

植物木质部空穴和栓塞化的发生条件与恢复机理

尚念科*, 孔令刚

济南市园林和林业绿化局, 山东 济南

收稿日期: 2022年7月15日; 录用日期: 2022年9月15日; 发布日期: 2022年9月23日

摘要

空穴是压力由常压降低到负压的过程中产生的, 当压力由负压升高至常压时, 空穴就会逐渐消除, 而不是必须要靠较高的正压。形成空穴的气核是来源于水中溶解的气体, 压力降低时从水中逸出, 压力恢复后又重新溶于水。压力变化是决定空穴发生和消除的最直接因素, 低水势与空穴的发生只是一种伴随关系而不是因果关系。利用气体溶解平衡原理, 通过压力变化研究空穴的发生与消除, 更容易发现和了解空穴的本质和变化规律, 对诸多理论和实践现象能做出更合理的解释。

关键词

空穴, 栓塞, 溶解平衡, 负压, 水势

Occurrence Conditions and Recovery Mechanism of Cavitation and Embolization in Plant Xylem

Nianke Shang*, Linggang Kong

Jinan City Landscape and Forestry Greening Bureau, Jinan Shandong

Received: Jul. 15th, 2022; accepted: Sep. 15th, 2022; published: Sep. 23rd, 2022

Abstract

The cavity is generated in the process of reducing the pressure from normal pressure to negative

*通讯作者。

pressure. When the pressure increases from negative pressure to normal pressure, the cavity will be gradually eliminated instead of relying on a higher positive pressure. The gas nucleus that forms the cavity is derived from the gas dissolved in the water, which escapes from the water when the pressure is reduced, and re-dissolves in the water when the pressure is restored. The change of pressure is the most direct factor which determines the occurrence and elimination of cavitation, while the low water potential and cavitation is only a concomitant relationship rather than a causal relationship. It is easier to discover and understand the essence and changing rules of the cavity by using the principle of gas dissolution equilibrium and studying the occurrence and elimination of the cavity through pressure changes. We can make more reasonable explanations for many theoretical and practical phenomena.

Keywords

Cavity, Embolism, Dissolution Equilibrium, Negative Pressure, Water Potential

Copyright © 2022 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

植物体内的空穴是 Renner 和 Ur-Sprung (1915)首次发现的, 经过一百多年的研究和探索, 已被许多学者利用各种不同的技术和方法进一步证实了木质部空穴的存在[1]。关于空穴形成的机理主要有两种观点: 一是早期以 Tyree 等为代表的学者基于内聚力学说的观点, 认为空穴和栓塞是同一过程的两个阶段, 从空穴转化为栓塞需要几分钟或几个小时的时间; 二是 Zimmermann (1983)提出的“空气充散假说”为基础的观点, 认为空穴和栓塞是同时发生的。尽管“空气充散假说”已被广大学者所接受, 但对空气的来源和途径仍然存在较大的争议[2]。因为空气要通过纹孔膜进入导管内, 必须要有一个很大的压力差, 然而这么高的压力差是否存在仍尚未得到证实。空穴栓塞的恢复一直是一个颇有争议的问题, Sperry 等(1987)提出了空穴栓塞修复的三种机制: 水蒸气的凝结、气体的溶解和气体的排出。Yang 和 Tyree (1992)分析了三种恢复机理认为气泡溶解是空穴化导管水分回填的主要机理。但强调气泡溶解必须有一定的正压, 只有当正压超过了气泡溶解的临界值, 才能使气泡进入溶液中。虽然溶解理论对于栓塞修复的解释仍然处于主导地位, 但溶解理论不能解释负压下的栓塞修复[3]。由于受空气溶解学说影响, 多数权威人士认为, 木质部栓塞只有在水势达到正压或稍负压的情况下才能恢复(Milburn, 1979; Zimmermann, 1983; Tyree & Sperry, 1989)。但近年来的研究表明, 当木质部压力为负值时, 空穴栓塞也能修复(Sperry, 1996), 即使在蒸腾的情况下, 空穴化的导管重新注水也会同步发生(Salleo *et al.*, 1996; Canny, 1997; McCully *et al.*, 1998; Zwieniecki & Holbrook, 1998)。这种相互冲突的现象用现有的理论均无法得到令人满意的解释。总之, 就目前研究的现状而言, 木质部空穴重新充注的机理和理论模型还远远不能很好地解释实验所观察到的现象[4]。因此, 研究探讨负压下空穴栓塞的修复机制对从根本上解决空穴栓塞问题具有重要意义。本文通过研究分析木质部压力变化对空穴发生和恢复的关系, 利用空气溶解平衡原理, 证明了负压下空气逸出和重新溶解的可能性。由于压力是影响空气溶解平衡的主要因素, 而空穴发生与消除的实质又是空气的逸出与溶解, 所以木质部压力比木质部水势对空穴的发生和消除具有更直接的作用。通过确定空穴发生的压力条件和形成空穴的气体来源, 为探讨空穴的消除机理奠定了基础。

2. 空穴的发生及恢复与压力变化的关系

为了观察和研究压力与空穴的关系, 可用以下实验进行演示。用一气密性较好的注射器, 在针嘴上安装一针筒开关, 活塞的表面及针嘴开关连接处涂上适量的凡士林, 以确保不出现气液泄漏的情况。将干净的自来水在常温常压下放置 4 个小时以上备用。首先, 将针筒开关打开, 使针嘴浸入水中, 拉抽动活塞吸入约总容量一半的水; 然后, 将针嘴离开水面并向上竖起, 把针筒内所有的游离气泡排除干净后, 将针筒开关关闭。此时, 针筒内的压力与大气压是相同的(即常压)。继续用力抽动活塞, 针筒内变为负压, 针筒内就会陆续有小气泡逸出, 随着压力的进一步降低, 小气泡出现聚集并膨胀形成较大的气泡。如果将活塞慢慢地恢复到抽动前的位置, 已形成的气泡就会逐渐变小并全部消失, 针筒内的压力又恢复到常压状态(0 Mpa)。如果将活塞抽拉到一定位置保持不动, 然后将针嘴放入水中并把针筒开关打开, 水会通过针嘴进入针筒, 随着水的吸入, 针筒内的压力由负压变为常压, 逸出的气泡也会立即消失。所以, 无论是通过针嘴进水还是将活塞恢复原位, 只要针筒内的压力恢复到常压状态, 空穴即消除而无需达到正压。

在针筒内的压力和大气压相同的情况下, 通过针嘴吸入少量的空气, 使针筒内形成直径 3~5 mm 的气泡, 然后将针筒开关关闭并用力推动活塞使针筒内产生正压, 此时可以看到, 气泡体积只能变小, 但很难全部溶解。

通过以上实验可以发现, 气泡的形成是由常压降为负压的过程中产生的, 然后由负压变为常压后即全部恢复, 气体的来源是溶于水中的气体, 压力降低时逸出, 压力恢复后又重新溶入水中。较大的气泡主要是由少量气体在负压作用下膨胀形成的, 气泡的分子密度要远远低于大气密度。气泡在膨大过程中, 气体含量增加的很少, 主要是密度降低, 分子间距拉大。所以, 这种负压状态下膨胀的气泡称为“空穴”更合适, 因为与常压状态的气泡是有着本质不同的。当压力恢复时, 大气泡首先变小然后又重新溶于水中。由此看出, 随着压力的恢复, 气体是从水里来又重新溶到水里去, 这种变化可以随着压力的降低与升高周而复始, 往复循环。同时, 也完全能够证明负压下逸出的气泡只要压力恢复到当初的水平就会重新溶解于水中, 并不需要有正压的作用。如果是外界气体进入到针筒内, 即使施加一定的正压, 也很难使气泡完全溶解, 只能在针筒内具备一定压力的情况下通过针嘴才能将其排出。

3. 木质部空穴和栓塞的形成过程及恢复机理

木质部内的压力是由根系吸水速率和叶片蒸腾速率决定的, 当根系吸水速率大于叶片蒸腾速率时, 木质部内的水分出现积累, 压力为正值, 水中溶解的气体不会逸出, 而且附着在导管内壁上的一些微小气泡可能还会溶入水中。所以, 木质部压力高于 0 Mpa 的情况下不会有空穴产生。当蒸腾失水速率大于根系吸水速率时, 木质部内的水分出现求大于供, 根系吸收的水分不能满足蒸腾的需求, 水分呈亏缺状态, 木质部压力开始降为负压, 水分亏缺的程度越高, 压力就越低。据实验测定, 压力为-0.04 Mpa 时, 就会有微小气泡逸出, 压力降低到-0.06 Mpa 时聚集的气泡就会膨胀形成较大的空穴。所以, 活体植物木质部内的空穴基本上是在 0 Mpa 至-0.1 Mpa 之间发生的, 当负压逐渐恢复至接近 0 Mpa 时, 空穴即可消除。

木质部内压力的日变化具有明显的周期性。一天中, 在土壤水分供应充足的情况下, 黎明前木质部内的水分最为充足, 导管或管胞内充满液体, 木质部内呈正压或常压状态, 一般不会有空穴发生。上午 9:00, 随着光照的增强, 蒸腾速率开始大于根系吸水速率, 木质部内的水分开始出现供需失衡, 木质部压力开始降为负压。随着压力降低, 空穴逐渐增加, 到中午, 导管空穴化达到最大程度。午后 3:30, 蒸腾逐渐降低, 木质部内水分亏缺得到缓解, 负压开始出现回升, 空穴开始减少, 此过程会一直持续到傍

晚[5]。当木质部亏缺的水分基本得到补充后, 压力恢复到常压状态, 空穴也即基本消除。到次日凌晨又重新开始下一个循环, 只要土壤水分供给正常, 木质部压力经过一个夜晚的恢复达到或接近 0 Mpa 是很正常的, 所以, 这种日变化规律可以周而复始地进行。但是, 当土壤严重干旱缺水时, 即使经过一整个夜晚, 根系吸收的水分也不能补足白天造成的亏缺, 木质部内的负压就无法完全被平衡, 到次日凌晨木质部内仍然会有不能消除的空穴, 这种现象对于高大的木本植物来说, 在干旱炎热的季节是会经常发生的。

植物生长季节的木质部空穴日变化过程可以看出, 木质部空穴的发生和恢复是两个动态的此消彼长的过程, 这两个过程均受叶面蒸腾失水和根系吸水的影响和调控[6], 其实质还是植物体内的水分平衡状态决定压力变化, 压力变化直接影响了空穴的发生和消除。所以, 无论白天还是夜晚, 只要某一时段内根系吸收的水分大于蒸腾散失的水分, 木质部水分得到补充, 空穴就会向减少和消除的方向进行。相反, 如果蒸腾失水大于根系吸水, 木质部水分就会出现亏缺, 空穴的发生就会向着发生和增加的方向进行。

4. 水势和负压与空穴发生消除的关系

早期的研究认为, 蒸腾失水的直接结果是导致木质部水势降低, 当水势降低超过某一阈值时, 连续水柱断裂产生空腔[7]。因此, 大多数实验研究都认为是水势的高低变化决定了空穴的发生与消除, 而压力变化对空穴的影响并没有引起足够的重视。通过空穴的形成过程可以看出, 形成空穴的气核最初是因压力降低打破了溶解平衡点后从木质部液中逸出的气泡, 随着压力进一步降低, 然后聚集、膨大形成大的空穴。因为气泡逸出所需要的负压值要远远小于水柱断裂所需的负压值。所以, 是气泡逸出造成了水柱断裂, 而不是水柱断裂才导致气泡产生。负压下逸出的气泡是已经溶解于木质部液中的气体, 而不是外界空气通过纹孔膜进入木质部。如果将形成空穴的气体定义为外界进入, 那么就必须有足够的正压才能使其溶解或排出, 然而这样高的正压在木质部内几乎是不存在的, 所以这种情况在植物体内是无法重复进行下去的。

水在木质部内是以集流方式运行的, 集流的驱动力是靠压力梯度而与水势高低没有直接的关系。空穴的发生与消除均离不开水分的移动, 所以, 压力始终是影响木质部空穴的最直接因素。水势只能代表水分的移动趋势, 但在木质部内水势并不能直接转化为水分移动的驱动力。压力势虽然是木质部总水势的一部分, 但总水势降低与空穴发生应该是伴随关系而不是因果关系, 即空穴发生时水势也降低, 但并不是水势降低导致出现空穴。空穴的发生与消除其实是气体的溶解与逸出, 气体的溶解与逸出又主要受压力变化的控制而与水势没有直接的关系。所以, 利用木质部压力变化研究空穴的发生机理和消除机制要比利用水势更易于解释空穴的实质。

5. 结论

由以上分析可知, 空气溶解平衡的实质就是负压下产生的空穴在负压范围内即可消除, 而正压范围内存在和发生的气泡必须达到一定的正压才能使其溶解。利用空气溶解平衡原理, 压力降低过程中逸出的气体待压力回升时, 又重新溶于水中, 负压范围内产生的空穴, 在负压范围内就能完全消除, 而不必依靠正压。利用压力变化对空穴发生机制和消除机理的解释, 既符合相关学科基本原理, 又能与实际观察到的现象相符, 对研究解决活体植物木质部空穴栓塞问题开辟了新的途径。

参考文献

- [1] 申卫军, 张硕新, 张存旭. 木本植物木质部栓塞研究进展[J]. 西北林学院学报, 1999, 14(1): 33-41.
- [2] 申卫军. 木本植物木质部空穴和栓塞化研究(综述) [J]. 热带亚热带植物学报, 1999, 7(3): 257-266.

- [3] 李星月, 范秀华, 沈繁宜. 木质部空穴化与栓塞修复的过程和机理[J]. 山东农业科学, 2011(5): 46-49+54.
- [4] 吴楚, 王政权. 植物管状细胞栓塞后的重新充注研究进展[J]. 植物学通报, 2002, 19(5): 575-583.
- [5] 李卫民, 张佳宝. 植物木质部导管栓塞[J]. 植物生理学通讯, 2008, 44(3): 581-584.
- [6] 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.
- [7] 沈繁宜, 高荣孚, 程艳霞, 张文杰. 水分在木质部输导中空化作用和栓塞修复的热力学探讨[J]. 北京林业大学学报, 1996, 18(4): 9-15.