

快速反映植物水分状况的叶片紧张度模型^{*}

吴沿友 张明明 邢德科 周贵尧
(江苏大学现代农业装备与技术教育部重点实验室, 镇江 212013)

摘要: 植物的水分状况会影响其光合作用等生理作用,叶片紧张度可以反映植物的水分状况。植物叶片组织水势及生理电容与细胞液浓度有偶联关系,植物叶片生理电容与叶片有效厚度、极板接触的叶片有效面积有关,定义叶片紧张度为极板接触的叶片有效面积与叶片有效厚度的比值,依据这种偶联关系推导出叶片紧张度与组织水势、生理电容的关系模型。以野外自然生长的构树、桑树叶片为实验材料,测定不同时刻叶片的生理电容和组织水势,利用这种关系模型计算出两种植物各测定时刻的叶片紧张度。结果显示,不同植物不同时刻的叶片紧张度是不同的;构树叶片紧张度、生理电容、组织水势日变化与光合指标日变化的相关系数分别为 0.933、0.926、0.631,桑树叶片紧张度、生理电容、组织水势日变化与光合指标日变化的相关系数分别为 0.843、0.820、0.217,由此可以看出叶片紧张度比生理电容、组织水势能更好地反映植物水分状况的变化情况。

关键词: 叶片紧张度 生理电容 组织水势

中图分类号: S24; Q945 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-1298(2015)03-0310-05

Quick Reflection of Moisture Condition for Plant Using Leaf Tensity

Wu Yanyou Zhang Mingming Xing Deke Zhou Guiyao
(Key Laboratory of Modern Agricultural Equipment and Technology, Ministry of Education,
Jiangsu University, Zhenjiang 212013, China)

Abstract: The physiological role of plant, such as photosynthesis, is affected by water status. Water status of the plant can be reflected by leaf tensity. Foliar water potential and physiological capacitance has a coupling relationship with the cell sap concentration. Foliar physiological capacitance is associated with the effective thickness and area of leaf. The ratio of the area of leaf and effective thickness was defined as leaf tensity. According to this coupling relationship, the relational model of leaf tensity and water potential, physiological capacitance was derived. Leaves of *Broussonetia papyrifera* and *Mulberry alba* which grow in nature were selected as experiment materials. Physiological capacitance and water potential at different time were determined. Leaf tensity at different time was calculated by using the relational model. The result showed that there were differences between leaf tensity of *Broussonetia papyrifera* and *Mulberry alba* at different determination time. The correlation coefficient between photosynthetic parameters and leaf tensity of *Broussonetia papyrifera* was 0.933, physiological capacitance was 0.926 and water potential was 0.631, respectively. The correlation coefficient between photosynthetic indexes and leaf tensity of *Mulberry alba* was 0.843, physiological capacitance was 0.820 and water potential was 0.217, respectively. It demonstrated that the leaf tensity could better reflect the changes in water status of plant than physiological capacitance or water potential.

Key words: Leaf tensity Physiological capacitance Water potential

收稿日期: 2014-07-29 修回日期: 2014-08-31
^{*} 国家自然科学基金资助项目(31070365)、国家自然科学基金青年基金资助项目(31301243)、江苏大学引进人才科研启动基金资助项目(13JDG030)和江苏省高校优势学科资助项目(苏政办[2014]37号)
作者简介: 吴沿友,教授,博士生导师,主要从事农业工程研究,E-mail: yanyouwu@ujs.edu.cn

引言

水是植物体的重要组成成分,参与植物的各项生理活动,也是影响植物形态结构、生长发育等的重要生态因子^[1],快速检测植物的水分状况对于掌握植物的受旱情况及节水灌溉有着重要的意义^[2]。植物水分状况发生变化时,细胞液浓度与细胞体积均发生变化。细胞液浓度与组织水势有关,组织水势通常被认为可直接反映植物的水分状况^[3],越来越多的研究发现其受外界因素的干扰,水势只有在相同的时段内才具有规律性^[4],原因是组织水势只与细胞液浓度的变化有关。另外,细胞液浓度及细胞体积的变化,也反映在植物叶片生理电容的变化上。近年来,一些学者利用叶片电特性(如生理电容)的变化来反映植物的水分状况,如 Kandala 等^[5]早期研究得出频率为 1、5 MHz 时,介电常数的增加和含水率间的关系更为显著,并将平行板电容器与射频阻抗湿度计相连,测量花生果仁的电容、相位角,形成预测公式,用于估计样品的含水率。魏永胜等^[6]针对测量中电压、频率的选择以及电容与电阻测定差异做了专门研究。宣奇丹等^[7]研究了水分胁迫对植物叶片电容、含水率和水势的影响,进行了最优测试频率的筛选,确定 1 000 Hz 作为实验材料的电容的最优测定频率。生理电容法需要测量同一层次叶片的相同部位,而且研究显示实验时电容受测试频率及测试电压的影响^[4,6-7],需要事先确定灵敏的、适宜的测试频率和电压。

植物细胞中含有大量的水分,可产生静水压,以维持细胞的紧张度。当细胞失水如蒸腾时,叶肉细胞的细胞壁、细胞都因失水而收缩,细胞体积变小;反之细胞吸水膨胀、体积变大^[8]。Horiguchi 等^[9]提出成熟叶片的大小由细胞的大小和数量来控制。白瑞霞等^[10]提出水分是植物体的重要组成部分,能够维持细胞和组织的紧张度,保持植物体的固有姿态。植物叶片由大量细胞组成,其水分状况与细胞的膨胀度或收缩度紧密相关^[11]。本文利用植物叶片的组织水势和生理电容都与细胞液浓度有偶联关系,基于同时测定植物的叶片组织水势和生理电容^[4,6,12-13],开发一种计算植物叶片紧张度的方法,即叶片紧张度与组织水势和生理电容的关系模型,从而反映植物的水分状况。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本实验于 2013 年 11 月份在江苏大学农业工程研究院现代农业装备与技术教育部重点实验室进

行。构树、桑树叶片采摘于江苏大学校园内。

即时取样,于实验当天 7:50、9:50、11:50、13:50、15:50、17:50 共 6 个时刻采摘两种植物的同一层次枝条,并用湿布包住植株枝干基部,以减缓水分散发。迅速返回实验室,每个测定时刻挑拣长势较为一致新鲜叶片,清理叶片表面灰尘后进行相关参数测定。

1.2 测量指标与方法

将叶片夹在自制的平行板电容器(电容器的圆形电极板直径 $D = 7\text{ mm}$)中^[7],平行板电容器示意图如图 1,接上 LCR 测试仪(HIOKI 3532-50 型,日本日置),用对应的软件计数。每个叶片取 10 个均匀部位(不同时刻的叶片测定相同部位),每个部位取 10 个点,即每组数据中包含 100 个数据,取平均后作为每个测定时刻的植物生理电容 C 。同时测量同枝叶片的植物叶片水势,叶片组织的水势测定方法为:将叶片打孔后迅速放在露点水势仪的 C-52 型水势探头(Water potential system, WESCOR, USA)平衡 6 min 后进行植物叶片水势的测量,每次测量 3 个数据,取平均值作为该叶片此时刻的水势测量值 W 。

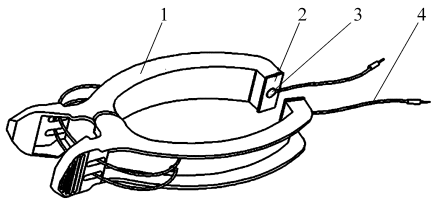


图 1 平行板电容器示意图

Fig. 1 Parallel plate capacitor

1. 塑料夹 2. 泡沫板 3. 电极 4. 导线

1.3 植物叶片紧张度的计算

植物组织水势与浓度的关系为

$$W = -iQRT \tag{1}$$

式中 W ——植物组织水势,MPa

i ——解离系数,取 1

Q ——细胞液溶质浓度, mol/L

R ——气体常数,取 $0.008\,3\text{ L}\cdot\text{MPa}/(\text{mol}\cdot\text{K})$

T ——热力学温度, K

以叶片中细胞液溶质作为电介质,将叶片夹在平行板电容器的两平行极板之间,构成平行板电容传感器。叶片中细胞液溶质浓度的变化势必改变叶片的水势,引起两极板间叶片组织介电常数的变化,从而影响植物生理电容。植物生理电容的表达式为

$$C = \frac{\epsilon_0 \epsilon_r A}{d} \tag{2}$$

式中 ϵ_0 ——真空介电常数,取 $8.854 \times 10^{-12}\text{ F/m}$

ϵ_r ——细胞液溶质的相对介电常数, F/m

A ——极板接触的叶片有效面积, m^2
 d ——叶片有效厚度, m

设想将叶片细胞液分为水和溶质两大部分, 溶质质量占叶片总质量的百分比为 P , 则水占叶片总质量的百分比为 $1 - P$ 。常温下水的相对介电常数为 81 F/m , 设溶质的相对介电常数为 a 。

所以, 叶片的相对介电常数

$$\varepsilon_r = 81(1 - P) + Pa = 81 - (81 - a)P \quad (3)$$

代入式(2), 得

$$C = \frac{\varepsilon_0 A [81 - (81 - a)P]}{d} \quad (4)$$

溶质质量占叶片总质量的百分比 P 与浓度 Q 的关系为 $Q = 1\,000P/M$, 式中 M 为细胞液溶质的相对分子质量。

由 P 与 Q 的关系, 有

$$C = \frac{\varepsilon_0 A \left[81 - \frac{(81 - a)MQ}{1\,000} \right]}{d} \quad (5)$$

由植物组织水势 W 与浓度的关系、植物生理电容 C 与细胞液溶质的相对介电常数的表达式, 得出组织水势与生理电容的关系为

$$C = \frac{\varepsilon_0 A \left[81 + \frac{(81 - a)MW}{1\,000iRT} \right]}{d} \quad (6)$$

变形后, 有

$$\frac{d}{A} = \frac{\varepsilon_0 \left[81 + \frac{(81 - a)MW}{1\,000iRT} \right]}{C} \quad (7)$$

令

$$y = \frac{d}{A} = \frac{\varepsilon_0}{C} \left[81 + \frac{(81 - a)MW}{1\,000iRT} \right] \quad (8)$$

对于某特定物质来说, 相对介电常数 a 与相对分子质量 M 都是既定值。定义植物叶片紧张度 $T_d = 1/y$, 单位 cm , 用来反映植物的水分状况。

2 结果与分析

2.1 不同时刻构树、桑树的生理电容、组织水势

表 1、2 为实验过程中(11 月 14 日、11 月 18 日)测得的两种植物叶片生理电容和组织水势的数据, 构树在 16:00 生理电容最大、14:00 最小, 桑树在 8:00 最大、14:00 最小, 其他时刻均介于中间。

2.2 不同时刻构树、桑树的叶片紧张度

设溶质为蔗糖 $\text{C}_{12}\text{H}_{22}\text{O}_{11}$, 此时 a 为 3.3 F/m , M 为 342。记录环境温度 t 为 20°C , 则式(8)化简为

$$y = \frac{d}{A} = \frac{8.854}{C} (81 + 10.927W) \quad (9)$$

表 1 不同时刻两种植物的生理电容、组织水势
(11 月 14 日)

时刻	构树		桑树	
	生理电容/ pF	组织水势/ MPa	生理电容/ pF	组织水势/ MPa
8:00	50.997	-2.180	461.469	-2.010
10:00	19.707	-1.933	217.046	-1.997
12:00	66.516	-1.963	163.512	-2.453
14:00	18.444	-1.547	137.171	-1.197
16:00	147.416	-1.737	244.228	-1.853
18:00	99.340	-2.813	367.962	-1.930

表 2 不同时刻两种植物的生理电容、组织水势
(11 月 18 日)

时刻	构树		桑树	
	生理电容/ pF	组织水势/ MPa	生理电容/ pF	组织水势/ MPa
8:00	65.518	-2.597	704.874	-2.350
10:00	58.296	-1.960	254.421	-2.137
12:00	73.220	-1.973	267.734	-1.500
14:00	21.586	-1.970	218.175	-2.220
16:00	117.401	-2.250	316.408	-2.063
18:00	96.754	-2.207	391.424	-2.517

将测得的水势 W 、生理电容 C 代入式(9), 计算出叶片有效厚度 d 与极板接触的叶片有效面积 A 的比值 y 。利用定义式 $T_d = 1/y$ 计算出两种植物各测定时刻的叶片紧张度。结果如表 3、4 所示。

表 3 不同时刻两种植物的叶片紧张度(11 月 14 日)
Tab.3 Leaf tensity of two plants at different moment
(14th, Nov) cm

时 刻	构 树	桑 树
8:00	0.101	0.883
10:00	0.037	0.414
12:00	0.126	0.341
14:00	0.033	0.228
16:00	0.268	0.454
18:00	0.223	0.694

从表 3、4 中可以看出, 两种植物的叶片紧张度在上午 8:00 至 10:00 都有一致的趋势, 即由大到小, 14:00 降低到最小值, 从 16:00 开始回升。

3 讨论

叶片的紧张度反映植物的水分状况, 而水分状况影响着光合作用^[8]。本研究测得的植物叶片紧张度与其光合参数(表 5, 同一季节段)相吻合^[14]。

表 4 不同时刻两种植物的叶片紧张度(11 月 18 日)

Tab.4 Leaf tensinty of two plants at different moment (18th,Nov)

	cm	
时刻	构树	桑树
8:00	0.141	1.439
10:00	0.111	0.498
12:00	0.139	0.468
14:00	0.041	0.434
16:00	0.235	0.611
18:00	0.192	0.826

表 5 不同时刻两种植物的光合指标

Tab.5 Photosynthetic parameters of two plants at different moment

时刻	光合速率/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)		蒸腾速率/($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	
	构树	桑树	构树	桑树
8:00	9.630	1.480	3.017	0.607
9:00	13.930	7.910	3.520	1.436
10:00	19.830	6.740	8.768	2.485
11:00	18.540	6.440	11.800	2.873
12:00	17.100	11.780	10.228	8.032
13:00	16.380	13.360	7.123	6.854
14:00	9.990	13.660	4.865	6.474
15:00	14.040	12.740	5.352	5.558
16:00	4.890	3.120	1.915	1.700
17:00	-2.870	-2.630	0.109	1.040

构树叶片的生理电容和叶片紧张度在 8:00—14:00 之间(除中午 12:00 外)一直减小,这是由于随着光合速率、蒸腾速率的加快,植物叶片消耗水分增多,叶片为亏缺状态,其生理电容及紧张度呈现减小的趋势;中午 12:00 时构树因碳酸酐酶活性较强,迅速将叶片中储存的碳酸氢根离子转化为水和二氧化碳,增加了水分供给,改变叶片水分状况^[14-16],使得生理电容及叶片紧张度增大;下午 16:00—18:00 构树叶片的 光合速率、蒸腾速率剧烈下降(其中 18:00 的光合速率指标类似于 17:00),叶片水分利用增多,吸水能力变强,生理电容及叶片紧张度增大。

桑树叶片的生理电容和叶片紧张度在 8:00—14:00 之间一直减小,这同样是由于光合作用速率、蒸腾速率的加快,使得生理电容及紧张度减小;下午 16:00—18:00 桑树叶片的 光合作用速率、蒸腾速率的下降也较为明显,其生理电容及叶片紧张度呈增大的趋势。

表 1、2 中组织水势的日变化比较微弱,不能直接反映植物水分状况的变化。

使用 SPSS 17.0 软件分别对两种植物的组织水势、生理电容、叶片紧张度和光合指标(光合速率、蒸腾速率以及光合和蒸腾综合作用)进行回归分

析,结果如表 6、7 所示。

表 6 构树的组织水势、生理电容、叶片紧张度和光合指标的相关关系

Tab.6 Relationship between tissue water potential, physiological capacitance, leaf tensinty and photosynthetic factors of *Broussonetia papyrifera*

参数	相关系数 <i>R</i>	显著性 <i>P</i>
组织水势	0.631	0.204
生理电容	0.926	0.002
叶片紧张度	0.933	0.002

表 7 桑树的组织水势、生理电容、叶片紧张度和光合指标的相关关系

Tab.7 Rlationship between tissue water potential, physiological capacitance, leaf tensinty and photosynthetic factors of *Mulberry alba*

参数	相关系数 <i>R</i>	显著性 <i>P</i>
组织水势	0.217	0.876
生理电容	0.820	0.031
叶片紧张度	0.843	0.021

从表 6 可见,构树的叶片紧张度和生理电容均与光合指标存在较好的相关性,且达到极显著水平($P<0.01$),可以反映其水分状况;而组织水势与光合指标的相关性较差,不能很好地反映出植物水分状况的变化。

从表 7 可见,桑树的叶片紧张度和生理电容与光合指标的相关性达到显著水平($P<0.05$),也可以用来反映桑树的水分状况;组织水势与光合指标相关性很差,不能反映水分状况的变化情况。

4 结论

(1)外界环境如温度、光照、风速等均会引起细胞液浓度的变化,反映在叶片组织水势的数值变化上,但植物水分状况还与细胞体积相关,实验数据表明组织水势不能完整地、较好地反映出植物水分状况的变化情况。而叶片紧张度受外界环境变化影响小,结果稳定;其偶联了组织水势和生理电容,不仅考虑细胞液浓度的变化,还考虑了细胞体积的变化。

(2)利用叶片电特性的变化反映植物的水分状况,由于生理电容与测试频率及测试电压有关,测定时需考虑频率及电压的影响,而用叶片紧张度表示植物水分状况时,不需要筛选最佳频率及电压,快速便捷。

(3)用本研究定义的叶片紧张度同时偶联叶片组织水势和生理电容两个衡量指标,不受外界环境和测试频率、电压的影响,可以很好地反映植物的水分状况。从结果可以看出,构树和桑树叶片紧张度

的日变化较好地反映了植物在每个时刻的水分状况;另外叶片紧张度还可以指示植物光合作用的变化情况。因此利用叶片紧张度反映植物的水分状况是可行的,但目前,这方面的研究只适用于比较分析同一种植物水分状况的变化情况,而对于比较不同植物间的水分状况,则需要考虑植物叶片细胞的大小,基于单位细胞体积的叶片紧张度即叶片相对紧张度,从而比较分析不同植物间的水分状况。

参 考 文 献

1 解婷婷.塔里木沙漠公路防护林植物水分生理生态特性对灌溉量的响应[D].乌鲁木齐:中国科学院新疆生态与地理研究所,2008.

2 Fu Aihong, Chen Yangning, Li Weihong. Analysis on the change of water potential of *Populus euphratica* Oliv. and *P. Russkii* Jabl under different irrigation volumes in temperate desert zone[J]. Chinese Science Bulletin,2010, 55(10): 965-972.

3 王丁,姚健,杨雪,等.干旱胁迫条件下6种喀斯特主要造林树种苗木叶片水势及吸水潜能变化[J].生态学报,2011, 31(8):2216-2226.
Wang Ding, Yao Jian, Yang Xue, et al. Changes of leaf water potential and water absorption potential capacities of six kinds of seedlings in Karst pount area under different drought stress intensities;taking six forestation seedlings in Karst Mountainous region for example[J]. Acta Ecologlea Sinica,2011, 31(8): 2216-2226. (in Chinese)

4 鲍一丹,沈杰辉.基于叶片电特性和叶水势的植物缺水度研究[J].浙江大学学报:农业与生命科学版,2005, 31(3): 341-345.
Bao Yidan, Shen Jiehui. Study of plant water lack message based on electric property and water potential of leaf[J]. Journal of Zhejiang University:Agri. & Life Sci. , 2005,31(3):341-345. (in Chinese)

5 Kandala C V K, Butts C L, Nelson S O. Capacitance sensor for nondestructive measurement of moisture content in nuts and grain [J]. IEEE Transactions on Instrumentation and Measurement, 2007, 56(5): 1809-1813.

6 魏永胜,李得孝,牟长灵,等.小麦叶片电特性与外加电压和频率的关系研究[J].农业工程学报,2008,24(5):166-169.
Wei Yongsheng, Li Dexiao, Mou Changling, et al. Relationship between the wheat seeding leaf electric property and test frequency and voltage[J]. Transactions of the CSAE,2008,24(5):166-169. (in Chinese)

7 宣奇丹,冯晓旺,张文杰.植物叶片电容与含水量间关系研究[J].现代农业科技,2010(2): 216-218.
Xuan Qidan, Feng Xiaowang, Zhang Wenjie. Study on relationship between capacitance and water content of plant leaves[J]. Modern Agricultural Science and Technology,2010(2): 216-218. (in Chinese)

8 潘瑞炽,王小菁,李娘辉.植物生理学[M].北京:高等教育出版社,2008: 7-26.

9 Horiguchi G, Ferjani A, Fujikura U, et al. Coordination of cell proliferation and cell expansion in the control of leaf size in *Arabidopsis thaliana*[J]. Journal of Plant Research, 2006, 119(1): 37-42.

10 白瑞霞,张瑞方.谈园林植物的水分管理[J].河北林业科技,2013(5): 80-83.
Bai Ruixia, Zhang Ruifang. Talking on the water management of landscape plants [J]. The Journal of Hebei Forestry Science and Technology,2013(5):80-83. (in Chinese)

11 Turner N C, Burch G J. The role of water in plants[M]//Teare I D, Peet M M. Crop-water relations. New York:Wiley-Interscience,1983:73-126.

12 郭文川,伍凌,魏永胜.失水对植物生理特性和电特性的影响[J].西北农林科技大学学报:自然科学版,2007, 35(4): 185-191.
Guo Wenchuan,Wu Ling,Wei Yongsheng. Influence of water loss on physiological and electrical properties of plants[J]. Journal of Northwest A&F University:Nat. Sci. Ed. , 2007, 35(4): 185-191. (in Chinese)

13 栾忠奇,刘晓红,王国栋.水分胁迫下小麦叶片的电容与水分含量关系[J].西北植物学报,2008, 27(11): 2323-2327.
Luan Zhongqi, Liu Xiaohong, Wang Guodong. Relationship between wheat leaf capacitance and water content under water stress [J]. Journal of Northwest Plants,2008, 27(11): 2323-2327. (in Chinese)

14 Wu Y Y, Liu C Q, Li P P, et al. Photosynthetic characteristics involved in adaptability to karst soil and alien invasion of paper mulberry (*Broussonetia papyrifera*) in comparison with mulberry(*Morus alba*) [J]. Photosynthetica, 2009, 47(1): 155-160.

15 吴沿友,李西腾,郝建朝,等.不同植物的碳酸酐酶活力差异研究[J].广西植物,2006,26(4): 366-369.
Wu Yanyou, Li Xiteng, Hao Jianzhao, et al. Study on the difference of the activities of carbonic anhydrase indifferent plants [J]. Guihaia, 2006, 26(4): 366-369. (in Chinese)

16 Wu Y Y, Xing D K. Effect of bicarbonate treatment on photosynthetic assimilation of inorganic carbon in two plant species of *Moraceae*[J]. Photosynthetica, 2012, 50(4): 587-594.