

试论植物根系中水分运动的动力学*

邵 明 安

(中国科学院
水利部西北水土保持研究所)

摘 要

根系中的水分运动是土壤—植物—大气连续体 (SPAC) 中水分运动的一个重要环节。根系的水分动力学性质随植物种而变, 同一根随部位而变, 并对环境因素敏感。根系除对通过它的水流呈现相当大的阻力外, 还兼有水容特性。根系的水流阻力和水容均随植物的生长发育而变, 木质部水流阻力随时间的变化表明: 木质部中可能存在活的内含物。木质部的水流所遇到的阻力通常比径向流的小很多。然而, 还没有充分的证据表明是否在水分胁迫的情况下木质部导管中气泡的形成会大大地增加其阻力。在三条径向流的可能通道中还不能确定那一条是主要的。

关键词: 根系水分动力学 径向流 轴向流 水流阻力 水容

ON THE DYNAMICS OF WATER MOVEMENT THROUGH ROOT SYSTEM

Shao Ming'an

Abstract

Water movement through root system is a very important component of that in Soil-Plant-Atmosphere Continuum (SPAC). The water dynamic properties (absorptivity, permeability and conductivity) of roots vary between species, and between different parts of the same roots (depending on age). They are sensitive to environmental factors. The root system provides not only a considerable resistance to water flow through it, but also a hydraulic capacitance. The hydraulic resistance and capacitance in roots vary with the growth and development of the plant. The change of xylem resistance to water flow with time indicates that there are some living contents in root xylem. Usually the xylem flow presents much less resistance than the radial flow in roots. However, there is no adequate evidence on whether the resistance may be greatly increased by bubble formation in vessels under water stress. It is uncertain which is the main pathway of radial flow in the three possible pathways.

key words: water dynamics in root system radial flow axial flow
hydraulic resistance hydraulic capacitance

* 本研究在中国科学院南京土壤所土壤圈物质循环开放实验室内完成。

1 序 言

众所周知,植物根系除支撑和固定其地上部分这一机械力学功能之外,从土壤中吸收水分,并将其传输到植物的地上部,也是它的重要功能之一。土壤—植物系统中的水分动力学,除根系吸收土壤水分构成其水分动力学的重要方面外,水分在植物体内的运动自然构成其动力学的另一个重要方面,特别是水分在植物根系内的运动,因水分在茎和叶中的运动相对简单一些。

植物根系,作为整体吸收土壤水分,作者曾做过深入的分析 and 研究^[1],而且在前面的文章中提出了一个简单的适用模式。植物根系中的水分运动包括两个方面,其一是水分由根表面向根木质部的径向流动;其二是水分沿根木质部导管向上运输的轴向流动。本文将对这两个连续过程中水分运行的若干动力学问题进行讨论,特别是动力学性质。

只有当驱动力作用于水分时,水分才可能在根系统中运动。也就是说,必须在根表面和植物地上部分存在水势差。正因为如此,有时即使植物根系周围的土壤是湿润的,其地上部分还可能产生水分亏缺,其亏缺程度取决于蒸腾速率和植物体内的水流阻力,前者决定水分在植物体内的运行速率,后者降低水势差。植物体内的水流阻力一个相当大的分量存在于根系之中。另外,植物体内的水容也影响植物体内水分亏缺的程度,事实上,水容对植物体内的水分与土壤、大气之间的交换有调节作用。

本文将把植物根系的水流阻力、水容、根系水分传导度及透性等作为重要的动力学性质进行探讨。首先,将考察根系吸水性质的变化特征,如品种之间的差别,同一植物,不同深度根系的变动,以及同一深度离根尖不同距离根吸水特征的变化等等。本文还将探讨根系主要阻力存在什么部位。尽管这是一个老问题,但迄今也没有令人置信的确定答案。特别是水分经由共质体和质外体这两条主要水分可能通道所遇到阻力大小的判断。只有当我们对上述问题有了一个清楚的认识之后,才有可靠的依据来认识作为水分吸收器官的根系的所有特性。

根系内的水分运动首先是径向流,即从根表面至根木质部的运动。对大多数作物根系来说,由根表面至木质部的距离通常小于0.001m(如,小麦不足0.0001m),但根组织没有容易的通道让水分通过。本文中提供的实验数据说明,恰在如此之短的距离内,存在着相当大的水流阻力。

对于轴向流,水分主要在木质部导管内运动。由于导管都足够大而其中存在的隔壁很少,所以水流阻力小。需要讨论的是,木质部导管中可能还存在除隔壁之外的内含物。对此,作者根据实测资料将给予试探性的论述。本文还将对径向流的水分通道进行讨论。

2 根系的水分动力学性质分析

根系的水分动力学性质,如传导性、阻力、水容等等,在植物品种之间、同一植物不同根系之间、同一根系不同部位之间以及不同环境条件,均存在差别。作者将尽可能地结合已有的试验资料(其中大部分是作者亲手获得的),充分地揭示这些差异性。

2.1 根系吸水性和透水性的品种差异

尽管根系的吸水性与透水性存在密切关系,严格说来,二者还是有区别的。前者着重强调一定势梯度下,根系能从土壤中吸收水分的多少;后者则强调水分在整个根系中

运行的难易程度。因此,前者主要涉及根系的径向流,后者则包括径向和轴向这两个过程,这便构成吸水性和透水性在内涵和外延上的微小差别。

2.1.1 根系吸水性的品种差异 在相同环境条件下,生长室内根系吸水实验的测定结果揭示了鹰嘴豆和春小麦根系吸水性的差异(表1)。从表1不难看出:无论在那一给定的水势差下,鹰嘴豆根系的吸水速率都比春小麦根系的大一个数量级左右;这种吸水差异性随水势差的增大而增大。

表1 鹰嘴豆和春小麦根系吸水性的差别

水势差(MPa)	0.25	0.31	0.36	0.43	0.50	0.57	0.63	
根系 水流 通量 ($\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$)	鹰嘴豆 $\times 10^{-10}$	3.3	4.5	6.0	9.0	12.0	15.0	17.4
	春小麦 $\times 10^{-11}$	4.9	5.6	6.2	6.9	7.6	8.2	8.7

另外,这两种植物的非线性流特性也存在差异。两者均存在一个最小驱动水势差,对鹰嘴豆,这个势差为0.2MPa,春小麦则为0.1MPa。春小麦根系的非线性流主要发生在当水势差较小时(本研究中约为0.4MPa),而鹰嘴豆尽管非线性流也集中在小于0.4MPa的势差段。但两者整体的非线性特征是不相同的。若用抛物线描述的话,春小麦的抛物线其开口向上,而鹰嘴豆的则向右。其详细结果如图1和图2所示。

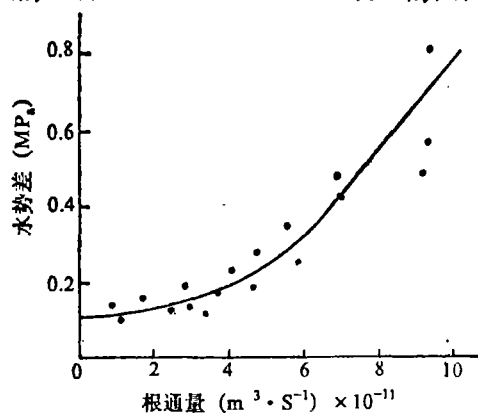


图1 春小麦根系吸水的非线性特性

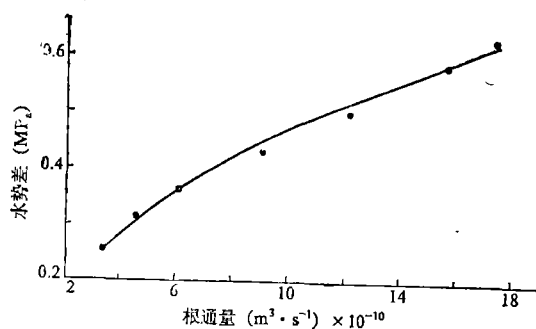


图2 鹰嘴豆根系吸水的非线性特性

2.1.2 根系透水性的品种差异 根系透水性,测定方法可用吸力法,也可用压力法,当然还能用渗透作用测定。此外,还可利用测定根系阻力的方法而间接获取等。以往测定渗性,往往没有与根系分布的测定同步,因而获得的透性是整个根系的,而不同品种的根系分布显然不同,所以品种之间难能进行比较。Newman是首先把透性测定和根系分布测定结合起来的^[2]。Newman测定的五种植物的根系单位面积的透水性,其结果如表2所示。

表2 在同样条件下植物根系单位根表面积的透水性

植物种类	透水性($\text{m} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$) $\times 10^{-9}$	标准差
蚕豆	5.4	0.5
短豆	5.6	0.2
向日葵	7.1	0.6
玉米	22	2.7
西红柿	61	15

从表2可以看出,生长在生长室这样相同标准条件下的五种植物,其单位根表面积的透水性存在着较大的差别。其大小顺序由蚕豆至西红柿依次递增,这种差别可能是由于它们根系的结构以及水分生理特征造成的,但其机理还需要研究。

2.2 根系吸水性随土壤深度的变化

根系在土壤剖面上的分布是极不均匀的,因此,比较同一植物根系,其吸水性在剖面上的差异性,用单位根长的吸水率是合适的。图3是鹰嘴豆根系吸水特征在剖面上的分布。从图中可以看出:当土壤含水量较低时,较上层的根系其吸水性能较强;而当土壤含水量较高时,0.45~0.60m这一深度间隔内的根系,其单位根长的吸水性能最强。而在冬小麦的根系吸水的模拟实验中,我们发现根系在0.25m深处左右其吸水性能最强^[11]。所以,容易得出根系吸水性的剖面分布因植物种类而异的结论。

2.3 根系吸水性随根龄的变化

根系吸水性随根龄而异。也就是说,根系吸水性随离根尖的距离而变。

葫芦根和玉米根的吸水性随根龄变化的情况如图4所示^[3,4]。对葫芦根来说,吸水性在超过离根尖约0.08m后,明显下降。其原因之一是超过0.08m以外的根,其内皮层不断栓化,因此降低了吸水性。

在超过0.12m的距离后,根系的吸水性恒定在一个较低水平上,至少到0.26m。相反,对于玉米根来说,其吸水性首先随离根尖的距离的增大而升高,然后达到一个高吸水区,在0.10~0.14m这个区间内略有下降的趋势,但不明显。超过0.14m之后,可能会有明显的下降,遗憾的是,超出部分没有测定。因此,从图4这有限的试验证据,我们还不能得出根吸水性随根龄而变的一般结论。

2.4 环境因素对根系水分动力学性质的影响

根系的吸水性、透水性、传导性受环境因素的影响,如温度、根系周围介质的水分含

量、氧气浓度以及溶质等。此外还有植物自身生活的节律等均对根系的水分动力学性质产生影响。

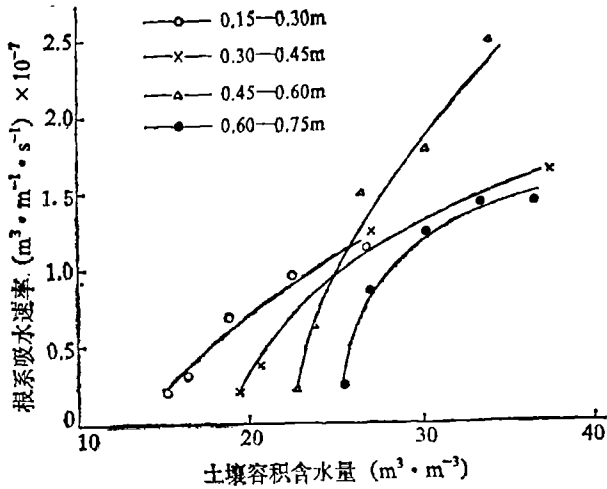
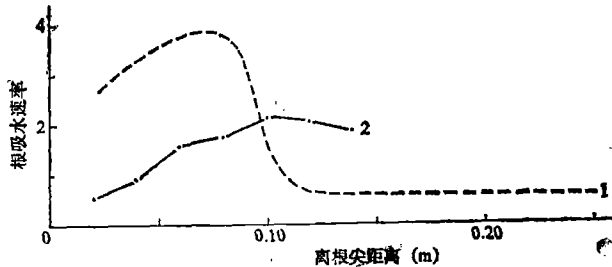


图3 鹰嘴豆根系吸水性随深度的变化



- 1、葫芦根, 单位为 $10^{-7} \text{m}^3 \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$;
- 2、玉米根, 单位为 $10^{-4} \text{m}^3 \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 。

图4 根吸水性随根龄的变化

2.4.1 溶质对根系透水性的影响

土壤中的根系很少不是生长在溶液中的。土壤水分本质上是含多种液质的土壤溶液。根系的透水性受溶液中溶质种类的影响。图5是在盐溶液和水中根系透水性的测定结果^[5]。

从图5可以看出:盐溶液使得蚕豆根的幼嫩部分(离根尖0.05m以内)的根透水性下降,而使得较成熟部分的根透水性升高。因此,盐溶液对蚕豆整个根系统透水性的影响还取决于它的发育阶段,即幼根和成熟根系的比例。

2.4.2 土壤水分对根系透水性的影响

鹰嘴豆根系的透水性受土壤水分的影响如图6所示。

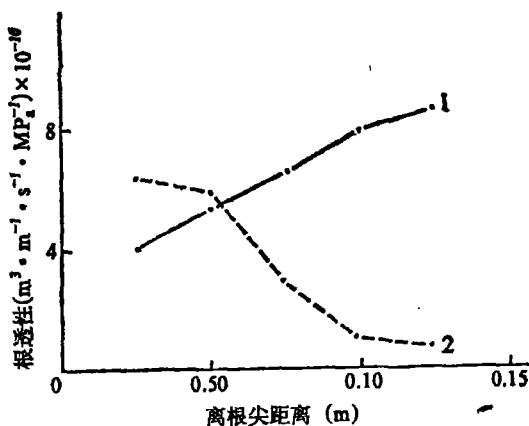
图6中的根系水流量是将根置于压力室内,采用加压出流法而测得的。这两种土壤水分条件分别是:

(1) 尽可能保证在田间持水量左右(即维持土壤基质势在 -0.06MPa);

(2) 维持土壤基质势在 -0.2MPa 左右。测定过程中,首先加的压力为 0.31MPa ,300min时增至 0.52MPa ,360min时增至 0.62MPa

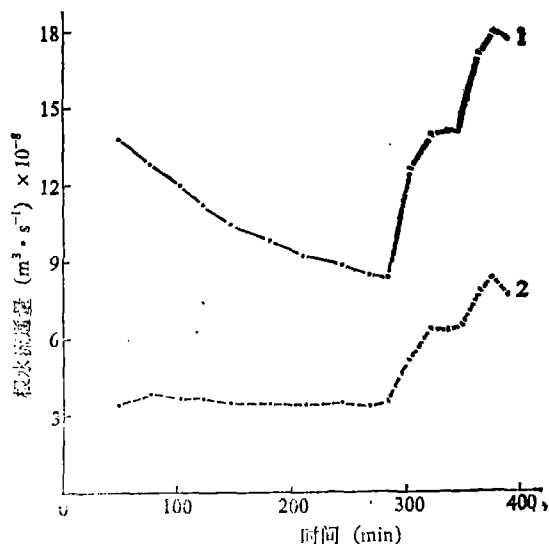
从图6可以看出:土壤水分条件对鹰嘴豆的整个根系的出流过程都有明显的影响。生长在湿润环境里的根系,在每一个压力下的出流量都比生

长在较干环境里的根系的高得多,最高可达5倍左右。另外,二者的出流过程线也有差别,在 0.36MPa 的压力下,湿根(生长在湿润土壤中的根系)的出流量持续下降,而干根(与湿根含义类似)的出流量则保持比较稳定。从这一实验结果不难判断:湿根在这一过程中,其水流阻力是增加的,而这一过程中的水流阻力主要是轴向的传导阻力。由泊谡叶毛细管水流模型,可以判定湿根的出流首先是较大导管排水,然后逐步由较小导管接替;而对于干根,其排水则是由某一组较小半径的导管承担的。由于次生木质部导管比初生木质部导管大得多,所以,生长在湿润环境的根系,其轴向流以次生木质部为主,而当土壤水分较低时,其轴向流则以初生木质部为主。这一点对用泊谡叶公式计算轴向



1、盐溶液中的蚕豆根; 2、水中的蚕豆根

图5 盐溶液对蚕豆根系透水性的影响



1、生长在湿润土壤中的根系; 2、生长在较干土壤中的根系

图6 土壤水分对鹰嘴豆根系透水性的影响

阻力是至关重要的，尽管木质部导管的导水组别（那一半径的导管组）与土壤含水量的关系还需作进一步的研究。作者相信，当我们对此问题有深入了解后，对进一步深化根系中水分运动的动力学理论是十分有益的。

2.4.3 氧气浓度对根系导水性的影响 Everard和Drew用密封法研究了向日葵根系在缺氧条件下的径向导水率^[6]。这一工作对以往根系周围介质中因缺氧而引起CO₂的聚积使得导水性降低这一结论给予了新的补充。他们的结果如表3所示。

表3 缺氧条件下向日葵根系的径向导水率

处 理	处理时间 (h)	施加吸力 (MPa × 10 ⁻³)	测定根数	径向导水率 (ms ⁻¹ MPa ⁻¹ × 10 ⁻⁸)
通 气	0	50	20	2.23 ± 0.20
缺 氧	4 ~ 16	50	2	0.83 ± 0.03
	4 ~ 16	50	2	1.19 ± 0.06
	4 ~ 16	50	3	1.36 ± 0.40
	4 ~ 16	50	2	1.31 ± 0.45
	4 ~ 16	50	4	1.34 ± 0.15
	4 ~ 16	50	3	1.09 ± 0.16
	4 ~ 16	50	4	1.05 ± 0.36
	4 ~ 16	80	3	1.51 ± 0.26
	22 ~ 36	50	3	3.20 ± 0.40
	22 ~ 36	80	2	3.93 ± 0.40
杀死根	0	50	3	48.90 ± 4.04

由表3可以看出，缺氧条件下的根系导水性与处理的时间有关。由于密封处理的时间越长，植物根系周围的氧气不断被消耗而CO₂不断积累，所以氧气浓度就越小。换句话说，根系的导水性受控于氧气浓度。在4 ~ 16h这一缺氧处理时段内，根系的径向导水率约减小一半左右；当缺氧处理进行到22 ~ 36h的时段内，根系的导水率则有明显增加，约比对照增加50%。因此，缺氧降低根系的导水性的结论只在一定范围内成立。也就是说，存在一个氧气浓度的临界值，临界值以上，根导水性下降，临界值以下，根导水性反而上升。这可能是由于过低的氧气浓度和过高的CO₂浓度会损害根系的部分细胞和组织，因杀死根（在开水中煮2 min）的导水率比对照高20倍以上。由于过低氧气浓度使根导水性增加的机制可能是杀死部分细胞，因而，这种导水性的提高对根系的吸水性并不有利。

另外，温度的升高使根系的透水性增加，其增加的原因不仅仅是水的粘滞系数的增加^[7]。

根系的透水性还有自发节律^[8]。如果植物一直生长在24h昼夜相间的正常循环的环境中，于是切掉地上部分，把根系移到一个不变的环境里进行透水性测定，其透性仍能持续几天的日变化，白天的透水性比夜间要高出几个数量级。

总之，根系的水分动力学性质因植物种类而变、因根系在土壤中的深度部位而变、

因距根尖不同距离而变,还受诸多环境因素的影响,并与自身的生物节律相对应。对这些变化,无论是在解剖上还是生理上,我们都不能对此作充分解释。因此,我们对根系内水分运动的动力学认识还缺乏有关的科学依据,其中,最重要的原因之一是我们不能准确知道对水流的主要阻力在根系的什么部位。另一个主要原因就是根系中的水流阻力是如何随时间变化的,也不甚清楚。

当水分通过细胞壁和沿木质部导管运动时,水流阻力主要是由非生命组织提供的。鉴于根系的透水性、导水性以及吸水性均对环境因素很敏感,从这里可以判定,主要阻力不太可能存在于细胞壁和木质部导管这些非生命组织中(导管含有活性内含物时当别论),而是存在于根系的生命组织中——其状况和性质与代谢密切相关,这只能是径向流通道,即水分从根表面到木质部这一通道。下面就对根系中径向流通道和轴向流通道中遇到的水流阻力、水容以及水分传导性进行讨论。

3 根系中的水流阻力和水容

土壤中的水分向根系表面运行、根系吸收,以及由根系向茎、叶的传输等,其运行速率由势梯度和水流阻力决定。而当该流动系统中一部分的水势变化与另一部分的水势变化存在较大差别时,水容对系统中的水流有明显的调节作用。

自 Van den Honert 首次应用电模拟理论来研究土壤—植物系统中的水流阻力以来^[9],人们已用线性模型和非线性模型对系统中的水流特性进行了大量研究^[10, 11],特别是对水流阻力已比较清楚了。但这些模型则主要研究整个系统,其水流阻力主要涉及植物地上部分的阻力和总的阻力。而植物根系内的水流阻力,则大多用泊肃叶模型来计算轴向阻力,对径向流阻力的研究还不够。尤其是根系的阻力(轴向和径向的)如何在植物生长过程中变化,是一个很少有人涉及的领域。

3.1 根系中的水流阻力

根系中分轴向阻力和径向阻力。土壤—植物根系统中阻力的各个分量及其相对重要性作者曾专门讨论过^[12],这里主要讨论根系内阻力的两个分量随植物生长的变化规律。

3.1.1 根径向阻力的时间变化

特征 冬小麦返青至拔节末,根系径向流阻力随时间的变化过程如图 7 所示。可以看出:从播种后第 73 至 95 天这一阶段内,其径向阻力是不断下降的(冬小麦生长在生物气候箱这样恒定的环境里)。从这一实验事实可以判断,整个根系统不断老化,且有部分净余死亡。而在 95 天以后,根径向阻力有所增加,这可能与平均土壤水势

持续降低有关。也就是说,土壤水分作为影响的环境因素在 95 天以后(土壤平均基质势在 -0.12MPa 以下)起了显著作用。这是作者给出的可能解释,也许还有其他机理在起

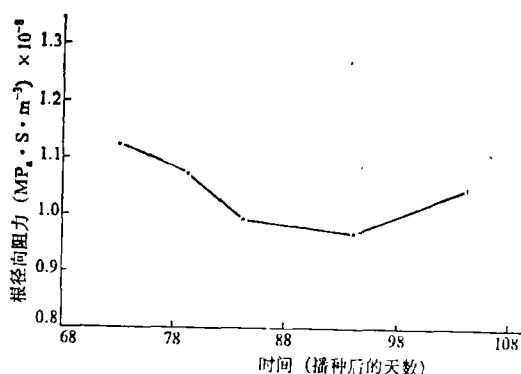


图 7 冬小麦根径向阻力随生长时间的变化

作用,对此,还需作进一步的探究。

3.1.2 根轴向阻力的时间变化特征 冬小麦根轴向阻力的变化过程线如图8所示。很明显：冬小麦生长在生物气候箱这样恒定的环境条件下,其根系的轴向阻力,亦即根内木质部的传导阻力,在测试阶段内是持续下降的。从这一试验事实,我们似乎可以做这样的推测：基于根系已经发育成熟和土壤中的水分不断减少的事实,阻力持续下降应归结导管内活的内含物在不断减少。所以,根木质部导管内存在活的内含物或者隔壁是可能的,至少对冬小麦的根系是这样。

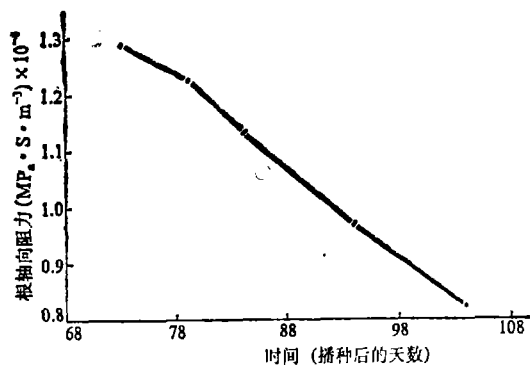


图 8 冬小麦根轴向阻力随时间的变化

3.2 根系中的水容

除根系的水流阻力可以反映其水分动力学性质的重要方面之外,根内的水容对其水分运动还有着调节作用。简单说来,根系从土壤中的吸收的水分通常是不等于向茎传输的水分,尤其是当土壤水势、根水势、叶水势的变化不同步时,这就是根系的水容特性。与电容类似,根系常处于充水和放水的状态。

3.2.1 植物体内水容存在的事实 Bariac等人用同位素示踪研究了苜蓿根系吸水 和蒸腾的日变化过程^[13],其实测结果如表 4 所示。

表 4 苜蓿根系吸水、实际蒸腾、体内水分储存日变化

时 段 (h)	根系吸水 (10 ⁻³ m)	实际蒸腾 (10 ⁻³ m)	植物体内水分储存 (10 ⁻³ m)
0500~0600	0.06	0.05	+0.01
0600~0700	0.24	0.24	+0.00
0700~0845	0.86	0.84	+0.02
0845~0915	0.29	0.32	-0.03
0915~1030	0.82	0.91	-0.09
1030~1145	0.90	0.99	+0.09
1145~1300	1.03	1.09	-0.06
1300~1345	0.67	0.89	-0.22
1345~1430	0.52	0.58	-0.06
1430~1530	0.73	0.63	+0.10
合 计	6.30	6.54	-0.24

从表 4 可以看出：在一日内,根系吸水几乎时时与蒸腾有一定偏差,至少在0500~1530这一时段内是这样的。其详细变化规律可概括为：在0500~0845时段内,根系吸水略大于蒸腾,处于基本平衡阶段；0845~1430时段内,蒸腾大于根系吸水,植物体处于

放水阶段; 1430—1530, 吸水大于蒸腾, 即植物体处于充水阶段。在10.5h的时段内, 植物体净放水 0.24×10^{-3} m水。由此, 植物体内确存在水容——充放水特性是可以肯定的。

3.2.2 根系水容的时间变化特征 春小麦根水容随时间的变化过程如图9所示。由图9可见, 对生长在生长室这样恒定环境条件下的春小麦根系, 其水容在播种后40天以前是增加的, 然后持续下降。作者可能的解释是: 在春小麦生长的早期, 由于根系不断增加, 特别是新根的增加, 其水容的增加主要可能是由于根系容水体积的增加; 而当春小麦根系基本形成之后, 即播种40天之后, 由于根系的部分老化甚至死亡, 所以其容水能力

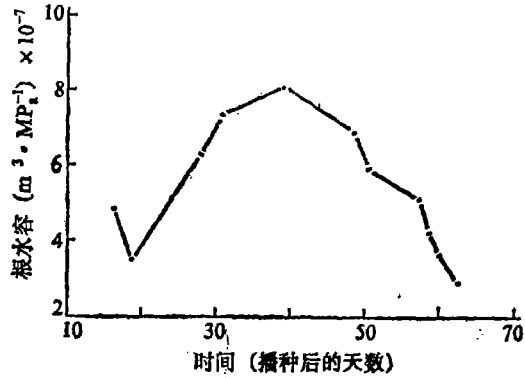


图9 春小麦根水容随时间的变化

(而不是透水性) 就随之降低, 主要是具有充放水能力的根容水容积的减少。如果能够考察活根的分布、长度等几何特性, 并与水容的研究同步进行, 这将对领域的一个重要补充。

此外, 还有研究表明: 植物体内的容抗随测定电源的频率变化^[14]。这更进一步说明植物体内的水容是相当复杂的。

4 根系的水分传导度

根系的水分传导度分为轴向和径向两个分量。根的轴向水分传导度可用泊萧叶公式来计算, 而根的总水分传导度可以通过测定已知水势梯度下的通量密度, 经过适当的计算求得。所以, 径向传导度可由总的传导度和轴向传导度求得 (其连结关系相当于电学中的并联)。

4.1 根轴向水分传导度

冬小麦根的轴向传导度及其随时间的变化如图10所示。冬小麦根的轴向传导度在播种后73至103天之间是持续增加的。其机理显然与轴向阻力的持续减少是类似的。存在的问题是, 用泊萧叶模式计算的水分传导度可能比实际值要偏大一些。因为实测的轴向阻力比用泊萧叶公式计算的要大些, 用降水头法测定的鹰嘴豆的轴向阻力与泊萧叶公式的计算值的比较结果如图11所

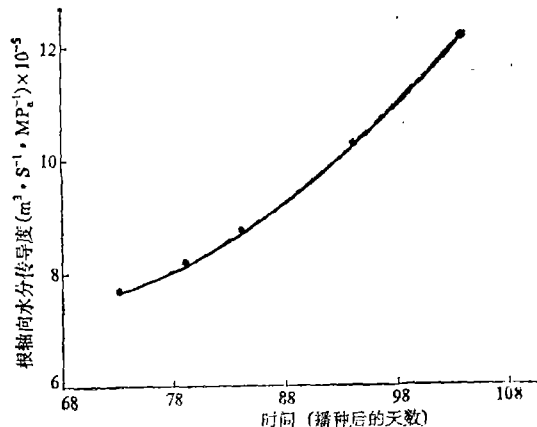


图10 冬小麦根轴向水分传导度随时间的变化

示。实测值比计算值要大约一个数量级。因此，计算的根传导度比实际值可能也要大一个量级。

4.2 根径向水分传导度

生长在生物气候箱里的冬小麦，根系的径向水分传导度及其随时间的变化过程如图12所示。

由图12可以看出，根系的径向水分传导度在试验的过程中都保持比较稳定的值，这与根的轴向传导度不同。由于在实验过程中，土壤水分是持续减少的，因此，根径向水分传导度不大会受土壤水分的影响。所以，可以认为根系的径向水分传导度能够反映根系本身的动力学性质。

根系的轴向水分传导度比其径向传导度要高出4个量级左右。也就是说，在一定势梯度下，水分在根系运动时，其绝大部分水势降落发生在根系的径向通道，即从根表面到木质部。至于在径向流通道中，主要阻力在什么部位，以及水分沿那一途径通过这一通道。则是下面要论及的问题。

5 径向流中的水流通道

根系中轴向流的通道可以明确地肯定是沿质外体（木质部）通道。而对径向流，则需要根据不同通道水分所遇到阻力的大小进行判断。通常认为可能的水分通道有三条：

（1）液泡通道；（2）自由空间／内皮层通道；（3）共质体通道。其示意图于图13。

5.1 三条可能通道中的水流阻力

我们都知道，水分由根表面运行到木质部，必须穿过表皮、皮层、内皮层和中柱鞘。为了抵达最内的木质部导管，水分还必须穿过中柱薄壁细胞。现在的问题在于三条可能通道中主要的水流阻力在什么地方，在这里予以定性分析。

通道（1）是液泡通道。首先，水分必须经原生质膜和液泡膜而进入表皮细胞的液泡；接着进入相邻皮层细胞的液泡之中，其中涉及穿过二层以上的膜，最后，由液泡到液泡至中柱鞘或中柱薄壁组织而抵达木质部导管。显然，在这一通道中，所有细胞膜提供主要阻力。

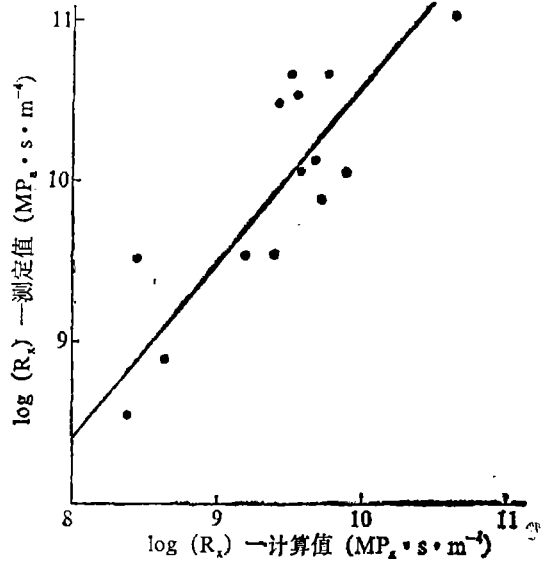


图11 鹰嘴豆根轴向阻力 (R_x) 计算值与测定值的比较

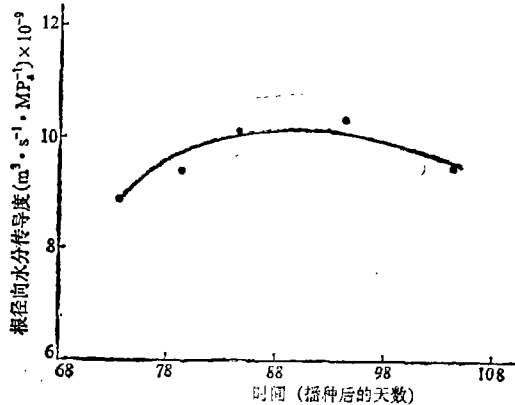
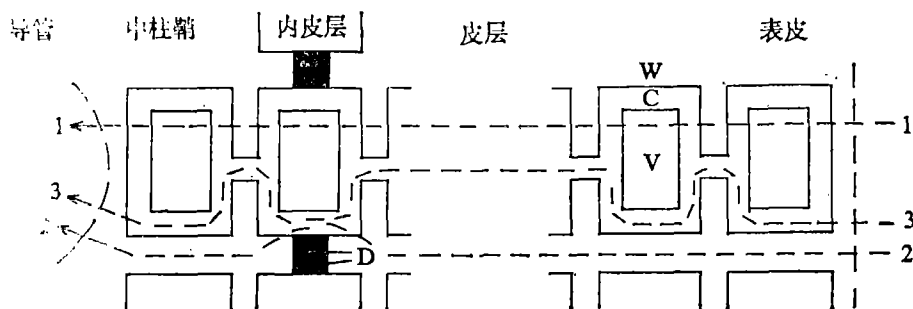


图12 冬小麦根径向水分传导度随时间的变化



植物根系内水分径向流的三条可能运行通道

W, 细胞壁; C, 细胞膜; V, 液泡; D, 凯氏带。

图13 根内径向流的可能运行通道

通道(2)是自由空间/内皮层通道。在表皮和皮层,水分沿细胞壁(自由空间)运行,由于内皮层中凯氏带的存在,在那里,水分必须穿过原生质膜进入原生质,由内皮层细胞的内表面又流出来,进而沿细胞壁运行抵达导管。所以,在这一通道中,内皮层细胞的原生质膜提供主要阻力。

通道(3)是共质体通道。首先,水分进入表皮或皮层细胞的原生质,然后由胞间联丝从一个细胞运行到另一个细胞,最后水分在内皮层的某处离开共质体而运行到木质部导管。在这一通道中,主要阻力存在处要分两种情况讨论。第一,若细胞壁和共质体的水流阻力都很低的话,那么,水分进入或离开共质体所穿过的膜将呈现主要阻力。第二,若细胞壁的水流阻力较高,则水分多在表皮进入共质体而在木质部导管处离开共质体,主要阻力仍存在膜中,或可能存在共质体本身,也可能存在于胞间联丝。

由上面的分析可以看出:要判明水分径向流中三条可能通道那一条是主要的,关键在于比较细胞壁、细胞膜、共质体以及胞间联丝对水流阻力的相对大小,这一点也可以通过比较它们透水性的相对大小来判明。

5.2 透水性分析

由于水分运行所取通道,遵循最小阻力原则。在上述三条可能通道中,那条通道的水流阻力最小,以往有人对这个问题进行了探讨^[15],但是结论因人而异。其主要原因是在阻力计算中,细胞壁、细胞膜、胞间联丝的透水性取值的不确定性。表5归纳了文献中报道过的透性值。

由表5可以看出,胞间联丝的透性存在很大的不确定性。主要原因是胞间联丝的结构不确定。因为胞间联丝可能全部堵塞以致根本没有水流,此时透性为零。另外,也可能胞间联丝是空管,这时由泊肃叶毛管流模型计算其透性。胞间联丝透性值的 $16\ 000$,是假定每平方微米(10^{-12}m^2)细胞壁上有 0.5 个胞间联丝^[22],每一胞间联丝为 $0.3 \times 10^{-6}\text{m}$ 长,半径为 $1.5 \times 10^{-8}\text{m}$,粘滞系数为 $2 \times 10^{-3}\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$,用泊肃叶公式计算而来的^[23]。这代表了胞间联丝透性的最大值。估计胞间联丝至少部分堵塞。

由表5可以得到各透性可能变动的范围为:膜:维管束植物为 $2\text{—}200 \times 10^{-9}\text{m}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$,藻类为 $20\text{—}3\ 000 \times 10^{-9}\text{m}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$;壁为 $50\text{—}500 \times 10^{-12}\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$,

表5 细胞膜、细胞壁、胞间联丝的透性

细胞膜 (原生质膜 + 细胞质 + 液泡膜) 透性 ($\text{m} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \times 10^{-9}$)		
维管束植物	藻 类	来 源
2—180	180—3 000	Bennet—Clark (1959) [15]
5—200	1 000—2 000	Slafyer (1967) [16]
—	18—3 000	House (1974) [17]
细胞壁材料的透性 ($\text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \times 10^{-12}$)		
材 料	透 性	来 源
海藻细胞壁	50	Kamiya (1962) [18]
	140	Tyree (1969) [19]
人造纤维膜	280	Russell和Woolley (1961) [20]
松树木质部	560	Briggs (1967) [21]
胞间联丝的透性 ($\text{m} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \times 10^{-9}$)		
	0~16 000	

胞间联丝为 $0.16\ 000 \times 10^{-9} \text{m} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ 。因此, 由于膜、壁和联丝的透性存在如此之宽的取值范围, 可以通过适当的选择其透性值, 使得图13中的任一通道都可能为最低的水流通道。尽管Newman在水分通道中尽可能排除了自由空间/内皮层通道, 得出共质体通道最为可能的结论^[23], 其理由还是不充分的。这是因为, 第一, 迄今为止, 关于透性的实测资料太少, 论据不充分; 第二, 他结论的前提是细间联丝的透性必须不低于 $1.9 \times 10^{-9} \text{m} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$, 在没了解胞间联丝的结构 (主要是堵塞程度) 之前, 这个前提没有依据。作者认为, 水流通道的确定, 还有大量的工作要做。

6 结 论

本文在大量实验数据的基础上, 对植物根系中水分运行的动力学进行了探讨, 其主要结论如下:

1. 植物根系的水分动力学性质 (吸水性、透水性、导水性等) 因植物种类和品种而异; 同一植物根系的水分动力学性质与其深度有关; 同一深度的根系取决于根龄。

2. 根系的水分动力学性质严重受外环因素的影响, 其影响过程是复杂的。其中某些因素, 如氧气浓度、土壤水分等, 其影响均存在一定的临界值。因此, 以往环境因素单向性影响的结论需要重新考虑。

3. 植物根系中水流阻力和水容的计算表明: 植物根系有充放水特性; 根系木质部中至少存在部分活的内含物。

4. 植物根系的轴向水分传导度比径向水分传导度高四个量级左右; 根系中的径向流通道是水分主要阻力所在。

5. 由于实测资料所限, 本文仍不能回答径向流中的水分运行通道。如果能够确切地回答这一问题, 无疑将是根系水分动力学的一个重大进展。

参 考 文 献

- [1] 邵明安等, 植物根系吸收土壤水分的数学模型, 《土壤学报》1987, 第24卷4期, 295~305页。
- [2] Newman, E. I. 1973. Permeability to water of the roots of five herbaceous species. *New Phytol.* 72, 547~555.
- [3] Graham, J., Clarkson, D. T. & Sanderson, J. 1974. Physiology of root function. A. R. C. Letcombe Laboratory Annual Report for 1973, 580~592.
- [4] Hayward, H. E., Blair, W. M. & Skaling, P. E. 1942. Device for measuring entry of water into roots. *Bot. Gaz.* 104, 152~160.
- [5] Brouwer, R. 1953. Water absorption by the roots of *vicia faba* at various transpiration strength. I. Analysis of the uptake and the factors determining it. *Proc. Kon. Ned. Akad.-Wet.* C56, 106~115.
- [6] Eveard, J. D., and Drew, M. C. 1989. Mechanisms controlling changes in water movement through the roots of *Helianthus annuus* L. during continuous exposure to oxygen deficiency. *J. Exp. Bot.* 40, 95~104.
- [7] Kuiper, P. J. C. 1964. Water transport across root cell membranes, effect of alkenylsuccinic acids. *Science, N. Y.* 143, 690~691.
- [8] Parsons, L. R. & Kramer, P. J. 1974. Diurnal cycling in root resistance to water movement. *Physiologia Pl.* 30, 19~23.
- [9] van den Honert, T. H. 1984. Water transport in plants as a catenary process. *Discussion of the Faraday Soc.* 3, 146~153.
- [10] Neumann, H. H., Thortell, G. W. & Stevensen, K. R. 1974. In situ measurements of leaf water potential and resistance to water flow. *Can. J. Plant Sci.* 54, 175~184.
- [11] Passioura, J. B. & Munns, R. 1984. Hydraulic resistance of plants. 2. Effects of rooting medium, and time of day, in barley and lupin. *Aust. J. Plant Physiology* 11, 341~350.
- [12] 邵明安等, 1986, 土壤—植物—大气连续体中的水流阻力及相对重要性, 《水利学报》, 1986年第9期, 8~14页。
- [13] Bariac, T., Rambal, S., Jusserand, C. & Berger, A. 1989. Evaluating water fluxes of field-grown alfalfa from diurnal observations of natural isotope concentrations, energy budget and ecophysiological parameters. *Agric. For. Meteorol.* 48, 263~283.
- [14] Zhang, M. I. N., Stout, D. G. & Willison, J. H. M. 1990. Electrical impedance analysis in plant tissues, symplasmic resistance and membrane capacitance in the Hayden model. *J. Exp. Bot.* 41, 371~380.
- [15] Bennet-Clark, T. A. 1959. Water relations of cells. in *Plant Physiology* (ed. F. C. Steward), vol. 2, pp. 105~191. London, Academic Press.
- [16] Slatyer, R. O. 1967. *Plant-Water Relationships*. London, Academic Press.
- [17] House, C. R. 1974. *Water Transport in Cells and Tissues*. London, Arnold.
- [18] Kamiya, N., Tazawa, M. & Takata, T. 1962. Water permeability of the cell wall in *Nitella*. *Plant Cell Physiol.* 3, 285~292.

- [19] Tyree, M. T. 1969. The thermodynamics of short-distance translocation in plants. *J. Exp. Bot.* 20, 341~349.
- [20] Russell, M. B. & Woolley, J. T. 1961. Transport processes in the soil-plant system. in *Growth in Living Systems* (ed. M. X. Zarrow), pp. 695~721. New York, Basic Books.
- [21] Briggs, G. E. 1967. *Movement of Water in Plants*. Oxford, Blackwell.
- [22] Clarkson, D. T. 1974. *Ion Transport and Cell Structure in Plants*. London, McGraw Hill.
- [23] Newman, E. I. 1976. Water movement through root systems, *Phil. Trans R. Soc. Lond. B.* 273, 463~478.