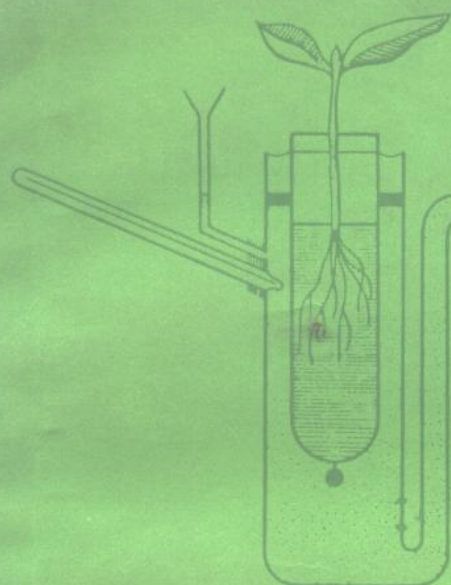


B. 斯拉维克 著



植物与水分关系研究法

科学出版社

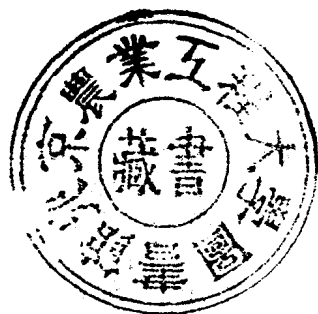
Q945.17

植物与水分关系研究法

B. 斯拉维克 著

张崇浩 袁玉信 译
谭志一 武 爱

董愚得 校



科学出版社

1986

内 容 简 介

本书介绍了研究植物与水分关系的各种方法。主要内容有组织水势的测定、含水量的测定、根系吸收水分的测定、蒸腾速率的测定、气孔的测定等。搜集的方法较为齐全,引用的资料比较丰富。本书在论述各种方法时,注意介绍测定的原理、仪器的设备和对方法的估价。

本书可供大专院校及有关技术人员参考。

B. Slavik

METHODS OF STUDYING PLANT WATER RELATIONS

Springer-Verlag 1974

植物与水分关系研究法

B. 斯拉维克 著

张崇浩 袁玉信 译
谭志一 武 爱

董恩得 校

责任编辑 梁淑文

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1986 年 4 月 第 一 版 开本: 850×1168 1/32

1986 年 4 月 第一次印刷 印张: 13 7/8

印数: 0001—3,600 字数: 362,000

统一书号: 13031·3125

本社书号: 4285·13—10

定价: 3.90 元

序 言

正如过去曾经多次说过的那样，写一本方法学的手册确实会引起非难。但从另一方面讲，在所有的科学领域里又都非常需要方法学的手册。因此，我们决定编写本书，帮助科学家、教师和学生，诚恳地希望他们能使用本书，并认为它是一本好书。

编辑一本对读者有用的手册，必须对可用的方法给予广泛地评论和充分地描述，以供读者进行初步地选择和判断。在这样的一本书中，至少对所选择的方法其设备和步骤要给予足够详细地描述，以便在某种程度上使其完善。对各种方法的理论基础、结果的误差和局限性都必须采取批判的观点。也必须提供某些实例、恰当的数值、图表和十分完备的参考文献。作为一本好的方法学手册应包括所有这些以至更多的内容才是人们所期待的。

要完全满足这些要求是困难的，因而常常要进行反复的均衡。我们力图使本书不只是列出许多方法的一览表，还要有所批判地评述。本书对所有的技术描述并不都同样详细，但是作为判定评价的基础——理论介绍，则在所有情况下都予提供。本书还将尽可能多地包括实验方法并附以充分的参考资料，以便提供适当的评述。书中的一些资料和插图，如电子线路图，与其说是提供了仪器设备结构的充分资料，倒不如说是指出了这些技术是如何困难和多么复杂。在某些选择过的、特别有希望的方法中，在适当的情况下，还包括了一些关系到设备和测量步骤的有用的技术细节。这样便于读者能从他人的经验中得到益处。本书中关于设备商品供应者的名称只是作为实例，并不意味着可得到任何优先的保证。

本手册包括简单的方法、极其复杂的方法、实验室用的方法以及适于田间工作的方法。即使那些只能得到近似结果的一些方法也已收集而得到了必要的保留。表格是按照是否经常需要而进行选择的。书中还列出一些常用的符号和单位。本手册还综述了各种方法的简短判断、估价和主要优缺点，这可以帮助读者进行初步

的选择。但本书没有包括叶面积和叶温的测量技术、同位素技术以及放射线的测量。因为在别处可以找到这些方法的最新描述。由于同样明显的理由，田间规模的水蒸气交换的测量和大规模渗透测量等等方法也没包括在本手册内。但却包括了一些生态因子，如空气、土壤湿度、露水等的测量方法，还作了一些简要的或较详尽的评述。

作者们清楚地意识到科学的发展在某种程度上是依赖于方法的进展，而且也了解到这种进展的继续就看人们是否出版方法学手册，我们认识到这些，我们的书也考虑到这一事实。

本手册很大一部分是 J. Spižek 博士从捷克文翻译过来的。全部英文版本是由 Margaret. S. Jarvis 博士校订。作者对亚伯丁市的 P. G. Jarvis 博士表示深切的谢意，感谢他提出了有价值的批评和建议。我们也感谢其他科学界的朋友们和合作者。Jarmila Veverková 女士绘制了全部画图，Věra Dobrova 夫人帮助校订及编制索引，我们在此一并致谢。

(B. Slavík 及其合著者)

谭志一译

1974年1月

常用符号、略语和单位表

我们为本书使用的符号和略语的统一曾作了尽可能地充分的努力,然而在某些情况下也使用了不同的符号,就是在某些地方宁愿保留了援引的作者们最初使用的符号。尚有些其他的符号和略语,请参见表 1.1, 1.2 和 2.4。

符号	描述	主要的公制单位	本书使用的单位
A	面积	m^2	cm^2
C	浓度	$mol\ m^{-3}$	$g\ cm^{-3}$ 或 $mol\ l^{-1}$
D	扩散率, 扩散系数	$m^2\ s^{-1}$	$cm^2\ s^{-1}$
R	蒸腾率或 蒸发速率	$kg\ m^{-2}\ s^{-1}$	$g\ cm^{-2}\ s^{-1}$ (又参看 5.5.8)
G	传导显热通量	$J\ m^{-2}\ s^{-1}$	
H	对流显热通量	$J\ m^{-2}\ s^{-1}$	
I	辐射强度		
K_Q	热传导	$J\ m^{-1}\ s^{-1}\ K^{-1}$	$J\ cm^{-1}\ s^{-1}\ ^\circ C^{-1}$
K_w	(绝对的)水分透性 常数, 水压传导率	s 或 ms^{-1}	s 或 cms^{-1} (又参看 4.1)
L	蒸发潜热	$J\ kg^{-1}$	$J\ g^{-1}$
M	分子量		
P	(流体)静压力	Pa	bar
P	降水量		mm
Q	热通量	$J\ m^{-2}\ s^{-1}$	
R	克分子气体常数	$8.3143\ J\ K^{-1}\ mol^{-1}$	
R	粘滞流阻力		
R	辐射通量	$J\ m^{-2}\ s^{-1}$	
T	温度	K	$^\circ C$
V	体积	m^3	cm^3
$\bar{V}$	偏克分子体积	$m^3\ mol^{-1}$	$cm^3\ mol^{-1}$
W	水的质量(~重量)	kg	g
a	空气的绝对湿度	$kg\ H_2O\ m^{-3}$	$mg\ H_2O\ l^{-1}$
σ	化学能贮存系数		$cal\ g^{-1}$
a_w	水的相对化学活性		

(续表)

符号	描述	主要的公制单位	本书使用的单位
b	大气压	bar	bar 或 torr
c	比热	$\text{Jkg}^{-1}\text{K}^{-1}$	$\text{Jg}^{-1}^{\circ}\text{C}^{-1}$
d	界面层的距离、厚度	m	cm
h_w	毛细管势		
l	长度	m	cm
m	质量	kg	g
n_w	水的克分子分数		
n_D	折射率		
p	偏克分子水蒸气压	bar	torr
q	流量(质量或体积)	kg s^{-1} 或 m^3s^{-1}	g s^{-1} 或 cm^3s^{-1}
r	扩散阻力	s m^{-1}	s cm^{-1}
t	时间	s	s
v	质量流的线性速率	m s^{-1}	cm s^{-1}
w	重量(一般)[~质量]	kg	g
x	距离	m	cm
γ	湿度计常数	bar K^{-1}	$\text{mbar}^{\circ}\text{C}^{-1}$
η	动态粘滞度	N s m^{-2}	$\text{g cm}^{-1}\text{s}^{-1}$
μ	水的化学势	J kg^{-1}	J kg^{-1}
π	渗透压	bar	bar
ρ	密度	kg m^{-3}	g cm^{-3}
σ	表面张力	kg s^{-2}	g s^{-2}
σ	反射系数	比值	比值
τ	衬质张力	bar	bar
ψ_w	水势	bar 或 J kg^{-1}	bar
ψ_s	渗透势		
ψ_p	压力势		
ψ_m	衬质势		

上角标志

'	未抄正值, 改变值
0	参考值

主要的下角标志

a	空气, 空气界面层
c	角质层
cell	细胞

(续表)

主要的下角标志

(e)	外面
i	细胞间隙
(i)	内部
I	叶
m	衬质
mes	叶肉
n	网
p	压力
r	根
s	溶质
sap	细胞液
u	风
v	液泡
vap	蒸气
w	水
(deplasm)	质壁分离复原
(lp)	限制质壁分离
(n)	正常状态
(p)	质壁分离
(prot)	原生质体
(sat)	饱和
(sol)	溶液

略语描述

c.c.	土壤的毛细能力
CP	毛细管势
DPD	扩散压亏缺
c.m.f.	电动势
f.c.	土壤的田间容积
m.w.f.	可动水的部分
p-p.m.	百万分之几
p.t.l.p.	永久膨压损失点
p-w-p.	永久萎蔫百分率
r	反射率
r.h.	空气的相对湿度
r.w.c.	相对水分含量
s.d.	饱和亏缺
t.s.m.s.	总土壤湿度应力

百分比或分数

百分比或分数

bar 或 torr

(续表)

略语描述

v.p.m.	百万分之几的体积	
wd.	水分亏缺, 水分应力	
w.r.d.	水分再饱和亏缺	百分比或分数
$\Delta w_{(sat)}$	w.s.d. 水分饱和亏缺	百分比或分数
Δ	差异或增加	

目 录

序言.....	v
常用符号、略语和单位表.....	vii
1 细胞和组织中的水.....	1
1.1 引言和术语	1
1.2 水势的单位以及水势和它的组成成分的绝对值的实例	12
1.3 细胞和组织的水势的测定	16
1.3.1 引言.....	16
1.3.2 液相补偿法.....	18
1.3.3 气相补偿法.....	31
1.3.4 干湿球湿度计法.....	40
1.3.5 露点热电偶湿度计.....	73
1.3.6 体积张力计法(悬滴法).....	74
1.3.7 压力室法.....	75
1.3.8 组织冰点的测定.....	78
1.4 渗透势的测定	80
1.4.1 细胞法.....	80
1.4.2 测定压出的细胞液的渗透势方法.....	85
1.4.3 变形法测定组织的渗透势.....	115
1.5 膨压(压力势)的测定	116
1.5.1 引言.....	116
1.5.2 压力势的计算.....	117
1.5.3 直接测量压力势.....	118
1.5.4 测定压力势的间接方法.....	120
1.6 衬质势、“束缚水”、“自由水”和“流动水”	122
1.6.1 引言.....	122
1.6.2 衬质势的测定.....	123

1.6.3	“自由水”和“束缚水”的测定	124
1.6.4	“流动水”的测定	127
2	含水量	129
2.1	测定含水量的直接方法	129
2.1.1	通过干燥测定含水量	129
2.1.2	通过滴定的水分的化学测定	130
2.1.3	其他方法	130
2.2	测定含水量的间接方法	131
2.2.1	放射线吸收的测量	131
2.2.2	介质常数(电容)的测定和有关方法	139
2.2.3	组织电导率的测定	140
2.2.4	其他方法	140
2.3	细胞壁含水量的测定	141
2.4	根桥法 (root bridge method)	142
2.5	水分饱和亏缺(相对含水量)	146
2.5.1	这些和类似的名词术语的特性	146
2.5.2	业已应用的各种方法的论述和讨论	147
2.5.3	实用的提示	156
2.5.4	有害的水分饱和亏缺的测定	163
3	植物根系和土壤间的水分交换	169
3.1	土壤水分的有效性	169
3.1.1	引言	169
3.1.2	用来测定土壤含水量方法的简要评述	172
3.1.3	土壤静态水分的有效性的测定	177
3.1.4	土壤动态水分的有效性的估价	199
3.1.5	土壤水分的实验控制	204
3.2	根系水势的测定	205
3.3	根系吸收水分的测定	207
3.3.1	完整根系的水分吸收速率的蒸腾计测定	208
3.3.2	单条根不同部位水分吸收速率差异的微量蒸	

蒸计测定	215
3.3.3 被诱导的水分上升的蒸腾计测定	221
3.3.4 水分平衡的蒸腾计测定	223
3.3.5 土壤蒸腾计	226
3.4 从切断根和根系的木质部汁液的溢泌	228
3.4.1 引言	228
3.4.2 汁液体积的测定	229
3.4.3 其它实验技术	231
3.4.4 根压的测定	235
3.4.5 汁液渗出的数学模式	235
4 植物体内液态水的移动	236
4.1 细胞质、细胞膜和薄壁组织的水压传导率(水的透性)的测定	236
4.1.1 “渗透”的测定	237
4.1.2 “压力”的测定	239
4.1.3 “扩散”的测定	239
4.2 木质部内水分移动速率的测定	240
4.2.1 热脉冲方法	241
4.2.2 放射示踪物方法	248
4.2.3 磁流体动力学方法	249
4.3 木质部导管内水的体积流量测定	249
4.3.1 热平衡法	250
4.3.2 放射性示踪法	253
5 植物和大气间的水分交换	255
5.1 引言	255
5.2 空气湿度	257
5.2.1 空气湿度的表示法和用于它测定方法的回顾	257
5.2.2 空气湿度的控制	263
5.3 植物气生部分对水分的吸收	267

5.3.1	引言	267
5.3.2	用于测定露的方法的回顾	268
5.3.3	植物气生部分对水分吸收的测定	269
5.4	蒸腾作用的生态因子	269
5.4.1	蒸发计、等蒸发力	269
5.4.2	相对蒸腾作用	272
5.5	蒸腾作用	273
5.5.1	引言	273
5.5.2	瞬时蒸腾速率的测定	274
5.5.3	完整植物蒸腾速率的连续测定	280
5.5.4	整体蒸腾作用的测定	304
5.5.5	通过离体叶测定水分损耗	306
5.5.6	蒸腾阻力的测定	308
5.5.7	蒸腾比率和蒸腾生产率	313
5.5.8	蒸腾速率的计算和实例	315
5.6	气孔	315
5.6.1	引言	315
5.6.2	气孔的频率、大小和形状	317
5.6.3	气孔孔径的测定	318
5.6.4	气孔计法	325
5.7	吐水	352
6	附表	353
6.1	液态水的一些物理性质	354
6.2	水蒸气的一些物理性质	354
6.3	在各种相对空气湿度(%)和温度(°C)下的绝对空气湿度($\text{mg l}^{-1} = \text{gm}^{-3}$)	355
6.4	在各种相对空气湿度(%)和温度(°C)(在40—100%相对湿度及15—30°C范围内)下的绝对空气湿度($\text{mg l}^{-1} = \text{gm}^{-3}$)	356
	参考文献	381

1 细胞和组织中的水

1.1 引言和术语

活细胞为了正常地起作用,它需要水合,也就是说,需要或多或少地被水饱和。植物细胞通常是不完全地被水所饱和。一定的水分亏缺[以水势的降低值来测定(见下文)]会经常发生。它一方面代表水流通过植物体各部分的一种驱动力,同时也代表着控制植物生理活动的一个因素。

长期以来,人们一直在寻找表示以及测量植物组织水合水平的适宜方法。困难的一个原因在于实用的方法学方面。在这里,甚至在大多数的理论问题解决以后(见后),一个相当简单的技术上的要求,也引导出了多种间接方法的发展,然而在这些方法中却没有一个能满足于所有的目的。这就是为什么方法如此众多的原因。

虽然如此,主要问题仍然是一个寻找细胞和组织水分状况的一种客观表示的理论问题,而这种客观表示不仅从物理学观点来说,应是正确的和有道理的,并且作为内部生理学因素来说也应该有效的。

水的化学活性(μ_w)可用水的化学势来表示。某个给定系统内水的化学势是与纯的自由水的化学势相比较而仅是相对地测定的。纯的自由水是不含溶质的,且不被任何力所约束。因此在同样的温度和压力下,纯的自由水的化学势为 μ_w^0 时,该系统内水的化学势则以 $(\mu_w - \mu_w^0)$ 来测定。纵然如此,以纯的自由水作为基准,去测定水的相对化学势,也不是没有问题的。

按照热力学的观点,水的化学势毫无疑问是由每单位克分子水的自由能(自由焓)所决定的,也就是使这部分水从某处转移到

另一处所需要的能；它也受到诸如压力、温度等环境因子的系统的影响。不过水的生理活性与上述的化学活性成比例，还没有直接的证据。所以这个领域中关于这种关系的特性的各种推测也没有定论。

由于分子的自由动能，水分子可从它们具有较高平均自由能的地方向具有较低平均自由能的地方运动，这种效应叫做扩散作用。它的速率 (dn/dt) 取决于克分子浓度梯度 (dc/dx)，取决于运动产生时所通过的膜面积 (A)，也取决于随温度、水分子大小以及它们的缔合作用等而定的扩散常数 (D)。(第一 Fick 扩散定律):

$$\frac{dn}{dt} = -AD \frac{dc}{dx} \quad (1.1)$$

由于纯水的克分子浓度高于任何水溶液里的水的克分子浓度，所以在等温条件下，从纯水到溶液的水分子的净扩散流量总是正值。假若水溶液和纯溶剂(水)被对水分子完全透过而对溶质分子几乎不透过的一种膜所隔开，那么就产生了一种特殊类型的扩散，即水的渗透作用。从纯水到溶液里的水的扩散在这里表现为随着溶液变稀而溶液的体积增加。要阻止渗透作用，我们必须给溶液加一个压力。在等温条件下，阻止水分通过半透性膜而扩散到溶液里的压力叫做该溶液的渗透压。这种溶液的渗透压是由所溶解的溶质的性质所决定的。

渗透压

$$\pi = icRT, \quad (1.2)$$

这里 π 是以巴为单位的渗透压， i 是每分子的颗粒的平均数[解离的化合物其渗透压高 ($i > 1$)，因此电解质比非电解质的化合物渗透压高]， c 是溶液的浓度 (mol ml^{-1})， R 是气体常数 ($8.314 \text{ 焦耳} \cdot \text{克分子}^{-1} \cdot \text{度}^{-1}$)， T 是绝对温度(开氏温度)。具有相同渗透压的溶液相互称为等渗。具有比另一种溶液渗透压高的溶液是高渗的；具有比另一种溶液渗透压低的溶液是低渗的。

由于水的自由能取决于温度，所以虽然当两个细胞或两个组

织之间的温度一致时,扩散作用不会发生,但是当两者之间的温度发生差异时,则会引起扩散作用,这个过程叫热扩散。电势的局部差异也可引起水的扩散作用,即电渗透。这是一种由于保持电势的平衡,而产生的水分子的单方向运动所引起的水的扩散作用。压力梯度也能引起水的自由能梯度,这导致了沿着梯度的水的集体流动。

大多数植物组织的成熟细胞里包含液泡。液泡由原生质体包围,它经常含有无机盐、糖、有机酸和它们的盐类、蛋白质等的水溶液。这种具有液泡的细胞服从上面所讲的过程。液泡的溶液和细胞外围的溶液是两种溶液,细胞质的外层为一半透性膜,而细胞壁对于大多数化合物则是完全可以透过的。如果液泡溶液的渗透压高于外围溶液的渗透压,那么水分进入液泡的渗透作用就会发生。于是液泡并因而而使细胞内含物作为一个整体(整个原生质体)增加了体积。可扩展的细胞壁一直伸展到它的回复到原状的压力(regressive pressure)与溶液之间的渗透压差的数值相当时为止。于是就达到扩散平衡,渗透压由细胞壁的压力所补偿。使细胞壁扩张的膨压就和使细胞壁向内的压力相抵消。

如果液泡溶液的渗透压低于周围溶液的渗透压,那么水分子从细胞进入介质的扩散作用就会发生。直到两种溶液的渗透压达到平衡时为止,液泡溶液将变得更浓。液泡体积减少,当然原生质体的体积也就减少。什么地方的细胞壁收缩不随着原生质体体积变化得那么充分,就可以在什么地方观察到质壁分离(外围的细胞质从细胞壁分离)。

溶液以及描述过的具液泡的细胞之渗透模型的渗透压的简易测量使得人们可以通过外部使用的溶液以压力(例如以巴为单位)来表示细胞液和整个细胞的水分状况。因此,长期以来使用了许多不同的压力术语,用了一个简单的方程式来描述植物细胞的水分状况(见表 1.1 和 1.2)。这个方程式是

$$A = B - C, \quad (1.3)$$

这里 A 表示具液泡的细胞从介质吸收水分的压力,这种压力为细

表 1.1 不同作者在方程式 (1.3) 中所使用的符号

$A = B - C$	(1.3)
$S_z = S_i - W$	(Ursprung 和 Blum 1916), 吸收力平衡 (Saugkraftgleichung), 渗透作用的平衡状况 (osmotische Zustandsgleichung) (Höfler 1918)
DPD = OP - TP, 这里 TP = WP	(Meyer 1954)
$S = O - (E + B)$	(Prát 1945)
$NIF = \Sigma IF - \Sigma EF$	(Broyer 1947)
$\psi_w = \pi + \tau + P$	(Slatyer 和 Taylor 1960)
$S = W - (P_T - P_A)$	(Walter 1963)
$\Delta W = \pi - P - \tau$	(Weatherley 1965)
$\psi_w = \psi_s + \psi_m + \psi_p$	(Kramer 等, 1966, Slatyer 1967)

(符号的解释见表 1.2)

表 1.2 水分状况的数值术语和符号

术语	符号	数值	作者
方程式 (1.3) 中 A 值:--			
水势	ϕ, ψ_w	0 至负值	Slatyer 和 Taylor (1960), Slatyer (1967)
相当的术语:			
吸取力	S	0 至正值	Renner (1915)
吸收力 (Saugkraft), 细胞的吸收力 (Saugkraft der Zelle)	S_z	0 至正值	Ursprung 和 Blum (1916)
水分吸收本领		0 至正值	Thoday (1918)
吸水压		0 至正值	Stiles (1922)
吸水张力		0 至正值	Beck (1928)
渗透吸收力势 (osmotisches Saugpotential)		0 至正值	Oppenheimer (1930)
有效渗透压		0 至正值	Shull (1933)
膨压			Curtis 和 Schofield (1933)
特殊自由能的净流入	NIF	0 至正值	Broyer (1947)
扩散压欠缺	DPD	0 至正值	Meyer (1945)
细胞的渗透当量		0 至正值	Levitt (1951)
水合度欠缺		0 至正值	Fukuda (1958)
水势	HP	0 至负值	Shmueli 和 Cohen (1954)
水势差	ΔW	0 至正值	Weatherley (1963/65)