

气孔导度对空气湿度的反应的数学概括及其可能的机理

陈骏, 梁宗锁*

中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西杨凌712100

摘要: 气孔导度对空气湿度的反应本质上是气孔导度对蒸腾速率的反应, 普遍地可以描述为两个数学方程。本文介绍了能够模拟这两个方程所述气孔导度与空气湿度关系的两个气孔导度机理模型和一个最优气孔控制理论模型, 并对前两个模型的模拟进行了比较分析。

关键词: 气孔反应; 空气湿度; 导度模型; 最优气孔控制

Rules and Possible Mechanisms of Stomatal Response to Air Humidity

CHEN Qin, LIANG Zong-Suo*

Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China

Abstract: Stomata respond to transpiration rate rather than air humidity *per se*. Generally, this response can be described by two equations. This paper introduces three models of stomatal conductance: two mechanistic models and an optimization theory model. They can simulate the stomatal response contained in the two equations. The simulation of the two mechanistic models is compared and appraised.

Key words: stomatal response; air humidity; model of stomatal conductance; optimization theory

普遍来说, 气孔导度(g)随着的空气湿度的下降而减小。植物感受空气湿度有两种可能的方式 (Grantz 1990): (1) 直接感受空气湿度, 即存在某种湿度感受部位, 其结合水与空气中的水蒸气处于热力学平衡状态(相当于湿度计); (2) 感受蒸腾速率。Mott和Parkhurst (1991)的实验表明植物感受的是蒸腾速率而不是空气湿度本身。在氮氧混合气(氮气替代空气中的氮气)中, 水蒸气和 CO_2 的扩散速率为空气中的2.33倍。因此当气孔开度相同时, 在氮氧混合气中的气孔导度是空气中的2.33倍。如果叶片表面空气水汽压饱和亏(D_s)也相同, 蒸腾速率 $E=gD_s$, 在氮氧混合气中的 E 是空气中的2.33倍。Mott和Parkhurst (1991)先让叶片在空气中光照一段时间使气孔导度、 D_s 、叶片温度和细胞间隙 CO_2 浓度(C_i)等都稳定, 然后把空气换成氮氧混合气, 并且维持 C_i 和叶片温度基本不变。如果同时维持 D_s 基本不变, 新的稳态是蒸腾速率增大气孔开度大幅减小。如果减小 D_s 到初值的1/2.33使相同的气孔开度条件下蒸腾速率不变, 则气孔开度保持不变。如果把氮氧混合气换回到空气, 并且 C_i 、叶片温度和 D_s 均基本维持在最初值, 新的稳态与最初的稳态基本相同。因此, 气孔对空气湿度

的反应本质上是气孔对蒸腾速率的反应。

1 气孔对空气湿度的反应的数学概括

受到上述实验结果的启发, Monteith (1995)综合分析了文献中有关气孔对空气湿度的反应的实验结果, 将反应分为ABC三类。普遍的A类反应是随着 D_s [$Pa (H_2O) \cdot kPa^{-1} (air)$ 或 $mmol (H_2O) \cdot mol^{-1} (air)$]增大, E ($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)增大, g ($mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)减小, 并且

$$\frac{g}{g_m} = 1 - \frac{E}{E_m} = \frac{1}{1 + (g_m/E_m)D_s} \quad (\text{方程1})$$

其中 g_m ($mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)是 D_s 和 E 为零时的气孔导度, E_m ($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)是 D_s 无穷大而 g 无限接近零时的蒸腾速率。少见的B类反应是随着 D_s 增大, 不仅 g 减小 E 也减小。罕见的C类反应是随着 D_s 增大, g 不变。B类反应发生在高 D_s 条件下, C类反应发生在低 D_s 条件下。图1给出具体的例子。虽然存在叶片边界层阻力的影响, 但三类反应, 尤其是B、C类反应, 均清晰展示。Monteith (1995)给出很多A类反应的例子。

收稿 2012-12-17 修定 2013-02-22

资助 中国科学院重要方向项目(KZCX2-YW-443)。

* 通讯作者(E-mail: liangzs@ms.iswc.ac.cn; Tel: 029-87092373)。

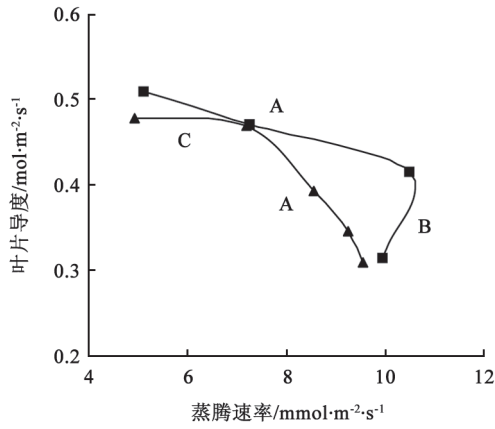


图1 气孔对空气湿度的三类反应实例。两条曲线均为Turner等(1985)的实验结果,土壤中可用水剩余百分数分别为94% (■)和39% (▲)

Fig.1 Examples of three categories of stomatal response to air humidity. Measurements were made by Turner et al (1985) when the percentage extractable soil water content was 94% (■) and 39% (▲), respectively

g 与 D_s 的关系除了方程1外还有其它的形式。比如

$$g = g_{\text{ref}} \left[1 - \frac{m}{g_{\text{ref}}} \ln(D_s/D_{\text{unit}}) \right] \quad (\text{方程2})$$

式中 D_s 的单位是kPa; D_{unit} 反映 D_s 的单位,数值为1,这里等于1 kPa; m ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)是反映气孔对空气湿度的敏感性的参数; g_{ref} ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)是 D_s 等于1 kPa时的气孔导度。Oren等(1999)分析了众多文献中的结果后发现 m 与 g_{ref} 相关性很强,比值接近0.6。

2 可能的机理

2.1 方程1

Buckley等(2003)的气孔导度机理模型(mechanistic model)能模拟A类反应。该模型除了叶肉细胞的光合作用以外仅考虑保卫细胞的生理活动,植株其余部分均机械看待。模型包含最基本的蒸腾流水力学分析和气孔力学分析:

$$\psi_e = \psi_s - RE \quad (\text{方程3})$$

$$\psi_g = \psi_e - r_{\text{eg}} f_g E \quad (\text{方程4})$$

$$g = \chi(P_g - mP_e) = \chi[\psi_g + \pi_g - m(\psi_e + \pi_e)] \quad (\text{方程5})$$

式中 ψ_e —叶片表皮细胞(包括保卫细胞相邻

的表皮细胞或副卫细胞)水势,单位MPa;

ψ_s —土壤水势,单位MPa;

ψ_g —保卫细胞水势,单位MPa;

R —土壤到叶片表皮的有效水力学阻力,单位MPa ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)⁻¹;

r_{eg} —保卫细胞相邻的表皮细胞或副卫细胞到保卫细胞的水力学阻力,单位MPa ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)⁻¹;

f_g —从保卫细胞表面蒸发的水量占总蒸腾量的比例,无单位;

P_g, π_g —保卫细胞的膨压和渗透压,单位MPa;

P_e, π_e —保卫细胞相邻的表皮细胞或副卫细胞的膨压和渗透压,单位MPa;

χ —比例常数,单位 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$;

m —保卫细胞相邻的表皮细胞或副卫细胞的力学优势, $m = M+1, M > 0$, 无单位。

π_g 由下式计算

$$\pi_g = \beta \tau P_e + \pi_a \quad (\text{方程6})$$

式中 β [$\text{mmol}(\text{ATP})\cdot\text{m}^{-2}(\text{leaf})^{-1}$]是参数, τ [$\text{mmol}(\text{ATP})\cdot\text{m}^{-2}(\text{leaf})$]是保卫细胞ATP浓度, π_a (MPa)是保卫细胞质外体汁液的渗透压。 τ 是根据光强、叶内细胞间隙 CO_2 (C_i)和 O_2 的浓度等求得的。该方程包含了模型的前提假设即保卫细胞对叶内蒸腾位点的水势或细胞膨压的变化有主动调节胞内渗透压的反应。上述方程结合 $E = gD_s$, 可以求出

$$g = \chi \frac{(\beta\tau - M)(\psi_s + \pi_e) - \pi_e + \pi_a}{1 + \chi R D_s (\beta\tau - M + f_g r_{\text{eg}} / R)} \quad (\text{方程7})$$

式中 D_s 的单位是 $\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。模型模拟的结果是当 D_s 增大时 g 随着 E 的增大而线性下降(图2)。需要特别指出的是不能根据方程1和方程7形式上的相似性来判断 g_m 和 E_m 。

$$g_m \neq \chi[(\beta\tau - M)(\psi_s + \pi_e) - \pi_e + \pi_a] \quad (\text{方程8})$$

$$\frac{g_m}{E_m} \neq \chi R (\beta\tau - M + f_g r_{\text{eg}} / R) \quad (\text{方程9})$$

这是由于当 D_s 增大 E 增加时, C_i 减小, τ 增大。

Dewar (2002)的气孔导度机理模型也能模拟A类反应。该模型是着眼于两个半经验模型建立的机理模型。一个半经验模型是Leuning (1995)的模型。

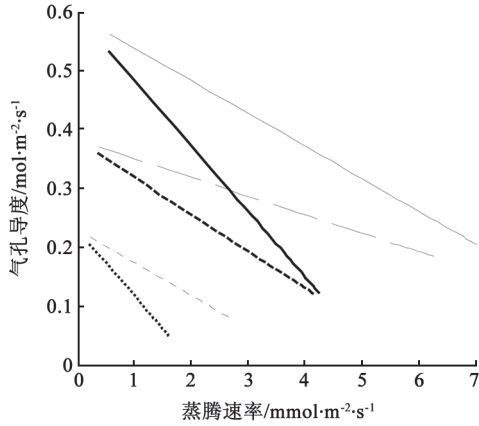


图2 Buckley等(2003)的模型模拟的随着空气湿度下降, 气孔导度与蒸腾速率的线性关系。

Fig.2 The linear relationship between stomatal conductance and evaporation rate as air humidity falls, modeled by the model of Buckley et al (2003)

土壤到叶片表皮的有效水力学阻力为原文中的标准值(细线)或标准值的两倍(粗线)。短划线光照强度为标准值的一半, 点线土壤水势比标准值低0.3 MPa。其余参数及环境变量均为标准值。

$$g = g_0 + \frac{aA}{(C_s - \Gamma)(1 + D_s/D_0)} \quad (\text{方程10})$$

式中 D_s 的单位是kPa, g_0 是暗中净光合速率为零时的气孔导度, a (无单位)和 D_0 (kPa)是系数, A ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)是净光合速率, C_s [$\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{mol}^{-1}$ (air)]是叶片表面二氧化碳浓度, Γ ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)是二氧化碳补偿点。忽略 g_0 时, 该方程形式上与方程1相同。另一个半经验模型是Tardieu等的模型 (Tardieu和Davies 1993; Tardieu等 1993):

$$g = g_{\min} + \alpha \exp\{\beta[\text{ABA}]_{\text{xyt}} \exp(\delta\psi_1)\} \quad (\text{方程11})$$

g_{\min} 是最小气孔导度, $g_{\min} + \alpha$ 等于最大气孔导度, β (nM^{-1})和 δ (MPa^{-1})均为负值参数, $[\text{ABA}]_{\text{xyt}}$ ($\text{nmol}\cdot\text{L}^{-1}$)是木质部汁液ABA浓度, ψ_1 (MPa)是叶水势。Dewar在一个统一的理论框架内把两个半经验模型结合起来。出于数学形式上的考虑, Dewar忽略表皮细胞的力学优势

$$g = \chi(P_g - P_c) = \chi[(\pi_g - \pi_c) + (\psi_g - \psi_c)] \quad (\text{方程12})$$

式中 P_c (MPa)是表皮细胞总体的平均膨压。他的立足点是表皮细胞膨压对气孔开度的影响随

着表皮细胞与保卫细胞之间距离的增加而减弱这一判断。

$$\psi_g - \psi_c = -E/K \quad (\text{方程13})$$

式中 E 的单位是 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, K ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$)是表皮细胞总体到保卫细胞的有效水力学导度。Dewar假定在稳态条件下, 从表皮细胞到保卫细胞的离子主动运输速率(π_{in} , 单位 $\text{MPa}\cdot\text{s}^{-1}$)等于离子从保卫细胞向外扩散的速率(π_{out} , 单位 $\text{MPa}\cdot\text{s}^{-1}$)。

$$\pi_{\text{in}} = \pi_{\text{out}} = d(\pi_g - \pi_c) \quad (\text{方程14})$$

式中 d (s^{-1})是扩散速率系数,

$$d = d_{\min} \exp\{-\beta[\text{ABA}]_{\text{xyt}} \exp(\delta\psi_c)\} \quad (\text{方程15})$$

$$\pi_{\text{in}} = \mu \frac{A + R_d}{C_i} \quad (\text{方程16})$$

d_{\min} (s^{-1})是最小扩散速率系数, μ ($\text{MPa}[\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}]^{-1}$)是参数, A 的单位是 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, R_d ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)是暗呼吸速率, C_i ($\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)是叶内细胞间隙二氧化碳浓度。因此,

$$\pi_g - \pi_c = \pi_{\text{in}}/d \quad (\text{方程17})$$

方程12可以转化为

$$g = \chi \left(\frac{\pi_{\text{in}}}{d} - \frac{E}{K} \right) \quad (\text{方程18})$$

当 D_s 变化时, 如果 π_{in}/d 基本稳定, 对比方程1, g 与 E 的关系就是斜率为 $(-\chi/K)$ 的直线。当 D_s 为中等大小时, 情况确实如此。而当 D_s 很小时气孔反应为C类反应, D_s 很大时为B类反应。

2.2 B类反应和C类反应

Buckley (2005)在文章中图解了当 D_s 从一个较小值升高到一较大值后, 由于发生了木质部栓塞 R 增大, E 不升反降。如果把随着 D_s 连续增大 g 与 E 的关系图示出来, 可以清晰地展示A类反应转变为B类反应的过程。沿用Jones和Sutherland (1991)对木质部栓塞问题的简化

$$L(\psi_c) = \begin{cases} L_{\max} & \psi_t \leq \psi_c \\ L_{\max}(\psi_c - \psi_x)/(\psi_t - \psi_x) & \psi_t > \psi_c > \psi_x \\ 0 & \psi_x \geq \psi_c \end{cases} \quad (\text{方程19})$$

式中 L_{\max} ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$)是最大的植株水导, ψ_t (MPa)是发生木质部栓塞的叶片表皮水势阈值, ψ_x (MPa)是植株水导下降到零时的叶片表皮水势。这里为了简便用叶片表皮水势代替木质部水势。把最小的植株水力学阻力 $1/L_{\max}$ 设为Buckley等(2003)文章中的标准 R 值, 其余参数和环境变量均为标准值。因为土壤水势标准值为0 MPa, 因此忽略土壤水力学阻力。图3显示了模拟结果: 高 D_s 时A类反应转变为B类反应。

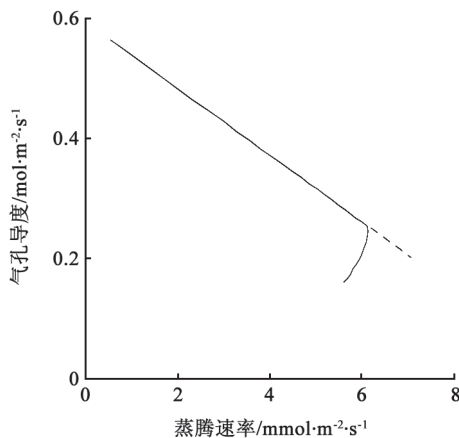


图3 Buckley等(2003)的模型模拟的在 D_s 逐渐增大的过程中木质部栓塞引起B类反应

Fig.3 The transition of stomatal response to D_s from regime A to B, modeled by the model of Buckley et al (2003) after the introduction of xylem embolism

发生木质部栓塞的水势阈值为 -0.28 MPa, 木质部水力学导度下降到零时的水势为 -0.55 MPa (实线)。虚线为不发生木质部栓塞的模拟结果。参数和环境变量除 D_s 外均为原文标准值。

Dewar (2002)的模型包含用方程19表述的木质部栓塞与叶片表皮水势的关系, 高 D_s 时出现B类反应的原因也是木质部栓塞。该模型还能解释C类反应。在空气湿度很高的情况下, 蒸腾流量很小, 木质部汁液ABA浓度很高。如果湿度下降, 蒸腾流量小幅的增大引起大幅的木质部汁液ABA稀释, g 因而没有随着 E 的增大而减小。

2.3 方程2

Katul等(2009)在最优气孔控制假说的基础上建立了一个气孔导度模型。最优气孔控制假说(Cowan 1977)认为自然选择造就了植物叶片能够高效地利用水分: 白天气孔导度随着光照温度湿度等环境条件的变化而变化, 在耗水总量一定的

情况下吸收尽可能多的 CO_2 , 或者说吸收一定量 CO_2 所消耗的水尽可能少。一般来说, 蒸腾对气孔导度的变化比光合更敏感, 即如图4中两个环境条件基本稳定但互不相同的时间段内随着气孔导度增大 A 与 E 的关系曲线所示。在这种情况下, 水分的高效利用要求两个时间段的气孔导度必须等于两条曲线上切线斜率($\partial A/\partial E$)相等的点对应的导度值。图中 $(a_1 a_2)$ $(b_1 c_2)$ $(c_1 b_2)$ 这三种两个时间段气孔导度的组合对应的两个时间段 E 的平均值相等, 但是因为 a_1 点的切线斜率与 a_2 点相等, b - a 段斜率大于 a - c 段斜率, 因此 $(a_1 a_2)$ 组合对应的 A 平均最大, T_1 时间段气孔导度应为 a_1 点对应的导度值, T_2 时间段则应为 a_2 点对应的导度值。同理, 如果把一个白天分解成多个环境条件基本稳定的时间段, 水分的高效利用要求各时间段的 $\partial A/\partial E$ 相等 (Cowan 1977)。 $\partial A/\partial E$ 可大可小, 反映了植物吸收 CO_2 用于生长的需要和保存水分的需要之间的平衡。

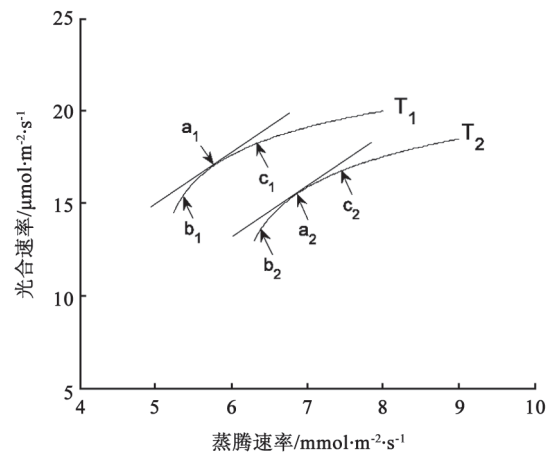


图4 在环境条件不变的情况下, 随着气孔导度增大, 光合速率(A)和蒸腾速率(E)之间关系示意图

Fig.4 Schematic diagram of the relation between photosynthetic rate and transpiration rate as stomatal conductance increases with environmental variables constant

T_1 和 T_2 为环境条件稳定但互不相同的两个时间段, 两者 A - E 关系曲线不同。 a_1 和 a_2 点的切线斜率相等。当 T_1 和 T_2 时间段气孔导度分别为 a_1 和 a_2 点对应的导度值时, 两时间段 E 的平均等于当 T_1 和 T_2 时间段气孔导度分别为 b_1 和 c_2 点(或 c_1 和 b_2 点)对应的导度值时的 E 平均。但是, 当 T_1 和 T_2 时间段气孔导度分别为 a_1 和 a_2 点对应的导度值时, 两时间段 A 的平均最大。

Katul等(2009)在最优气孔控制假说的基础上结合一系列假设和简化得出

$$g \approx g_{\text{ref}} [1 - 0.5 \frac{\theta}{\theta - 1} \ln(D/D_{\text{unit}})] \quad (\text{方程20})$$

式中 D 的单位是kPa; $D_{\text{unit}} = 1$ kPa; g_{ref} ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)是 D 等于1 kPa时的气孔导度; θ 包含一天之内稳定不变的 $\partial A/\partial E$, 无单位。当 θ 较大时, $0.5\theta/(\theta-1)$ 比0.5稍大, 方程20与方程2相符。这里从量纲方面的严谨性考虑, 对原文的公式做了修改($\theta = \Phi D_{\text{unit}}^{-1/2}$), 但内容丝毫未变。

3 讨论

气孔对空气湿度的反应本质上是气孔对蒸腾速率的反应, 它普遍地可以概括为两个数学方程, 一个是 g 与 E 呈线性关系(Monteith 1995)(方程1), 一个是 g 与 $\ln D$ 呈线性关系(Oren等1999)(方程2)。Buckley等(2003)的模型和Dewar (2002)的模型能够模拟前一关系, Katul等(2009)的模型能够模拟后一关系。

虽然Buckley等(2003)的模型和Dewar (2002)的模型都能模拟 g 与 E 的线性关系, 但两者存在明显区别, 其中之一就是植株水力学阻力对 g - E 线性关系斜率的影响。图2表明在Buckley等(2003)的模型中土壤到叶片表皮的有效水力学阻力(R)增大, 使斜率绝对值增大。方程18表明在Dewar (2002)的模型中斜率与表皮细胞总体到保卫细胞的水力学阻力有关, 与 R 无关。在这个问题上, 有实验支持Buckley等(2003)的模型。在试验气孔对空气湿度的反应时, 如果仅降低一张叶片周围的空气湿度而保持植株其余部分在高湿环境中, 那么从土壤到那张叶片的表皮的有效水力学阻力 R 就要小于同时降低整个植株周围空气湿度时的 R 值。有多种植物在前一种情况下的 g - E 斜率绝对值小于后一种情况 (Rawson和Begg 1977; Turner等 1984)。

Buckley等(2003)的模型和Dewar (2002)的模型都能用木质部栓塞来解释不常见的B类反应: E 随着 D_s 的增大而降低。不过, 作者都没有指出这种解释需要一个前提: 气孔对叶水势下降的反应必须足够快。木质部的供水速率等于木质部两端的水势之差与木质部水力学阻力之比, $J_w = \Delta\psi/R_{xy1}$ 。随着 D_s 增大, 表皮水势(ψ_e)下降使 $\Delta\psi$ 增大, J_w 随之增大。当 ψ_e 下降到引起木质部栓塞的阈值水势后, R_{xy1} 开始随着 ψ_e 下降而增大。起初, R_{xy1} 增幅较小, J_w 仍然随着 ψ_e 下降而增大, 满足 E 增加的需要。但随

着 ψ_e 继续下降, R_{xy1} 增幅逐渐增大, J_w 的增幅逐渐减小直到木质部供水能力的极限, 之后便逐渐下降。因此, 如果是木质部栓塞引起B类反应, 那么发生B类反应时木质部栓塞已经到了对叶水势很敏感的程度, 叶水势的进一步下降引起木质部供水量的减少而不是增加。如果气孔对叶水势下降的反应不够快, 随着 D_s 增大, E 增大 ψ_e 下降, 而 J_w 不升反降, 结果 ψ_e 进一步下降, J_w 进一步降低, 如此恶性循环将导致木质部完全失去导水能力 (Tyree和Sperry 1988)。因此, 气孔对叶水势下降的反应必须足够快, 阻止恶性循环。

Dewar (2002)的模型能够用木质部汁液ABA的稀释来解释罕见的C类反应: g 不随着 D_s 的增大而减小。虽然Buckley等(2003)的模型目前不能模拟C类反应, 但它有很强的包容能力。在引入木质部栓塞这一因素之后, 可以再引入根系及地上部ABA的合成和保卫细胞对ABA的反应, 从而使模型更加全面, 能够模拟更多的气孔反应如C类反应和等水行为(isohydric behavior) (Tardieu和Simonneau 1998)。

气孔导度调控问题涉及到很多方面内容, 为了全面系统地研究气孔导度调控, 必须在各方面孤立研究基础上综合各个因素建立全面系统的模型。这首先需要建立一个能够融合各种因素的框架或者说基础。目前来看, Buckley等(2003)的模型是一个比较理想的选择。但它还需要新的实验证据来支持其基本假设: 保卫细胞对叶内蒸腾位点的水势变化有主动调节胞内渗透压的反应(Buckley 2005)。我们正在为此努力。

附录

图2和图3的模拟均在Matlab上完成。所用参数和环境变量的标准值参照Buckley等(2003)的文章中的表1, 但对表中的4处手误做了更正: (1)大气氧分压 PO_2 应该为 2.1×10^4 而不是 2.1×10^3 Pa; (2)核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶(Rubisco)催化加氧反应时的米氏常数 K_0 应该等于 2.48×10^4 而不是 2.48×10^3 Pa; (3)腺苷三磷酸和腺苷二磷酸的总量 α_1 应该是 $12.6/100 \times |V_m|$ 而不是 $12.6 \times |V_m|$ mmol (AxP)·m⁻²; (4)光合磷酸化位点浓度 P 应该等于 $2.5/100 \times |V_m|$ 而不是 $2.5 \times |V_m|$ mmol (sites)·m⁻² ($|V_m|$ 指的是最大的核酮糖-1, 5-二磷酸羧化速率的数值不包括单位, 文中

它等于88.6)。错误(1)是自明的, 错误(2)~(4)都验证了参数的来源文章 (Farquhar和Wong 1984; Caemmerer等 1994)。这些错误都仅是写作时的疏漏, Buckley等(2003)建立模型时所用的各参数值都是正确的, 因为用正确的参数模拟的结果与原文中的结果完全一致。

参考文献

- Buckley TN (2005). The control of stomata by water balance. *New Phytol*, 168: 275~292
- Buckley TN, Mott KA, Farquhar GD (2003). A hydromechanical and biochemical model of stomatal conductance. *Plant Cell Environ*, 26: 1767~1785
- Caemmerer SV, Evans JR, Hudson GS, Andrews TJ (1994). The kinetics of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in vivo inferred from measurements of photosynthesis in leaves of transgenic tobacco. *Planta*, 195: 88~97
- Cowan IR (1977). Stomatal behaviour and environment. *Adv Bot Res*, 4: 117~228
- Dewar RC (2002). The Ball-Berry-Leuning and Tardieu-Davies stomatal models: synthesis and extension within a spatially aggregated picture of guard cell function. *Plant Cell Environ*, 25: 1383~1398
- Farquhar GD, Wong SC (1984). An empirical model of stomatal conductance. *Aust J Plant Physiol*, 11: 191~210
- Grantz DA (1990). Plant response to atmospheric humidity. *Plant Cell Environ*, 13: 667~679
- Jones HG, Sutherland RA (1991). Stomatal control of xylem embolism. *Plant Cell Environ*, 14: 607~612
- Katul GG, Palmroth S, Oren R (2009). Leaf stomatal responses to vapour pressure deficit under current and CO₂-enriched atmosphere explained by the economics of gas exchange. *Plant Cell Environ*, 32: 968~979
- Leuning R (1995). A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C₃ plants. *Plant Cell Environ*, 18: 339~355
- Monteith JL (1995). A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant Cell Environ*, 18: 357~364
- Mott KA, Parkhurst DF (1991). Stomatal responses to humidity in air and helox. *Plant Cell Environ*, 14: 509~515
- Oren R, Sperry JS, Katul GG, Pataki DE, Ewers BE, Phillips N, Schaffer KVR (1999). Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant Cell Environ*, 22: 1515~1526
- Rawson HM, Begg JE (1977). The effect of atmospheric humidity on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of leaves of several plant species. *Planta*, 134: 5~10
- Tardieu F, Davies WJ (1993). Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. *Plant Cell Environ*, 16: 341~349
- Tardieu F, Simonneau T (1998). Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *J Exp Bot*, 49: 419~432
- Tardieu F, Zhang J, Gowing DJG (1993). 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*, 16: 413~420
- Turner NC, Schulze E-D, Gollan T (1984). The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content I. Species comparisons at high soil water contents. *Oecologia*, 63: 338~342
- Turner NC, Schulze E-D, Gollan T (1985). The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content II. In the mesophytic herbaceous species *Helianthus annuus*. *Oecologia*, 65: 348~355
- Tyree MT, Sperry JS (1988). Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress. *Plant Physiol*, 88: 574~580