

40%的甲氧基转化为 $\text{CO}_2$ ,侧链的 $\text{C}_1$ 和 $\text{C}_3$ 的氧化则较慢。侧链 $\text{C}_2$ 和环上的碳氧化了20%。土壤有机质组分分析结果表明,环上已标记的大多数碳用在胡敏酸的合成。

嫌气性细菌不能解聚木质素,只能氧化简单的酚。木质素能被微生物分解为 $\text{CO}_2$ ,但它的分解比所有其他植物残体慢。培养半年后,氧化逐渐减慢。甲基的分解很慢,而环上的碳大部分早已存在于腐植质组分中(主要在胡敏酸中)。木质素的分解比土壤胡敏酸及真菌黑素慢。真菌黑素是许多土壤低

等真菌的生命活动过程中形成的,它积累在细胞壁内,或分泌出土壤溶液中。真菌用次生物质形成的酚、蒽醌和萘醌参予真菌黑素的形成。类胡萝卜素、氨基酸和氨基糖的衍生物也参予它的形成。真菌黑素积累在细胞壁后,它进一步的分解非常缓慢。因此,黑素本身比黑素化真菌细胞稳定得多。

摘译自苏联“国外农业”

1981年第三期

曾广骥摘译

## 大豆蒸腾作用与叶面积、根长 以及土壤含水量的关系

B. W. Eavis H. M. Taylor

### 摘 要

我们在依阿华州 Ames 附近的田间,用100、162公升的容器种植大豆[Glycine Max (L.) merr. 'Corsoy'],测定其一个吸水周期内根长(RL)和叶面积(LA)的比值对蒸腾强度及叶片水势的影响。

Clarion 粘壤表土(典型的 Hapludoll)上,以两种肥力水平配合两种灌溉处理,其RL/LA的比值各有差异。早周期开始时由于两种容器的大小不同,它们的贮水量是不同的。容器内茎秆周围加上覆盖,以防水分蒸发。

蒸腾强度,以一定时间内的容器总重之差来计算。以植株顶端小叶的长、宽计算几天内的叶面积,并以压力室法测定叶水势。收获时测定根长。

容器中的总蒸发量(厘米<sup>3</sup>/日)随叶面积的增加而直线上升,而蒸腾强度(厘米<sup>3</sup>/厘

米<sup>2</sup>/日)随土壤含水量的降低而直线下降。但在任何含水量情况下,根长对蒸腾强度的影响并不显著( $P = 0.95$ )。当特殊处理的RL/LA比值增加时,每米根的吸水率相对的降低。土壤含水量相同时,植株的总根长与每米根的吸水率之间的反比关系,使植株维持稳定的叶水势(不考虑RL/LA的比值)。

### 材料与方法

本试验是在依阿华州 Ames 以西七公里的田间做的。8个聚丙烯圆筒,直径为43厘米,底面密封。其中4个的筒高为69厘米(100公升),置于地面,另4个筒高为112厘米(162公升),把下部43厘米埋于地下。这样,露出地面的所有筒高都是69厘米。用可以摘下的玻璃纤维罩套在筒上,割掉周围的草。

每筒均装上 Clarion 土(典型的 Hapludoll 土与壤土相混合,加水使湿润)的表土(40% > 50", 35% = 50~2", 25% < 2")。土

壤装满后加以压实,使容重约为1.14克/厘米<sup>3</sup>。在15厘米表土中施以肥料(以每公顷施N.P. K6.7、2.9、5.9千克为低施肥量;以低量的4倍为高施肥量)。一个以土壤容积、施肥水平和灌水的2×2×2复因子组合中,总根长与总叶面积之比的变幅往往很大。两种土壤容积就足以获得总根长相等,而根密度不同。

1979年6月3日播了接过种的种子(品种Corsoy)。每筒播10粒,出苗后选择生长一致的定5株。筒用聚丙烯罩罩上,并为每株剪一个小口,用掩闭纸带(可控制筒面水分蒸发,但不十分影响通气)封闭植株与小口之间的空隙;以防雨水进入,但可通过可关闭的小口进行灌溉。

将灌过水的四个筒称重,从7月2日~7月29日,灌水9次,补水至田间持水量。除了干旱处理期间,每称重后都要加充足的水,使其平均绝对含水量达到22%,大致相当于-0.3巴土壤水分势( $\psi_s$ ) (Portas和Taylor, 1979)。7月29日精密试验开始以后,所有的筒均未加水。

7月2日开始详细测定叶面积,获得叶面积的常规数据。从7月2日至精密试验终了一直测定所有叶子上顶端小叶的长(L)和宽(W)。根据连续测得的叶面积计算叶面积增长率。试验末期,用光学测面仪(Hatfield等, 1976)测定了13株的落叶面积。根据叶子的长、宽计算出以前各时期叶面积的回归

方程式,得出其回归系数为 $L_A = 3.96 \pm 1.8 \Sigma LW$  (顶端小叶),最大误差为2.4%。早周期内的1400~1600小时,用不遮阴的、充分展开的幼叶测定叶水势三次。

8月10日开始收获,此时叶子已停止生长,并且第一筒的植株已开始落叶,并以同样的标准确定其他7个筒的收获日期。8月16日收获完毕。每筒的土经2毫米筛子冲洗,把各筒的根群分别装入已知容量的一样的口袋里。先确定一个有一定容量的副样,用改装激光光源的Rowso和Phillips (1974)的测根长的仪器测定副样的根长。总根长,由副样的根长乘相应的两个湿根容积的比值而得。7月29日至8月17日早期末的根长和叶面积的比值,就是用这种方法计算的。

收获时每筒的根密度相当一致。

蒸发皿系数的依据取自气象局A级蒸发皿,皿就设在离试验现场大约三公里的地方。

## 结 果

本试验前一阶段8个处理的结果,根与叶面积的比值分为4个等级,可用来测定根系的变化对蒸腾和水分吸收的影响。低肥、缺水的植株收获时每筒的平均叶面积为5400厘米<sup>2</sup>,平均根长为6890米,而高肥足水的每筒平均叶面积和根长分别为11300厘米<sup>2</sup>和5640米。各筒的根密度的变化范围为3.66~7.45厘米/厘米<sup>3</sup> (表1)。

表1 早期中5次叶面积测定及早期末的根长

处 理	筒 深 (厘米)	肥料水平 (N.P.K)	供水条件	每 筒 的 叶 面 积 (厘米 <sup>2</sup> )					根长(厘米) <sup>±</sup>	早处理末根 长厘米/叶面 积厘米 <sup>2</sup>
				7.29	8.3	8.6	8.9	8.10~8.18 <sup>+</sup>		
1	69	高	足	1249	13983	14090	13032	12673	49600	39
2	69	低	缺	4931	5719	6040	5949	5311	745200	140
3	69	低	足	6767	7451	6772	6989	6409	507700	79
4	69	高	缺	5991	7913	8210	8016	7531	419300	56
5	112	高	足	9274	11237	11323	10324	9945	631300	64
6	112	低	缺	4675	5359	6240	6270	5551	632300	114
7	112	低	足	7056	9074	9370	9072	8394	664600	79
8	112	高	缺	6513	8320	8745	8471	6352	592500	86

<sup>+</sup>, 以8月10日~8月18日出现的叶的面积表示收获时的叶面积;

<sup>±</sup>, 收获时的根长。

表 2

表 1 中的各处理在旱周期 5 个阶段的蒸腾强度

蒸腾强度 (厘米/日)	时间 (月/日)	7.29~8.3	8.3~8.6	8.6~8.9	8.9~8.12	8.12~8.16
处 理						
1		2105	798	393	+	+
2		1179	1023	726	363	363
3		1470	877	575	272	395
4		1706	1028	605	181	+
5		2195	1724	363	363	+
6		1252	1300	998	574	590
7		1905	1179	998	212	408
8		1832	847	605	242	522

+ 已收获

5 个干旱阶段的植株蒸腾强度列于表 2。7 月 29 日旱周期开始时的土壤衬质势为  $-0.3$  巴。开始的 5 天 (7 月 29 日~8 月 3 日), 7 个筒的蒸腾强度大致与叶面积直线相关 (图 1)。可见, 在露天环境条件下, 不同冠形或叶子遮阴, 对这 7 个筒的单位叶面积的蒸腾作用没有实质性的影响。然而, 第 8 个筒 (叶面积最大的处理 1), 每单位叶面积的蒸腾强度就比较低 (见图 1 的箭头), 我们认为, 这是由于当时的土壤平均含水量较低所致 (表 3), 这一点可由叶水势的测定和以下的结果来证明。

8 月 2 日测定植株的水分势, 8 月 4 日

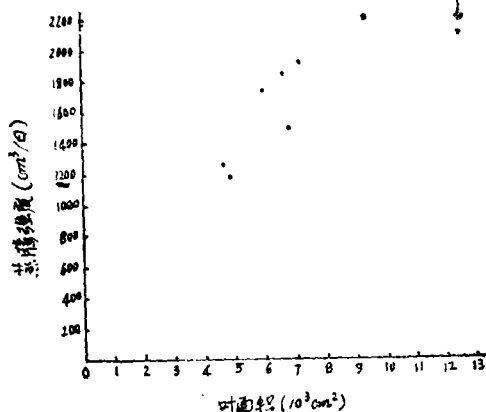


图 1 1976 年 7 月 29 日~8 月 3 日高含水量下, 大豆叶面积对其蒸腾强度的影响。箭头说明见本文。

表 3

表 1 中的各处理对平均土壤含水量 (厘米<sup>3</sup>/厘米<sup>3</sup>×100) 的影响及 5 个吸水期中 A 级皿的蒸发强度 (厘米/日)

采样时间 (月、日)	处 理								皿 蒸 发 强 度
	1	2	3	4	5	6	7	8	
7.29~8.3	21.3	23.6	22.9	22.3	21.7	22.6	21.2	18.8	0.76
8.3~8.6	14.7	19.2	18.0	16.6	16.6	19.4	17.1	15.0	0.77
8.6~8.9	13.2	16.6	15.8	14.1	14.7	17.2	15.3	13.8	0.80
8.9~8.12	+	14.9	14.5	13.0	14.0	15.7	13.9	13.0	0.64
8.12~8.16	+	13.7	13.6	+	+	14.4	13.2	12.2	0.65

重复测定 (表 4) 一次。8 月 2 日处理间无大差异。在附近田间生长的、水分供应良好的植株上也测得了类似的叶水势。

叶面积最大的筒 (含水量最低), 8 月 4

日 (1530~1600 小时) 的叶水势上升为  $-13.9$  巴, 而其它 7 个筒为  $-9.9 \sim -11.6$  巴。到 8 月 6 日, 前者为  $-18.4$  巴, 后者为  $-11.9 \sim -15.3$  巴。不同吸水期 A 级皿的平均蒸发量

表 4

表 1 各处理三个午后植株的水分势(压力室)

水 势(巴) 处 理 测 定 时 间	1	2	3	4	5	6	7	8	$\bar{x}$
8 月 2 日 (1445~1515小时)	-13.0	-13.1	-12.6	-11.6	-12.1	-12.1	-12.2	-12.3	-12.4
8 月 4 日 (1530~1600小时)	-13.9	-9.9	-10.2	-10.7	-11.6	-10.5	-11.1	-10.1	-11.0
8 月 6 日 (1345~1415小时)	-18.4	-14.0	-14.3	-13.4	-14.8	-11.9	-14.6	-15.3	-14.6

为  $0.64 \sim 0.84$  厘米<sup>3</sup>/厘米<sup>2</sup>/日(表 3)。在早周期的 5 个阶段中,每筒的蒸腾作用在不断下降。

综合一下表 1、表 2 和表 3 的数据,每个时期各处理的土壤平均含水量和蒸腾强度之间明显地存在着相关性(图 2)。当土壤含水

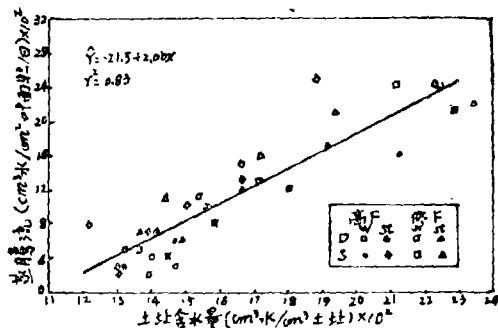


图 2 植株在不同肥料(F)水平、深(D)浅(S)的容器、常灌水(W)和缺水(St)情况下,土壤含水量对其蒸腾强度的影响。

量不甚受根系的长度或密度的影响时,每单位叶面积的蒸腾流看来几乎与其土壤含水量呈直线相关。单位容量含水量在 15% 以上时(土壤衬质势大约为 -6 巴,Portas, Taylor, 1976),每单位叶面积的根长最小的处理,其根吸收率(水厘米<sup>3</sup>/根厘米/日)最大。大于 15% 的任何土壤含水量情况下,根吸水率确实随根长/叶面积比值的增加而相应地降低(图 3)。

下一步我们分析的数据,要从统计学上确定这些因素影响于蒸腾强度的显著性上的差异。把表 1、2 和表 3 的数据归纳为两个直线复相关的回归方程形式:蒸腾强度 =  $A_0 + A_1$ 根长(厘米) +  $A_2$ 叶面积(厘米<sup>2</sup>) +  $A_3$ 皿蒸发量(厘米/日) +  $A_4$ 土壤含水量水厘米<sup>3</sup>/土

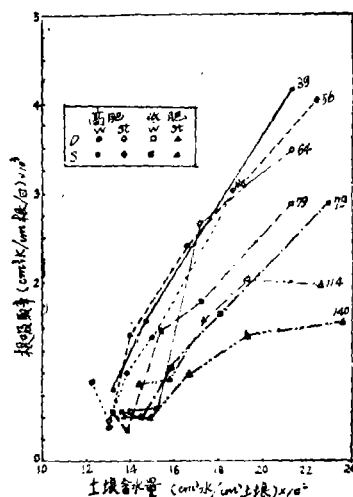


图 3 土壤含水量对根表观吸水率的影响。数据趋势线附近的数字是根长和叶面积的比值(厘米根/厘米<sup>2</sup>叶面积)。处理的图例已于图 2 中说明。

壤厘米<sup>3</sup>) +  $A_5$ 筒的大小(厘米<sup>3</sup>)。两个方程式,只是计算根长的方法不同。一个把收获时的根长做为收获以前的根长代入,显然是高估了前期的根长,而另一个是把收获期的叶面积与根长的比值当做整个吸水期的比值代入。根据收获时对根的调查,我们认为当土壤含水量达到较低一级时其根长不如叶面积下降的那么快。这种方法,在个别叶面积最大的处理中恐怕就要低估其根长。因此这两个方程的计算方法都有可能把收获前的根长当成实际根长。

方程式中的叶面积和土壤含水量,均为极显著( $P > 0.01$ ),而根长、皿蒸发量和筒的大小则不显著( $P < 0.05$ )。在前几个吸水期中,不管代入哪个根长,其显著性水准相同。皿蒸发差异不显著,也许与其变幅范围相对

地窄有关。

把差异不显著的部分去掉, 直线回归方程的蒸腾强度(厘米<sup>3</sup>/日)成为:

$$-2114.24 + 0.06465$$

叶面积(厘米<sup>2</sup>) + 150.04 容积土壤含水量% (100厘米<sup>3</sup>水/土壤厘米<sup>3</sup>)。

## 讨 论

土壤含水量高时, 每筒的蒸腾强度随叶面积的增加而增加。看来支配蒸腾作用是叶子的特性, 而不是土壤或根的特性。在本试验中任何一种叶面积, 其蒸腾作用又都随土壤含水量的减少而逐渐降低, 根系的长度和密度都未能改变这种关系。所以方程中这些参数的必要性还未得到证实。

我们的结果可以有以下的几种解释。

1. 最简单的一种解释是, 本试验中各种不同含水量及根长和叶面积的比值, 叶肉细胞和大气之间的水流阻力为最大; 土壤、辐射根及木质部的阻力都比叶子的阻力小。那么每厘米根的吸水量应与蒸腾强度及根长相适应。但这种解释存在两个矛盾。第一, 我们每天上午测定的叶水势迅速下降到-10巴, 表明叶下的一些部分有很大的阻力。第二, 蒸腾作用随土壤含水量的降低而降低。植物通过土壤中的根吸收其所需要的水分, 所以与湿土接触的根的长度在给植株顶部供应水分和维持气孔开张方面起很重要作用, 特别是因为大豆自身不能调节渗透势。

2. 根和土壤的阻力制约吸水率。但是, 根据我们是否认为所有的根表面都同样地吸收水分, 还是多少受某特定位置的限制, 可能有不同的解释。假如每单位根长的吸水量是一样的, 木质部的阻力又微不足道, 那么我们的试验结果表明: 土壤含水量相一致时, 每个筒里水流在径向通道(土壤中根和根组织到木质部的通道)受到的总阻力也是相同的, 但某个特定部位所受的阻力(每单位根长的阻力)却是不同的。这一点可由图3来确定, 该图中的输导率函数(即阻力的反函数)

是已知的。

从土壤到木质部的水压传导率( $K_{sys}$ , Taylor 和 Klepper, 1975)在7月29日~8月3日计算。假设木质部和叶子的平均水势相同, 并且是表4中数字的 $\frac{1}{2}$ , 则此水压传导率就相当于 $10^{-7}$ 厘米/日。因为湿土的水压传导率( $K_{sys}$ 的一个组成部分)的大小顺序比 $K_{sys}$ 的大, 土壤对阻力的作用似乎大于根系的作用。试验结果也表现 $K_{sys}$ (适于高含水量的)随流速的变化而变化。所有处理的结果说明, 单位根长的流速与其阻力的乘积不变。这一结果与许多研究者的如下结论是一致的: 根的阻力随流速的加大而减少。

3. 还可以用假设的方法解释我们的结果: 假如水分的吸收主要受根顶端伸长部分的制约, 那么‘幼’根的长度, ‘幼’根之间和幼根周围的水势梯度与水的阻力将左右植株对水分的吸收。如果只有‘幼’根才能吸收水分, 那么吸水过程中土壤中水的阻力可能起重要的限制作用。

4. Herkolrath 等人1977年提出, 吸水率受与土壤水膜直接接触的那部分根表面的制约。这可以解释为什么我们所看到的土壤含水量降低时蒸腾强度普遍下降。但难以解释为什么根长和叶面积的比值对蒸腾强度不起作用这一事实。

在我们所获数据范围内, 我们的结果表明, 生长着的植株总根长(土壤含水量一致时)对于蒸腾作用无关紧要。那么土壤含水量又为什么能制约蒸腾作用, 这仍是一个未解决的问题。不论这些问题有关的机制如何, 力图增加根长和叶面积的比值, 在我们的试验中既不能增加蒸腾率, 也没有增加叶水势。进一步研究植株对水势梯度和水的阻力的限制作用是很重要的。

宋英淑摘译自 **«AGRONOMY  
JOURNAL» May-June  
1979 P441~445**

王颂康校