

第五章 植物水分关系

1.前言

水是地球表面最丰富的分子，但从全球上看，水分有效性是陆地上作物产量的最重要限制因子。水分不足限制了许多自然生态系统的生产力，这在干旱气候条件下尤其如此(图 5-1)。水分胁迫造成的减产超过其它所有生物和环境因子的减产之和。在降雨量多且在生长季节水分分配均匀的地区，如湿润的热带地区，往往有繁茂的植被。夏季干旱频繁且严重的地区，森林不见了，取而代之是草地，如亚洲草原和北美大草原。降雨量更少的地区则导致土地半沙漠化，植被以灌木类为主；如果水分进一步减少，最终成为沙漠。温度一定程度上也受到水分的影响，因为蒸腾和蒸发速率与温度密切相关。因此，为了阐述生产力的自然模式或提高农业或森林系统的生产力，必须掌握如何控制作物水分，并了解缺水条件下作物的生长情况。

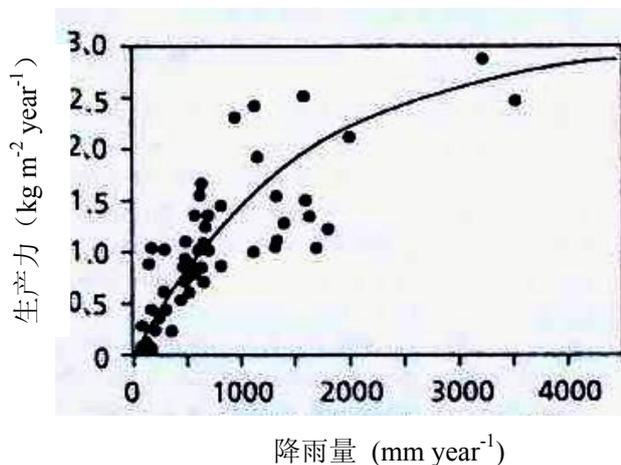


图 5-1 世界主要生态系统中净初生产力与降雨量间的相互关系

1.1 水对植物机能的作用

水对植物生理过程十分重要，在所有植物生理过程中，水是一个关键因子，且植物生理活动对水的需求量很大。水占非木质化组织如叶片和根系生物量的 80~95%。在细胞水平上，水是细胞传输代谢产物的主要媒介。水具有明显的极性，可溶解大量离子和对代谢及生命活动至关重要的极性有机代谢产物，如糖类、氨基酸和蛋白质。在植物的整个生长发育过程中，水是植物从一个器官到另一个器官传输原材料（碳水化合物和营养元素）和植物激素的媒介，这些物质是植物生长发育所必需的。与大多数动物不同，植物没有发育良好的骨架系统，主要是依靠水分维持植株结构和支撑植株的。植物细胞液浓度较高，细胞液对细胞壁具有膨压，从而维持了植株结构，这是植物维持一定形态的基本机理。许多植物也通过木质部组织的木质化细胞起支持作用。植物细胞失去膨压（萎蔫）时，植物生理活动便停止，如细胞伸长和光合作用。萎蔫时间延长常导致植物死亡。

水对植物的重要性还体现在水与植物生理生态密切相关，植物需要大量的水分。虽然，植物将

吸收的 90%以上的氮、磷、钾和大约 10~70%的光合作用固定的碳（取决于呼吸对碳的需求）并入至新的组织，但吸收的水分不到 1%存在于生物量中（表 5-1）。剩余的水分通过蒸腾散失，这是植物对水分的蒸发。陆地植物不能高效利用水分是光合作用不可避免的结果。气孔使 CO₂ 进入叶片，同时是水分散失的通道。进入叶片的 CO₂，在扩散到羧化作用的场所前，必须通过叶肉细胞湿润的细胞壁。叶肉细胞在叶片内部的伸展表面积是其外部叶面积的 7~80 倍，且因种和植物生长条件而不同（表 5-2）。这使叶片内部水汽处于饱和状（100%相对湿度），并使植物从叶内到叶外形成一个很强的水汽压差梯度。

表 5-1 草本植物中主要成分的含量及生产 1 g 干物质需吸收的数量*

成分	含量 (%FW)	所需量 (mg/g)
水	90	2500
碳	4	40
氮	0.3	3
钾	0.2	2
磷	0.02	0.2

*: 以上数据仅为近似值，种间和不同的生长条件下有明显变化。

表 5-2 不同种和不同生长条件下叶肉细胞表面积与叶表面积比值 (A_{mes}/A) 的变化*

叶片形态/生境	A_{mes}/A
遮荫叶片	7
中生叶片	12-19
旱性向阳叶片	17-31
低海拔 (600m)	37
高海拔 (3000m)	47
种	A_{mes}/A
<i>Plectrathus parviflorus</i>	
强光照	39
弱光照	11
<i>鳄鱼草 Alternanthera philoxeroides</i>	
强光照	78
弱光照	50

1.2 蒸腾作用是光合作用不可避免的结果

蒸腾作用是光合作用不可避免的结果，对植物具有重要作用，蒸腾作用也是能量平衡的一个主要组成部分。随着水分从叶肉细胞表面蒸发，叶片冷却。缺少蒸腾作用，叶片温度可迅速上升至叶片致死水平。蒸腾作用的这方面影响将在植物能量平衡一章中进一步论述。蒸腾流从根到蒸腾器官的流动，使土壤中的营养物质和溶液输送到根表，如无机养分、氨基酸和植物激素。然而，正如我们后面将要讨论的，这些物质的木质部运输在缺少蒸腾作用时也会进行，蒸腾流流动并不受蒸腾速率的显著影响。

本章中，我们将对控制水分有效性及散失、水分在植物内及通过植物的运动以及不同时期植物对水分供应变化的生理调节的环境因子进行探讨。我们也将探讨植物个体对水分供应变化的调节机制及植物在干旱环境下的适应性。

2. 水势

土壤、植物和大气中的水分状况常用水势 (ψ_w) 来描述。水势是指在相同温度和大气压下，某一特定系统中水的化学势与纯水化学势的相对值，用水压计来测量，单位为 Mpa。在一个大气压和绝对温度为 298k 下，纯水的水势定义为 0 Mpa。

在一个等温的两室系统，两室之间用半透性膜隔开，水将从水势高的一边流向水势低处。因此如果已知两室中的水势，就能预测水的流动方向。然而，水分沿水势梯度的流动尚有一些不确定因素。例如，源——叶片韧皮中的水势明显低于库——韧皮部的水势。这种情况下，水运输由流体静力压差驱动，水分向高水势梯度运输。在非等温系统中，如大气环境暖和而叶片较冷，尽管大气水势比叶水势低，但水汽仍在叶片中积聚。

系统中的水势是渗透势 (ψ_π) 和压力势 (ψ_p) 的代数和 (由重力引起的水势通常被忽略):

$$\psi_w = \psi_\pi + \psi_p \quad (1)$$

式中的水势是系统中的整个水压。渗透势是由于溶质引起的溶液中水的化学势，通常为负值，因此水有从纯水中通过半透膜流到溶液的趋势。溶液浓度越高渗透势就越低 (更负)。压力势可为正值也可为负值，是指系统中水对外所具有的物理压力。例如，吸胀的根皮层细胞或叶肉细胞中的水对细胞壁具有正的膨压，而在蒸腾较强的植物中，死亡木质部导管中的水分具有明显吸水压 (负值)。较大负值的静水压是由毛细管效应引起的，即气-水界面上水和亲水表面的一种吸引力。总水势是正值还是负值，取决于组成水势各部分的代数和。对于土壤水的水势，还需加衬质势 (ψ_m)。衬质势是由被束缚到细胞壁、土粒或土壤胶体表面的水产生的。对于确定多孔固体的水分状态，这与静水压相比，确实是一种方便的选择。因此，静水压和衬质势不应加入 (Passioura, 1988c)。衬质势常为负值，因为相对于纯水缺乏具有吸附表面而言，它具有就地固定水的作用。水膜越薄 (细胞越小或土壤中

的水膜越薄)，衬质势越小（越负）。

定义了水势的各组成成分以后，接下去将要进一步探讨这些组分在土壤——植物——大气的梯度中是如何变化的。

3.土壤中的水分有效性

土壤中水分有效性主要取决于土壤中储存水的量及土壤水势的关系。有机质丰富的粘土，土粒较细，具有很多土壤孔隙，毛细管产生很大的负压（较大的吸水压）。大于 30 μm 的土壤孔隙持水力不强，其中的水随雨水渗漏排出。小于 0.2 μm 的孔隙将水分牢牢地吸附在周围的土粒上，大孔隙中的水分排干后，这部分水的排出率仍很小。故大多数植物不能高效地吸收这部分吸附于小孔隙中的水分。因此，吸附于中等孔隙（直径为 0.2~30 μm ）中的水分才能被植物吸收。

疏松的土壤中，植物根系能穿透大块的土壤，这样可吸收的水分相对较多。粘闭的土壤中，根系无法穿透大块土壤，只能簇生于稀疏的土壤孔隙中，水分传输受到限制。但粘闭土壤不都是坚硬的，它常有一些结构性裂缝和生物孔隙（即由土壤动物和植物根系构成的连续大孔隙）。中等密度的土壤中根系生长最好，这种土壤较疏松，使根系生长良好并使根系与土壤接触良好（Stirzaker 等，1996）。

根系和土壤间的水分移动受根系和土壤接触不良的限制，如干旱时根系萎缩形成空气裂缝而引起水分移动不良。水分移动还受根鞘的影响，根鞘是由根系分泌物和根毛把根周围的土粒结合在一起组成的（McCully 和 Canny, 1988）。根鞘限制在远根区，这样远根区比近根区的含水量要高（Huang 等，1993），远根区木质部成熟度差是其原因之一（Wang 等，1991）。实际上，根鞘消除了根系与土壤间的空气间隙，有利于植物从湿润的土壤中吸收水分。另一方面，裸根限制水分从根系到干土的散失（North 和 Nobel, 1997）。

3.1 不同土壤的田间持水量

田间持水量是指土壤水分达饱和状态时，经重力作用完全排去不被土壤吸附的水分后的土壤含水量。淡土达田间持水量时的水势接近于 0（-0.01~-0.03Mpa），粘性土或有机质含量丰富质地良好的土壤，达田间持水量时水势较高。植物能从土壤中吸收水分的土壤最低水势时的土壤含水量称永久萎蔫含水率。尽管植物种间从土壤中吸收水分的土壤水势范围有所差别（即从-1.0~8.0 Mpa），但就许多草本植物来说，永久萎蔫点常为-1.5 Mpa。田间持水量与永久萎蔫点之间的土壤水分差值称为土壤有效水。粘土的有效水多于砂土(图 5-2，表 5-3)。

表 5-3 不同土壤类型的孔径分布与土壤含水量

参数	土壤类型		
	砂土	壤土	粘土

孔隙大小(占总体积%)			
>30 μm 颗粒	75	18	6
0.2-30 μm	22	48	40
<0.2 μm	3	34	53
土壤含水量(占总容积%)			
田间持水量	10	20	40
永久萎蔫点	5	10	20

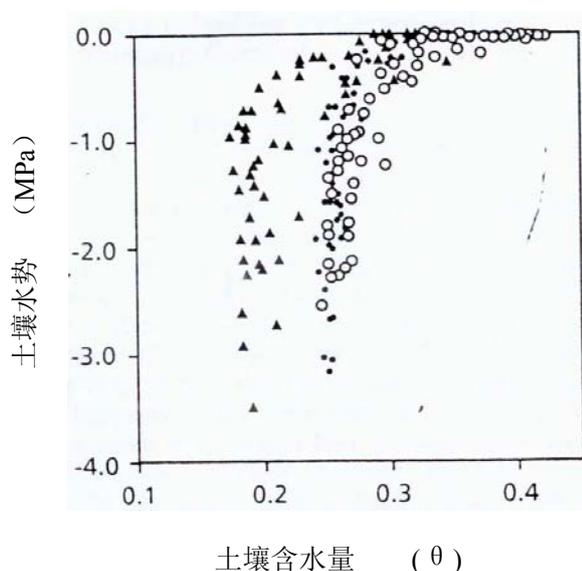


图 5-2 不同土层土壤水势与土壤含水量的关系: 25cm, 实心三角形; 50-80cm, 空心圆; 110-140, 实心圆。顶层为粉质粘壤土, 中层为粘土, 并随深度粘土减少

湿润土壤中, 最小的土壤孔隙完全充满水, 仅最大的土壤孔隙存在空间。随着土壤水分下降, 土粒表面的水膜变薄, 剩余水更加紧密地保持在土粒上, 表现为衬质势低(负值)。土壤中的压力势(水分重量或质量的反应)可被忽略。对淡土来说, 衬质势是土壤水势最重要的组成部分。

对于盐土, 还要加上渗透势这个重要组分。如果用 100mM 的 NaCl 盐溶液浇灌植物, 土壤水势将降到-0.48 Mpa。随着土壤脱水干燥, 盐溶液浓度增加, 土壤水势进一步下降。如田间持水量一半的有效水被吸收时, 渗透势将跌至近-1 Mpa。这种情况下, 渗透势显然不能被忽略。

土壤有机质影响水分的保持, 这是由于土壤有机质影响着土壤的亲水特性和土壤结构。土壤有机质含量从 0.2%增加到 5.4%, 砂土的持水量增加一倍以上, 从 0.05 增加到 0.12%。土壤持水力较大的粉砂土, 有机质对持水力的绝对影响与砂土相似, 但以相对值表示时影响要小的多, 其持水量

仅从 0.20 增加至不到 0.30%。由于田间持水量和永久萎蔫点的含水率同时增加，最终对植物有效水的影响相对较小 (Kern, 1995)。有机质促进土壤团粒结构的发育 (通过有机质的释放)，从而影响土壤的水分特性，但如果有机质疏水性强，那么它对水有排斥作用。植物蜡质成分聚集于土壤表面时，也会产生这种效应。这种效应降低水分在土壤中的渗透率，小阵雨的大部分雨水通过地下径流或蒸发被散失，而不能成为植物的有效水。

3.2 水分向根运动

水分很容易通过植物蒸腾作用形成的静水压梯度从土壤向根运动。如果土壤特别干旱，水势低于 -1.5 Mpa，则也会以水蒸汽的形式运动。此时，植物蒸腾速率很低。渗透势梯度的水分运动很小，因为扩散的运输系数要比藉静水压的小几个数量级。根与土壤表面之间的水分运动比较复杂。它们之间具有包含很小孔隙的胶质层，阻碍了水分流动。如果根系生长于较宽的孔隙中或根系萎缩，根与土壤间的水压连续性会中断。直径 6mm 以内的根可吸收所有的有效水。随着土壤变干或衬质势使水分在土壤颗粒上吸附作用的增强，土壤中液态水的运动降低 (图 4-3)。

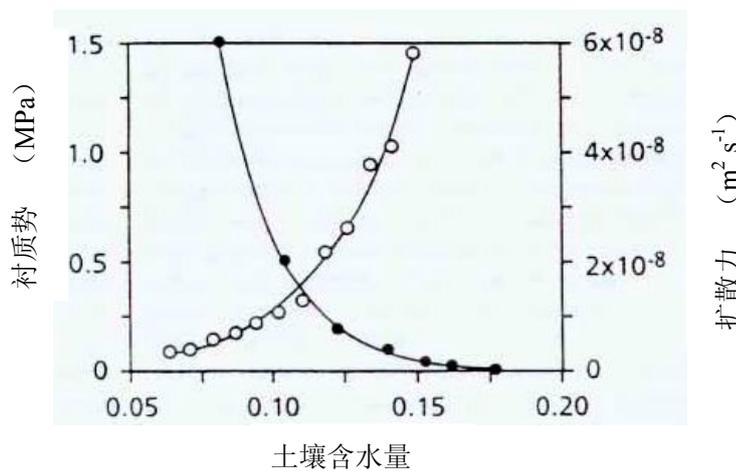


图 5-3 砂壤土 (粗砂 55%，细砂 19%，残渣 12%，粘土 14%) 条件下土壤水分衬质势和扩散力与土壤含水量的关系

在土壤相对干旱和水分流动限制根系对水分的吸收时，根系吸收水分可用下式大致估算：

$$d\theta' / dt = D (\theta' - \theta_a) / 2b^2 \quad (2)$$

式中： $d\theta' / dt$ ，土壤平均含水量下降的速率； θ' ，平均含水量； t ，时间； D ，土壤水分扩散系数，近似常数值为： $2 \times 10^{-4} \text{m}^2 \cdot \text{day}^{-1} (0.2 \times 10^{-8} \text{m}^2 \text{s}^{-1})$ ； θ_a ，根表面的土壤含水量； b ，假定的根周围圆筒形土壤的半径，在此范围内根是唯一有效的吸收者。 b 可用下式计算： $b = (\pi L)^{-1/2}$ ， $L (\text{m} \cdot \text{m}^{-3})$ 是根的密度，即单位体积 (m^3) 土壤中根的长度 (Passioura, 1991)。 θ_a 假设是常数，如果根表面的水势保持常数 -1.5Mpa，方程式可合并为：

$$\begin{aligned}
 (\theta' - \theta_a)d &= (\theta' - \theta_a)_0 \exp(-Dt/2b^2) \\
 &= \theta d_0 \exp(-t/t^*) \quad (3)
 \end{aligned}$$

上式中, $(\theta' - \theta_a)_0$ 是当 $t=0$ 时系统中的时间常数, 即平均土壤含水量降到其初值的 $1/e$ (即 0.37) 所化时间。如果 D 为 $2 \times 10^{-4} \text{m}^2 \cdot \text{d}^{-1}$, 那么 t^* 为 $b \times 10^4$ 天。如果根系在土壤中均匀分布, 甚至在根系密度较低时, 即 L 为 $0.1 \text{m} \cdot \text{m}^{-3}$ 时, t^* (按 $b^2=1/[\pi L]$ 计算) 仅为约 3 天。因而, 根系能从土壤中吸收所有有效水。但当土壤粘闭, 土壤中根系分布不均匀时, 方程 2、3 不再适用。这种条件下, t^* 可能达数周。参数 t^* 随土壤类型和土层深度而改变, 但植物吸水特性对 t^* 的影响不显著 (Dassioura, 1991)。

如果植物没有吸收所有到达根表的离子, 渗透势将相应下降, 可能仅在根质外体, 也可能在根际。这种现象在肥沃土或盐土上比在贫瘠或淡土上分别要明显。这使植物吸水要比一般水势土壤中更为困难 (Stirzaker 和 Passioura, 1996)。

3.3 土壤水分与根系分布

当上部土壤含水量相当高, 且植物根系密度也较高时, 植物从浅土层中吸收大多数水分。随着土壤变干, 植物从较深土壤中的吸水量相对增加。生长在地中海地区雨养作物区的小麦, 表土层 0~45cm 中几乎没有有效水, 其生长所需的大部分水分是从 45~90cm 土壤中吸收的。灌溉时, 45~90cm 土层中的水仍是主要水源 (Van den Boogaard 等, 1996)。土层很深处, 尽管无根系分布, 但那里的水常通过毛细管作用上升成为有效水。植物种间根系分布深度不同, 一些植物可达 1.60m 以上 (图 5-4)。

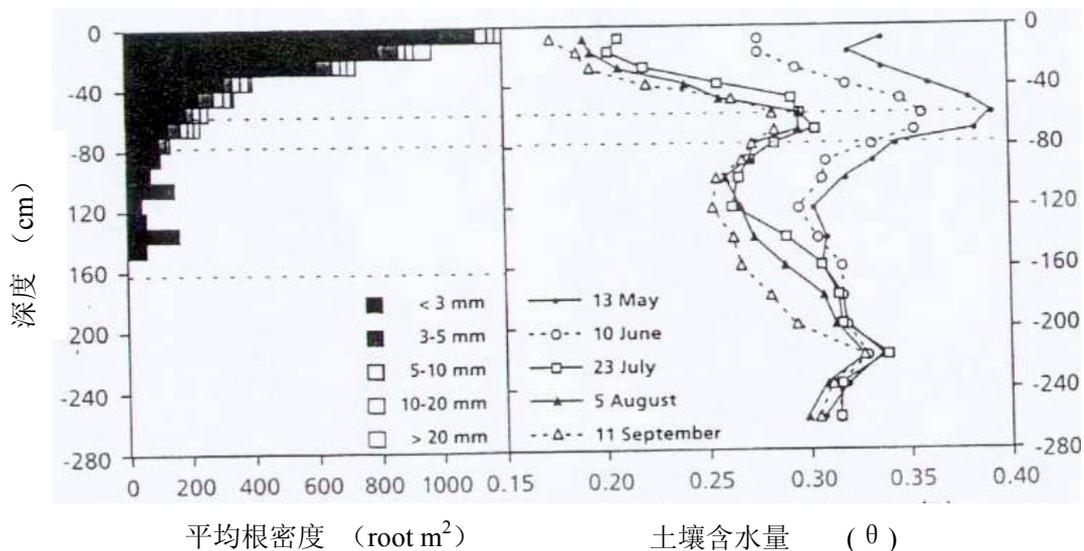


图 5-4 (左) 不同深度下无柄橡树 (*Quercus petraea*) 的根系分布。根系以直径的大小分成不同的类型。(右) 不同深度和不同生长年份橡树生长土壤中的水分变化。周围 50cm 深度的富含粘土区由二条虚线表示。160cm 深度的第三条虚线表示为了测定所开挖的沟深

根柱法结合土壤含水量测定，对于获得大多数水来自树的蒸腾这样的信息，不仅费时费力，而且也仅是一种间接的方法。如果不同土层水的示踪标记不同，那么利用这一数值可以获得水来源于哪一土层和哪些根在水分吸收中起作用等信息。该技术表明，多年积聚起来的地下水比预期的更为重要（Thorburn 和 Ehleringer, 1995）。例如在犹他沙漠的灌木群落，大多数植物利用冬季积雪的融化水满足初春的生长（Ehleringer 等, 1991）。随着这种水源的耗竭，只有深根的多年生木本植物能继续吸收这种水源，很多浅根植物如一年生植物、多年生草本植物及多年生肉质植物要依赖夏季降雨（图 4-5）。具有深层示踪标记水的植物与浅层示踪标记水的植物相比，明显表现出水分胁迫程度轻、蒸腾速率大及水分利用效率低。

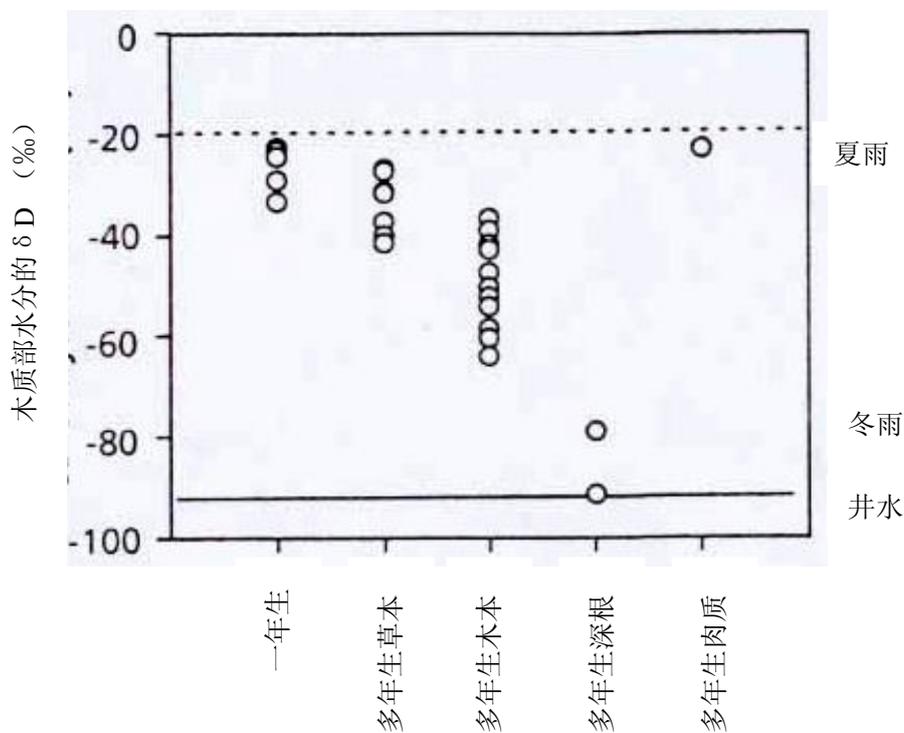


图 5-5 Utah 沙漠灌木群落不同生长类型在夏季木质部水分的氢同位素比率 (δD)。冬季降雨的平均 δD 为-88%，而夏季降雨的 δD 为-22%至-80%。

3.4 根系对水势梯度的反应及趋水生长

植物还有许多令人感兴趣的现象，Darwin (1880) 已经观察到，根系在土壤中具有从干旱处向湿润处生长的惊异能力，这种能力就是趋水性。积极的趋水性发生是由于处于湿润一边的根细胞伸长受到抑制。而处于干旱一边的根细胞伸长不受影响或略有促进，使根弯曲伸向湿润处（Takahashi, 1994）。根冠最有可能是水分感受体（Takahashi 和 Scott, 1993），但趋水性的确切机制尚不明确。趋

水性与处于干旱一边根细胞的细胞壁伸展性有关 (Hirasawa 等, 1997)。相对较耐干旱的玉米与豌豆相比, 玉米根系的趋水性较强, 并与根系向地性有强的互作 (图 5-6)。

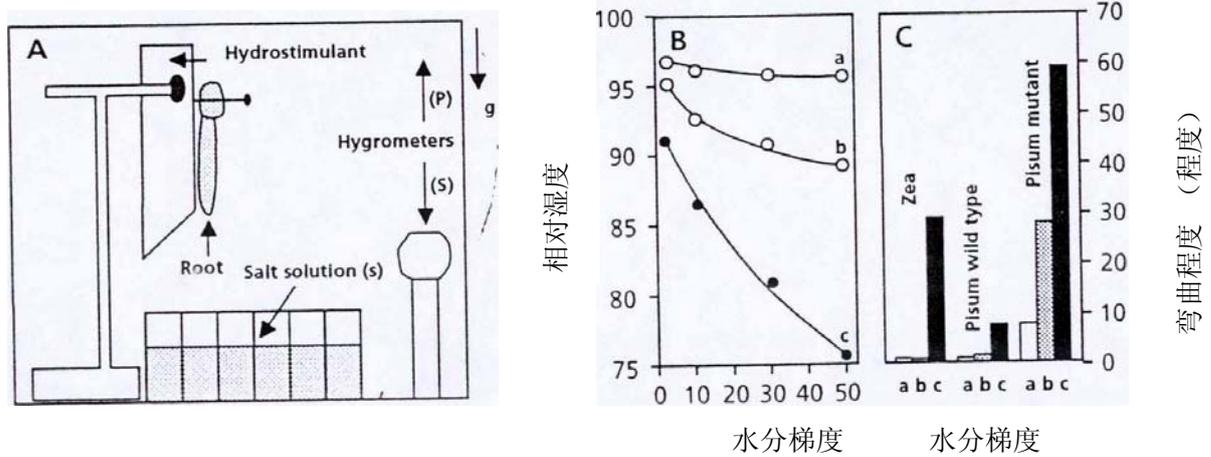


图 5-6 玉米 (*Zea*) 及豌豆 (*Pisum*) 的野生型和突变型根系的向水性。A: 图表示湿度控制室。根系被置于离“水分刺激物” (Hydrostimulant), 即一种粗棉布, 2-3mm。盐饱和和溶液创造出一种湿度梯度。不同的盐有不同的梯度 (KCl, K₂CO₃)。相对湿度和温度用温湿度计测定 (P)。一个固定的湿度计 (S) 测量控制室中的相对湿度。箭头和字母 g 表示重力。B: 用盐空白 (a)、KCl (b) 或 K₂CO₃ (c) 在离水分刺激物 0-50mm 范围产生不同的水分梯度。C: 三种不同的水分梯度 (B) 刺激后 10h 的根系弯曲程度

4. 细胞的水分关系

植物对细胞水势的调节机制受一些主要限制因子的影响。水势调节必须通过静水势或渗透势的变化。活细胞必须为生理活动维持正的静水压 (即维持膨压), 因而渗透势是活细胞在数小时内调节水势的唯一水势组分。长期的水势调节, 植物是通过改变细胞壁的弹性实现的。与此相比, 死的木质部中的细胞液浓度已被稀释, 其水势只能通过静水压的变化而改变。

植物组织中单个细胞间的水分关系可能有很大差异。这既是气孔启闭以及叶片卷曲和运动的基础, 也是组织张力的基础。纵向切蒲公英 (*Taraxacum officinale*) 的茎能显示组织张力的存在。一切开, 茎块两部向外卷曲, 说明内部细胞受到外部细胞的限制, 切开前不能完全达到最大膨压。组织张力在食肉植物 *Dionaea muscipula* (捕蝇) 的关闭机制中起着主要作用。

4.1 渗透调节

随着土壤变干, 土壤水势下降, 活细胞通过渗透活性物质的积累, 降低渗透势, 保持细胞膨压。渗透物质浓度增加的结果是细胞完全水合时细胞膨压较高。与非驯化植物的膨压失去点相比, 植物细胞在水势较低时失去膨压 (Nabil 和 Caudret, 1995; Rodriguez 等, 1993), 这也能使植物在较低

水势的土壤中吸收水分。占植物细胞大部分容积的液泡中，渗透物质常为无机离子和有机酸。这些物质降低细胞质中的酶活性，这样植物在细胞质中常常合成其它亲和物质（即对细胞代谢无负面影响的溶质）。这些亲和物质包括甜菜碱、山梨糖醇和脯氨酸。它们与变性分子如 NaCl 相比，电荷不高，但极性和可溶性强，并且具有较厚的亲水层（每一分子周围的水分子层）。在对亲和物质抑制很强的 NaCl 浓度下，亲和物质对酶活性无影响（图 4-7）。其中一些亲和溶质（如山梨糖醇、甘露糖醇和脯氨酸）在玻片下像羟基清除剂一样有效，但甜菜碱与它们不同。亲和溶质在活性物质中作为基团清除剂的作用仍需进一步证实（Smirnoff 和 Cumbes, 1989）。

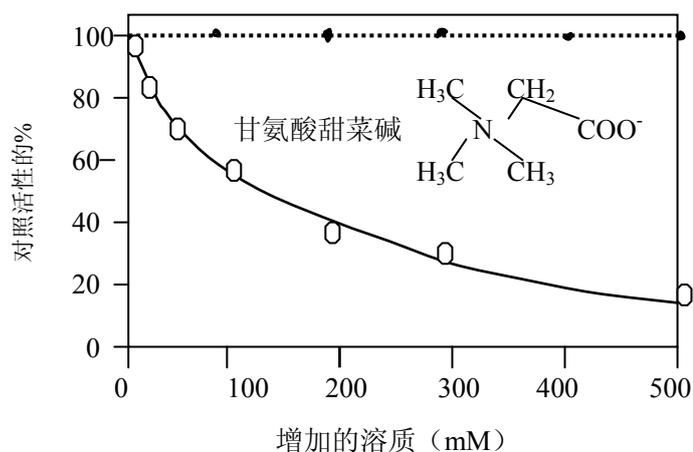


图 5-7 NaCl (实线) 和甘油酸甜菜碱 (虚线) 对大麦叶片苹果酸脱氢酶活性的影响 (Pollard 和 Wyn Jones, 1979)。图中列出了甘油酸甜菜碱的化学结构，它在很多高等植物中是亲和的。

遇干旱时，一些植物积聚果聚糖（即与二个或多个果糖分子相连的葡萄糖分子）。果聚糖积累与较强的抗旱性有关，一般认为由于这些亲和溶质在渗透势调节上起作用，但也有假设认为果聚糖有保护膜的功能。保留有积累果聚糖的遗传信息的转基因烟草 (*Nicotiana tabacum*)，抗旱性要比野生型强 (Pilon Smits 等, 1995)。

4.2 细胞壁弹性

细胞失水，体积减少，直至膨压完全消失。细胞体积减小的程度及细胞内水势降至膨压消失点的程度取决于细胞壁弹性。壁弹性好的细胞，如 CAM 植物伽蓝菜 (*Kalanchoe daigremontiana*)，膨压最大时保持的水分较多，因而失去膨压过程中体积的减小程度较大。细胞壁弹性取决于细胞壁各组元间的化学作用。细胞壁弹性好的细胞晚上积累储存水，白天由于叶片蒸腾逐渐失去水分。通过这种方式，植物能承受短暂失水量大于根系吸水量的状况。

较大的细胞壁弹性可用较小的弹性模数来表述。弹性模数 ϵ (Mpa) 用膨压变化过程中细胞体积的变化值 Δv (m^3) 和细胞最初体积的水势变化值 Δp (Mpa) 来描述 (Tyree 和 Jarvis, 1982)。

$$\Delta p = \varepsilon \Delta v / v, \text{ 或 } \varepsilon = \Delta p / dv \cdot v \quad (4)$$

通常 ε 值壁厚的细胞比壁薄的细胞大。地中海地区的常绿硬叶树，从 Hofler 图上求得总弹性模数，这里指整个叶片（图 5-8）。充分膨压下，膨压相对于体积的改变值，月桂 (*Laurus nobilis*) 比木犀榄 (*Olea Oleaster*) 大（即月桂的 ε 值较大），对单个细胞而言，弹性模数也可用压力探测器测定（表 5-4）。起源于干旱地区的植物种与起源于湿润地区的相比，其叶细胞的弹性较大，表明其细胞在到达膨压消失点前失水较多。但这并不表示起源于干旱条件的植物细胞较大，而表明这些植物细胞能在水分短缺期间，在不受伤害的条件下缩小更大的体积。换言之，这些植物细胞储存水的能力较大。随着渗透势的下降，相同条件下，弹性模数小（刚性低）的细胞有利于维持膨压。

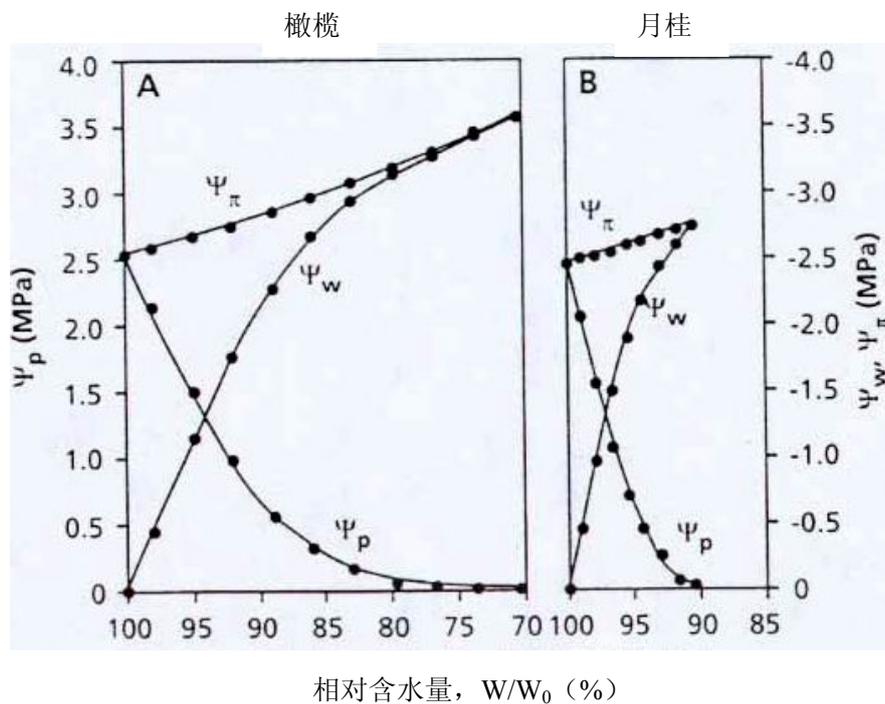


图 5-8 二种地中海地区树种：(A) 橄榄和 (B) 月桂叶片的膨压 (ψ_p)、渗透势 (ψ_π) 和水势 (ψ_w) 与相对含水量的 Hofler 图。体积弹性系数 (ε) 是 ψ_p 随相对含量的起初坡度

在一定的水势下，像橄榄这样的植物，细胞弹性越好，渗透势越小，膨压越大，但月桂这样的植物，细胞弹性较差。然而，由于细胞内渗透溶质浓度的上升，细胞壁弹性相对较好的橄榄与细胞壁弹性较差的月桂相比，叶细胞水势将更无情地下降到某一低值。适应性差的植物，相对含水量和叶片水势较高时，叶片会失去膨压 ($\psi_p = 0$) (Nabil 和 Coudret, 1995)。适应性强的植物种（如橄榄），因细胞壁弹性好，失水较多，因此叶细胞的原生质必须具有耐低水势的能力 (Lo Gullo 和 Salleo, 1988)。

表 5-4 不同有效水分条件下三种地中海地区常绿树和针叶树种一年生叶片中的弹性系数*

种	充分膨压下的弹性系数 ϵ	
	雨季	旱季
橡树(<i>Olea Oleaster</i>)	19.5	19.3
长豆角(<i>Ceratonia siliqua</i>)	20.5	24.5
月桂(<i>laurus nobilis</i>)	28.1	40.7

* 橡树最耐干旱，其次为长豆角，月桂常生长于较湿、近河边的地区。

半匍匐的无花果种植物，最初匍匐生长，随后发根与土壤接触，与陆生树木相比，其叶细胞在膨压最大时渗透势较小，且在匍匐生长期总弹性模数（更多的弹性细胞）也较小。匍匐和陆生无花果种之间渗透势及弹性模数差异的共同作用，使其在匍匐生长期膨压更小，但膨压失去点时的相对含水量相似。低渗透势（在树木生长阶段）使叶片能抵抗较大的蒸发要求，而不发生萎蔫，以从较深和或较早的土壤中吸取水分，但这种对策需要有一定的基础水分。在一定的匍匐生长基质中，当其干旱速度快、频繁和均匀时，当水分在叶细胞内可以储存时，更适宜的对策是从扎根基质中吸取水分（Holbrook 和 Putz, 1996）。

弹性细胞储存水分有许多优点，尤其是对生长于间歇缺水环境中的植物十分重要，如匍匐生长的无花果种。但当水分短缺时，细胞壁弹性差的细胞也有优点吗？正如将在植物的生长与分配一章所讨论的，细胞壁较硬的细胞限制了细胞的伸展，这样也减少叶片的扩展。增加弹性模数的细胞壁特性的改变可防止面积扩展过大。叶片扩展上的这些限制反映了不同的目标。在湿润的生长季节，植物不是以关闭气孔，而是通过维持高的气孔导度和低叶面积的扩展速率，使叶片保持相似的扩展速率。细胞壁的刚性可能是通过果胶或酚类物质的增加而提高的。

4.3 进化方面的有关问题

渗透溶质浓度和细胞壁弹性的调节能力是受基因控制的。*Asteraceae* 科 (*Dubautia*) 由许多野生种组成，其中一些对干旱环境要求严格，另一些则对湿润环境要求严格。因而，它们非常适合对一些与植物水分关系有关的特定性状的生存价值分析。*Dubautia scabra* 种的个体与 *Dubautia ciliolata* 的相比，渗透势和膨压较低而弹性模数较高，前者受夏威夷 1935 年相对潮湿的熔岩流的限制，而后者受更古老的熔岩流的限制。二个种的杂交种普遍可见，在渗透势、膨压和细胞壁弹性等表现为父母本的中间类型（Robichaux 等，1986）。

对源自夏威夷的 6 个其它 *Dubautia* 种的比较结果，证实了用 *D. scabra* 和 *D. ciliolata* 获得的结果。湿润森林（年降雨量 12300mm）中的植物种与干旱灌木区（年降雨量 400mm）的植物种相比，

前者叶片较大，细胞壁弹性较低（弹性模数较大）渗透势较小。这两个极端种之间的植物表现出中间型的萼片大小、细胞壁弹性和渗透势。与 *D. scabra* 和 *D. ciliolata* 一样，起源不同的植物种染色体对数存在着差异，起源于干旱区的种有 13 对，而起源于中生和湿生区的种有 14 对。一对染色体的缺失可能使植物能适应较干旱的生存环境（Robichaux 等，1986）。因此，肯定有一些遗传物质丢失促进植物对干旱环境适应性，但这是哪一类物质还不明确。

前文已讨论过，果聚糖积累与抗旱性有关。一些果聚糖积累明显的科包括禾本科（大麦和小麦）、百合科（洋葱、郁金香）和菊科（菊芋）。这些植物中，果聚糖的合成至少与两种酶有关。第一种酶催化三糖（一个葡萄糖分子和二果糖分子）的合成，第二种酶用果糖残基延伸三糖（Pollock 和 Cairns, 1991）。3000~1500 万年前，当气候演变为季节性干旱时，果聚糖积累的种增加。目前果聚糖积累的植物种的分布是与季节性干旱地区的分布相一致的。果聚糖合成酶编码基因的出现使果聚糖区系能抵抗季节性干旱（Hendry, 1993）。果聚糖合成关键酶的氨基酸序列推断表明，这种酶与植物蔗糖酶具有很高的同质性，蔗糖酶是水解蔗糖的通用酶，产生葡萄糖和果糖（Sprenger 等，1995；Vijin 等，1997）。很有可能是，在生产果聚糖的植物中，这些基因是由于转化酶基因复制并稍加修饰后产物。

5. 植物中的水分运动

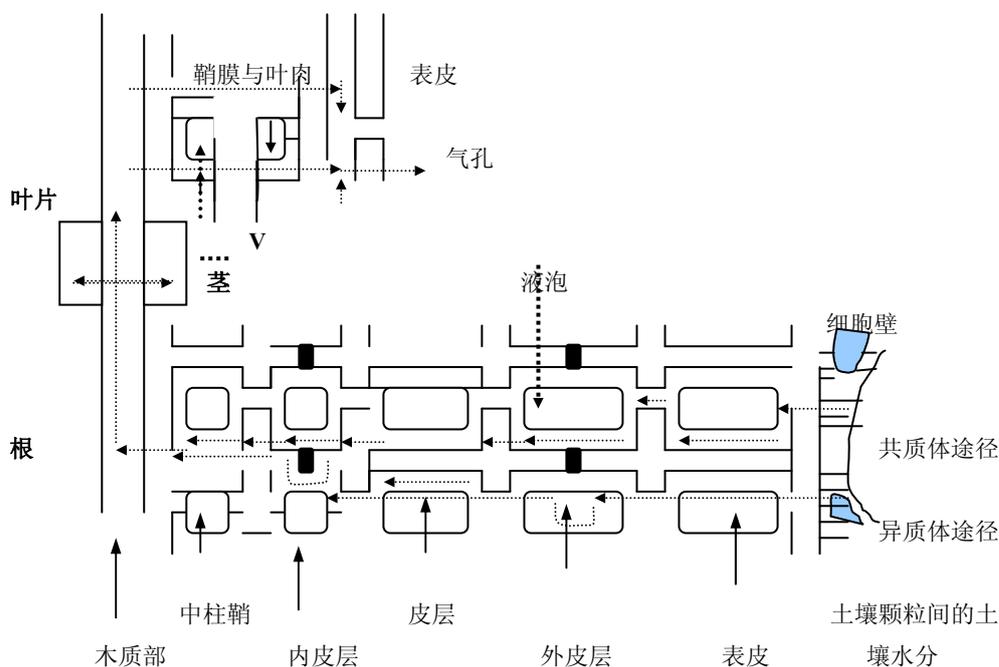


图 5-9 土壤—植物—空气连通体中的水分传输。水分能通过细胞壁或穿过细胞质膜并通过细胞质、胞间连丝输送。水分不能通过内皮层和外皮层细胞中已栓化的凯氏带输送。需要指出的是有一些植物中缺少外皮层，在这种情况下，水分可通过非原生质体一直到内皮层而从土壤中传输到植株内。

5.1 概况

土壤—植物—大气连续体中，来自土壤的水分，通过植物，最后散失到大气中，构成了水分运动相互联系的动态过程（图 5-9）。水分在植物中沿梯度运动，即从高水势到低水势（通过半透膜），从高压力势到低压力势（不通过半透膜），或从水蒸气分压高处到低处。大气中的水蒸气分压比叶片内部低，这是水分从叶片散失的主要驱动力，根细胞的水势比土壤水势低，又驱动水分沿压力势梯度在根木质部与叶片之间传输（图 5-10）。随土壤变干，土壤水势与植物水势均下降，黎明前（水分胁迫最小）及正午（水分胁迫最大）下降速度均较快（图 5-11）。水分沿梯度的被动运动显然与植物获得碳和养分不同，后者需要消耗代谢能，是主动吸收。土壤—植物—大气连续体中，叶片、空气界面的水势梯度最大，表明气孔在植物水分关系中起主要调控作用。但水分在土壤、根系和茎中的运动存在一定的阻力，短期的气孔控制阻碍土壤吸水并对水分在植株内的传输形成阻力。对不同时间段气孔关闭调控的正确评价是明确植物水分关系的首要任务。

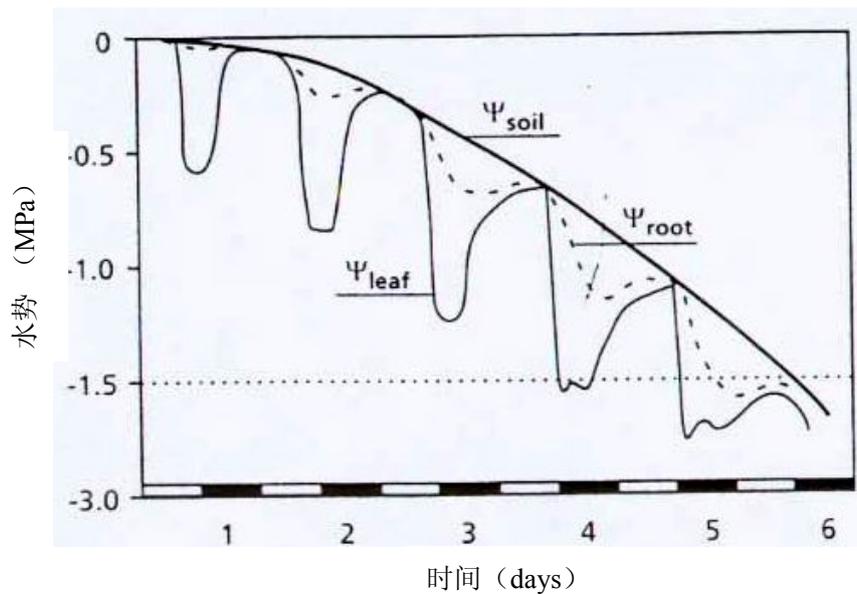


图 5-10 植物在水势从接近 0 到萎蔫发生的临界值时的叶片水势 (Ψ_{leaf})、根系水势 (Ψ_{root}) 和土壤水势 (Ψ_{soil}) 的日变化。黑条表示夜间

水分流速 J (mm^3s^{-1}) (即土壤—植物—大气系统中两部分间水的传输速率) 是由两点间的传输阻力决定的。导度 L_p ($\text{mm}^3\text{s}^{-1}\text{Mpa}$) (与阻力相反) 常是一个易测定的特征值。正如前述，水分运动的水势梯度是变化的 ($\Delta\psi_w$, Mpa)。这个变化梯度为压力势梯度 ($\Delta\psi_p$, Mpa) 或水蒸气压梯度 (Δe)。水势梯度下，可表示为：

$$J = L_p \cdot \Delta\psi_w \quad (5)$$

白天，叶片水势往往降低，当根系或茎秆的水分传输量太小时，水分供应叶片的水量太少，叶片蒸腾失水引起植株水分不足。但这种现象也会变化，如干旱土壤中，根系向叶片发出信号，使叶片气孔导度降低，从而减少水分散失。

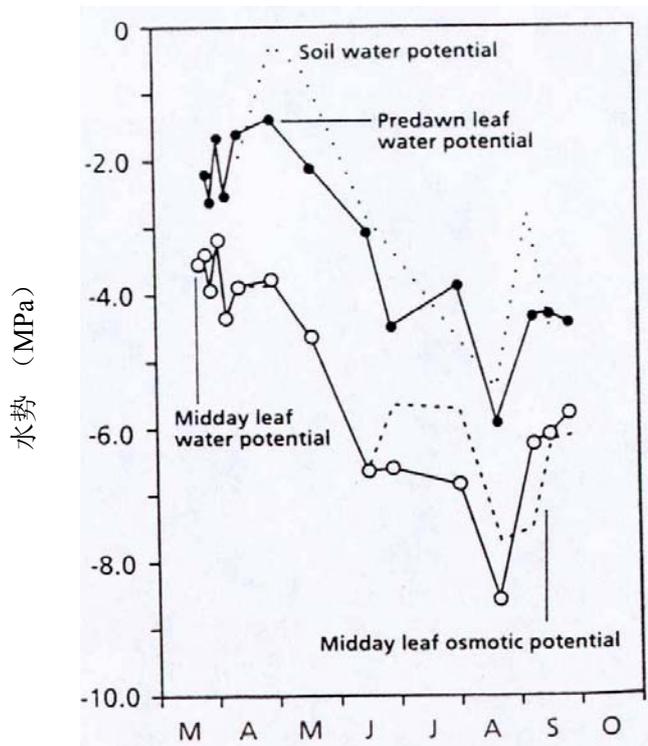


图 5-11 C_4 植物 *Hammada scoparia* 的土壤水势（散点线，土壤水势 Soil water potential）、黎明前叶片水势（实体黑点黑线，黎明前叶片水势 Predawn leaf water potential）、正午叶片水势（中空点实线，正午叶片水势 Midday leaf water potential）和正午叶片渗透势（虚线，正午叶片渗透势 Midday leaf osmotic potential）的季节变化

5.2 根系中的水分

植物生长于湿润的土壤上时，细胞膜是水分通过根系传输的主要屏障。外界水分进入根内通过两条途径。如果没有外皮层，水分可通过质外体或共质体运输。质外体是指活细胞外的细胞壁及其它空间；共质体是指植物组织中的所有细胞通过胞间连丝相连及质膜包围组成的整体（图 5-9）。事实上水分必须进入内皮层的共质体，内皮层是栓化细胞最内的皮层。内皮层细胞壁的基部和横断面较厚，常木质化，浸透蜡质木栓质，构成凯氏带（图 5-12A）。这些疏水带完全环绕每一个内皮层细胞，阻止水分通过质外体的进一步运输。甚至当相邻的皮层和中柱鞘细胞质壁分离时，内皮层细胞的质膜仍紧贴于凯氏带。胞间连丝将内皮层、中皮层及中柱鞘连结起来，木栓质层沉积期间仍保持完整并发挥作用。内皮层和外皮层中常出现通道细胞，内皮层中，通道细胞非常靠近木质部（图 5-12B、C）。通道细胞以有凯氏带的短细胞出现，但以其它内皮层和外皮层细胞为特征的木栓质层和厚纤维

素壁不仅缺乏，且在生育后期构成。一旦表皮和皮层细胞死亡，通道细胞是质膜直接面对土壤溶液的唯一细胞，这自然发生在一些草本和母本植物上。通道细胞对水分运行的阻力较小（Peterson 和 Enstone, 1996）。

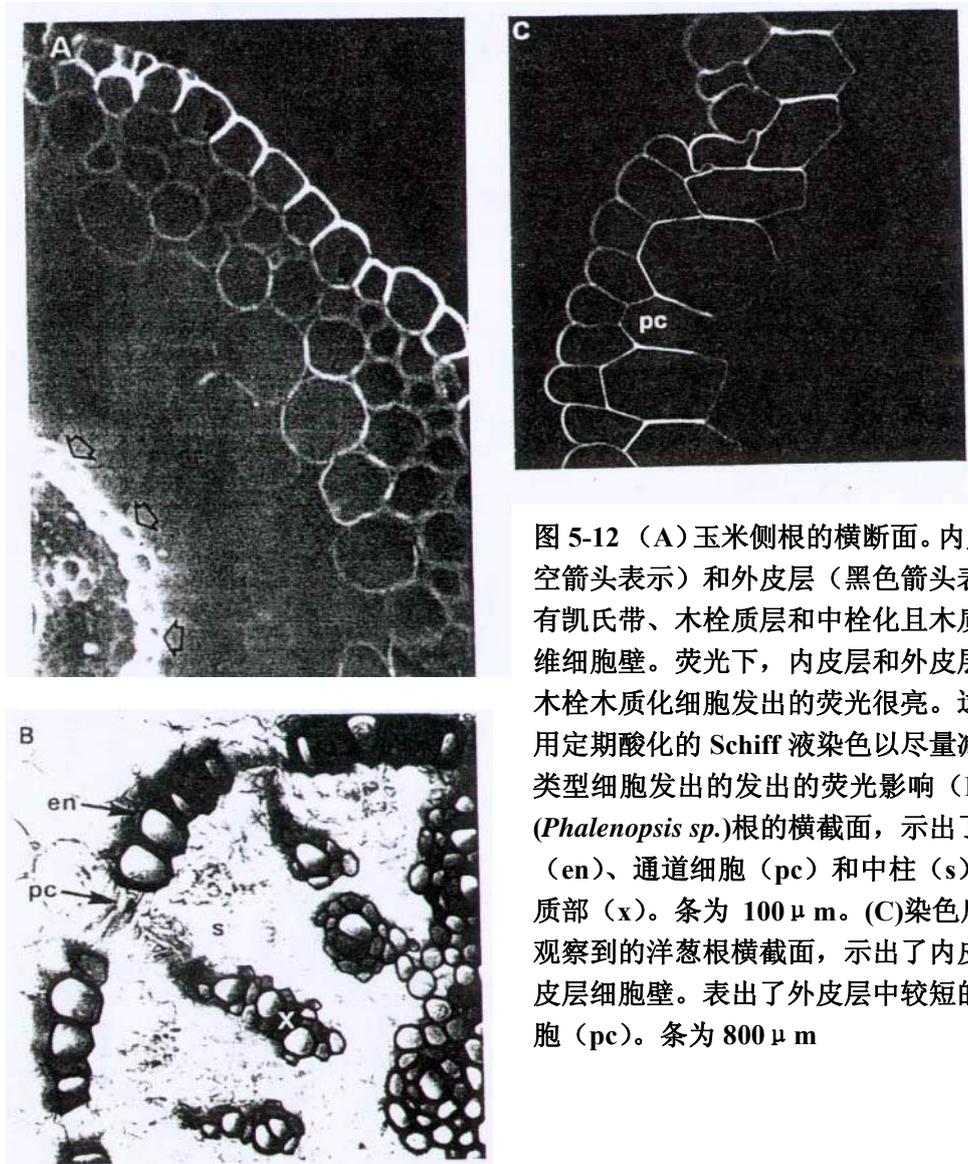


图 5-12 (A) 玉米侧根的横断面。内皮层(中空箭头表示)和外皮层(黑色箭头表示)均有凯氏带、木栓质层和中栓化且木质化的纤维细胞壁。荧光下，内皮层和外皮层周围的木栓木质化细胞发出的荧光很亮。这些预先用定期酸化的 Schiff 液染色以尽量减少其它类型细胞发出的发出的荧光影响 (B) 兰花 (*Phalenopsis sp.*) 根的横截面，示出了内皮层 (en)、通道细胞 (pc) 和中柱 (s) 中的木质部 (x)。条为 100 μ m。 (C) 染色后用 UV 观察到的洋葱根横截面，示出了内皮层和外皮层细胞壁。表出了外皮层中较短的通道细胞 (pc)。条为 800 μ m

植物大部分水分进入共质体必先通过外皮层，外皮层是具有与内皮层相似特征的、表皮细胞内的一个细胞层。外皮层是皮层细胞的最外层，紧邻表皮。外皮层是一种植物下皮，出现于多数植物根系。所有已调查的植物中，仅 9% 的植物无下皮或无木栓质化细胞壁的下皮 (Peterson, 1989)。无论在内皮层还是在外皮层，水分均需通过质膜进入细胞，到达木质部导管。很长时间内，一般认为水必须通过类脂双分子层传输。但像其它生物一样，植物具有水分通道蛋白，也称水分蛋白，它插入质膜中使水分单向传输 (Chrispeels 和 Agre, 1995)。最近的很多研究，阐述了水分通道蛋白在一

般的植物水分吸收中所起的作用 (Daniels 等, 1994; Maggio 和 Joly, 1995)。有一些受汞的抑制, 汞与蛋白质中的半胱氨酸相结合, 破坏水分通道蛋白的结构。夜间水分通道蛋白的量减少, 黎明前又开始增加, 表明水分通道蛋白有一个快速周转的过程。影响根系水分传输的环境因子可能显著影响水分蛋白的数量或状态, 但有关机理尚未明确。

低温下, 膜的流动性差, 膜蛋白不太移动, 质膜对水分传输的阻力较大。植物的低温适应性常与有较高的不饱和脂肪酸含量有关, 不饱和脂肪酸有利于增加质膜在低温下的流动性。淹水时土壤中的氧气含量低, 抑制植物有氧呼吸, 植物对水分传输的阻力也较大。原因很可能是有氧呼吸的抑制使水分通道蛋白减少, 使水压导度较小。土壤水分过多可使植物产生一些受水分胁迫时的症状, 如萎蔫, ABA 积累及气孔关闭。

随着土壤水分下降, 根系和土壤收缩, 减少了根系与土壤水膜间的接触, 也降低了水分进入根系的导度。干旱环境下, 根系与土壤接触不良是水分从根系流向叶片的最大阻力。植物主要通过增加分配形成新根增加根的传导, 根毛的重要性在于维持根系和土壤的接触。菌根在水分传输中的作用已在共生关系一章的 2.7 节中讨论过。生长于干旱环境下的许多植物具有较高的根系质量比 (RMR), 适应干旱的 C₃ 植物与不适应干旱的 C₃ 植物相比, RMR 显著提高。RMR 是指根系质量与植物总质量的比值。有关 C₃ 与 C₄ 植物间 RMR 比较的报道很少, 但许多数据已表明, C₄ 植物的 RMR 较高, 这与它们较高的水分利用效率有关 (Kalapos 等, 1996)。营养生长期, 植物适应低温或水分短缺时, 随着干旱程度的加重, 地上部生长减慢, 而根系生长往往相对比较稳定 (表 4-5), 使 RMR 提高。

表 5-5 由气候、气候森林类型和植物种归类的不同森林生态系统的地上部和地下部物质及其根质比

生态系统	地上部物质 (gm ⁻²)	地下部物质 (gm ⁻²)	RMR [#] (gg ⁻¹)
北方气候带			
阔叶落叶类	50	25	0.32
针叶常绿类	30-140	7-33	0.20-0.30
冷温带			
阔叶落叶类	175-220	25-50	0.13-0.19
针叶落叶类	170	40	0.18
针叶常绿类	210-550	50-110	0.14-0.28
暖温带			
阔叶落叶类	140-200	40	0.21
针叶常绿类	60-230	30-35	0.15

#.RMR, 即根系质量占植物总质量的比例。

极端干旱条件下, 土壤水势低于植物水势, 植物不能再从土壤中吸收水分, 这增加了根系阻力。

例如，仙人掌在夏季褪去细根，从而防止水分流失到土壤中，但当降雨后，在 24 小时内，仙人掌便快速长出新根（雨根），吸收新的土壤水源（Nobel, 1996）。一些植物具有收缩根，这些收缩根能通过缩短根长、增加根径，维持根系与周围土壤的接触。龙葵根收缩时，成熟的皮层细胞直径增加，同时长度缩短，这表明细胞壁的伸展有一个或多个方向的变化（Pritchard, 1994）。收缩根也可用来解释为什么地下植物能在地下生长多年（Pütz, 1996）。

许多在干旱和半干旱条件下生长良好、表现突出的木本植物具有双层根系，春季用浅根系吸收，而深根系常分布于风化相对较差的岩床上，夏天干旱时用深根系吸收。大多数土壤养分常分布于浅土层，而风化程度差的深层岩床养分很缺乏，因而植物所需的极大部分养分是由浅根系吸收的。在以色列，生长于浅土层或光秃秃岩石上的地中海夏旱灌木植物，用生长于岩缝中的根系吸收水分，在整个夏季维持蒸腾。一些半干旱、土层较薄的地区，有少数植物也能从岩床中吸收水分，如美国西北太平洋地区的白叶熊果、太平洋浆果鹃（*Arbutus menziesii*），它们的根系生长于宽为 100 μm 的岩缝中，根系皮层演变成了扁平状，像翅一样分布于中柱的边上（Zwieniecki 和 Newton, 1995）。

根木质部导管中的水常有张力（负压力势）。而在湿润状态和蒸腾速率低时，溶质进入木质部的速率很快，足以在木质部产生负值很大的渗透势。随后，水分可由渗透进入木质部导管，产生正的静水压，推动水由木质部向上运输到茎部，这种驱动力称为根压。根压使木质部导管中的水分通过矮秆植物的叶尖排出，称为吐水，吐水使叶面上形成“露水”。当茎中传输的水流中断后，根压对于重新形成水流很重要。利用相应的方程，可计算出，当木质部液保持 10~100mM 浓度的溶质时，能把水“推”高至 2.6~26m。从残枝和伤口流出的渗出液就是由根压引起的，如糖槭和黑糖槭的渗出液，常用于商业制糖或糖浆（Kramer, 1969）。

水液上升是土壤水分通过植物根系从湿润的深土层到较干旱土壤表面的传输。这种现象首先在晚上气孔关闭时产生，使植物保持根水势的平衡。这些环境下，高水势深土层中的水进入根系，后从根系排出进入低水势的较干的土壤表面。尽管水液上升最初在干旱草地观察到（Caldwell 和 Richards, 1989），但在温带森林的干旱季节，叶面积较大、蒸腾速率较高时，植物散失的水便来自经水液上升到达土壤表层的水。例如，成年糖槭所有蒸腾消耗的水均来自深层根系的吸收，然而同一群落中浅根植物蒸腾消耗水分的 3~60%不是直接从深层土壤中吸收的，而来自糖槭的水液上升（Dawson, 1993）。深层地下水具有与土壤表层水不同示踪标记，这样有可能确定植物蒸腾耗水的最初来源。干旱时，水液上升通过对浅根植物重新供水，以一种不可预期的方式，改变了植物之间的互作竞争，进而改变了干旱土壤中的水分供应以及氮矿化作用与扩散的条件。例如，北美西部 Great Basin 沙漠上的浅根植物冰草（*Agropyron desertorum*），其吸收的 20~50%水分来自相邻植物的水液上升（Richards 和 Caldwell, 1987）。这将在植物间相互作用一章的有关部分进行讨论。

水分偶尔也能从叶片由茎和根系运输至土壤。这种现象已在秘鲁沿海的 Atacama 沙漠有了文献证实，在那儿，海边的雾有效地湿润了牧豆树 (*Prosopis tamarugo*) 的叶片，使之产生了从叶片到土壤的水势梯度，使土壤变湿润，这种来自空气中的水以后可被根系有效地吸收 (Mooney 等, 1980)。

5.3 茎中的水分

自从认识到大气压现象以来，已有很多事例证实，即使很好的真空泵也不能把水分提升至高于 10m。然而，半径仅为 20 μm 的相对较小的木质部导管通过毛细管作用可将水分提升 0.75m，因而植物表现出能将水分提升到高于 10m。有一些植物，如美国加利福尼亚的大红木 (*Sequoia gigantea*) 和澳大利亚西部的蓝桉 (*Eucalyptus diversicolor*)，每天将大量水分提升到接近于 100m 的高度。正因为真空泵提升水的高度低于 10m，所以木质部压力必定低于真空泵产生的压力 (即木质部压力必定是负值)!

与根系活细胞中的水相比，茎木质部中的水在植物蒸腾时具有张力 (具负的压力势)。这种吸收张力是由水分子和运输导管细胞壁的毛细管相互作用形成的。事实上，高达 100m 的树中，水流是由树顶端木质部的巨大毛细管力维持的。氢键产生的水分子内聚力把茎中的水柱“吸升”到叶片，补充叶片的蒸腾失水 (内聚力理论; Dixon, 1914; Steudle, 1995)。那么，对于这种吸收张力或负压力势，证据是什么? 确切含义又是什么呢?

5.3.1 能测量负木质部压吗?

木质部负压可用压力室测得 (Scholander, 1965)。方法是，切取一段茎秆置于压力室中，密封，与大气隔开，把茎的切口伸出室外，当向压力室施加足够大的压力时，使木质部液刚好溢出茎切口表面 (图 5-13)。此时施加的正压 (“平衡压”) 等于植株完整时的木质部负压。虽然，这项技术用于相对含水量较低的植物时还存在着一些问题，但它已广泛用于测定植物的水势。

为了全面评价植物中的液流上升，需要仔细分析水源的确切位置，即当对压力室施加压力时，水分被“推”回到木质部的部位。水分从木质部导管和相邻细胞的细胞壁上的毛细管排出，毛细管中存在着水分子和细胞壁间很强的毛细管力 (图 5-14)。蒸腾时，植物水分不断地从这些毛细管传输到叶片细胞的空间，由于水气压不饱和，这些空间中的水势更负。由于很强的毛细管力，这些水分被木质部导管中的水分所取代。这种强毛细管力保持了木质部导管中水流的完整性，防止水流中断，如防止茎断裂时的水流中断。植物处于生理适宜温度时，水分子间的内聚力很大，木质部中的水流不可能被中断。

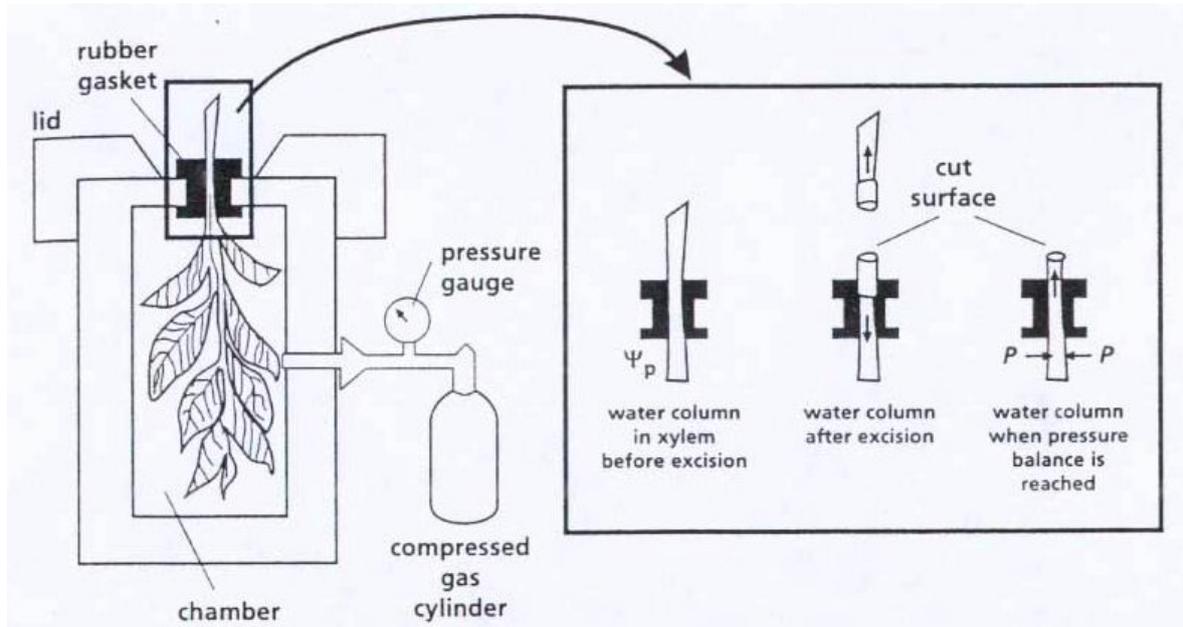


图 5-13 Scholander 压力室示意图，它能用于测定木质部负静压。新切下的地上部或枝条沿茎部密封于压力室中。用压缩气体罐将正压施加到地上部或枝条上。将施加的正压与木质部负水势（负渗透压和负压）相等时，木质部液会出现于切口表面。测定木质部液体的渗透势后，可计算出负压。

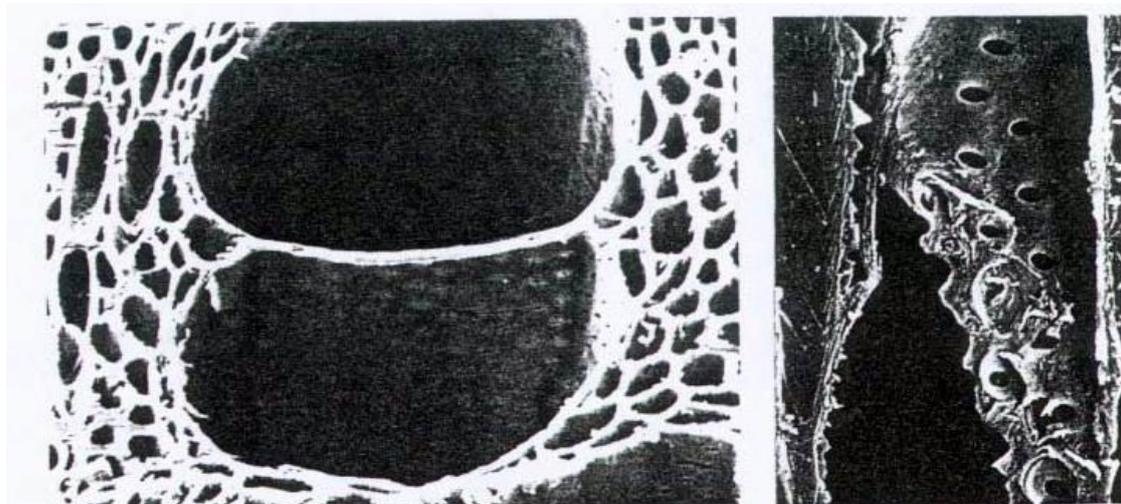


图 4-14 (左) 红柳桉树边材两个相邻的木质部导管及周围细胞的扫描电镜图。示出了木质部导管的厚壁及这些导管壁上的纹孔(引自澳大利亚西澳大利亚大学 J. Kuo 的结果)。(右) *Populus nigra* 手工边材切面的扫描电镜图。相邻纹孔表示相邻的两个导管。亮的软组织细胞是沿垂直方向从右向左横断切下。从表面观察可看到许多纹孔(顶部), 上附有通过其的凹穴膜。向下看, 刀片切去了四个纹孔的顶部边缘, 表示出没有凹穴膜的纹孔下部边缘的内部结构。可看到, 纹孔被撕破的膜中间半封闭着: 纹孔上部被刀片折叠, 显出了纹孔的内部(箭头表示)。这些纹孔膜毛细管很小, 将碳悬浮物从墨汁中滤出。如果施加来源于流体或气体的压力, 它们通常由边缘的干扰机制支持。膜被机械撒裂时可通过气体, 或者, 吸力可以足够大, 以使气泡通过膜上起先破裂的导管通过毛细管, 使气泡进入。比例条

为 10 μm 。

压力探针已用于获取有关负木质部压的进一步信息。压力探针是把一根很小的玻璃微细管插入细胞中，然后毛细管中的液流被膨压推回，把弯液面推回到微细管插入前位置的力，可用灵敏的压力传导器测量。应用这种方法，能很精确地测量单个细胞的压力，如气孔保卫细胞的压力。当这项技术用于木质部负压测量时，在各种条件下几乎均没有测量到液体张力（Zimmermann 等，1994）。但并不否定内聚力理论，也可能这项技术本身还存在着问题，因为玻璃微细管是从茎外刺入木质部中的。

最近已获得了不得不接受内聚力理论的有力证据，对于从测量处来的上升液流，用仪器使支流旋转，产生以离心力为基础的张力。实验结果完全与用压力室测得的结果相符（Holbrook 等，1995）。这表明，木质部导管可产生张力，并可用压力室精确地测量。但这些张力真正代表着什么呢？当阐述具有张力的木质部时，木质部导管本身的含义并未确切明确。不是吸水压或负压力势，而是粘着力使水分保持在木质部导管细胞壁的毛细管上（Shackel，1996）。

5.3.2 木质部中的水分传输

对于正在蒸腾的树木和作物，茎木质部的水分阻力达总压力的 20~60%，因土壤和大气而有所差异（Sperry，1995）。木本植物小桠枝与枝条中的木质部水压多数是不同的，桠枝与枝条中的木质部截面积较小（Gartner，1995）。木质部导管中的水流（ J_v ， $\text{mm}^3\text{mm}^{-2}\text{s}^{-1}=\text{mms}^{-1}$ ）可用 Hagen-Poiseuille 方程表述，该方程描述了理想毛细管中的液体流动：

$$J_v = (\pi \cdot R^4 \cdot \Delta\psi_p) / 8 \cdot \eta \cdot L \quad (6)$$

$\Delta\psi_p(\text{Mpa})$ 为流体静力压差， $R(\text{mm})$ 是单个导管的半径， $L(\text{mm})$ 为导管中水流流动的长度， $\eta(\text{mm}^{-2}\text{Mpas})$ 为粘滞性常数。该方程表明，液流传导率与导管半径的四次方成正比。总木质部截面积相同的情况下，有少许较大半径木质部导管的茎与有更多较小半径木质部导管的茎相比，前者的传导率较高。另外，与管胞壁相邻的纹孔对水分流动有一定阻力（Nobel，1991）。

由于木质部导管管径和长度的不同，植物木质部导管中的水流速度和液流传导率存在较大差异（表 5-6）。树木导管的长度从小于 0.1m 到大于 10m，甚至达整个树干的长度。导管的长或短，无明显与此有关的优缺点，可能是树木生长的其它变量偶然作用的结果，如纤维长度的力学需求（Zimmermann 和 Milburn，1982），或小导管受冻不易形成气穴而造成导管阻塞使水流中断。导管的长度与管径相关。一年中，落叶树早季形成的木质部导管比晚季形成的要长，且孔径较粗。环孔树早季和晚季木材之间的差异表现出像“年轮”一样的分布，而散孔树一年中宽导管和窄导管的生长分布是随机的，没有明显的“年轮”分布（Zimmermann，1983）。

表 5-6 通过不同类型植物茎杆导管和木质部直径的木质部导管液流传导率和最大水流速率

	木质部导管的液流传 导率 ($\text{m}^2\text{s}^{-1}\text{MPa}^{-1}$)	最大速率 (mms^{-1})	导管直径 (μm)
常绿松柏	5-10	0.3-0.6	<30
地中海硬叶灌木	2-10	0.1-0.4	5-70
落叶散孔植物	5-50	0.2-1.7	5-60
落叶环孔植物	50-300	1.1-12.1	5-150
草本植物	30-60	3-17	
藤蔓植物	300-500	42	200-300

与一些植物种或攀延植物种相比，藤本植物的茎虽相对较细，但具有较大直径的长导管。因为液流传导率与导管半径的四次方成正比，较大的管径弥补了总截面积较小的劣势。例如，藤本植物羊蹄甲 (*Bauhinia fassoglensis*) 的传导率等于边材面积是其 10 倍的崖柏 (*Thuja occidentalis*) (Ewers 和 Fisher, 1991)。细木质部导管的缺点是液流传导率低。因为木质部总截面积主要由木质部壁决定，后者使植物具有较强的机械强度。但细木质部导管的优势是不易形成冷冻气穴。

5.3.3 气穴和阻塞：木质部水流的阻断

一般温度下，气穴不可能单是由毛细管水流的阻断引起的，除非有比木质部更高的张力（即超过 100Mpa）(Tyree 和 Sperry, 1989)。但气穴或阻塞确实会发生，并使蒸汽和/或空气填充入木质部。水分胁迫下，木质部张力很高时，空气通过导管细胞壁间最大的孔进入导管形成气穴，这些大孔位于导管纹孔间的最初壁上即纹孔膜上，然后水开始蒸发进入气泡中（图 5-15）。短的声音脉冲在水分胁迫形成气穴期间被记录下来，以说明气穴形成率。随着气泡的增大，水流被阻断。进入木质部导管的空气量取决于纹孔膜上孔的大小。相邻导管间导管壁上的孔径较细，允许水分通过，但不能形成气—水界面，这使气泡扩散到相邻导管中的可能性降至最低。形成气穴所需的张力是从导管间纹孔到气—水界面通透性的作用力，通透性取决于孔径大小 (Pockman 等, 1995; Sperry, 1995)，孔径大小从 $0.05\mu\text{m}$ ~ $0.4\mu\text{m}$ （而一般的细胞壁孔径 $<0.01\mu\text{m}$ ），因不同的植物种和生长环境而异。阻塞降低了导管传导水的能力，如果足够严重的话将限制植物生长。

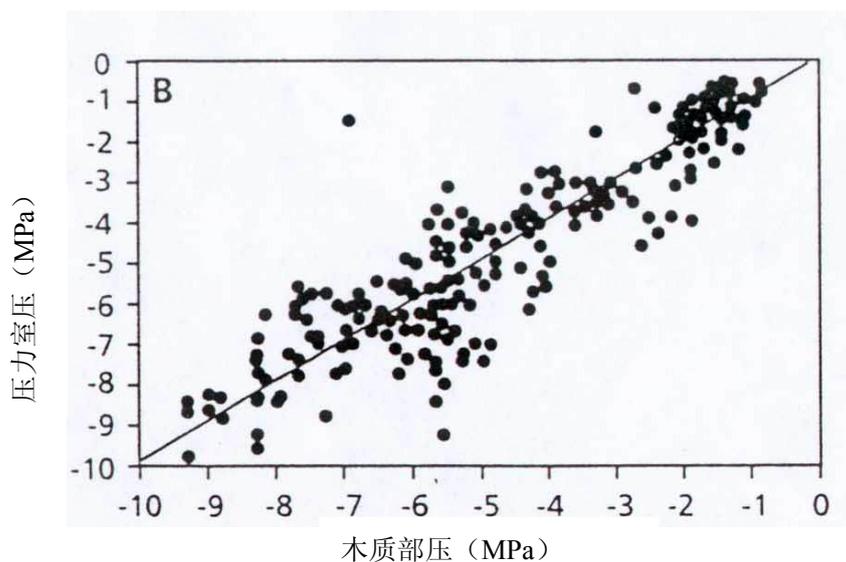
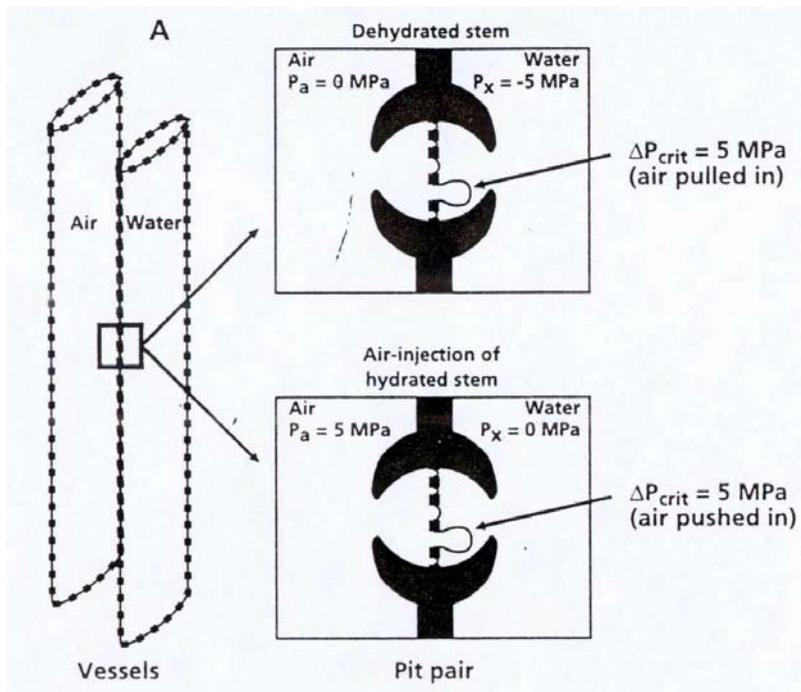


图 5-15 (A) 脱水茎上受气体影响的气穴。图上示出了二个相邻的木质部导管。右边导管充满了木质部流体。左边导管已穴化因而充满了较低, 近 0 MPa, 的水压。导管间的气穴能允许水通过但使气体——水分的弯液面不能通过。图的上部表明了当二个导管间的压力差超过临界值时一个小气泡如何通过气穴膜被拖入, 此时木质部压力为-5MPa。图的下部是一个设计的试验, 通过迫使空气进入已栓塞的导管, 而另一导管处于大气压, 使临界压力差过大, 使一个气泡被推入。图上部表明了植物所发生的真实事例。(B) 自然界中植物当气穴发生时的压力差和图下实验所获得的结果相一致, 前者用压力室测定木质部压。这证实了木质部必定存在负压, 且它难以用探针法测定

不同的植物种对气穴产生的脆弱性显著不同, 脆弱性差的植物种耐脱水能力较强 (Tyree 和 Sperry, 1989)。例如, 当茎木质部导管张力为-1.6Mpa 时, 杨树茎木质部将产生完整的气穴, 而柳

树、成年黄杨、冷杉、桧属植物的值分别为-1.4、-1.9、-3.1 和低于-3.5Mpa (图 5-16), 植物种因水分胁迫形成气穴的脆弱性是由纹孔膜上孔径大小决定的, 因为孔径大小决定了木质部张力, 有了张力, 气泡才可能被吸进木质部导管中。即使环孔树最粗的导管也不能防止水流的阻断, 除非由特定机制决定, 所以导管管径与干旱胁迫引起的气穴脆弱性之间没有相关性 (图 5-17) (Sperry, 1995)。

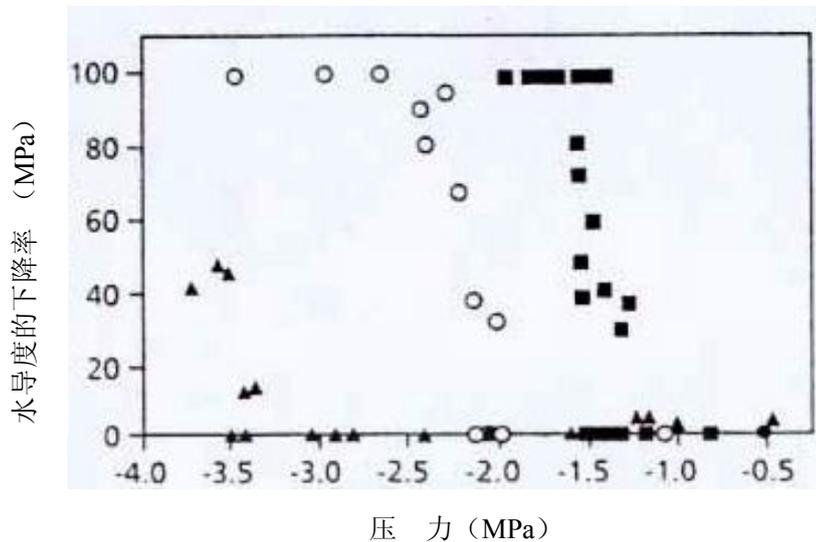


图 5-16 杨树 (*Populus fremontii*)、成年黄杨 (*Acer negundo*) 和桧属植物 (*Juniperus monosperma*) 抗木质部压时水分导度的下降。通过切茎、在水中又重新切去茎的 260-400mm 长度, 产生茎的长度变化, 引起木质部压也有所变化

木质部液受张力影响, 受冻和解冻也会产生气穴 (图 5-17)。这种情况下, 气泡在较低的张力下形成, 且形成机制不同: 汁液中的气体在冰中是不溶解的, 冻结时溢出形成气泡。如果随着解冻张力加大, 气泡增至足够大, 将形成气穴。当气穴是由受冻 (冻)—解冻 (融) 循环产生时, 可以预料, 大而长的导管比小而短的更脆弱, 即更易形成气穴。植物种间导管管径的差异是解释受冻—解冻机制形成气穴、植物脆弱性不同的主要因素 (图 5-17)。如果空气受冻放出一个大气泡而不是许多小气泡, 大导管中高的溶解空气含量将产生较大气泡, 从而在张力较低时造成阻塞 (Sperry 和 Sullivan, 1992)。温带木本植物在冬季和生长季节中的多数阻塞是由冻—融机制产生的, 而不是因干旱胁迫。阻塞与冻—融发生次数的相关性比与霜冻更为密切 (Sperry, 1995)。

木质部对冻—融阻塞的防范能力是木本植物进化和分布的重要反应。起源于寒冷气候的常绿树, 冻—融发生时, 更可能有强的蒸腾, 因而形成负木质部水势。这可能是由于它们的管胞较小, 形成气穴的可能性小且易于重新补充水分。细导管的缺点是传导率低, 传导率低可以部分解释低的相对生长率 (Woodward, 1995)。落叶木本植物, 在早春快速生长期环孔树产生大导管, 而散孔树的导管孔径较小。环孔树不能用水重新填充越冬的阻塞导管, 蒸腾用水完全依靠当年产生的木质部传

输，因而需要传导率高的大孔径导管。环孔植物出叶比散孔植物迟 2 周以内，这是因为前者对春季霜冻很敏感、很脆弱（Sperry, 1995）。一些散孔植物能重新填充已阻塞的越冬导管，特别是在寒冷气候下，然而也有一些散孔植物不能重新填充。

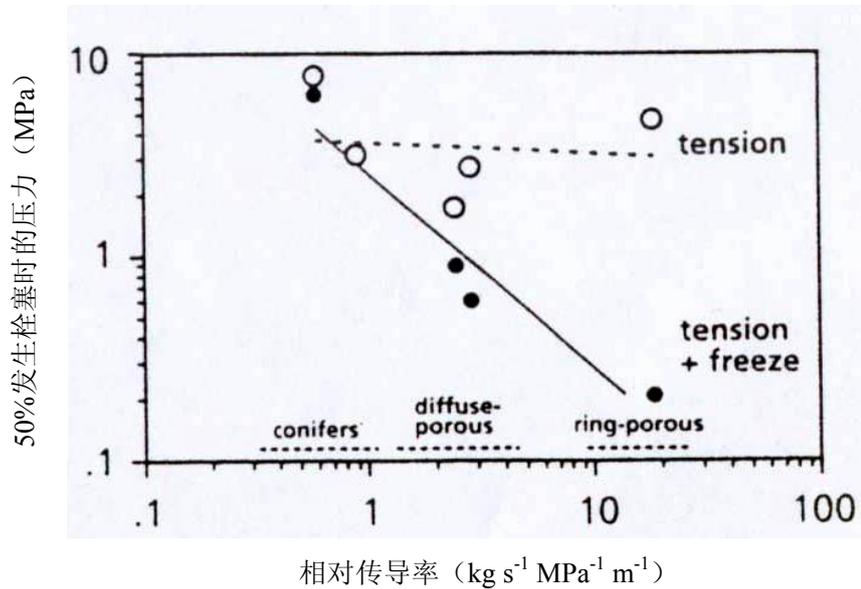


图 5-17 50%栓塞时的压力取决于管胞或导管的大小。图列出了将树置于张力(空圆点)和置于张力+冰冻(黑圆点)过程中的实验结果。(conifer, 针叶树; diffuse-porous, 散孔树; ring-porous, 环孔树)

阻塞也可能由病原体引起。尽管对维管病原体通过降低寄主木质部液流传导率产生水分胁迫的现象，早就已有了解，但把病原体作为引起阻塞的一个原因尚未引起注意。但在 Dutch Elm 病例中，阻塞比其它方式引起的导管阻塞更为明显。其阻塞的确切原因尚未知。可能是由于诱导病原体增加气孔导度或降低根系对水的吸收，病原体也可能改变了木质部液的化学成分。例如，许多病原体真菌产生的毫克分子浓度的草酸，降低木质部液表面张力，糖槭和香脂杉中的草酸降低张力，使空气能进入木质部导管中（Tyree 和 Sperry, 1989）。

5.3.4 阻塞的导管能恢复其功能吗？

已阻塞的导管依靠水的重新填充能恢复其功能。潮湿条件下的夜晚，当根压产生正木质部压时，这种现象能发生。在更极端的事例中，这种现象也许一直到降雨才产生（图 5-18）。因为 100mM 的溶质浓度已足够产生相当大的正压来支撑 1826m 高的水流，但很高大树木顶端的阻塞导管要通过根压来重新填充是不可能的。正如前文已提及的，树也能产生茎压。但对于茎压是否也能重新恢复已堵塞木质部导管的功能尚未知。

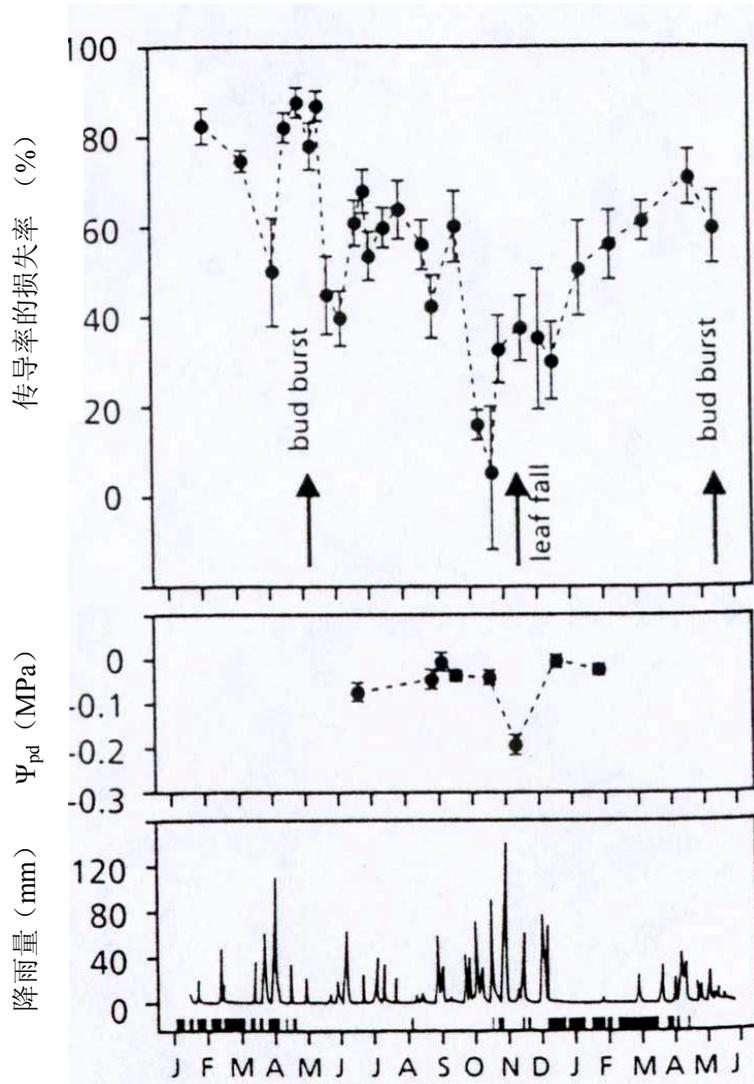


图 5-18 *Fagus sylvatica* 树顶部嫩枝木质部栓塞的季节变化，以水分传导率的损失率（上）、黎明前水势（中）和试验地的降雨量表示。最下图中零下 0°C 的温度用黑条特别标出。最上图的箭头表示芽萌发和落叶

阻塞导管能通过气泡的溶解重新填充，这种现象在一般负木质部压下便能发生。张力下气泡的溶解可能需要细导管（Sperry, 1995），这也许能解释为什么沙漠植物和起源于寒冷环境的植物有较细的导管。当那样的负水势不能达到时，木质部被水蒸气充满而使导管在水分传输中不起作用（Yang 和 Tyree, 1992）。不能被重新填充的阻塞导管有时也有其优点。例如，当土壤变得极端干旱时，仙人掌木质部导管形成气穴，从而防止水分从植物体内流失到土壤中。

5.3.5 传导与安全之间的权衡

植物种间木质部解剖学和功能存在着差异，反映在木质部大管径和小管径间的权衡上，大管径能将传导率达最大，而小管径能提高木材的强度并将由于冻—融引起气穴的机会降至最小。例如，

与其它植物相比，藤本植物的茎虽较细，但具有高传导率和快速导管水流的大导管（表 5-6）。然而，藤本植物茎没有与其有相似叶面积树木的机械强度。许多植物包括草本植物和作物，在气穴形成处导管功能与水势密切相关。这表明，传输导管只在生长季节才达到要求的水分传输率(Tyree 和 Sperry, 1989)。

木本植物的功能与木质部导管液流传导率的理论限制和由正常阻塞引起的木质部传导率损失相关。植物种间对由水分胁迫诱使气穴的脆弱性存在明显差异（图 5-19）。桧属植物的脆弱性低于香脂杉。阔叶树中也有主要区别：柱子红树（*Cassipourea elliptica*）在自然生存条件下少有低于-1.5Mpa 的水势，而红树（*Rhizophora mangle*）的水势常低于-4.0Mpa，前者的脆弱性强于后者。通常在自然生存条件下，植物的脆弱性与木质部张力呈负相关。引起适应干旱植物和中生植物间的差异的原因中，气穴形成是一个主要因子。小导管间孔隙有利于抗气穴形成，但另一方面它们可能降低木质部中的液流传导率，木质部越安全（强度越大），水分传导率越低。

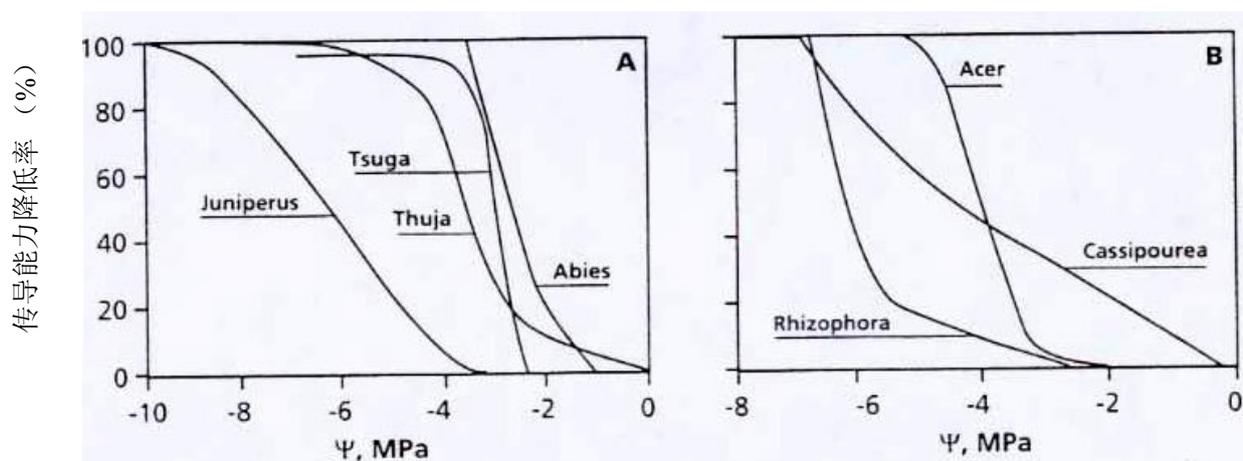


图 5-19 不同种对阻塞的脆弱性，以不同木质部水势下水分传导能力降低率表示。（左）针叶树种，（右）阔叶树种（Tyree 和 Sperry, 1989）。

植物种间水分胁迫形成气穴的安全临界值是不同的（图 5-20）。起源于中生环境的植物，中生环境下气穴形成后有充足机会在晚上恢复，在很接近的安全临界值（0.4~0.6Mpa）的张力下便会引起 100%的气穴。但起源于干旱环境的植物，可数月内维持负水势，安全临界值范围要大得多。例如，灌丛（*Larrea tridentata*）在<-16Mpa 就会 100%形成气穴，但在田间观察到的最小临界水势接近-9Mpa（Sperry, 1995）。

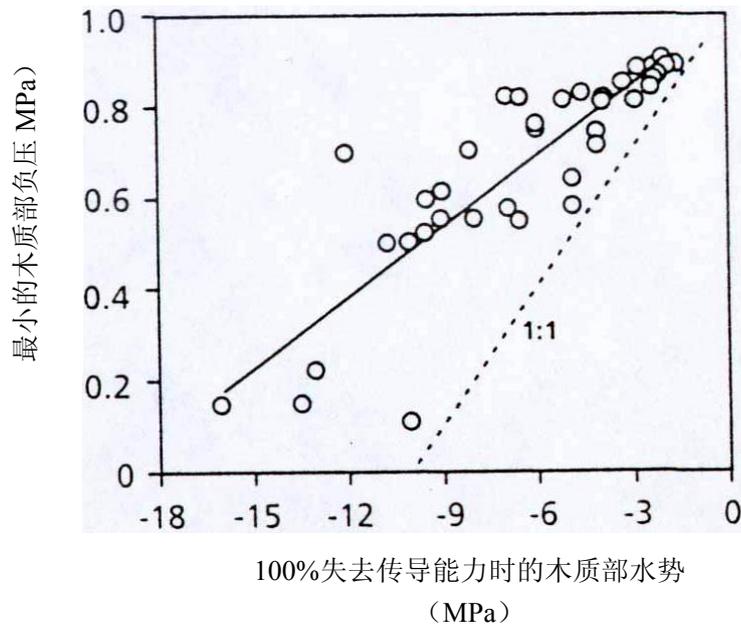


图 5-20 田间条件下，引起 100%气穴所需木质部压与最小压的关系。虚线表示 1:1 关系。每个点表示一个不同的种

由受冻胁迫引起的气穴中，大而长的木质部导管比小而短的导管有更小的负水势（图 5-17）。这可以解释为什么起源于高纬度或高海拔地区的植物木质部管径较小（Baas, 1986），也可以解释为什么高海拔地区木本藤本植物稀少（Ewers 等, 1990）。但与广为接受的观点相反，如果一般温度下木质部水流的阻断与导管大小不相关，那么为什么沙漠植物有细导管呢（图 5-17）？小孔径导管比大孔径导管的纹孔膜孔隙较小，这也许很好地解释为何沙漠植物具有细导管，即以上的这种相关性并不直接反映出其偶然联系。然而，不同植物种的纹孔有很大不同，纹孔膜孔隙大小与木质部管径间的相关性不显著，这是通常不同植物种木质部管径与引起气穴的脆弱性间相关性小的原因（Sperry, 1995）。木质部长度也很重要，常与木质部导管孔径相关。许多短而细的木质部导管，如集中于节间或茎各部分接合处的导管，在防止阻塞从一个节间传输给下一个节间或从一个幼嫩桠枝传输到下一个老桠枝中具有生态意义，起“安全区”的作用（Lo Gullo 等, 1995）。

5.3.6 木质部的传输能力与叶面积

对于一定的树木群落，边材截面积（ A_s ）与叶面积（ A_f ）间具有很强的线性关系， A_s 是在水分传输中起作用的木质部， A_f 是由木质部支撑的叶面积。但考虑到植物种和环境间茎传导率的差异，植物种和环境间叶面积与边材截面积之比（ $A_f : A_s$ ）存在很大差异也就不奇怪了（表 5-7）。通常，抗旱植物的 $A_f : A_s$ 小于旱敏感植物。这是由于起源于旱生环境的植物导管较细，要达到相似的水分传输能力就需要更多的边材（Zimmermann 和 Milburn, 1982）。因而生产上要加快标材的生长速度

(即较高的“立地品级”), 通常提高 $A_f : A_s$ 比, 因为这增加木质部的孔径, 木材的强度大, 质量好 (图 5-21A)。例如, 增加养分和适宜的水分条件有利于提高 $A_f : A_s$, 优势树木比亚优势树木有较高的 $A_f : A_s$ (Margolis 等, 1995)。如果考虑到每单位边材的传导率, 叶面积与边材截面积间的相关性更强 (图 4-21B)。

表 5-7. 松柏类叶面积与边材截面积的比率($A_f : A_s$)

种	通用名	$A_f : A_s$ ($m^2 m^{-2}$)
中生环境		
<i>Abies balsamea</i>	香脂冷杉	6700-7100
<i>A. amabilis</i>	美国银杉	6300
<i>A. grandis</i>	大冷杉	5100
<i>lasiocarpa</i>	亚高山冷杉	7500
<i>Larix occidentalis</i>	美国落叶松	5000
<i>Picea abies</i>	挪威云杉	4600
<i>P. engelmanni</i>	英国银枞	2900-3400
<i>P. sitchensis</i>	北美云杉	4500
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	黄杉属	3800-7000
<i>Tsuga heterophylla</i>	加州铁杉	4600
<i>T. mertensiana</i>	美国西部铁杉	1600
平均		5000±500
旱生环境		
<i>Juniperus monosperma</i>	单籽桧柏	800
<i>J. occidentalis</i>	西方桧柏	1800
<i>Pinus contorta</i>	美国黑松	1100-3000
<i>P. edulis</i>	Pinyon 松	2500
<i>P. nigra</i>	南欧黑松	1500
<i>P. ponderosa</i>	美国西部黄松	1900
<i>P. sylvestris</i>	欧洲赤松	1400
<i>P. taeda</i>	火炬松	1300-3000
平均		1800±200

藤本植物每单位远端叶面积 (即木质部提供水分的每单位叶面积) 的木质部组织面积较小。与支撑自身的植物体比, 对于其远端叶面积来说, 藤本植物茎相较细。藤本植物较大的导管径弥补了这方面的劣势 (图 5-22)。有趣的是, 当叶面积是与木质部相连的槲寄生, 甚至枝条上已无寄主叶片时, 边材截面积与远端叶面积间的相关性仍存在。与木质部相连的槲寄生和寄主树间无韧皮部相连, 其相关性不能用叶片的信号和韧皮部的水分传输来说明。这就提出了一个尚未明确的问题: 叶面积怎样调控边材截面积或者是否有其它途径呢?

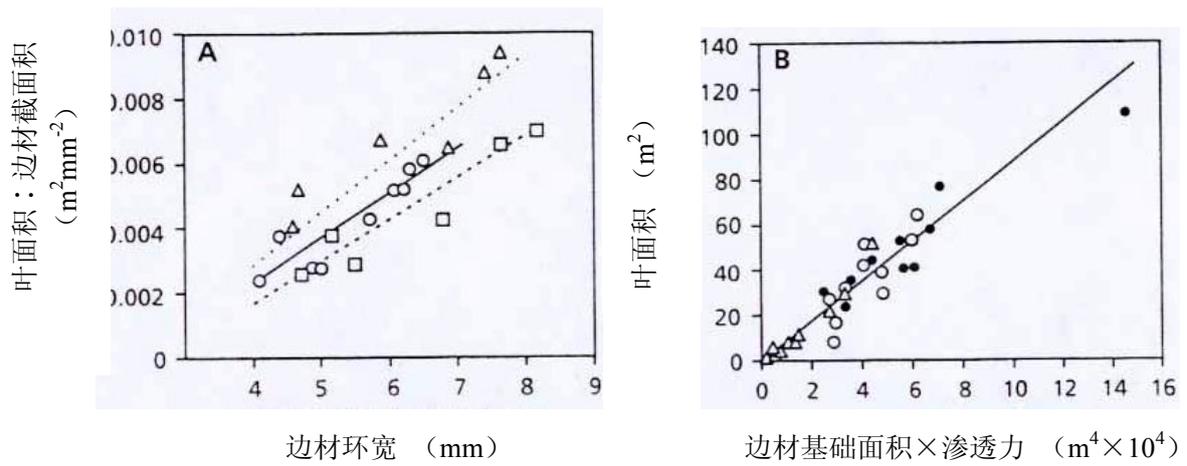


图 5-21 (A) 生长于种植园中的 Douglas 冷杉在生长速率较慢 (图中方块)、中等 (圆圈) 和较快 (三角) 时的叶面积: 边材截面积 ($A_f : A_s$) 与边材环宽度的关系。(B) 施肥 (实心圆点) 和不施肥 (空心圆点) 的 Sitka 云杉及不施肥的松树 (空心三角) (*Pinus contorta*) 叶面积与通过渗透力 (单位面积传导率) 调整后的边材面积的关系

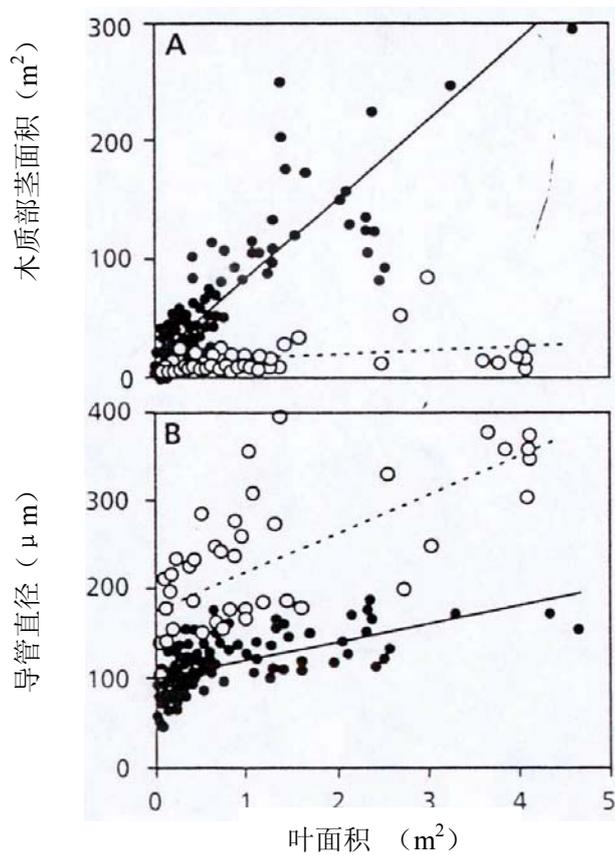


图 5-22 不同羊蹄甲 (*Bauhinia*) 种的木质部面积 (A) 和导管最大直径 (B)。图中分别虚线、中空符号表示藤蔓植物, 实线、实心点表示灌木

5.3.7 茎中的水分储存

植物把部分水储存于茎中，能临时供给用于蒸腾。例如，许多树木吸水滞后于蒸腾失水约 2 小时（图 5-23），起初供给叶片的水分来源于茎中薄壁细胞。白天茎中水分散失引起每日变化，茎直径清晨最大而落日前最小。多数茎收缩发生于木质部外部的活组织，那儿的细胞壁更具有弹性，随着水分失去，细胞体积缩小。对多数植物而言，茎中水分提供了每日蒸腾用水的<10%~20%，形成一种小的水分缓冲。另外，如果这部分水因气穴而成为有效水，它们的优点就值得怀疑了。

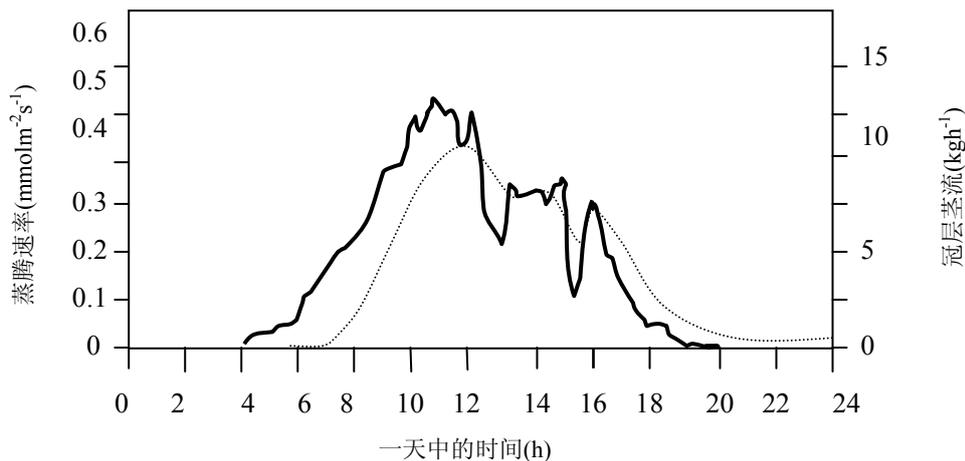


图 5-23 落叶松 (*Larix*) 茎中水流和叶片蒸腾失水的日变化模式。两条线的差异表明茎中的储存水

但在一些生存环境下，茎的储存水显然很重要。例如，热带干旱森林中，旱生落叶树尽量降低蒸腾失水减少旱季的叶片失水。旱季中这些植物茎中水分储存对开花和萌发新枝是一个重要的水分来源 (Borchert, 1994)。茎储存水反过来又与木材密度相关。生长早期不耐荫的植物种类生长迅速，木材密度低，大量茎储存水使它们能在旱季开花并重新萌发新枝。相反，木材密度高的落叶树生长较慢，茎储存水不多的状况一直保持到旱季末期 (Borchert, 1994)。茎储存水对减少冬季落叶也很重要 (如生长于森林边缘的云杉) (图 5-24)。土壤冻结和气温低于-4℃时，茎储存水可能成为有效水 (Sowell 等, 1996)。

草本植物和肉质植物的边材比树木的边材有更富弹性的细胞壁，茎储存水更为重要。小型草本植物通过导管的一些气穴使茎中水分成为有效水供蒸腾作用，随后在夜晚用根压重新填充木质部。茎中水分储存的最明显例子是，巨型 *saguaro* 仙人掌在缺水与吸水后差异很大，因而类似于“可伸缩的茎”，能储存 5000kg 之多的水 (Zimmermann 和 Milburn, 1982)。肉质植物从土壤停止吸水后，茎中的储存水可供继续蒸腾数周。

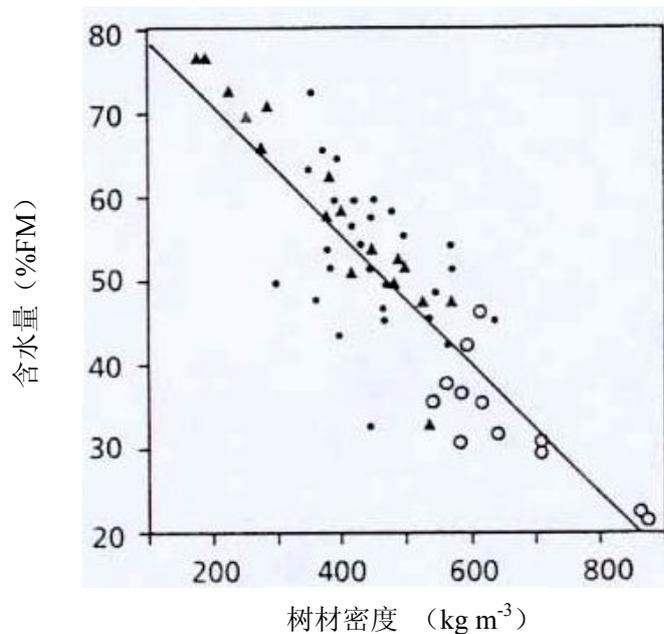


图 5-24 哥斯达黎加地区干旱的热带森林中 32 种落叶树的茎中水分储存与木材密度的相互关系高水分储存落叶树以三角型表示，低水分储存落叶树以实心圆点表示，常绿树以空心圆点表示。

5.4 叶片水分和叶片失水

已知最早的气孔测定方法是 Mariotte 于 1660 年提出的，他是一位法国数学家和物理学家，在 Dijon 以牧师为业。50 年后，Bologna 和 Pisa 的一位医学教授提到了叶片表面类似孔的结构 (Meidner, 1987)。叶片通过气孔散失水分，这是叶肉细胞光合作用的结果。叶片与空气间存在着很大的水势梯度，气孔对水分关系的短期调控最大。植物水势有两个相互作用的主要决定因子：土壤含水量和蒸腾作用。土壤含水量决定水分供应，蒸腾作用决定水分散失。这两个因子主要通过调控气孔导度对植物水势进行调控。气孔导度取决于土壤有效水和空气蒸汽压。

5.4.1 土壤干旱对叶片导度的影响

“等水 (isohydric)”植物种的气体交换，以白天叶片水分状况不受土壤水分缺乏影响的方式进行，叶片必须通过来自根系的信息对气孔导度进行调控。这是前馈控制的一个例子，因而在叶片中水分储存的不利影响产生前气孔导度下降。等水植物种包括玉米和豇豆。脱落酸 (ABA) 是来自与干旱相关的植物根系的主要信息 (Davies 等, 1994)。土壤干旱使木质部液和叶片中的 ABA 浓度增加 (Tardieu 等, 1992; Correia 等, 1995)。另外，将 ABA 注入玉米茎与木质部液中，对气孔导度的效应和处于干旱土壤中的效应相似。然而受干旱植物的气孔对 ABA 信号更敏感，可能是通过木质部中传输的其它化学信号和叶片本身的低水势组合的结果 (图 5-25)。等水树木常分布于中生环境，并在非常接近引起完全气穴的水势下生长，气穴的影响很少造成大于 10% 的导度损失，因为它们对气孔

导度的有效控制将叶片水势的日变化降至最低。

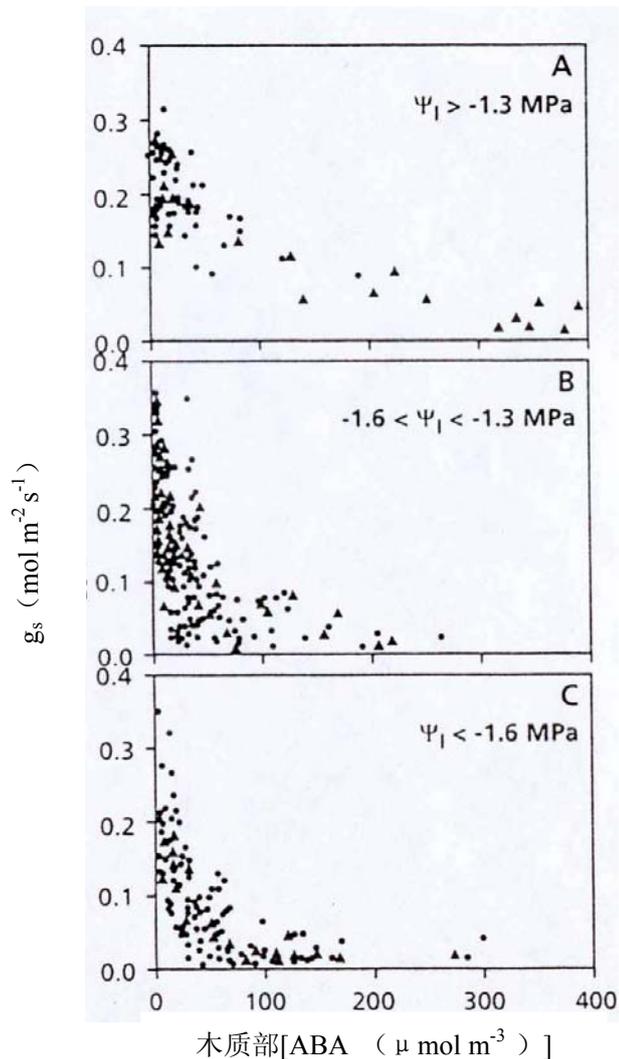


图 5-25 田间玉米叶片传导率 (g_s) 与木质部液中 ABA 浓度的函数。在三个不同的叶片水势 (Ψ_l) 范围内进行测定。通过对植物施入人工合成 ABA 观察的相互关系用三角型符号表示。圆点表示叶片传导率与植物内源 ABA 的关系

非等水植物如向日葵，随着土壤水势下降，叶片水势与叶片导度都下降，根系产生的 ABA 和叶片水状况共同调控气孔导度，而不必产生叶片水分状况对气孔导度的控制。但叶片水分状况可能随水分在植物中的流动而变化，水分在植物中的流动是由气孔导度控制的。等水和非等水植物中气孔“对策”的范围，是在一定的木质部 ABA 浓度下，叶片水分状况对气孔控制的影响程度决定的。叶片导度和叶片水分状况间的相关性，只有在那些叶片水分状况对气孔没有控制的植物中观察到 (Tardieu 等, 1996)。

根感受干燥土壤的机制还不清楚。ABA，与其它酸性物质一样，以非解离的形式越过细胞膜。

因此，它在土壤中积累，尤其是根际呈碱性时。因为土壤 ABA 浓度在植物生长受水分限制时增加，因此可以推测，根可以通过 ABA 而感受干燥的土壤。由于 NaCl 抑制微生物降解 ABA，故 ABA 浓度在碱性土中一般较高。这可能为根系提供了一种感受土壤低水势的机制 (Hartung et al., 1996)。

不同植物之间，叶片导度（因此也是蒸腾作用）和叶水势之间的关系有很大的差异（图 5-26）。叶片水势和土壤水势的水势差是水分在植物中传输的驱动力。一年生草本植物导度最大，而常绿针叶树导度最小。草本植物如向日葵 (*Helianthus annuus*)，叶片水势的微小改变就会导致气孔导度和蒸腾作用的显著变化。比较而言，气孔导度和蒸腾对水势变化的敏感性，从一年生草本植物到木本灌木到落叶树到针叶树而逐渐下降。导管管径减小和抑制气穴形成的临界值提高，两者表现一致。这些模式说明，各种参数的紧密结合决定了植物水分关系的“对策”。

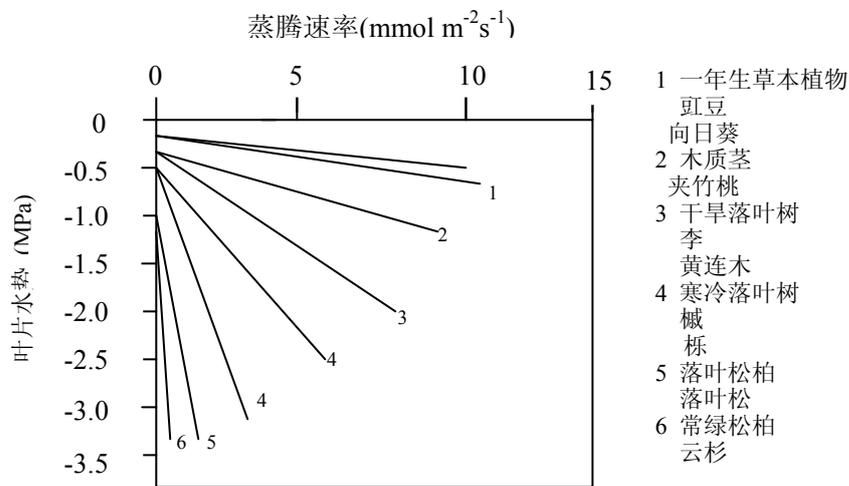


图 5-26. 生长于相同水分供应时，不同生长方式植物在不同蒸腾速率下的叶片水势

与等水树木相比，非等水树木抑制气穴形成的临界值较大，但其气穴较多（导度损失达 50%以上）。非等水树木，针对叶片水势下降的气孔关闭是必要的，然而，由于气穴形成，土壤干旱的影响将增大，这将使叶片水势进一步下降并导致气穴泄漏 (Sperry, 1995)。

怎样才能明确气孔导度下降确实是由与干旱相关的根系信号引起而非叶片本身的低水势引起的呢？对此问题，Passioura (1988b) 采用了把压力导管置于生长在干旱土壤中的小麦根系周围的测定方法。随着土壤变干，根系液流压力上升，使幼苗能维持与充分灌溉下相似的水势。尽管对照的叶片水分状况相同，但处理表现出与压力室外干旱地上植株相似的叶片导度下降值。另外的证据来自用小苹果树 (*Malus × domestica*) 种植于两个容器中的实验。一个容器土壤干旱，抑制叶片生长和萌发新叶，但对幼苗水分关系无明显影响。因此，这些处理对小麦幼苗和苹果树叶的影响，完全可归因于土壤干旱的影响，且土壤干旱程度不必改变苗体的水分状况 (Davies 等, 1994)。它们均是前馈

控制的例子，但其它植物如 Douglas 冷杉和桉木，根据前馈模型，气孔对土壤干旱无反应，在压力室中对叶片水分状况施加影响时，数分钟内气孔导度便对叶片膨压产生反应。这些植物中，对气孔调控的是液压，没有出现有关来自根系的化学信号（Fuchs 和 Livingston, 1996）。

化学信使和液压信号怎样影响叶片导度呢？要回答这个问题，首先需要明确气孔关闭的机制。

5.4.2 气孔运动和气孔导度的调控

尽管不同植物的气孔解剖学存在着差异，但它们具有许多共同特征。首先，气孔上部有 2 个保卫细胞。相邻保卫细胞只在顶端相连构成一个孔，随着保卫细胞的膨胀和收缩，孔的大小发生变化。紧邻保卫细胞，常具有许多侧生和顶生的副卫细胞（Sharpe 等, 1987）。当溶质伴随水分沿渗透势梯度从副卫细胞，经质外体进入保卫细胞时，气孔张开（图 5-27）。

由于保卫细胞顶端相连的特殊细胞结构和细胞壁的超微结构，当它们吸收水分和溶质后，气孔变大。超微结构的特征为，细胞壁上具有径向排列的硬质微纤丝，使细胞体积只能纵向增大，特别是向两端增大。另外，一些植物的保卫细胞靠气孔一边的细胞壁变厚。这有助于解释保卫细胞的运动，但径向排列的硬质微纤丝是其最重要特征。保卫细胞特殊的结构和微结构特点使保卫细胞体积增大时气孔开放，此过程历时数分钟，并且要求穿越保卫细胞膜的溶质传输快且量大（Raschke, 1987）。那么，传输的是哪些溶质？传输又是怎样产生的呢？

传输的主要离子是 K^+ ，浓度可达 0.5M。 Cl^- 可同时或稍迟伴随 K^+ 的传输，其电荷可（暂时）由保卫细胞产生的负电荷中和，带负电荷的主要物质是保卫细胞内部碳水化合物产生的苹果酸（MacRobbie, 1987）。气孔开放期保卫细胞也积累蔗糖，但其作用尚未完全明确（Outlaw, 1995）。无论气孔开放还是关闭，离子选择性通道在 K^+ 和 Cl^- 的传输中发挥了作用。膜水势很负时，离子选择性通道只对 K^+ 开放，允许其进入细胞内。很负的膜水势是由保卫细胞膜上 H^+ 泵 ATP 酶活动产生的。有关蓝光感受器的活动可能归因于光的作用。而膜水势增大时，离子选择性通道对 K^+ 的释放开放，允许其排出（Hedrich 和 Schroeder, 1989）。

现在已知，ABA 影响其中一些 K^+ 选择性通道。ABA 影响引起的气孔导度下降涉及气孔开放的抑制和气孔关闭的促进。ABA 的抑制使 K^+ 进入膜内，而 ABA 的活动使 K^+ 从膜内释放。 Ca^{2+} 在内向通道抑制中起了“次要信使”的作用。ABA 提高了细胞溶胶中的 Ca^{2+} 浓度，抑制内向通道，而外向通道不受 Ca^{2+} 浓度的影响（Mansfield 和 McAinsh, 1995）。

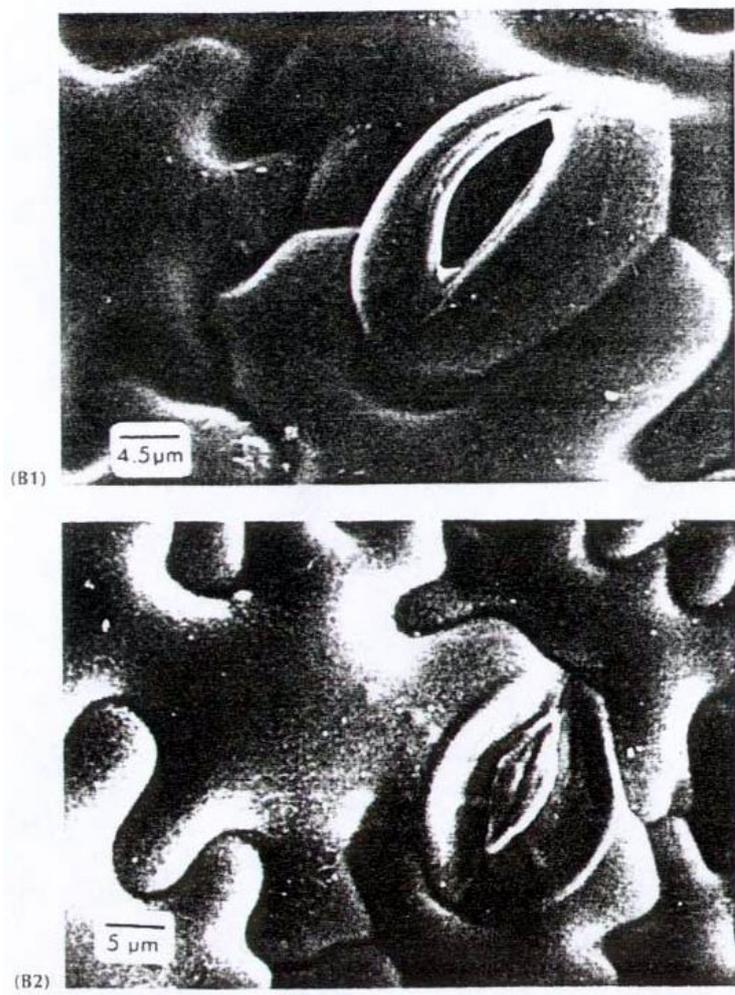
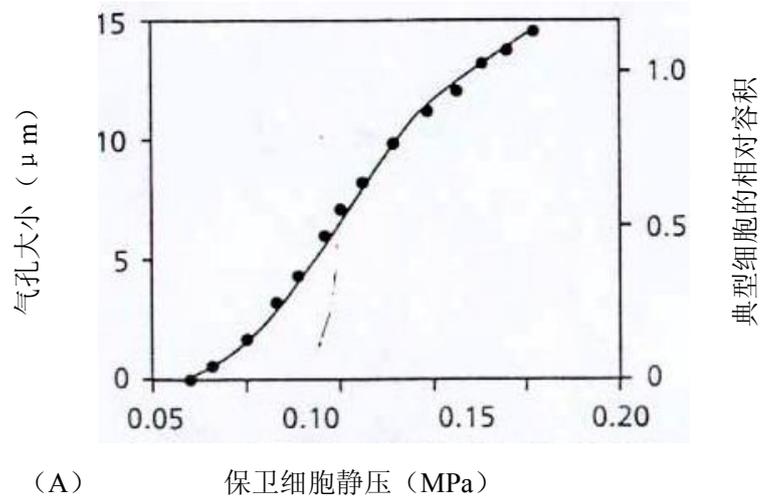


图 5-27 (A) 气孔大小和细胞容积与保卫细胞静压的函数。Tradescantia virginiana 细胞内的静压是在保卫细胞内充满硅油后通过压力测定仪测得。(B) 蚕豆叶片离轴表面的气孔开放与关闭的电镜扫描图。叶片放入液氮中冷冻，在冷冻电镜下在叶片表面仍冻结时进行观察

光照、CO₂ 浓度和空气湿度与水分胁迫一样影响气孔运动。气孔细胞具有感受一定波长的光感

受器，影响气孔运动。对其确切机制与环境信号的感受和气孔运动、叶片导度日变化等最终影响间的传导途径，尚知之甚少。即使在同一个植物种内，可能也存在一年内不同时期气孔导度日变化的显著差异，这与相对含水量和叶片水势相关。此外，叶细胞开始质壁分离（即膨压失去点）时的叶片水势在生长季节内也可变化（图 5-28）。这些膨压失去点的变化必定与弹性模数的变化相关（表 5-4，图 5-8）。

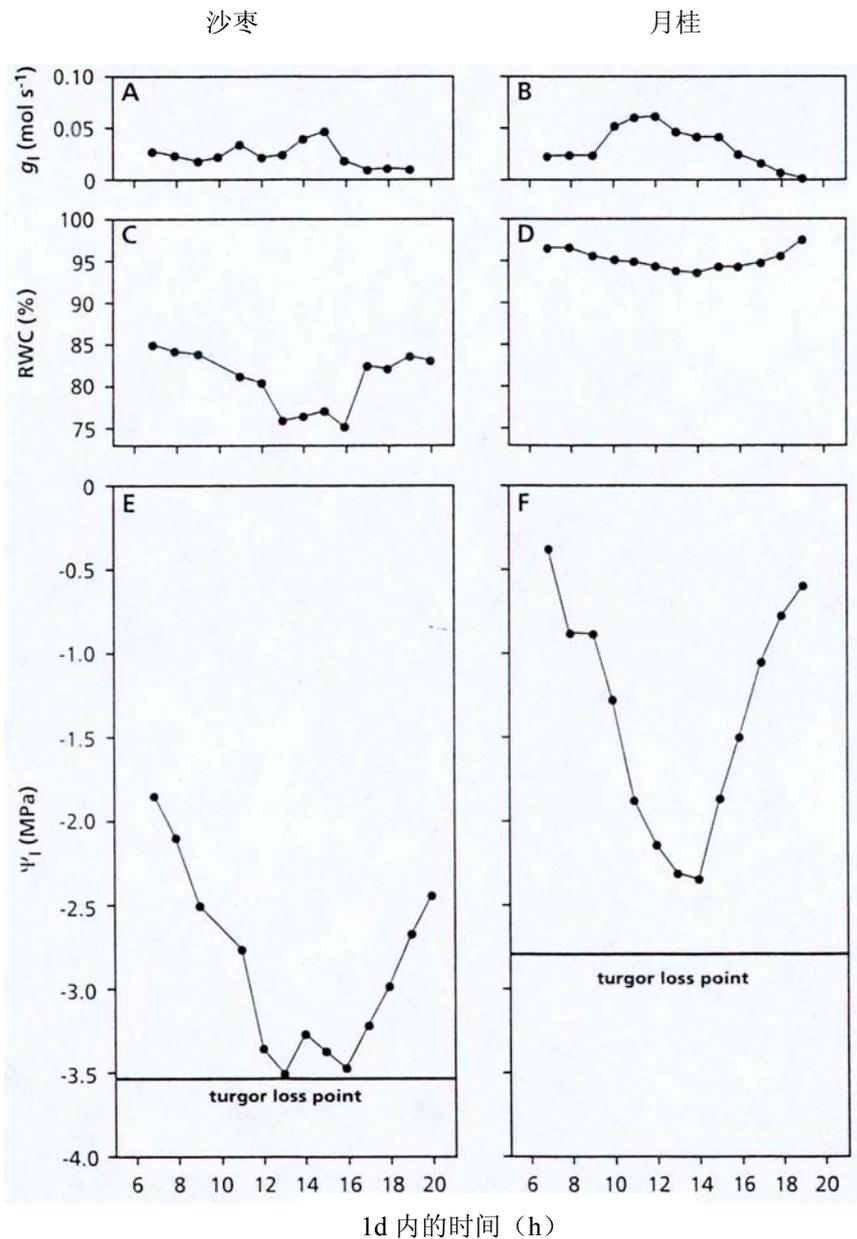


图 5-28 地中海地区相对耐干旱的沙枣和不耐干旱的月桂间叶片传导率对叶片水分蒸腾、相对含水量 (RWC) 和叶片水势的日变化。RWC 是指单位植物干物质的含水量相对于当组织充分吸水时含水量的值。以上值于 9 月 (旱季) 测定

5.4.3 蒸汽压差或蒸腾速率对叶片传导的影响

单叶或整株植物处于干燥的空气中均会增加蒸腾，因为叶片与空气间存在较大的蒸汽压差。但这种处理也可能降低气孔传导，因此影响蒸腾作用（Lange 等，1971）。利用光合作用一章 2.3.2 节的公式，这种对蒸腾作用的影响是不难理解的。

$$E = g_w(e_i - e_a)/P$$

式中， g_w 水分蒸发运输的叶片传导； e_i 和 e_a 分别为叶片和空气中水蒸汽分压； P 是大气压。哪些环境因子影响叶片和大气的蒸汽压差以及气孔如何对湿度作出反应呢？

叶内的蒸汽压随叶温而变化。随着温度的提高，空气可容纳的水蒸汽增加，叶细胞湿表面的蒸发作用使蒸汽压达到饱和。这在供水充足和水分胁迫的植物中都是如此。植株周围的空气随着温度升高也提高湿度，但一般空气的水蒸汽含量增加要比叶片中少。如果叶外面的蒸汽压保持不变，那么叶片和空气的蒸汽压就增加。这样叶片的蒸腾作用，与增加的蒸汽压差（VPD）成比例促进，除非气孔导度下降。在一些种，如豇豆（*Helianthus nuttallii*）中，这样的下降确实会发生（图 5-29）。在另一些种（如杏，*Prunus dulcis*）中，气孔对大气湿度的反应很小。但即使有反应的那些种，并不是始终能观察到这种反应，有关这一很有意思的现象的机制，还有待于明确。

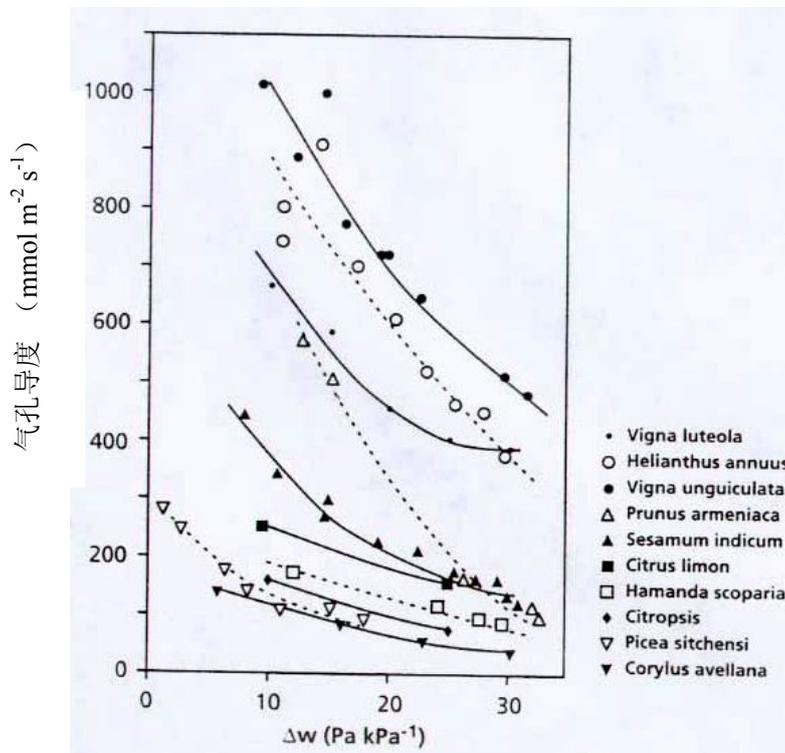


图 5-29 水分蒸腾的气孔导度与叶片和空气间水分蒸腾差异的函数关系

请注意，在光合作用一章的 2.3 节中，我们用的是大气水蒸汽的绝对值，而不是相对湿度或水势。大气相对湿度（RH）是大气水蒸汽的绝对量（ p ）与某一温度下大气所持有最大水蒸汽量（ p_0 ）之比。大气水势与相对湿度有关，可用下式表示：

$$\psi_{\text{air}} = RT/V_w^0 \ln p/p_0 \quad (7)$$

式中， V_w^0 是水的摩尔体积。对于温度为 293K 和相对湿度为 75% 的大气，水势 $\psi_{\text{air}} = -39\text{Mpa}$ （在 293K 温度下水的摩尔体积为 $1810 \cdot 10^{-6} \text{m}^3 \text{mol}^{-1}$ ）。大气的相对湿度越低，则水势负值越大。这表明，水蒸汽小于最大值的大气，其水势必然是负的。这种负水势是蒸腾作用的推动力。在描述土壤—植物—大气连续体不同部分中的水分运输时，有必要利用水势这一概念。但是，为了分析叶片的气体交换，以叶片和大气之间的蒸汽压差表示蒸腾作用的推动力，看来更为合适，这种表示与分析 CO_2 从大气扩散进入叶内细胞空间时一样。

为了进一步阐明气孔对湿度反应的机制，利用正常空气和氮：氧混合气体（79：21 v/v），测定了几种植物的蒸腾作用。因为水蒸汽的扩散在氮：氧混合气体中要比空气中快 2.33 倍，因此叶表面的叶片和大气之间的 VPD 可独立于蒸腾速度而变化，反之亦然。这些试验的结果是与气孔对湿度反应的机制是一致的，气孔的这种反应是基于水分从叶片损失的速率得到的。这启示出，气孔并不直接感受和反应叶面的水蒸汽浓度和叶内与叶表面之间的 VPD。

气孔对大气湿度和蒸腾速率的反应机制，迄今还不清楚。在叶肉细胞分离得到的表皮中或许可以找到答案。但其结果并不通用，且同一植株一天内也有变异。产生这一现象的原因是，大气蒸汽压下降对叶片水势和相对含水量的影响要比叶片和大气之间蒸汽压增加的影响小，因此，气孔对湿度的反应会形成前馈反应，它使植物在经历严重缺水前减少水分的过量损失，可以促进植物有效地利用土壤水分的能力。气孔对湿度的反应，不可避免地要减少细胞内的 CO_2 分压（ P_i ），因此减少 CO_2 的同化。正如本章 5.4.7 所讨论，植物必须实现这种妥协。

5.4.4 光照和 CO_2 对叶片传导的影响

大约 1 个世纪前，达尔文（1898）就已注意到，面向窗户的叶面气孔是张开的，而背向窗户的叶面气孔是关闭的。他把叶片转动好，原来光闭的气孔张开了，而原来开的气孔却关闭了。此后，积累了大量引人入胜的事例，表明气孔对光有反应。在光合作用一章的 4.2 节中，我们讨论了植物气孔对云块的快速反应。对光的这种反应保证了气孔只有在有可能进行 CO_2 同化时才开启，在这一方式下，蒸腾作用的水分损失最小。那么，气孔如何捕捉光以及此后如何翻译使气孔关闭发生变化呢？

气孔对光的反应有两个基本机制。一是直接反应，这涉及到保卫细胞中的特定色素。二是间接反应，保卫细胞对细胞内 CO_2 浓度产生反应，随着光合作用速率的增强， CO_2 浓度下降。第三个机

制或许涉及到某些“因子”从光合叶肉细胞向保卫细胞的传递，但缺乏直接证据。

保卫细胞的光反应主要是蓝光（吸收峰为 436nm），由含黄素的蓝光受体调节。气孔受红光反应后也开启，这是由叶绿素捕获的。红光效应是否由光合作用调节，还不明确，因为许多保卫细胞缺乏光合磷酸化的能力，或由于无 Rubisco 和其它卡尔文循环酶，卡尔文循环活性很小甚至没有。但是利用叶绿素荧光已经表明，保卫细胞确实有光合磷酸化作用，也有一定的 Rubisco 活性，这些或许足以形成调节功能。看来，一些蓝光受体对一些生化过程有影响，如增强催化苹果酸形成的 PEP 羧化酶活性。蓝光也影响保卫细胞膜上的 K^+ 通道，使 K^+ 大量且迅速地进入保卫细胞，这是引起气孔开放一系列反应的第一步（Assmann 和 Zeiger, 1987）。

气孔能对 CO_2 产生反应，甚至是已剥离的表皮，但气孔对 CO_2 的敏感性植物种间变异很大，且与环境条件有关（Morison, 1987）。气孔对 CO_2 产生反应的现象，在光照和黑暗条件都已发现。尽管这种反应的机制尚未明确，但它在植物对升高的大气 CO_2 浓度反应的过程中起了主要作用。 CO_2 浓度升高条件下，气孔导度比目前一般环境条件下降低，从而提高了植物光合作用的水分利用效率。

5.4.5 角质层传导和界面层传导

至今，有关气孔导度的问题尚未完全明确。 CO_2 和水汽的角质层传导速度很慢，以致多数情况下常被忽略，尤其在气孔导度不是极端低时。普遍接受的观点是，厚角质层比薄角质层对水分更具有屏障作用，但现有的所有实验证明这个观点是错误的。角质层由三种主要成分组成：蜡质、多糖微纤丝和角质，其中角质是一种脂肪酸网络聚合物。水分扩散的主要屏障位于蜡层面，称为皮屏障，其厚度小于 $1\mu m$ （Kerstrens, 1996）。

从在蒸发的叶细胞壁到大气连续体中，很多情况下还有一个步骤不可忽略，这就是叶片界面层传导。关于叶片界面层传导的有关问题，光合作用一章中已作了讨论，并将在植物的能量平衡一章中进一步探讨。

5.4.6 影响叶温和叶片失水的叶片特征

正如前文已讨论过的，叶温影响叶内的蒸汽压，进而影响蒸腾作用。随着光照强度增加，叶温上升，蒸腾作用迅速增强。但植物具有将这些影响降到最低程度的机制。例如，水分胁迫可引起大叶的双子叶植物萎蔫，甚至是生长在潮湿土壤中的植物（Chiariello 等, 1987）或许多禾本科植物叶片卷曲。禾本科植物叶片卷曲与泡状细胞有关，泡状细胞是具有薄垂周细胞壁的大型表皮细胞。相对含水量下降对泡状细胞体积的减小程度大于其周围的细胞，从而引起叶片卷曲，吸收的光照越弱，近轴表面的界面层传导下降越多，水分胁迫的症状越为缓解。叶片卷曲枯蔫是细胞壁弹性相对较大和泡状细胞相对其它表皮细胞相对水分不同的结果。

叶片运动（向光性）也可降低光照强度。叶片运动需要具有叶关节或位于叶柄或叶鞘基部的叶

座 (Satter 和 Galston, 1981)。溶质尤其是 K^+ 从叶座的一侧活跃地传输到另一侧 (图 5-30)。水分随之被动流动, 膨压上升, 引起叶柄或叶鞘的运动。

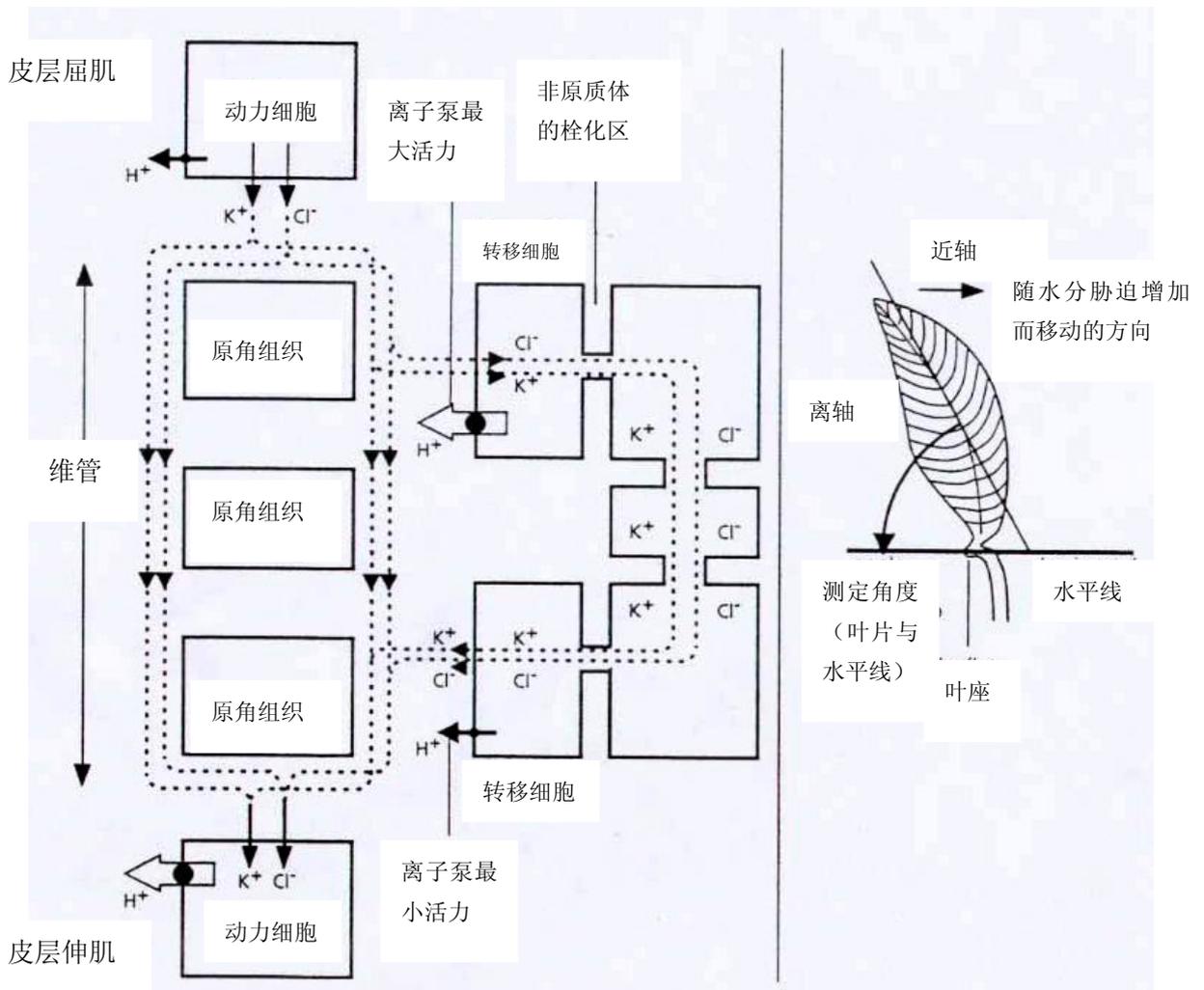


图 5-30 大豆叶片展开时叶座中净 K^+ 、 Cl^- 和 H^+ 移动的方向与途径以及叶座位置示意图。

叶片运动已在大豆 (Oosterhuis 等, 1995) 和草木犀 (Schwartz 等, 1987) 中进行过详细的研究。其它的豆科植物和含羞草植物, 蓝光刺激叶座本身, 引起叶片运动 (Vogelmann, 1984)。一些锦葵属的植物, 感受体位于叶片上 (Schwartz 等, 1987)。草木犀叶座的近轴 (上部) 面和远轴 (下部) 面接受光刺激。近轴侧的光感受引起叶座向上运动, 而远轴侧的光感受引起叶座向下运动 (图 5-31)。

普通菜豆的叶片运动取决于气温 (Fu 和 Ehleringer, 1989)。低温下叶片运动是以有助于增强光照的方式进行的, 而高温下则恰好相反。因此, 叶温与光合作用的最适温度较为接近 (图 5-32)。菜豆上诱发叶片运动的气温是由叶座感受的, 而不是叶片本身。

影响植物蒸腾作用的其它适应性将在植物的能量平衡 2.2 节中讨论。

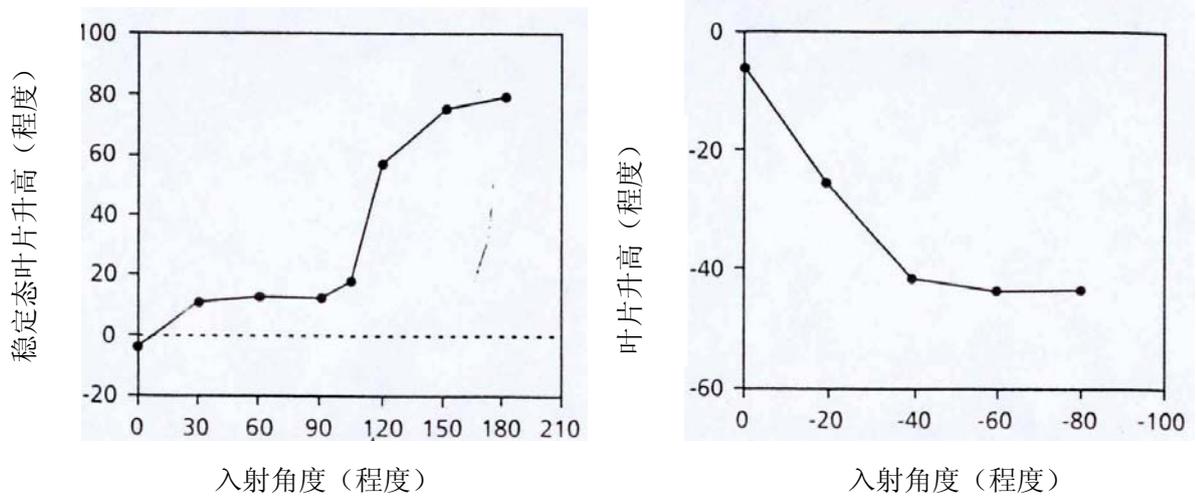


图 5-31 草木犀复叶的末端叶的方向取决于太阳光的入射角。光的入射角 0° 和 180° 是指地平线上光分别从叶片顶部到基部和从叶片基部到顶部。光的入射角 $+90^\circ$ 和 -90° 是指垂直于地平面的光分别来自于上部和下部。对于叶片方向，(左) 叶座被从上部照射，(右) 叶座被从下部照射

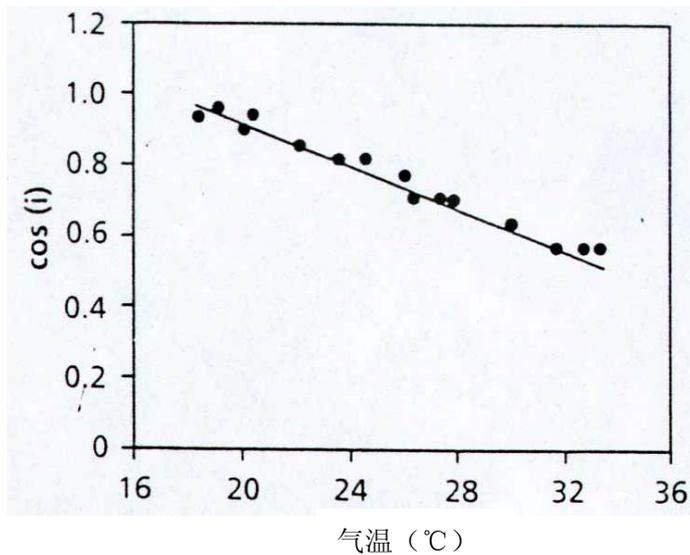


图 5-32 菜豆在不同气温下，入射光与叶片矢量法线间角度的余弦值与气温的相互关系。光照、大气 CO_2 浓度及蒸腾压均保持一致

5.4.7 气孔调控：碳获得和水分损失的一种妥协

正如在光合作用一章中最先讨论的，叶片面对着光合作用最大化和蒸腾作用最小化之间的协调问题。在叶片传导相对较高时，光合作用不再随 p_i 表现线性增加，随着叶片传导增加，蒸腾作用增

加要快于光合作用。随着叶片传导的增加， E 和 A 的变化率（称为 λ ）也提高（Cowan, 1977）。

图 5-33 为不同的叶片导度或 λ 值下，蒸腾速率、同化率及一天中不同时间的对应值图。如果假设气孔调节只使碳吸收最大化，产生的应是单峰蒸腾作用曲线。这个峰是由于中午光照很强使叶片和大气间产生较大的蒸汽压差引起的。假设气孔调节最优化，产生的是双峰曲线，此时 λ 较小，即碳同化是最优化的一个重要标准。 λ 较大时，只能发现单峰曲线。即最优化模式表明，植物在一个水分罕缺和/或要求高蒸腾的环境中生长时，植物将符合双峰曲线模式。水分供应充足和蒸腾要求中等时，它们将符合单峰曲线模式。由于叶片和空气间蒸汽压差较大，一天中某一时间气孔（部分）关闭时便形成双峰曲线。

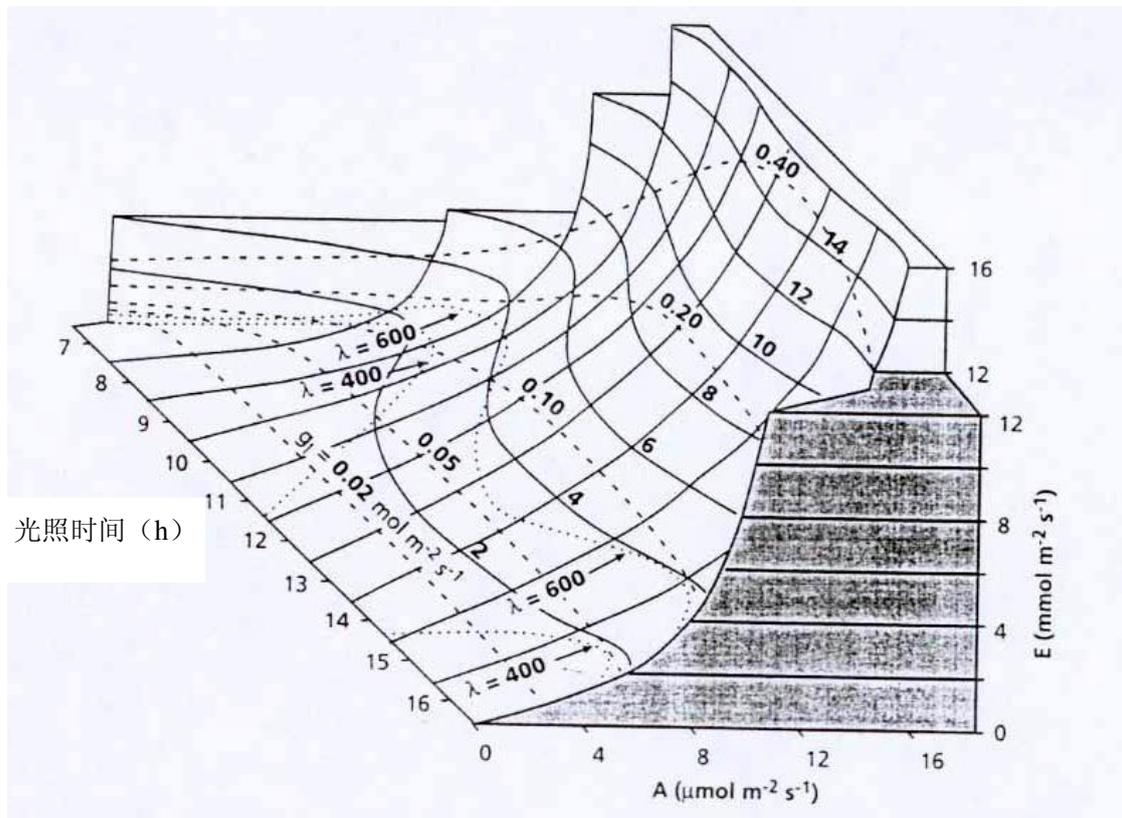


图 5-33 假定叶片新陈代谢与环境条件恒定条件下，蒸腾速率 (E) 与 CO_2 同化率 (A) 和日照时间的关系。 E 为表面等高线。虚线为表面轨线，表明一定叶片传导率 (g_1 : 0.02、0.05、0.10、0.20 和 $0.40 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 下 E 和 A 的日变化。散点线是 λ 恒定 (400 或 600) 时的轨线

为了达到 CO_2 固定的最大化同时失水的最小化，气孔是如何进行调控的呢？气孔行为的最优化理论基于以下假设：气孔行为是每单位 CO_2 的吸收，水分散失尽可能最少。解决这个问题的数学方法极为复杂，在此不作论述（Cowan, 1977）。但解决方法也可很简洁：对于一定 E 的每一个微小变化， A 的改变值为常数 λ 。

图 5-33 的理论曲线与干旱环境中 C₃ 和 C₄ 植物的观测值相符合，这种条件下双峰曲线生长模式相当普遍。但水分供应适宜，蒸汽压差中等时，只能发现单峰曲线（即正午气孔不关闭）（图 5-34）。这样可以得到结论，气孔导度的调节是为了碳吸收和失水的最优化。但需注意的是，虽然这个最优化途径对于气孔行为的解释很具吸引力，应有目的地应用于自然界，它不是机械的基础理论，不能轻易用于推断目的。

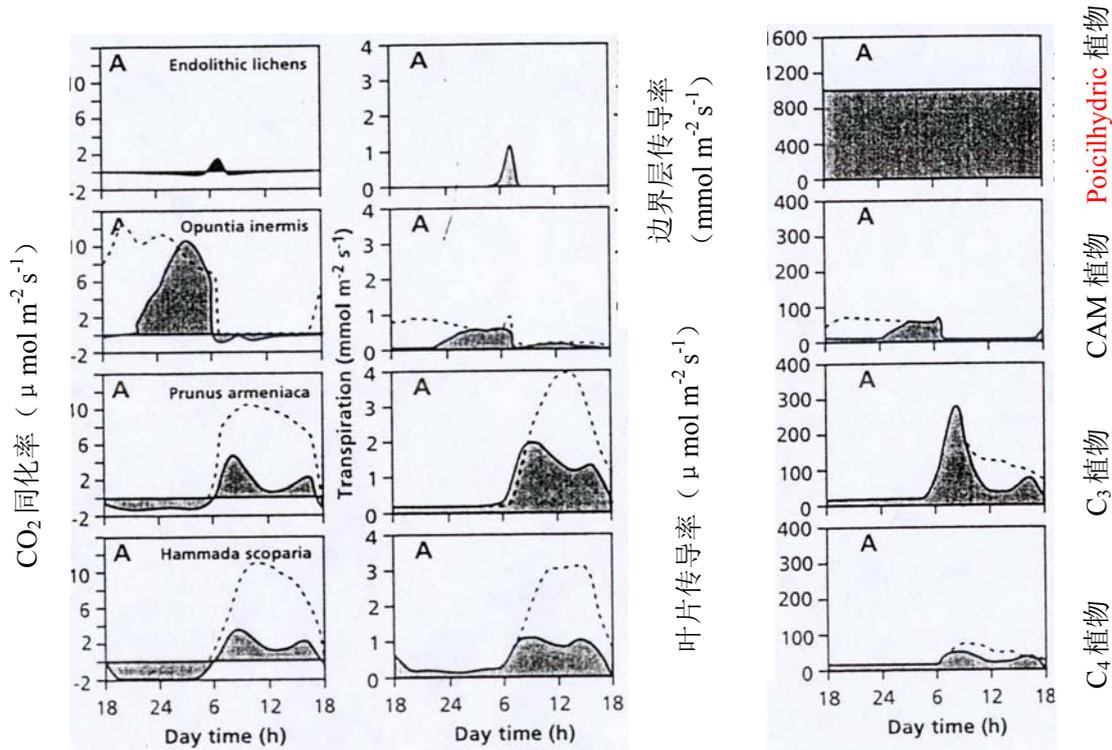


图 5-34 四种不同植物类型的 CO₂ 同化率（左）、蒸腾（中）和叶片传导（右）的日变化。亮影部分（散点线）表示雨季；阴影部分（实线）表示旱季

常数 λ 不一定是气孔行为的结果，可能是由于一定的叶片运动的结果。例如，正午水平叶片变为垂直而吸收最少的光照，叶片的垂直排列是与靠近赤道地区又热又干的环境相联系的。水平叶片在温带很普遍，离赤道越远处越普遍。一些叶片具有感受环境因子变化而改变其伸展方向的能力，包括太阳入射角和叶温的变化等因子。趋光叶片的运动也会使 λ 成为常数。

5.4.8 叶片中的水分储存

肉质植物把水分储存于叶中 (Kluge 和 Ting, 1978)，常常是在特化细胞中。例如，附生植物草胡椒 (*Peperomia magnoliaefolia*)，水分储存于多层表皮中 (储水组织) (图 5-35)，可占总叶面积的 60%。附生凤梨科植物 *Guzmania monostachia* 的储水组织，处于受光照位置时可占到总叶面积的 67%，但在遮荫时仅为 24% (Maxwell 等, 1992)。草胡椒的储水组织由带大液泡的大型细胞组成，但缺乏叶绿体，径向分布的细胞壁很薄，细胞失水时便“折叠”起来。储水组织的下面是一层含有许

多叶绿体的小型细胞，成为绿色组织。

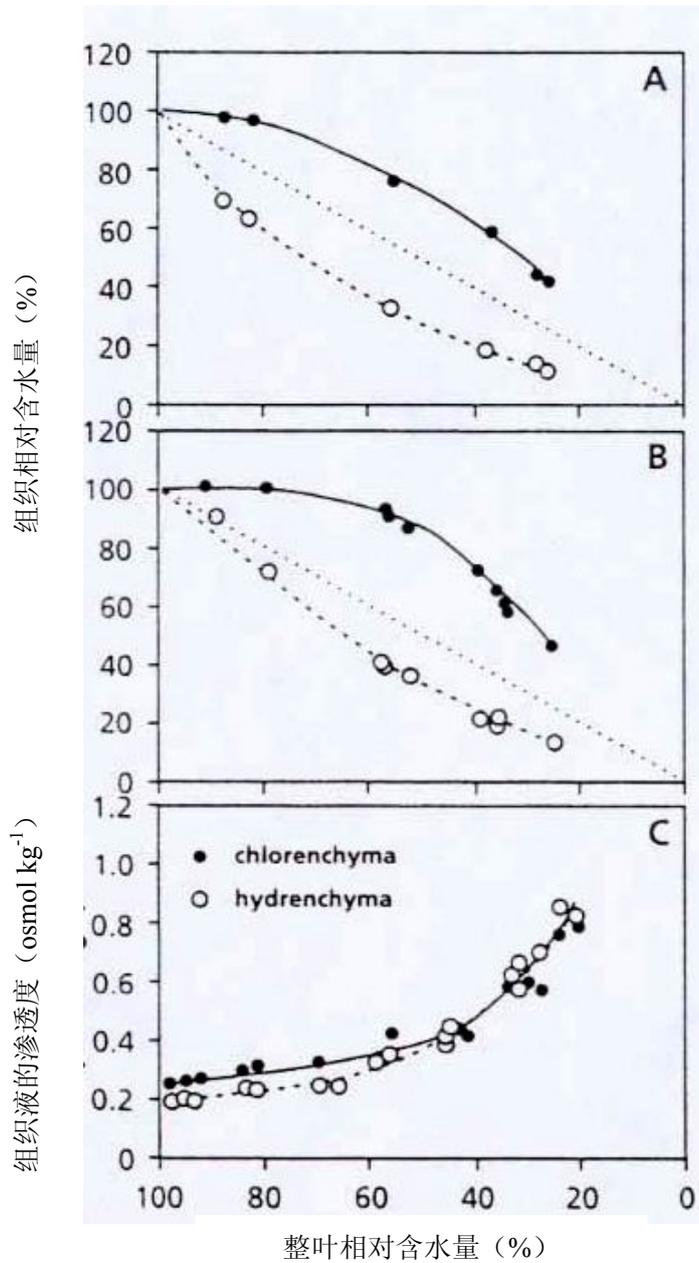


图 5-35 不同整叶相对含水量下，草胡椒组织液的相对含水量 (A 和 B) 和渗透度。A 和 B 中数据系分别为离体叶和非离体叶的结果。虚线表示如果在相同速率下两组织均失去水分时的相对含水量

叶片失水时，绿色组织的脱水速度比储水组织小得多。随着蒸腾作用散失储存水，储水组织发挥其功能，使绿色组织维持其光合活动。失水时，溶质和水从储水组织向绿色组织传输，保持细胞中的高含水量。草胡椒储水组织中的总水量超过 1kgm^{-2} 叶面积。植物如果一天 12 小时，以 $0.2\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 的平均速率蒸腾，这部分储存水可供植物在不吸收水分的情况下持续蒸腾约 1 周。储存水使植物在没有从环境中吸收水分的情况下保持几天的碳同化。

5.5 水生植物

水生植物也许可比作哺乳动物鲸：它们具有一些陆生动物的特征，而又回到了水中生长。多年生沉水植物的木质部压从来不为负值，木质部也有点“被缩减”了，其结构像树脂导管。沉水植物的木质部导管细胞壁较薄，而“常见的”厚细胞壁导管也已在一些水生植物中发现，其顶部能伸出水面。

沉水植物可很好地将水传输到叶片，这对于养分及根系产生的激素传输到茎和叶中十分重要。与陆生植物一样，大多数水生植物的根系也是吸收养分的主要器官和一些激素合成的主要场所。沉水植物木质部传输的驱动力不可能是蒸腾作用，最有可能是根压（Pedersen 和 Sand-Jensen, 1997; Zimmermann, 1983）。

6. 水分利用效率

水分利用效率（WUE）是指物质生产或光合作用固定 CO_2 期间的水分散失量。水分利用效率的定义有两种方式。第一种是生产力的水分利用效率，是指生产期间干物质（通常为地上部）增量和耗水量的比值，耗水量可以仅指蒸腾总量，也可包括土壤蒸发量。第二种是光合作用的水分利用效率（已在光合作用一章中作了分析），是指光合作用中 CO_2 的吸收量和蒸腾作用耗水量的比值，即 A/E 。光合速率和蒸腾速率的比率可用叶片的 CO_2 传导量和水蒸发量的比率，即 g_c/g_w 来替代。通常生产力的水分利用效率与光合作用的水分利用效率间相关性很强。

植物物质的碳同位素成分主要是由 Rubisco 的生化判别及从大气到胞间空隙 CO_2 扩散分别决定的。对于 Rubisco 的活性，气孔导度越高， ^{13}C 在光合产物中及此后的植物物质中遗留越少。这是通常的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与胞间 CO_2 偏压 (p_i) 及光合作用的水分利用效率两者间的相关性基础（图 5-36）。因此， $\delta^{13}\text{C}$ 值可用于评价植物的水分利用效率。然而，在叶片水平上测定的水分利用效率值一般均小于在冠层水平上的测定结果（De Pury, 1995）。

C_3 、 C_4 和 CAM（景天酸代谢）植物间光合作用的水分利用效率（ A/E ）有显著差异，同一光合作途径的植物种类间则差异较小。粘附于木质部的半寄生植物水分利用效率最低。CAM 植物水分利用效率最高， C_4 植物由于其羧化酶对 CO_2 吸收能力较强，其水分利用效率一般比 C_3 植物高 1~3 倍。作物种间水分利用效率差异较大，品种间差异较小。水分利用效率有可遗传性，可通过引种和育种途径提高作物水分利用效率（表 5-8）。

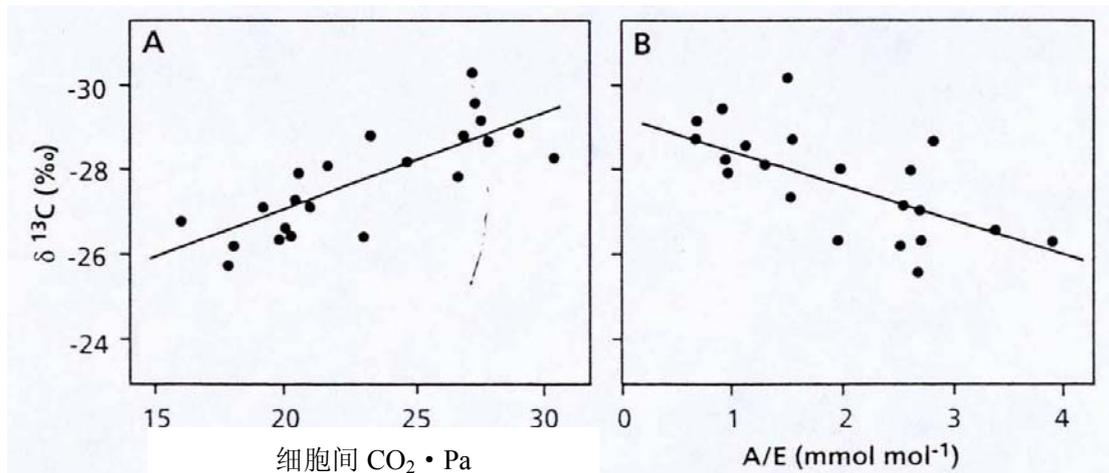


图 5-36 碳同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 与 (A) 细胞间平均 CO_2 浓度以及与 (B) 日光合作用水分利用效率、同化率/蒸腾速率 (A/E) 的关系。数据点系为澳大利亚中部地区槲寄生及其寄主

表 5-8. 不同光合途径*和不同机能植物#的光合作用水分利用效率

机能类型	水分利用效率 (mmol mol^{-1})
CAM 植物	4-20
C_4 植物	4-12
木本 C_3 植物	2-11
草本 C_3 植物	2-5
半寄生性 C_3 植物	0.3-2.5

C_3 、 C_4 和 CAM; CAM 植物在晚间气体交换较强,而在白天则较弱。

#: 除别注明外,所有植物均是非寄生性的,均生长于一般环境条件的 CO_2 浓度 (偏压约 35Pa) 下,不处于严重水分胁迫下。

7.水分有效性和植物生长

水分胁迫感受期间诱导特殊基因 (图 5-37)。一些水分胁迫诱导的基因产物可防止细胞结构免受失水影响。它们亲水性突出,可能位于细胞质中,涉及离子的猝灭,在细胞脱水时浓缩。其结构为两亲的 α -螺旋形,包含了亲水和疏水两部分。亲水部分结合离子,防止受损,而疏水部分与膜相联。其它蛋白质含有许多带电荷的氨基酸,具有很强的结合水的能力。一些蛋白质可能通过取代水保护其它蛋白质,可能与非折叠蛋白质的复性有关,或可能有陪伴功能 (即使蛋白质运输沿向目标细胞器的路径穿过细胞膜) (Bray, 1993)。

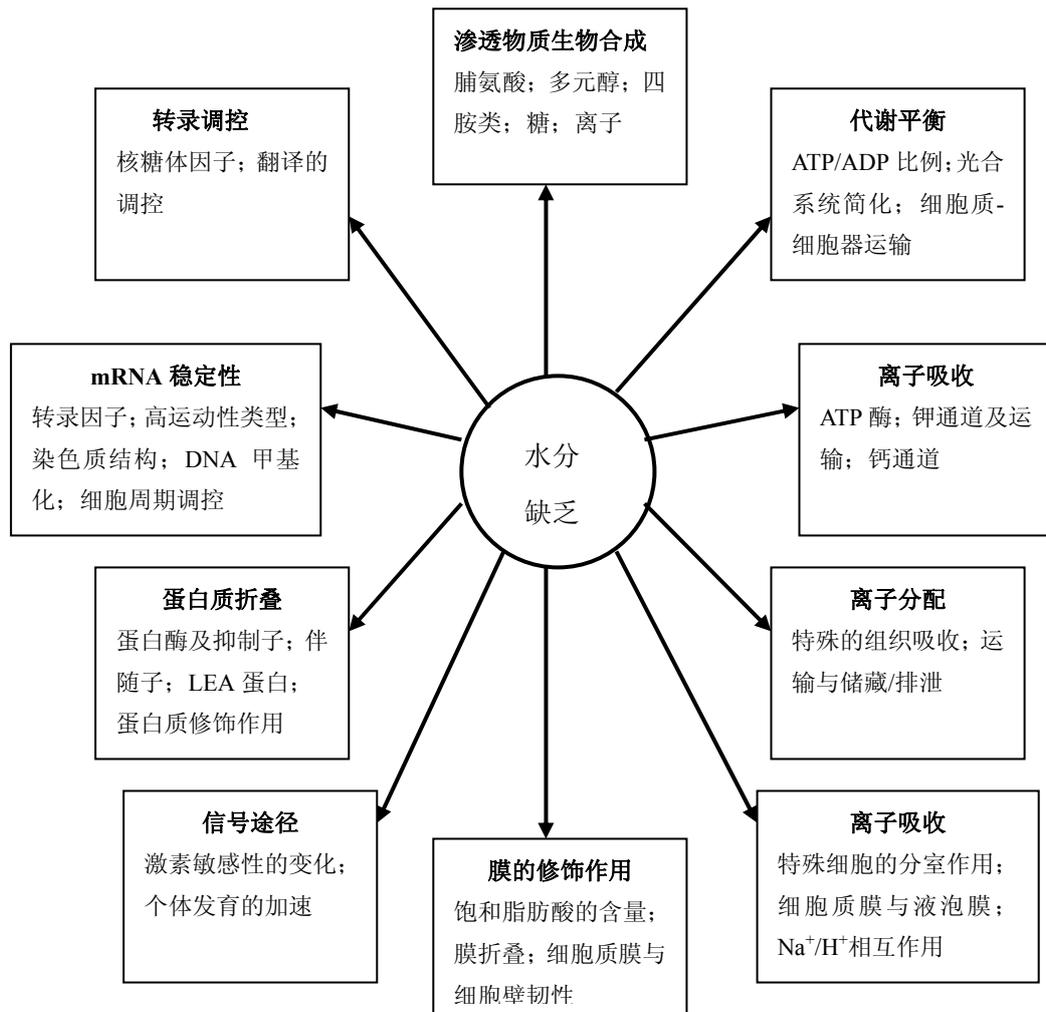


图 5-37. 植物对水分缺乏的反应。当水分供应短缺时，很多细胞反应发生改变。这些改变使植物在水分胁迫条件下继续生长，尽管此时可能性生长速率较低

土壤水势较低时，光合速率下降，其原因至少部分是由于气孔导度的下降。但正如在生长与分配一章中指出的，水分胁迫对生长的影响主要是对生理过程的影响而不是对光合作用的影响。植物的一些生理过程对低水势的敏感性远高于气孔导度和光合作用对低水势的敏感性。因而植物在低土壤水势下生长减慢，很可能是由于更为敏感的生理过程如细胞伸长和蛋白质合成受到了抑制，这些过程至少部分也由 ABA 调控 (Bradford 和 Hsiao, 1982)。

植物地上部分对土壤水势下降的反应比根系强。这可能是由于低水势对叶片生长的影响比对根系大，简单地讲，这是由于根系更靠近水源吗？根系和叶片对水势的敏感性有差异吗？以玉米为例，土壤水势引起生长减慢，其效应根系小于叶片，但不能得出结论回答以上问题。上述问题可能比预期的要复杂。降低水势增加植物向根系输送同化物，这可能是由于叶片生长减慢的结果。光合作用水势下降的影响要小于叶片生长，随着土壤水势的下降，叶面积整体下降，但糖分输入和根系生长反而增强，即相对于水分吸收表面，蒸发表面减小了。

8. 干旱适应性

植物通过避旱或耐旱的机制适应缺水环境。沙漠中一年生和干旱落叶植物是通过保持休眠直至水分到来实现避旱。干旱环境中的其它植物是通过深根系，扎入深土层中吸收地下水避旱。另一种途径就是耐旱。常绿灌木的耐旱机制早已发现，它们在缺水时干枯而水分充足时又能“回生”。干旱环境中的许多植物则采取了以上的折衷途径。例如，肉质植物，尤其是那些 CAM 途径的植物，晚上气孔开放，将干旱影响降至最低，湿润季节则生理活性大大提高，但它们也具有许多典型耐旱植物的特征。

8.1 避免脱水：一年生和干旱落叶植物

很多沙漠植物是很少或没有生理耐旱性的一年生植物。正如将在生命循环一章中要进一步探讨的，它们的种子具有水溶性萌发抑制物，种子只在降雨后萌发，降雨提供了充足的水分，既溶解了抑制物又维持了生长。这些植物萌发后迅速生长，完成其生命史常常只有 6 周甚至更短。它们具有高光合速率和高叶面积指数，以此维持快速生长，相应地，也具有高气孔导度和高蒸腾速率（图 5-38，Mooney 等，1976）。降雨后未萌发的种子则合成更多萌发抑制物，使它们能“检测”到下一次降雨量的大小。

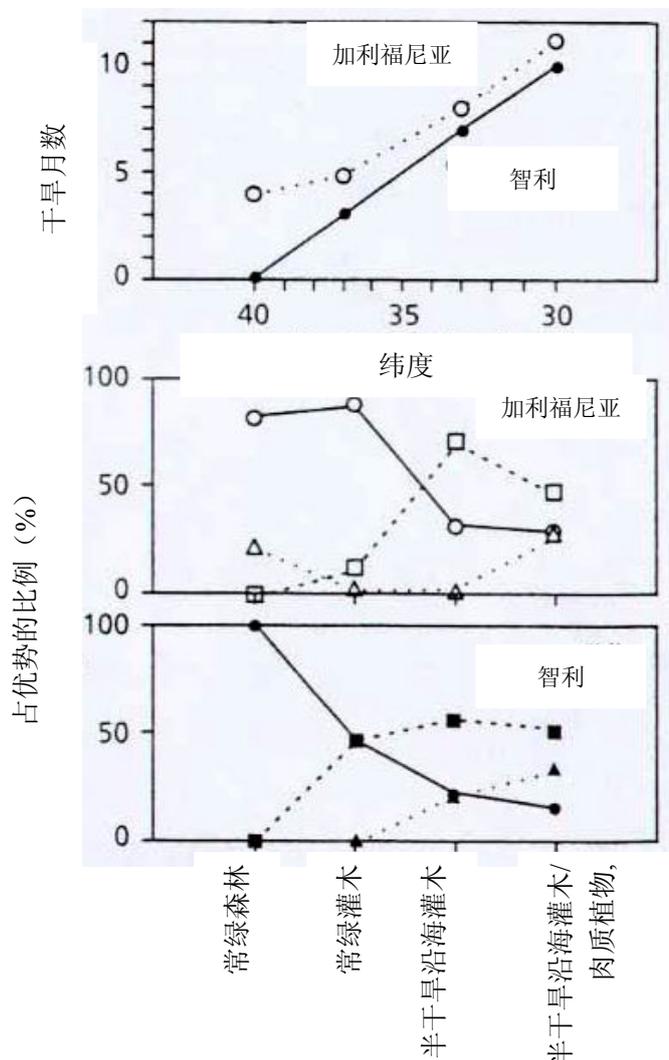


图 5-38 加利福尼亚和智利沿干旱梯度纬度占优势植物主要营养生长期的叶片类型。叶片类型包括常绿（圆圈）、落叶（方块）和肉质（三角）植物

适应干旱的最明显机制可能是冠层叶面积减小。能快速实现的途径是通过落叶，较慢的途径是通过生长分配模式的调整。一般情况下，干旱时落叶的植物，在水分有效时具有高气孔导度、高光合速率和高蒸腾速率等特性，但在低水势条件下便落叶并进入休眠。与一年生沙漠植物一样，它们的叶片没有耐旱或水分保存的生理适应性。避旱的优势是避旱阶段的生长减缓或停滞，并可通过每一个新生长季节产生新叶，水分适宜时以高光合速率和高生长速率进行补偿。一些植物，如北美沙漠的 *Fouquieria splendens*，每年的出叶和落叶达 6 次之多。干旱落叶植物从开始降雨到冠层完全建成，历时一般为 2~4 周。因此，对于随着降雨更频繁和有效水增加，耐旱常绿植物取代干旱落叶植物的现象，也就不奇怪了（Mooney 和 Dunn, 1970）。

一些沙漠植物，如已知的地下水湿生植物，产生极深的根系，吸收深层地下水。像沙漠一年生和干旱落叶灌木一样，这些植物通常具有高光合速率和高蒸腾速率，而限制失水或抗旱的能力很弱。例如，牧豆树属植物（*Prosopis*）在美国东南部的沙漠洗矿区分布很广，这些地区地表水极缺，但地下水接近于幼苗可产生深根的位置。同一地区，外来的地下水湿生植物 *Tamarix*，由于高蒸腾速率，失水加快，使地下水层下降，致使其它一些中等深度根系的植物死亡、灭绝（Van Hylekama, 1974）。

8.2 耐脱水：常绿灌木

多数常绿灌木一年内有部分时间处于水分胁迫状态，地中海气候区发生在夏季，在较寒冷的气候区则在冬季。与落叶灌木的叶片相比，地中海灌木的常绿和硬形叶片光合速率低。至于硬形叶片光合能力低和澳大利亚的一些桉树及 *Banksia A_{max}* 特别高，目前尚未发现有特殊理由。

相对耐旱的植物（如木犀榄），最大气孔导度（因而具有低蒸腾速率和低光合速率）和相对含水量明显较低。但它们在气孔关闭和膨压失去前，抗低水势，因为它们的活细胞中溶质浓度高（低渗透势），对木质部气穴的抗性较强。自然选择使硬形和常绿植物的生长习性变得复杂。低养分有效性也能促进常绿、硬形叶的进化（Loveless, 1961, 1962）。

地中海灌木也具有“双层根系”，即深的主根和浅的营养根。这种结构使根既能吸收半永久性地下水，也能吸收表层雨水。其它的特点还有环管管胞的存在。这些带界面纹孔的导管，其大小和频率与导管中的几乎一样。环管管胞可能对木质部水分传输起辅助传导系统的作用。它们位置邻近许多木质部导管，当木质部导管形成气穴时，保障传导能继续。木质部结构在适应上的另一种形态是广泛分布的维管管胞，它们在干旱胁迫最大时提供了安全传导组织（Rundel, 1995）。

8.3“回生植物”

植物中耐脱水的极端例子是回生植物或“异水生植物”。即使它们的原生质脱水至细胞水势与干燥空气（相对湿度为 20~40%或更低）的水势相平衡，它们仍能完全恢复生理活性（Gaff, 1981）。它们干燥、枯萎、似乎已死亡的叶片，在雨后 1 天内即可恢复膨压，所以用“回生”这一术语描述它们是最合适不过了。很多藓类植物、蕨类植物和一些被子植物包括木本植物（如 *Myrathamuus flabellifolius*）均有这种特征。在南非、美洲和澳大利亚的干旱常发地区（如在岩基地区），均发现有这类植物。

回生被子植物有二种类型：

- 1 是那些干旱下失去叶绿素和叶绿体分解的植物，称为异型叶绿素型。
- 2 是那些维持部分或全部叶绿素及叶绿体超微结构的植物，称为同型叶绿素型。

异型叶绿素型植物回生时间比同型叶绿素型长，因为它们必须重新构建叶绿体（Sherwin 和 Farrant, 1996）。异型叶绿素型植物均为单子叶植物，但一些草类属于同型叶绿素型。这两种类型可能从光胁迫反应进化而来，这种反应在脱水和复水期间加强。叶片组织在脱水、干旱或复水的同时，光吸收降至最低，且吸收的能量逸散。同型叶绿素型叶片卷曲，产生保护性色素（如花色素苷），起屏蔽作用。异型叶绿素型延伸叶片，使其只能折叠，叶片具有较大的吸收光照的表面（Sherwin 和 Farrant, 1998）。

生理过程反应的确切特性尚未完全明确。但通常必须把握以下几点：

- 1 干旱期间引起的一些伤害不是致命的。
- 2 干旱状况下，一些代谢功能是为了维持植物在重新获得水分后的伸展。
- 3 复水期间已致的伤害被修复。

尽管脱水的同型叶绿素型回生植物可能落下多数叶片，但它们的类囊体膜、叶绿素复合体、线粒体和其它膜系统保持完整。蛋白质合成组织各部分包括 mRNA、tRNA 和核糖体也保持其功能。应用转录和翻译抑制物的试验表明，膜的保护和修复不需要新基因的转录或已有转录的翻译。同型叶绿素型植物 *Gasterostigma wilmsii* 光合器官的充分恢复需要蛋白质合成，但不是基因转录。但对于异型叶绿素型植物 *Xerophyta humilis* 光合器官的完全恢复，需要基因的转录和翻译（Dace 等, 1998）。那些叶片复水前需要修复阻塞木质部导管的木本回生植物，恢复相对较慢。气泡的溶解能使木质部导管重新填充，但根压在这个过程中仅起次要作用。

表 5-9.与光合作用有关的三种酶和与呼吸作用有关的三种酶的活性比较**

酶	酶的活性 (酶单位 g ⁻¹ DM)		保持率 (%)
	干燥	水化	
光合作用有关酶			
5-磷酸核糖异构酶	7.56	9.24	82
Rubisco	0.60	0.96	62
(NADPH) 丙糖磷酸脱氢酶	0.48	1.80	27
呼吸作用有关酶			
柠檬酸合成酶	1.76	2.05	86
苹果酸脱氢酶	2.89	2.97	97
(NADH) 丙糖磷酸脱氢酶	1.13	1.40	81

*: 表中的酶从回生植物 *Selaginella lepidophylla* 中分离, 两者分别分离自脱水的植株和复水后 24 小时的植株。

从美国德克萨斯 Chihuahuan 沙漠的 *Selaginella lepidophylla* 中发现, 大量与碳代谢有关的酶在干旱状态保持完整 (表 5-9)。复水后约 24 小时, 植物重披绿色, 光合速率和呼吸速率又重新接近一般湿生植物。与脱水状态的植物相比, 此时植物酶活性已升至正常的 90%。一般情况下, 干早期酶活性仅维持正常的 74%, 但 *S. lepidophylla* 依赖于 NADPH 的丙糖磷酸脱氢酶活性仅占正常的 27%。另外, 苔藓植物 *Acrocloidium cuspidatum* 的这种光合作用酶——依赖于 NADPH 的丙糖磷酸脱氢酶活性的下降值高于已被测定的酶。这表明, 干旱下, 与呼吸代谢有关的酶要比与光合作用有关的酶保护得好。

干旱阶段未得到充分保护的酶, 其活性提高可能涉及到重新合成蛋白质 (依赖于 NADPH 的丙糖磷酸脱氢酶, Rubisco), 但这并不是一成不变的 (如丙酮酸激酶) (表 5-10)。此外, 对于功能酶活性的保持, 快速的重新合成, 显然在复水后的反应阶段很重要。因此, 蛋白质合成组织活性的维持显然很重要。

表 5-10 存在或缺乏不同蛋白质合成抑制剂条件下, 回生植物 *Selaginella lepidophylla* 复水对三种酶活性的影响**

处理	酶活性 (酶单位 g ⁻¹ DM)		
	丙糖磷酸脱氢酶	Rubisco	丙酮酸激酶
脱水	1.67	0.60	0.92
24h 水化	4.43	0.98	1.35

24h 水化+CAP	2.25	0.75	1.51
24h 水化+CHI	4.09	0.96	1.54

*: 氯霉素 (CAP) 抑制细胞器中的蛋白质的合成; 环己酰亚胺 (CHI) 抑制细胞质中的蛋白质的合成。CAP 对 Rubisco 的影响与 CAP 对叶绿体中大亚基合成的影响一致。NADP 丙糖磷酸脱氢酶被推测为仅在细胞质中合成, CAP 对它的影响尚无法确定。

与“普通的”植物一样, 回生植物在脱水期 ABA 积累。回生植物中, ABA 诱导许多基因转录 (Bartels 等, 1990; Piatkowski 等, 1990), 编码蛋白质与那些在很多高等植物胚成熟期充分诱导的基因或受水分胁迫的一些幼苗密切相关 (Bartels 和 Nelson, 1994; Ingram 和 Bartels, 1996)。但这些蛋白质的功能尚未充分明确。它们可能是与可溶性溶质合成相关的酶, 如蔗糖、海藻糖、对苯二酚葡萄糖苷和吡喃—甘油葡萄糖 (Bianchi 等, 1993; Ingram 和 Bartels, 1996)。小型草本植物同型叶绿素型植物 *Graterostigma plantagineum*, 当 C⁸ 辛酮糖浓度下降时, 蔗糖浓度提高, 高达干物质重的 40%。蔗糖和其它溶质在稳定亚细胞成分中起重要作用, 包括膜和蛋白质 (Bartels 和 Nelson, 1994; Ingram 和 Bartels, 1996)。糖分保证少量水保留于“玻璃状”的组织中, 糖实际上是一种流体。某些基因产物是带有亲水和疏水区的蛋白质, 它们可束缚离子, 也能与膜结合 (Piatkowski 等, 1990)。这些结构具有“渗透保护”功能, 减少高溶质浓度的潜在伤害。其它的基因产物可能与胡萝卜素的生物合成有关 (Alamillo 和 Bartels, 1996)。

回生植物脱水时表达基因和正成熟种子胚成熟后期表达的基因相似, 如胚发育晚期高丰度基因或 *lea* 基因。这表明, 干种子中与脱水胚复苏有关的蛋白质和脱水状态下保护回生植物的蛋白质相似。脱水期回生植物中表达的一些基因, 在受水分胁迫的杨树叶中也表达, 抗旱性强的 *Populus popularis* 比抗旱性弱的 *P. tomentosa* 更易表达 (Pelah 等, 1997)。

9 冬季水分关系和耐冻性

前文已讨论过, 零下温度可引起木质部导管中气穴的形成, 导致阻塞。木质部中的水分一般在 0~-2℃ 间冻结。木质部阻塞后, 水分的部分传输仍继续, 尽管传输速率很低 (约为一般传输率的 3%)。这种缓慢的水分运动可能是通过晚材管胞或通过细胞壁孔隙进行的 (Tranquillini, 1982)。

霜冻伤害也与胞外冰晶的形成有关, 胞外冰晶造成胞质脱水和胞内冰晶的形成, 它们与膜和细胞器的伤害有关。胞内冰晶使细胞渗漏, 细胞水势急剧下降。抗冻机制主要是通过抑制胞外冰冻或细胞液的过冷性来防止胞内冰晶的形成, 此外是抗脱水的生化机制 (Steponkus, 1981)。

细胞壁组成成分的改变在防止冰冻中起着主要作用。例如, 细胞壁中果胶的沉积减小了细胞壁中微细管的孔径, 使其能承受更负的水势。木质部和靠近木质部的木质部薄壁细胞间的纹孔果胶构造, 使水保持于细胞中 (图 5-39)。春季, 果胶被酶解, 耐超冷的能力相应失去 (Wisniewski 等, 1991)。

超冷仅发生在-40℃左右的温度，低于这一温度，在无结晶核的情况下仍形成冰冻。

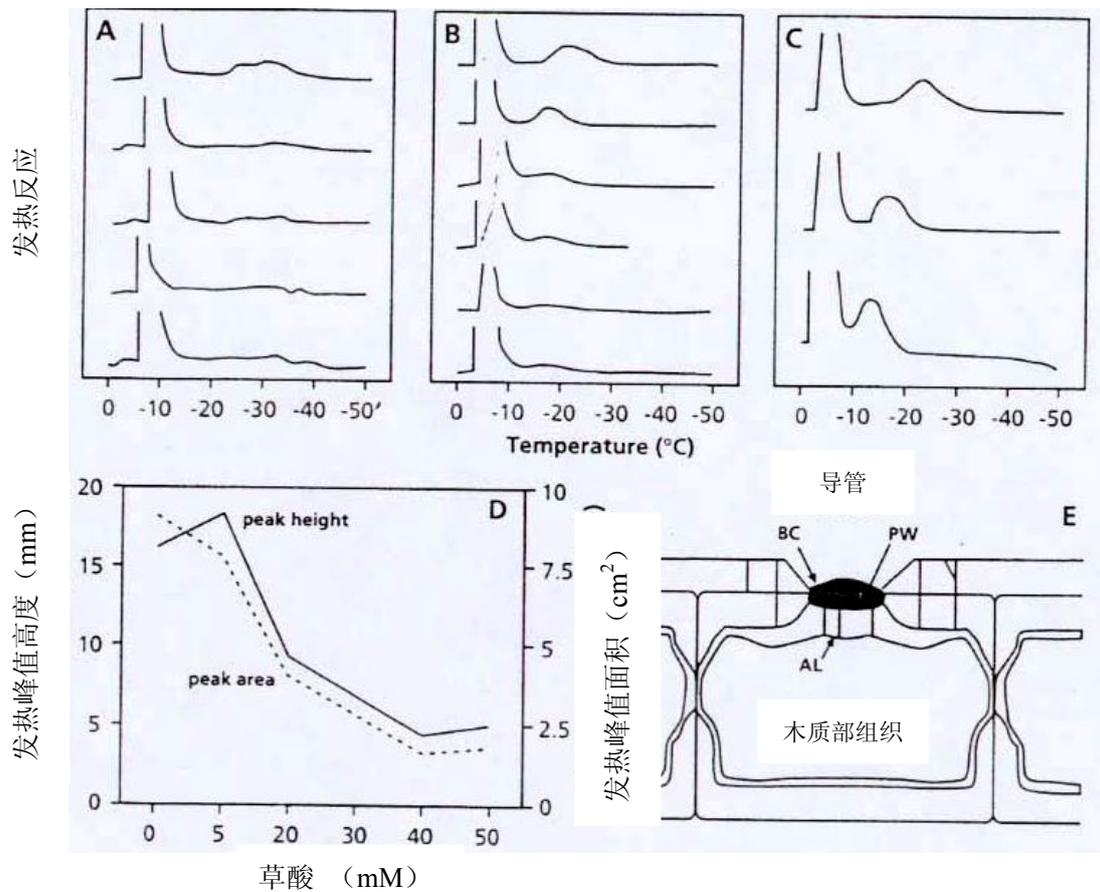


图 4-39 (A-C) 软化酶 (一种水解果胶的酶)、草酸 (结合钙, 担负果胶的交叉结合) 对发热反应的影响。左边的峰值是由于细胞外水分的冻结引起的。峰值向右降低或转化为较低温度, 是由于果胶质的移动。B 中数据在 D 中进行进一步图示为峰值高度和面积与草酸浓度的关系。(E) 桃树 (*Prunus persica*) 木质部与木质部射线间纹孔结构。纹孔膜由三层构成: 最外层的黑帽 (BC) 或花托样层, 初生胞壁 (PW) 和非晶形层 (AL)。通道演示了孔的大小或持续性如何影响一个处于超冷环境下的细胞

耐-40℃以下低温的亚北极树木, 超冷不起作用, 约-2~-5℃时开始冰冻, 但只在细胞壁。低温适应性是在秋季由光周期和低温诱导产生的, 涉及到不饱和脂肪酸膜脂的合成, 使其在低温下保持弹性, 还涉及到渗透活性溶质的产生。经过低温锻炼后, 夏季-3~-5℃下结冰的细胞在冬季可在-40℃下不结冰。亚冰冻温度下, 冰最先在细胞壁形成, 降低胞外流体的浓度。水分沿水势梯度流出细胞, 增加了胞间溶质浓度, 防止胞间结冰。抗冬季脱水的生化机制与沙漠中植物抗水分短缺脱水的机制相同。因此, 毫无疑问, 耐极端低温的植物也具有高的耐脱水能力。

10 耐盐性

盐生植物是生长于高 NaCl 浓度、低水势土壤中的植物, 它们把 NaCl 积累于液泡中。相反, 淡

土植物传输 NaCl 进入液泡的能力有限，不耐高盐分。淡土植物和盐生植物的胞质酶对高无机溶质浓度的敏感性很相似。盐生植物的耐盐机制将在矿质营养一章中进行讨论。

对于盐敏感植物，盐分通过影响水势影响水分吸收，降低根细胞的水分传导。钙通过一种还不清楚的机制可以减轻这种影响（Steudle, 1994）。

11 讨论

从本章——植物的水分关系中最终可以了解什么呢？首先，在很多生态系统中，水分是限制植物生长的主要因子，但不同的植物对水分限制的反应机制是不同的，表现出从避到耐的不同水平。一定水平（如根系）的耐性可引起另一水平（如叶片）的避性。植物已对环境中水分的有限供应获得了适应能力，而且所有植物不同程度地对缺水环境有驯化反应。

植物耐旱特性是高度相互依赖的（表 5-11）。要评价这些机制，基本要求是要具有足够的生物物理学、生理学和分子生物学的有关知识。如果目标是为了促进作物在干旱环境下的生长发育，那么这些评价十分关键。但并不是说其它的生态生理学知识不是同样重要或更为重要。事实上，早期生长旺盛和早花在很大程度上也能促进植物在全生育期的水分利用效率。

回生植物是干旱环境下植物应答水分短缺的最典型例子。在一定的阶段，曾认为，研究这些特殊的植物很离奇，从经济观点上看似乎没有意义。然而，现在已日益明确，成熟种子与叶片都对水分胁迫产生反应，回生植物表现出与成熟种子和叶片的许多相似性。因而，回生植物不仅可为研究水分胁迫抗性提供一种模型体系，也能为干旱区作物新品种的选育提供抗性基因源，应用前景是美好的。

表 5-11 对旱敏感和耐旱的常绿植物的主要特征特性

特征特性	对旱敏感种	耐旱种
最大蒸腾速率	高	低
最大光合速率	高	低
最大气孔导度	高	低
比叶面积	高	低
叶片大小	大	小
叶片长度	低	高
潜在生长率	高	低
根质比	低	高
叶片可溶性物质浓度	低	高

膨压失去点的水势	高	低
气孔调节	相同/不等轴	不等轴
气穴形成的安全系数	小	大
