

水分因子对树木的影响: 研究方法与发展

赵顺才 骆宗诗

(四川省林业科学研究院, 四川 成都 610081)

摘要: 树木的生长受诸多环境因子的影响, 而水分是影响树木生长发育的最重要的环境因子。本文回顾了近年来水分影响树木生长的研究方法和测定指标, 并从微观和宏观领域展望了树木对水分胁迫的适应性反应机制的研究动态。

关键词: 水分因子; 植物抗性; 研究方法; 综述

中图分类号: S718.4 文献标识码: A 文章编号: 1003-5508(2015)03-0075-05

Effects of Water Factor on the Trees: Research Methods and Advances

ZHAO Shun-cai LUO Zong-shi

(Sichuan Academy of Forestry, Sichuan Province, Chengdu 610081, China)

Abstract: The tree growth is affected by many environmental factors, but the water is the most important environmental factor affecting the growth and development of trees. This paper reviews the recent research methods of water influence tree growth and measurement indicators, and deals with the prospect of the dynamic tree on the adaptive response mechanism of water stress from the micro and macro field.

Key words: Water factor, Plant resistance, Research method, Overview

1 引言

树木生长发育受到诸如遗传因子、环境因子和人为因素的影响。水热条件随着纬度、经度、地形、地貌的变化呈现出水平分异和垂直分异。这种分异又因时间的日变化和年进程而显现出有规律的动态过程, 但这种规律常在一定程度上因外界环境的突变而被打破, 使植物经常生长在逆境中。环境因子中, 多数因素的极端变化最终导致植物与土壤、植物组织细胞之间的水分失去平衡。因此, 水分是环境诸因素中重要的对植物的生长有影响的因素之一。据统计, 世界干旱、半干旱区占地球陆地面积的三分之一, 我国干旱、半干旱地区约占国土面积的二分之一^[1]。即使在湿润的中亚热带喀斯特森林中, 由于土层浅薄、贮水能力低以及岩石渗漏性强, 表现出偶然性或临时性的水分亏缺^[2,3]。因此, 干旱成了农

业和林业生产发展的重要限制因子。水分因子对树木的影响集中在“对植物抗渗透胁迫能力的研究以及探索提高植物抗渗透胁迫能力途径一直是各国科学家关注的主要问题之一, 是当前研究的热点。它不仅包括生态、生理的研究, 还包括了分子生物学以及生物技术的研究”^[1,4,5,25-27]。

2 水分胁迫对植物的影响

逆境是指不利于植物生长和发育的各种环境因素的总称, 又称胁迫。植物的水分胁迫来自于干旱和水涝^[2,13,14,17,23,24,28]。

2.1 干旱对植物代谢的影响及其植物的抗旱性

干旱可分为大气干旱和土壤干旱。干旱导致环境渗透势低于植物细胞渗透势, 从而使细胞失水, 严重的可造成细胞膨压的完全丧失, 直至死亡。干旱可破坏植物体内水分代谢, 使叶片蒸腾失水而得不

收稿日期: 2014-08-09

基金项目: 四川林业生态效益监测(四川省林业厅专项, 编号: 2015-6)。

作者简介: 赵顺才(1962-), 男, 工程师, 主要从事森林水文研究和林业工程监理。

到水分补充,导致植株在形态上、生理上发生一系列的变化。形态上,由于细胞失水,膨压降低出现萎蔫现象;生理上,引起气孔关闭,光合速率下降,呼吸强度增强,出现氧化磷酸化的解偶联、细胞膜透性增加、细胞内溶质外渗、核酸降解、蛋白质降解、酶失活、脯氨酸累积。同时,乙烯、ABA增加, NH_3 累积引起毒害。植物体内各部位根据水势大小,水分重新分配,加速水势相对低的器官和组织的衰老、死亡,如幼叶加速老化死亡。胚胎组织得不到充足水分使发育受阻。

植物的抗旱性^[1,4,5]:(1)旱生植物表现在由遗传适应所引起的结构上的变化来抵抗干旱和由非结构的适应性来抵抗干旱。由遗传适应得到的抗旱性在旱生植物特别明显,它具有厚的角质层和凹陷的气孔以减少蒸腾。 C_4 植物的多汁和高水分利用效率的特性属于典型的结构上保护措施,使旱生植物有可能在干旱地区繁茂地生长。另外,许多地衣和苔藓可以脱去90%的水分呈完全休眠状态而没有任何伤害。成熟的种子也具有这种特性。有些植物寿命很短,只有几个星期,在有充足的雨水后发芽,几周以后完成其生命周期,以耐脱水的种子度过干旱时期,这也是一种遗传适应性。(2)中性植物表现在:a.干旱诱发ABA合成,使ABA含量增加。ABA能迅速引起气孔关闭,有效地降低叶片蒸腾速率。b.细胞内渗透物质,如糖、氨基酸和 K^+ 、 Cl^- 、 NO_3^- 无机离子的累积增加,提高了细胞的渗透势,尤其是脯氨酸和甜菜碱的累积。这两种物质被认为是对脱水很敏感的保护细胞质成分的物质。由于细胞渗透势的增加,增加了植物和土壤之间的水势梯度,促进了根系吸水。

2.2 水涝对植物代谢的影响及其植物的抗涝性

水分不足对植物有害,水分过多也对植物产生伤害。水分过多有两层意思,一是指土壤气相部分完全被土壤液相所占据,土壤水分处于饱和状态,这种涝害通常称湿害;另一种是不仅土壤气相完全被液相充满,而且地面积水淹没植物的全部或局部,这种为涝害。涝害主要是土壤中的气相被液相取代,植物生长在缺氧的环境中,由此产生一系列的伤害^[1,4,5]。

(1)根部有氧呼吸受抑制,阻碍吸水吸肥。

(2)植物根系的厌氧呼吸造成体内乙醇和乙醛等物质积累对植物产生伤害。

(3)土壤好气微生物受压抑而嫌气微生物大量

繁殖,导致对植物有毒的还原性物质增加和土壤酸度增加。

(4)光合作用下降,物质分解大于合成。这些伤害最后导致植物生长发育不良,严重的造成植株死亡。

植物对水分过多的适应主要表现在在根、茎部位产生一些通气组织,茎直径的增加,不定根的形成,这可能与淹水引起的生长素和乙烯的相互租用有关。通气组织从空中吸取氧气运往根部,如水稻根系可含18%的氧。

3 研究方法

目前,水分对树木的影响的研究主要集中在水分胁迫条件下植物的抗旱性及选择一系列的耐旱指标来评判植物的耐旱程度。这是合理的、必要的,也是现实的。这为生态环境恢复选择适宜的树种提供理论上的依据。

3.1 研究方法

3.1.1 压力室法

何纪星^[2]等用此方法测定制作了黔中喀斯特森林常见树种的水势日进程、年进程曲线,对曲线的特征、类型和变化植了数学上的归类,评定了13个树种的吸水潜能大小等级。

3.1.2 快速称重法测定蒸腾强度

蒸腾强度^[3,29,30]既可表征树木耗水的潜能和强度,亦反映植物对环境变化的适应调节能力。不同植物蒸腾强度的时空变化较大,了解其特性对于造林树种的选择有指导意义。

3.1.3 PV技术

有研究表明^[2,3,11-15],PV技术在树种的水分生态,特别是抗旱性研究中不失为一种重要的方法。PV技术是通过应用压力室为植物样品绘制PV曲线,以求得多个水分状况参数。此法需严格的取材和操作技术。

3.1.4 人工气候室法

在能控制温度、湿度和光照的人工气候室,通过控制土壤含水量造成干旱和控制空气湿度造成大气干旱,研究水分胁迫对苗木的生长发育、生理生化过程的影响来鉴定苗木的抗旱性^[2,3,16-19]。此方法结果可靠,重复性好,但成本高,且人工气候室与野外环境差异可能带来试验误差。

3.1.5 高渗溶液法

用不同浓度的高渗溶液对种子或苗期生长进行处理,造成植物的生理干旱^[6 20]。观察种子萌发率和植株能否正常生长发育,并结合测定一些指标来鉴定植物的抗旱性。常用的渗透物质有聚乙二醇和甘露醇。此法争论较大。

3.1.6 大气干旱法

主要是模拟自然界中的大气干旱环境。一般采用将植物栽至能控制湿度的干旱室中,施以干燥的空气或叶面喷施化学干燥剂来造成大气干旱环境;或将水培植株根系暴露到空气中不同时间造成不同程度的水分胁迫^[6]。

3.1.7 土壤干旱胁迫法

通过控制盆栽植物的土壤含水量造成植株水分胁迫来鉴别植物抗旱性^[6 21~25]。此法在林木的苗木选育中常使用。其优点是简便易行,结果可靠;但缺点是结果说明的是个体而不是群体。

3.2 鉴定指标

3.2.1 形态指标

根系是植物直接受土壤水分信号并吸收土壤水分的器官。因此,一些学者曾努力探讨植物根系发育、根系分布、不同生育期根系活力,以及不同环境条件下的根系变化等与耐旱性的关系。一些研究认为,根系大、深、密是耐旱植物的基本特征,而另有研究认为,较多的深层根对于耐旱性更重要。另一个指标是叶的变化。抗旱性强的植物,其叶片厚,密集茸毛,被腊质,角质层厚,气孔下陷。解剖发现,抗旱性强的品种,维管束排列紧密,导管较多且直径大。对这些指标进行鉴定,应该对植物抗旱性植出评价,但目前尚未有一种形态指标被大家公认。

3.2.2 生长指标

水分是光合作用的原料,又参与一切生理代谢过程,植物在逆境条件下的生长势,可以作为植物抗逆性的指标。包括产量和生长发育^[6 16 25 27 28 34]。

(1) 产量指标:是根据干旱条件下,植物的产量和减产百分率来判定植物品种或品系的抗旱性,是传统抗旱育种的经典方法。有抗旱系数法和敏感指数法,其公式如下:

抗旱系数 = 胁迫下的平均产量 / 非胁迫下的平均产量

敏感指数法 = 抗旱系数 * 旱地产量 / 所有品种产量的平均值

(2) 生长发育指标:包括存活率试验、种子萌发

试验和生长状况指标 3 种。

① 存活率试验:给正常生长的植株施加较强的水分胁迫一段时间后,再灌水恢复,反复几次,调查存活率;或观察植株在一定胁迫强度下,50%的植株达到永久萎蔫或死亡的时间。这在苗木的选育中得到较多的应用。

② 种子萌发试验:种子在高渗溶液(PEG 或甘露醇溶液)中萌发,根据萌发率来评价品种苗期的抗旱性。如根据不同家系和不同种源的马尾松种子的种子萌发率来评价抗旱性能^[10]。

③ 生长状况指标:植物干旱处理一段时间后,测定株高、叶数、叶面积、最大根长、幼苗干重并与对照比较,由此鉴定供试品种的抗旱性。此法简便、有效且定量。

3.2.3 生理指标

包括水势、叶片相对含水量、叶片膨压、光合作用、叶绿素荧光强度、冠层温度和气孔扩散阻力等^[6 17 18 20 25 34]。

(1) 水势:干旱条件下维持较高叶水势的能力是植物抗旱性的一个重要机制。因此,水分胁迫下,维持较高水势的植物一般认为是抗旱植物。但有一些矛盾的结果。

(2) 叶片相对含水量:有大量研究表明,叶片相对含水量是较好的水分状况指标,因它能密切地反应水分供给与蒸腾之间的平衡关系。

(3) 叶片膨压:是与渗透调节能力相一致的一个指标^[9]。

(4) 光合作用:干旱胁迫下植物的光合作用迅速下降。抗旱性强的植物能维持相对较高的光合速率。

(5) 叶绿素荧光强度、冠层温度、气孔扩散阻力:这 3 个指标很多科学家进行过研究,但结果多有矛盾或与植物的抗旱性相关,所以不是理想的抗旱性鉴定指标。

3.2.4 生化指标

包括根冠中平衡石淀粉水解速率、酶活力、脱落酸和脯氨酸含量等^[6 31~33 26]。

(1) 根冠中平衡石淀粉水解速率:植物的根冠细胞中含有大量的淀粉粒。它性质稳定,但在干旱胁迫下会被水解。有研究表明,在水分胁迫时,抗旱性植物品种比不抗旱性植物品种根冠中平衡石淀粉水解速率慢。此法用胚根进行,通过碘液染色,根据染色程度分级或用百分比表示植物的抗旱性差异。

这一指标准确可靠,简便易行,既能快速鉴定大群体,又能对杂交亲本进行选择。

(2) 酶活力: 干旱胁迫可影响植物体内多种酶活力。超氧化物 SOD 歧化酶可作为植物的抗旱性鉴定指标。

(3) 脱落酸: 干旱胁迫下,植物叶片的 ABA 含量能增加数十倍,且抗旱性品种比不抗旱性品种积累更多的 ABA。因此也可作为抗旱性的指标。

(4) 脯氨酸: 脯氨酸是一种渗透调节物质,在 $-1.0 \text{ MPa} \sim -2.4 \text{ MPa}$ 下开始积累。有人把它作为抗旱性的指标,但争议较大。

总之,以上各指标各有优缺点。一般是采用多个指标来综合评定植物的抗旱性强弱。

4 进展

近年来,随着干旱对农林业生产的威胁日益严重,国内外学者对水分胁迫的研究很重视,不仅在微观领域从分子水平上揭示植物对水分胁迫的适应性反应机制,而且向生态方向上的宏观领域发展,阐明水分胁迫方式、强度与植物反应的关系,揭示群体适应性反应机制,并在微观机理、生理、生化及生态等方面取得了很大进展,主要涉及:形态解剖构造、光合作用、气孔行为、渗透调节、原生质耐脱水性、脯氨酸累积、内原激素作用、膜结构功能、酶活性、物质代谢、植物耐旱性工程等方面。

4.1 加强系统的综合研究

尽管不同的研究者从许多方面做了大量的研究工作,为认识植物耐旱性进行了有益的探讨。但现有的研究结果多数是针对某个或几个方面进行研究,如某些生理或生化指标,而这些指标往往只在某时间范围内起有限的作用,因此研究结果有一定的局限性,很难对植物的耐旱适应性给出一般性解释;对耐旱能力的评价大多也只能以少数个别指标进行比较,评价结果自然也有一定的局限性,多数未达到可直接指导应用的阶段。因此,对不同植物或同一植物的不同品种的耐旱性进行系统的比较研究应该是加强的,也是以后研究的一个方向。

4.2 开展耐旱性的动态研究

由于植物耐旱性不仅与植物的种类、品种基因型、形态性状及生理生化反应等有关,而且受干旱发生的时期、强度及持续时间的影响,所以植物耐旱性是复杂的数量性状。而目前对耐旱性的研究大多只

注意水分胁迫下细胞和亚细胞水平上的短期变化,而很少与野外植物随时间而积累的性状和整个有机体或群落联系起来。水分胁迫下植物性状是从无数而又不断变化着的过程的相互作用中表现出来和积累起来的。因此,从长时间尺度对植物耐旱性进行动态的研究比短时间尺度的研究意义更大。主要包括植物水分状况的动态特性,植物个体不同发育时期水分胁迫效应和胁迫严重性的关系,持续时间和胁迫的时期的依赖关系,不同时期的胁迫强度所造成的生理生化变化和最终收获产量的关系等方面的研究。

4.3 认识耐旱性的分子遗传基础

到目前为止,改良植物的耐旱性是一个应用前景广阔但研究比较薄弱的环节,特别是通过认识植物的耐旱机理,改变其遗传基础,提高耐旱性方面,仍处于探索性阶段。因此从分子遗传基础上研究植物的耐旱性,对于植物耐旱机理的阐明,耐旱性指标的筛选,耐旱性指标的遗传稳定性的研究等具有十分重要的意义。

4.4 基因工程培育耐旱性品种

通过基因工程手段进行耐旱基因重组,以创造耐旱新类型是当前研究的热点^[26]。一方面,使转基因植物具有在水分胁迫下增加合成代谢产物(甘露醇、果聚糖、脯氨酸、甜菜碱等)及在叶绿体内过度表达一些酶,以增加排除毒害的能力;另一方面,采用多重耐旱机制的决策。

4.5 加强与重要环境因子交互效应的研究

近年来,对于水分胁迫的研究大多局限于一个水分因子的探讨,而水分胁迫往往和其他环境变量之间通过复杂的相互作用共同对植物产生影响。比如,由于全球温度变化,CO₂浓度升高,以及环境污染所引起的臭氧层的破坏越来越成为人们所关注的热点。因此对CO₂与水分胁迫同时作用,以及臭氧与水分胁迫同时作用的交互效应的研究逐年增多。有关于水分胁迫与其它重要环境因子同时作用的交互效应的研究以后肯定会有新的进展。

参考文献:

- [1] 余叔文,汤章城.植物生理与分子生物学(第二版)[M].北京:科学出版社,1998.
- [2] 朱守谦.喀斯特森林生态研究(I)[M].贵阳:贵州科技出版社,1997.
- [3] 朱守谦.喀斯特森林生态研究(II)[M].贵阳:贵州科技出版社,2001.

- [4] 潘瑞炽,董惠得. 植物生理学(第三版) [M]. 北京:高等教育出版社,1998.
- [5] 曾广文. 植物生理学(第四版) [M]. 成都:成都科技大学出版社,2001.
- [6] 江龙. 作物抗旱性的研究方法[J]. 贵州农业科学,1999,(27) 5:70~72.
- [7] 黎裕. 作物抗旱鉴定方法与指标[J]. 干旱地区农业研究,1993,11(1):91~99.
- [8] 龚明. 作物抗旱性鉴定方法与指标及其综合评价[J]. 云南农业大学学报,1989,4(1):73~81.
- [9] 李德全. 土壤水分胁迫下叶片的渗透调节与膨压维持[J]. 华北农学报,1991,6(4):100~105.
- [10] 施积炎. 不同家系(种源)马尾松耐旱适应性及评价研究[M]. 贵州大学研究生硕士学位论文,2001.
- [11] 陈由强,叶冰莹,朱锦懋. PV曲线技术比较三种木本植物的水分状况[J]. 福建师范大学学报(自然科学版),1999,15(4):71~75.
- [12] 宋丽华,张凯. 应用PV技术评价银川市7种针叶绿化树种抗旱性[J]. 西北农业学报,2009,18(2):225~229.
- [13] 韩刚,李彦瑾,孙德祥,等. 4种沙生灌木幼苗PV曲线水分参数对干旱胁迫的响应[J]. 西北植物学报,2008,(7):1422~1428.
- [14] 安锋,蔡靖,姜在民,等. 八种木本植物木质部栓塞恢复特性及其与PV曲线水分参数的关系[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2006,34(1):38~44.
- [15] 岑显超,彭方仁,陈隆升,等. 楸树种间水分特征曲线主要参数比较与抗旱性评价[J]. 浙江农林大学学报,2008,25(6):760~764.
- [16] 徐正浩,朱丽青,徐林娟,等. 土壤水分供给对不同水稻的产量构成及其淀粉品质的影响[J]. 核农学报,2011,25(6):1249~1254.
- [17] 杨晓青,张岐岐,梁宗锁. 水分胁迫对不同抗旱类型冬小麦幼苗叶绿素荧光参数的影响[J]. 西北植物学报,2004,24(5):812~816.
- [18] 郭建平,高素华,刘玲. 气象条件对作物品质和产量影响的试验研究[J]. 气候与环境研究,2001,6(3):361~367.
- [19] 郭安红,魏虹,李凤民,等. 土壤水分亏缺对春小麦根系干物质累积和分配的影响[J]. 生态学报,1999,19(2):179~184.
- [20] 张绪元,刘国道,郝树乾,等. 不同抗旱性柱花草品种在高渗溶液中的萌发特性[J]. 热带农业科学,2005,25(3):12~15.
- [21] 孔兰静,李红双,张志国. 三种观赏草对土壤干旱胁迫的生理响应[J]. 中国草地学报,2008,30(4):40~45.
- [22] 蒲光兰,袁大刚,胡学华,等. 土壤干旱胁迫对3个杏树品种生理生化特性的影响[J]. 浙江农林大学学报,2005,22(4):375~379.
- [23] 李云飞,李彦慧,王中华,等. 土壤干旱胁迫对紫叶矮樱叶片呈色的影响[J]. 生态学报,2009,29(7):3679~3684.
- [24] 王丁,姚健,薛建辉. 土壤干旱胁迫对樟树(*Cinnamomum camphora* (L.) Presl) 苗木水力结构特征的影响[J]. 生态学报,2009,29(5):2725~2731.
- [25] 刘子凡. 作物对土壤干旱胁迫适应机理的最新研究进展[J]. 安徽农业科学,2007,35(34):11011~11013,11018.
- [26] 陈善福,书庆尧. 植物耐干旱胁迫的生物学机理及其基因工程研究进展[J]. 植物学通报,1999,16(5):555~560.
- [27] 孙彩霞,沈秀瑛. 作物抗旱性鉴定指标及数量分析方法的研究进展[J]. 中国农学通报,2002,(1):49~51.
- [28] 栗雨勤,张文英,王有增,等. 作物抗旱性鉴定方法研究进展[J]. 河北农业科学,2004,8(1):58~61.
- [29] 卜崇峰,刘国彬,许明祥. 陕北黄土区狼牙刺水势研究[J]. 西北植物学报,2003,(8):1393~1397.
- [30] 殷祚云,胡玉佳,陈建新,等. 马尾松针叶蒸腾强度日变化与小气候的关系[J]. 仲恺农业工程学院学报,1999,12(3):15~18.
- [31] 刑少辰. 环境胁迫与植物体内脯氨酸的关系[J]. 生态农业研究,1998,(02):30~33.
- [32] 王霞,侯平,尹林克. 水分胁迫对柽柳植物可溶性物质的影响[J]. 干旱区研究,1999,(02):6~11.
- [33] 马宗仁. 植物在水分胁迫下脯氨酸积累的研究[J]. 草业科学,1994,(01):15~18.
- [34] 孙建,饶月亮,乐美旺,等. 干旱胁迫对芝麻生长与产量性状的影响及其抗旱性综合评价[J]. 中国油料作物学报,2010,(4):525~533.

(上接第152页)

- [2] 刘厚诚. 我国野菜人工栽培现状[J]. 长江蔬菜,2001,(7):5~6.
- [3] 罗世家. 影响薇菜生长的主要环境因子分析[J]. 湖北民族学院学报(自然科学版),2001,19(4):8~10.
- [4] 徐连杰,王明焱,王少江,等. 分株紫萁种群生态适应性特征调查[J]. 北方园艺,2011,(9):5~7.
- [5] 何义发,张泽宏,周吉源,等. 紫萁(薇菜)可食用期生理生化特性的初步研究[J]. 西南农业大学学报(自然科学版),2006,28(2):183~185.
- [6] 李吉勇,李典友. 薇菜的功用与栽培技术探讨[J]. 园艺与种苗,2013,(5):22~24.
- [7] 高德峰,杨万森,周立刚,等. 野生薇菜的人工高产栽培技术[J]. 湖北农业科学,2001,(5):68~69.
- [8] 杨世敏,粟周群,刘光美,等. 野生薇菜人工驯化栽培及加工技术[J]. 耕作与栽培,2004,(5):51~52.
- [9] 何义发. 薇菜种莖生产及模式栽培经济效益浅析[J]. 特产研究,2002,24(1):50~52.
- [10] 高美玲,袁成志,杨俊玲,等. 无公害富硒薇菜套种栽培技术[J]. 北方园艺,2008,(12):94~94.
- [11] 马继峰,王玉华,姚占春,等. 薇菜的规范化栽培与加工[J]. 特种经济动植物,2005,8(12):25~26.
- [12] 万辉,何义发,付正欢,等. 施肥种类对薇菜生长的影响[J]. 湖北农业科学,2012,51(3):473~474.