

环境因子对树干液流的影响

李守中, 郑怀舟, 陈金梅, 邹怡静, 袁红伟 (福建师范大学地理科学学院, 福建福州 350007)

摘要 分析了水分、盐分、水蒸汽压、温度、太阳辐射, 土壤养分等环境因子对树干液流的影响, 探讨了树干液流对环境因子变化的响应机制。

关键词 树干液流; 环境因子; 影响

中图分类号 S432.3+3 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2008)25-10758-02

Effects of Environmental Factors on the Stem Sap flow

LI Shou-zhong et al (College of Geographical Science, Fujian Normal University, Fuzhou, Fujian 350007)

Abstract The effects of such environmental factors as moisture content, salt content, water vapor pressure, temperature, solar radiation and soil nutrient on stem sap flow were studied. And the response mechanism of stem sap flow to the changes of environmental factors was discussed.

Key words Stem sap flow; Environmental factors; Effect

树干液流是指植物体内由于蒸腾作用引起的木质部内向上的液流。测定树干液流已经成为研究不同环境条件下植物水分关系的一种有效手段^[1]。树木根系从土壤中吸收水分以后, 水分进入边材导管, 在液流传输驱动力的作用下, 经过树干和枝条进入叶片, 并经过气孔蒸腾作用, 最终进入大气, 完成一个循环过程。构成边材液流传输驱动力的要素包括蒸腾拉力、导管内水分子内聚力产生的毛细管力、树木不同高度水的重力等。蒸腾拉力和毛细管力是液流上升的主要驱动力。树干液流量大小除与植物本身生长状况有关外, 还受光辐射、水汽压亏缺、土壤湿度、降雨、温度、风速等环境因子的影响^[1]。各环境因子之间还存在交互作用, 并受植物的生理变化调节, 不同地区影响液流变化的主要因子也不尽相同^[2]。随着树干液流测定技术手段的日趋成熟, 树干液流已经成为认识植物水分关系的综合指标, 在植物水分生理生态、SPAC 中的水分传输和植物生态需水等研究中得到广泛的应用。笔者对近年来树干液流研究领域的成果进行了综述^[1-3], 深入系统地分析了树干液流对各主要环境因子变化的响应规律和机制, 并对该研究领域的现状进行了分析和展望。

1 水分变化对树干液流的影响

植物通过根系从土壤中吸收水分, 又通过叶片蒸腾向大气中散失, 植物蒸腾量的多少取决于土壤的供水能力, 而土壤的供水能力又最终取决于大气的降雨^[2]。当土壤含水量减少, 土壤保水能力增强时, 增加了水分流向根部的阻力; 而随着土壤含水量的减少, 土壤水势降低, 在相同的大气条件下, 减小了土壤-植物-大气水势梯度, 即降低了水分流的驱动力。所以植物从干旱的土壤中吸收水分速度减慢。一般情况下, 当土壤含水量较低时, 树木液流通量也较低; 当土壤含水量不断增加时, 液流通量也会相应提高, 但当土壤含水量升高到某一临界值时, 液流通量增长速度变缓, 甚至不再增加。土壤的结构和盐碱度也影响土壤供水能力^[3-4]。土壤水分状况限制树木蒸腾的总体水平。影响树干液流的水分胁迫主要有干旱胁迫和水涝胁迫2种类型。

1.1 干旱胁迫对树干液流的影响 干旱胁迫是指植物的水势和膨压降低到足以干扰其正常生理机能的情况^[3]。夜间特别是黎明前的水分状况是植物耐受干旱胁迫的重要指标。在干旱环境下, 植物液流下降的一个重要生理机制是植物的气孔部分关闭, 从而使木质部栓塞得到发展, 液流速度因此下降。气孔的部分关闭是一个迅速而灵活的可逆过程, 是干旱条件下植物防止过度失水的第一道防线。此时气孔导度的降低和叶片中脱落酸(ABA)的增加以及木质部液流pH值的升高有密切的关系。增加的ABA的来源主要是根系的组织(特别是根尖的组织), 还有一部分来自叶片。叶片合成的ABA还可以通过韧皮部转运到根部。因为气孔的部分关闭可以缓解叶片水势的降低, 所以常常看到气孔导度降低时, 叶片水势不会发生明显变化。而且由于光合作用对于气孔部分关闭的敏感度低于蒸腾作用, 所以在气孔开始部分关闭的一段时间里, 植物水分利用效率反而会升高。另外, 持续一定时间的干旱还会导致植物木质部发生栓塞, 使得水分运输能力下降, 并引起植物体内水分重分配。

1.2 水涝胁迫对树干液流的影响 土壤渍水的一个主要后果是土壤中供氧状况恶化, 使得根系的呼吸和生长受到阻碍, 影响了根系对水分的吸收, 从而使树干液流的速度降低。这样的情况在降雨过程中也可以出现。由于降雨过程中空气湿度大大增加, 使叶片内外的蒸汽压梯度大大降低, 促使叶片气孔关闭, 因而对上升液流有巨大制约作用。Emilio研究了2年生的杏树在50d的水淹条件下的液流变化, 发现液流的速度在水淹当天变化不大, 之后才有所下降, 这是因为根部被水淹渍的开始几个小时里土壤水分的有效性迅速增加, 而植物的水分导度还未开始改变, 水分进入根的速度要大于叶片的蒸发, 使植物含水量和细胞的膨胀压增加。水淹后3h左右, 根周围的氧气开始减少, 根对水分的吸收减少, 导致水分导度的下降, 液流的速度才开始下降。短期的水淹一般不会对水力结构产生永久的破坏, 水淹结束后液流的速度趋于正常^[5]。

2 盐胁迫对树干液流的影响

生境中盐分超过一定的浓度对植物就会造成伤害, 造成伤害的主要原因是渗透胁迫^[6]。高浓度的盐分降低了土壤水势, 使植物不能吸水, 甚至导致体内水分有外渗, 造成生理干旱。Maurizio研究了盐胁迫下植物的液流, 认为盐胁迫增

基金项目 福建省自然科学基金项目(2007J0347); 中国博士后基金项目(20060390185)资助。

作者简介 李守中(1977-), 男, 山东沂南人, 讲师, 从事生态水文学研究。

收稿日期 2008-06-13

加了植物水分传导的阻力^[7]。

3 水汽压亏缺对树干液流的影响

环境中的相对湿度增加,将导致液流速度降低。空气中相对湿度提高、水汽增大,边界层水汽压与叶片气腔水汽梯度减小,使水汽化过程变慢,导致液流速度降低^[4]。大雾也不仅能够产生较高的空气相对湿度,还会使叶片的含水量达到饱和,从而出现树干液流明显降低甚至液流为零的情况。大部分研究表明,植物液流随着水汽压亏缺的增加而增加。在不受叶片含水量影响的情况下,叶片周围的水汽压亏缺增加会增加气孔对于ABA的敏感度,其具体的影响机制有待进一步研究。

4 温度变化对树干液流的影响

气温高低是决定植物地理分布的一个主要的环境因素,植物都要经受昼夜和季节交替带来的温度变化。一般来说,在植物生命活动正常进行的温度范围内,环境温度每升高10℃,酶促反应的速率就要增加一倍。温度变化不仅影响许多生物化学过程,而且也会对植物体内的物质扩散等物理化学过程产生影响。一般来说环境温度升高能够增加水的自由能,使得水分子扩散速度加快,有利于根系吸水和水分的运输^[6],但当温度太高或太低时则容易产生高温胁迫和低温胁迫。因此温度升高会在一定范围内引起液流的上升,但当温度的升高超过了植物的耐受范围时,则会对植物产生伤害,并导致液流量下降。土壤温度对树木液流速度也有影响,但土壤温度对液流的影响不像其他气象因子有较强的规律性。由于受多方面因素的影响,土壤温度日变化规律和液流的变化动态并不一致,有时甚至出现反向变动结果,很难用数学模拟的方法描述二者间的关系^[4]。温度与空气相对湿度具有协同效应。

5 太阳辐射变化对树干液流的影响

在没有胁迫的条件下,白天随着光照的增加,液流的速率一般逐渐增加,这与光照引起气孔的开放有关。在阴天,各树种启动时间有不同程度的推迟,液流通量也变小^[4]。另外,太阳辐射的变化也会引起其他环境因子变化,如光照的增加往往伴随着气温、土壤温度的升高,增加空气湿度和水汽压亏缺。这些因子的协同作用使得液流的速度也随之增加。但强光胁迫对树干液流产生怎样的影响还有待研究^[6]。

6 土壤养分变化对树干液流的影响

Christian等研究 *Eucalyptus saligna* 对土壤养分变化的响应时发现,在施肥后的5个月内,液流通量持续增加,同时增加了叶面积和边材面积。在随后5年的观测中也发现,施肥使得植物的需水量明显增加,这与植物叶面积以及边材面积的增加是密切相关的,不过施肥并没有改变木材生长时单位面积内的水分利用^[1,8]。Brent等研究了种植在2块同样贫瘠的土壤上的2种针叶树的树干液流,发现它们的气孔对环境响应的灵敏度虽然不同,但不管灌溉与否,施肥后叶面积都会增加2~3倍。在施肥的同时如果不灌溉,则叶片的气孔导度不会增加,甚至会急剧下降,而施肥的同时加以灌溉,结果则相反^[9]。植物液流土壤养分供应的响应机制较为复杂,因此有必要开展水分耦合条件下的植物液流动态研究。

7 病虫害对树干液流的影响

植物受到细菌侵染会使得根对水分的吸收能力大大下降,病原菌分泌的水解酶和毒素会使得细胞透性增加,物质外漏增加,蒸腾失水加快,叶组织产生萎蔫现象,叶面积减少以及木质部发生空穴现象,这些致病因素都能够造成植物液流速度的下降。但植物在短期内会作出一定的适应性调整,以此来缓解病虫害对其生存构成的威胁。孙慧珍等研究发现,健康的白桦主要通过物理过程的白天蒸腾输水。白桦叶感病后,白天液流密度降低,夜间主要通过根压来实现水分的输送,以维持光合作用所需的水分和矿物质^[10]。

8 大气CO₂浓度变化对树干液流的影响

Gedney等利用模型模拟了过去一个世纪的全球天气状况,发现由于温室效应造成的大气CO₂浓度上升能够单独导致陆地淡水资源的流失,其主要原因是CO₂浓度升高导致植物叶片气孔关闭,使得植物减少了水分的蒸发,进而减少了从土壤中吸收的水分^[11]。这导致土壤中出现多余的水分,这些水分最终随着河流流入大海,并没有随着植物的蒸发成为空气中的水分。Wang等直接模拟了CO₂浓度增加对液流速度的影响,结果表明,在大部分时间里受CO₂浓度升高导致气孔关闭引起的效应大于因叶面CO₂浓度增加导致叶面积增加的效应,从而使液流减少^[12]。

9 风速变化对树干液流的影响

风速的增加会加快水汽蒸发过程。当风速较低时,液流随风速的增加而增加较快,很小的风速变化就引起液流较大的波动。但大风会导致气孔张开度降低甚至关闭,因而降低液流^[4]。还有研究发现,树干液流对环境因子的响应存在时滞效应,其机理还有待探讨^[1]。

10 小结

树干液流技术为获得持续性的植物水分运输资料提供了精确和有效手段,被广泛地用于整株植物水分蒸腾消耗的测定,并可以通过外推法扩展到种群和群落尺度的森林耗水估算和水平衡研究。此外,还有一些学者应用数学方法建立了树干液流对环境响应的模型,用于估测树干液流和蒸腾量。大量的研究表明,植物树干液流对环境因子变化的响应和调控机制需要结合植物的解剖结构等生理指标来深入分析,才能获得更有价值的信息,这增加了对于树干液流变化数据进行分析的难度,也使得建立模型时有了更多需要了解的参数。树干液流技术的快速发展和广泛应用也为生态水文学家研究植物水分关系提供了一种新技术革新,必将进一步推动这一新兴交叉学科的发展。

参考文献

- [1] 马玲,赵平,饶兴权,等.马占相思树干液流特征及其与环境因子的关系[J].生态学报,2005,25(9):2145-2151.
- [2] 高照全,邹养军,王小伟,等.植物水分运转影响因子的研究进展[J].干旱地区农业研究,2004,22(2):200-204.
- [3] 许旭日,汤章城,王万里,等.植物水分关系[M].北京:科学出版社,1989.
- [4] 茹桃勤,李吉跃,孔令省,等.刺槐耗水研究进展[J].水土保持研究,2005,12(2):135-140.
- [5] EMILIO NICOLS, ARTURO TORRECILLAS, JOSÉ DELL'AMICO, et al. The effect of short-term flooding on the sap flow, gas exchange and hydraulic conductivity of young apricot trees[J]. Trees, 2005, 19: 51-57.
- [6] 李合生.现代植物生理学[M].北京:高等教育出版社,2001.

其 Pro 含量与对照相比最高增幅为 55.1%, 而在此浓度下, 黄菖蒲生长已受到显著抑制(表 1)。由图 3 可知, 0~6 mmol/L Pb 胁迫下, 黄菖蒲在胁迫 28 d 内 Pro 含量变化差异不明显; 高于 8 mmol/L Pb 处理浓度, 黄菖蒲体内 Pro 含量随着 Pb 胁迫时间的延长呈先增后降的趋势。这表明相对高浓度 Pb 胁迫可明显诱导黄菖蒲体内 Pro 含量的增加, 提高植物的相对抗性, 而相对高浓度和长时间的 Pb 胁迫可导致植物体内调节物质代谢的失调, 并最终影响植物的生长。

3 结论与讨论

已有研究表明, Pb 胁迫导致植物叶绿素含量减少^[9, 11-13]。该研究中 10 mmol/L 高浓度 Pb 胁迫下, 黄菖蒲叶片叶绿素 a、b 的含量在 Pb 胁迫后不同生长时间均显著下降, 说明该浓度 Pb 胁迫已对植物的正常生长造成严重伤害。Pb 胁迫致使叶绿素含量下降的原因很多, 可能是由于高浓度 Pb 破坏了叶绿素合成过程并影响了叶绿素酶的活性^[14-16]; 也可能是 Pb 胁迫下植物叶绿素分子中的 Fe^{2+} 、 Zn^{2+} 、 Mg^{2+} 被包括 Pb 在内的其他重金属元素所取代^[17-18]。Burzyski 等研究发现, Pb、Cd、Cu 影响黄瓜叶片的光系统的量子效率^[19]。此外, 胁迫条件下进入叶片中的重金属引起的超量活性氧自由基将叶绿素作为靶分子, 致使叶绿素结构破坏也会导致叶绿素含量的减少^[20-21]。因此, 黄菖蒲在高浓度 Pb 胁迫下叶绿素含量下降的原因仍有待于进一步研究。

Pb 胁迫不仅降低了植物叶绿素含量、破坏叶绿体结构进而影响植物的光合作用, 同时 Pb 胁迫诱发生物代谢过程产生的自由基对植物细胞膜还具有伤害作用, 导致膜脂过氧化产物 MDA 含量明显上升。MDA 是细胞膜脂过氧化的重要产物, 可与蛋白质、核酸、氨基酸等活性物质交联, 形成不溶性化合物(脂褐素)沉积, 干扰细胞的正常生命活动^[20]。生物体自身的保护酶系统能清除自由基, 减轻危害^[22]。该研究结果表明, 黄菖蒲在 2 mmol/L 相对低浓度 Pb 处理下 MDA 含量与对照无显著差异, 表明该浓度下黄菖蒲叶片的细胞膜没有受到明显的伤害, 其完整性和功能性尚好。另外, 在低于 6 mmol/L Pb 胁迫浓度下, 黄菖蒲叶片中的叶绿素 a、b 含量均未出现显著下降, 表明黄菖蒲有一定的抗 Pb 胁迫的能力。但随着 Pb 胁迫浓度的增大, 特别是在 10 mmol/L 相对高浓度 Pb 胁迫下, 虽然黄菖蒲自身通过胁迫诱导进一步提高了叶片内 SOD 的抗氧化活性和增加叶片内 Pro 的含量, 但仍然出现了 MDA 含量的显著升高和叶绿素 a、b 含量显著下降的现象。

这表明高浓度 Pb 胁迫的伤害已经超过了黄菖蒲抵御胁迫的诱导防护能力, 而 Pro 作为细胞膜的渗透调节物质, 在黄菖蒲植物 Pb 胁迫下出现相对更大幅度的上升, 可能是使黄菖蒲提高诱导胁迫抗性的主要调节物质之一。

参考文献

- [1] ODJEGBA V J, FASID I O. Accumulation of trace elements by *Histia striatoides*: Implications for phytoremediation[J]. *Ecotoxicology*, 2004, 13: 637-646.
- [2] 秦天才, 吴玉树, 王焕校, 等. 镉、铅及其相互作用对小白菜根系生理生态效应的研究[J]. *生态学报*, 1998, 18(3): 320-325.
- [3] HANY L, YUAN H Y, HUANG S Z, et al. Cadmium tolerance and accumulation by two species of *Iris*[J]. *Ecotoxicology*, 2007, 16: 557-563.
- [4] CHO U H, PARK J O. Mercury-induced oxidative stress in tomato seedlings[J]. *Hort Sci*, 2000, 159: 1-9.
- [5] MCLAUGHIN M J, PARKER D R, CLARKE J M. Metals and micronutrients: food safety issues[J]. *Field Crops Research*, 1999, 60: 143-163.
- [6] 韩玉林. 鸢尾属(*Iris* L.) 植物铅积累、耐性及污染土壤修复潜力研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2007.
- [7] 张宪政. 作物生理研究法[M]. 北京: 农业出版社, 1992.
- [8] 李合生. 植物生理生化试验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [9] 严重玲, 付舜珍, 方重华, 等. Hg, Cd 及其共同作用对烟草叶绿素含量及抗氧化酶系统的影响[J]. *植物生态学报*, 1997, 21(5): 468-473.
- [10] QURESHI M I, ABDIN M Z, QADIR S, et al. Lead-induced oxidative stress and metabolic alterations in *Cassia angustifolia* Vahl[J]. *Bd Parturum*, 2007, 51: 121-128.
- [11] ARRIAGADA C A, HERRERA M A, OCAMPO J A. Contribution of arbuscular mycorrhizal and saprobes fungi to the tolerance of *Eucalyptus globulus* to Pb[J]. *Water Air Soil Poll*, 2005, 166(1/4): 31-47.
- [12] KASTORI R, PLESNAR M, SAKAC D, et al. Effect of excess lead on sunflower growth and photosynthesis[J]. *J Hort Ntr*, 1998, 21(1): 75-85.
- [13] KOSOBROUKHOV A, KNYAZOVA I, MLDRUK V. Plantago major plants responses to increase content of lead in soil: Growth and photosynthesis[J]. *Plant Growth Regulation*, 2004, 42(2): 145-151.
- [14] PRASAD D D K, PRASAD A R K. Effect of lead and mercury on chlorophyll synthesis in mung bean seedlings[J]. *Phytochemistry*, 1987, 26: 881-883.
- [15] STOBART A K, CRIFTHA W T, AMEEN BUKHARI I. The effect of Cd^{2+} on the biosynthesis of chlorophyll in leaves of barley[J]. *Physiol Plant*, 1985, 63: 293-298.
- [16] BAZZAZ F A. Differing sensitivity of corn and soybean photosynthesis and transpiration to lead contamination[J]. *J Environ Qual*, 1974, 3(2): 156-158.
- [17] 孙赛初. 水生维管束植物受 Cd 污染后的生理生化变化及受害机制初探[J]. *植物生理学报*, 1985(11): 113-121.
- [18] KUPPER H, KLUPPER F, SHILLER M. Environmental relevance of heavy metal substituted chlorophylls using the example of water plants[J]. *J Exp Bot*, 1996, 47: 259-266.
- [19] BURZYSKI M, KOBUS G. Changes of photosynthetic parameters in cucumber leaves under Cu, Cd, and Pb stress[J]. *Photosynthetica*, 2004, 42(4): 505-510.
- [20] 徐勤松, 施国新, 杜开和. 镉胁迫对水车前叶片抗氧化酶系统和亚显微结构的影响[J]. *农村生态环境*, 2001, 17(2): 30-34.
- [21] 何翠屏, 王慧忠. 重金属镉、铅对草坪植物根系代谢和叶绿素水平的影响[J]. *湖北农业科学*, 2003(5): 60-63.
- [22] FRIDOMCHI. The superoxide radical is an agent of oxygen toxicity, superoxide dismutases provide an important defense[J]. *Sience*, 1978, 201: 875-880.

(上接第 10759 页)

- [7] MAURIZIO TEOBALDELLI, MAURIZIO MENCUCCINI, HEIRO RUSSI. Water table salinity, rainfall and water use by untrell pine trees (*Pinus pinea* L.)[J]. *Hort Ecology*, 2004, 171: 23-33.
- [8] CHRISTIAN P. IARDINAS G, HOLLY BARNARD. The effect of fertilization on sap flux and canopy conductance in a *Eucalyptus saligna* experimental forest[J]. *Global Change Biology*, 2004, 10: 427-436.
- [9] BRENT E EWERS, RAM OREN, NATHAN PHILLIPS, et al. Mean canopy

stomatal conductance responses to water and nutrient availabilities in *Hesperis matronalis* and *Pinus taeda*[J]. *Tree physiology*, 2001, 21: 841-850.

- [10] 周晓峰, 康绍忠. 叶斑病对白桦树干液流的影响[J]. *西北植物学报*, 2004, 24(5): 837-842.
- [11] GEDNEY N, COX P M, BETTS R A, et al. Detection of a direct carbon dioxide effect in continental river runoff records[J]. *Nature*, 2006, 439: 835-838.
- [12] WANG K Y, SEPO KELLOMAKI, ZHANG T S, et al. Annual and seasonal variation of sap flow and conductance of pine trees grown in elevated carbon dioxide and temperature[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(409): 155-165.