

文章编号: 1000-4025-(2001)04-0761-05

压力室测定根系导水率方法探讨*

刘晚苟, 山 仑, 邓西平

(中国科学院、水利部水土保持研究所, 西北农林科技大学, 陕西杨陵 712100)

摘 要: 用压力室连续测定了玉米根系升压和降压过程的导水率。结果表明, 降压过程测得的根系导水率显著大于用升压过程的, 并且前者的相关系数大于后者。这种差异是由于这两个过程中质外体途径细胞壁空间含水量不同造成的。开始升压时, 由于细胞壁空间含水量低, 质外体途径阻力大, 导致非结构阻力; 随着压力的升高, 细胞壁空间含水量增大, 质外体途径导度增大, 减小甚至可以消除非结构阻力。降压法可以使根系快速复水, 消除传统方法因长时间复水所致根结构的改变。建议用降压法测定根系导水率。

关键词: 压力室; 升降压; 根系导水率; 方法

中图分类号: Q945.17 文献标识码: A

Probe the method of measuring root system hydraulic conductivity using pressure chamber

LIU Wan-gou, SHAN Lun, DENG Xi-ping

(Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: The hydraulic conductivity of maize root system was measured under ascending and descending pressure consecutively using a pressure chamber. The results showed that the hydraulic conductivity measured under descending pressure is remarkably greater than that under ascending pressure. The possible cause is that water content in intercellular spaces increased with increasing hydrostatic potential difference between soil solution and root xylem and, hence, increased apoplastic water flow. In the beginning of ascending pressure, the water content in intercellular spaces is low and apoplastic resistance is high, therefor results in non-structural resistance. With pressure increasing,

* 收稿日期: 2000-11-13; 修改稿收到日期: 2001-01-18

基金项目: 国家重点基础发展规划项目资助课题(G1999011708)

作者简介: 刘晚苟(1965), 男(汉族), 博士。E-mail: huwangou@163.com

the water content in intercellular spaces increases, and consequently reduces non-structural resistance in apoplastic pathway. It is concluded that the measurement of root system hydraulic conductivity under descending pressure can assure fast water recovery of root system, and therefore eliminates change of root structure that resulted from traditional long time water recovery prior to hydraulic conductivity measurement. We recommend the method of measuring root system hydraulic conductivity under descending pressure.

Key words: pressure chamber; ascending and descending pressure; hydraulic conductivity of root system; method

根系吸水是陆地高等植物赖以生存的基础,而其吸水能力的大小取决于导水率的大小。目前测定根系导水率的方法主要有压力室法、蒸腾法和根压法^[1]。这3种方法原理一样,都是利用根系的水流速率和根表与根木质部水势差的关系来估算根系的导水率,即 $L_p = J_v / \Delta P$, 其中 L_p 为根系的导水率, J_v 为通过木质部的水流速率, ΔP 为根表与根木质部水势差。具体来说,利用压力室法测定时, J_v 为切口木质部静水压力引起的水流速率, ΔP 为施加的静水压力;利用蒸腾法测定时, J_v 为植株蒸腾速率, ΔP 为土壤与根木质部水势差;利用根压法测定时, J_v 为切口木质部渗透水流速率, ΔP 为根压。蒸腾法测定速度慢,受环境因素如光强、温度、风速等的影响,并且木质部水势是用植株最下部一片叶的水势来估计的(这片叶用铝箔覆盖停止蒸腾),由于叶片不同部位水势有差异,所以影响测定的结果;根压法要测定木质部液汁的渗透势,速度慢,并且只估计了渗透条件下的根系导水率,测定值偏低;而压力室法操作简便且速度快,所以目前大多数测定根系导水率的实验采用此法。但压力室法也与前2种方法一样,特别对干旱处理过的植株,测定前至少要复水48 h以上,以消除根土界面阻力和恢复植物水分状况。有实验表明^[2],旱后复水48~72 h,促使 *Olea aleaster* 的根尖恢复生长并产生侧根和根毛。由此可见长时间复水改变了根的形态和结构,测定出的根系导水率并非原来根系的导水率。因此,快速消除根土界面阻力和恢复植物水分状况而不改变根系的结构是利用压力室测定根系导水率的关键。根据实验中观察到的升降压过程中根系导水特性的变化,本研究对利用压力室测定根系导水率方法作一探讨。

1 材料与方法

1.1 材料及培养

选大小一致的玉米 (*Zea mays* L.) 种子(陕单9号)放入带滤纸的培养皿中,加少量蒸馏水放入28℃恒温箱中培养,待胚根伸长到10 mm长时,移入直径18 cm高26 cm的白铁皮桶中,铁桶中的土来自中国科学院水土保持研究所试验田过2 mm筛的风干表土,土壤密度为 1.35 g cm^{-3} ,每Kg土掺入尿素5.8 g、磷酸二氢钾5.8 g。播种深度2 cm,每桶1株。播种后玉米移入步入式生长箱中(Conviron PGV36 controlled environments, Asheville, North Carolina, USA),生长箱内相对湿度为75%,昼夜温度为28/23℃,光

照长度为 12 h, 光量子密度为 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。用称重法使土壤水分含量保持在田间持水量的 50 %。

1.2 根系导水率的测定

植株在生长箱中生长 60 d 后, 加水使土壤饱和 24 h, 从茎基部切除地上部, 把铁桶放入自制的大压力室中, 切口通过带垫圈的孔露在室外。加压步骤为: 0.1 0.2 0.3 0.4 0.5 0.6 0.5 0.4 0.3 0.2 0.1 1 0.8 0.6 0.4 0.3 0.2 0.1 MPa。当切口木质部液汁达到稳态流时用吸水纸吸渗出液汁 60 s, 每个压力下收集 3 次, 通过精密电子天平(感量为 0.0001 g)称吸水纸吸水前后重量, 测定每个压力下达到稳态流时的单位时间木质部液汁流量(flow(Q), $\text{g} \cdot \text{min}^{-1}$)。而后打开压力室, 根冲洗后用甲基紫染色, 用图象分析软件(Image Analysis Software, CID, Inc. Vancouver, WA)测定根系的表面积。流量(设液汁的密度为 $1 \text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$)除以根表面积即得流速(flux(J_v), $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$), 用流速 J_v 对压力 P 作图, 回归直线斜率即得根系的导水率($\text{m} \cdot \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)^[3]。共测定 5 株玉米。

2 结果与分析

从图 1 可以看出, 随着压力的升高根系的水流量逐渐增大, 但压力与流量呈非线性关系, 起始阶段(0.1 ~ 0.3 MPa)增加很慢, 以后逐渐加快, 到 0.6 MPa 时达到最大。降压后, 流量逐渐下降, 但降压过程中各压力下的流量都大于对应升压过程中各压力下的流量, 并且流量与压力呈较好的直线关系, 各压力下的降幅没有显著差异。在压力从 0.1 MPa 迅速升到 1 MPa 而后逐步降到 0.1 MPa 过程中, 流量与压力也呈较好的直线关系。

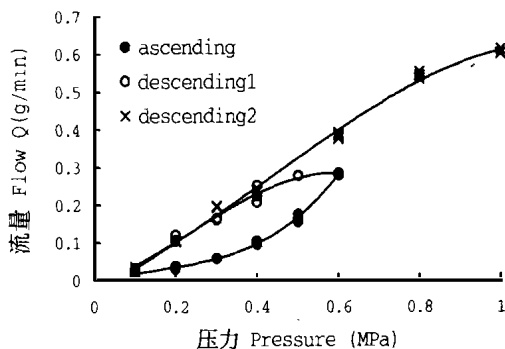


图 1 压力诱导玉米根系产生水流的一个典型示例

Fig. 1 A typical example for pressure-induced water flow in an excised maize root system

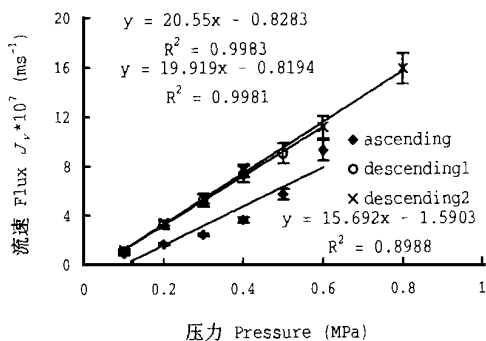


图 2 升压和降压过程中压力-水流速率关系
Fig. 2 Pressure-flux relationship under ascending and descending pressure

从图 2 可以看出 2 个降压过程中的根系导水率近似, 都大于升压的, 并且, 降压过程回归直线的相关系数高于升压过程的。经统计检验, 2 条降压过程的回归直线在 0.01 水平上无显著差异, 而这 2 条回归直线与升压过程的达到显著差异。

3 讨论

Mees 和 Weatherley^[4] 首先采用压力室研究根系吸水机制时就观察到降压过程的流量大于升压过程的, 遗憾的是他们没作进一步分析。Rieger 在实验中也观察到这种现象, 因无法解释而作为误差处理而舍弃*。Kramer^[5] 在向日葵、火炬松和白蜡树中观察到根系吸水速率滞后于蒸腾速率, 根系最大吸水速率不是发生在蒸腾速率最大之时而是在蒸腾速率降低过程中, 当切除根系后, 这种滞后效应(hysteresis)明显减弱。Running^[6] 在松树和 Hirasawa 等^[7] 在水稻中也观察到这种现象。很显然这种滞后效应是由根系引起的, Kramer^[8] 认为是由于根薄壁细胞的储水产生水容而致的。我们认为这种所谓的滞后效应是由于根系的导水率变化而引起的。根的运输途径可分为径向途径和轴向途径。一般认为根系水分传导的主要阻力位于径向运输途径中。径向途径可分为质外体途径、共质体途径和穿细胞途径。由于实验中很难把共质体运输和穿细胞途径区分开来, 所以把它们合称为细胞到细胞途径(cell-to-cell pathway)^[9, 10]。静水压力下(自然条件下为蒸腾拉力), 以质外体途径为主, 在升压过程中, 由于质外体途径存在未充水的细胞壁空间, 质外体途径导水率相对低, 其运输能力未得到充分发挥。随着压力增大, 细胞壁空间充水越来越多, 质外体运输所占比例增大, 根的导水率随之增大^[11]。当达到最大压力时, 细胞壁空间充水量达最大, 导水率也达到最大。降压后细胞壁空间充水量保持在最大压力下的水平, 所以保持高导水率。Clarkson 等^[12] 报道在正常蒸腾下 *Lotus japonicus* 根系导度(hydraulic conductance)存在日变化, 黎明前、上午 10:00 左右、中午、下午 3:00 左右和傍晚根系的导水度分别为 710、1 374、2 089、1 800 和 484 ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{root FW} \cdot \text{h}^{-1} \text{MPa}$)。进一步研究发现蒸腾速率对水通道蛋白 PIP1 的同源 mRNA 的丰度没有影响, 说明蒸腾速率对细胞到细胞途径导度没有影响, 根系导度改变是由于质外体途径导度变化的结果。这些与我们的结果非常相似。至于升压和降压过程中, 在 0.1 MPa 时的流量都很低且很接近(图 1), 是由于此时主要是渗透吸水, 而渗透吸水发生在细胞到细胞途径, 与质外体充水量无关。Kramer^[5] 实验中切除根系后没有滞后效应是因为植物输水阻力主要在根系, 阻力变化也主要发生在根系, 切除根系后的植株的导水阻力小且恒定不变, 所以没有滞后效应。因此我们认为降压过程根系水流量和导水率大于升压过程的是由于这 2 个过程中质外体途径细胞壁空间充水量不同造成的。

自从 Mees 和 Weatherley^[4] 首先利用压力室研究根吸水特点以来, 取得最大也是长期以来未得到令人信服解释的发现莫过于根的导水阻力随水流量的增大而降低。Fiscus^[13] 指出根的导水阻力随水流量增大而减小是由于溶质在木质部累积效应(additive effects)的结果; Passioura^[3] 曾经设想胞间联丝上有一个阀门或水通道的开闭; Steudle^[9],

Stuedle 和 Peterson^[10]则认为这是由于根的径向运输途径改变的结果。通过上面的讨论,我们认为造成水流量与驱动力不成线性关系即导水阻力随水流量的增大而减小是由于低压阶段根细胞壁空间充水量不足导致非结构阻力。目前用压力室测定根系导水率都是用升压法, 所得结果线性相关性差, 由于存在质外体途径非结构阻力, 这种导水率不能真正反映根系的导水特性, 此时的导水率我们称之为表观导水率(apparent hydraulic conductivity); 当上升到一定压力时, 细胞壁空间充水量接近饱和, 此时的导水阻力完全由结构因素决定, 我们称此时的导水率为潜在导水率(potential hydraulic conductivity)。

降压法可以减少复水时间, 消除由于复水时间过长而导致根系的改变(如根量、结构等)^[2], 升压后质外体充水, 减少因质外体充水度不够所造成的非结构阻力。施加较低压力系列就可得到相关性较好的回归直线, 既可避免由于加压过大造成对根系的伤害, 又可以节约气体。实际操作中, 首先升到任一压, 该压力下的流量可不测(该流量与降压各流量相关性差, 原因不清), 然后测定降压过程的导水率。

参考文献:

- [1] SALIENDRA N Z, MEINZER F C. Genotypic, developmental and drought-induced differences in root hydraulic conductance of contrasting sugarcane cultivars[J]. *J. Exp. Bot.*, 1992, 43: 1 209-1 217.
- [2] LO GULLO M, NARDINI A, SALLEO S, *et al.* Changes in root hydraulic conductance (KR) of *Olea oleaster* seedlings following draught stress and irrigation[J]. *New Phytol.*, 1998, 140: 25-31.
- [3] PASSIOURA J B. Water transport in and to roots[J]. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1988, 39: 245-265.
- [4] MEES G C, WEATHERLEY P E. The mechanisms of water absorption by roots. . Preliminary studies on the effects of hydraulic pressure gradients[J]. *Pro. R. Soc. Lond. Ser. B*, 1957, 147: 367-380.
- [5] KRAMER P J. The absorption of water by root systems of plants[J]. *Am. J. Bot.*, 1932, 19: 148-164.
- [6] RUNNING S W. Field estimates of root and xylem resistance in *Pinus contorta* using root excision[J]. *J. Exp. Bot.*, 1980, 31: 555-569.
- [7] HIRASAWA T, GOTOU T, ISHIHARA K. On resistance to water transport from roots to the leaves at the different positions on a stem in rice plants[J]. *Japan J. Crop Sci.*, 1992, 61: 153-158.
- [8] KRAMER P J, BOYER J S. Water relation of plant and soil[M]. Orlando: Academic Press, 1995.
- [9] STEUDLE E. Water transport across roots[J]. *Plant and Soil*, 1994, 167: 79-90.
- [10] STEUDLE E, PETERSON C A. How does water get through roots? [J]. *J. Exp. Bot.*, 1998, 49: 755-788.
- [11] STEUDLE E. Water uptake by roots: effects of water deficit[J]. *J. Exp. Bot.*, 2000, 51: 1 531-1 542.
- [12] CLARKSON D T, CARVAJAL M, HENZLER T, *et al.* Root hydraulic conductance: diurnal aquaporin expression and the effects of nutrient stress[J]. *J. Exp. Bot.*, 2000, 51: 61-70.
- [13] FISCUS E L. The interaction between osmotic and pressure-induced water flow in plant roots[J]. *Plant Physiol.*, 1975, 55: 917-922.