

木本植物 响应环境胁迫的 重要特征和机制

王 斐 张继权 著



科学出版社

木本植物响应环境胁迫的重要 特征和机制

王 斐 张继权 著

科 学 出 版 社

北 京

内 容 简 介

本书依据植物水分和能量代谢平衡原理,通过切脉、树干打孔、伐桩观测以及渗透胁迫试验等手段,用气象数据分析、热红外成像检测和数字图像解析等生态信息学新方法和新技术,结合水分状态、光合作用、蒸腾强度、气孔导度和花色素苷含量等生理观测和分析,从组织结构层面深入研究了木本植物对环境胁迫的重要响应特征和机理。研究发现,叶色变化、叶焦枯或脱落和冠形变化甚至整株枯萎往往伴随着水分和能量的失衡,且与其气孔、叶脉和输水系统的结构功能相统一。在一定程度上继承和发展了植物蒸腾叶面积缩减的理论,合理地解释了一些自然现象。

本书适合用作大专院校相关专业的教师、学生和研究人员以及生产单位的参考用书。

图书在版编目(CIP)数据

木本植物响应环境胁迫的重要特征和机制/王斐,张继权著. —北京:科学出版社, 2017.9

ISBN 978-7-03-054336-3

I. ①木… II. ①王…②张… III. ①环境影响-木本植物-研究 IV. ①Q949.4

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2017)第 215817 号

责任编辑:霍志国/责任校对:韩 杨

责任印制:张 伟/封面设计:东方人华

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京教图印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2017年9月第 一 版 开本:720×1000 B5

2017年9月第一次印刷 印张:21 1/4 插页:3

字数:420 000

定价:98.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

前 言

本书是著者博士论文研究的继续、充实和完善。著者就读于日本鸟取大学研究生院时主要研究方向为树木生态生理学、灾害气象学和数字图像与光谱分析以及灾害评估等。在入学的当年，刚好遇上比较独特的台风 0613 号登陆日本，并袭击了著者所在的日本山口市。该台风的突出特点是强风少雨，台风过后许多街路树发生严重的气象灾害和生理病害，如银杏(*Ginkgo biloba* L.)、三角枫(*Acer buergerianum* Miq.)、日本青冈栎(*Quercus glauca* Thunb.)等的叶尖叶缘的焦枯，红叶石楠的绿叶翻红，尤其引人注意的是银杏、水杉(*Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng)和北美枫香(*Liquidambar styraciflua* L.)等树种的偏冠变色和枯萎。面对从未见过的半红半绿的银杏和水杉树冠，起初以为是一种非常特殊的外国树种。2007 年夏季，干旱症状又发生在四照花(*Cornus kousa* Bunge.)、北美枫香、竹等叶子上，著者在好奇之余对此现象产生了浓厚的兴趣，并作为博士论文的主题开展研究。

此类现象属于灾害气象学的范畴，且又涉及植物生理、生态、解剖、病理、地理、土壤、气象、海洋等众多学科的相关研究内容。历史上大量的相关研究可以追溯到 19 世纪中叶到 20 世纪 50~60 年代。在长期持续的研究中产生了各种理论和学说，其中有“风害说”、“盐害说”、“干旱胁迫说”、“生理病害说”、“日灼伤害”、“高温胁迫”等学说，发生了持续的辩驳和争论。起初，以生理脱水为核心的“风害说”和“干旱胁迫说”占据上风，而后随着实证研究的深入，“盐害说”逐渐获得更多的支持。到了 20 世纪 70 年代以后，类似的争论才逐渐地平息下来。相关论文渐趋减少，应用现代检索工具难以检索到相关研究，甚至包括经典的研究结果。20 世纪 80 年代以来，相似的症状研究更多地集中在由细菌性叶枯菌(*Xylella fastidiosa*)诱发的叶焦病以及松材线虫病等方面。

著者正是在不断的摸索过程中，应用数字图像分析法、热红外图像解析法、地统计分析法、气象数据的关联分析法，结合现代生理生化观测方法对此进行了持续研究。从方法学上开展竹叶的 RGB 数字图像观测，并提出相对稳定的 G/L 比值的叶色解析法；应用 RGB 图像解析银杏树冠和叶片受害的特征并加以评估。在此基础上，对台风中受害的银杏树进行活力状态的细致研究；应用热红外图像解析法进行树木枝叶温度、树木叶焦枯和枝条回枯以及冬季冻害症状的早期检测等。台风和夏季干旱属极端气象事件，相关的气象数据解析则成为研究的重要手

段之一。结合地统计分析法，解析了一些树木对 2006~2007 年期间的极端气象事件的响应；并将一系列相似的特征归结为 20 世纪初由 Warming 提出来的“蒸腾表面积缩减”的一种特殊类型，属于叶片在水分和能量失衡状态下的一种内在响应。

回国后，著者获得国家自然科学基金的资助，并进一步开展热红外成像技术的应用研究，包括树木应对极端干热环境的响应方式和机理。期间，应用切断叶片主脉等方法研究了许多树种在水分失衡状态下的能量平衡以及响应特征。结合叶片气孔导度、光合作用、光化学特征、花色素苷、超氧化物歧化酶、苯丙氨酸解氨酶等，尤其是饱和蔗糖渗透试验，对类似症状出现的机理进行了探索。提出了叶片“Λ”、“V”症状的识别法则和途径，为简便而快速地区分气象灾害和一些原生或次生病害症状奠定了基础。与此同时，在松针的色素提取过程中，发现绿色松针在浸提脱水过程中花色素形成的过程，为后期分析松树枯萎的机制创造了条件。

不同的树种由于遗传基础的差异响应环境胁迫的方式不尽相同，一些树种常通过改变叶色减少辐射能量的接收；另一些树种通过落叶、焦枯等缩小现有的 SPAC 空间范围；还有些树种在持续的抵抗和忍耐中枯萎。无论如何，这些均是内部水分和能量失衡的结果。在树木生长发育的过程中总有一个建立稳定的 SPAC 体系过程的“窗口期”，这个时期尚未真正形成稳定的 SPAC 自营体系，对环境较为敏感，易于遭受极端环境胁迫，也易于对环境胁迫做出激烈的响应。

以往研究中产生的“盐害说”、“木质部寄生菌理论”等尽管能够说明一些问题，也得到相当数量的实证研究的支持，但是面对众多的宏观气象大数据，总有一些不一致和矛盾。尤其是近 30 年来气候变化问题凸显，众多木本植物在持续、反复、串接的环境胁迫下，对极端环境的响应事件在特定的时间和空间范围内频繁发生，以致现在较为流行的观念、理论、认识和方法面临着严峻的挑战。

本书大多依据著者的试验数据撰写而成，鉴于时间紧迫，使用的方法独特，得出的结论也比较特殊，还需要实践的检验。另外，新颖的观念和独特的认知方式正是本书的意义和价值所在，本书或许会得到读者的认可，也可能会遇到读者的质疑，但著者还是如实地、真诚地、毫无保留地将研究呈献给大家，愿它能为当代科学技术添砖加瓦，为生命科学增加新鲜血液。我坚信只要努力，一分付出就会有一分收获，科学的果实也是在一点一滴中成长的，不管是大还是小，不管是酸甜还是苦辣。

值得提出的是，尽管本书限定为木本植物的相关研究，但为了验证一些适应机制的普遍性，本书研究也涉及一些草本或藤本植物等。相关内容在植物范围的广泛适用性问题尚待进一步的研究完善，敬请读者关注。

作 者

2017 年 6 月

常用缩略语

土壤-植物-大气连续体 (soil-plant-atmosphere continuum) SPAC

叶柄拉力 SSV

含水率 WC

窗口期 Gap

二氧化碳 CO₂

标准化植被指数 NDVI

吸光度 OD

干燥度 AD

湿润度 HD

受害部位内角 IAIA

温差指数 TD

细菌性叶枯菌 Xf

葡萄皮尔斯病 PD

红绿蓝色彩图像 RGB

绿色色值/亮度值 G/L

绿色色值/红色色值 G/R

叶绿素相对含量值 SPAD 值

大分子聚乙二醇 PEG6000

目 录

前言

常用缩略语

第 1 章 叶色的变红	1
1.1 问题的提出和研究背景	1
1.2 植物的红叶现象	3
1.2.1 北美枫香叶片的续红和早红	3
1.2.2 常绿阔叶树山茶的叶续红	9
1.2.3 鳞叶树种侧柏的叶续红	11
1.2.4 其他植物叶色变化	13
1.3 红叶与环境变化的关系及其事例	15
1.3.1 相关的研究报告	15
1.3.2 环境条件与北美枫香的叶色变红	17
1.3.3 黄栌叶色变红与环境的关系	21
1.3.4 爬山虎的叶色变红与环境的关系	22
1.3.5 环境变化与其他树种的红叶	24
1.4 叶色依叶序而变化的现象	25
1.4.1 初生幼叶按叶序的叶色变化	25
1.4.2 成熟叶片按叶序的脱落和变色	28
1.5 叶片结构性变色	32
1.5.1 幼叶萌生过程中的变红现象	32
1.5.2 一些叶状体的变红现象	34
1.5.3 叶尖、叶缘和脉间的变红现象	36
1.5.4 叶脉特征与成熟功能叶片的早红现象	39
1.5.5 叶色变化的分类学共性特征	42
1.6 叶色变化的机理分析	55
1.6.1 幼叶的“窗口期”和叶色变红	55
1.6.2 老龄叶片脱落时的“窗口”期和叶色变红	58
1.6.3 过渡性局部组织的变色	60
1.6.4 叶变色与叶温的关联性	61

1.6.5	叶变色与水分失衡	64
1.6.6	变色的响应机理及其实际应用潜力	67
	参考文献	69
第 2 章	树木蒸腾表面积缩减	72
	引言	72
2.1	脱水和盐害的问题	72
2.1.1	以往研究及问题	72
2.1.2	叶尖叶缘枯萎的盐害试验及证据	78
2.1.3	叶尖叶缘枯萎的渗透胁迫试验及证据	80
2.1.4	水分代谢失衡诱发叶尖叶缘枯萎的事件	83
2.1.5	角质蒸腾与叶片的脱水和枯萎	86
2.2	脱水与蒸腾表面的缩减	87
2.2.1	从水分胁迫到蒸腾表面的缩减	87
2.2.2	从切脉试验中获得的叶片可塑性信息特征	91
2.2.3	极端干热和冷冻环境中水链的拉断	94
2.2.4	局部木质部脆弱性的深层解析	99
2.2.5	SPAC 空间异质性及其论据	101
2.2.6	内聚力、补偿压与蒸腾表面缩减	104
2.3	各类蒸腾叶面积缩减	109
2.3.1	小叶和畸形	109
2.3.2	脱落和枯萎	112
2.3.3	落花落果	119
2.3.4	常绿树种的局部叶焦枯和脱落	120
2.3.5	其他类型的蒸腾表面缩减	122
2.4	蒸腾表面积缩减的机理分析	124
2.4.1	基于叶脉的叶形发育	124
2.4.2	形态末端的枯萎	128
2.4.3	按叶序的叶片变黄、脱落和枯萎	129
2.4.4	蒸腾叶表面缩减的内在机制	132
2.4.5	缩减蒸腾表面的方式	133
	参考文献	135
第 3 章	极端气象事件与松树枯萎	140
	引言	140
3.1	松树枯萎病的研究和问题	142
3.2	强台风和夏季干旱诱发的松树枯萎	146

3.2.1	夏季干旱等诱发的松树枯萎	146
3.2.2	强台风袭击后松树的枯萎	154
3.2.3	松树枯萎与台风和夏季干旱链接的极端事件	158
3.3	松树枯萎的比较气象学分析	162
3.3.1	松属树种的分布和松树枯萎病发生的格局	162
3.3.2	东亚、中北欧和美国气候的差异及比较	164
3.3.3	台风/飓风灾害频发地域的比较	174
3.3.4	松树枯萎病与不同地理环境的关联分析	179
3.4	松脂产量、松树枯萎和农作物受灾	187
3.5	松树枯萎和水分、能量代谢平衡	193
3.5.1	松针对极端干热环境的响应	193
3.5.2	松树枝干对极端环境的响应	198
3.5.3	松树枝叶的水分内聚运动	203
	参考文献	205
第 4 章	木本植物与环境交互作用的复杂性和多样性	211
	引言	211
4.1	木本植物系统结构性的综合缺绿症	211
4.2	环境胁迫的多样性和变化	222
4.2.1	植物对泥碳沼泽环境的响应	222
4.2.2	营养元素的限制性	223
4.2.3	树木对大气污染的响应	225
4.2.4	树木对污水的响应	227
4.2.5	树木对酸雨的响应	228
4.3	树木抗性和敏感性的动态变化	229
4.3.1	植物或树木的敏感状态	230
4.3.2	衰老叶片的脆弱性	231
4.4	次生性的病害	236
4.4.1	叶片衰老	237
4.4.2	叶片的衰老过程和次生病害	239
4.4.3	“Λ”和“V”型叶片局部枯萎症状的区分及判别	240
4.4.4	次生病害与气象灾害的关系	244
4.4.5	次生病害的事例	246
4.5	松树枯萎与柯赫法则的有条件适用性	253
4.5.1	松材线虫检测与松树枯萎之间不一致	253
4.5.2	松树枯萎事件的偶然性和必然性	254

4.5.3 柯赫法则的有条件适用性256

4.5.4 病理学的柯赫法则与生态学的限定性因素原理、多因素综合
原理的关系258

参考文献259

第5章 树木对气候变化和极端环境的响应264

引言264

5.1 气候变化与林木极端气象灾害事件265

5.1.1 气候变化与极端气象事件265

5.1.2 气候变化对农林作物和植被的影响266

5.1.3 气候变化与林木气象灾害268

5.2 气候波动变化中的盛衰平衡275

5.2.1 台风等扰动因素与气候的波动变化275

5.2.2 树木的盛衰平衡278

5.3 树木对气候变化和气象灾害链的响应280

5.3.1 容易被忽略的现象和事件280

5.3.2 间接和迟滞的灾害响应事件288

5.4 气象灾害事件中木本植物液气界面的直观检测292

参考文献301

附录1 叶片和针叶花色素苷的提取及其相关参数的构建和计算306

附录2 树木枝叶含水率和保水能力(角质蒸腾)的测定307

附录3 热红外成像枝叶热温的测定以及土壤含水量的估测308

附录4 RGB 图像解析及其相关参数的计算309

附录5 若干生理指标的测定311

附录6 气象参数的构建和计算313

附录7 叶片角度的观测316

附录8 等距拍摄测定相对叶面积317

附录9 气孔的观测及其相关参数的计算318

附录10 叶柄拉力的测定319

附录11 氯离子(Cl⁻)和钠离子(Na⁺)的测试方法320

附录12 植物种和学名321

附录13 动物和微生物及学名326

后记和致谢327

彩图

第1章 叶色的变红

1.1 问题的提出和研究背景

创新驱动是当今经济、社会发展和进步的重要动力源泉。在科学研究过程中，方法论的创新时常会起到事半功倍的效果。切脉是研究水分亏缺的简便、快捷而且较为实用的方法之一，过去在植物生理、生态学研究领域较为常用。在相关的切脉研究中，我们发现叶片不仅出现局部焦枯而缩减蒸腾表面积，同时也有局部变色的适应方式。为验证台风和夏季干旱对于一些景观树的影响与脱水等胁迫的关系，同时也为验证“切脉假说”，笔者进行了一系列切脉试验。历史上，曾有植物生态生理学家认为：“在切断叶片的大多数主脉时，细脉足以维持整个叶片的存活”（Wylie, 1927,1930; Plymale and Wylie, 1944）。对此，植物学界持反对和否定态度的大有人在，且有人以试验证据证明切断槭类掌状叶片时会发生严重的水分胁迫（Sack et al., 2003）。笔者在研究中发现不同树种、不同的生长发育阶段对切脉的敏感程度影响差异较大。在切断成熟功能叶的主脉时，许多木本植物的叶片对切脉不敏感，相当一部分叶片切脉后没有明显的受害症状出现。而在切断北美枫香掌状五裂和七裂叶的主脉试验时遇到了如何选择的问题，是只切断一条主脉还是将所有裂片的主脉切断。起初仅切断了中央裂片的主脉，而且切脉的部位偏上，结果没有明显的症状表现出来。一次偶然的机会，在叶片基部切断上面三个裂片的主脉后的第二天，发现叶片最上边的裂片发生了枯萎症状。又一次偶然的机会，发现一个从基部切断上部三裂片主脉的叶片，其叶尖部位变成了红色。伴随着切脉树种的增多，发现叶色变化与树叶叶脉系统的结构、特征以及表皮角质层的发育状态有关，其中黄栌的切脉试验就是一例（图 1.1）。

在切断主脉后持续的水分和高温胁迫下，黄栌叶片不仅叶尖发生了局部的焦枯，而且在焦枯部位与正常叶片之间还有一个变红的过渡区域[图 1.1(a)]，且这种红色与秋季黄栌叶片落叶时的红色相近。这说明，在基部切断黄栌叶脉往往在叶片内构成一个明显的水分胁迫梯度，持续的水分胁迫或许是黄栌叶色变红的关键；在中部以上切脉，较为敏感的叶片同样存在这种水分代谢的梯度[图 1.1(b)]。那么，这种水分和能量的失衡诱发叶变色的过程和机理是什么，这种影响又与黄栌红色幼叶以及秋季落叶前的变色有何关联，还有什么树种切脉后叶变色等问题，需要深入探讨。

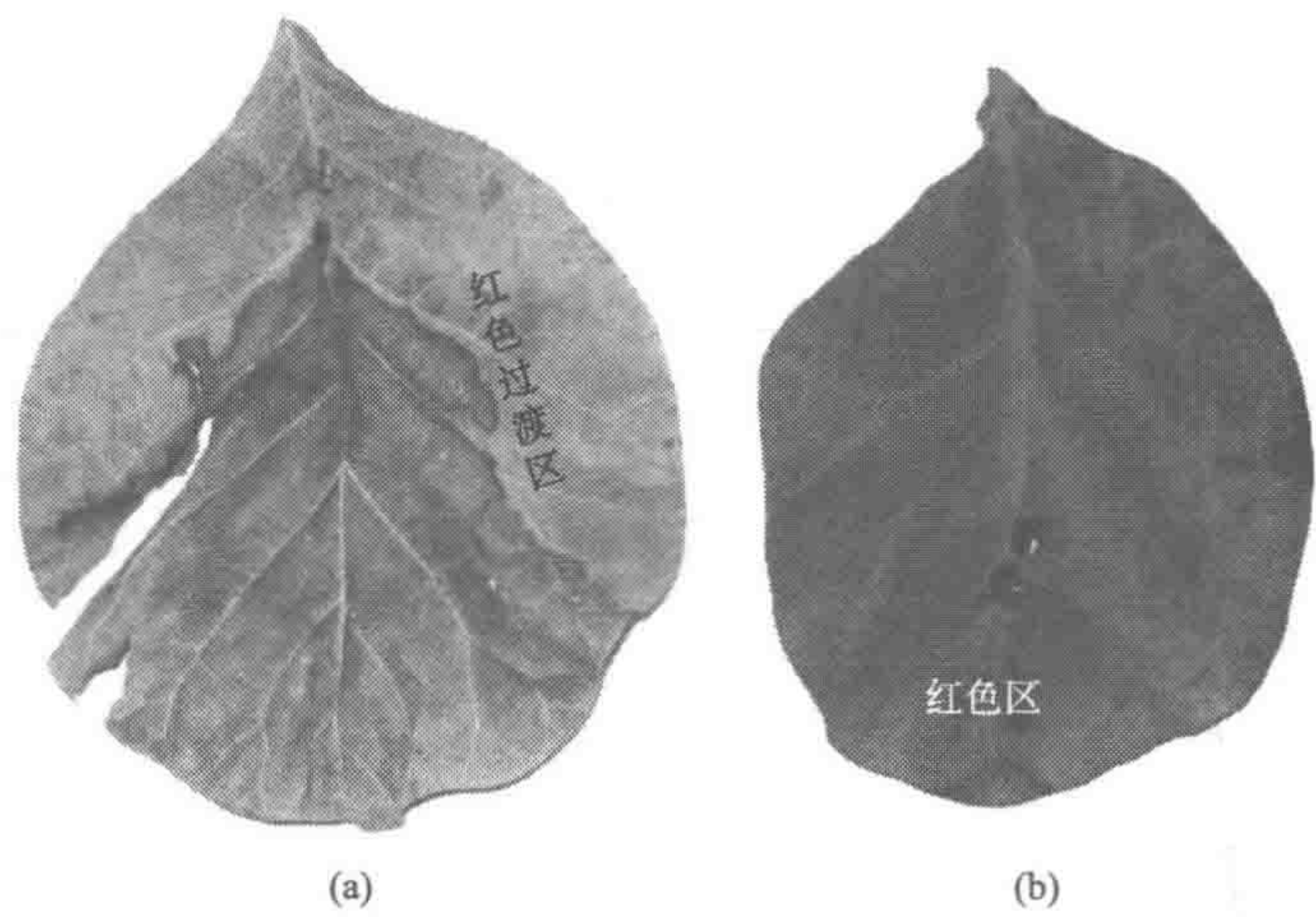


图 1.1 切断中央叶脉的黄栌叶片
(a) 基部切断主脉；(b) 中上部切断主脉

叶片变色受其遗传特性和环境因素的共同影响，其中环境因素包括光照、温度等。19 世纪中叶以来，有关叶色变化的研究大量增加，并形成了众多的理论。到目前为止，有“光保护说” (Feild et al., 2001; Gould et al., 1995; Hughes et al., 2007)、“抗氧化说” (Kytridis and Manetas, 2006)、“渗透调节说” (Chalker-Scott, 1999)、“生物共进化说” (Archetti, 2000)、“光周期说” (Howe et al., 1995) 以及“低温诱导说” (Nozzolillo et al., 1990; Krol et al., 1995) 等等。尽管它们各自从一个或若干个方面解释了植物花色素形成的原因，但是又存在一些难以解释的现象和问题。例如，许多生长在树冠下部、密林深处的衰老叶或幼叶呈红色等是“光保护学说”面临的一大难题，也是备受研究人员关注的问题。春末夏初常绿树种叶片换叶时，叶色变红是对“光周期说”和“低温诱导说”的最大挑战。一些具有相似进化途径的同科属植物之间变色特征的巨大反差使得共进化理论观点难以理解。个别渗透着早期目的论观念影响痕迹的理论很难经得住推敲。

花瓣是色泽最为鲜艳的器官，而苞片、叶柄和幼茎等器官时而也呈现鲜艳的颜色。它们与幼叶变红以及秋季叶色是否有内在的联系同样值得我们进行深入的研究。2006 年台风 T0613 号袭击日本山口之后，不仅有树木发生枝叶枯萎，而且在海岸带栽培的红叶石楠迎风面的绿叶出现变红现象，在 2006~2007 年夏季干旱期间，北美枫香和四照花等树种秋季叶色格外红火和亮丽。此外，鸡爪槭 (*Acer palmatum* Thunb.)、南天竹 (*Nandian domestica* Thunb.)、四照花等树种则突出地表现为始于叶尖的变红。诸如此类，吸引着我们去研究和探索叶色产生和变化的原因和机理。

“遗传差异、环境因子、栽培措施和病虫害能影响树木生长的唯一途径，就是作用于树木内部的生理过程和状况”（克累默尔和考兹洛夫斯基, 1985）。“木本植物和草本植物生长的减低，更多地是由于水分亏缺而不是其他任何单一因子的影响。”然而，从水分和能量代谢及其机理方面研究叶变色的报道为数不多，尤其是中文文献。叶色变红有很大一部分发生在幼叶和幼嫩的组织和器官上，尤其是常绿植物的“幼叶”。日语中常称婴幼儿的动物和植物为“赤……”是否与此有联系尚不得而知，或许其语言学意义正是来源于此。无论如何，这些幼叶处于生长发育特殊敏感时期，抵抗力弱、不耐切脉、遭受极端胁迫环境易于夭折。这一系列特征似乎是其做出响应的理由，叶色变红是不是其中之一尚待深入的研究和论证。

1.2 植物的红叶现象

1.2.1 北美枫香叶片的续红和早红

北美枫香原产北美大陆，分布于北美南部、东南部，以及墨西哥、中美洲至洪都拉斯南部的高海拔山区，而且在世界许多地区作为观赏树种引种栽培。该树种的叶片为掌状五到七裂（图 1.2），秋叶呈红、黄、紫、绿等，五颜六色，非常美丽。正常年份，其成年大树的幼叶呈绿色，新生幼树、当年抽生新枝常有红或橙色的叶片[图 1.2(a)]。进入生长季节，幼叶逐渐变绿，到秋季落叶前，这些绿叶变成红、黄或紫色。在比较理想树冠上，紫色叶片[图 1.2(b)]常着生于树梢，红色叶片[图 1.2(c)]稍靠下，然后是黄色叶片，绿色叶片[图 1.2(d)]大多在树冠的下层，使得北美枫香树冠的色彩美丽动人。

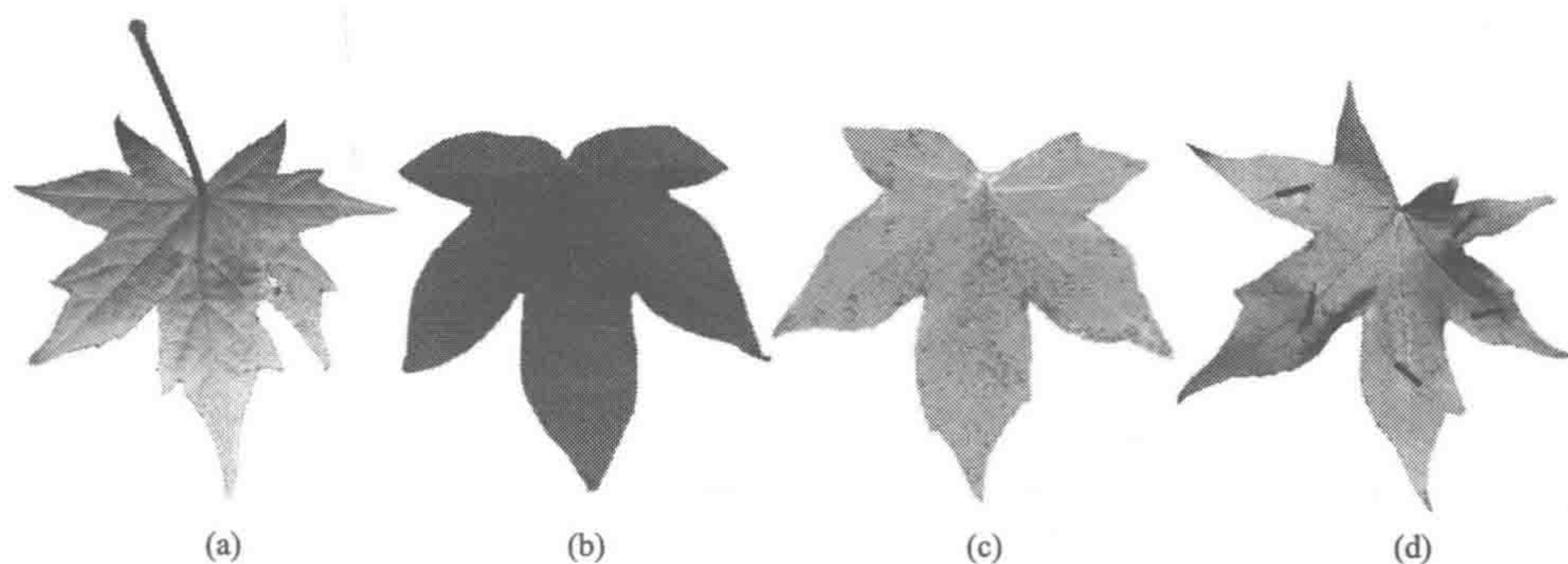


图 1.2 五颜六色的北美枫香叶片

(a) 橙红色的北美枫香幼叶; (b) 树梢的紫色叶; (c) 濒临脱落的红叶; (d) 中部切断五个裂片主叶脉的绿色叶片，其中“—”为切脉的部位

为了验证“切脉假说”,对北美枫香叶片进行切脉试验表明,在叶片完全展开或成熟之前,北美枫香叶片对于切断主脉较为敏感。如果从基部切断上方三裂片的主脉,叶尖部位在极端干热环境下易于发生焦枯。而对成熟叶片而言,在叶片中上部位切断裂片主脉对叶片影响不大,甚至同时切断 5 个裂片的主脉的叶片未见异常[图 1.2(d)]。

被试叶片的裂片/半裂片和叶脉的编号排序均按逆时针顺序从左向右[图 1.3(a)]进行。若从基部切断北美枫香叶片的 2、3、4、5 裂片的主脉一定时间(3~24h)后,各裂片的含水率(测试方法见附录 2)见图 1.3(b),○—○;若切断叶片的 1、2、3、4 裂片的主脉,各裂片的含水率见图 1.3(b),●—●;依此类推图 1.3(b),+—+为切断 4、5、6 裂片主脉的各裂片含水率,而×—×为切断 4 裂片主脉的各裂片含水率。从图 1.3(b)中可以明显看出,不同的切脉组合叶片呈现不同程度和梯度的水分失衡。

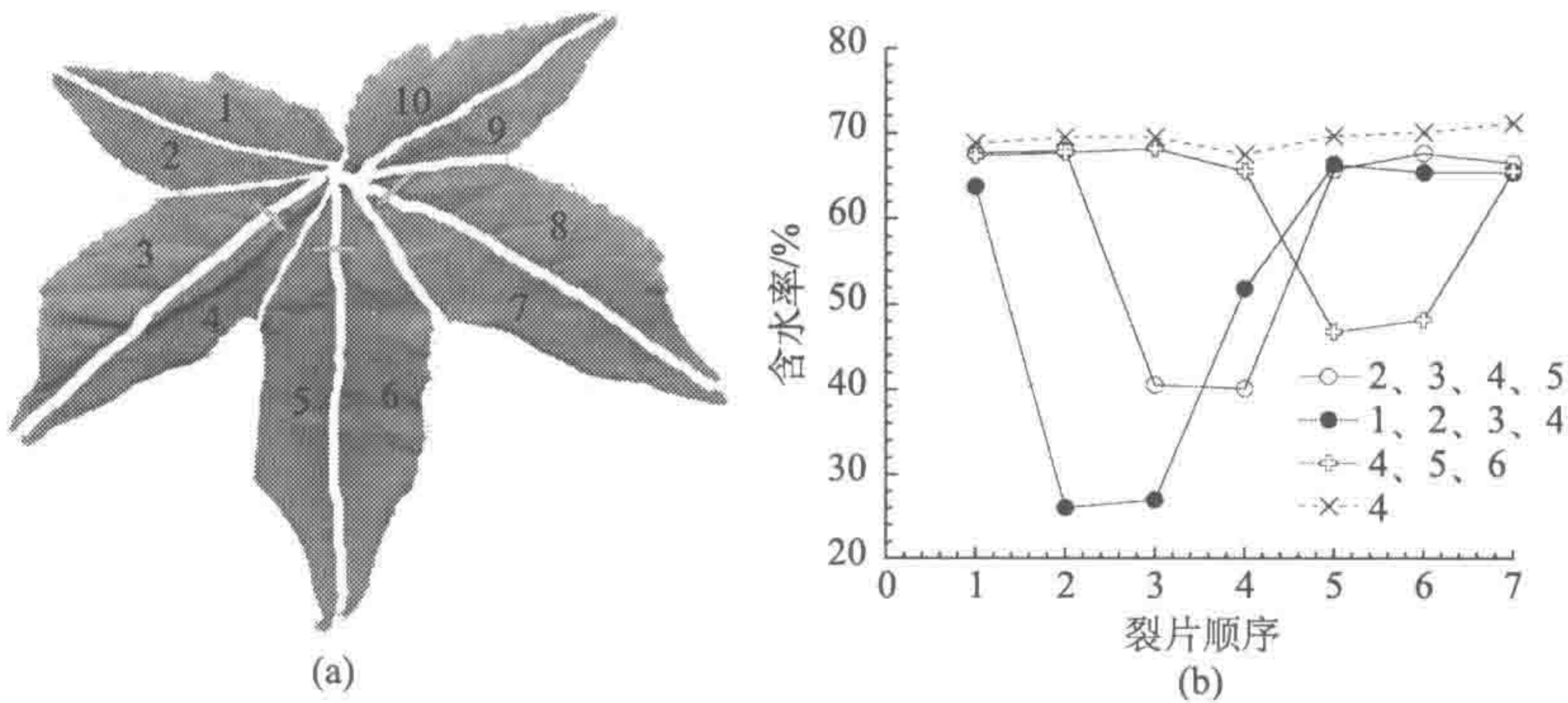


图 1.3 北美枫香叶片分割和排序及其对不同切脉组合的响应特征

(a) 北美枫香叶片分割和排序; (b) 7 裂片北美枫香叶按不同组合切脉后常见含水量变化特征, 其中○—○为切断 2、3、4、5 裂片主脉的叶片, ●—●为切断 1、2、3、4 裂片主脉的叶片, +—+为切断 4、5、6 裂片主脉的叶片, ×—×为切断 4 裂片主脉的叶片

随机选 3 种叶脉切断类型, 分别于基部切断 1 个叶脉[第三主脉, 图 1.4(a) “—”]、2 个叶脉[第三和第四主脉, 图 1.4(b)]和 3 个叶脉[第二, 第三和第四主脉, 图 1.4(c)]。在夏季晴朗的中午时分切断处于速生期的嫩叶时, 阳光直射下的北美枫香叶片上部三裂片在基部切断主脉后, 较敏感的叶尖处迅速萎蔫、颜色变暗[图 1.3(a)]。几分钟后应用气孔计即可观测到明显的气孔导度的下降, 而且在断脉裂片上出现明显的高温区域[图 1.4(d)、(e)和(f)], 同一叶片在切脉前后有明显的热温差异。

然而, 断脉部位不同[图 1.4(a)、(b)和(c)], 高温区出现的位置不同[图 1.4(d)、(e)和(f)]。第三主脉被切断的叶片只在第三裂片上呈现轻度的增温, 且

距离水源越远温度越高[图 1.4(d)]。而在第三和第四主脉被切断的叶片上，第三裂片的右半侧和第四裂片的左半侧出现明显的高温区[图 1.4(e)]。在第二、第三和第四主脉被切断的叶片上，高温区则出现在第二裂片的右侧、第四裂片的左侧和整个第三裂片[图 1.4(f)]。

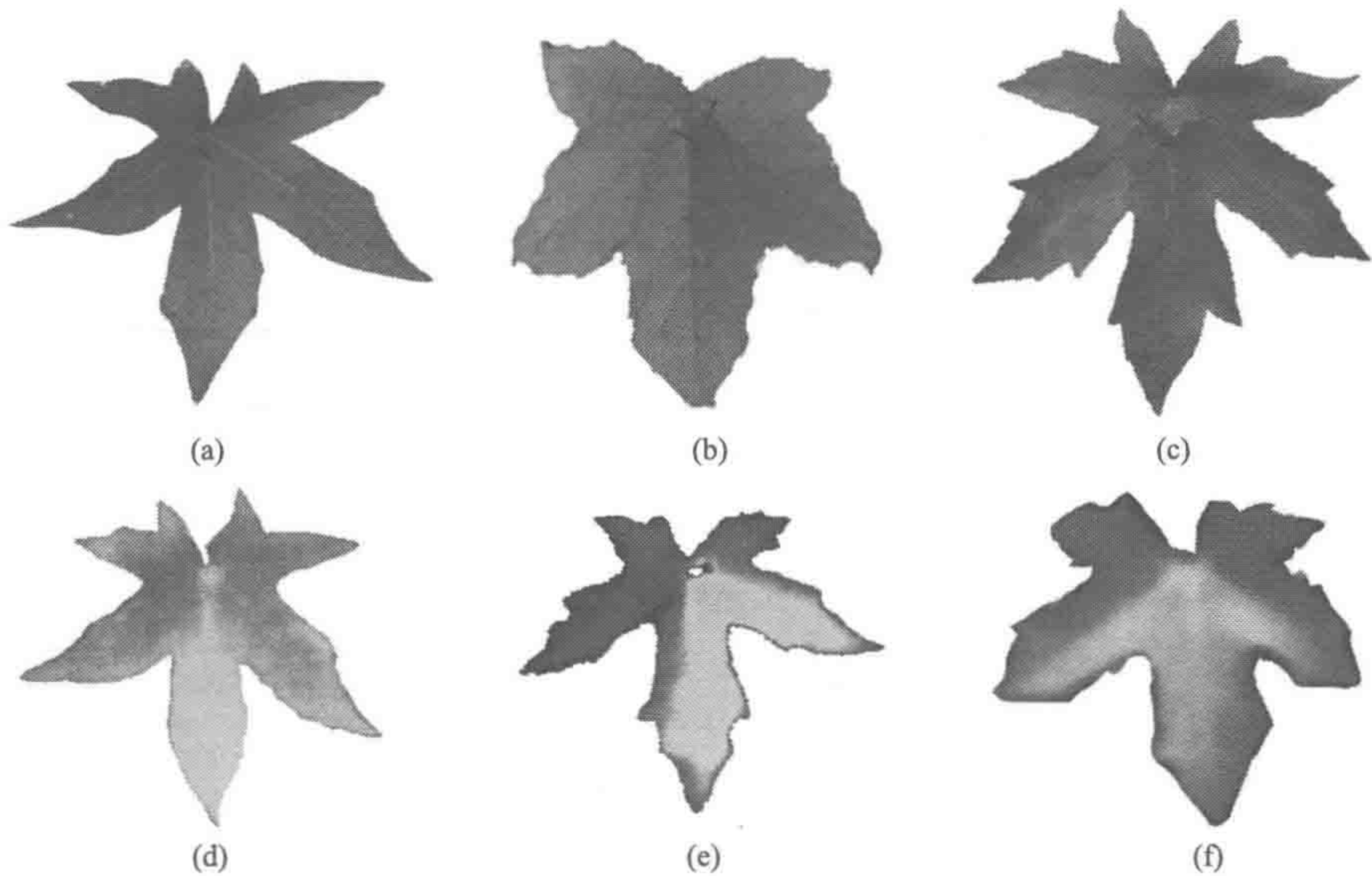


图 1.4 不同切脉类型的热像温度和叶色变化特征（见彩图）

(a) 第三裂片基部主脉切断的典型 RGB 图像;(b) 上部二裂片基部主脉切断的典型 RGB 图像;(c) 上部三裂片基部主脉切断的典型 RGB 图像;(d) 上部第三裂片基部主脉切断的典型热像;(e) 上部二裂片基部主脉切断的典型热像; (f) 上部三裂片基部主脉切断的典型热像

显然，在第二，第三和第四主脉被切断的叶片上，第二和第四主脉似乎成为妨碍水分侧向输导到远离水源一侧的屏障。然而，在正常的叶片上没有这样的现象发生。正是这种主脉的屏障作用，使得切脉后的叶片可以区分为非高温区和高温区。非高温区显然位于主脉未切断的裂片和过渡状态的半个裂片区域。高温区则位于主脉屏障的另一侧，即远离水源的部位。正是这种主叶脉的屏障作用，使第三和第四主脉被切断的叶片只在第三裂片的右半侧和第四裂片的左半侧呈现明显的高温区[图 1.4(e)]。在切断第三主脉的叶片上，高温部位仅出现在该裂片的尖端，显然是没有明显的主脉屏障存在的缘故。

据观察，在夏季中午阳光直射的极端环境条件下，第二，第三和第四主脉被切断的叶片在高温区的尖端甚至会在 1h 之内焦枯。在第三和第四主脉切断的叶片上，焦枯症状往往始发于第三和第四裂片的结合部。这与叶片增温的趋势一致，意味着主脉切断后冷却水分的供应减少。这一区域过量的光照和高温，在水分输

导系统严重失衡的状态下激发了叶片的保护反应，并分离出严重胁迫的部位以削减蒸腾表面积(Wang et al., 2009)。通过叶片表面积的减少可以实现叶片水分平衡，并维持叶片其余部分必要的蒸腾冷却，尤其是处于快速伸展的幼叶。

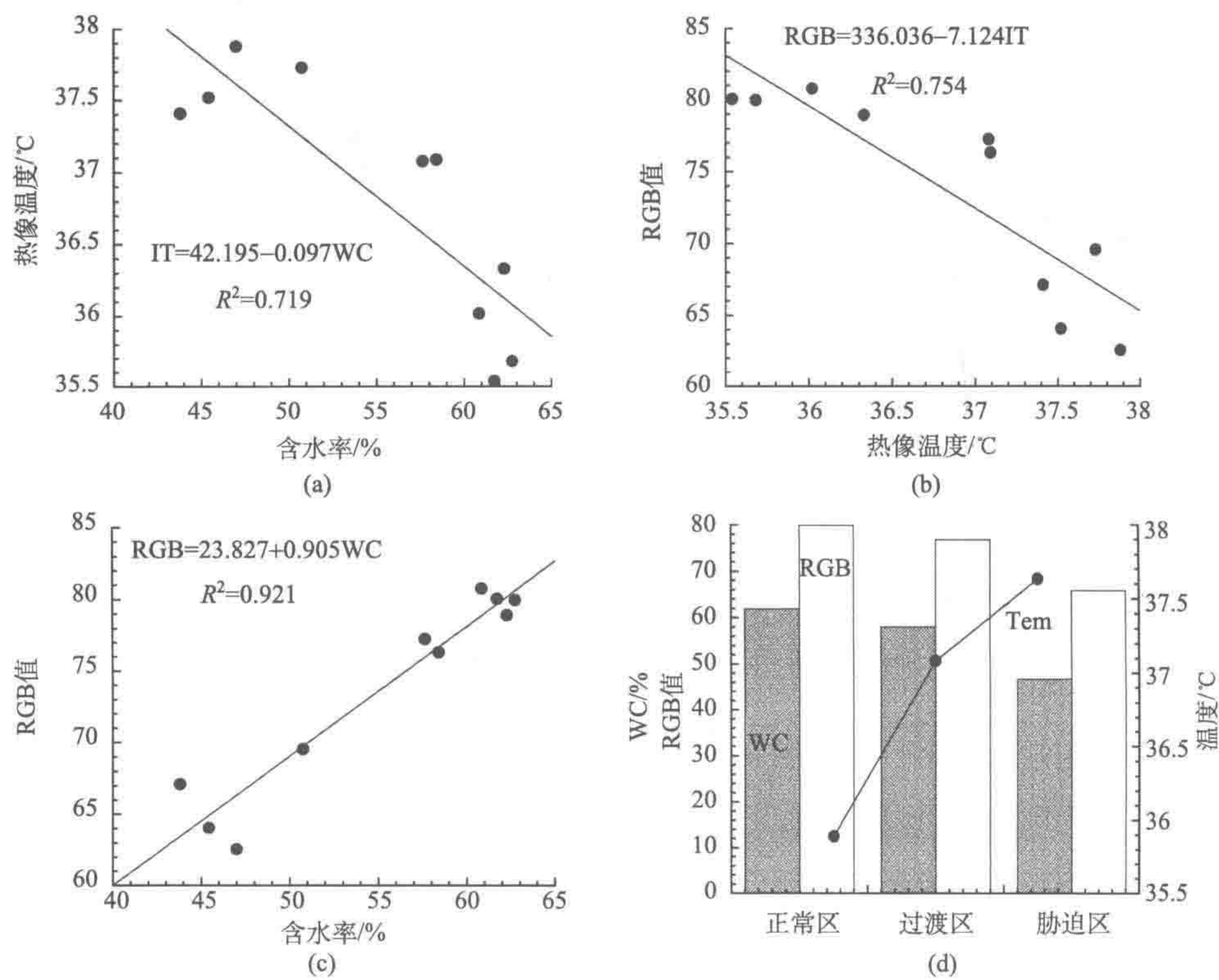


图 1.5 北美枫香基部三切脉叶片不同区域的叶色、叶温和含水率之间的相关性

(a) 含水率与热像温度之间的相关性; (b) 热像温度与叶片色彩值 (RGB) 之间的相关性; (c) 含水率与叶片色彩值之间的相关关系; (d) 叶片正常区、过渡区和胁迫区胁迫程度与含水率 (WC)、色彩值和热像温度 (Tem) 的关系

在适中的环境条件下，叶脉切断一定时期后，敏感叶的高温区常出现变红或失绿的光保护现象[图 1.4(d)、(e)、(f)]。在第二，第三和第四主脉被切断的叶片上，典型的红色区域出现在第二裂片的右半区，第四裂片的左半区和整个第三裂片[图 1.4(f)]。在第三和第四主脉被切断的叶片上，典型的红色区域出现在第三裂片的右半区和第四裂片的左半区[图 1.4(e)]。仅第三主脉被切断的叶片没有明显的侧向主脉输水屏障，只看到不很明显的失绿现象[图 1.4(a)]。据观察，变红的叶片很少发生叶片焦枯，这意味着红色保护层减少了光能的接收。非高温区域常保持绿色，且随时间的推移，高温区和非高温区的颜色差异更加明显。

从切脉叶片的含水率测定结果发现，若沿每裂片的主脉将叶片分成 10(或 14)

个半裂片，然后测定其含水率，半裂片间的含水率存在差异。经统计分析，裂片热像温度(thermal image temperature)与含水率(water content, WC)之间、叶色(RGB 值)与热像温度之间均呈负相关线性关系[图 1.5(a)、(b)]，而含水率与叶色之间呈线性正相关关系[图 1.5(c)]。这意味着北美枫香叶片对切脉敏感，尤其是快速伸展开来的嫩叶。切脉后各裂片之间产生含水率、气孔导度甚至叶片温度和叶色的异质性及梯度变化[图 1.5(d)]。即使这样，半裂片之间的含水率差异只有 3%~4%，说明断脉胁迫尚未达到使得水分断链的程度，也少有叶尖的枯萎。然而，在长达十几天或几十天持续的水分和能量失衡过程中，叶片开始局部变红[图 1.4(f)]，而且越靠近胁迫区域红色越深，并且沿水分和高温梯度的降低，红色逐渐变淡，直到基部未断脉的正常绿色裂片为止。鉴于北美枫香秋季成熟功能叶片常转换为红色或紫红色，这些因切脉或其他诱因而致的夏季或初秋叶色由绿变红的现象称为“早红”，并用于下文中。

北美枫香上部三裂片基部主脉切断后的响应方式不仅叶片之间有差异，也受叶片所处的位置和环境条件的影响。在树冠背阴面的叶片[图 1.6(a)]切脉一个月后叶色保持鲜绿，基本没有变化。两个半月以后，在夏季持续的干热环境过后也只是最上部裂片的尖端稍有变红[图 1.6(b)]。整个叶片经过半裂片微分后，正常叶片与变色后的叶片之间相对 G/L 值的差异也更加突出[图 1.6(c)]。也就是说，在这种相对较为缓和的水分和能量胁迫下，同样可能对叶片远端产生胁迫作用。同时也说明，即使不在强光照射下，持续的水分和能量失衡一样可以诱发叶片的变色。水分胁迫降低了叶片变色的阈值范围，在散射光下也有诱导光保护反应的可能。这在一定程度上为热带雨林内许多树种出现红色幼叶的现象提供了实证数据的支持。

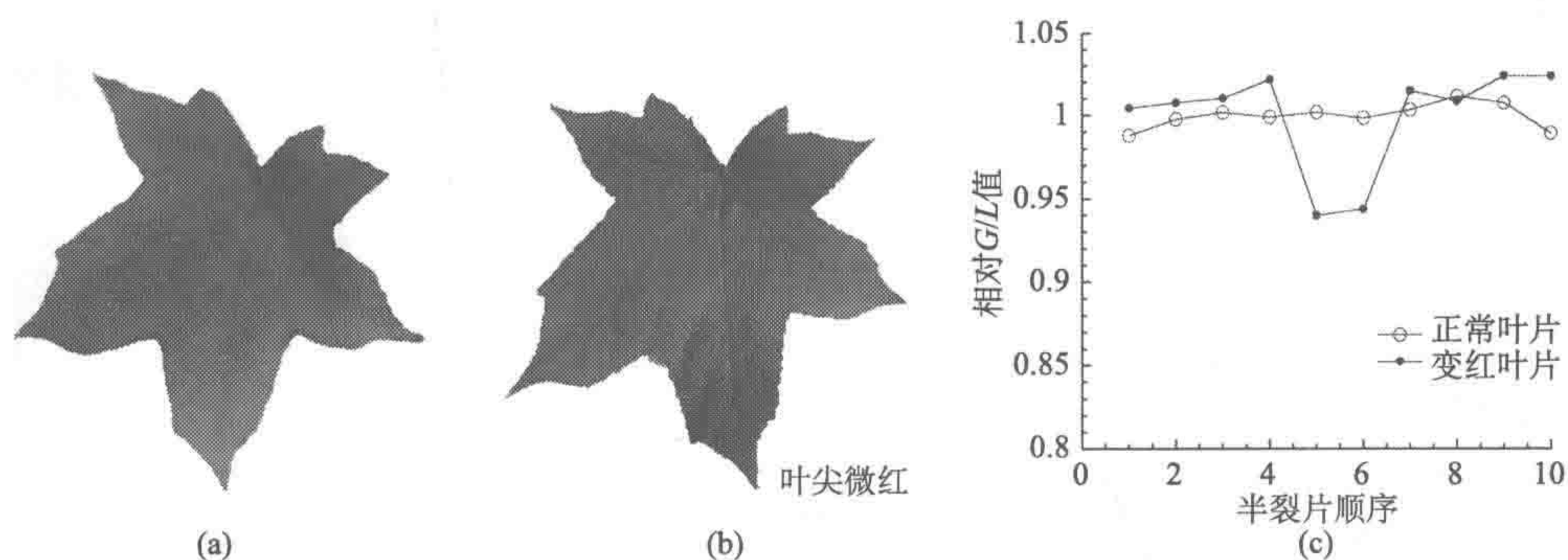


图 1.6 一树冠背阴面的北美枫香叶及其早红的发生

(a) 树冠背阴面切脉一个月后的北美枫香叶; (b) 两个半月后叶尖部位的早红现象; (c) 该叶片按序测得各半裂片的相对 G/L 值趋势图