通常用这些测定资料来获得预报模式中的阻—容参数。如果要进一步预报系统中各部分的水流速率或水容,研究该系统中水流阻力、水容的各个分量是必要的。

模拟土壤—植物系统中水流过程的模式有线性和非线性两种,用电子线路的术语来说,也就是纯电阻电路和阻—容网络。

线性模式以欧姆定律为理论依据。自从Van den Honert首次应用以来^[1],使用得相当普遍。线性模式以水势差拟电势差,以水流速率拟电流强度,并定义水势差与水流速率之比为不变的水流阻力,其表达式如下:

$$\Psi_s - \Psi_l = QR \quad (1)$$

式中 Ψ_s 为土壤水势, Ψ_l 为植物叶水势, Q 为水流速率, R 为土壤—植物系统中的水流阻力。

很明显,当确定水流阻力 R 后,由于土壤水势 Ψ_s 相对稳定,特别是在一日内变化甚小,所以,用(1)式来预报叶水势和水流速率之一为已知时的另一变量是很简单的,两者之间的关系为线性。然而,线性模式常常是不适用的。其理由有二:一是它对水流阻力随水流速率,或时间,或两者而变的实验事实无法解释;二是它把系统中瞬态流视为稳态流而导致理论上的缺陷。我们并不因为线性模式的局限性而废除它,它毕竟为我们提供了一个有用的简捷思路,且仍有研究发现水流速率和水势差之间存在线性关系^[4,5]。关键是要明确其使用条件,其使用条件是:仅当水势差和水流阻力不随时间变化。

非线性模式则是建立在对系统中水流深刻认识的基础上的。由于它能解释线性模式不能解释的实验结果,因而它更为适用。事实上,线性模式是非线性模式的特殊形式。很多研究发现,叶水势和水流速率之间存在非线性关系以及水流阻力随水流速率增加而减小^[6-11]。事实上,叶水势除受到土壤水势、水流速率以及系统中的水流阻力影响外,还受系统中水容的支配。因为系统中的水分运动不仅仅响应来自叶面的蒸发,还对系统中各部分之间的水分交换(充放水特性)敏感,而表征这些充放水特性的正是水容。这种交换主要归因于植物体内储水量的日变化,要在水流模式中考虑这种日变化,有必要在水流模式中引进水容的概念。

与电容的定义类似,水容(C)可定义为储水量(W)随水势差的变化率,亦即

$$C = \frac{dW}{d\phi} \quad (2)$$

可用(2)式来研究水流系统中各部分的水容。值得注意的是,式中 ϕ 为水势差,而不是水势。这是对Powell和Thorpe定义^[12]的完善。因为在他们的定义中使用的是水势,这样就极大地限制了定义的使用范围。也就是说,必须把系统中的每一部分都孤立起来,才能使用他们的定义来研究各部分的水容,事实上,系统中各部分是密切联系的。应该指出的是,Powell和Thorpe的定义仅适合系统中某一部分相对纯水的水容,这无论给实验和分析都增加了不必要的麻烦。

很多研究发现水容其值变化很大^[7,8,10,13]。庆幸的是,植物叶片的相对含水量与叶

水势之间存在密切关系,因而可以比较方便地由这一关系求得比水容与叶水势的关系,这一问题,本文将在另文中加以论述。

本文在建立最通用非线性模式的基础上,用阻—容网络来模拟植物叶水势或水流速率。

2 网络模式

非线性阻—容网络模式如图1所示。图中 Ψ_B 为土壤有效水势,其意义及计算方法见文献[14], Ψ_1 为植物叶水势, C 为系统中的等效总水容, R 为其总水流阻力。在研究植物体本身的水流阻力和水容时,其模式可以更为详细和具体[15-17]。

在任一时刻 t ,流出网络的水流应为流过 R 和 C 的水流之和,由电子线路的有关定律有

$$Q(t) = (\Psi_B - \Psi_1) / R + \frac{d}{dt} [C(\Psi_B - \Psi_1)] \quad (3)$$

另外,Wallace和Biscoe给出了系统中水流运行的一个特定的模式[7],其模式如下:

$$Q(t) = (\Psi_B - \Psi_1) / R - Cd\Psi_1/dt \quad (4)$$

显然,(4)式是(3)式当水容和土壤有效水势均不随时间变化的特殊形式。因此,尽管他们的模式现今使用得很普遍,但鉴于水容随叶水势(相应水势)而变,显然叶水势随时间而变,因而水容是随时间而变的,所以,使用(2)式无论是在物理意义上还是在实际情况中以及使用范围均比其他模式更具有普遍意义。

经过适当的推导,可以获得(3)式的分析解为:

$$\Psi_B - \Psi_1 = \frac{1}{C} \left[e^{-\int \frac{dt}{RC}} \int Q(t) e^{\int \frac{dt}{RC}} dt + B e^{-\int \frac{dt}{RC}} \right] \quad (5)$$

式中 B 为积分常数,由初始条件确定。由(5)式可看出,只要由适当的方法求得系统中的 R 和 C 值后,在 $Q(t)$ 已知时,就可以预报 $\Psi_B - \Psi_1$ (已知 Ψ_B ,可预报 Ψ_1)的变化。

往往在叶水势预报时是采用步步逼近法。即对整个预报时段分成若干间隔,在某一时段间隔内, RC 值,又称为时间常数,以及水流速率可近似认为不随时间变化(只要时段间隔足够短),这样一步一步地预报整个过程。于是(5)式在每一时间间隔内可以写成,

$$\Psi_B - \Psi_1 = RQ + B e^{-\frac{t}{RC}} \quad (6)$$

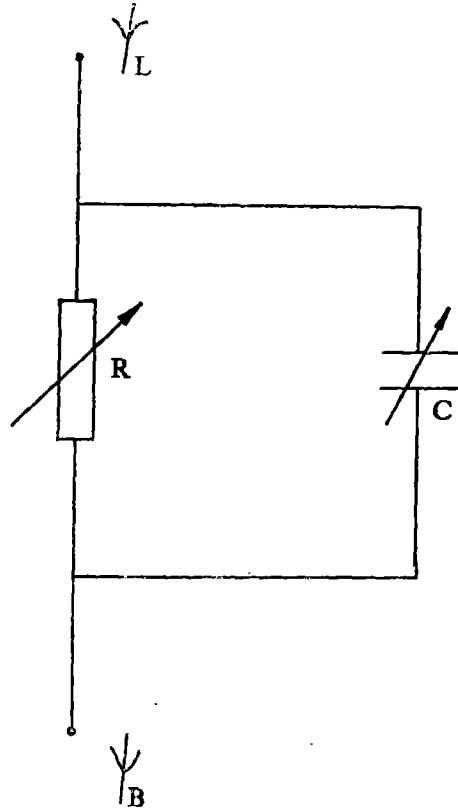


图1 土壤—植物系统中水流的阻—容网络模式

利用初始条件 $\Psi_1 = \Psi_1(0)$, 则可确定B, 这时 (6) 式可试一步表示为,

$$\Psi_B - \Psi_1 = [\Psi_B - \Psi_1(0)]e^{-\frac{t}{RC}} + RQ(1 - e^{-\frac{t}{RC}}) \quad (7)$$

为了确定R和C, 常常是采用抑制蒸腾、使植物体内充水的办法确定RC值, 再由稳态流或瞬态流方程求出水流阻力R从而确定R和C。若蒸腾被抑制之前的叶水势仍记为 $\Psi_1(0)$, 则在抑制后的仍一时刻, 其叶水势为,

$$\Psi_1 = [\Psi_1(0) - \Psi_B]e^{-\frac{t}{CR}} + \Psi_B \quad (8)$$

我们正是利用 (8) 式, 在蒸腾被抑制后, 测定叶水势的恢复过程, 经过适当的统计运算来确定时间常数RC的。但当我们用 (8) 式来确定时间常数时必须十分小心, 因为时间常数对土壤—植物系统来说, 不再象电子线路中的阻—容网络中的时间常数是一个真正的常数。它在这里是一个变数, 原因是系统中的水流阻力和水容都在变化, 尤其是水流阻力。

3 试验方法

为了获得土壤—植物系统中的水流阻力和水容以便预报植物叶水势。用春小麦分别在温室和生长室内进行了模拟实验, 温室和生长室内的小气候都能自动控制。温室内的模拟实验主要研究人工突然抑制蒸腾后叶水势的恢复过程和时间常数。在这一实验中, 小麦播于1989年3月13日, 实验测定在播种后第51天开始, 第53天结束。抑制蒸腾采用将供试土柱置于一个底部盛有薄层水的容器中, 然后用湿布覆盖土柱四周, 此法能达到预定效果, 因覆盖10min后, 就可使被盖区内的相对湿度接近100%, 因而植株被迫停止蒸腾。生长室内的模拟试验主要是研究小麦在某一特定生长期 (播种后第39天至62天, 相当于春小麦的拔节期) 土壤—植物系统中的时间常数、水容及其分量、水流阻力及其分量随植物生长的变化。

春小麦播于直径0.1m、高0.2m, 周围打有六排测湿孔的塑料圆筒土柱中。测孔的垂直间隔为0.05m, 其用途有二: 一是供测土壤含水量取土用; 二是用过滤纸(Whatman 42滤纸)测定土壤水势。

供试土壤为砂壤土, 取自里丁大学的Sonning试验农场。作物的蒸腾速率 (土壤表面盖有黑色塑料珠) 用电子天平称重而得。叶水势、茎水势 (叶片包封铝纸抑制蒸腾使叶与茎为等势体) 用压力腔测定。土壤水势用热电偶温度计(SC—10A型) 和过滤纸法测定。每一批测定结束后, 将测定过的土柱分段测定其根系, 还测定植物量。

把蒸腾速率转换成每株的水流速率, 以便分析, 即

$$Q = T/n \quad (9)$$

式中T为蒸腾速率; n为每个土柱内小麦的株数 (试验中n为10)。

实验中在测定叶水势的同时, 还测定了小麦叶片的鲜重 (W_f)、饱和重 (W_s) 和干重 (W_d) 并按下式计算叶片的相对含水量 (RWC),

$$RWC = (W_f - W_d) / (W_s - W_d) \quad (10)$$

3 结果与讨论

3.1 植物叶水势的恢复过程

在不同土壤有效水势下植物叶水势当叶面蒸腾突然受到抑制条件下的恢复过程如图2所示。土壤有效水势的范围在 -0.30MPa 和 -0.04MPa 之间，对供试土壤来说，二者分别代表较湿和较干的土壤水分环境。

由图2可见，在上述土壤有效水势范围内，土壤有效水势的大小对植物叶水势的恢复过程没有显著影响；但初始叶水势的大小对其恢复过程有明显影响，具有较低初始叶水势的叶片其水势恢复在恢复的2h以内，其恢复速度显然高于具有较高初始叶水势叶片的恢复速度。换句话说，系统内的时间常数，RC，受初始植物叶水势的影响。植物叶水势的恢复程度与土壤的有效水势有关。虽然理论上叶水势可以和土壤有效水势平衡，但实验中与土壤有效水势仍存在 0.1MPa

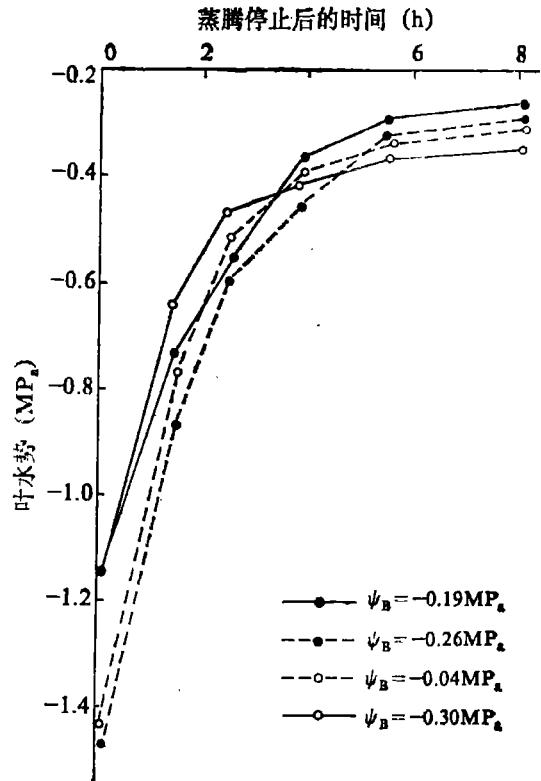


图2 植物叶水势在不同土壤有效水势下的恢复过程

的水势差，这可能与恢复过程中系统内的水流阻力不断增加有关。

3.2 土壤—植物系统中的水流阻力和水容

如前所述，在每一短的时间间隔内，时间常数，RC，可近似认为不变。因此，在用(8)式求得系统的时间常数后，可用(7)式计算其水流阻力，从而获得R和C的值。

表1 不同土壤有效水势下系统的时间常数

土壤有效水势 (MPa)	时间常数 (min)
-0.30	152
-0.26	194
-0.19	314
-0.04	504

其时间常数如表1所示。表1表明：土壤的有效水势越低，土壤—植物系统的时间常数越小。这是因为对于给定的初始叶水势，与较高有效水势的土壤平衡需要更长的时间。时间常数在这里的物理意义是：当植物的蒸腾速率发生变化时，系统为达到稳态而交换一定水量

所需要的时间。在温室模拟试验中，由(7)式计算的平均水流阻力的范围为 $3.39 \sim 94.8 \times 10^9 \text{MPa} \cdot \text{s} \cdot \text{m}^{-3}$ ；平均水容的变化范围为 $2.7 \sim 3.7 \times 10^{-7} \text{m}^3 \cdot \text{MPa}^{-1}$ 。四个处理（不同土壤有效水势）的平均水流阻力为 $6.79 \times 10^9 \text{MPa} \cdot \text{s} \cdot \text{m}^{-3}$ ，平均水容为 $3.2 \times 10^{-7} \text{m}^3 \cdot \text{MPa}^{-1}$ 。在生长室模拟试验中，平均水容为 $5.2 \times 10^{-7} \text{m}^3 \cdot \text{MPa}^{-1}$ ，可见，两次试验中的平均水容其值接近。水流阻力和水容随植物生长的变化，作者已在另文中进

行了论述^[18]。

3.3 植物叶水势的模拟结果

本文采用逐步逼近模拟法,对植物叶水势的模拟结果如图3所示。由图3可以看出:模拟与实测的比较其结果良好。但当水流速率变化较大或时间间隔较大时,不宜继续把(7)式中使用的水流参数再视为常数,故不宜再用(7)式来预报水势的时间变化过程。事实上,模拟结果的不太拟合之处就发生在水流速率变化急剧或在一个较长的时段内。这就进一步说明了不宜用定值阻-容耦合电路模式来模拟土壤-植物系统中的水流除非模拟的时间间隔足够短。也就是说,使用本文提出的模式比使用 Wallace-Biscoe 模式其限制条件要少得多。作者还认为,应该用 $(\Psi_B - \Psi_I)$ 替代通常模式^[7]中的 $(-\Psi_I)$, 尽管土壤有效水势随时间的变化率通常比叶水势的时间变化率小得多,尤其是在田间的条件下。然而,在温室或生长室内进行的盆栽模拟实验则表明: $d\Psi_B/dt$ 与 $d\Psi_I/dt$ 相比是不可忽略的。此外,按照水流的电路模拟理论,是不宜用 $(-\Psi_I)$ 来代替 $(\Psi_B - \Psi_I)$ 的。因为 $(-\Psi_I)$ 则仅仅表示植物叶片从纯水中吸收水分,只适用求叶片的时间常数这一极其有限的过程。

另外,土壤-植物系统中其水势差与水流速率之间还存在滞后效应^[7]。因此,对系统中水流机理以及模拟有待于进一步深入。

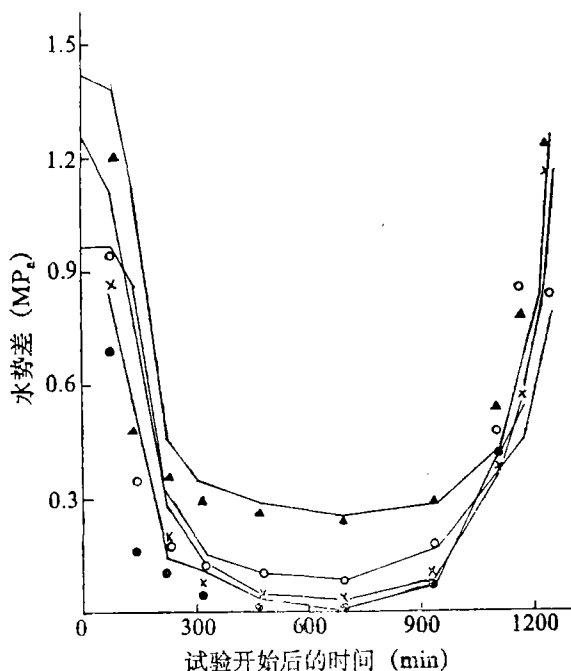


图3 模型预报值(实线)与实验测定结果(点距)的比较。

参 考 文 献

- [1] van den Hornert, T. H. 1948. Water transport in plants as a catenary process. Discussions of the Faraday soc. 3, 146~153.
- [2] Cowan, I. R. 1965. Transport of water in the soil-plant-atmosphere system. J. Appl. Ecol. 2, 221~239.
- [3] Bariac, T. Rambal, S. Jusserand, C. & Berger, A. 1989. Evaluating water fluxes of field-grown alfalfa from diurnal observations of natural isotope concentrations, energy budget and ecophysiological parameters. Agric. For. Me 48, 263~283.
- [4] Neumann, H. H., Thurtell, G. W., Stevenson, K. 1974. In situ measurements of leaf water potential and resistance to water flow. Can. J. Plant Sci. 54, 175~184.
- [5] Landberg, J. J. et al. 1975. Diurnal energy, water and CO₂ exchanges in an apple (*Malus pumila*) orchard. J. Appl. Ecol 12, 659~684.
- [6] Janes, B. E. 1970. Effect of carbon dioxide, osmotic potential of nutrient solution, and light intensity on transpiration and resistance to flow in pepper plants. Plant Physiol 45, 95~103.
- [7] Wallace, J. S. & Biscoe, P. V. 1983. Water relations of winter wheat. 4. Hydraulic resistance and capacitance in the soil-plant system. J. Agric. Sci., Cambridge, 100, 591~600.
- [8] Turner, N. C. 1988. Measurement of plant water Status by the pressure chamber technique. Irri. Sci. 9, 289~308.
- [9] Schulte, P. J. & Nobel, P. S. 1989. Responses of a CAM plant to drought and rainfall, Capacitance and osmotic pressure influences on water movement. J. Exp. Bot. 40, 61~70.
- [10] Hardegree, S. P. 1989. Derivation of plant cell wall water content by examination of the water holding capacity of membrane-disrupted tissues. J. Exp. Bot. 40, 1099~1104.
- [11] Sen Gupta, A., Berkowitz, G. A. & Pier, P. A. 1989. Maintenance of photosynthesis at low leaf water potential in wheat. Plant Physiol 89, 1358~1365.
- [12] Powell, D. B. B. & Thorpe, M. R. 1977. Dynamic aspects of plant-water relations. In Environmental Effects on Crop Physiology (ed. J. J. Landsberg and C. V. Cutting), London, Academic Press, pp. 259~279.
- [13] Nobel, P. S. & Jordan, P. W. 1983. Transpiration stream of desert species, Resistances and capacitances for a C₃, a C₄ and a CAM plant. J. Exp. Bot. 34, 1379~1391.
- [14] Campbell, P. S. 1985. Soil Physics with BASIC. Elsevier, Amsterdam, pp. 129~131.
- [15] Hayden, R. I., Moyse, C. A., Calder, F. W., Crawford, D. P. & Fensom, D. S. 1969. Electrical impedance studies on potato and alfalfa tissue. J.

Exp. Bot. 20, 177~200.

- [16] MacDougall, R. G. , Thompson, R. G. & Piene, H. 1987. Stem electrical capacitance and resistance measurements as related to total foliar biomass of balsam fir trees. Can. J. For. Res. 17, 1 070~1 074.
- [17] Zhang, M. I. N. , Stout, D. G. & Willison, J. H. M. 1990. Electrical impedance analysis in plant tissues, symplasmic resistance and membrane capacitance in the Hayden model. J. Exp. Bot. 41, 371~380.
- [18] 邵明安. 试论根系中水分运动的动力学, 《中国科学院、水利部西北水土保持研究所集刊》, 1991, 第13集, 38~51页。