

北美枫香主脉切断叶片的蒸腾冷却衰减和变色

王 斐

(山东省林业科学研究院)

摘要:蒸腾冷却被认为是植物的主要散热过程之一,而蒸腾冷却的衰减势必导致叶片温度的升高。本文用红外热像监测北美枫香叶片温度来研究其蒸腾冷却衰减现象。通过对北美枫香叶片局部区域的含水率、热像温度、气孔导度和 RGB 值进行微分研究,观察到了叶片主脉切断后的蒸腾衰减。用红外热像法观测到了北美枫香叶片主脉切断后明显的高温区。而且叶片的低含水率、较小的气孔导度和高叶温区域与叶色变红部位相吻合。表明持续的蒸腾冷却衰减诱发了远离水源的叶片局部胁迫区的保护性响应,且诱导断脉叶片的局部变成红或紫红色。通过对比研究发现,同样切断主脉的山茶花叶片则表现出截然不同的特征。

关键词:北美枫香;主脉切断;蒸腾冷却衰减;热红外成像;叶片气孔导度;叶变红

中图分类号:S792.99; Q945.79 **文献标志码:**A **文章编号:**1000-1522(2013)01-0072-05

WANG Fei. **Transpiration cooling failure and discoloration of major vein severed sweetgum leaf.**

Journal of Beijing Forestry University (2013) **35**(1) 72-76 [Ch, 21 ref.] Shandong Forestry Research Academy, Jinan, 250014, P. R. China.

Transpiration cooling has been considered as a dissipation process of heat energy in trees for a long time. The direct result of transpiration cooling failure should be high leaf temperature. This paper aims to study the transpiration failure by monitoring the leaf temperature of sweetgum (*Liquidambar styraciflua*) with thermography. By measuring the water content, leaf imaging temperature, leaf stomata conductance and the RGB values in local area of same sweetgum leaves, transpiration failure was observed differentially after major veins severed. According to thermography analysis, significant high temperature area was early detected on the major veins severed sweetgum leaves. There was consistence among the lower water content, smaller leaf stomata conductance and reddened leaf lamina. This suggested that the persistent transpiration cooling failure induced the protective responses in the stressed area where is farthest to the water source and cause the red or purplish red area on severed leaves. By comparison, it significantly differs from characteristics which appeared on the similarly severed sasanqua camellia (*Camellia sasanqua*) leaves.

Key words *Liquidambar styraciflua*; major vein severing; transpiration cooling failure; inferred thermography; leaf stomata conductance; leaf reddening

水所具有的特殊比热容、溶解和蒸发潜热奠定了植物蒸腾冷却的基础,而且水分蒸腾也是植物组织最有效的散热方式之一^[1]。蒸腾冷却使许多树木的温度变幅小于气温^[2-6]。在阳光直射的条件下树木通过蒸腾作用维持其温度低于受害温度值,以免遭受过量光能或热能的伤害。较低的深层土壤温度和树冠遮掩下的土壤温度本身也使得蒸腾冷却更加有效^[7],甚至有人认为在有足够的水分供应条件下,过量的光照和高温不足以对已经适应了的植物造成伤害^[8]。在水分亏缺的条件下,常观测到树木

的高叶温则不足为奇^[1]。尽管叶温受很多外界条件的影响,但它常被用作反映植物水分状态的指标;因为它与叶片气孔导度^[9-11]和蒸腾速度^[12-13]有关。因此,与通常相比,水分亏缺下的高叶温被认为是蒸腾衰减的突出表现。

测定植物温度的方法多种多样,其中热红外成像法就是其中较直观和灵敏的方法之一。热红外成像是一种可以反映叶温^[14-15]和叶片气孔导度^[16-17,9-11]等异质特征的特殊工具。Prytz 等^[13]甚至用热红外成像法监测到燕麦(*Avena sativa*)叶片非

收稿日期:2011-11-28 修回日期:2012-10-15

基金项目:国家自然科学基金项目(301170671)、山东省科技发展计划项目(2012GGB2201)。

作者简介:王斐,博士,研究员。主要研究方向:树木生态生理学、灾害气象学和光谱分析应用。Email:wf-126@126.com 地址:250014 山东省济南市山东省林业科学研究院。

本刊网址: <http://journal.bjfu.edu.cn>

均质的气孔传导性和蒸腾特性。在本研究中,应用热红外成像技术检测到了主叶脉基部切断导致的北美枫香(*Liquidambar styraciflua*)叶片局部水分亏缺和增温。结合测定叶片含水率、气孔导度等生理指标,研究了北美枫香叶基部断脉后之局部蒸腾冷却衰减和能量失衡。该部位叶色变成红或紫红色表明,蒸腾冷却衰减诱发了断脉叶片的光保护性反应,从而使叶片达到新的能量平衡。

1 材料和方法

研究在日本山口大学农学部进行,研究材料来自大学校园内若干株北美枫香树。热像温度于 2009 年生长季节观测,重复测定若干次,每次重复 2~3 次。北美枫香叶片通常具有 5 或 7 个裂片,为了便于分析,在研究中一般选择具有 5 裂片的叶片,且从右侧基部裂片开始依次编号为 1、2、3、4、5 裂片(图 1a)。为了获得同一叶片上的水势梯度,试验设计从北美枫香叶片的上部三裂片(2、3、4 裂片)的主脉基部切断。叶脉切断的位置在图 1 中用“—”符号标记。作为对比,以同样的方式从基部切断一些山茶(*Camellia sasanqua*)的叶片主脉,并进行了观测研究。

红外热像用 NEC TH7100 热红外相机(波长 8~14 μm)拍摄。该相机的测温范围为 -20~100℃,最小感温为 0.06℃。该热红外成像仪对温度的感应非常灵敏,观测时尽量地避免直接接触研究对象以免干扰温度测定。测定时手持相机于目标叶片上方 50 cm 处,调焦到清晰后进行拍摄。热像温度是利用 09:00—12:00 的自然阳光主动加温过程中测得的。测定时首先选择平展的叶片顺光拍摄一张叶温较为均匀的热像,切断叶片主脉后连续拍摄热红外图像。本研究中,热像温度被定义为用 NEC TH7100 热红外相机所配备的 Thermo-workbench II NS9200 软件读取的温度值。红外热像中一定区域的温度值是利用该软件选定待测区域后直接读取的数值。然后,以 JPG 格式将红外热像存储为 RGB 图像。文中的红外热像插图使用的叶片 RGB 图像是用 Photoshop 软件的套索工具从热像的 RGB 图像中提取而来的。

在观测研究过程中,叶脉切断后北美枫香在切口部位会迅速溢出水分且能嗅到挥发物质的特殊气味,3~5 min 后切口处水分和挥发物的溢出停止且挥发殆尽,叶片有明显的阻止水分和挥发物外泄的愈合倾向。随着时间的推移切口呈焦枯状,整个研究过程对切口未加任何处理。相比之下,切脉后山茶的切口并无明显的水分和挥发物溢出迹象,数日

后切口变褐色,而且直到观测结束为止同样未对切口进行任何处理。

文中插图所使用的叶片 RGB 数码图像是用一佳能 CCD 数码相机(IXY 6.0)顺光拍得的。图像的 RGB 值直接由 Photoshop 软件中读取。Green/Luminance (*G/L*) 值由 Photoshop 的绿(*G*)和亮度(*L*)值计算而来^[18]。

同一叶片不同部位的气孔导度是在室外晴天条件下用 SC-1 气孔计测得的。测定时首先用力甩动感应头使叶室的气体与测定环境平衡,然后将其固定在半个裂片上以自动方式测定。通常情况下每次测定重复 10 次。

叶片裂片的相对含水率用电子天平(1/万岛津 Auw220)快速称质量法测得。裂片从室外剪取之后立即放入塑料封口袋中,严密封口后待测。待所有样品采集完成后在实验室称质量。在获得裂片的鲜质量和干质量之后,相对含水率为

$$WC = \frac{F_w - D_w}{F_w} \times 100\% \quad (1)$$

式中: F_w 为鲜质量; D_w 是 90℃烘干质量。

叶片显微图像是用尼康 Eclipse-50i 显微照相系统完成的。

2 结果与分析

2.1 北美枫香叶脉特征及其对主脉切断的反应

北美枫香具有典型的掌状叶脉,有 5~7 个裂片,每裂片上有一条主脉(图 1a)。其主脉和次主脉终结在叶缘,且在主脉和次主脉之间没有连接,只有裂片间结合部位的细脉之间存在连接(图 1b)。如果某一裂片的主脉被切断,则该裂片只能通过这些细脉的连接处从未切脉的裂片获得水分;如果同时从基部切断 2 个以上相邻的裂片主脉,总会有局部叶片远离这些裂片间的细脉连接处;因此通过叶片基部叶脉切断很容易诱导北美枫香叶片的局部水分失调。尤其是那些快速伸展的幼叶(图 2a),因为与成熟叶相比幼叶叶片容积小,表皮蒸腾快。

相比之下,山茶叶片具有典型的羽状网脉(图 1c),次主脉之间在叶缘附近相互连接,而细脉在主脉和次主脉之间的间隙中相互连接。再加上叶片较厚、角质层发达以及叶表具光泽等特性使山茶叶片对基部主脉切断不敏感。这主要表现在山茶 *G/L* 值的叶尖和叶基比值之中(图 2c),即从基部切断主脉的山茶浅红色幼叶与该叶片成长到绿色成熟叶时的 *G/L* 值之叶尖叶基比值差异不明显(图 2c)($P = 0.12$)。这表明基部切脉对山茶叶片的水分输导影响不明显。水分通过次主脉或细脉连接足以满足整

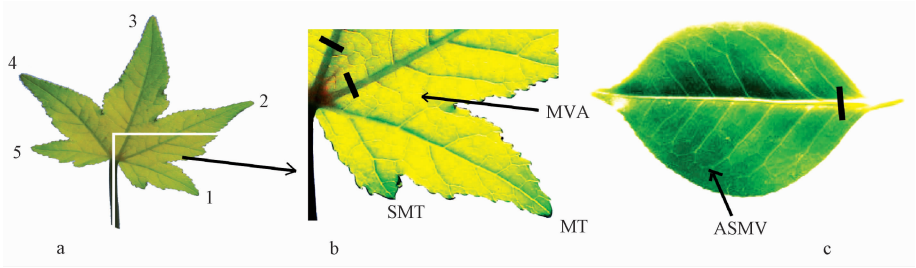


图 1 北美枫香和山茶叶脉特征

Fig.1 Leaf venation characteristics of sweetgum and sasanqua

注:a.一完整五裂片北美枫香叶,每裂片一主脉且从基部右侧标记为1、2、3、4、5;b.从北美枫香叶上分离而来的一裂片,其主脉终结(MT)、直达叶缘的次脉终结(SMT)以及裂片间的细脉节点(MVA),“—”为切脉部位;c.一完整肥厚肉质的、具羽状网脉的山茶花叶片,隐约可见其次主脉间(ASVV)和细脉间的连接。

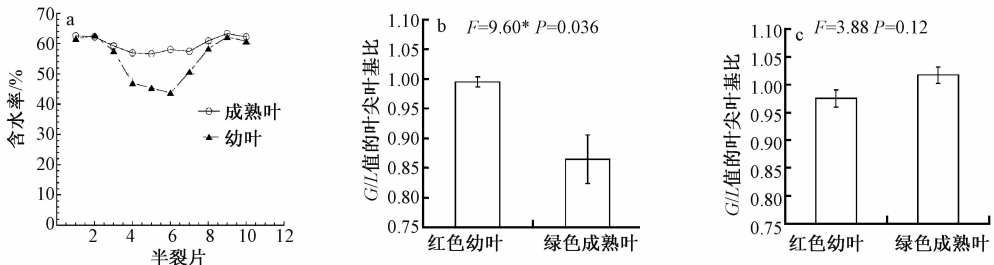


图 2 叶片主脉基部切断对水分和叶色的影响

Fig.2 Effects on water content and leaf coloration by major vein severing

注:a.在2、3、4裂片主脉基部切断后北美枫香成熟叶和快速伸展的幼叶之半裂片含水量的对比;b.北美枫香叶;c.山茶叶之红色幼叶(切脉前)及其绿色成熟叶(切脉一个月后)的G/L值的叶尖叶基比。其中山茶叶尖和叶基是从叶长轴的中间位置进行区分的;而北美枫香叶是以第2和第4主脉区分出叶尖和叶基部分。重复3次。

个叶片的水分需求。

而从基部切断2、3、4主脉的北美枫香叶片,其2和4主脉成为叶片水分传输到叶片顶部的屏障。若以第2和第4主脉为分界线将叶片分成上下两部分,基部的G/L值明显大于顶部。其红色幼叶之G/L值的叶尖叶基比在切脉前和切脉一个月后有明显的差异(图2b)($P=0.036$)。这表明具落叶属性的掌状北美枫香叶片比常绿的山茶叶片对基部主脉切断更加敏感。

2.2 北美枫香主脉切断后水分胁迫及蒸腾冷却衰减

据观测,主叶脉切断后不久北美枫香未断脉裂片(图3a)和断脉裂片(图3a)的气孔导度均出现一个持续降低的过程。未断脉裂片和断脉裂片的气孔导度之间也存在着明显差异(图3a),且断脉裂片的气孔导度值更小。在未断脉裂片和断脉裂片之间形成一个水分和气孔导度的梯度。显然,较细的未断主脉不能维持整个叶片切脉前的水势和气孔导度。此时由于水分不足而使蒸腾衰减出现在远离水源的裂片上。断脉裂片的气孔导度很低,甚至难以测出。相反,未断脉裂片上的气孔导度维持相对较高的数值(图3a),随着时间的推移其气孔导度逐渐恢复到正常数值范围。这表明较低的气孔导度来源于主脉切断而致的水分胁迫。

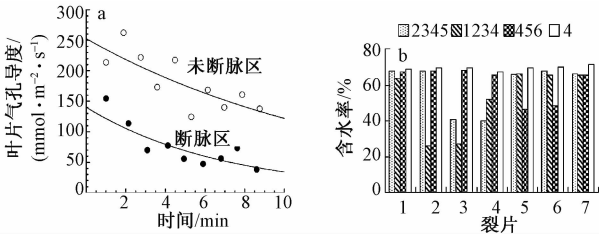


图 3 断脉后叶片水分和气孔导度的变化

Fig.3 Variation of leaf stomata conductance and water content after major vein severed

注:a.在基部主脉切断后枫香叶的断脉区域和未断脉区域的气孔导度;b.主脉2345、1234、456以及主脉4被基部切断的枫香叶各裂片的含水率。

从基部切断单个裂片的主脉时,断脉裂片和未断脉裂片之间的相对含水率只有很小的差异(图3b)。当叶片从基部切断多个主脉时,在远离未切脉的裂片上观测到了明显的低含水率,而且水分亏缺的程度在不同的裂片上表现不一。在切断2、3、4和5裂片主脉的叶片上,裂片3和4的含水率明显低于其他(1、2、5、6、7)裂片,而处于较严重的水分胁迫状态(图3b)。同理,切断1、2、3和4裂片主脉的叶片,裂片2和3的含水率较低(图3b)从而表现出严重的水分失调。显然,通过不同的主脉切断组合可以获得不同水分亏缺梯度的叶片,尤其是处于快速发育的幼叶。因此,基部主脉切断可以导致北美枫香叶片局部水分胁迫和蒸腾衰减,尤其是在盛

夏季节。

2.3 基部断脉的枫香绿色成熟叶局部高温、低气孔导度和变红

基部切断 2、3、4 主脉后,叶片上断脉裂片和未断脉裂片之间的细脉连接处成为断脉裂片水分的主要来源。切脉后在远离水源的裂片上观测到了局部的高温区(图 4b),而且与切脉前有显著的差别(图 4a)。高温区和低温区之间的温差可达 2.5℃左右,甚至更高,而且在 2、4 主脉处断脉区与未断脉区的叶温截然不同。

一些山茶叶片甚至在主脉基部切断 2 个月后的红外热像上难以观测到明显的温度差异(图 4c)。均匀的山茶叶温意味着在基部主脉切断的叶片上没有明显的水分胁迫和能量失衡的发生。与此同时,从基部切断主脉后,叶温的叶尖叶基比在山茶和北美枫香之间存在明显的差异(图 4d) ($P = 0.022$)。

因此,大量山茶叶在主脉基部被切断半年后依然正常存活如初。

伴随着水分胁迫和蒸腾冷却衰减的持续,快速伸展期切断主脉的北美枫香幼叶之高温区常出现叶焦枯症状(图 5c)。这意味着在这一区域过量的光能和高温刺激叶片将严重受伤的部位分离出去以缩减蒸腾表面积^[19];然而,在这些极端的环境外,枫香主脉基部切断一个多月甚至更长的时间内,明显地表现出叶片局部变红或变黄(图 5a),且断脉北美枫香叶的紫红色区域(图 5a)与红外热像中的高温区(图 4b)相吻合。变色部位集中在叶片横切面的上表皮和栅栏组织中,在下部海绵组织中未见红色色素的存在(图 5d),而且,这种变色与一些研究报道中涉及到的光保护特征相似^[20]。相比之下,山茶叶片几乎没有这种叶色的变化(图 5b)。

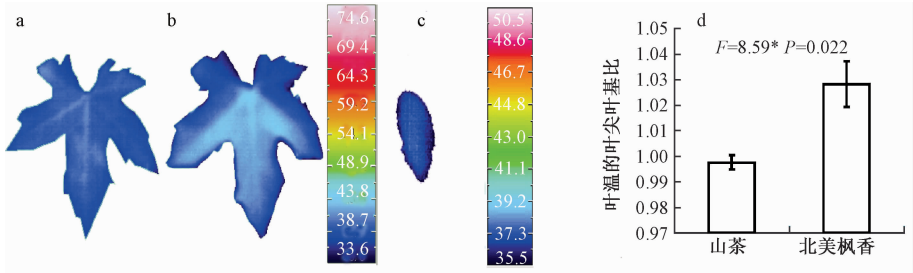


图 4 断脉后叶温的变化和比较

Fig. 4 Variation and comparison of leaf temperature after major vein severed

注: a. 切脉前拍摄的北美枫香叶片红外热像; b. 切脉后呈现明显局部高温区的北美枫香叶片的红外热像; c. 叶温均匀分布的山茶切脉叶片的红外热像; d. 主脉切断的北美枫香和山茶叶片的叶尖叶基温度比。重复 4 到 5 次。

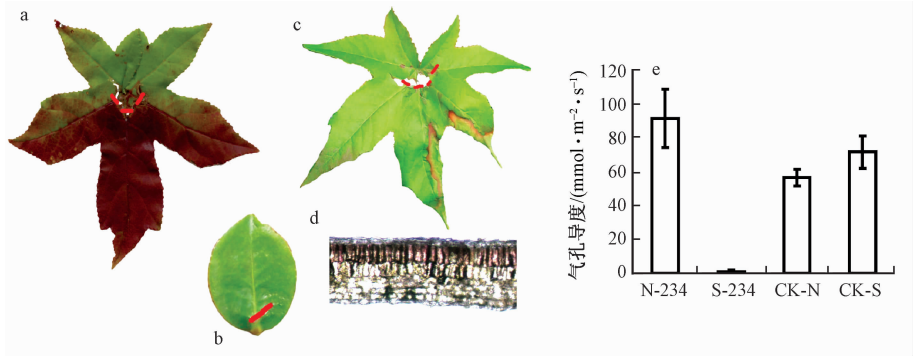


图 5 北美枫香主脉基部切断后蒸腾冷却衰减和变色的吻合

Fig. 5 Consistency between transpiration cooling failure and leaf coloration change of sweetgum after major vein basically severed

注: a. 2、3、4 主脉基部切断后表现出局部变红的北美枫香绿色成熟叶; b. 一无显著变化的山茶叶; c. 和一个切断 2、3、4、5 主脉的北美枫香嫩叶, 在第 3 和第 4 裂片上出现明显的焦枯症状; d. 北美枫香变为红或紫色之叶片的横切面显微图像; e. 2、3、4 主脉基部切断的北美枫香叶绿色区域之气孔导度和红色区域的气孔导度, 以及未切断主脉的北美枫香叶的对应部位之气孔导度; 气孔导度测定重复 3 次。

在基部切断 2、3、4 裂片主脉之北美枫香叶片的断脉裂片上,气孔导度值很小且与未断脉的裂片相比存在显著的差异($P < 0.001$)(图 5e);然而,这种差异未出现在未切脉的对照叶片上,对照叶片的气孔导度甚至显示出不明显的逆趋势(图 5e)。说明断脉叶片上存在局部的水分胁迫和蒸腾衰减且最终

诱发局部的叶色变红。

3 讨 论

不同树种具有异样的叶脉系统、表皮、气孔和叶肉组织结构,对主脉基部切断的反应同样有很大差异。落叶的北美枫香掌状叶片与常绿树种山茶叶片

的对比就非常具有代表性。这也是树木对极端环境的多样适应性的一种表现^[21]。充分理解和把握这些特性对于我们更好的栽培、管理和利用这些树种具有重要的意义。

作为植物或树木的一种重要组成成分,水分参与其能量代谢在很大程度上通过蒸腾作用实现的。有许多报道发现在水分亏缺条件下气孔关闭且蒸腾冷却失调^[10-13],这与北美枫香主叶脉切断后测得的气孔导度结果相似。从基部切断枫香叶多条主脉后气孔导度的降低和两极分化表明叶片对主脉切断有一个适应的过程。在水分胁迫达到一定的临界阈值后甚至会分离部分受害严重的部位而发生局部焦枯,其余部位则逐步恢复正常。

特殊的掌状叶脉和裂片间的独立性使北美枫香叶比常绿的山茶叶对基部切断主脉更加敏感。在基部切断多个主脉时,局部高温发生在北美枫香叶片上,尤其是在阳光直射或暑热天气条件下。持续的光照加温增加了断脉区和未断脉区的叶温差异,叶温的这种镶嵌分布特征更易于用红外热像来检测。断脉叶片温度梯度的存在使得热像拍摄更容易且误差较小。同一叶片上断脉和未断脉裂片之间的可比性远远高于不同叶片热像间绝对温度值的比较。

本研究应用红外热像测温技术测得北美枫香断脉叶片上局部的高叶温,表明切断主脉的北美枫香叶上存在水分胁迫和蒸腾冷却的差异。北美枫香只在叶片上表皮及其相邻的栅栏组织变红且断脉后的高温区域与叶色变红区相吻合,说明蒸腾冷却衰减诱发了其光保护过程和叶片局部变色。意味着光保护机制易发生于持续水分胁迫或蒸腾冷却衰减的条件下。

致谢 本研究是在日本山口大学农学部环境生态学研究室完成的。在此对相关的老师和同学表示感谢。

参 考 文 献

- [1] FITTER A H, HAY R K M. Environmental physiology of plant [M]. Landon: Academic Press, 2002:231.
- [2] CLEMENTS H F. Significance of transpiration [J]. Plant Physiology, 1934, 9: 165-172.
- [3] GATES D M. Transpiration and leaf temperature [J]. Annual Review of Plant Physiology, 1968, 19: 211-238.
- [4] LANGE O L, KAPPEN L, SCHULZE E D. Water and plant life [M]. New York: Springer-Verlag, 1976: 143-145.
- [5] THOMAS M, RANSON S L, RICHARDSON J A. Plant physiology [M]. 5th ed. London: Longman Group Limited, 1973: 304-306.
- [6] LEVITT J. Responses of plants to environmental stresses [M]. London: Academic Press, 1972:276-280.
- [7] ROSENBERG N J. Microclimate: The biological environment [M]. London: Jone Wiley & Sons, Inc, 1974: 68,153.
- [8] MANSFIELD T A, JONES M B. Photosynthesis: leaf and whole plant aspects [M]. Basingstroke: Macmillan Press LTD, 1976: 315-316.
- [9] CHAERLE L, CAENEGHEM W V, MESSENS E, et al. Presymptomatic visualization of plant-virus interactions by thermography[J]. Natural Biotechnology, 1999, 17: 813-816.
- [10] GRANT O M, CHAVES M M, JONES H G. Optimizing thermal imaging as a technique for detecting stomatal closure induced by drought stress under greenhouse conditions [J]. Physiologia Plantarum, 2006, 127: 507-518.
- [11] JONES H G. Use of thermography for quantitative studies of spatial and temporal variation of stomatal conductance over leaf surfaces [J]. Plant Cell Environment, 1999, 22: 1043-1055.
- [12] JONES H G, LEINONEN L. Thermo imaging for the study of plants water relation[J]. Journal Agricultural Meteorology, 2003, 59(3): 205-217.
- [13] PRYTZ G, FUTSAETHER C M, JOHNSON A. Thermography studies of the spatial and temporal variability in stomatal conductance of *Avena* leaves during stable and oscillatory transpiration[J]. New Phytologist, 2003, 158: 249-258.
- [14] OMASA K, TAKAYAMA K. Simultaneous measurement of tomatal conductance, non-photochemical quenching, and photochemical yield of photosystem II in intact leaves by thermal and chlorophyll fluorescence imaging[J]. Plant Cell Physiology, 2003, 44(12): 1290-1300.
- [15] OMASA K, TAJIMA A, MIYASAKA K. Diagnosis of street trees by thermography: Zelkova trees in Sendai City [J]. Journal of Agricultural Meteorology, 1990, 45(4): 271-275.
- [16] GRANT O M, TRONINA L, JONES H G, et al. Exploring thermal imaging variables for the detection of stress responses in grapevine under different irrigation regimes [J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(4): 815-825.
- [17] CHAERLE L, VAN DER STRAETEN D. Imaging techniques and the early detection of plant stress[J]. Trends Plant Sci, 2000, 5(11): 495-501.
- [18] WANG F, YAMAMOTO H, IBARAKI Y, et al. Evaluation ginkgo leaf necrosis and asymmetric crown discoloration induced by typhoon 0613 with RGB image analysis[J]. Journal of Agricultural Meteorology, 2009, 64(1): 27-37.
- [19] WANG F, YAMAMOTO H, IBARAKI Y. Transpiration surface reduction of kousa dogwood trees during seriously losing water balance[J]. Journal of Forestry Research, 2009b, 20(4): 337-342.
- [20] HUGHES N M, MORLEY C B, SMITH W K. Coordination of anthocyanin decline and photosynthetic maturation in juvenile leaves of three deciduous tree species[J]. New Phytologist, 2007, 175: 675-685.
- [21] WANG F, YAMAMOTO H, IBARAKI. Responses of some landscape trees to the drought and high temperature event during 2006 and 2007 in Yamaguchi, Japan [J]. Journal of Forestry Research, 2009c, 20(3):254-260.

(责任编辑 赵 勃)