

## 植物木质部导管栓塞

李卫民\*, 张佳宝

中国科学院南京土壤研究所, 南京 210008

## Embolism in Xylem Vessel of Plants

LI Wei-Min\*, ZHANG Jia-Bao

Nanjing Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

摘要: 植物木质部栓塞直接影响植物体内的水分传输, 文章对近年来植物木质部导管栓塞的时空分布规律、栓塞修复的微观过程, 以及根压与作物木质部导管栓塞的关系研究进展作了概述。

关键词: 栓塞; 根压; 土壤水分胁迫

植物叶片蒸腾时, 水分在植物木质部导管中的传输是由蒸腾拉力驱动的, 当蒸腾拉力超过木质部内部水柱的抗张强度时, 水柱就会断裂并快速形成一个扩大的空腔, 根据气种假说(air seeding hypothesis), 空腔周围组织液中溶解的气体经过纹孔膜进入空腔并阻断水分运输(Tyree 和 Zimmermann 2002), 即栓塞(图 1)。干旱、土壤质地、土壤养分、冻融交替和机械损伤等都会导致植物栓塞(Meinzer 等 2001; Mayr 等 2006)。

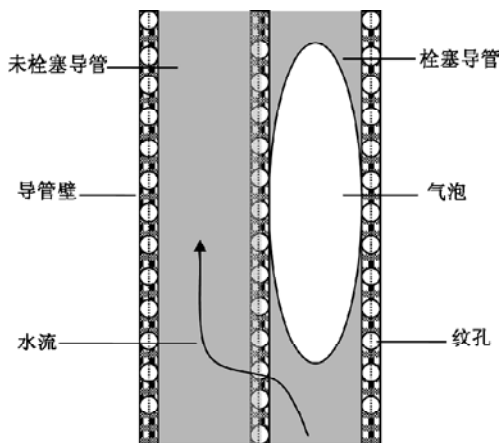


图 1 气泡形成的栓塞阻断水流示意

栓塞对植物最直接的影响就是阻断水分在植物体内的运输, 植物木质部导水率可下降 20% (Tyree 和 Ewers 1991), 干旱诱发的栓塞可使植物根系水导和气孔导度分别损失 80% 和 45% (Domec 等 2006), 高山霜旱造成的水导损失可达 100% (Mayr 等 2006) 以至死亡 (Tyree 和 Sperry 1989)。栓塞会影响某些矿质元素的吸收 (Van Ieperen 等

2003)。伴随着栓塞的发生, 叶片气孔关闭会减少水分的进一步损失, 这是其有利的一面 (Meinzer 等 2001)。

### 1 栓塞发生的时空分布规律

栓塞多发生在旱季, 一天之中, 常发生在蒸腾高峰时 (Melcher 等 2001; Domec 等 2006)。黎明前, 所有成熟玉米根导管都充满液体。上午 9:00, 各种导管即出现栓塞, 随着光照的增强, 栓塞迅速增加。到中午, 导管栓塞达到最大值, 一些根的后生木质部导管出现栓塞。午后 3:30, 低水胁迫的根导管栓塞程度减轻, 而高水胁迫下的栓塞程度一直延续到傍晚。到傍晚, 所有栓塞导管都得到修复 (McCully 等 1998)。黎明前根栓塞程度低, 中午和午后根栓塞升高的趋势在木本植物中也大致如此 (Domec 等 2006)。在干旱季节, 随着干旱程度的增加, 根栓塞程度上升, 根水导损失率可增加 20% 以上 (Domec 等 2006)。

根的木质部比茎枝的脆弱 (Meinzer 等 2001)。上午 9:00, 超过 40% 的导管出现栓塞, 然后栓塞开始下降, 当下午木质部水势最低和蒸腾最高时, 栓塞降至最低水平。

植株不同部位栓塞的发生一般是随机的, 不过导管发育的状况会影响木质部栓塞发生的难易程度 (Lovisolo 和 Schubert 1998), 例如在同一茎段, 大直径导管就比小导管更容易发生栓塞 (Hargrave 等 1994); 同一年轮内, 春材比夏材容易空穴化

收稿 2008-01-17 修定 2008-05-20

资助 国家重点基础发展规划项目(2005CB121103)。

\* E-mail: wml@issas.ac.cn; Tel: 025-86881260

(Tyree 和 Sperry 1989)。根比茎脆弱性高(Sperry 和 Ikeda 1997), 茎末端和枝条比茎枝容易发生栓塞(Chapotin 等 2006), 茎干比枝条容易发生栓塞(Domec 和 Gartner 2003), 年老树比幼嫩树容易发生栓塞(Domec 等 2005), 下部树冠的节点比树冠顶部和树基部的栓塞程度高, 下部树冠节点距形成层越远, 栓塞程度越高, 而基部栓塞程度与形成层距离的关系则相反(Domec 等 2005)。

植物栓塞通常用水导损失率表示, 水导损失常用压力室法测定。用压力室法测定植物离体茎段的水导损失, 施加的压力可达 4 MPa 以上(Chapotin 等 2006)。但测定过程中, 施加的压力中有很大大一部分被用在压力室内气体的压缩上, 另外就是用来克服组织渗透压。核磁共振研究确证, 平衡压中的大部分压力都被用于水分的侧向移动(Zimmermann 等 2002), 因此, 植物水导损失的测定方法尚需进一步改进。

目前国内外对植物栓塞时空分布研究已经取得很大的进展, 不过这些研究主要关注的是树木, 而对于干旱区时常遭受土壤水分胁迫的作物来说, 其栓塞发生的时空分布规律是什么, 迄今尚缺少研究。对于我国北方广大旱区农作物来说, 在土壤水分、养分与作物生育期耦合的条件下, 加强作物栓塞时空分布的研究会有助于提高我国北方旱区的农田水分管理。

## 2 栓塞与修复微观过程

导管栓塞修复的机制涉及到导管周围生活细胞(木质部薄壁细胞)、导管内外压力差、导管和纹孔微结构、韧皮部装载和水通道。Canny (1997)认为, 水通道在叶柄树液对叶片导管栓塞修复中可能起作用。Salleo 等(1996)认为生长素诱导韧皮部装载的增加, 使溶质进入栓塞导管, 从而降低了导管渗透势。McCully 等(1998)认为导管内外浓度差形成的渗透压梯还不足以修复栓塞。Vesala 等(2003)认为, 木质部的生活细胞可以为栓塞修复提供水分, 但还未取得直接的实验证据。研究栓塞修复的微观过程, 可有助于揭示栓塞修复的机制。

导管形成空腔时, 周围组织液中空气就会逸出以平衡导管内压力。冰冻扫描电镜显示, 栓塞发生时填充细胞也可能经由纹孔进入栓塞部位, 填充部分空腔, 平衡导管内压力, 从而起维持蒸

腾流的作用(Canny 1997)。不过相对于导管穿孔来说, 纹孔要小得多, 因此这一结果还有待进一步证实。如果没有填充细胞平衡导管内压力的话, 那么气体就会从周围组织液中逸出。冰冻扫描电镜观察田间玉米根木质部栓塞的结果显示, 导管气泡可以出现在水柱截面中央部位, 也可以出现在导管壁, 气泡出现后可继续维持导管内水的流动(McCully 等 1998)。导管栓塞部位由于气体填充平衡了原来的负压, 而栓塞导管周围仍处于负压之下, 根据压力梯度, 栓塞导管内的水分是流出, 而不是重新注入(Meinzer 等 2001), 在这种情况下, 栓塞导管内气泡是如何解除或者溶解的呢? 这可能与导管上的纹孔有关, 而导管纹孔的几何特征是有助于水压隔离和气泡溶解的(Zwieniecki 和 Holbrook 2000)。

Konrad 和 Roth-Nebelsick (2003, 2005)认为, 栓塞修复的环节之一如果是纹孔腔几何形状和纹孔膜接触角之间存在恰当关系时, 栓塞导管水分和气泡之间的弯月面可持续扩大。研究针叶树纹孔的结果表明, 纹孔膜中间有增厚的纹孔塞, 可封堵充气导管纹孔口, 从而防止栓塞的扩散(Hacke 等 2004)。Shane 等(2000)乳胶颗粒示踪结合冰冻扫描电镜的观察显示, 玉米根纹孔膜渗漏的颗粒平均直径为(4.9±0.7) nm, 这意味着纹孔膜上的孔隙直径小于 5 nm。根据 Tyree 和 Zimmermann (2002)给出的纹孔膜孔隙大小和张力的关系可以计算出, 当纹孔膜最大孔隙是 5 nm 时, 气-水界面通过该孔隙的张力接近 100 MPa。纹孔直径越大, 纹孔膜的透气性越好, 木质部就越容易栓塞(Tyree 和 Ewers 1991)。木质部栓塞导致水率下降, 导水率损失百分数与木质部相应水势的关系体现了木质部栓塞发生的难易程度, 通常用木质部栓塞脆弱性表示。据此可以说, 纹孔和纹孔膜在一定程度上决定了导管发生栓塞的脆弱性(Mayr 等 2006)。

冰冻扫描电镜是样品经液氮处理后于低温下用电镜对植物木质部进行静态显微观察的, 导管中水分被液氮冷冻而结冰, 因此很难区分栓塞部位的水分流向, 也难以判断栓塞部位究竟是处于栓塞过程还是栓塞修复进程, 更无法评价栓塞部位附近的生活细胞在栓塞发生和其修复中的作用; 植物样品在液氮冰冻过程中, 其木质部导管

内溶解的气体还会逸出并在导管中形成栓塞 (McCully 等 1998), 因而栓塞研究的难度很大。但在自然条件下, 无论是栓塞的发生还是栓塞的修复, 都是一个动态过程, 因此如何改进冰冻扫描电镜技术或应用其他方法对栓塞的发生与修复从微观层面上进行动态的观察研究, 将会有助于揭示栓塞的发生及其修复机制。

### 3 根压与栓塞修复

植物各部位栓塞发生由易到难依序为: 根>茎>枝>枝端, 茎>茎末端, 下部侧枝>中部侧枝>上部侧枝 (Sperry 和 Ikeda 1997; Domec 和 Gartner 2003; Chapotin 等 2006; Mayr 等 2006), 即水势高的部位容易发生栓塞。越靠近植株下部, 根压对栓塞修复的作用可能更重要 (Meinzer 等 2001), 由于根压是正压力, 可对负压导致的栓塞进行修复。根压一般是春天高夏天低, 黎明前高白天低 (Ewers 等 1997; Tibbetts 和 Ewers 2000)。

根压对植物栓塞的修复受两方面的限制。一是导管中水柱高度的限制, 一般植物根压只有 0.1 MPa, 对于高度为 1~3 m 的作物来说, 这一压力完全可以修复栓塞; 但考虑到导管内水柱每升高 10 m, 其对导管底部增加的压力为 0.1 MPa, 而树木一般都高达十几米甚至几十米, 根压对栓塞修复的贡献微乎其微 (Darlington 1997; Ewers 等 1997), 即根压对作物栓塞的修复作用远远大于其对树木栓塞的修复作用。从另一方面来讲, 在一般水分条件下, 树木遭受栓塞危害的可能性远远大于作物遭受的栓塞危害, 这可能是人们对于栓塞的研究多集中于树木的原因。

根区水分状况是限制根压对栓塞修复的第二个因素。水从土壤进入根木质部导管是水势差驱动的, 对于根下扎较深的树木来说 (赵长星等 2004), 根接触高土壤水势的机会更多, 根—土水势的梯度就越大, 因而水可很快由土壤进入植物根系。相对于浅根系的作物来说, 根主要分布在 1 m 深的土层内, 如小麦根深不过 1.2 m 左右 (王淑芬等 2006), 玉米有超过 88% 的根集中在 80 cm 以内的土层中, 分布在 1.2~1.6 m 的根不到 3% (赵秉强等 2003)。对于我国北方广大旱区来说, 当土壤干旱或地下水位远远低于 2 m 时 (周凌云和李卫民 2002), 作物根接触高水势土壤的机会远比

树木低, 土壤水势下降, 土—根水势梯度减小, 水分即很难由土壤进入植物根系。当浅根系的作物遭受严重干旱, 根压很小或没有根压的情况下 (Liu 等 2005), 栓塞对作物的危害就不可忽视。土壤水分状况影响作物的根压, 作物根压又可以修复作物栓塞并向作物补充贮水, 白天土壤和作物的水分状况还会影响到作物蒸腾, 因此对作物来说, 根压是土壤水分调控作物水分传输的关键点。

从作物高度来讲, 10~30 kPa 的根压已能够修复栓塞, 但是, 对给定的作物和土壤, 土壤水分和作物根压之间究竟是一个什么样的数量关系, 值得研究, 这对找出降低无效蒸腾和作物栓塞修复两者之间的最佳结合点来说尤为必要。

### 4 结语

综上所述, 尽管栓塞对植物水分传输影响及其发生和修复机制的研究取得了一些进展, 但仍有些问题还不清楚, 以下几个问题值得深入研究: (1) 植物栓塞的发生与修复。应在微米和纳米水平上研究植物输水管道的特征与栓塞发生及修复的关系, 尤其是纹孔膜的形态特征在栓塞发生与修复过程中的作用更值得探索。植物导管直径都是微米级, 纹孔直径一般是几微米, 纹孔膜上微孔直径是几纳米, 随着尺度的缩小, 导管水分传输的比表面效应越大, 管道特征对水分以及气体传输的影响越大。纹孔和纹孔膜微孔在栓塞发生和修复过程中的作用, 可用微型传感器结合粒子追踪成像等新技术在微米和纳米水平上对栓塞发生与修复过程进行动态观察。(2) 作物栓塞与修复机制。可针对我国北方广大旱区的主要农作物进行研究, 研究作物栓塞、根压和土壤水分三者之间的互动关系。在土壤干旱条件下, 作物发生栓塞的可能性增加, 而根压是正压力, 有助于修复作物栓塞。拟以研究不同土壤水分条件下不同生育期的作物根、茎、叶中栓塞发生的内外生理基础, 对水分管理减轻栓塞给作物带来的危害, 无疑是有意义的。

### 参考文献

- 王淑芬, 张喜英, 裴冬 (2006). 不同供水条件对冬小麦根系分布产量及水分利用效率的影响. 农业工程学报, 22 (2): 27~32
- 赵秉强, 张福锁, 李增嘉, 李凤超, 史春余, 张骏, 张新春, 申加祥, 潘海军, 赵甲美 (2003). 套作夏玉米根系数量与活性的空间分布及变化规律. 植物营养与肥料学报, 9 (1): 81~86

- 赵长星, 邓西平, 张岁歧, 叶清, STEUDLE E, 山仑(2004). 植物根系吸水机理的研究进展. 植物学报, 46 (5): 505~514
- 周凌云, 李卫民(2002). 黄淮海中部平原水资源失衡问题与对策. 土壤通报, 33 (4): 253~255
- Canny MJ (1997). Vessel contents of leaves after excision — a test of Scholander's assumption. *Am J Bot*, 84: 1217~1222
- Chapotin SM, Razanameharizaka JH, Holbrook NM (2006). Water relations of baobab trees (*Adansonia* spp. L.) during the rainy season: does stem water buffer daily water deficits? *Plant Cell Environ*, 29: 1021~1032
- Darlington AB, Halinska A, Dat JF (1997). Effects of increasing saturation vapour pressure deficit on growth and ABA levels in black spruce and jack pine. *Trees*, 11: 223~228
- Domec JC, Gartner BL (2003). Relationship between growth rates and xylem hydraulic characteristics in young, mature and old-growth ponderosa pine trees. *Plant Cell Environ*, 26: 471~483
- Domec JC, Pruyn ML, Gartner BL (2005). Axial and radial profiles in conductivities, water storage and native embolism in trunks of young and old-growth ponderosa pine trees. *Plant Cell Environ*, 28: 1103~1113
- Domec JC, Scholz FG, Bucci SJ, Meinzer FC, Goldstein G, Villalobos-Vega R (2006). Diurnal and seasonal variation in root xylem embolism in neotropical savanna woody species: impact on stomatal control of plant water status. *Plant Cell Environ*, 29: 26~35
- Ewers FW, Cohard H, Tyree M (1997). A survey of root pressures in vines of a tropical lowland forest. *Oecologia*, 111: 191~196
- Hacke UG, Sperry JS, Pittermann J (2004). Analysis of circular bordered pit function II. Gymnosperm tracheids with torus-margo pit membranes. *Am J Bot*, 91: 386~400
- Hargrave KR, Kolb KJ, Ewers FW, Davis SD (1994). Conduit diameter and drought-induced embolism in *Salvia mellifera* Greene (Labiatae). *New Phytol*, 126: 695~705
- Konrad W, Roth-Nebelsick A (2003). The dynamics of gas bubbles in conduits of vascular plants and implications for embolism repair. *J Theor Biol*, 224: 43~61
- Konrad W, Roth-Nebelsick A (2005). The significance of pit shape for hydraulic isolation of embolized conduits of vascular plants during novel refilling. *J Biol Physics*, 31: 57~71
- Liu F, Andersen MN, Jacobsen SE, Jensen CR (2005). Stomatal control and water use efficiency of soybean (*Glycine max* L. Mersen.) during progressive soil drying. *Environ Exp Bot*, 54: 33~40
- Lovisolo C, Schubert A (1998). Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. *J Exp Bot*, 49 (321): 693~700
- Mayr S, Hacke U, Schmid P, Schwienbacher F, Gruber A (2006). Frost drought in conifers at the alpine timberline xylem dysfunction and adaptations. *Ecology*, 87 (12): 3175~3185
- Mccully ME, Huang CX, Ling LEC (1998). Daily embolism and refilling of xylem vessels in the roots of field-grown maize. *New Phytol*, 138: 327~342
- Meinzer FC, Clearwater J, Goldstein G (2001). Water transport in trees: current perspectives, new insights and some controversies. *Environ Exp Bot*, 45: 239~262
- Melcher PJ, Goldstein G, Meinzer FC, Yount DE, Jones TJ, Holbrook NM, Huang CX (2001). Water relations of coastal and estuarine *Rhizophora mangle*: xylem pressure potential and dynamics of embolism formation and repair. *Oecologia*, 126: 182~192
- Salleo S, Lo Gullo MA, De Paoli, Zippo M (1996). Xylem recovery from cavitation-induced embolism in young plants of *Laurus nobilis*: a possible mechanism. *New Phytol*, 132: 47~56
- Shane MW, Mccully ME, Canny MJ (2000). Architecture of branch-root junctions in maize: structure of the connecting xylem and the porosity of pit membranes. *Ann Bot*, 85: 613~624
- Sperry JS, Ikeda T (1997). Xylem cavitation in roots and stems of Douglas-fir and white fir. *Tree Physiol*, 17: 275~280
- Tibbetts TJ, Ewers FW (2000). Root pressure and specific conductivity in temperate lianas: exotic *Celastrus orbiculatus* (Celastraceae) vs. native *Vitis riparia* (Vitaceae). *Am J Bot*, 87: 1272~1278
- Tyree MT, Ewers FW (1991). The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol*, 119: 345~360
- Tyree MT, Sperry JS (1989). Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 40: 19~38
- Tyree MT, Zimmermann MH (2002). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Berlin: Springer Verlag
- Van Ieperen W, Volkov VS, Van Meeteren U (2003). Distribution of xylem hydraulic resistance in fruiting truss of tomato influenced by water stress. *J Exp Bot*, 54 (381): 317~324
- Vesala T, Holtta T, Peramaki M, Nikinmaa E (2003). Refilling of a hydraulically isolated embolized xylem vessel: model calculations. *Ann Bot*, 91: 419~428
- Zimmermann U, Schneider H, Wegner LH, Wagner HJ, Szimtenings M, Haase A, Bentrup FW (2002). What are the driving forces for water lifting in the xylem conduit? *Physiol Plant*, 114: 327~335
- Zwieniecki MA, Holbrook NM (2000). Bordered pit structure and vessel wall surface properties. Implications for embolism repair. *Plant Physiol*, 123: 1015~1020