

杨树根压昼夜周期性及其影响因子

郭建荣 万贤崇*

中国林业科学研究院林业新技术研究所, 北京 100091

摘要 为研究土壤盆栽和溶液培养的‘84K’ (*Populus alba* × *P. glandulosa*) 离体根系的根压及根压昼夜节律, 系统探讨影响根压的因素及它们与根压的关系, 深入了解根压的产生机制及其节律调控, 采用压力转换器法对‘84K’离体根系的根压进行了研究。该研究采用不同时间取样、摘叶、环割等试验处理, 不同土壤温度、昼夜温差/恒温等测定条件研究了离体根压的节律, 并进一步运用化学抑制剂研究根系呼吸代谢、根系导水率对根压的影响, 并测定伤流液的渗透强度及其无机离子和可溶性糖含量日变化以探讨它们和根压昼夜节律的关系。研究发现, ‘84K’离体根系的根压具有昼高夜低的周期节律, 在上午至正午达到峰值, 在20:00达到谷值。不同取样时间、不同培养介质对根压周期性有一定的影响, 但总体昼高夜低没有改变。摘叶、环割、呼吸抑制剂或细胞膜水导抑制剂影响根压峰值的大小, 但对根压的昼夜节律没有明显影响。摘叶、环割或呼吸抑制剂显著地降低了根压峰值, 而水导抑制剂对根压峰值影响不大, 说明根压峰值的大小主要受呼吸作用, 包括呼吸底物的影响, 而根系水导率对根压峰值的影响不大。根压峰值随土壤温度下降而下降、土壤温度还改变根压的昼夜节律。随温度的变化, 最大根压和呼吸速率同步变化, 意味着根压随温度的变化也是呼吸代谢在起作用。根系伤流液渗透强度白天高晚上低。伤流液无机离子含量以及可溶性糖含量的日变化和渗透强度变化一致, 其中无机离子扮演更主要的角色。昼夜温差条件下的根压峰值显著大于昼夜常温条件下的根压峰值。总之, ‘84K’根压呈现较稳定的昼夜周期性, 昼高夜低。根压峰值大小主要受呼吸代谢的调控, 呼吸抑制剂、呼吸代谢底物、影响呼吸作用的温度等都影响‘84K’根压峰值的大小。根系导水率对根压有一定的影响, 但不显著。

关键词 根压; 离体根系; 日周期; 影响因素

引用格式: 郭建荣, 万贤崇 (2017). 杨树根压昼夜周期性及其影响因子. 植物生态学报, 41, 369–377. doi: 10.17521/cjpe.2016.0098

Circadian rhythm of root pressure in poplar and its driving factors

GUO Jian-Rong and WAN Xian-Chong*

Institute of New Forestry Technology, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract

Aims Our main purposes were to investigate root pressure and its circadian rhythm of excised roots in ‘84K’ poplar (*Populus alba* × *P. glandulosa*) cultured in soil and solution, to explore the influencing factors and their relationships with root pressure systematically and to understand the generation and rhythm regulation of root pressure.

Methods We investigated the root pressure of excised roots in ‘84K’ poplar using the method of digital pressure transducer. The diurnal rhythm of excised roots was conducted through different experimental treatments including sampling in different time, defoliation and girdling, together with ambient condition like soil temperature, differential or constant temperature during day and night. Then we discussed the effects of root respiration and hydraulic conductivity on root pressure by further using chemical inhibitor. Furthermore, diurnal variation of osmotic potential and ions content as well as soluble sugar content of exudation was determined in order to explore their relationships with root pressure rhythm.

Important findings Root pressure of excised roots in poplar had diurnal rhythm which was higher during daytime and lower overnight. It reached its peak value in the morning to noon and valley value at 20:00. Root pressure of excised roots sampled at different time and cultured in different medium had influence on the rhythm of root pressure to some degrees, but did not the general rhythm of high in daytime and low overnight. Defoliation, girdling and the inhibitors for root respiration or cytomembrane hydraulic conductivity could affect the maximum value of root pressure while have no significant influence on the daily rhythm. Defoliation, girdling and respiration

收稿日期Received: 2016-03-16 接受日期Accepted: 2016-07-23

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: wxc@caf.ac.cn)

inhibitor reduced the maximum value of root pressure, whereas the hydraulic conductivity inhibitor had little influence on root pressure. The maximum value of root pressure declined with the decrease in soil temperature which could change the rhythm of root pressure. The synchronous change in the maximum value of root pressure and root respiration rate with temperature indicated that root respiration contributed to the change of root pressure along with temperature. Osmotic potential of root exudation was higher during the daytime and lower at night. Diurnal variations of ions and soluble sugar content of exudation were consistent with that of osmotic potential. The peak of root pressure measured under the condition of differential temperature during day and night was significant higher than that measured under constant temperature. In conclusion, root pressure of the poplar '84K' showed significant diurnal rhythm, i.e. higher during the daytime and lower at night. The maximum value of root pressure was mainly regulated by root respiration metabolism. The factors such as respiration inhibitor, respiration substrate and temperature influence the value of the maximum root pressure of poplar '84K'. Root hydraulic conductivity had no significant influence on root pressure.

Key words root pressure; excised roots; diurnal rhythm; influencing factors

Citation: Guo JR, Wan XC (2017). Circadian rhythm of root pressure in poplar and its driving factors. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 369–377. doi: 10.17521/cjpe.2016.0098

根压在植物水分吸收和运输中扮演着重要角色(Tyree & Zimmermann, 2002), 是植物木质部栓塞修复的一个重要机制(Sperry *et al.*, 1987; Tyree & Sperry, 1989)。在蒸腾作用很弱的情况下, 根木质部导管或管胞出现正的根压(Fisher *et al.*, 1997), 它可以迫使管道中的气泡变小, 并使其溶解在汁液中, 导致栓塞消除。这一过程被认为主要发生在蒸腾作用很弱的夜间(Holbrook *et al.*, 2001)。然而, Henzler等(1999)用根系压力探针方法发现草本植物*Lotus japonicus*的离体根系的根压在正午达到最高值, 具有明显的昼夜周期节律。以往根压周期性的研究较少, Henzler等(1999)运用不很常见的压力探针方法, 测定了草本植物根压。另外, 他们是在午后剪取植物的根系进行测定, 植物生长在雾气培育条件下。植物蒸腾引起水分的吸收和运输, 蒸腾流也带动离子的运输, 可能导致根系木质部汁液中离子的稀释。由此可见, 有关根压的昼夜节律目前还没有定论, 需要开展更多的研究。

根压产生于木质部溶质渗透势(Henzler *et al.*, 1999; Enns *et al.*, 2000), 与根系的生理活动及内皮层内外的水势差有关, 根压取决于对矿质元素的吸收和向木质部的运输(Tyree *et al.*, 1994; Kramer & Boyer, 1995), 这一主动过程需要腺苷三磷酸(ATP)(Enns *et al.*, 2000; Ewers *et al.*, 2001)。中柱薄壁细胞和木质部管道中渗透势的升高和降低是一个连续的过程, 因此对ATP的需求也是持续的。水分通过木质部薄壁组织中细胞膜是由水和溶质的联合转运来驱动的, 而溶质需要代谢能量来补充, 以持续维持水分分泌所需的溶质梯度(Wegner, 2014)。呼吸代谢

是植物ATP的来源, 因此呼吸作用在根系水分吸收中起着关键作用(Wilson & Kramer, 1949)。另一类渗透物质是可溶性的有机物质(Kramer & Boyer, 1995), 它们除直接调节渗透势之外, 还通过影响呼吸代谢来影响矿质元素的吸收和积累。另外, 离体根系的水力学导度存在昼夜周期性(Henzler *et al.*, 1999; Clarkson *et al.*, 2000), 研究发现*Lotus japonicus*的水力学导度和根压的昼夜节律相吻合(Henzler *et al.*, 1999)。

研究中我们借助呼吸代谢抑制剂 NaN_3 和细胞水分导度抑制剂 HgCl_2 , 探索根系呼吸速率和水力学导度对离体根系根压的影响。 NaN_3 能降低根系的呼吸速率和水力学导度(Kamaluddin & Zwiazek, 2001), HgCl_2 通过对细胞膜水孔堵塞来抑制根系水导率(Wan & Zwiazek, 1999)。目前, 常用于根压测定的方法有3种, 最简单的方法是气泡压力计法(Ewers *et al.*, 1997; Fisher *et al.*, 1997; Wang *et al.*, 2011), 许多学者用这个方法调查研究植物凌晨的根压, 这个方法的局限性是只能测定特定时间的根压。另一种是根压力探针法, 这个方法不仅能测定实时根压, 还能对根压进行连续测定(Steudle *et al.*, 1993; Henzler *et al.*, 1999)。而压力转换器在根压测定中的应用给根压的连续测定带来了极大方便(Cochard *et al.*, 1994; Ewers *et al.*, 2001; Cao *et al.*, 2012), 使得我们可以在各种条件下进行根压的连续监测。

'84K' (*Populus alba* × *P. glandulosa*)由杂交获得, 随着该树种再生和遗传转化体系的建立(樊军锋等, 2002; 李科友等, 2007), 基于这个树种开展了许多基因转化及抗性机理研究(王树耀等, 2005)。我

们利用‘84K杨’这一模式植物, 通过对其离体根系的根压测定研究, 探索根压昼夜节律及其对取样时间、温度等外界环境的响应; 与呼吸代谢、根系导水率、光合产物向下运输及伤流液中离子及可溶性糖含量的关系, 以便为进一步研究木本植物根压节律及其调控机制提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 植物材料与生长条件

植物材料为‘84K’组培苗, 这些组培苗从中国林业科学研究院林木育种国家重点实验室获得。小苗在培养杯中生长40天, 长到高约8 cm, 移栽至盛有不同基质的塑料钵中, 钵的大小为10 cm × 10 cm, 基质为珍珠岩或混合基质。试验时间为2014–2015年。

1.1.1 珍珠岩培养

种在盛有单纯珍珠岩塑料钵中的小苗, 成活后一周浇灌一次1/4浓度的Hoagland营养液, 每钵施10粒控释肥(N:P:K=16:9:12 + 2MgO + TE, Osmocote Extra, Everris Internation, The Netherlands)。小苗生长在温室中, 自然光照, 温度16–26 °C, 两周以后移至室外养育, 时间是3–4月和10月。

1.1.2 液体培养

当小苗在珍珠岩中生长至高30 cm时转移到液体培养, 培养液为1/2浓度的Hoagland营养液, 营养液一直用气泵通气, 两周更换一次。营养液盛在25 L的塑料箱中, 每箱种15棵小苗, 箱子的四周用锡箔纸包裹, 以避免根系受到光照。塑料箱子放在培养箱(RXZ-500C, 宁波东南仪器有限公司, 宁波, 中国)中, 培养箱设置条件: 昼夜(15 h/9 h)温度(25 °C/19 °C), 相对湿度65%, 光照强度为96 mmol·m⁻²·s⁻¹。

1.1.3 土壤培养

混合基质由椰糠、泥炭土、砂子(质量比1:1:1)组成。种植在混合基质中的小苗长到一定大小后移至较大的容器(135 cm × 150 cm)内。小苗生长在温室中, 自然光照, 换盆后移至室外养育, 时间是3–4月。

1.2 试验方法

1.2.1 离体根系根压的测定

根压测定参照Cao等(2012)所描述的方法, 并做了一些改进。使用低能耗的热电偶压力转换器(CX136-4, Omega Engineering, Laval, Canada)来测

定根压, 以与大气压的相对值表示, 压力转换器提前用压力表(68619-00, Cole-Parmer Instrument, Hills, USA)进行校准。将压力转换器连接到数据采集器(CR1000, Campbell Scientific, Locan, USA)上进行数据记录, 数据每分钟记录一次。试验时, 从距离地面约7 cm处剪去地上部分, 套上一截注满除气水的管子, 此过程在水面下完成。之后将转换器与管子连接, 整个系统注满除气水, 避免气泡存在。压力转换器与管子之间是一个“U”形装置, 以平衡管内与外界压力。压力转换器与根系连接完成后一并转入人工培养箱, 测定在人工培养箱中完成。测定时间持续72 h。(1)不同时间采样对根压的影响试验分别在5:00、12:00、20:00剪去地上部分, 根系连接压力转换器, 进行测定, 培养箱设置: 昼夜(15 h/9 h)温度(25 °C/25 °C), 相对湿度65%, 光照强度为95.89 mmol·m⁻²·s⁻¹。(2)不同土壤温度对根压影响试验分别在5、10和20 °C土壤温度条件下测定根压, 在傍晚进行采样测定。测定之前, 将土培苗木置于人工培养箱中进行温度平衡(2 h), 使土壤温度平衡至设定温度。测定时培养箱条件设置: 昼夜(15 h/9 h)恒温(5 °C/10 °C/20 °C), 其他同上。(3)昼夜温差对根压影响, 材料为土培苗木, 根压测定时培养箱分别设置昼夜(15 h/9 h)恒温(25 °C/25 °C)和昼夜温差(25 °C/19 °C), 其他同上。(4)环割、摘叶对根压的影响, 是选取长势一致的苗木18棵, 随机分成3组, 每组6棵, 分为对照组、摘叶处理组、环割处理组。20:00进行处理, 摘叶组从叶柄基部摘除所有的叶片, 环割组在地面10 cm处剥去一段长度为5 mm的树皮。经历一昼夜后, 第二天傍晚进行根压测定, 培养箱设置: 昼夜(15 h/9 h)温度(25 °C/19 °C), 其他同上。(5)呼吸抑制剂和根系水力学导度抑制剂对根压的影响, 所用材料为液体培养苗木, 培养液为1/2浓度的Hoagland营养液, 按照前述方法连接压力转换器之后, 分别加入终浓度为表1中所列剂量的药品, 对照加蒸馏水, 搅拌均匀后移入培养箱进行测定, 培养箱设置昼夜(15 h/9 h)温度(25 °C/19 °C), 其他同上。

1.2.2 离体根系呼吸速率的测定

呼吸速率的测定使用Clark-type电极溶氧仪(pro20, Yellow Springs Instruments, Yellow Springs, USA)对耗氧量进行测定(Wan & Zwiazek, 1999), 完整的水培苗木根系放在一个密封的透明容器内, 容器盛有充分通气的1/2浓度Hoagland营养液, 底部放

一个磁力搅拌转子,用网将其与根系隔开。测定时保持搅拌,保证液体中氧浓度均匀。(1)不同温度条件下呼吸速率测定,在人工培养箱内完成,培养箱依次设置恒温20、10和5℃,待培养液温度平衡后开始测定,每个温度梯度6株重复。耗氧量每2 min测定一次,持续测定30 min,得到一个平均值。试验结果用单位时间单位体积(称质量法测得)根系耗氧量($\text{mmol}\cdot\text{cm}^{-3}\cdot\text{s}^{-1}$)来表示。(2)抑制剂对呼吸速率的抑制作用试验测定,在加入药品前进行30 min的耗氧量测定,作为对照。之后不同剂量(表1)的药品加入后预处理15 min,充分通气后,密封再次进行耗氧量测定。

1.2.3 离体根系水力学导度的测定

根系水力学导度的测定使用高压液流仪(HPFM-13-118, Dynamax, Houston, USA)(Wan & Zwiazek, 1999),材料为水培苗木,在水下将苗木的地上部分剪掉,保留一段基茎(约6 cm),套上一节注满除气蒸馏水的硅胶软管,然后将根系平放在实验台上,平衡一段时间后开始测定。去掉硅胶软管,用嫁接刀剥去一端长8 mm的皮层,露出木质部,用一个刀片一次性将茎的上端削平并用蒸馏水冲洗干净。将高压液流仪的出水管与茎连接,注意把握好力度,既不能漏水,也要防止旋的过紧造成测量值偏小,连接过程中避免产生气泡。连接完成后,按照仪器操作步骤开始测定,测得的结果为根系导度。测定结束后,将根系仔细清洗干净,用扫描仪(Scanjet G3010, HP, 上海)扫描并用根系分析软件计算根系总表面积(WinRHIZO 2013a, Regent Instrument, Quebec, Canada)。用以计算根系导水率,其单位为: $\text{kg}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{kPa}^{-1}\cdot\text{cm}^{-2}$ 。先测定没加抑制剂样本的水力学导度,作为对照,然后加入特定剂量药品(表1),处理10 min后再次进行水力学导度测定,每种剂量样本均为6株。

1.2.4 离体根系伤流液的取样和渗透势、离子含量、可溶性糖含量的测定

在20:00将苗木从室外转移到实验室,在距离地面8 cm处剪去地上部分,剥去一段5 mm的皮层,露出木质部,套上一节硅胶软管,室温25℃。将软管另一端用封口膜封住避免蒸发。从第二天5:00起,每逢整点将软管内汁液仔细移至离心管中,标记,称质量后冷冻保存,直至20:00,每次取过汁液后重新封好管口,重复数6。所取样品称质量后用渗压计

(Osmomat 030, Gonotec, Berlin, Germany)测定渗透强度,剩余样品冷冻保存。

渗压计测得的渗透强度单位是 $\text{Os}\cdot\text{mol}\cdot\text{kg}^{-1}$,表示每千克溶液中所含能够产生渗透压力的溶质的摩尔数,通过下式换算成渗透势(Ψ_s):

$$\Psi_s = -i \times C \times R \times T$$

式中, i 为溶质的解离系数, C 为质量摩尔浓度, R 为气体常数, T 为热力学温度。测得的结果通过计算,得出汁液的渗透势,单位为kPa。

伤流液离子含量的测定参考 Secchi 和 Zwieniecki (2012) 的方法,用电导率电极(InLab 751-4 mm, Mettler-Toledo, Leicester, UK)测定样品的电导率,每一个样品测定结束后,用去离子水清洗电极并自然晾干。测定之前,先测定一系列浓度KCl标准液的电导率制作标准曲线,因此,电导率表示为 K^+ 的含量($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$),样品取样间隔为1 h,单位时间内离子的含量表示为 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ 。可溶性糖类含量的测定方法是硫酸蒽酮法,参照 Secchi 和 Zwieniecki (2012),具体方法是取50 μL 对照(水)和样品;然后加入150 μL 蒽酮试剂;4℃冰浴10 min;100℃温育20 min;室温冷却20 min;用96孔板在吸光度值A620处读数,重复数3,单位 $\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}$,需要制作糖标准曲线,测定结果也统一表示为 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ 。

1.2.5 统计分析和图表

用SPSS 20进行单因子方差分析及差异性比较,显著水平 $\alpha = 0.05$ 。用SigmaPlot 10.0做图。所有的测定都有4–6个重复。

2 结果和分析

2.1 根压的昼夜节律及取样时间对根压的影响

根压呈现出明显的昼夜节律,白天高晚上低,随着测定时间的延长,离体根系的根压逐渐下降,由正压转为负压,而且周期也有所改变,峰值提前出现(图1)。一天中不同时间点剪取根系所测定的根压规律基本相似,即昼高夜低。凌晨、正午和傍晚取样测得的根压峰值分别出现在12:10、8:20、11:10。凌晨和傍晚测得的根压峰值较接近,而正午测得的根压峰值明显前移,三者到达谷值的时间差别不大。随着测定时间的延长,三者的峰值和谷值出现时间越来越接近,峰值接近5:00,谷值接近20:10。傍晚取样测得的根压峰值最大,正午取样测得的峰值最小。

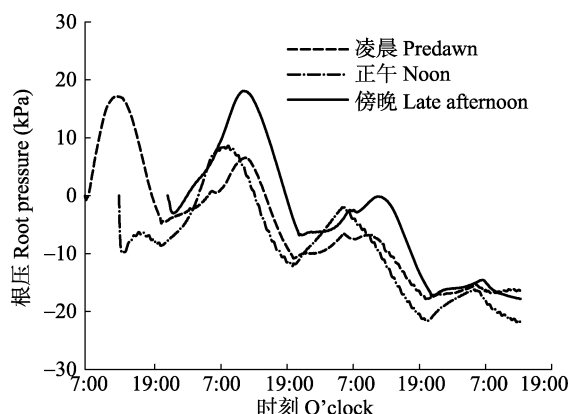


图1 不同时间点取样测定的根压昼夜节律。

Fig. 1 The circadian rhythm of root pressure measured at different time of a day.

2.2 土壤温度对根压和根系呼吸速率的影响

20 °C下, 根压峰值高; 且表现出明显的昼高夜低的日周期, 而在5和10 °C时, 根压较低、昼夜周期性不显著(图2)。根压所能达到的最大值随温度的上升逐渐增大。由图3可知, 根压峰值和呼吸速率均随温度的升高而升高, 从5 °C到10 °C有少量上升, 从10 °C到20 °C显著上升, 二者表现较为一致。

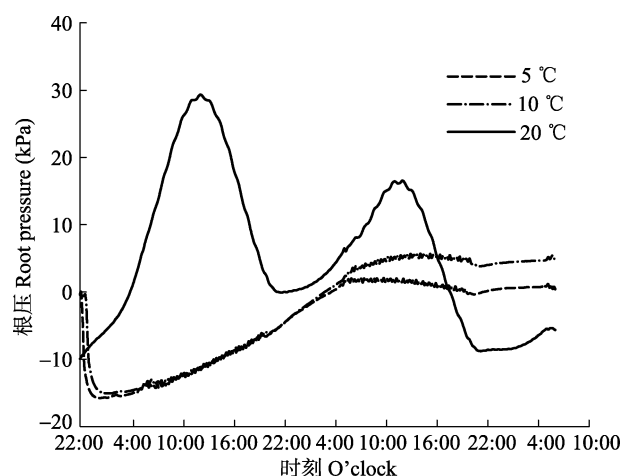


图2 不同土壤温度条件下测定的根压。

Fig. 2 The root pressure measured under different soil temperatures.

2.3 昼夜温差对根压的影响

昼夜恒温和昼夜温差条件下, 根压均表现出昼高夜低的日周期, 且二者的根压峰值和根压值谷值出现时间基本一致。二者相比, 昼夜温差情况下, 根压峰值显著的高于昼夜恒温条件下, 根压及其节律维持时间更长(图4)。

2.4 环割和摘叶对根压的影响

提前24 h进行环割、摘叶处理, 之后和对照组苗木一起进行根压测定。处理组和对照组根压的昼

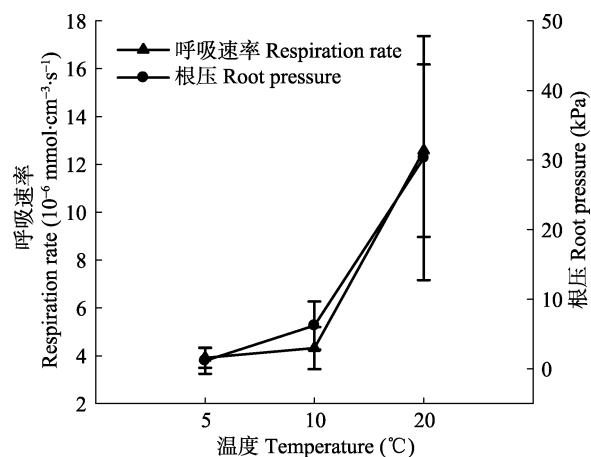


图3 不同温度条件下测定的根压最大值和呼吸速率(平均值±标准偏差, $n = 6$)。

Fig. 3 The maximum of root pressure and respiration rate measured under different soil temperatures (mean \pm SD, $n = 6$).

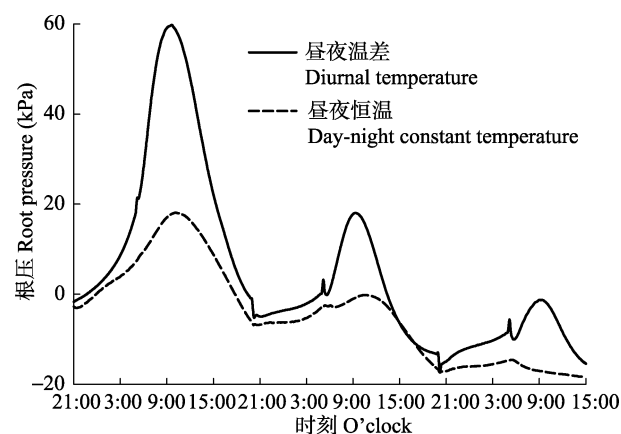


图4 昼夜恒温(25 °C/25 °C)和昼夜温差(25 °C/19 °C)条件下的根压。

Fig. 4 The root pressure under constant temperature during day and night (25 °C/25 °C) and different temperature during day and night (25 °C/19 °C).

夜节律表现一致, 但环割或摘叶处理大大地降低了根压的峰值(图5)。表现出昼高夜低的日节律, 从20:00开始逐渐上升, 到5:00后, 开始快速上升, 直至9:00–11:00, 之后开始迅速下降。对照组根压的峰值随测定时间的延长迅速降低, 处理组根压峰值随时间变化较小。

2.5 呼吸速率抑制剂和根系导水率抑制剂对根压的影响

为了便于化学药品的处理, 该试验用了水培的苗木, 从图6可见其根压和土生苗木相似也呈现昼高夜低的节律性。但由于抑制剂的存在, 大大降低了根压的峰值。其中呼吸抑制剂 NaN_3 单独施用或和 HgCl_2 一起施用都严重降低了根压峰值。而细胞膜水分导度抑制剂 HgCl_2 也一定程度上降低了根压峰值。

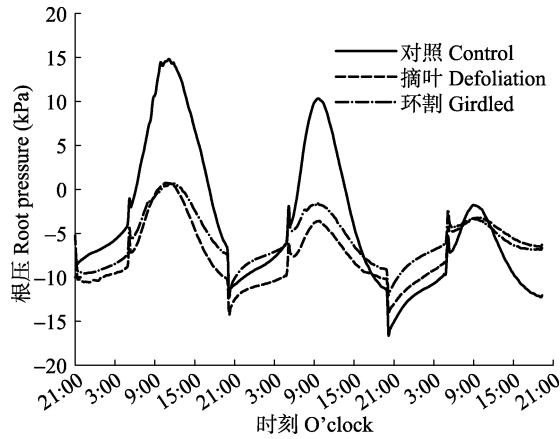


图5 摘叶和环割对根压的影响。
Fig. 5 Effects of defoliation and girdling on root pressure.

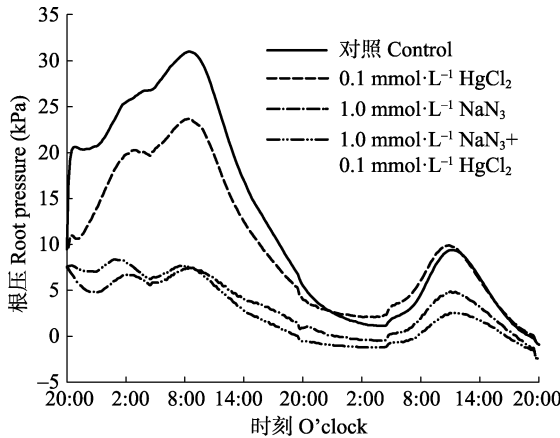


图6 抑制剂处理对根压的影响。
Fig. 6 Effects of inhibitors on root pressure.

由最大峰值作图并进行统计分析得出: $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaN}_3$, 或 $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaN}_3 + 0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{HgCl}_2$ 处理都显著地降低了根压的最大峰值, 与对照相比, 下降了75% (图7)。 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{HgCl}_2$ 处理也降低了最大根压值达25%, 但和对照相比并没有达到统计显著性。 $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaN}_3$ 处理使根系呼吸速率下降44.07%, 同时降低了根系导水率41.66%; $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{HgCl}_2$ 处理后, 呼吸速率下降23.16%, 根系导水率下降50.94%; $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaN}_3 + 0.1 \cdot \text{L}^{-1} \text{mmol} \text{HgCl}_2$ 处理后, 呼吸速率下降50%, 根系导水率下降44.01% (表1)。

2.6 根系伤流液的渗透势、无机离子和可溶性糖含量与根压的关系

伤流液的渗透势在白天较高, 从6:00至8:00迅速上升, 在17:00以后迅速下降(图8)。离体根系伤流液中无机离子的含量呈现出上午较高, 午后逐渐下降的规律, 其最高值出现在9:00, 最低值出现在

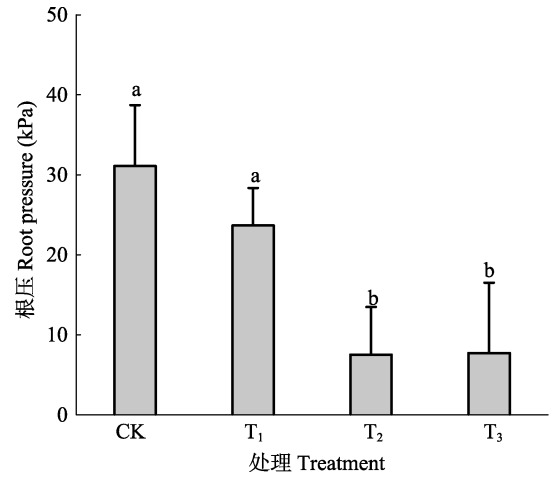


图7 抑制剂对根压峰值的影响(平均值±标准偏差, $n = 3-6$, $\alpha = 0.05$). CK, 对照; T₁, 处理1, $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{HgCl}_2$; T₂, 处理2, $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaN}_3$; T₃, 处理3, $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaN}_3 + 0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{HgCl}_2$ 。
Fig. 7 Effects of inhibitors on the maximum of root pressure (mean \pm SD, $n = 3-6$, $\alpha = 0.05$. CK, Control; T₁, treatment 1, $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{HgCl}_2$; T₂, treatment 2, $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaN}_3$; T₃, treatment 3, $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaN}_3 + 0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{HgCl}_2$).

表1 抑制剂对根系呼吸速率和根系导水率的抑制作用(平均值±标准偏差)
Table 1 Effects of inhibitors on root respiration rate and hydraulic conductivity (mean \pm SD)

处理剂 Dispose dose	根系呼吸速率抑制率 Inhibition percentage of root respiration (%)	根系导水率抑制率 Inhibition percentage of root hydraulic conductance (%)
$1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaN}_3$	44.07 ± 15.35^a	41.66 ± 14.83^a
$0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{HgCl}_2$	23.16 ± 0.01^b	50.94 ± 31.37^a
$1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaN}_3 + 0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{HgCl}_2$	50.00 ± 4.55^a	44.04 ± 21.49^a

同列不同小写字母表示差异显著 ($p < 0.05$)。
Different lowercase letters indicate significant difference ($p < 0.05$).

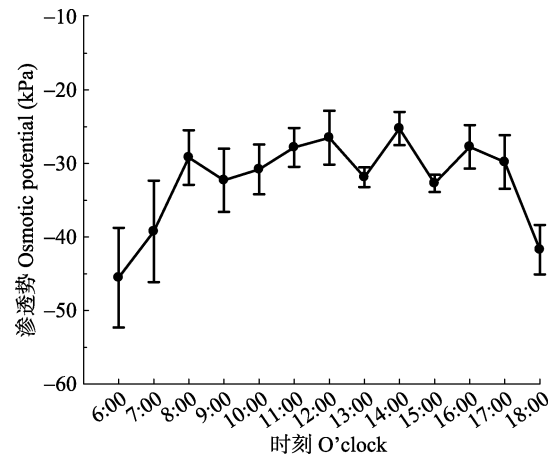


图8 根系伤流液渗透势的日变化(平均值±标准偏差, $n = 6$)。
Fig. 8 Diurnal variation of osmotic potential of root exudation (mean \pm SD, $n = 6$).

18:00 (图9)。其中, 在9:00–12:00之间有一个短暂的降低过程, 之后又逐渐上升, 在14:00之后迅速下降,

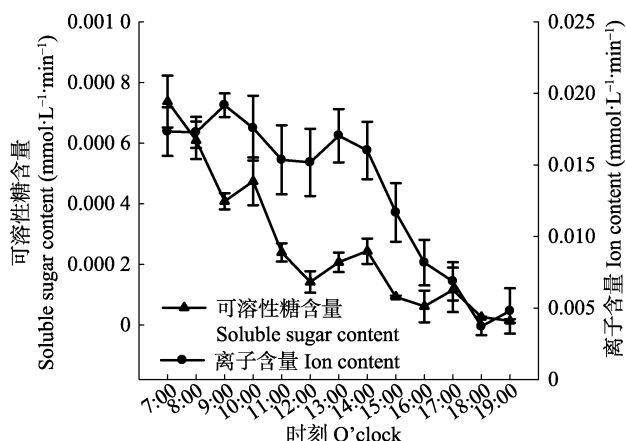


图9 伤流液中离子和可溶性糖含量的日变化(平均值±标准偏差, $n = 6$)。

Fig. 9 Diurnal variation of ions and sugar in the exudation (mean \pm SD, $n = 6$).

在18:00之后开始上升。可溶性糖类的含量在7:00最高, 之后呈逐渐下降趋势, 在18:00达到最低值。其中, 在7:00–12:00, 可溶性糖含量下降迅速, 达到一个较低值, 在12:00–14:00有少量上升, 之后曲折缓慢下降。总的来说, 无机离子和可溶性糖类的含量均是在上午较高, 午后较低。

3 讨论

本研究中, 无论土壤盆栽还是溶液培养的杨树苗木, 其根压都呈现出明显的昼夜节律, 昼高夜低。一天当中不同的采样时间对根压周期性有一定的影响, 但总体昼高夜低没有改变。到达谷值的时间差别不大, 但与凌晨和傍晚采样相比, 正午采样测得的根压峰值显著前移, 而且峰值最小, 说明测定时间对根压的节律及峰值大小均有影响。正午时间取样测定根压, 此时的植株处在水分亏缺状态下, 根系吸收的水分一部分进入到水势较低的根系薄壁细胞中, 使导管中水分减少, 根压值减小。由此可知, 根压峰值的大小及出现时间与根系水分状况和渗透活动有关, 这与其他学者的发现 (Enns *et al.*, 2000; Yang *et al.*, 2012) 一致。

根压峰值随温度的上升明显增大, 说明土壤温度能够显著影响离体根系根压的规律和值的大小。呼吸代谢速率随温度的上升而升高(图3), 与根压峰值随温度的变化规律一致。温度对于植物生命活动具有重要意义, 参与生命活动的各种酶类在适宜的温度条件下活性最高, 低温抑制酶的活性。根系温度直接影响根系参与呼吸代谢的各种酶类的活

性, 进而影响呼吸代谢速率, 也能够直接影响根压的峰值大小, 说明呼吸代谢与根压关系密切。另外, 低温改变了杨树根压的昼夜节律, 使其昼夜周期不明显, 这个机制还不很清楚, 但温度影响植物的昼夜节律已有报道(Kusakina *et al.*, 2014)。另外, 土壤具有一定的保温能力, 在低温条件下适应时间的长短有可能是影响根压周期性的表现。

昼夜恒温和昼夜温差条件下, 根压表现出一致的昼高夜低的日周期, 但是昼夜温差存在的情况下, 根压的峰值显著较高, 而且节律维持时间更长, 这说明夜间低温对根压的峰值及节律维持具有积极意义。昼夜恒温和昼夜温差条件下, 根压值在夜间到凌晨时间段内(20:00–5:00)差别不大, 在上午(5:00–12:00)差别明显, 说明夜间低温对根压的影响作用出现在上午。首先由图9可知, 19:00根系伤流液中离子和可溶性糖的含量均降至最低, 在7:00含量最高, 说明离子及可溶性糖的含量在夜间逐渐升高。夜间温度较低一方面降低了呼吸速率, 减少了可溶性糖类的消耗, 另一方面低温可以促进淀粉分解成糖, 低温糖化是一个普遍现象(Wismer *et al.*, 1995; Ewers *et al.*, 2001), 因而夜间降温增加根系可溶性糖的含量, 既提供了渗透物质又增加了呼吸代谢原料, 为上午升温后呼吸速率及根压迅速升高奠定了基础。夜间持续高温影响了根系可溶性糖含量的升高, 导致上午根压仍然不能升高。由此可知, 上述试验结果的出现进一步说明了呼吸代谢与根压关系密切, 而且可溶性糖含量可能决定了根压的峰值大小。

摘叶和环割处理后, 根压的节律不变, 峰值显著小于对照; 在测定时间内, 对照组根压峰值迅速减小, 处理组峰值变化较小。摘叶和环割分别通过去除同化组织和切断运输途径来阻碍有机物质向根系运输, 根系有机物质供应受阻后, 根压峰值明显减小, 根压的形成需要无机离子和可溶性有机分子的积累(Kramer & Boyer, 1995)。根系吸收矿质元素需要消耗代谢能量。减少根系碳水化合物势必影响根系的呼吸代谢, 进而影响无机离子的吸收; 另外也直接减少了可溶性有机分子浓度。摘叶或环割使根压迅速减小, 说明了根压形成对有机物质的依赖。

根系呼吸速率和根系导水率对根压的节律影响不明显; 但是对根压的峰值, 二者存在差异性影响。 NaN_3 是呼吸抑制剂, 它强烈地抑制呼吸作用,

通过抑制呼吸作用, 也会抑制根系导水率; 而 HgCl_2 通过和水通道蛋白结合导致水通道变形而使水通道关闭, 以此降低根系导水率, 但同时 HgCl_2 也对呼吸代谢具有一定的抑制作用(Wan & Zwiazek, 1999)。由图6、图7和表1可知, NaN_3 抑制根系呼吸速率也降低了根系导水率, 结果它对根压峰值起到很显著的抑制作用。而 HgCl_2 导致根系导水率下降50%以上, 同时也抑制了呼吸作用, 但对呼吸作用的抑制程度相对较轻(23%), 对根压峰值影响程度也较轻。因此呼吸速率比导水率对根压峰值的影响力度更大。呼吸速率消耗可溶性糖类, 产生ATP, 为离子转运等主动运输提供能量。可见, 较高的呼吸速率应伴随着较高的离子浓度。去顶根系的根压节律逐渐下降的可能机制也是由于去除地上部分后切断了正常在韧皮部输送到根系的碳源, 势必影响根系可溶性糖的浓度和呼吸作用, 所以对根压产生影响。

根系离子含量在上午较高, 之后逐渐下降。上午根系离子迅速积累, 根系伤流液的渗透势较低, 根内外水势差较大, 因此迅速吸水, 根压快速上升, 则伤流液的渗透势逐渐上升, 在根压达到最大值的时候渗透势也达到最高值, 此时可溶性糖的含量降至较低水平, 因此呼吸速率下降, 离子含量也开始下降, 根压迅速下降。

4 结论

去顶根系的根压呈现明显的昼夜节律, 根压白天高、晚上低。不同取样时间、不同培养介质对根压周期性有一定的影响, 但总体昼高夜低没有改变。摘叶、环割、呼吸抑制剂或细胞膜水导抑制剂影响根压峰值, 但对根压的昼夜节律没有明显影响。摘叶、环割或呼吸抑制剂显著地降低了根压峰值, 而水导抑制剂对根压峰值影响不大, 说明根压峰值的大小主要受呼吸作用, 包括呼吸底物的影响, 而根系水导率对根压峰值的影响不大。根压峰值随土壤温度下降而下降、土壤温度还改变根压的昼夜节律。随温度的变化, 根压峰值和呼吸速率同步变化, 意味着根压随温度的变化也是通过呼吸代谢起作用。根系伤流液的渗透强度白天高晚上低。伤流液中的无机离子含量以及可溶性糖含量的日变化和渗透强度变化一致, 其中无机离子扮演更主要的角色。另一个有趣的现象是在昼夜温差条件下杨树根压峰值显著高于其在常温条件下, 这可能与晚上低

温糖化和积累有关。

基金项目 国家自然科学基金(31270648)。

致谢 感谢林业新技术研究所植物水分生理实验室的同学们给予的协助。

参考文献

- Cao KF, Yang SJ, Zhang YJ, Brodribb TJ (2012). The maximum height of grasses is determined by roots. *Ecology Letters*, 15, 666–672.
- Clarkson DT, Carvajal M, Henzler T, Waterhouse RN, Smyth AJ, Cooke DT, Steudle E (2000). Root hydraulic conductance: Diurnal aquaporin expression and the effects of nutrient stress. *Journal of Experimental Botany*, 51, 61–70.
- Cochard H, Ewers F, Tyree M (1994). Water relations of a tropical vine-like bamboo (*Rhipidocladum racemiflorum*): Root pressures, vulnerability to cavitation and seasonal changes in embolism. *Journal of Experimental Botany*, 45, 1085–1089.
- Enns L, Canny M, McCully M (2000). An investigation of the role of solutes in the xylem sap and in the xylem parenchyma as the source of root pressure. *Protoplasma*, 211, 183–197.
- Ewers FW, Améglio T, Cochard H, Beaujard F, Martignac M, Vandame M, Bodet C, Cruiziat P (2001). Seasonal variation in xylem pressure of walnut trees: Root and stem pressures. *Tree Physiology*, 21, 1123–1132.
- Ewers FW, Cochard H, Tyree MT (1997). A survey of root pressures in vines of a tropical lowland forest. *Oecologia*, 110, 191–196.
- Fan JF, Li Ling, Han YF, Li JR (2002). Establishment of leaf-explant regeneration system of poplar 84K. *Journal of Northwest Forestry University*, 17(2), 33–36. (in Chinese with English abstract) [樊军锋, 李玲, 韩一凡, 李嘉瑞 (2002). 84K杨叶片外植体再生系统的建立. 西北林学院学报, 17(2), 33–36.]
- Fisher JB, Guillermo A, Ewers FW, López-Portillo J (1997). Survey of root pressure in tropical vines and woody species. *International Journal of Plant Sciences*, 158, 44–50.
- Henzler T, Waterhouse RN, Smyth AJ, Carvajal M, Cooke DT, Schäffner AR, Steudle E, Clarkson DT (1999). Diurnal variations in hydraulic conductivity and root pressure can be correlated with the expression of putative aquaporins in the roots of *Lotus japonicus*. *Planta*, 210, 50–60.
- Holbrook NM, Ahrens ET, Burns MJ, Zwieniecki MA (2001). In vivo observation of cavitation and embolism repair using magnetic resonance imaging. *Plant Physiology*, 126, 27–31.
- Kamaluddin M, Zwiazek JJ (2001). Metabolic inhibition of root water flow in red-osier dogwood (*Cornus stolonifera*) seedlings. *Journal of Experimental Botany*, 52, 739–745.

- Kramer PJ, Boyer JS (1995). *Water Relations of Plants and Soils*. Academic Press, Kaedinya, Australia.
- Kusakina J, Gould PD, Hall A (2014). A fast circadian clock at high temperatures is a conserved feature across *Arabidopsis* accessions and likely to be important for vegetative yield. *Plant, Cell & Environment*, 37, 327–340.
- Li KY, Fan JF, Zhao Z, Zhou YX, Gao JS (2007). Prioritization of the system of regeneration and genetic transformation of *Populus* 84K. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 35(7), 90–96. (in Chinese with English abstract) [李科友, 樊军锋, 赵忠, 周永学, 高建社(2007). 84K杨再生和遗传转化体系的优化. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 35(7), 90–96.]
- Secchi F, Zwieniecki MA (2012). Analysis of xylem sap from functional (nonembolized) and nonfunctional (embolized) vessels of *Populus nigra*: Chemistry of refilling. *Plant Physiology*, 160, 955–964.
- Sperry JS, Holbrook NM, Zimmermann MH, Tyree MT (1987). Spring filling of xylem vessels in wild grapevine. *Plant Physiology*, 83, 414–417.
- Steudle E, Murrmann M, Peterson CA (1993). Transport of water and solutes across maize roots modified by puncturing the endodermis (further evidence for the composite transport model of the root). *Plant Physiology*, 103, 335–349.
- Tyree MT, Sperry JS (1989). Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Biology*, 40, 19–38.
- Tyree MT, Yang S, Cruziat P, Sinclair B (1994). Novel methods of measuring hydraulic conductivity of tree root systems and interpretation using AMAIZED (A maize-root dynamic model for water and solute transport). *Plant Physiology*, 104, 189–199.
- Tyree MT, Zimmermann MH (2002). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer, Berlin, Germany.
- Wan X, Zwiazek JJ (1999). Mercuric chloride effects on root water transport in aspen seedlings. *Plant Physiology*, 121, 939–946.
- Wang F, Tian X, Ding Y, Wan X, Tyree MT (2011). A survey of root pressure in 53 Asian species of bamboo. *Annals of Forest Science*, 68, 783–791.
- Wang SY, Chen QJ, Wang WL, Wang XC, Lu MZ (2005). Cultivation of *Populus* 84K transferred salt-tolerant genes OsNHX1. *Chinese Science Bulletin*, 50(2), 140–144. (in Chinese) [王树耀, 陈其军, 王文龙, 王学臣, 卢孟柱 (2005). 转OsNHX1基因耐盐84K杨的培育. 科学通报, 50(2), 140–144.]
- Wegner LH (2014). Root pressure and beyond: Energetically uphill water transport into xylem vessels? *Journal of Experimental Botany*, 65, 381–393.
- Wilson C, Kramer P (1949). Relation between root respiration and absorption. *Plant Physiology*, 24, 55–59.
- Wismer WV, Marangoni AG, Yada RY (1995). Low-temperature sweetening in roots and tubers. *Horticultural Reviews*, 17, 203–231.
- Yang SJ, Zhang YJ, Sun M, Goldstein G, Cao KF (2012). Recovery of diurnal depression of leaf hydraulic conductance in a subtropical woody bamboo species: Embolism refilling by nocturnal root pressure. *Tree Physiology*, 32, 414–422.

责任编辑: 张守仁 责任编辑: 李 敏



扫码向作者提问