

# 毛白杨叶片膨压变化规律及其对环境因子的响应

李豆豆<sup>1\*</sup> 席本野<sup>1\*</sup> 王 斐<sup>2</sup> 贾素苹<sup>3</sup> 赵洪林<sup>4</sup> 贺曰林<sup>1</sup> 刘 洋<sup>1</sup> 贾黎明<sup>1\*\*</sup>

<sup>1</sup>北京林业大学森林培育省部共建重点实验室, 北京 100083; <sup>2</sup>山东省聊城市林业局, 山东聊城 252002; <sup>3</sup>北京市大兴区林业工作站, 北京 102600; <sup>4</sup>北京市大兴区林业保护站, 北京 102600

**摘 要** 明确毛白杨叶片膨压变化规律及其对环境因子的响应, 可以为以叶片膨压作为水分亏缺指标指导灌溉提供理论依据。该研究以滴灌条件下的二年生毛白杨(*Populus tomentosa*)人工林为研究对象, 对充分灌溉(FI)和控水灌溉(CK)的叶片磁力探针压力输出值( $P_p$ )进行了连续监测, 并同步监测了土壤温度( $T_s$ )、土壤水势( $\Psi_s$ )、液流速率( $V_{SF}$ )和气象因子, 探讨了不同水分处理下毛白杨叶片膨压变化规律及其与环境因子的关系。结果表明: 1)不同天气条件下的 $P_p$ 均呈明显的“昼高夜低”变化规律, 且晴天的峰值宽度最大; 2)标准化相对叶片膨压( $\Delta P_p$ )与 $V_{SF}$ 在不同天气条件下均呈正相关关系, 都可用二项式函数描述, 决定系数( $R^2$ )从大到小依次是: 晴天( $R^2 = 0.87$ ) > 阴天( $R^2 = 0.72$ ) > 雨天( $R^2 = 0.31$ ); 3)影响 $P_p$ 变化的环境因子主要是光合有效辐射( $PAR$ )、空气温度( $T_a$ )、空气相对湿度( $RH$ )以及饱和水汽压差( $VPD$ ), 其中 $PAR$ 与 $P_p$ 协同变化最一致; 4)  $\Delta P_p$ 对不同环境因子均存在时滞效应, 且不同水分处理的时滞圈大小不同; 5)不同水分处理的 $P_p$ 曲线形状有明显差异。综上所述, 毛白杨叶片膨压变化规律与环境因子关系密切, 且与晴天液流速率存在高度的协同变化, 有作为水分亏缺诊断指标的潜力。

**关键词** 叶片膨压; ZIM-探针; 液流速率; 水分胁迫; 毛白杨

李豆豆, 席本野, 王斐, 贾素苹, 赵洪林, 贺曰林, 刘洋, 贾黎明 (2018). 毛白杨叶片膨压变化规律及其对环境因子的响应. 植物生态学报, 42, 741–751. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0097

## Patterns of variations in leaf turgor pressure and responses to environmental factors in *Populus tomentosa*

LI Dou-Dou<sup>1\*</sup>, XI Ben-Ye<sup>1\*</sup>, WANG Fei<sup>2</sup>, JIA Su-Ping<sup>3</sup>, ZHAO Hong-Lin<sup>4</sup>, HE Yue-Lin<sup>1</sup>, LIU Yang<sup>1</sup>, and JIA Li-Ming<sup>1\*\*</sup>

<sup>1</sup>Ministry of Education Key Laboratory of Silviculture and Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; <sup>2</sup>Liaocheng Forestry Bureau, Liaocheng, Shandong 252002, China; <sup>3</sup>Forestry Workstation of Daxing District in Beijing, Beijing 102600, China; and <sup>4</sup>Forestry Protection Station of Daxing District in Beijing, Beijing 102600, China

### Abstract

**Aims** In this study, the patterns of variations in leaf turgor pressure and responses to environmental factors were investigated in *Populus tomentosa*, in order to provide a theoretical basis for guiding irrigation using leaf turgor pressure as a water stress indicator.

**Methods** The study was conducted in a two-year-old *Populus tomentosa* plantation under surface drip irrigation. Leaf patch clamp pressure ( $P_p$ ) was continuously monitored in treatments of full irrigation (FI) and control (CK). Soil temperature ( $T_s$ ), soil water potential ( $\Psi_s$ ), sap flow velocity ( $V_{SF}$ ) and meteorological factors were monitored simultaneously. The patterns of variations in leaf turgor pressure and relationships between  $P_p$  and environmental factors of *P. tomentosa* under different water treatments were analyzed.

**Important findings** The  $P_p$  values exhibited a clear pattern of “daytime high and nighttime low” with varying weather conditions, and the width of peak signals in  $P_p$  was greatest in sunny days. The positive relationships between normalized leaf patch pressure ( $\Delta P_p$ ) and  $V_{SF}$  fitted a polynomial function under different weather conditions, with  $R^2$  values ranked in the order of sunny days (0.87) > cloudy days (0.72) > rainy days (0.31). Photosynthetically active radiation ( $PAR$ ), air temperature ( $T_a$ ), relative air humidity ( $RH$ ), and vapor pressure deficiency ( $VPD$ ) were predominant environmental factors affecting  $P_p$ , especially  $PAR$ . Hysteresis was found between  $\Delta P_p$

收稿日期Received: 2018-04-26 接受日期Accepted: 2018-06-09

基金项目: “十二五”国家科技支撑计划(2015BAD09B02)、国家自然科学基金项目(31400532和31670625)和国家重点研发计划课题(2016YFD0600403)。Supported by the Key Technologies R&D Program of China (2015BAD09B02), the National Natural Science Foundation of China (31400532, 31670625), and the National Key Research and Development Program of China (2016YFD0600403).

\* 同等贡献 Contributed equally to this work.

\*\* 通信作者Corresponding author (jlm@bjfu.edu.cn)

and different environmental factors, and the size of the hysteresis loop differed between the two irrigation treatments. There were significant differences in the shapes of  $P_p$  curves between the irrigation treatments. In conclusion, the variations of leaf turgor pressure were closely related to environmental factors in *P. tomentosa*, and there was a high degree of synergistic change with the sap flow on sunny days. Therefore, leaf turgor pressure can potentially serve as a diagnostic indicator of water deficit.

**Key words** leaf turgor pressure; ZIM-probe; sap flow velocity; water stress; *Populus tomentosa*

Li DD, Xi BY, Wang F, Jia SP, Zhao HL, He YL, Liu Y, Jia LM (2018). Patterns of variations in leaf turgor pressure and responses to environmental factors in *Populus tomentosa*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 741–751. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0097

在干旱、半干旱和季节性干旱地区,水分是杨树(*Populus* spp.)生长的重要限制因子,因此灌溉被广泛用于提高杨树人工林的生产力(贾黎明等, 2004; Dong *et al.*, 2011; Hogg *et al.*, 2013; Xi *et al.*, 2016)。然而,我国水资源极度亏缺,必须采用高效灌溉策略提高杨树生产力,而明确杨树不同生长阶段对水分的需求是实现高效用水的前提和关键。近年来,微灌尤其是滴灌的广泛使用,大大提高了水分利用效率(李久生等, 2016)。同时,人们也更多地关注能精准指示植物水分状况的指标,以期实现实时、精准的灌溉。这些指标主要包括基于土壤的指标(土壤含水率、土壤水势等)和基于植物的指标(液流、叶片膨压、茎干直径微变化、气孔导度、叶片温度等)(Jones, 2004; Fernández, 2014),其中后者较前者能更准确、直接地指示植物水分状况,但其在田间实际应用中却存在诸多困难。

水势是植物重要的水分生理参数,可用于确定植物的受旱程度和抗旱能力,也可作为指导灌溉的生理指标,因此被广泛应用于植物水分关系研究(柏新富等, 2012; Moriana *et al.*, 2012; Fernández, 2014; 赵燕东等, 2016)。目前,植物组织水势的测定方法主要有小液流法、压力室法、热电偶法和木质部压力探针法。小液流法因具有破坏取样、测量准确性差和效率低等缺点,限制了其在科学研究中的实际应用(王军和孟祥增, 1997)。压力室法具有操作方便、测定快速等优点,在国际上被广泛运用(Mengel *et al.*, 1982; Navaro *et al.*, 2007; Parent & Amez, 2010; Johnson *et al.*, 2011),但其测定结果易受观测偏差的影响。热电偶法测定水势具有应用范围广、样品使用量少等优点(荆家海和肖庆德, 1986; Martinez *et al.*, 2011),但其测定结果常出现超低值。木质部压力探针技术是目前唯一可直接测定木质部负压的方法(Benkert *et al.*, 1995; 万贤崇和叶清, 2008),但其对测定技术要求极高,且不能实现连续

测量。

植物叶片水势的实时连续测定存在诸多困难。近年来,一种能精确表征植物水分状况的非侵入式磁性膜片钳压力探针(ZIM-探针)的出现使该问题的解决成为可能。ZIM-探针因具有不破坏叶片组织、测定精度高、能实时连续监测、操作简单等优点在植物水分关系研究中逐渐得到应用(Bramley *et al.*, 2013; Zimmermann *et al.*, 2013; Chehab *et al.*, 2017; Martínez-Gimeno *et al.*, 2017)。ZIM-探针能对叶片膨压的微小变化进行精确测定,其工作原理为:将植物叶片放置在两个圆柱形磁体之间,上部磁体可以移动,下部磁体内置一个高敏感度的压力传感器;测定过程中,两个磁体施加于叶片上的压力( $P_{\text{clamp}}$ )保持恒定,然后ZIM-探针将 $P_{\text{clamp}}$ 和叶片膨压( $P_c$ )间的压力差(相对叶片膨压,  $P_p$ )进行测定(Zimmermann *et al.*, 2008)。Westhoff等(2009)通过研究不同气候条件下3个葡萄(*Vitis vinifera*)品种叶片 $P_p$ 的日变化,发现 $P_p$ 对降雨和灌溉的响应非常敏感;Rodríguez-Dominguez等(2012)和Padilla-Díaz等(2016)的研究结果表明, $P_p$ 曲线的形状能很好地表征油橄榄(*Olea europaea*)树体的水分胁迫程度,且可用于指导灌溉;Martínez-Gimeno等(2017)发现 $P_p$ 值和正午茎干水势的相关性最高,比茎干直径微变化等指标能更好地反映柿(*Diospyros kaki*)树的水分状况。然而,整体而言,目前利用ZIM-探针开展的叶片膨压研究还相对较少,现有的研究主要局限在油橄榄、柿、柑橘(*Citrus reticulata*)等果树以及小麦(*Triticum aestivum*)、玉米(*Zea mays*)等农作物上,研究区域则集中在西班牙、意大利等地中海气候区和非洲北部干旱地区。而针对人工林,相关研究至今未见报道;同时,国内目前亦未见有关于ZIM-探针的应用研究。

三倍体毛白杨(triploid *Populus tomentosa*)作为我国速生丰产林建设的重要树种,在华北地区广泛栽培,但其林地生产力远未达其生长潜力。前人在

该树种上的研究表明, 高效灌溉能显著提高其林分生长(席本野等, 2012; Xi *et al.*, 2013, 2016), 且已对该树种的蒸腾耗水特性有初步了解(Yan *et al.*, 2015; 李广德等, 2016; Xi *et al.*, 2017)。但是, 可用于精确诊断毛白杨树体水分亏缺状况的相关技术体系尚未建立, 一定程度上限制了其水分管理制度的进一步优化。

因此, 本研究采用ZIM-探针技术, 同时结合全自动气象站和热扩散液流测定技术, 测定了二年生毛白杨的叶片膨压、液流速率和林地环境因子, 以实现以下研究目标: (1)明确二年生毛白杨 $P_p$ 在不同典型天气条件下的日变化规律及其对环境因子的响应特征; (2)明确毛白杨 $P_p$ 与液流速率的协同变化规律; (3)对比不同水分处理下 $P_p$ 值的差异性。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

试验地位于山东省高唐县国有旧城林场(36.81° N, 116.09° E), 海拔30 m。该地属暖温带半干旱季风区域大陆性气候, 具有显著的季节变化, 光照充足, 热量丰富。年降水量544.7 mm, 降水主要集中在7–8月, 年蒸发量1 880 mm, 年平均气温12.0–14.1 °C, 极端最高气温41.2 °C, 极端最低气温–20.8 °C。年日照时间达2 651.9 h, 无霜期204天, 地下水位6 m左右。试验地土壤基本理化性质见表1。

试验地于2015年春季采用三倍体毛白杨无性系B301 (*P. tomentosa* × *P. bolleana*) × *P. tomentosa*两根一干苗造林, 林木采用均匀配置模式, 株距2 m, 行距3 m。2015年10月完成滴灌系统的安装, 并于2016年4月投入使用。滴灌系统采用以色列耐特菲姆公司生产的滴灌管, 滴头流量1.6 L·h<sup>-1</sup>, 滴头间距50 cm, 置于地表, 沿树行方向一行二带式(滴灌管分别位于树体两侧距树30 cm处)铺设。此外, 生长

季内亦对林木进行常规施肥(穴施), 并定期用除草剂除去影响林木生长的杂草。

### 1.2 试验设计

试验设置充分灌溉(FI)和控水灌溉(CK)两个处理, 灌溉方式均为地表滴灌。2016年4月4日试验开始前, 两个处理均进行一次充分灌水; 之后, 在FI处理中, 根据毛白杨生长与土壤水分有效性间的定量关系(Xi *et al.*, 2016), 设定当滴头正下方20 cm处的土壤水势达到–20 kPa时(即田间持水量( $\theta_f$ )的79%, 土壤水分有效性( $r_\theta$ )的73%), 即开始灌溉。在CK处理中, 当滴头正下方20 cm处的水势达到–45 kPa时开始灌溉。两个处理每次都把土壤湿润区内的土壤含水率灌至田间持水量。

### 1.3 测定指标与方法

于2016年6月1日至12日, 连续测定不同试验处理的相对叶片膨压( $P_p$ , kPa)、土壤温度( $T_s$ , °C)、土壤水势( $\Psi_s$ , kPa)和液流速率( $V_{SF}$ , cm·s<sup>-1</sup>), 同时对试验地内的气象因子进行连续监测。

#### 1.3.1 相对叶片膨压 $P_p$

在各处理试验小区20株试验树中共选择3株平均胸径约为5.2 cm的样树(FI处理选择2株样树, CK处理选择1株), 每株样树选择3片位于冠层中上部靠近内部(避免阳光直射)的健康、成熟、大小一致的叶片, 将ZIM-探针(YARA ZIM Plant Technology GmbH, Hennigsdorf, Germany)安置在叶片上(避开叶脉), 探针初始输出压力值 $P_p$ 设定在10–25 kPa之间, 无线数据接收器固定在树干的合适位置(Zimmerman *et al.*, 2008; Westhoff *et al.*, 2009)。探针与无线数据接收器连接并将数据传输到数据站点, 每5 min计算一次平均值并存入数据采集器。 $P_p$ 为ZIM-探针的测定值, 其值越大, 代表叶片膨压越小, 即叶片水势越低, 反之亦然。探针构造和工作原理见图1。

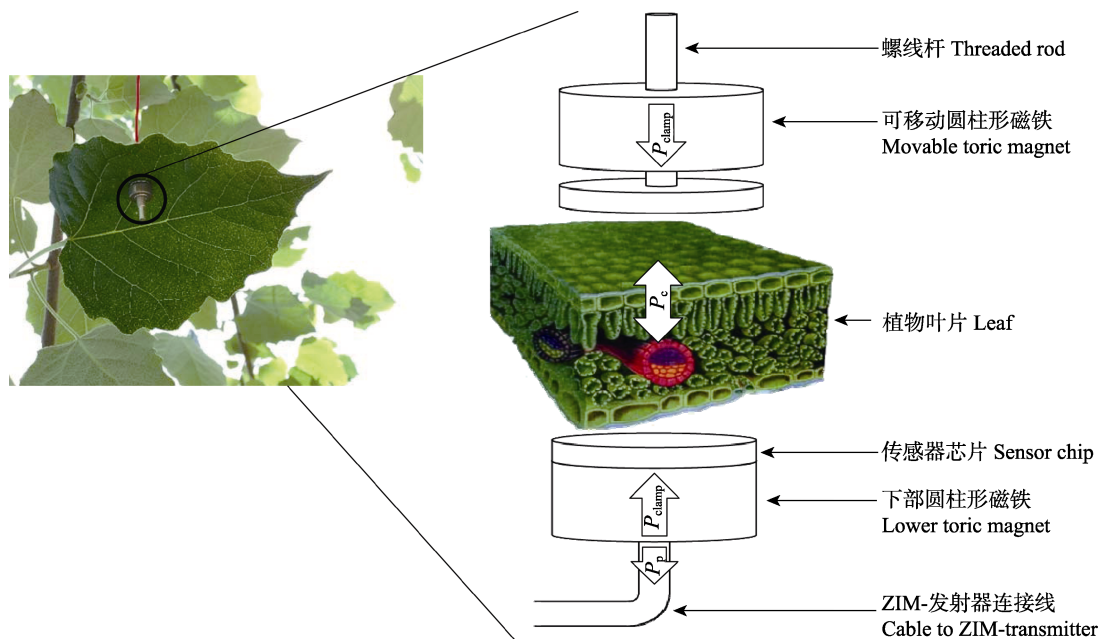
表1 试验地土壤基本物理和化学性质

Table 1 Basic physical and chemical characteristics of the soil at the experimental site

土壤深度 Soil depth (cm)	颗粒组成 Particle size distribution (%)			质地 <sup>1)</sup> Texture <sup>1)</sup>	容重 Bulk density (g·cm <sup>-3</sup> )	田间持水量 Field water-holding capacity (cm <sup>3</sup> ·cm <sup>-3</sup> )	饱和含水量 Saturated water content (cm <sup>3</sup> ·cm <sup>-3</sup> )	有机质 Organic matter (g·kg <sup>-1</sup> )	速效磷 Available phosphorus (mg·kg <sup>-1</sup> )	速效钾 Available potassium (mg·kg <sup>-1</sup> )
	砂粒 Sand	粉粒 Silt	黏粒 Clay							
0–50	61.79	35.52	2.70	砂壤土 Sandy loam	1.41	0.34	0.44	4.7	7.26	44.42
50–140	63.92	33.69	2.39	砂壤土 Sandy loam	1.43	0.36	0.45	2.3	0.97	27.85
140–300	29.62	65.54	4.84	粉壤土 Silt loam	1.46	0.35	0.44	2.6	1.63	41.98

1), 美国农业部制。

1), United States Department of Agriculture Classification.



**图1** ZIM-探针构造和工作原理图。 $P_c$ , 植物叶片膨压;  $P_{clamp}$ , 两个磁体施加于植物叶片上的压力;  $P_p$ ,  $P_c$ 和 $P_{clamp}$ 二者的压力差。

**Fig. 1** Diagram of ZIM-probe structure and working principle.  $P_c$ , the turgor in the leaf patch;  $P_{clamp}$ , the pressure by the magnets on the leaf patch;  $P_p$ , the pressure of difference between  $P_c$  and  $P_{clamp}$ .

### 1.3.2 气象因子

气象因子利用试验地中部的全动气象站(Delta-T Devices Ltd, Cambridge, UK)进行测定, 测定指标包括光合有效辐射( $PAR$ ,  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、空气温度( $T_a$ ,  $^{\circ}\text{C}$ )、空气相对湿度( $RH$ , %)、风速( $WS$ ,  $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ )、降水量( $P$ ,  $\text{mm}$ )等。每10 min采集一次数据并存入数据采集器(DL2 Data Logger, Delta-T Devices Ltd, Cambridge, UK)。水汽压亏缺( $VPD$ )利用气象数据, 通过下式计算:

$$VPD = ae^{(bT_a/(T_a+c))}(1-RH) \quad (1)$$

式中  $a$ ,  $b$ ,  $c$  为常数, 分别为0.61121 kPa、17.502和240.97  $^{\circ}\text{C}$ 。

### 1.3.3 土壤水势及土壤温度

在两个试验小区中分别随机选择5个滴头, 并在每个滴头正下方20 cm深处安装1个土壤水势温度传感器(TM2, GeoPrecision GmbH, Ettlingen, Germany), 每个传感器同时测定 $T_s$ 和 $\Psi_s$ 。每10 min采集一次数据并存入数据采集器(I-logger, 北京时域通科技有限公司, 北京)。试验期间FI处理的 $\Psi_s$  (−20 kPa左右)明显高于CK处理(−35 kPa左右) (图2)。

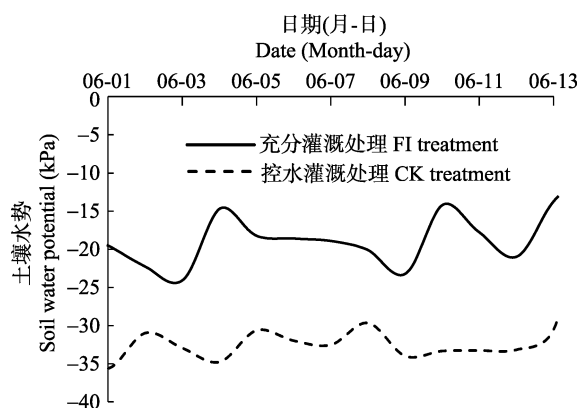
### 1.3.4 树干液流

在布设ZIM-探针的样树上, 于树干距地面1.5 m处的南方位安装一套热扩散探针(TDP10, Dynamax, Houston, USA)测定树干液流速率( $V_{SF}$ )。探针

长度10 mm, 直径1.0 mm, 两针间距40 mm。探针安装后, 在其外侧粘贴一层防水橡皮泥并用泡沫固定探针, 然后用气泡遮阳挡包裹探针以减小外部温度变化对探针的影响, 最后在遮阳挡外侧再包裹一层防辐射的锡箔纸。液流速率每10 s测定一次, 然后每10 min计算一次平均值并存入数据采集器(CR1000, Campbell Scientific, Logan, USA)。

### 1.4 数据分析

将每天的 $P_p$ 值除以当天7:00的测定值, 得到标准化后的相对叶片膨压 $\Delta P_p$  (Bramley *et al.*, 2013),



**图2** 充分灌溉(FI)和控水灌溉(CK)处理滴头正下方20 cm深处土壤水势动态变化。

**Fig. 2** Variations of soil water potential at 20 cm depth and 0 cm distance from a dripper in treatments of full irrigation (FI) and control (CK).

然后利用标准化后的数据进行相关模型拟合和不同处理间的横向对比。为明确叶片膨压变化规律及其对环境因子的响应,选择在土壤水分充足的条件下(FI处理),分析叶片 $P_p$ 日变化与环境因子、液流的协同变化,  $\Delta P_p$ 与环境因子的相关关系;为明确叶片膨压变化在两处理间的差异,分析了FI和CK处理中 $P_p$ 曲线变化差异和 $\Delta P_p$ 对环境因子的响应差异。以上数据采用Excel 2013进行数据处理和初步分析,采用Origin 9.0进行曲线拟合,采用SPASS 20.0对日均 $\Delta P_p$ 与环境因子进行Pearson相关性分析。

## 2 结果

### 2.1 叶片 $P_p$ 日变化及与环境因子的协同变化

图3展示了不同典型天气下,充分供水条件(FI

处理)中两株样树上共计6个叶片的 $P_p$ 日动态和相应的环境因子变化。整体而言,不同天气下,各叶片 $P_p$ 均呈明显的“昼高夜低”变化。其中,晴天(6月1日)和阴天(6月7日),叶片 $P_p$ 呈“缓慢升高-峰值处上下波动-降低”的变化趋势,但阴天 $P_p$ 开始升高的时间(7:00左右)略早于晴天(8:00左右),而其峰值宽度也明显较小。雨天(6月5日),叶片 $P_p$ 在白天只存在小幅上升,且无剧烈波动。

晴天和阴天,叶片 $P_p$ 日变化与 $PAR$ 、 $T_a$ 和 $VPD$ 间均存在一定协同性,其峰值出现时间一般与 $PAR$ 峰值时间相一致,但早于 $T_a$ 和 $VPD$ ;叶片 $P_p$ 与 $RH$ 的日变化趋势相反,而与 $WS$ 、 $\Psi_s$ 和 $T_s$ 间未出现协同变化现象。雨天,叶片 $P_p$ 与所有环境因子间均不存在明显的协同变化。

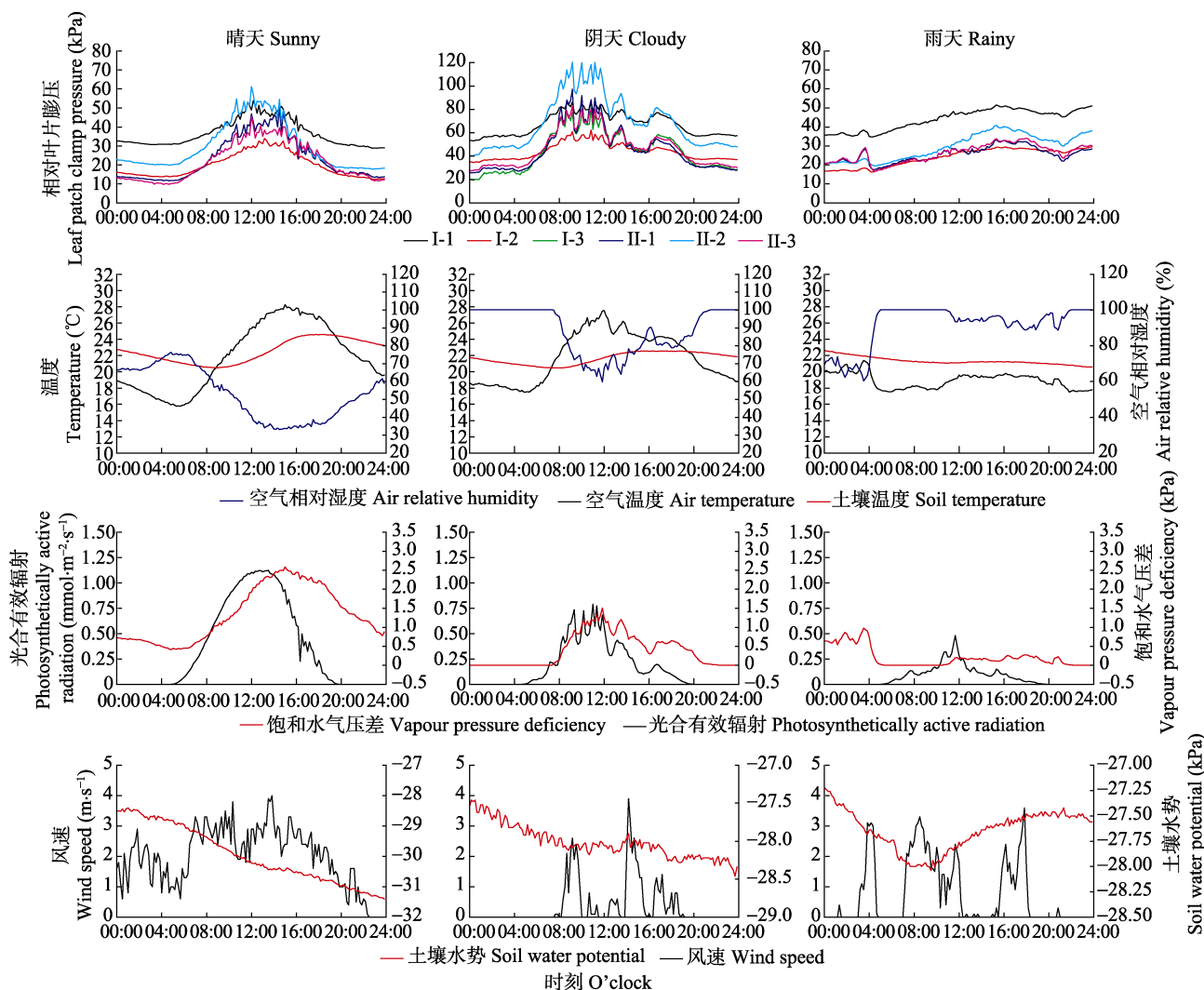


图3 相对叶片膨压( $P_p$ )与环境因子的日变化。I-1, 2, 3和II-1, 2, 3分别代表充分灌溉(FI)处理第一和第二株样树上的各3个ZIM-探针。

**Fig. 3** Diurnal changes of leaf patch clamp pressure ( $P_p$ ) and environmental factors. I-1, 2, 3 and II-1, 2, 3 represent 3 ZIM-probes on leaves of the 1st and 2nd sample trees in the full irrigation (FI) treatment, respectively.

## 2.2 叶片 $P_p$ 与树干液流的协同变化

叶片 $P_p$ 与树干液流在晴天和阴天存在明显的协同变化(图4)。晴天,  $V_{SF}$ 在5:30左右启动并快速升高, 约9:00达到高峰, 之后逐渐降低, 并在20:00以后持续维持在较低水平;  $P_p$ 日变化趋势与 $V_{SF}$ 相似, 其上午开始升高的时间与 $V_{SF}$ 相同, 但达到峰值的时间(11:00左右)却有所滞后; 此外, 当 $P_p$ 上升至一天内的较高水平时即开始出现剧烈波动, 而类似的现象在 $V_{SF}$ 上却未发生。阴天,  $P_p$ 启动升高的时间(5:00)明显提前于 $V_{SF}$  (8:00), 但二者达到日最高峰的时间却几乎相同, 且之后逐渐减低的趋势也基本一致。雨天, 由于 $P_p$ 和 $V_{SF}$ 均未出现明显的日变化规律, 所以二者之间不存在明显的协同变化。

不同天气下,  $\Delta P_p$ 与 $V_{SF}$ 间均存在显著的正相关关系, 但相关程度却有较大变化, 二者间定量关系模型的決定系数 $R^2$ 从大到小依次为: 晴天(0.87) > 阴天(0.72) > 雨天(0.31)。

## 2.3 $\Delta P_p$ 与环境因子的相关关系

由图5可知, 充分供水条件下(FI处理), 小时尺

度上, 毛白杨 $\Delta P_p$ 与 $WS$ 、 $PAR$ 、 $T_a$ 以及 $VPD$ 间均呈极显著( $p < 0.01$ )的正相关关系, 其中与 $PAR$ 的相关程度最高( $R^2 = 0.672$ ), 其次为 $T_a$ 、 $VPD$ 和 $WS$ 。 $\Delta P_p$ 与 $RH$ 间存在极显著( $p < 0.01$ )的负相关关系( $R^2 = 0.204$ ), 但与 $T_s$ 间无相关关系( $p > 0.05$ )。然而, 在天尺度上, 毛白杨日均 $\Delta P_p$ 与各环境因子间均不存在显著相关关系( $p > 0.05$ )(表2)。

## 2.4 不同水分处理间叶片 $P_p$ 变化差异

由图6可知, FI和CK处理林木叶片 $P_p$ 的变化趋势均受 $PAR$ 、 $T_a$ 和 $RH$ 的控制。阴天, 两处理 $P_p$ 峰值均会较前一天降低, 如6月3日和6月5日; 在土壤逐步干旱过程中,  $P_p$ 峰值会逐渐升高(如6月6–9日); 灌溉后,  $P_p$ 峰值会明显大幅降低(如FI处理6月3日)。在CK处理逐步干旱过程中, 起初两处理间 $P_p$ 变化趋势基本一样, 但随着FI处理灌溉两次(6月3日和6月9日)而CK处理土壤一直干旱, 两个处理 $P_p$ 峰值出现的时间以及峰值宽度出现了明显的差异, 具体表现在: 6月11–12日, CK处理的 $P_p$ 峰值较FI处理提前, 且峰值在较高水平保持的时间较短。

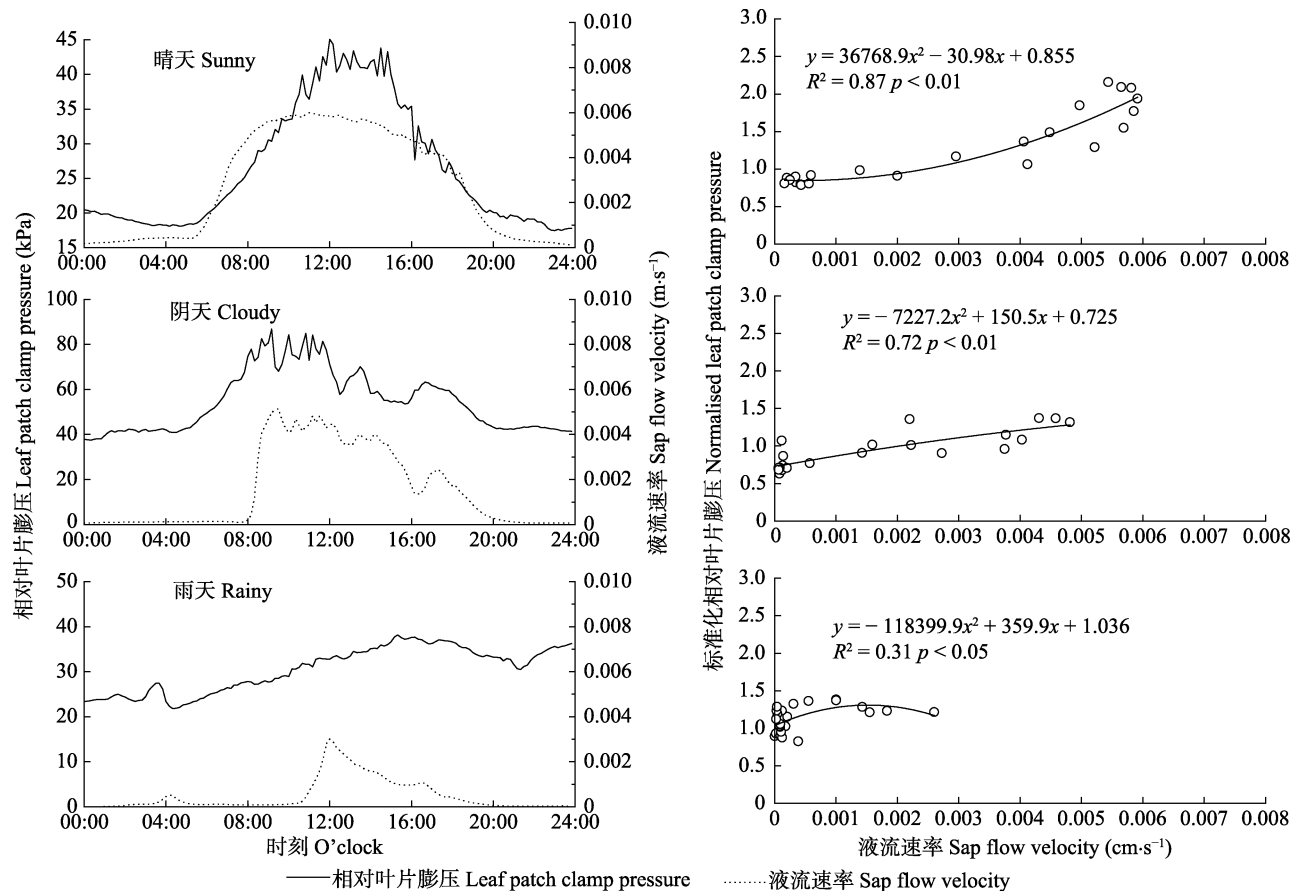


图4 不同天气条件充分灌溉处理下相对叶片膨压( $P_p$ )与液流速率( $V_{SF}$ )的关系。

Fig. 4 Diurnal changes in leaf patch clamp pressure ( $P_p$ ) and sap flow velocity ( $V_{SF}$ ) under different weather conditions in the full irrigation (FI) treatment.



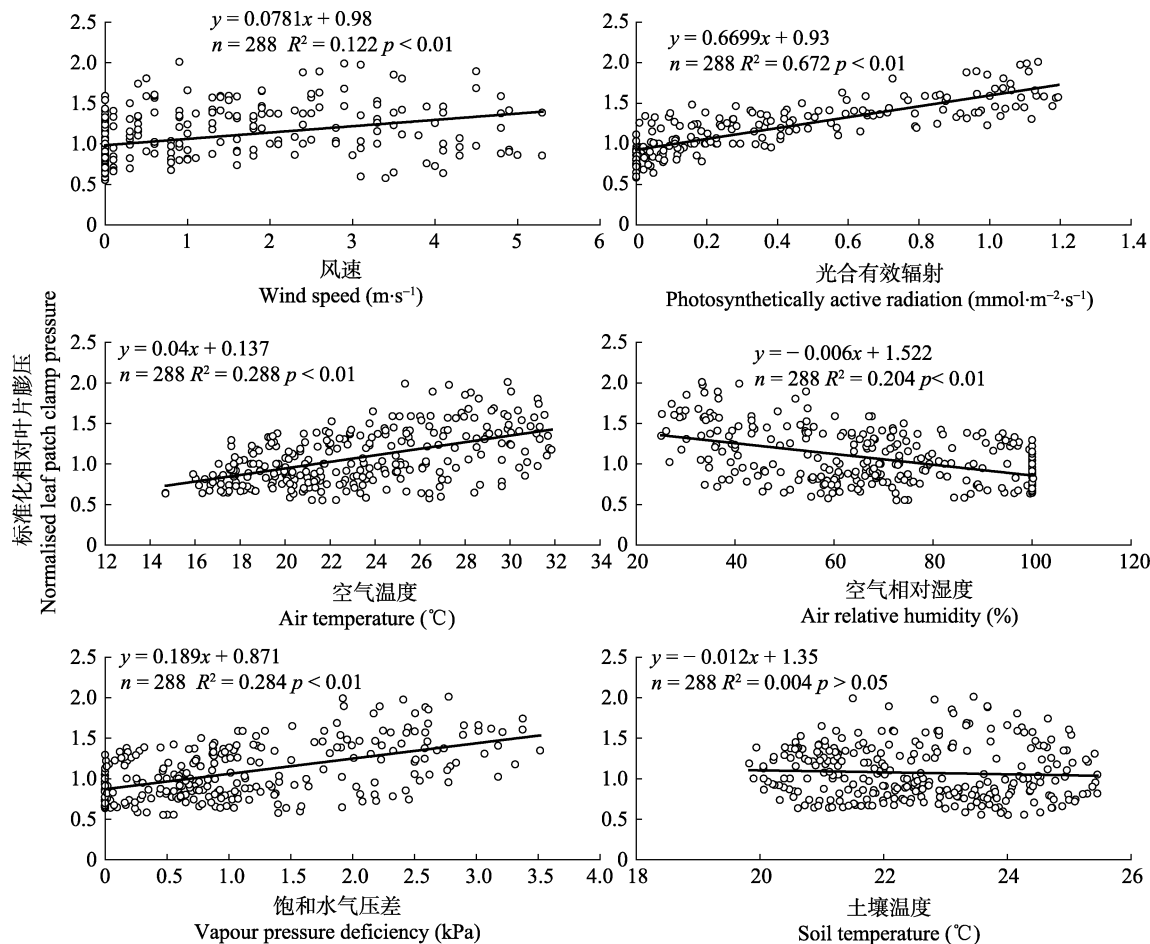


图5 标准化相对叶片膨压( $\Delta P_p$ )与环境因子的相关性分析。充分灌溉处理6月1–12号每小时的平均 $\Delta P_p$ 。  
Fig. 5 Correlation analysis between normalized leaf patch clamp pressure ( $\Delta P_p$ ) and environmental factors. Hourly average  $\Delta P_p$  from June 1st to 12th in the full irrigation (FI) treatment.

表2 日均标准化相对叶片膨压( $\Delta P_p$ )与环境因子相关性分析表  
Table 2 Correlation analysis between daily normalized leaf patch clamp pressure ( $\Delta P_p$ ) and environmental factors

环境因子 Environmental factors	光合有效辐射 Photosynthetically active radiation	空气温度 Air temperature	风速 Wind speed	空气相对湿度 Relative air humidity	饱和水汽压差 Vapor pressure deficiency	土壤温度 Soil temperature
相关系数 Correlation coefficient	-0.080	0.066	0.313	-0.332	0.236	0.287
显著性水平 Sig.	0.804	0.838	0.321	0.291	0.461	0.365

2.5 不同水分处理间 $\Delta P_p$ 对环境因子的响应

由图7可以看出,  $\Delta P_p$ 的日变化与各环境因子间( $PAR$ 、 $VPD$ 、 $T_a$ 、 $RH$ 和 $T_s$ )均呈现时滞现象, 且不同灌溉处理时滞圈的大小存在明显差异。FI处理中毛白杨叶片 $\Delta P_p$ 与 $PAR$ 的日变化过程较为一致, 当土壤水分受限时(CK处理), 相同 $PAR$ 下, 上午的叶片 $\Delta P_p$ 略高于下午。此外, 在两个处理中, 相同 $VPD$ 、 $T_a$ 和 $RH$ 条件下上午叶片 $\Delta P_p$ 均高于下午, 且当土壤水分受限时(CK处理), 下午 $\Delta P_p$ 随 $VPD$ 、 $T_a$ 和 $RH$ 下降的速度小于FI处理。相同 $T_s$ 下, 两个处理上午的叶片 $\Delta P_p$ 小于下午, 且CK处理 $\Delta P_p$ 随 $T_s$ 下午上升的速度

大于FI处理。此外, FI处理中 $\Delta P_p$ 与 $VPD$ 、 $T_a$ 、 $RH$ 和 $T_s$ 构成的时滞圈均明显大于CK处理, 说明FI处理的 $P_p$ 日变化幅度也明显更大。

3 讨论

水分充足条件下(FI处理), 毛白杨叶片 $P_p$ 日变化呈现“昼高夜低”的单峰型曲线, 且晴天峰值宽度大于阴天。 $P_p$ 日变化与 $T_a$ 呈正相关, 而与 $RH$ 的变化呈负相关关系, Zimmermann等(2008)、Westhoff等(2009)、Rüger等(2010)、Bramley等(2013)和Ballester等(2017)分别在葡萄等藤本植物、小麦等作物以及

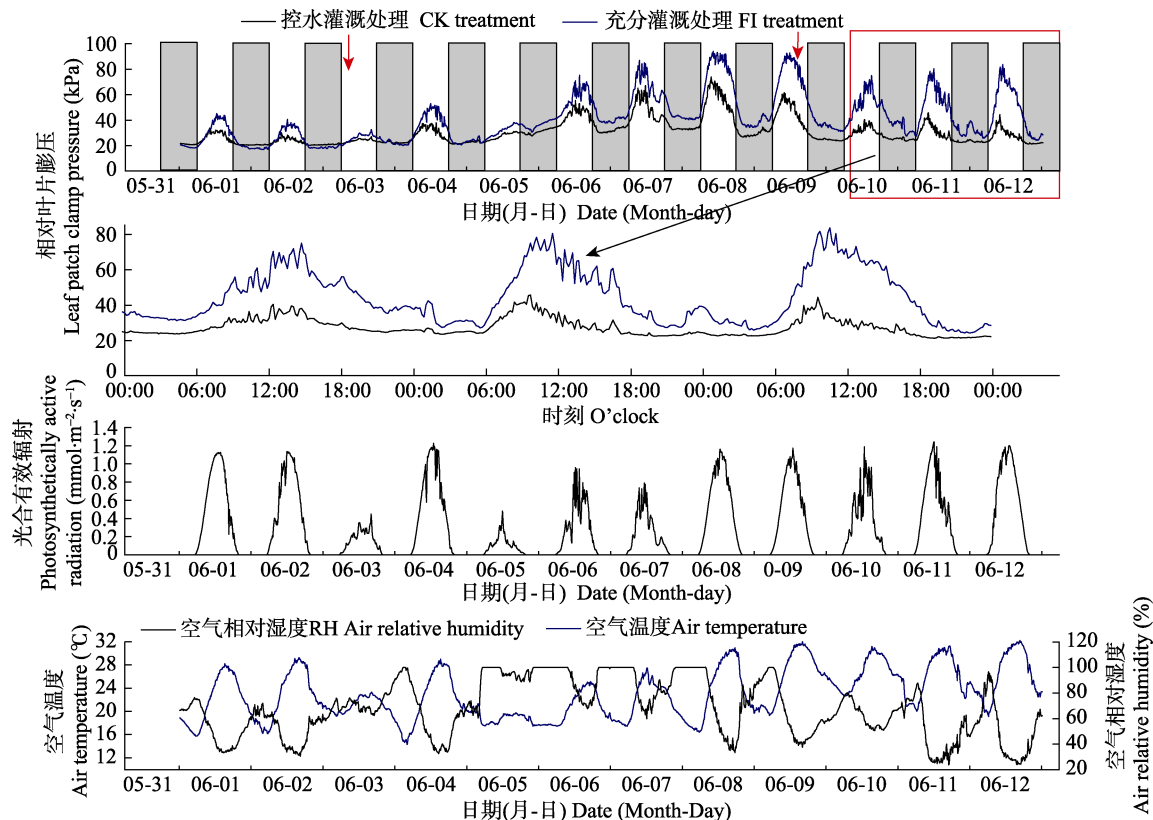


图6 不同水分处理下相对叶片膨压( $P_p$ )曲线的变化特征。图中红色箭头表示当天充分灌溉(FI)处理灌溉, 灰色柱形表示黑夜(18:00–6:00), 红色矩形选中的为两处理峰值差异明显的6月10–12日。

**Fig. 6** Variations in leaf patch clamp pressure ( $P_p$ ) curves under different water treatments. The red arrow shows irrigation in the full irrigation (FI) treatment; nocturnal hours (18:00–6:00) are marked by grey columns, and the period of June 10th–12th is marked by red rectangle when significant difference of  $P_p$  peaks occurs between the full irrigation (FI) and control (CK) treatments.

柿等果树上也发现类似规律。关于 $P_p$ 与环境因子的关系, 已有的研究主要是分析了 $P_p$ 和空气温湿度的关系, 但是对于 $P_p$ 与其他环境因子间的关系却不清楚。基于此, 本研究对 $P_p$ 与 $PAR$ 、 $VPD$ 、 $WS$ 、 $\Psi_s$ 和 $T_s$ 之间的协同变化也进行了分析, 发现 $P_p$ 开始升高和下降的时间主要受 $PAR$ 的影响, 而略早于 $VPD$ , 但与 $WS$ 、 $\Psi_s$ 和 $T_s$ 的日变化没有明显的协同趋势。此外, 本研究还发现, 不同天气条件下,  $P_p$ 与 $V_{SF}$ 存在不同程度的协同变化, 二者间也存在显著的正相关关系, 且相关程度在晴天时最大(图4)。该规律与Bramley等(2013)在小麦上的研究结果相一致。

不同环境因子对 $\Delta P_p$ 的影响程度不同, 且这种影响主要出现在短时间尺度上(图5), 日均 $\Delta P_p$ 与各环境因子并无显著相关关系(表2)。 $\Delta P_p$ 与环境因子的时滞现象(图7)说明当前 $P_p$ 的高低并不是由当前环境因子所决定, 很可能是受之前的环境因子的影响, 而当前环境因子也可能对之后的 $P_p$ 产生明显影响。Bramley等(2013)研究得出 $\Delta P_p$ 与空气温度存在顺时针时滞关系, 且土壤水分充足条件下的时滞圈

要大于土壤水分亏缺处理的, 这与本研究结果一致。不同处理 $\Delta P_p$ 与环境因子时滞圈的大小不同说明土壤水分与各环境因子( $PAR$ 、 $VPD$ 、 $T_a$ 、 $RH$ 和 $T_s$ )共同影响叶片膨压的变化。液流与环境因子的时滞现象也有类似结果, Stöhr和Löscher (2004)发现, 当欧洲白蜡遭受的干旱胁迫加重时, 树干液流对环境要素响应的非对称性增加, 环的开度更大。对于引起时滞的原因, 有人认为植物体内的储水现象是导致液流时滞现象的主要原因。植物体内由叶肉细胞至树干胸高处导管间水势的传递过程需要一定时间, 由此产生液流与冠层蒸腾间的时滞。此外, 环境、树种、树干贮水、水力导度和树形因子等也是引起液流与环境因子时滞效应的原因(赵春彦等, 2015), 而对于 $P_p$ 与环境因子时滞现象产生的原因有待进一步的研究。总之,  $P_p$ 对环境因子的响应是极其复杂的, 各环境因子之间也是相互影响相互制约的。树木作为一个独立的个体, 外界环境条件的波动会在树体内部的液流上反映出来, 同时也会在冠层的叶片上表现出来。因而, 只有明确环境因子对 $P_p$ 的影响机制,



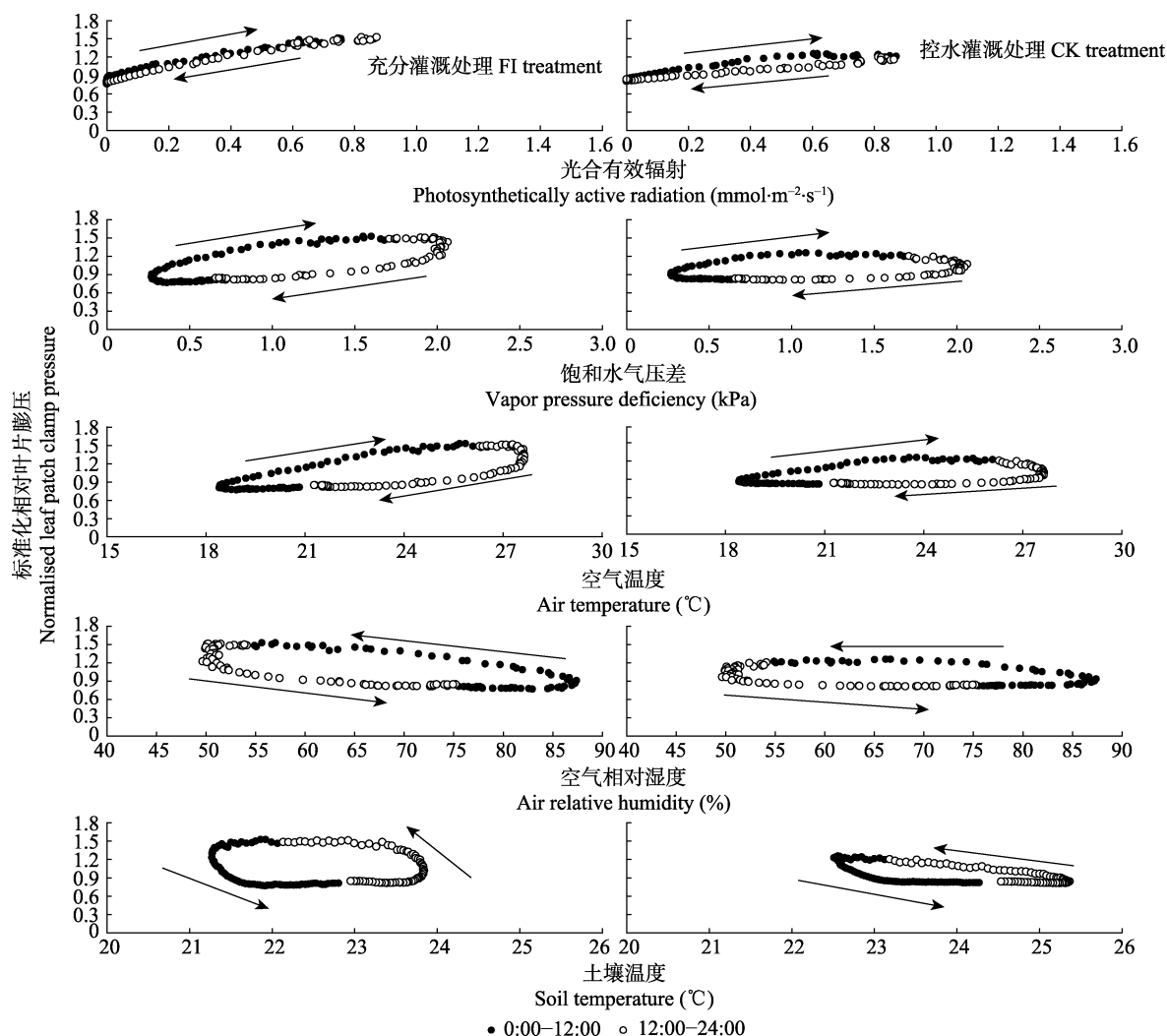


图7 标准化相对叶片膨压( $\Delta P_p$ )与环境因子时滞效应。充分灌溉和对照处理6月1–12号每小时的平均 $\Delta P_p$ 。

**Fig. 7** Hysteresis between normalized leaf patch clamp pressure ( $\Delta P_p$ ) and environmental factors. Hourly average  $\Delta P_p$  from June 1st to 12th in full irrigation (FI) and control (CK) treatments, respectively.

才能了解树种的水分生理特性对于环境的反应与适应,从而利用环境因子对树木的水分状况进行精准指示。

二年生毛白杨在受到水分胁迫时,其 $P_p$ 曲线的形状与土壤水分充足条件下有明显差异,说明 $P_p$ 可以用来指示树体水分状况。近些年来 $P_p$ 研究的热点集中在通过 $P_p$ 曲线的反转程度来判定植物受水分胁迫的程度,以此指导干旱半干旱地区的灌溉。Fernández等(2011)研究得出中度或重度水分胁迫下油橄榄叶片 $P_p$ 曲线会出现明显的半反转或者反转现象;之后,Rodríguez-Domínguez等(2012)再次证明了通过 $P_p$ 曲线的反转程度来指导油橄榄果园的灌溉是可行的;Padilla-Díaz等(2016)的试验证明与作物系数方法相比,借助 $P_p$ 曲线的形状变化指导不同林

龄的油橄榄调亏灌溉能达到更好的节水效果。此外,Martínez-Gimeno等(2017)对两种不同基因型的柿树的研究得出 $P_p$ 与茎干水势高度相关,且 $P_p$ 曲线发生反转的临界茎干水势值是 $-0.8$  MPa。这些研究充分说明了在线监测的叶片膨压探针可以用来表征植物水分状况以指导精准灌溉,且操作简单无需对数据做更多的处理,直接通过ZIM网站观察可视化的数据曲线即可判断林分是否缺水,对于实现自动化灌溉有极大的推动作用。但是不同树种、林龄以及地区的林木发生水分胁迫时 $P_p$ 的响应程度不一样,如本研究的二年生毛白杨叶片 $P_p$ 在不同水分处理间并无曲线反转现象,但是两处理 $P_p$ 峰值宽度差异明显。这可能与土壤水分条件、树木本身的生理特性、林龄、环境条件及水分胁迫程度等因素有关。在今后

的研究中将继续观测 $P_p$ 曲线形状对毛白杨水分状况的响应, 同时将 $P_p$ 与其他植物水分指标(茎干水势、树干液流、茎干直径微变化相关指标)协同分析, 以期得到更为精准的通过 $P_p$ 变化来指导灌溉的方法。

#### 4 结论

研究植物水分状况亏缺诊断指标对于精准灌溉的实现至关重要。本研究通过对不同水分条件下毛白杨叶片膨压的连续监测, 发现: (1)毛白杨叶片膨压具有明显的昼高夜低变化规律, 且与环境因子和液流速率有明显的协同变化规律, 其中在晴天与液流速率的协同变化最一致( $R^2 = 0.87$ )。 (2)叶片膨压对不同环境因子均存在明显的时滞效应, 不同水分处理时滞圈的大小不同; 光合有效辐射是叶片膨压升高的主要决定因子。 (3)水分亏缺处理的叶片膨压的峰值早于水分充足处理的出现, 但水分充足处理的叶片膨压的峰值宽度大于亏缺处理, 表明可通过ZIM叶片膨压探针监测毛白杨树体水分状况以指导灌溉。

**致谢** 感谢高唐县国有旧城林场工作人员在外业试验中给予的大力支持; 感谢北京时域通公司李新工程师在仪器使用及维护过程中给予的帮助。

#### 参考文献

- Bai XF, Bu QM, Tan YQ, Zhu JJ (2012). Comparison and analysis of four methods used in measuring the plant water potential. *Scientia Silvae Sinicae*, 48(12), 128–133. [柏新富, 卜庆梅, 谭永芹, 朱建军 (2012). 植物4种水势测定方法的比较及可靠性分析. 林业科学, 48(12), 128–133.]
- Ballester C, Castiella M, Zimmermann U, Rüger S, Martínez Gimeno MA, Intrigliolo DS (2017). Usefulness of the ZIM-probe technology for detecting water stress in clementine and persimmon trees. *Acta Horticulturae*, 1150, 105–112.
- Benkert R, Zhu JJ, Zimmermann G, Tiirk R, Bentrup FW, Zimmermann U (1995). Long-term xylem pressure measurements in the liana *Tetrastigma vainianum* by means of the xylem pressure probe. *Planta*, 196, 804–813.
- Bramley H, Ehrenberger W, Zimmermann U, Palta JA, Rüger S, Siddique KHM (2013). Non-invasive pressure probes magnetically clamped to leaves to monitor the water status of wheat. *Plant and Soil*, 369, 257–268.
- Chehab H, Tekaya M, Mechri B, Jemai A, Guiaa M, Mahjoub Z, Boujnah D, Laamari S, Chihaoui B, Zakhama H, Hammami M, Giudice TD (2017). Effect of the Super Absorbent Polymer Stockosorb® on leaf turgor pressure, tree

- performance and oil quality of olive trees cv. Chemlali grown under field conditions in an arid region of Tunisia. *Agricultural Water Management*, 192, 221–231.
- Dong W, Qin J, Li J, Zhao Y, Nie L, Zhang Z (2011). Interactions between soil water content and fertilizer on growth characteristics and biomass yield of Chinese white poplar (*Populus tomentosa* Carr.) seedlings. *Soil Science and Plant Nutrition*, 57, 303–312.
- Fernández JE (2014). Plant-based sensing to monitor water stress: Applicability to commercial orchards. *Agricultural Water Management*, 142, 99–109.
- Fernández JE, Rodríguez-Dominguez CM, Perez-Martin A, Zimmermann U, Rüger S, Martín-Palomo MJ, Torres-Ruiz JM, Cuevas MV, Sann C, Ehrenberger W, Diaz-Espejo A (2011). Online-monitoring of tree water stress in a hedgerow olive orchard using the leaf patch clamp pressure probe. *Agricultural Water Management*, 100, 25–35.
- Hogg EH, Barr AG, Black TA (2013). A simple soil moisture index for representing multi-year drought impacts on aspen productivity in the western Canadian interior. *Agricultural and Forest Meteorology*, 178, 173–182.
- Jia LM, Xing CS, Wei YK, Li YA, Yang L (2004). The growth and photosynthesis of poplar trees in fast-growing and high-yield plantations with subterranean drip irrigation. *Scientia Silvae Sinicae*, 40(2), 61–67. [贾黎明, 邢长山, 韦艳葵, 李延安, 杨丽 (2004). 地下滴灌条件下杨树速生丰产林生长与光合特性. 林业科学, 40(2), 61–67.]
- Jing JH, Xiao QD (1986). Determination of water potential by thermocouple psychrometers. *Plant Physiology Communications*, (1), 53–55. [荆家海, 肖庆德 (1986). 利用热电偶湿度计测定水势. 植物生理学报, (1), 53–55.]
- Johnson DM, McCulloh KA, Meinzer FC, Woodruff DR, Eisenstat DM (2011). Hydraulic patterns and safety margins, from stem to stomata, in three eastern U.S. tree species. *Tree Physiology*, 31, 659–668.
- Jones HG (2004). Irrigation scheduling: Advantages and pitfalls of plant-based methods. *Journal of Experimental Botany*, 55, 2427–2436.
- Li GD, Fu FZ, Xi BY, Wang Y, Jia LM (2016). Study of transpiration and water consumption of triploid *Populus tomentosa* at individual tree and stand scales by using thermal dissipation technology. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 2945–2953. [李广德, 富丰珍, 席本野, 王烨, 贾黎明 (2016). 基于热扩散技术的三倍体毛白杨单木及林分蒸腾耗水研究. 生态学报, 36, 2945–2953.]
- Li JS, Li YF, Wang J, Wang Z, Zhao WX (2016). Micro-irrigation in China: History, current situation and prospects. *Journal of Hydraulic Engineering*, 47, 372–381. [李久生, 栗岩峰, 王军, 王珍, 赵伟霞 (2016). 微灌在中国: 历史、现状和未来. 水利学报, 47, 372–381.]
- Martinez EM, Cancela JJ, Cuesta TS, Neira XX (2011). Use of psychrometers in field measurements of plant material: Accuracy and handling difficulties. *Spanish Journal of*

- Agricultural Research*, 9, 313–328.
- Martínez-Gimeno MA, Castiella M, Rüger S, Intrigliolo DS, Ballester C (2017). Evaluating the usefulness of continuous leaf turgor pressure measurements for the assessment of persimmon tree water status. *Irrigation Science*, 35, 159–167.
- Mengel K, Arneke WW (1982). Effect of potassium on the water potential, the pressure potential, the osmotic potential and cell elongation in leaves of *Phaseolus vulgaris*. *Physiologia Plantarum*, 54, 402–408.
- Moriana A, Pérez-López D, Prieto MH, Ramírez-Santa-Pau M, Pérez-Rodríguez JM (2012). Midday stem water potential as a useful tool for estimating irrigation requirements in olive trees. *Agricultural Water Management*, 112, 43–54.
- Navarro A, Banon S, Olmos E, Sanchezblanco MJ (2007). Effects of sodium chloride on water potential components, hydraulic conductivity, gas exchange and leaf ultrastructure of *Arbutus unedo* plants. *Plant Science*, 172, 473–480.
- Padilla-Díaz CM, Rodríguez-Domínguez CM, Hernández-Santana V, Pérez-Martin A, Fernández JE (2016). Scheduling regulated deficit irrigation in a hedgerow olive orchard from leaf turgor pressure related measurements. *Agricultural Water Management*, 164, 28–37.
- Parent B, Suard B, Serraj R, Tardieu F (2010). Rice leaf growth and water potential are resilient to evaporative demand and soil water deficit once the effects of root system are neutralized. *Plant, Cell & Environment*, 33, 1256–1267.
- Rodríguez-Domínguez CM, Ehrenberger W, Sann C, Rüger S, Sukhorukov V, Martín-Palomo MJ, Díaz-Espejo A, Cuevas MV, Torres-Ruiz JM, Pérez-Martin A, Zimmermann U, Fernández JE (2012). Concomitant measurements of stem sap flow and leaf turgor pressure in olive trees using the leaf patch clamp pressure probe. *Agricultural Water Management*, 114, 50–58.
- Rüger S, Netzer Y, Westhoff M, Zimmermann D, Reuss R, Ovadya S, Gessner P, Zimmermann G, Schwartz A, Zimmermann U (2010). Remote monitoring of leaf turgor pressure of grapevines subjected to different irrigation treatments using the leaf patch clamp pressure probe. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 16, 405–412.
- Stöhr A, Lösch R (2004). Xylem sap flow and drought stress of *Fraxinus excelsior* saplings. *Tree Physiology*, 24, 169–180.
- Wan XC, Ye Q (2008). Pressure probe techniques in studies of plant physiology. *Chinese Bulletin of Botany*, 25, 497–506. [万贤崇, 叶清 (2008). 植物生理学研究中的压力探针技术. 植物学通报, 25, 497–506.]
- Wang J, Meng XZ (1997). Thermocouple type water potential meter. *Transducer and Microsystem Technologies*, (5), 41–42. [王军, 孟祥增 (1997). 热电偶水势测定仪. 传感器与微系统, (5), 41–42.]
- Westhoff M, Reuss R, Zimmermann D, Netzer Y, Gessner A, Geßner P, Zimmermann G, Wegner LH, Bamberg E, Schwartz A, Zimmermann U (2009). A non-invasive probe for online monitoring of turgor pressure changes under field conditions. *Plant Biology*, 11, 701–712.
- Xi BY, Bloomberg M, Watt MS, Wang Y, Jia LM (2016). Modeling growth response to soil water availability simulated by HYDRUS for a mature triploid *Populus tomentosa* plantation located on the North China Plain. *Agricultural Water Management*, 176, 243–254.
- Xi BY, Di N, Wang Y, Duan J, Jia LM (2017). Modeling stand water use response to soil water availability and groundwater level for a mature *Populus tomentosa* plantation located on the North China Plain. *Forest Ecology and Management*, 391, 63–74.
- Xi BY, Wang Y, Di N, Jia LM, Li GD, Huang XF, Gao YY (2012). Effects of soil water potential on the growth and physiological characteristics of *Populus tomentosa* pulpwood plantation under subsurface drip irrigation. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 5318–5329. [席本野, 王烨, 邸楠, 贾黎明, 李广德, 黄祥丰, 高园园 (2012). 地下滴灌下土壤水势对毛白杨纸浆林生长及生理特性的影响. 生态学报, 32, 5318–5329.]
- Xi BY, Wang Y, Jia LM, Bloomberg M, Li GD, Di N (2013). Characteristics of fine root system and water uptake in a triploid *Populus tomentosa* plantation in the North China Plain: Implications for irrigation water management. *Agricultural Water Management*, 117, 83–92.
- Yan XL, Xi BY, Jia LM, Li GD (2015). Response of sap flow to flooding in plantations of irrigated and non-irrigated triploid poplar. *Journal of Forest Research*, 20, 375–385.
- Zhao CY, Si JH, Feng Q, Yu TF, Li W (2015). Stem Sap flow research: Progress and project. *Journal of Northwest Forestry University*, 30(5), 98–105. [赵春彦, 司建华, 冯起, 鱼腾飞, 李炜 (2015). 树干液流研究进展与展望. 西北林学院学报, 30(5), 98–105.]
- Zhao YD, Gao C, Zhang X, Cai X (2016). Review of real-time detecting methods of water stress for plants. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 47, 290–300. [赵燕东, 高超, 张新, 蔡祥 (2016). 植物水分胁迫实时在线检测方法研究进展. 农业机械学报, 47, 290–300.]
- Zimmermann D, Reuss R, Westhoff M, Geßner P, Bauer W, Bamberg E, Bentrup FW, Zimmermann U (2008). A novel, non-invasive, online-monitoring, versatile and easy plant-based probe for measuring leaf water status. *Journal of Experimental Botany*, 59, 3157–3167.
- Zimmermann U, Bitter R, Marchiori PER, Rüger S, Ehrenberger W, Sukhorukov VL, Schüttler A, Ribeiro RV (2013). A non-invasive plant-based probe for continuous monitoring of water stress in real time: A new tool for irrigation scheduling and deeper insight into drought and salinity stress physiology. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 25, 2–11.



扫码加入读者圈  
听语音, 看问答

责任编辑: 王锁民 责任编辑: 李 敏

DOI: 10.17521/cjpe.2018.0097