

关于蒸腾作用指标的探讨

康宗利, 王显玲, 冯玉龙*

沈阳农业大学生物科学技术学院, 沈阳110866

摘要: 在很多植物生理学教材中, 都有3个度量蒸腾作用的指标, 分别是蒸腾速率、蒸腾比率和蒸腾系数。蒸腾速率概念明确、容易理解, 但蒸腾比率和蒸腾系数这两个指标在实际教学中生理意义不明确, 学生不容易理解, 容易产生歧义。本文中, 我们讨论了蒸腾比率和蒸腾系数存在的问题, 在此基础上建议停止使用这两个术语, 而使用蒸腾效率和需水量。

关键词: 水分利用效率; 需水量; 蒸腾比率; 蒸腾系数; 蒸腾效率

蒸腾作用(transpiration)是指植物体内的水分以气态形式扩散到大气中的过程。植物通过蒸腾作用, 散失了吸收水量的97%以上(Taiz和Zeiger 2015)。水分对植物的生命活动具有重要意义, 蒸腾作用散失掉这么多的水分, 对植物而言可谓损失巨大。那么, 植物通过蒸腾作用, 付出巨大的水分损失代价, 得到了什么呢? 无疑, 植物得到了碳源, 进而合成有机物, 储存能量, 为生命活动所需。也就是说, 植物吸收的绝大多数水分, 是为了维持叶片气孔的开放状态, 保证空气中CO₂的进入, 进行碳的同化。典型C₃植物每产生1 g有机物大约要消耗500 g的水分, 一生中大约要散失掉自身质量100倍的水分(武维华2018)。可见, 蒸腾作用巨大的水分消耗, 最根本的目的是为叶片光合作用供应CO₂, 这是植物不得不付出的代价。当然, 蒸腾作用也有利于植物对水分和矿质元素的吸收与运输、降低体表温度等。

我们查阅了国内常用的22个版本的植物生理学教材, 发现它们几乎都用3个指标来度量蒸腾作用, 即蒸腾速率(transpiration rate)、蒸腾比率(transpiration ratio)和蒸腾系数(transpiration coefficient)。蒸腾速率指单位时间、单位面积叶片蒸腾散失水分的量。蒸腾速率表示蒸腾作用的快慢, 容易理解, 不会产生歧义; 而蒸腾比率和蒸腾系数的情况则比较复杂, 下面一一予以阐述。

1 蒸腾比率

国内早期的植物生理学教材中, 并没有提及蒸腾比率, 但有蒸腾效率这一术语。在1959年潘瑞炽等主编的《植物生理学》教材中, 蒸腾效率被定义为植物每消耗1 kg水时所形成的干物质克数。

由于书中没有给出英文对照, 亦未提及蒸腾比率, 我们没法分析当时的蒸腾效率与后来出现的蒸腾比率间的关系。

在后来的国内众多植物生理学教材中, 潘瑞炽主编的《植物生理学》教材应用较广, 从第1版(1979年3月)到第6版(2008年6月), 其对蒸腾比率的描述一脉相承, 均指植物消耗1 kg水所形成的干物质克数。关于蒸腾比率的定义, 目前很多正在使用的国内植物生理学教材都采用与此类似的描述。

但是, 在潘瑞炽主编的《植物生理学》教材第7版(2012年7月)中, 蒸腾比率的定义被改为: 植物蒸腾作用丧失的水分量与光合作用同化CO₂量的比值, 这与前六个版本完全不同。如此修改的原因可能是为了与国外教材的表述一致。

1976年, Nobel就把蒸腾比率定义为叶片蒸腾散失的水分量与固定的CO₂量之比, Taiz和Zeiger主编的《植物生理学》教材的各版本也均采用了这一定义。在国内, 武维华主编的《植物生理学》教材第3版(2018年3月)也使用了同样的表述。事实上, 早在1940年, Bailey就使用了蒸腾比率这一名词, 并定义为植物蒸腾失水量与生产的干物质质量之比; 更早之前, Briggs和Shants (1914)使用了需水量(water requirement)这一术语, 其含义与蒸腾比率一致。

2 蒸腾系数

在潘瑞炽主编的第1版至第5版《植物生理学》教材中, 蒸腾系数均被定义为光合作用合成1 g干

收稿 2018-10-20 修定 2018-11-12

资助 国家自然科学基金(31470575和31670545)。

* 通讯作者(yl_feng@tom.com)。

物质所消耗的水分克数; 而在其主编的第6版教材中, 则删除了蒸腾系数这一名词, 代之以水分利用效率(water-use efficiency), 其含义未变; 在其主编的第7版教材中继续使用水分利用效率这一术语, 但其含义被改为光合作用固定的CO₂量与蒸腾散失水分的量的比值。

在武维华主编的《植物生理学》教材第1版(2003年4月)和第2版(2008年8月)中, 也使用了蒸腾系数这一术语(未提及蒸腾比率); 在其主编的第3版教材中删除了蒸腾系数这一术语, 代之以蒸腾比率, 但含义未变。

3 存在的问题

通过上述分析, 我们不难发现, 关于蒸腾比率和蒸腾系数的概念, 表述相当混乱, 甚至多有矛盾之处, 其生理意义也不明确, 且难以区分、极易混淆, 不利于教学。字面上, 蒸腾比率可以理解为与蒸腾失水相关的比率, “蒸腾失水比上干物质积累”或者“干物质积累比上蒸腾失水”都可以; 而蒸腾系数也不明确, 不能确定它指的是谁比谁。

考虑到蒸腾系数是描述植物干物质积累与蒸腾失水关系时用的系数, 我们可以粗略地给出如下关系式: 干物质积累量 \propto 蒸腾系数 \times 蒸腾失水量(没有道理颠倒依变量和自变量), 这样, 蒸腾系数应该是“干物质积累/蒸腾失水”, 显然这与目前常用教材给出的定义不同。或许我们根本就没有必要区分二者, 实际上, 很多文献也并未予以区分, 蒸腾系数和蒸腾比率均指蒸腾失水量与生产的干物质的量之比(Briggs和Shantz 1914; Bailey 1940; Wit和Alberda 1961)。

即使不考虑“干物质积累”和“蒸腾失水”谁比谁的问题, 蒸腾比率和蒸腾系数的定义也比较混乱。在各个版本的植物生理学教材中, “蒸腾失水”的含义相对较明确, 尽管表述略有差异。但“干物质积累”比较混乱, 表述上, 干物质“积累”、“生产”、“制造”等都有应用, 含义上, 有的说“干物质”, 有的说“CO₂固定”, 有必要进一步明确。

4 建议

鉴于蒸腾比率和蒸腾系数存在的问题, 我们建议, 在植物生理学教材中, 甚至在科研论文和专

著中, 不再使用这两个术语, 而用蒸腾效率(transpiration efficiency)、水分利用效率(water-use efficiency)、需水量(water requirement)和蒸腾速率度量蒸腾作用。

蒸腾效率和水分利用效率含义相同, 均指单位时间单位面积叶片光合作用固定的CO₂量与蒸腾作用散失的水分量之比, 即叶片的光合速率与蒸腾速率之比; 或单位时间内植株积累的干物质质量与蒸腾耗水量之比。理论上, 与叶片蒸腾失水直接相关的是CO₂供应或光合作用, 而不是干物质积累, 因为植株的干物质积累还受叶面积比(植株总叶面积与总生物量之比)、非光合器官(如根系)呼吸作用等多种因素的影响, 因此, 用光合速率与蒸腾速率之比定义蒸腾效率更准确、更有理论意义, 而且这一定义还能用于研究叶片短期、甚至瞬时的蒸腾效率变化及环境因子的影响等。由于科技的进步, 上世纪80年代以来, 研究人员可以很方便地利用光合作用测定系统同步测定植物光合作用速率、蒸腾速率和气孔导度等参数, 使得上述概念的使用越来越普遍。但是, 用于干物质积累量与蒸腾耗水量之比定义的蒸腾效率仍有存在价值, 因为它可以直观显示出植物积累单位量干物质所消耗的水分量, 可用于研究植物在较长时间内的蒸腾效率, 在生态学和作物栽培学等领域有重要的应用价值。

与蒸腾效率类似, 需水量可定义为单位时间单位面积叶片蒸腾散失的水分量与光合固定的CO₂量之比, 即叶片的蒸腾速率与光合速率之比; 或单位时间内植株蒸腾失水量与积累的干物质质量之比。需水量和蒸腾效率互为倒数。

总之, 蒸腾比率和蒸腾系数含义模糊, 生理意义不明, 使用混乱, 而蒸腾效率和需水量含义明确、清晰, 植物生理学意义显而易见, 也继承了国内较早植物生理学教材的经典说法, 且与国际通用的表述一致, 既容易理解、记忆, 不容易混淆, 又有利于教学, 充分可行。

参考文献(References)

- Bailey LF (1940). Some water relations of three western grasses. I. The transpiration ratio. *Am J Bot*, 27 (2): 122-129
- Briggs LJ, Shantz HL (1914). The water requirement of plants.

- II. A review of the literature. *Plant World*, 17 (3): 76–78
- Nobel PS (1976). Water relations and photosynthesis of a desert CAM plant, *Agave deserti*. *Plant Physiol*, 58: 576–582
- Pan RZ (2012). *Plant Physiology*. 7 nd ed. Beijing: Higher Education Press, 23 (in Chinese) [潘瑞炽主编(2012). 植物生理学. 第7版. 北京: 高等教育出版社, 23]
- Pan RZ, Wang ZG, Dong YD (1959). *Plant Physiology*. Beijing: People's Education Press, 61–62 (in Chinese) [潘瑞炽, 汪正琯, 董愚得合编(1959). 植物生理学. 北京: 人民教育出版社, 61–62]
- Taiz L, Zeiger E, Song CP (2015). *Plant Physiology*. 5 nd ed. Beijing: Science Press, 84 (in Chinese) [Taiz L, Zeiger E 主编, 宋纯鹏等译(2015). 植物生理学. 第5版. 北京: 科学出版社, 84]
- Wit CT, Alberda TH (1961). Transpiration coefficient and transpiration rate of three grain species in growth chambers. *JAARB. I.B.S.*, 156: 73–81
- Wu WH (2018). *Plant Physiology*. 3 rd ed. Beijing: Science Press, 23 (in Chinese) [武维华主编(2018). 植物生理学. 第3版. 科学出版社, 46–50]

Discussion about the measurements of transpiration

KANG Zong-Li, WANG Xian-Ling, FENG Yu-Long*

College of Bioscience and Biotechnology, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China

Abstract: Three terms, i.e., transpiration rate, transpiration ratio, and transpiration coefficient, are widely used to measure transpiration in many textbooks of plant physiology. The concept of transpiration rate is explicit and easy to understand. However, the concepts of transpiration ratio and transpiration coefficient are ambiguous and difficult to understand. Here, we discussed the problems of these two terms, and suggested to stop using them in the future. Instead, we recommended using transpiration efficiency or water-use efficiency, and water requirement.

Key words: water-use efficiency; water requirement; transpiration ratio; transpiration coefficient; transpiration efficiency

Received 2018-10-20 Accepted 2018-11-12

This research is supported by the National Nature Science Foundation of China (31470575 and 31670545).

*Corresponding author (yl_feng@tom.com).