

# 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\*

安 锋<sup>1a</sup>, 蔡 靖<sup>1a</sup>, 姜在民<sup>1b</sup>, 张远迎<sup>1b</sup>, 兰国玉<sup>1a, 2</sup>, 张硕新<sup>1a</sup>

(1 西北农林科技大学 a 林学院, b 生命科学学院, 陕西 杨凌 712100;

2 中国热带农业科学院 橡胶研究所, 海南 儋州 571737)

**[摘要]** 以西北农林科技大学校园内生长良好的耐旱树种刺槐(*Robinia pseudoacacia* L.)、元宝枫(*Acer truncatum* Bge.)、沙棘(*Hippophae rhamnoides* L.)、白榆(*Ulmus pumila* L.)、油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.)、白皮松(*Pinus bungeana* Zucc ex Endl.)及中生树种女贞(*Ligustrum lucidum* Ait.)和柳树(*Salix matsudana* Koidz f. *pendula* Schneid)为研究对象,用压力套在2.5 MPa下诱导1年生枝条发生木质部栓塞,研究自然条件下木质部栓塞的恢复特性,探讨木质部栓塞恢复特性与PV曲线水分参数间的关系。结果表明,木质部栓塞恢复的快慢,与其小枝的木质部栓塞脆弱性顺序基本一致;栓塞的发生和恢复与树木木质部的结构密切相关。植物木质部栓塞的发生、恢复,与植物耐旱性一样受多种因素控制,虽然与PV曲线水分参数有一定关系,但任何单一水分参数的排序,均与木质部栓塞的脆弱性和恢复速率不完全一致。木质部水势和树木不同部位间的水势梯度是影响木质部栓塞发生和恢复的最主要因素,蒸腾作用、气孔关闭及植物的渗透调节等可能也与木质部栓塞的恢复有关。

**[关键词]** 木质部栓塞; 栓塞恢复; PV 曲线水分参数

[中图分类号] S718.43

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2006)01-0038-07

木质部栓塞是植物在正常生长过程中极易遭受的“平常事件”<sup>[1-3]</sup>,关于木质部栓塞恢复状况的探讨,也是此领域研究的一个热点问题。但以往的研究主要集中在栓塞恢复时木质部水势的正负和恢复时间的长短上。很多权威人士<sup>[4-7]</sup>都认为,木质部栓塞只有在水势达到正压或稍负时才能恢复。Tyree等<sup>[8-9]</sup>认为,在干旱期间或生长季节,木质部栓塞是不可能恢复的。但也有不同的研究结果,Salleo等<sup>[10]</sup>报道了在木质部水势为-0.101 MPa时,栓塞后的角豆树(*Ceratonia siliqua*)木质部可在一夜间恢复其输导功能,在重新灌水后2 h内可消除栓塞现象;张硕新等<sup>[11]</sup>发现,自然状况下浆果紫杉(*Taxus baccata*)已栓塞的木质部在水势为-1.62 MPa时,2 h内可恢复;申卫军等<sup>[12]</sup>发现,自然状况下在水势为-1.00 MPa时,沙棘1年生枝人为诱导栓塞后,30 min内可完全恢复其传导功能;McCully等<sup>[13]</sup>发现,玉米根系在一整天的时间内都有汁液进入栓塞导管的现象。近年来也有学者对栓塞恢复与植物生长调

节物质间的关系进行了探讨。Salleo等<sup>[13]</sup>发现,供给已栓塞的月桂(*Laurus nobilis*)小枝皮层一定量的生长素,可促进木质部栓塞的恢复,据此认为栓塞的恢复是生长素诱导韧皮部溶质增加的结果,这些溶质通过髓射线运输到已经栓塞化的导管,降低了那里的水势从而使栓塞恢复。Tyree等<sup>[14]</sup>用同样方法研究后发现,用IAA+K<sup>+</sup>溶液处理栓塞的枝条,其恢复速度更快,据此认为空穴化导管周围的薄壁组织细胞通过糖-淀粉的转化可以降低渗透压,从而使细胞内的水势升高、膨压降低,导致水分释放并进入已空穴化的导管而使栓塞恢复。但对表征植物体内水分特性的PV曲线水分参数,是否与植物木质部栓塞的恢复有关,目前尚未见报道,为此本试验对压力套诱导的几种木本植物木质部栓塞的恢复特性及其与PV曲线水分参数的关系进行了探讨,以期阐明PV曲线水分参数与木质部栓塞恢复的关系。

\* [收稿日期] 2005-05-08

[基金项目] 国家自然科学基金资助项目(30170766);教育部“优秀青年教师资助计划”项目

[作者简介] 安 锋(1977-),男,陕西岐山人,助理研究员,硕士,主要从事植物生理生态学研究。E-mail: fan@scuta.edu.cn

[通讯作者] 张硕新(1959-),男,陕西户县人,教授,博士生导师,主要从事植物生理生态学和森林生态学研究。E-mail: sxzhang@nwafu.edu.cn

# 1 材料与方法

## 1.1 材 料

选取西北农林科技大学西林校区校园内生长良好的耐旱树种刺槐(*R obinia p seudoacacia L.*)、元宝枫(*A cer truncatum B ge*)、沙棘(*H ipp ophae rham -noides L.*)、白榆(*U lnus p umila L.*)、油松(*P inus tabulaef omis Carr*)、白皮松(*P inus bungeana Zucc ex Endl*)及中生树种女贞(*L igustrum lu-cidum A it*)和柳树(*S alix matsudana Koidz f pen-dula Schneid*)的1年生枝条为研究对象。其中刺槐、油松、白皮松树龄为15~20年,元宝枫、白榆、女贞、柳树为10~13年,沙棘为3年。

## 1.2 方 法

**1.2.1 枝条木质部栓塞的诱导——压力套法** 在田间,将选取的枝条放入压力套(Pressure collar)中,然后逐渐升压(0.02 MPa/s)至2.5 MPa,2 h后缓慢降压(0.02 MPa/s)至0 MPa,取掉压力套<sup>[11]</sup>。

**1.2.2 栓塞恢复速度测定** 在7~8月份选择刚下过大雨日,各树种选取6个1年生枝条,在自然状况下用压力套按上述方法使其木质部产生栓塞,分别在其恢复20,40,60,80,100和120 min后剪下枝条,放入装有湿纸的塑料袋中立即带回实验室,用“冲洗法”测定位于压力套中枝条的导水率损失百分率(PLC,%),用“压力室法”测定其水势(W P, MPa),并与临近未经处理小枝的PLC和W P比较,以探讨各树种木质部的栓塞恢复特性<sup>[11]</sup>。

**1.2.3 PV 曲线的绘制**<sup>[15-18]</sup> 于傍晚或清晨在树木的中部向阳面采集1年生小枝,立即封入黑色塑料袋带回实验室,将其基部浸入水中,上覆黑色塑料袋,浸泡时间以使小枝水势恢复到近饱和状态的-0.1 MPa左右为宜。将水分已恢复到近饱和状态的小枝取出,迅速用吸水纸吸干基部和叶表面附着的多余水分,称其饱和鲜重。随后立即将枝叶密封于塑料袋并装入压力室,在茎切口上端,放置一个长约5 cm、直径约0.8 cm、内有干燥吸水纸事先称重的聚乙烯小管,然后用Hammal逐步升压法升压,当在一定平衡压下吸水一段时间并确定了枝条的最终平衡压后,更换聚乙烯小管,称量小管所吸收的水量,继续升压重复上述操作,直至小管每次吸收的水量与平衡压呈直线增加。在测定10~14次后,取出样枝再次测定其鲜重,并于105℃下烘干12 h测定干重。最后以各次平衡压值的倒数(1/P)为纵坐标,以对应的相对水分含量(RWC)为横坐标,绘制PV

曲线。图1为油松的PV曲线,其中失去膨压前的曲线部分通过各测定点串联而成;失去膨压以后的直线部分用直线回归方程(回归系数应大于0.99)表示,并根据绘制的PV曲线求出水分状况参数。

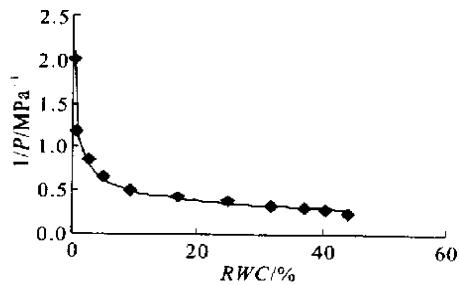


图1 油松的PV曲线

Fig. 1 Pressure-volume curve of *P. tabulaef omis*

**1.2.4 PV 曲线参数的计算**<sup>[16, 19-21]</sup> (1)充分紧张组织中的渗透水含量(*RWC<sub>s</sub>*)和非渗透水量(*RWC<sub>a</sub>*)。渗透水是指存在于细胞原生质和液泡中的水分,其在外加压力下可被压出,也称为共质体水(Symplastic water)。充分紧张组织中的*RWC<sub>s</sub>*可由PV曲线中直线部分的延长线与横坐标轴的交点求得。其余水分在组织无限加压条件下也不能被挤出,是存在于细胞外的水分,包括细胞壁、细胞间隙、导管、死亡细胞空腔内的水分,被称为非渗透水或质外体水(Apoplastic water),充分紧张组织中的非渗透水含量*RWC<sub>a</sub>*=1-*RWC<sub>s</sub>*。(2)充分紧张组织中的原初渗透势( $\Psi_{\pi}^{00}$ )。PV曲线的直线部分的延长线与纵坐标轴的交点,即为充分紧张组织中细胞原初渗透压的倒数,其负值为 $\Psi_{\pi}^{00}$ 。(3)初始质壁分离的渗透势( $\Psi_{\pi}^0$ )和渗透水含量(*RWC*<sup>0</sup>)。在组织从饱和至萎蔫的失水过程中,细胞液泡内的水分不断被挤出,细胞也失水收缩,由于细胞壁与细胞质收缩强度不一致,失水到一定程度时将出现质壁分离现象,此时对应的组织水势即为初始质壁分离时的渗透势( $\Psi_{\pi}^0$ ),对应的相对含水量即为初始质壁分离时的渗透水含量*RWC*<sup>0</sup>。在PV曲线上则为曲线转变为直线的转折点,可以通过图解法或者求解由曲线部分和直线部分方程所组成的方程组的方法求得。本文选用后者计算。(4)细胞弹性模量( $\epsilon$ )。细胞弹性模量(Cell elastic modulus)的定义为: $\epsilon = d\Psi_p/d RWC$ ,即单位相对含水量变化所引起的细胞膨压的变化,可用于表示细胞壁弹性的好坏。通常认为,当组织含水量和水势下降时,弹性较大的组织比弹性小的能保持较大的膨压。 $\epsilon$ 可以通过膨压与相对含水量间的关系

求出。在植物组织失水过程中,  $\epsilon$  处于不断变化中, 为了分析方便, 一般用植物处于水分饱和状态下的  $\epsilon_{max}$  来比较植物的细胞弹性模量。本试验中  $\epsilon_{max}$  的计算公式为:

$$\epsilon_{max} = (\Psi_{pi}^{00} - \Psi_{pi}) \times (RW C_s - RW C^0) / RW C_s$$

### 1.2.5 数据处理 数据处理全部在 EXCEL 2000

表 1 自然状况下 8 个树种 1 年生枝条的木质部栓塞恢复状况

Table 1 Refilling of embolized xylem in the one-year-old twigs of the 8 tree species *in situ*

树种 Tree species	天气状况 Weather	处理时段 Treatment time	恢复时间/ min Refilling duration	对照枝 Intact twig		处理枝 Treated twig	
				WP/MPa	PLC/%	WP/MPa	PLC/%
<i>S. matsudana</i> 柳树	阴 Overcast	7: 00~ 9: 00	20	- 0.95	0.00	- 2.10	34.01
	阴 Overcast	10: 20~ 12: 20	40	- 1.20	0.00	- 1.60	88.35
	阴间多云 Cloudy	7: 00~ 9: 00	60	- 0.83	0.00	- 1.90	45.29
	阴间多云 Cloudy	7: 00~ 9: 00	80	- 1.50	66.01	- 2.55	88.44
	阴间多云 Cloudy	7: 00~ 9: 00	100	- 0.70	97.39	- 0.45	97.05
	阴间多云 Cloudy	9: 30~ 11: 30	120	- 0.45	67.71	- 1.10	66.14
<i>L. lucidum</i> 女贞	阴间多云 Cloudy	7: 50~ 9: 50	20	- 1.30	56.92	- 1.35	75.91
	阴 Overcast	7: 00~ 9: 00	40	- 0.70	45.72	- 0.92	54.98
	雨后多云 Cloudy just after rainy	7: 30~ 9: 30	60	- 1.10	75.13	- 1.90	60.51
	雨后多云 Cloudy just after rainy	10: 10~ 12: 10	80	- 1.40	78.96	- 1.80	75.20
<i>P. bungeana</i> 白皮松	阴有风 Overcast and windy	7: 08~ 9: 08	20	- 0.65	0.00	- 0.72	20.11
	阴有风 Overcast and windy	9: 37~ 11: 37	40	- 1.30	0.00	- 1.08	18.49
	阴 Overcast	9: 12~ 11: 12	60	- 1.50	9.98	- 1.06	0.80
	晴 Sunny	7: 08~ 9: 08	80	- 1.50	0.00	- 1.46	40.42
	晴 Sunny	6: 51~ 8: 51	100	- 1.70	0.00	- 1.51	0.00
	阴 Overcast	6: 36~ 8: 37	120	- 0.60	0.00	- 0.55	0.00
<i>P. tabulaeformis</i> 油松	阴 Overcast	7: 40~ 9: 40	20	- 0.56	0.00	- 0.81	55.56
	晴 Sunny	18: 00~ 20: 00	40	- 0.56	10.08	- 0.81	50.18
	小雨 Rainy	7: 28~ 9: 28	60	- 0.40	0.00	- 0.41	0.00
	阴 Overcast	18: 12~ 20: 12	80	- 0.76	0.00	- 0.86	0.00
	阴转晴 Cloudy to sunny	6: 25~ 8: 25	100	- 0.80	0.00	- 0.42	23.66
	阴 Overcast	17: 50~ 19: 50	120	- 0.76	21.20	- 0.83	15.22
<i>H. rhamnoides</i> 沙棘	阴 Overcast	7: 00~ 9: 00	20	- 0.65	22.15	- 0.65	38.69
	阴间多云 Overcast to cloudy	7: 00~ 9: 00	40	- 0.80	66.51	- 0.95	56.10
	小雨 Drizzle	7: 00~ 9: 00	60	- 0.90	49.92	- 1.35	47.30
<i>U. pumila</i> 白榆	阴有小雨 Overcast and drizzle	6: 40~ 8: 40	20	- 0.87	57.14	- 0.62	97.62
	晴 Sunny	16: 23~ 18: 23	40	- 0.66	62.95	- 1.16	96.95
	阴 Overcast	6: 30~ 8: 30	60	- 1.70	29.75	- 2.52	40.04
	阴 Overcast	17: 15~ 19: 15	60	- 0.42	18.78	- 0.32	87.04
	晴 Sunny	6: 50~ 8: 50	80	- 2.10	0.00	- 2.16	95.89
	阴转晴 Cloudy to sunny	6: 43~ 8: 43	100	- 2.30	98.54	- 2.00	93.36
<i>R. pseudoacacia</i> 刺槐	晴 Sunny	18: 21~ 20: 21	20	- 0.75	46.40	- 1.30	67.80
	阴有小雨 Overcast and drizzle	6: 29~ 8: 29	40	- 0.15	23.00	- 0.20	90.40
	晴 Sunny	17: 41~ 19: 41	60	- 0.70	0.00	- 1.50	28.60
	阴 Overcast	6: 16~ 8: 16	80	- 0.50	52.70	- 0.80	45.90
	阴 Overcast	6: 00~ 8: 00	100	- 1.90	29.40	- 2.00	0.00
	晴 Sunny	5: 55~ 7: 55	120	- 2.00	42.82	- 1.85	24.64
<i>A. truncatum</i> 元宝枫	阴转晴 Cloudy to sunny	6: 29~ 8: 29	20	- 0.26	0.00	- 0.66	23.38
	小雨 Drizzle	17: 45~ 19: 45	40	- 0.70	0.00	- 0.40	12.76
	雨后, 阴 Cloudy just after rainy	6: 40~ 8: 40	60	- 1.50	12.45	- 1.20	29.96
	阴转晴 Cloudy to sunny	8: 52~ 10: 52	80	- 2.00	3.62	- 1.46	49.28
	晴 Sunny	6: 32~ 8: 32	100	- 1.40	0.00	- 1.12	13.19
	阴 Overcast	6: 44~ 8: 44	120	- 1.80	18.80	- 1.65	0.00

注: 表中 WP 代表水势; PLC 代表导水率损失百分率。

Note: WP is the water potential and PLC is the percentage loss of hydraulic conductivity in the table.

中进行。

## 2 结果与分析

### 2.1 8 个树种栓塞恢复状况比较

处理后 8 个树种木质部栓塞恢复情况见表 1。

由表 1 可以看出, 用压力套在 2.5 MPa 压力下处理 120 min, 有使植物的水势降低, PLC 增大的趋势。处理后的柳树、女贞、白皮松、油松、沙棘、白榆、刺槐和元宝枫分别经 100, 60, 60, 60, 40, 100, 80 和 120 min 的恢复, 在其对应的水势水平上, 处理枝的 PLC 已等于或低于对照枝, 表明由压力套作用产生的木质部栓塞已经完全恢复。虽然女贞、白皮松和油松均在 60 min 左右恢复, 柳树、白榆也均能在 100 min 左右恢复, 但其恢复前的本底不同, 恢复时的水势高低也不同, 根据各树种对压力套诱导栓塞的恢复时间, 并结合表 1 中的水势和 PLC 数据, 8 个树种木质部栓塞恢复速率为: 沙棘 > 女贞 > 白皮松 > 油松 > 刺槐 > 白榆 > 柳树 > 元宝枫。

## 2.2 影响木质部栓塞恢复的因素

水分胁迫下, 植物木质部水势的降低是诱使木质张力增大、发生木质部栓塞现象的最直接原因, 所以植物水分条件的改善和木质部水势的提高就必然能够促进木质部栓塞的恢复。Salleo 等<sup>[10]</sup>报道了木质部栓塞在水势接近零时很快发生恢复的现象, 甚至认为植物木质部的栓塞只能在水势稍负和接近于零的情况下恢复<sup>[4, 6-7]</sup>。本试验也发现了在高水势下木质部栓塞恢复较快的现象, 如元宝枫在水势为 -1.20 MPa 时, 经过 60 min 的恢复, PLC 已经恢复到对照枝的 2.41 倍水平上; 但在水势为 -1.46 MPa 时, 经过 80 min 的恢复, 处理枝的 PLC 仍然是对照枝的 1.361 倍。白皮松在水势为 -1.06 MPa 时, 经过 60 min 的恢复, 处理枝的 PLC 已经小于对照枝; 但在水势为 -1.46 MPa 时, 经过 80 min 的恢复, 木质部栓塞还未恢复。对表 1 进一步分析可知,

在阴雨无风的天气条件下, 刺槐在 WP 处理 = -0.20 MPa 时, 经 40 min 的恢复, PLC 处理仍高达 90.4%, 是对照枝的 3.93 倍; 而在晴天 WP 处理 = -1.30 MPa 时, 经 20 min 的恢复, PLC 处理已经恢复到了对照枝 1.46 倍的水平。阴天上午处理的白榆枝条, 在 WP 处理 = -2.52 MPa 下, 经过 60 min 的恢复, PLC 处理仅为 PLC 对照的 1.3 倍; 而阴天下午处理的枝条, WP 处理 = -0.32 MPa, 水势远高于前者, 但同样经过 60 min 的恢复后, PLC 处理却是 PLC 对照的 4.6 倍。可见, 蒸腾作用可能能够促进木质部栓塞的恢复。

一般情况下, 压力套处理会使枝条的水势降低, 木质部栓塞程度增大<sup>[12]</sup>, 但从表 1 结果可以发现, 恢复一段时间后, 会出现处理枝的水势高于对照枝(如元宝枫和白皮松)及处理枝的木质部栓塞程度明显低于对照枝(如刺槐和元宝枫)的情况。这可能是由于在压力套处理过程中, 枝条木质部水分运输减慢而水分消耗并未减小, 因此拉大了枝条与其他部位间的水势梯度, 在缺水情况下引起了枝条和叶片的渗透调节, 使得水分能够迅速从其他部位转移到栓塞化枝条所致。所以, 增加水势梯度和减小植物的渗透势可能能够促进木质部栓塞的恢复。

## 2.3 树种栓塞特性与 PV 曲线水分参数的关系

由以上研究结果可以看出, 植物木质部栓塞的恢复可能与其体内的渗透调节等因素有关。为了进一步探讨木质部栓塞的发生和恢复特性与其水分参数间的关系, 作者于 2002-09 对 8 个树种绘制了 PV 曲线, 并对各树种的 PV 曲线建立了回归方程, 详见表 2。

表 2 8 个树种的 PV 曲线方程式

Table 2 Regression equations for the pressure-volume cures of the 8 tree species

树种 Tree species	曲线部分 Curve part		直线部分 Strait line part	
	方程 Equation	R <sup>2</sup>	方程 Equation	R <sup>2</sup>
柳树 <i>S. matsuana</i>	$y = 3.4007x^{-0.6687}$	0.9656	$y = -0.0134x + 0.7942$	0.9933
女贞 <i>L. lucidum</i>	$y = 1.7831x^{-0.5187}$	0.9775	$y = -0.0066x + 0.5499$	0.9973
白皮松 <i>P. bungeana</i>	$y = 1.9754x^{-0.6366}$	0.9840	$y = -0.0066x + 0.4426$	0.9969
油松 <i>P. tabulaeformis</i>	$y = 1.1284x^{-0.3706}$	0.9893	$y = -0.0075x + 0.5667$	0.9889
沙棘 <i>H. rhamnoides</i>	$y = 2.9681x^{-0.6125}$	0.9804	$y = -0.0107x + 0.7391$	0.9971
白榆 <i>U. pumila</i>	$y = 1.2687x^{-0.3607}$	0.9934	$y = -0.0115x + 0.6718$	0.9963
刺槐 <i>R. pseudoacacia</i>	$y = 1.5149x^{-0.5371}$	0.9850	$y = -0.0095x + 0.5140$	0.9911
元宝枫 <i>A. truncata</i>	$y = 3.2970x^{-0.6922}$	0.9622	$y = -0.0088x + 0.6061$	0.9966

注: 表中 y 代表平衡压的倒数( $y = 1/(-WP)$ ); x 代表枝条相对含水量(RWC)。

Note: y is the reciprocal of the balance pressure, i.e.  $y = 1/(-WP)$  and x is the relative water content of the twig in the table

由表 2 可以看出, 各树种 PV 曲线的曲线部分可用幂函数  $y = ax^{-n}$  回归, 效果较好, R<sup>2</sup> 可以达到 0.9622 以上; 线性方程也较好地反映了 PV 曲线的

直线部分, R<sup>2</sup> 在 0.98 以上。所以, 用该方程推算出的水分参数(表 3)能够较好地反映其各自的水分特征。

由表3可以看出,女贞可能是通过其组织中高的渗透水含量(其 $RW C_s$ 最大,为83.32%)使栓塞木质部较快恢复;白皮松则可能是通过较大的 $RW C^0/RW C_s$ (24.11%)使其木质部不易发生脱水,以较大的 $\epsilon_{max}$ (0.545,最大)和较低的 $\psi_n^{100}$ (-2.26 MPa,最低)使其细胞具有较大的渗透调节能力和自身保护能力,从而使木质部不容易发生栓塞,发生栓

塞后也比较容易恢复。但是,对任何一种单一水分参数的排序都与栓塞恢复的速率不一致,不同水分参数间的排序也不尽相同。可见,各树种在适应水分胁迫时,有其不同的适应机制,有些树种在适应干旱环境时可以通过多种适应机制共同起作用,以达到在干旱条件下得以生存的目的。树木木质部栓塞的发生与恢复可能是受多种因素控制的。

表3 8个树种PV曲线的水分参数

Table 3 Water parameters from pressure-volume curves

树种 Tree species	$RW C_s/\%$	$\psi_n^{100}/$ MPa	$\psi_n/$ MPa	$RW C^0/\%$	$RW C^0/RW C_s/\%$	$RW C_a/RW C_s/\%$	$\epsilon_{max}$
柳树 <i>S. matsudana</i>	59.27	-1.26	-1.60	12.58	21.23	68.72	0.267
女贞 <i>L. lucidum</i>	83.32	-1.82	-2.17	13.64	16.37	20.02	0.298
白皮松 <i>P. bungeana</i>	67.06	-2.26	-2.98	16.17	24.11	49.12	0.545
油松 <i>P. tabulaeformis</i>	75.56	-1.76	-2.00	9.05	11.98	32.35	0.211
沙棘 <i>H. rhamnoides</i>	69.07	-1.35	-1.70	14.02	20.29	44.77	0.275
白榆 <i>U. pumila</i>	58.42	-1.49	-1.78	9.52	16.30	71.18	0.243
刺槐 <i>R. pseudoacacia</i>	54.11	-1.95	-2.49	11.87	21.93	84.82	0.427
元宝枫 <i>A. truncatum</i>	68.94	-1.65	-2.22	17.71	25.68	45.05	0.423

### 3 讨论与结论

张硕新等<sup>[11]</sup>和申卫军等<sup>[12]</sup>的研究证明,用压力套在2.5 MPa压力下处理120 min,能够使浆果紫杉等木本植物枝条产生明显的木质部栓塞。本文研究结果表明,用压力套在2.5 MPa压力下处理枝条120 min,一般会使植物的水势降低,PLC增大。6个阔叶树种木质部栓塞的恢复速率排序为:沙棘>女贞>刺槐>白榆>柳树>元宝枫,这与其小枝的木质部栓塞脆弱性大小排序(女贞>沙棘>刺槐>白榆>柳树>元宝枫)相比,除沙棘和女贞位置调换外,其余顺序完全一致。可见,无论是木质部栓塞的发生还是其恢复,均与其木质部的结构,尤其是纹孔膜上微孔的大小密切相关。一般木质部管道的直径越大,木质部就容易发生栓塞,如刺槐、白榆、柳树导管的最大弦向直径分别为335,305和87 μm<sup>[22]</sup>,其栓塞脆弱性也是刺槐>白榆>柳树。Tyree 和 Dixon<sup>[23]</sup>认为,大径导管(或管胞)之所以容易发生栓塞,不仅是因为毛细管作用,而且是因为较大的细胞具有较大的细胞壁表面积,也就具有较多的不完善细胞壁。另外,木质部越容易发生栓塞,管道直径就可能越大,处于管道中的气泡(Air seeding)也就越容易被溶解或逐出管道,木质部的栓塞也就越容易恢复。对于纹孔膜上的微孔,很多学者认为与栓塞的发生有很大关系<sup>[24-26]</sup>,但可能是由于现代电子显

微镜测定精度的限制,对此方面的报道很少。但从本试验结果看,如果纹孔膜上的微孔与木质部栓塞的发生有很大关系,它同时可能也与木质部栓塞的恢复密切相关,对此还有待于进一步研究。

由8个树种人为诱导栓塞后的恢复速率,结合其木质部栓塞脆弱性曲线和木质部栓塞的日变化<sup>[27-29]</sup>可知,针叶树种在自然状况下不容易发生木质部栓塞,即使偶尔发生了也会很快恢复,这与其属于高水势延迟脱水耐旱类型树种的特点相一致。本研究中的6个阔叶树种均很容易发生木质部栓塞,但发生栓塞后的木质部导管即使在水势较低的情况下也能恢复。木质部栓塞是其在每天生长过程中极易发生的“平常事件”,并总是处于此消彼涨的动态变化之中,木质部栓塞现象可能也是某些植物适应水分胁迫的一种机制。

植物适应干旱的机制是多种多样的,其间没有严格的界限,大多数植物往往具备数种方式的耐旱机制。所以植物的耐旱能力是一种复合性状,是由植物形态解剖结构、水分生理生态特性及生理生化反应到组织细胞、光合器官乃至原生质结构特点的综合反应结果。植物对木质栓塞的调控可能也是如此,所以没有任何一种植物的PV曲线水分参数与其木质部栓塞的脆弱性及恢复速率完全一致。对植物木质部栓塞特性的研究也应该从多角度、多方面加以考虑。

## [参考文献]

- [1] McCully M E, Huang C X, Ling E C. Daily embolism and refilling of xylem vessels in roots of field-grown maize[J]. New Phytol, 1998, 138: 327-342.
- [2] Milburn J A, McLaughlin M. Studies of cavitation in isolated vascular bundles and whole leaves of *Planta* major L. [J]. New Phytol, 1974, 73: 86-87.
- [3] Sperry J S, Tyree M T, Donnelly J R. Vulnerability of xylem to embolism in a mangrove vs. an inland species of Rhizophoraceae[J]. Plant Physiology, 1988, 74: 276-283.
- [4] Milburn J A. Water flow in plants[M]. London: Longman, 1979.
- [5] Tyree M T, Sperry J S. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism [J]. Annual Review of Physiology and Molecular Biology, 1989, 40: 19-38.
- [6] Yang Shudong, Tyree M T. A theoretical model of hydraulic conductivity recovery from embolism with comparison to experimental data on *Acer saccharum* [J]. Plant Cell and Environment, 1992, 15: 633-643.
- [7] Zimmermann M H. Xylem structure and the ascent of sap[M]. Berlin: Springer-Verlag, 1983.
- [8] Tyree M T, Sperry J S. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? [J]. Plant Physiology, 1988, 88: 574-580.
- [9] Tyree M T, Yang S. Water storage capacity of *Thuja*, *Tsuga* and *Acer* stems measured by dehydration isotherms [J]. Planta, 1990, 82: 420-426.
- [10] Salleo S, Lo Gullo M A. Different aspects of cavitation resistance in *Ceratonia siliqua* L: a drought-avoiding Mediterranean tree [J]. Ann Bot, 1989, 64: 325-336.
- [11] 张硕新, Richter H. 桦果紫杉木质部栓塞恢复状况的研究[J]. 西北林学院学报, 1996, 11(1): 5-8.
- [12] 申卫军, 彭少麟, 张硕新. 三个耐旱树种木质部栓塞化的脆弱性及其恢复能力[J]. 生态学杂志, 2000, 19(6): 1-6.
- [13] Salleo S, Lo Gullo M A, Paoliddi D, et al. Refilling of cavitated xylem conduits in young plants of *Laurus nobilis* L: a possible mechanism [J]. New Phytol, 1996, 132: 47-56.
- [14] Tyree M T, Salleo S, Nardini A, et al. Refilling of embolized vessels in young stems of *Laurus nobilis* L: Do we need a new paradigm [J]. Plant Physiology, 1999, 120: 11-22.
- [15] 蒋士梅, 杨茂仁. P-V 曲线的制作及其在树木抗旱性研究中应用的讨论[J]. 内蒙古林业科技, 1994(2): 8-10.
- [16] 李吉跃. PV 技术在油松侧柏苗木抗旱特性研究中的应用[J]. 北京林业大学学报, 1989, 11(1): 3-11.
- [17] 苏印泉, 李瀚, 李际红. 林木体内水分状况测定——P-V 曲线的制作及应用[J]. 西北林学院学报, 1989, 11(2): 33-38.
- [18] 王万里. 压力室(PRESSURE CHAMBER)在植物水分状况研究中的应用[J]. 植物生理学通讯, 1984, 20(3): 52-57.
- [19] 李向义, 张希明. 对压力-容积参数共质体水和质外体水概念的刍议[J]. 植物生理学通讯, 2001, 37(6): 545-546.
- [20] 李岩, 李德全, 潘海春. PV 技术在研究细胞壁弹性调节上的应用[J]. 植物生理学通讯, 1996, 32(3): 201-203.
- [21] 刘广全, 罗伟祥, 唐德瑞, 等. 八种针叶树抗旱生理指标的研究——PV 技术在测定树木抗旱性中的应用[J]. 陕西林业科技, 1995(2): 1-5.
- [22] 江泽慧. 世界主要树种的木材特征[M]. 北京: 中国林业出版社, 2000.
- [23] Tyree M T, Dixon M A. Water stress induced cavitation and embolism in some woody plants[J]. Physiology of Plant, 1986, 66: 397-405.
- [24] Alder N N, Sperry J S, Pockman W T. Root and xylem embolism: stomatal conductance and leaf turgor in *Acer grandidentatum* populations along a soil moisture gradient[J]. Oecologia, 1996, 105: 293-301.
- [25] Schulte P J, Gibson A C. Hydraulic conductance and tracheid anatomy in six species of extant seed plants[J]. Can J Bot, 1988, 66: 1073-1079.
- [26] Sperry J S, Perry A H, Sullivan J E M. Pit membrane degradation and air-embolism formation in aging xylem vessels of *Populus tremuloides* Michx[J]. Journal of Experimental Botany, 1991, 42: 1399-1406.
- [27] 安 锋, 张硕新. 7 种木本植物根和小枝木质部栓塞脆弱性的研究[J]. 生态学报, 2005, 25(8): 1928-1933.
- [28] 安 锋, 张硕新, 赵平娟. 8 种木本植物木质部栓塞与生理生态指标关系的研究(I): 与木质部水势的关系[J]. 西北植物学报, 2005, 25(8): 1595-1600.
- [29] 安 锋, 蔡 靖, 姜在民, 等. 8 种木本植物木质部栓塞与生理生态指标间关系的研究(II): 与光合生理生态指标的关系[J]. 西北林学院学报, 2006, 21(1): 37-42.

## Refilling of embolism in the xylem of eight tree species and its relationship with Pressure- Volume parameters

AN Feng<sup>1a</sup>, CAI Jing<sup>1a</sup>, JIANG Zai-mi<sup>1b</sup>,  
ZHANG Yuan-ying<sup>1b</sup>, LAN Guo-yu<sup>1a, 2</sup>, ZHANG Shuo-xin<sup>1a</sup>

(<sup>1</sup>a College of Forestry, <sup>b</sup>College of Life Sciences, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;

<sup>2</sup>Rubber Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Dazhou, Hainan 571737, China)

**Abstract:** Studied in this research were eight tree species, *Robinia pseudoacacia* L., *Acer truncatum* Bge., *Hippophae rhamnoides* L., *Ulmus pumila* L., *Pinus tabulaeformis* Carr., *Pinus bungeana* Zucc ex Endl., *Ligustrum lucidum* Ait., *Salix matsudana* Koidz f *pendula* Schneid., growing well on Xi-lin campus of Northwest A & F University. Xylem cavitations were induced by pressure collar under 2~5 MPa to observe the refilling of cavitied xylem conduits *in situ*; pressure-volume curves of the eight trees species were also established to probe into relationships between embolism characteristics and water parameters. The results showed that: there was a good correlation between embolism refilling speed and its xylem vulnerability. This would suggest that both the occurrence and refilling of xylem embolism were related to xylem architectures. Like tree drought tolerant ability, xylem embolism was controlled by many factors, although there were some relationships between embolism and water parameters, all pressure-volume water parameters were not in accord with the occurrence and refilling sort of xylem embolism. Xylem water potential and water potential gradient in plant organs were main factors influencing the occurrence and refilling of embolism, but transpiration, stomatal closure and osmotic regulation may also play some roles.

**Key words:** xylem embolism; refilling; P-V parameters

(上接第37页)

**Abstract ID:** 1671-9387(2006)01-0035-EA

## Studies on the technology of the extraction of eucommiol

PENG Jin-nian<sup>1,2</sup>, SUN Qi-shi<sup>1</sup>, SU Y in-quan<sup>2</sup>, DONG Juan-e<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>School of Chinese Medicine, Shenyang Pharmaceutical University, Shenyang, Liaoning 110016, China;

<sup>2</sup>College of Forestry, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** Single factor and orthogonal test were designed to study the effect of bath temperature, extraction time, solvent concentration and extraction frequency on the contents of eucommiol from *Eucommia ulmoides* leaves. And the contents of eucommiol were detected by HPLC. The result shows that the order of factors affecting the eucommiol contents was extraction frequency > extraction time > solvent concentration > bath temperature. The optimum extraction conditions were distilled water, reflux for 2 hours at 80 water bath for twice extractions. Under these extraction conditions the content of eucommiol was the highest, 8.95 g/kg.

**Key words:** *Eucommia ulmoides* leaf; eucommiol; extraction technology