

木本植物木质部空穴和栓塞化研究(综述)

申卫军

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要 木本植物木质部空穴和栓塞化现象的发现至今已近 80 年历史, 国外学者对此做了较多的研究, 国内此方面的研究极少。木质部空穴和栓塞化研究是木本植物体内水分传输研究的前沿所在, 不同学者在不同地区对不同材料的研究结果各异, 争议颇多。本文对这一研究方向近年来的资料作了概括和总结, 包括栓塞化现象的发现、检测方法、诱因及形成机理、木质部栓塞化同输水结构间的关系等方面。

关键词 木本植物; 木质部空穴和栓塞化

中图分类号 Q944.66

XYLEM CAVITATION AND EMBOLIZATION IN WOODY PLANTS

Shen Weijun

(South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650)

Abstract The studies of cavitation and embolization are the advanced subject of xylem water transport problems in woody plants. There have been published many papers, but different viewpoints exist among different scholars. Based on the last 80 year' studies around the world, the literature about xylem cavitation and embolization is summarized and discussed in this paper, which include the parts of the discovery, measuring methods, induced factors, formation mechanism, the relationship between hydraulic architecture and xylem embolism, etc. The hot position of this field is also pointed in order to draw more interests in the study.

Key words Woody plant; Xylem cavitation and embolization

生命起源于水, 水分之于植物的生理生态重要性不言而喻, 它直接或间接地影响着植物的分布、形态甚至植物生长发育过程中的各种生理活动。对植物水分关系的研究包括细胞水分关系、水分的吸收、运输和散失、植物体内的水分平衡及水分胁迫对植物生理生态行为的影响等方面。水分在植物体内的传输, 尤其在高大木本植物体内的传输问题是植物水分关系研究中一个很重要的课题, 迄今, 人们已经认识到木质部管道分子(导管或管胞)是木本植物体内水分运输的主要通道。关于木质部内水分传导或树液上升的机理, 不同学者先后提出了根压、水分以蒸汽状态在树体内移动及活体论等机理, 可并非所有的植物都能产生根压, 并且大量研究都证

国家自然科学基金和中国科学院生物科学与技术特别支持项目资助

1998-04-28 收稿; 1998-09-14 修回

明木质部内的水分确是以液态形式进行传导的,直到爱尔兰学者 Dixon 和德国学者 Renner 提出了关于树液上升的内聚力学说(the cohesion theory)^[1],这一问题才得到较好解释。内聚力学说提出后经过了大约 3/4 个世纪的争论,其焦点主要在于木质部张力下水柱的不稳定性和木质部内存在的空穴(cavitation)与栓塞化(embolization)现象。

1 木质部空穴和栓塞化现象发现及其概念

最初发现空穴现象是在船桨设计时碰到的一种工程问题。在植物体内, Renner 和 Ursprung 首次用显微镜观察到一种蕨类植物(*Sporangia*)一年生环带细胞受 30 MPa 张力作用时发生的空穴化现象^[2]。Peirce 是最早用液氮冷冻实验演示枝条木质部内空穴化现象的学者^[3]。相继有学者在蕨类植物的子囊细胞、大豆根系中观察和检测出了空穴和栓塞^[4]。后来大量的研究都证明空穴和栓塞化现象是植物体上很易发生的一种“平常事件”^[4,5]。由于缺乏较有效的定量研究空穴化现象的方法,很多植物生理学家曾认为假如内聚力学说正确,则空穴化现象当是非常罕见的。但是后来的研究都表明,内聚力学说的正确性并不与空穴化现象相矛盾,相反,空穴化现象恰恰是内聚力理论最有力的证据。

从物理学角度来说,把一根末端封闭充满水的长玻璃管竖起来,开口一端浸在水中,那么,在气压计高度处的压力为 0,而在此高度以上水就会变成蒸汽,也即会发生真空沸腾,甚至在 0℃ 以下也会沸腾,把这种形成水蒸汽而使其蒸汽压达到或低于液态水蒸汽压的现象称为空化或空穴化^[6]。就植物体来说,对空穴和栓塞化概念的观点主要有两种,两种观点的主要分歧在于栓塞化的形成机理上。其一是早期以 Tyree 等为代表的学者基于内聚力学说的观点,认为空穴和栓塞化是同一过程的两个阶段,从空穴转化为栓塞需几分钟或几小时的时间^[3];其二为近年来诸多学者以“空气充散假说”为基础的观点,认为空穴和栓塞化现象是同时发生的^[7],但目前还没有一个明确的能为广大学者所接受的空穴与栓塞化的概念。

依据内聚力学说,木质部内的水柱是连续的,并且处于一定的张力(负的木质部压力势)下,也即木质部大多情况下都是在低于真空的压力(一般为 -1~-2 MPa,很少降至 -10 MPa)下运输水分的,因此木质部作为一种水分传输系统,从物理学角度来讲,是在其可能性的边缘进行运作,有学者形象地称之为“脆弱的管线”(the vulnerable pipeline)。水的蒸汽压要高于真空状态,因此亚真空状态下木质部内的水分也处于一种亚稳态。木质部内水柱的抗张强度是有限的,当因水分胁迫等因素使张力增大时,木质部内水分就会向蒸汽阶段过渡以求平衡, Tyree 等把这种过渡阶段的突然变化定义为空穴化^[3],引起这种突然变化大致需 -1~-5 MPa 的张力。因空穴事件而留下的空腔很快便会被从周边组织液或大气空间逸出的气体(空气)所填充,这一过程称之为栓塞化^[3]。然而,木质部空穴和栓塞化所需的水势远高于 -5 MPa,一般来说为 -1 MPa 左右或更高^[8]。在如此高的水势下,植物木质部管道内是不会发生类似上述物理实验中的真空沸腾现象,由此也可看出,在解释生物体的生理现象时,仅从物理学的角度出发是远远不够的。

“空气充散假说”认为,木质部管道内的栓塞是由于空气自外界大气空间或者在已栓塞化的木质部管道内,经由管道间纹孔膜上的微孔充散至充水管道内所形成,因而空穴和栓塞化是同时发生的。这一学说自 Zimmermann 提出后^[9],得到越来越多学者的支持^[10-12],笔者的实验也支

持这一假说^[13], 并认为木质部栓塞化实质上是由于水分胁迫和维管病害等诱因, 空气或病毒粒子经由木质部管道壁上的纹孔膜进入充水管道, 使木质部输水能力下降、从而影响植物体正常的生理生态行为的一种生理现象。

2 空穴和栓塞化的检测方法

检测空穴或栓塞化的方法大体可概括为以下几种: 解剖学方法, 重力法, 空气动力学方法, 音频(低频)检测法, 超声波检测技术, 水力学方法。Sperry 等在水力学方法的基础上发明了一种称之为“冲洗法”(flushing method)的栓塞检测方法。在上述方法中, 超声检测法和“冲洗法”以其简便准确而得到广泛应用, 下面分别述之。

2.1 声波(低频)检测法和超声波检测法

木质部管道内产生一个空穴可导致一次快速的液体张力的释放, 张力释放时会产生一种声波发射(acoustic emissions, 简称 AEs), 这些 AEs 可通过音频(低频)传感器和放大器检测出来。Milburn 等检测出了很多树种上的 AEs^[15], 证明了 AEs 的产生的确与空穴化有关, 并发现任何一种增加或减少蒸腾速率的因素都可使 AEs 的数量增加或减少。在使用声频检测法测定木质部内的空穴化时, 由于其发射的信号弱, 不易检测, 且易被因仪器或人为处理材料时所引起的噪音所干扰, 这样就必须把材料放在隔音室内进行测定, 并且在测量过程中不能触及材料, 野外实验就更难于进行, 这给实验带来了极大的不便。尽管这一方法存在着上述缺陷, 声频检测法使对植物体内空穴化的研究迈出了重要的一步。

1983 年, Tyree 等从机械上改进了 AAE 技术^[4], 使用超声波传感器和放大器来检测频率范围在 0.1–1 MHz 的信号, 从而滤除了由实验过程中振动等因素所造成的干扰, 并可同时进行其他水分参数如木质部水势、气孔传导率等的测定。经过大量的实验^[16–18], 证实了超声波发射数(ultrasonic acoustic emissions, 简称 UAEs)的确由木质部管胞内产生的空穴所致, 而非木质部细胞壁的变形或木纤维断裂所引起。UAEs 开始出现的木质部水势阈值约在 -1 MPa, 而且在小的茎段或枝条上, 每个空穴只会诱导产生一个 UAE。后来又通过改进计数器等方式^[19], 提高了 UAE 信号与噪音比, 使超声波技术在研究木质部空穴化方面更趋完善。

UAE 技术在针叶树上的研究较多, 而在阔叶树上的研究较少。有些研究只测定了 AAEs^[15,20], 有些研究只测定了 UAEs^[4,18]。据 Ritman 和 Milburn 对两种技术的对比研究^[21,22], 茎段(枝条或整个植株)脱水期间木质部内的空穴化可引起较宽频率范围的声波发射, 既包括 AAE 也包括 UAE。较大尺寸的导管可同时产生 AAE 与 UAE, 而纤维素分子及小导管(或管胞)则仅产生 UAE, 即大导管产生较低频率的信号, 而小导管或管胞则产生较高频率的信号。随后他们在 *Sporangium* 一年生环带细胞上的研究证实了这一假说, AAEs 在整个 *Sporangium* 植株上都能检测到, 而 UAEs 只在小的环带细胞上可检测出。在不同树种(阔叶树和针叶树)、树体的不同部位(茎段、枝条、整个植株)和不同长度的测定样品上, 植物组织上 AAE 产生的速率要比 UAE 低, UAE 在检测针叶树的较短切段时效果最好, 随切段长度的增加, AAE 的检测效果提高, 而 UAE 的检测效果则下降, 单位长度上产生的 AAE 和 UAE 的总数在针叶树上要比阔叶树上多。因此, 在使用声波检测法(包括低频和超声检测法)时, 应根据所测定的树种, 样品

大小来决定用哪种方法。Ritman & Milburn 研制出一种双探头的声波检测仪可同时检测待测样品上的 AAEs 与 UAEs^[22], 这种仪器将具有更加广阔的应用前景。

2.2 水力学检测方法—冲洗法

木质部管道栓塞化最主要的后果是引起了木质部导水率的下降, 如果木质部管道内产生了栓塞, 无疑会增加水分传导的阻力, 据此, Sperry 设计出了一种在一定压力梯度下测量茎段内水流阻力变化从而定量表示栓塞化程度的方法, 称此为水力学方法, 其他学者的研究也表明可通过测定木质部管道内水流阻力的变化来衡量木质部栓塞程度。1988年, Sperry 等进一步完善了水力学方法, 用特殊溶液在一定压力梯度下“冲洗”枝条木质部内的栓塞, 称之为“冲洗法”^[5]。由于木质部导管或管胞壁上纹孔的直径极小, 若冲洗液中基本粒子或微气泡的直径大于纹孔直径, 在测定时会引起导水率下降, 冲洗后绝对导水率下降也与所用冲洗液的种类有关。可引起导水率下降的冲洗液有蒸馏水、10 mol/L NaCl 溶液、混合盐溶液(1 mol/L NaCl, 0.5 mol/L CaCl₂, 0.2 mol/L KCl)、苹果树树液、柠檬酸(10 mol/L, pH4.0); 可阻止下降的溶液有: 甲醛(0.05%和0.5%)、戊二醛(0.05%)、柠檬酸(10 mol/L, pH<3.0)及草酸(10 mol/L, pH1.3-2.4), 用这些溶液冲洗两周时间也不会引起下降。张硕新在测定13种树种的导水率时^[23], 比较了四种溶液(草酸 0.01 mol/L、氯化钙 0.0001 mol/L、亚硫酸钠 0.01 mol/L 和抗坏血酸 14.2 mmol/L)对不同树种在不同时期测定时的适用情况, 发现 14.2 mmol/L 的抗坏血酸溶液最佳。据笔者的实验^[14], 用 14.2 mmol/L 的抗坏血酸溶液对不同树种测定时, 其引起导水率下降的时间长短不同, 总的来说, 引起针叶树下降的时间短, 而阔叶树时间长, 因此, 对不同树种采用不同的“冲洗液”可能更为合适, 但却给研究的可比性带来困难, 这是急需解决的问题之一。

目前, 由于冲洗液而引起导水率在短期(<4 h)内下降的原因还不甚明确, 有学者认为是空穴和某些特殊物质、周围组织膨胀使导管或管胞直径变窄、电解质渗透及纤维间纹孔膜膨胀等原因所引起; 经较长时间(≥4 h)冲洗, 导水率下降的主要原因是由于导管内微生物增殖所致^[5]。在测量导水率(单位压力梯度上水流的流速)时, 切段长度对测定结果影响不大, 而在同一个枝条上, 不同部位却对测定结果有影响, 基部和顶部切段测出的导水率要比中间的切段小, 节部在导水率测量上的影响不甚明显^[24]。运用冲洗法所测量出的是栓塞化的累积结果。由于测量时是在一定压力推动下冲洗待测材料, 故此方法具有一定的破坏性, 所以即使在相同的压力梯度下, 可能对不同树种的破坏程度不同, 破坏大的导水率下降的时间就短, 但因其简便, 而且与栓塞对水分传导所造成的影响, 即导水率下降直接相关, 因而此法优于声波检测技术, 更适合于测量较长时期内不同因素所引起的栓塞化程度。

除上述检测方法外, 还有一种称之为光密度测定的测定方法^[25], 这种方法主要是以 γ 射线测量木质部密度的变化从而定量表示栓塞程度。所有检测方法都各有其优缺点, 如声波检测技术和光密度测定法是非破坏性的, 可用于在田间进行连续观测, 但却不能衡量栓塞化后样品导水能力的下降, 而且也不能区别来自木质部导管和木质部其他部位(如纤维)的音频信号。由于声波信号的强弱依赖于其频率的高低, 而且这种振动波是经过胞壁传导的^[26]。声波检测在很大程度上就依赖于其木材的密实程度及传导系统的几何形状, 这也意味着对不同树种、树体不同部

位的组织进行测量时, 达到传感器信号的衰减程度就存在着差异。水力学方法必须在水势接近 0 MPa 时才能测量水流阻力, 这与自然状况有一定差距。声波(低频)检测法受人为或环境因子干扰太大。解剖学方法主要是用液氮冷冻栓塞化的枝条或茎段后, 作超薄切片在扫描电镜下观察栓塞化木质部管道内的气泡, 耗时较多。因此, 将超声检测与冲洗法结合使用较好, 解剖学方法在研究植物种演化和遗传改良问题时很有用。使用何种方法, 宜根据研究目的和具体情况而定。

3 木质部空穴和栓塞化的诱因及形成机理

任何使木质部张力增加的因素都可能引起木质部空穴化或栓塞化, 目前已知的诱因有水分胁迫(自然的或人为的)、冬季木质部管道内树液结冰及一些维管病害等。

3.1 水分胁迫引起的木质部空穴和栓塞化

世界上约有 1/3 的地区属于限制树木达到最大生长量的干旱地区, 干旱是一个使植物产生水分亏缺(水分胁迫)的环境因子, 而木质部栓塞化最常见的诱因是水分胁迫, 可见木质部栓塞化在干旱或半干旱地区是非常普遍的。

水分胁迫直接引起木质部水势下降, 张力增加, 即使在离体茎段或枝条上也如此。已提出的解释水分胁迫引起木质部空穴和栓塞化的机理有很多种, 最简单的一种就是认为木质部压力变负时, 木质部内的水分子就克服分子间内聚力而发生蒸发, 从而形成空穴, 进而栓塞化。然而蒸发所需的负压要比实际观测到的可引起栓塞化的张力负得多^[27], 因此活的植物体上木质部管道内发生蒸发的可能性是非常小的。

最初提出的空穴形成机理有五种: i. 电离辐射的吸收; ii. 核磁共振; iii. 张力振荡; iv. 有孔壁上弯液面的破裂; v. 弯曲机理。这些机理都是从纯物理学的角度来考虑, 均不能完美地解释植物木质部内发生的空穴化现象, 因这些机理多适合于水势低于 -5 MPa 时的情况, 而植物体在 -1 MPa 左右即可产生空穴与栓塞化。后来 Pickard 提出了两种适合张力范围在 -5 - -1 MPa 空穴化形成机理: 气泡在液体中形成的同型成核作用与在固液表面上形成的异型成核作用^[27], 它们也得到了许多学者的支持^[3,28], 却不能说明气泡的来源和输送机制, 最后被 Cochard 等的实验所否定^[8]。

Zimmermann 提出的“空气充散假说”(air seeding hypothesis)得到了越来越多研究者的支持^[9]。木质部管道内连续水柱的抗张强度是有限的, 当水势下降超过一定阈值后, 水柱即会断裂, 外来的微气泡就会进入原本充水的管道, 形成栓塞, 阻滞水分的运输。充散假说认为, 木质部管道内的栓塞是由于空气泡自外界大气空间或者已栓塞化的管道内, 经由管道间纹孔膜上的微孔传送到充水管道内所形成, 这一学说的主要依据是毛细管作用和诱导栓塞所需的木质部张力与纹孔膜上气泡的压力相似^[10,11]。尽管充散假说用于解释因水分胁迫引起的木质部栓塞化已为广大学者所接受, 但还有很多细节值得进一步研究, 如栓塞时空气的来源和途径仍存在争议, 对纹孔膜的理化性质、纹孔塞封闭功能等方面的了解还相当浅薄。

3.2 冬季木质部树液结冰引起的空穴和栓塞化

木质部树液结冰的确可引起木质部空穴和栓塞化, 并且木质部树液结冰期间气泡的形成速

度及大小由成冰速度的大小所决定^[30,31]。空气溶于水而不溶于冰,因此溶解在木质部树液中的空气在树液结冰时就从溶液中逸出,由于张力的变负气泡会扩大,进而栓塞化,此即为树液结冰引起木质部栓塞的冻融交替(freeze-thaw cycles)机理^[32]。有实验表明树液结冰时针叶树木质部的透水性并未受影响^[33],对此的解释是结冰时管胞内产生的空穴,其扩散因结冰管胞中产生的高压而受阻,这是由于管胞上的具缘纹孔因高压或纹孔膜上形成的冰水界面使纹孔关闭,从而阻止了空穴在管胞间的扩散。也有实验证实了结冰期间所产生的高压,并且在结冰木质部管胞内发现了未关闭的和关闭着的具缘纹孔^[31]。但 Sucoff 也提出了与此假设相反的观点^[34],认为结冰时空穴可从结冰管胞移向未结冰管胞,结冰时未产生压力,消融时只有 1/11 的管胞发生空穴化。虽然在针叶材内空穴有否经纹孔膜扩散上存在歧意,但两者都承认是冻融交替引起了木质部空穴化。

另一种机理为结冰木质部管道内冰的升华作用。这一机理主要源自 Sperry 等的实验^[35],他们认为糖槭上发生的栓塞化现象主要是由于冰的升华作用所引起,因为栓塞主要位于树干南边受太阳直射的一面,而且他们认为在解释木质部内因结冰所引起的栓塞化时,升华作用和冻融交替很可能都起作用^[32]。虽然木质部树液结冰所引起的栓塞不如水分胁迫那么普遍,但笔者在实验过程中发现^[14],木质部栓塞脆弱性大的树种在经过寒冷的冬季后,早春时其一年生枝梢多枯死,而木质部栓塞脆弱性相对较弱的树种却没有这种现象,因此木质部栓塞化可能与树种耐寒性也有一定关系,值得进一步研究。

3.3 维管病害引起的木质部栓塞化

对因维管病害引起的木质部栓塞研究较少。有实验证明在感病的榆树上有一种真菌(*Ceratocystis ulmi*)可引起榆树木质部导水率的下降^[36],甚至可引起气孔关闭、蒸腾下降或幼苗萎蔫,而且对导水率下降的影响程度与起作用毒素分子量大小有关^[37]。Alfen & Turner 用一种分子量相似的多聚糖来代替从 *Ceratocystis ulmi* 分离出的毒素,结果在不同的植物(*Ulmus americana*, *Medicago sativa*)上得出的结论相似,即一定分子量的化合物可引起维管栓塞。

Tyree & Sperry 曾假设充散假说亦可解释病害所引起的维管栓塞^[1],这种假设基于以下两种解释,一种与人们普遍认为的一样,由于病原体导致气孔运动改变或干扰了根部吸水,从而引起水分胁迫继而木质部管道栓塞化;另一种是因病原体使气泡扩散的临界压力值降低,故在水势较高时就发生栓塞化,如用草酸可使糖槭茎发生气泡扩散的临界压力值大大降低^[35]。真菌丝穿透胞壁亦可引起木质部管道栓塞化,Zimmermann 对此做了详尽的论述^[9],此处从略。

4 木质部栓塞化同输水结构(hydraulic architecture)之间的关系

输水结构一词由 Zimmermann 提出^[9],用它来描述整个树体上茎导水率与其结构之间的关系。维管植物体内的水分流动主要是经过木质部管道分子,即导管和管胞来进行的,水流在成熟的导管中比在管胞中传导快,在宽管道中要比在窄管道中传导快。建立管道分子结构与其中水流之间的关系对于理解植物体内的水分流动十分重要和必要。首先介绍几个与输水结构有关的导水率的概念。

i. 绝对导水率(the absolute hydraulic conductivity, 简称 K_a), 这也是通常所说的导水

率, 即单位压力梯度下流经离体茎段水流的流速。

$$K_h = F/(dp/dx) \quad (1)$$

式中 F 为流速 (单位时间内的水通量), dp/dx 为压力梯度。十九世纪, Hagen 和 Poiseuille 分别独立地获得了计算流体流经一束圆柱形管道时导水率的方程^[2], 即 Hagen-Poiseuille 方程:

$$K_h = (\pi \rho / 128 \eta) \times \sum d_i^4 \quad (2)$$

式中, K_h 为一束不同直径的管道在单位压力梯度下的传导率; ρ 为流体的密度 (kg m^{-3}); η 为流体的动态粘滞度 (MPa s^{-1}); d_i 为第 i 个管道的直径 (m); n 为管道的总数量。把按此方程计算出的 K_h 称为理论导水率。

ii. 特殊传导率 (the special conductivity, 简称 K_s), 用 K_h 除以木质部边材横截面面积时, 即得到 K_s 。它是茎段横切面上孔隙度大小的反映。

$$K_s = K_h/A_s \quad (3)$$

式中 A_s 为边材横截面面积。

iii. 叶特殊传导率 (the leaf special conductivity, 简称 LSC), 用 K_h 除以所测茎段支持的总叶面积时, 即得到 LSC。由 (1) 式及蒸腾速率的计算公式可得出:

$$dp/dx = E/LHC \quad (4)$$

式中 E 为蒸腾速率。由上式可知, 在相同的蒸腾速率下, LSC 越大, 茎段供水给叶子所需的压力梯度就越小, 也即茎段的输水能力越强。

iv. 虎伯值 (the Huber Value, 简称 HV), 此概念由 Huber 提出^[2], 把茎或枝条木质部横截面面积 (或边材横截面面积) 除以所测茎段或枝条支持的叶面积 (或叶重) 定义为虎伯值。由 (3)、(4) 两式知:

$$LHC = HV \cdot K_s \quad (5)$$

v. 水容 (water-storage capacity, 简称 C), 把植物组织水势每变化 1 MPa 所能得到的水量称为贮水容量或水容。习惯上把水容 C 定义为单位体积或干重的组织, 或单位叶面积上水势每变化 1 MPa 所能得到的水量称为水容。

$$C_{\text{stem}} = \Delta w / (\Delta \phi \cdot V) \text{ 或 } C_{\text{leaf}} = \Delta w / (\Delta \phi \cdot A_l) \quad (6)$$

式中 Δw 为水量差, $\Delta \phi$ 为水势差, V 和 A_l 分别为组织的体积及叶面积。

以上是五种描述植物输水结构导水率的 5 个重要参数, 各参数之间既相互独立又存在着联系。用 Hagen-Poiseuille 方程计算出的理论导水率与在不同的植物种 (裸子植物、被子植物及蕨类植物) 上实测出的导水率相比, 一般都约大 2 倍^[1,38]。但 Hagen-Poiseuille 方程说明了管道直径在决定木质部导水率上的重要作用。理论值与实测值之间的差异受很多因素影响。参数 LSC 在比较相似直径茎段的导水能力时非常有用。

木质部栓塞化与木质部输水结构之间存在一定的联系, 普遍认为直径大的木质部管道要比小的易栓塞化^[9,39]。但最近的很多研究都表明这一关系在种内比较时成立, 同株树体上, 木质部栓塞脆弱性与茎或枝的直径有关, 茎或枝的直径越大, 则木质部栓塞脆弱性越大^[12]; 生长季节糖槭 (*Acer saccharum*) 大枝内的栓塞化程度比小枝严重, 而在冬季则恰好相反^[35]; 同一茎段上, 大导管要比小导管脆弱, 同一年轮内, 早材导管 (或管胞) 要比晚材导管 (或管胞) 易空穴

化, 木材学上的研究也表明脱水期间晚材保持透水的时间要比早材长^[1]。

很多植物种和植物体的不同部位存在着“水流限制区”, 这些限制区一般位于节部或叶痕处^[41-43]、根到茎的过渡区^[44]、枝条间的连接处^[45]。由于这些区域管道直径较小, 而且导管或管胞的末端多位于枝条节部, 不仅较窄木质部管道对空穴化的抵抗能力强, 节部的导管末端也限制了气泡在管道内的扩散, 因此很多学者都认为这些区域为“安全区”。这些区域与节间相比, 其LSC(叶特殊传导率)小而HV(虎伯值)大。依据Hagen-Poiseuille定律, 木质部导水率与导管或管胞直径的4次方成正比, 因此这些区域的传导效率就低。在不同的树种之间也存在着这种关系, 相似尺寸环孔材树种茎或枝条的导水率要比散孔材树种和针叶树的高, 而环孔材树种要较其它树种木质部栓塞脆弱性大^[9,13,29], 输水结构的有效性与安全性不可兼得。植物体可采取多种途径来防御栓塞化造成的危害, “分节假说”(the segmentation hypothesis)认为一个植物体所有输水结构特征都具有把栓塞化的危险限制在最小的和最外围的可消耗器官上, 从而保护那些代表年生长量和碳水化合物积累较多的器官^[9]。

在树种间进行比较时, 木质部栓塞的脆弱性与管道类型、大小及茎或枝的直径之间均不存在上述关系^[45,46]。而与纹孔膜透气性, 纹孔大小密切相关, 透气性和纹孔直径越大, 木质部栓塞脆弱性越大^[8]。

纹孔膜在木质部水分传导上充当了重要的角色, 因为它是水流从一个导管(或管胞)流向另一个导管(或管胞)的入口^[47]。它对导管或管胞内的蒸腾流起微过滤作用, 对水分的自由流动没有影响, 但可限制从导管间经过的气泡及病毒粒子^[37]。纹孔膜是导管壁上最薄的部位而且其上具有大量的微孔, 这些微孔成了气泡在导管间进行传递时可调节的入口, 木质部栓塞化不仅是对水分胁迫的反应, 而且也是对纹孔膜透气性增加的反应。当受到水分胁迫的伤害时, 纹孔膜上的微孔可象一种膜瓣一样阻止空气或蒸汽泡扩散进充水管胞。导管或管胞内水流的主要阻力存在于纹孔膜上, 对大导管尤其如此^[38]。纹孔膜阻力也主要决定于其上微孔的形状、大小和多少, 微孔的直径越小, 气泡通过时所需的张力就越大, 导管越不易受栓塞化的危害。

纹孔膜的孔隙度也在一定程度上决定了导管栓塞的脆弱性^[2]。纹孔膜的透气性和透水性对导管(或管胞)内气泡及水流的传输起重要的调节作用, 而且在遭受水分胁迫时纹孔膜透气性会增加, 这是对水分胁迫的适应性反应。纹孔膜的超微结构、理化性质和功能及其与木质部栓塞化之间的关系将是今后的研究方向, 而且在研究植物对环境胁迫的适应性反应如植物耐旱性具有重要意义。

5 展望

综上可看出, 木质部空穴和栓塞化是木本植物遭受水分亏缺等环境胁迫时产生的木质部功能障碍, 对这一生理现象的研究还很不成熟, 好多方面都未定论。我国存在大面积的干旱与半干旱地区, 生长于这些地区的木本植物都不同程度地受干旱胁迫的影响, 因此而产生的木质部空穴与栓塞化也不同程度地影响着木质部输水给叶面, 从而影响整个植物体正常的生理活动, 限制其生长发育。近来的许多研究都表明木质部栓塞的脆弱性可能与植物耐旱性存在着密切的关系, 至今对植物耐旱性研究多局限于叶片、根系等部位, 因此探明木质部栓塞脆弱性与植物

耐旱性的关系, 尤其是木质部管道壁上的纹孔与纹孔膜抵御木质部空穴与栓塞化的机理, 就有可能突破传统的植物耐旱机理理论, 这具有非常重大的理论意义。另外, 栓塞化的木质部是如何恢复的, 其恢复机理何在, 揭示这些规律在植物生理生态学上都具有重要价值, 不仅对造林树种的选择有指导意义, 而且在苗圃经营管理上也有重要的参考价值。

参考文献

- 1 Tyree M T, Sperry J S. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Ann Rev Physiol Mol Biol*, 1989, 40:19-38
- 2 Tyree M T, Ewers F W. Tansley Review No. 34, The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol*, 1991, 119:345-360
- 3 Tyree M T, Dixon M A. Water stress induced cavitation and embolism in some woody plants. *Physiol Plant*, 1986, 66:397-405
- 4 Tyree M T, Dixon M A. Cavitation events in *Thuja occidentalis* L. ultrasonic acoustic emissions from the sapwood can be measured. *Plant Physiol*, 1983, 72:1094-1099
- 5 Sperry J S, Donnelly J R, Tyree M T. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant Cell Environ*, 1988, 11:35-40
- 6 Salisbury F B, Ross C 著. 北京大学生物系等译. 植物生理学. 北京: 科学出版社, 1981, 88-106
- 7 Salleo S, Lo Gullo M A. Different aspects of cavitation resistance in *Ceratonia siliqua* L., a drought-avoiding Mediterranean tree. *Ann Bot*, 1989, 64:325-336
- 8 Cochard H, Cruiziat P, Tyree M T. Use of positive pressures to establish vulnerability curves, further support for the air-seeding hypothesis and implications for pressure-volume analysis. *Plant Physiol*, 1992, 100:205-209
- 9 Zimmermann M H. Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, Berlin, 1983
- 10 Lewis A M. A test of the air-seeding hypothesis using *Sphagnum* hyalocysts. *Plant Physiol*, 1988, 87:577-582
- 11 Sperry J S, Tyree M T. Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiol*, 1988, 88:581-587
- 12 Sperry J S, Tyree M T. Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant Cell Environ*, 1990, 13:127-436
- 13 张硕新, 申卫军, 张远迎等. 几个耐旱树种木质部栓塞脆弱性的研究. *西北林学院学报*, 1997, 12(2):1-6
- 14 申卫军. 几种木本植物木质部栓塞化及耐旱特性的研究. *西北林学院硕士学位论文*, 1997
- 15 Milburn J A. Cavitation in *Ricinus* by acoustic detection: induction in excised leaves by various factors. *Planta (Berl.)*, 1973, 110:253-256
- 16 Jones H G, Pena J. Relationship between water stress and ultrasound emission in apple (*Malus domestica* Borkh.). *J Exp Bot*, 1986, 37(181):1245-1254
- 17 Tyree M T, Dixon M A, Tyree E L et al. Ultrasonic acoustic emissions from the sapwood of cedar and hemlock: An examination of three hypothesis regarding cavitations. *Plant Physiol*, 1984, 75:988-992
- 18 Tyree M T, Dixon M A, Thompson R G. Ultrasonic acoustic emissions from the sapwood of *Thuja occidentalis* measured inside a pressure bomb. *Plant Physiol*, 1984, 74:1046-1049
- 19 Tyree M T, Sperry J S. Characterization and propagation of acoustic emission signals in woody plants: towards an improved acoustic emission counter. *Plant Cell Environ*, 1989, 12:371-382
- 20 Milburn J A. Cavitation studies on whole *Ricinus* plants by acoustic detection. *Planta (Berl.)*, 1973, 112:333-342
- 21 Ritman K T, Milburn J A. Acoustic emissions from plants: ultrasonic and audible compared. *J Exp Bot*, 1988, 39(206):1237-1248
- 22 Ritman K T, Milburn J A. Monitoring of ultrasonic and audible emissions from plants with or without vessels. *J Exp Bot*, 1991, 42(234):123-130
- 23 张硕新. Cavitation and Embolization in the xylem of woody plants. Ph. Thesis D. Agricultural University Vienna, 1993
- 24 Chiu Shauting, Ewers F W. The effect of segment length on conductance measurements in *Lonicera fragranfissima*.

- J Exp Bot, 1993, 44(258):175-181
- 25 Dixon M A, Grace J, Tyree M T. Concurrent measurements of stem density, leaf and stem water potential, stomatal conductance and cavitation on a sapling of *Thuja occidentalis* L. *Plant Cell Environ*, 1984, (7):615-618
- 26 Lo Gullo, Salleo S. Three methods for measuring xylem cavitation and embolism: a comparison. *Ann Bot*, 1991, 67:417-424
- 27 Pickard W F. The ascent of sap in plants. *Prog Biophy Model Biol*, 1981, 37:181-229
- 28 Pallardy S G. Hydraulic Architecture and Conductivity: An Overview, Structural and Functional Responses to Environmental Stresses. Edited by Kreeb K H, Richter H, Hinckley T M. 1989, 3-19
- 29 Cochard H, Tyree M T. Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. *Tree Physiol*, 1990, 6:393-407
- 30 Robson D J, Petty J A. Freezing in conifer xylem: I. Pressure changes and growth velocity of ice. *J Exp Bot*, 1987, 38(196):1901-1908
- 31 Robson D J, Mchardy W J, Petty J A. Freezing in conifer xylem, II. Pit aspiration and bubble formation. *J Exp Bot*, 1988, 39(208):1617-1621
- 32 Tyree M T. Maple sap uptake, exudation, and pressure changes correlated with freezing exotherms and thawing endotherms. *Plant Physiol*, 1983, 73:277-285
- 33 Hammel H T. Freezing of xylem sap without cavitation. *Plant Physiol*. 1967, (42):55-66
- 34 Sucoff E. Freezing of conifer xylem and the cohesion-tension theory. *Physiol Plant*, 1969, 22:424-431
- 35 Sperry J S, Donnelly J R, Tyree M T. Seasonal occurrence of xylem embolism in sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.). *Amer J Bot*, 1988, 75(8):1212-1218
- 36 Alfen N K V, Turner N C. Changes in alfalfa stem conductance induced by *corynebacterium insidiosum* toxin. *Plant Physiol*, 1975, 55:559-561
- 37 Alfen N K V, Turner V A. Susceptibility of plants to vascular disruption by macromolecules. *Plant Physiol*, 1979, 63:1072-1075
- 38 Calkin H W, Gibson A C, Nobel P S. Xylem water potentials and hydraulic conductance in eight species of ferns. *Can J Bot*, 1985, 63:632-637
- 39 Zimmermann M H, Potter D. Vessel length distribution in branches, stem and roots of *Acer rubrum*. *IAWA Bull*, 1982, 3:103-109
- 40 Cochard H. Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree Physiol*, 1992, 11:73-83
- 41 Salleo S, Lo Gullo M A. Water transport pathways in nodes and internodes of 1-year-old twigs of *Olea europaea* L. *Giorn Bot Ital*, 1983, 117:63-74
- 42 Salleo S, Lo Gullo M A, Siracusano L. Distribution of vessel ends in stems of some diffuse- and ring-porous trees: the nodal regions as «safety zone» of the water conducting system. *Ann Bot*, 1984, 54:543-552
- 43 Salleo S, Rosso R, Lo Gullo M A. Hydraulic architecture of *Vitis vinifera* L. and *Populus deltoides* Bartr. 1-year-old twigs: II-the nodal regions as «constriction zones» of the xylem system. *Giorn Bot Ital*, 1982, 116:29-40
- 44 Lo Gullo M A. Xylem architecture as the desert shrub *Simmondsia chinensis* (Link.) Schneider. *Giorn Bot Ital*, 1989, 123:235-242
- 45 Davis S D. Susceptibility to xylem embolism as an index of drought tolerance in chaparral shrubs of California (USA). *Caring for the Forest: Research in a Changing World Abstracts of Invited Papers, IUFRO XX World Congress 6-12 August 1995, Tampere, Finland, Printed in Finland by Gummerus, Jyraskyla*
- 46 Neufeld H S, Grantz D A, Mcinzer F C et al. Genotypic variability in vulnerability of leaf xylem to cavitation in water-stressed and well-irrigated sugarcane. *Plant Physiol*, 1992, 100:1020-1028
- 47 Zimmerman M H, Brown C L. *Tree: Structure and Function*. Springer-Verlag, New York, 1971