

文章编号: 1000-4025-(2001)06-1263-08

干旱下植物气孔运动的调控*

张岁岐¹, 李金虎², 山 仑¹

(1 中国科学院、水利部水土保持研究所, 西北农林科技大学黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家开放实验室, 陕西杨陵 712100; 2 宝鸡农业学校, 陕西宝鸡 721006)

摘要: 概述了植物气孔对大气干旱和土壤干旱的反应, 认为植物气孔对大气干旱的反应并不是一种反馈机制; 并就干旱条件下植物气孔运动的水力学和化学信号调控机制进行了简要论述, 认为虽然化学信号调控干旱下气孔运动更为广泛, 但 ABA 不是唯一的化学信号, 水分关系影响了信号的产生、运转和气孔对信号的敏感性, 干旱条件下水力学和化学信号共同调控着植物的气孔运动。

关键词: 干旱; 植物气孔; 气孔控制

中图分类号: Q945.17 文献标识码: A

Regulation of the plant stomatal movement under drought condition

ZHANG Sui-qi¹, LI Jin-hu², SHAN Lun¹

(1 Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, State Key Lab. of Soil Erosion and Dryland Farming on Loess Plateau, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 Baoji Agriculture School, Baoji, Shaanxi 721006, China)

Abstract: The responses of plant stomata to air drought and soil drought, and the mechanism of hydraulic signal and chemical signal in regulating plant stomatal movement under drought condition were discussed briefly. Author pointed that the responses of plant stomata to air drought is not a feed-forward manner in fact, ABA is not only chemical signal, and plant stomatal movement are regulated by hydraulic and chemical signal together.

Key words: drought; plant stomata; control mechanism

* 收稿日期: 2001-04-11; 修改稿收到日期: 2001-07-16

基金项目: 国家重点基础研究发展规划专项经费资助项目(G1999011708)。

作者简介: 张岁岐(1966-), 男(汉族), 博士, 副研究员。主要从事作物抗旱生理研究。

陆生植物在其长期进化过程中所形成的特有的气孔结构作为植物与环境之间气体和水分交换的门户,既避免了干旱下植物水分的过度散失,又保证了植物光合作用的进行,因而在植物生命活动中起着极其重要的作用,长期以来一直受到人们的极大重视。目前随着世界人口的增加,世界范围内水资源供需矛盾的日趋尖锐,如何提高这种情况下作物的生产力以达到对有限水资源的高效利用已成为一个全球性问题。干旱下植物气孔运动调控机制的阐明不仅对深入探讨植物适应环境的机理、植物与环境之间的关系,而且对于解决上述问题都具有重要的理论和现实意义。

1 气孔对干旱的反应

1.1 气孔对大气湿度(大气干旱)的反应

当空气相对湿度下降,而叶片水分状况并未改变时,气孔导性下降,蒸腾降低,这种气孔的湿度反应不同于土壤水分的胁迫反应。气孔较早关闭防止了叶子可能发生的水分亏缺和水势下降,因而将这种气孔反应称为前馈式反应(feed forward manner)或“预警系统”^[2]。很明显,气孔的这种反应可防止植物体内过度的水分亏缺,特别对于那些生长在周期性高蒸发地区的植物和那些抗脱水能力弱的植物以及还没有适应干旱的植物,尤其在植物的关键发育阶段如花芽形成和花粉形成期。

Lange 等(1971)用气孔周边蒸腾(Peristomat al transpiration)来解释气孔对大气湿度的反应,他认为在环境 VPD 下,保卫细胞通过表皮蒸腾失水,而这种水分损失主要由周围的表皮或(和)下表皮腔来弥补,他假定在水分亏缺增加的保卫细胞上,这种水流阻力是气孔周边蒸腾的函数^[3]。按照这种解释,许多人企图验证这种气孔周边失水及其对保卫细胞膨压的影响^[4]。Fernsch 和 Schulze(1988)在紫鸭拓草上用压力探针技术(Pressure Probe)证实周边蒸腾不能解释气孔的湿度反应,因为在黑暗中当湿度改变气孔关闭时,表皮膨压仍维持不变,而在光下表皮膨压与蒸腾成负相关^[5]。Nonami 和 Schulze(1989)对不同叶组织层水分关系参数的进一步调查发现:表皮细胞的膨压总是低于叶肉细胞的膨压,且与表皮细胞的渗透势低于叶肉细胞相对应,因此他们推测在这种情况下水分的蒸腾主要来自于叶肉细胞,气孔的周边蒸腾并非以前所说的那么重要^[6]。他的进一步的实验发现:叶肉细胞膨压最高,保卫细胞与表皮细胞膨压类似,当空气湿度降低时所有细胞膨压均降低,而当 RH 升高时,所有细胞膨压均升高。与表皮和叶肉细胞相反,仅有保卫细胞渗透势有所变化,所有情况下叶肉细胞水势最低,表明水分蒸发主要在叶肉细胞。电子显微镜解剖结果也证实了上述结论,镜检显示在紫鸭拓草上有一个由外部向气孔腔扩展的内部角质层覆盖了保卫、付卫细胞内侧甚至表皮细胞的大部分,这种内部角质层的扩展在表皮细胞和叶肉细胞的过渡带中止。很明显,在蒸腾期间保卫细胞和付卫细胞的蒸腾损失由于表皮角质层覆盖而明显减少,水分蒸发主要产生于叶肉细胞的细胞壁^[7]。因此,Schulze(1993)通过对细胞水分关系、气孔运动间关系的研究,认为当空气湿度下降时蒸腾速率的降低可能来自于在高的叶肉蒸腾速率下表皮细胞吸水的停止,使得保卫细胞膨压的降低大于叶肉细胞膨压的降低,从而引起气孔关闭^[8]。由上述结果分析可知气孔对空气湿度的反应不是由周边蒸腾所引起的,气孔的湿度反应也不是一种前馈调节,虽然低湿度下整个叶片的水分状况并未发生变化,但在气孔复合体内由于叶内部水流变化引起了细胞水分关系的改变。因此,气孔对空气湿度的反应是一个似乎是前馈调节的反馈控制(feed-back manner)机制,当然,这种反应亦受生理调节的影响^[9],ABA 与此反应可能有关^[10],叶内水分关系的改变诱导了叶内 ABA 的重新分配^[37]。

1.2 气孔对土壤干旱的反应

气孔对土壤水分胁迫反应的传统观点认为气孔开度受植物水分状况调节,是一种反馈式反应。当土壤变干时,植物的水分供应减少,叶水势下降,膨压随之降低而引起气孔关闭,在气孔器的细胞水平上已经证明在对 VPD 反应过程中会产生这种反馈控制^[8],然而在整株水平上并不是所有植物都存在这种气孔的反馈反应。已有研究证明有些植物如甜菜、向日葵、高粱等在干旱期间水分状况有明显变化,叶片水分状况与气孔导度紧密相关^[11]。但在另外一些禾谷类作物上,当植株的水分状况并未受到土壤干旱的影响时,气孔即已开始关闭,如 Jones(1985)在苹果幼苗上发现:受旱植株在中午的叶水势甚至高于对

照,而且这种高水势与较低的气孔导度有关,因此他认为在这些植物上与其说是水分状况控制了叶片的气孔运动,还不如说是气孔运动控制了植物的水分状况^[22],这种气孔运动能使植株在几分钟的时间规模内调节植物与大气之间的可逆气体交换,并使其干物质生产与水分消耗间达到最优化。过去 10 多年来,已经提出了一种理论来解释这类植物在干旱下的气孔运动。该理论认为植物的气孔开度受起源于受旱根且通过植物体内的水流传递到气孔复合体的化学信号控制,现已有许多证据支持这一理论^[11]。

2 干旱下植物气孔运动的调控机制

目前关于干旱下气孔运动的调控主要有 2 种理论:一种是传统的水力学控制理论,认为干旱下植物气孔运动受叶片水分状况控制;另一种是化学信号控制理论,认为干旱下植物气孔运动受起源于受旱根且随水流传递到气孔复合体的化学信号控制。

2.1 水力信号 (Hydraulic signal) 控制理论

早在一个多世纪前,人们就发现植物的局部伤害可以诱导出快速的系统反应,然而并不清楚这种系统反应的控制机制。20 世纪 50 年代以后对植物水分关系全面深入的研究结果,启发人们把植物水分状况与植物对外界刺激的系统反应联系起来,明确了植物水分状况在外界刺激转化为植物反应过程中的重要作用,这导致了植物水力信号学说的提出。该学说认为高等植物体内具有非常发达的水分运输系统和丰富的含水量,在正常情况下植物体内的维管组织构成了一个运输效率高、速度快、阻力小的水链系统,在这一水链系统中,由根到叶的水势逐渐降低,叶片不断蒸腾失水,根则持续吸收水分,植物体内始终维持一定的水势差。当植物遇到外界刺激引起植物体内水分状况的改变时,这种水分状况的变化作为一种信号,沿着植物体内的水链系统传递到植物的其它部分,从而引起了植物的系统反应,如生长的加速等^[12]。植物水分状况与其气孔导度密切相关的结论也证实水力信号理论同样适用于干旱下的气孔控制,亦即干旱下气孔运动受水力信号的控制,当土壤干旱时,根系水势降低,对地上部的水分供应减少,根——叶水链系统内的水力特征改变如:水势差减小、水流减少、叶水势降低,从而引起植物的系统反应——气孔关闭、蒸腾降低,Malane(1991)认为控制植物系统反应的水力学信号由 2 部分组成:一为快速反应部分(膨压的作用),即压力变化的快速传递;另一部分为从受旱根系而来的水(细胞汁液)的物理流动(渗透势的作用),这是一个慢速反应过程,在植物防御反应的调节中具有重要意义;这 2 个部分共同控制着干旱下植物气孔的反应^[12]。虽然水力信号控制理论在解释某些植物在干旱下的气孔反应方面获得了成功,但如上所述,当用来说明某些植物在干旱下的气孔行为时却遇到了很大困难,这导致了化学信号控制理论的提出。

2.2 化学信号 (Chemical signal) 控制理论

该理论认为当植物受到土壤干旱时,根系作为土壤干旱的感受器而感受到干旱,并随之产生某种化学物质,随水流运转到叶片上的气孔复合体而关闭气孔^[13,14]。许多实验结果证实了该学说的正确性^[15,16],其中最著名的为 Blackman 等(1985)在玉米上进行的分根实验^[16]和 Gollan 等(1986)在向日葵上进行的加压实验^[13]。究竟是那种物质作为根源信号起作用呢?Zhang 等^[17~19]大量的研究工作证实植物内源激素 ABA 在水分胁迫下会大量累积,且能降低气孔导度、抑制生长,因而 ABA 作为一种“胁迫激素”已成为化学信号学说的核心内容。Jackson 等(1983)认为化学信息可分为正信息和负信息,负信息产生于供水根系,可促进气孔开放和生长,土壤干旱情况下其产生和运输减少,细胞分裂素 CTK 就是负信息的一个典型例子;正信息则在土壤干旱下产生,且减小气孔开度、抑制生长^[20],如 ABA,木质部汁液中的矿质组成和 pH 值或许提供了额外的信息^[22]。

2.2.1 ABA 作为根中信号控制气孔运动 现在已有大量实验结果证实:干旱下根系脱水产生 ABA 并随水流传递到叶片控制了植物的气孔导度,如在大麦、玉米^[24]、小麦^[13]、大豆^[20]、向日葵^[19]、水稻^[25]、蚕豆^[26]、苹果^[27]等数种植物上以根类为材料的研究都证明土壤含水量下降,根系 ABA 含量大幅度增加,并同时间伴随气孔导度的下降。根系是 ABA 的主要产生位点,但 Tardieu 等(1992)在田间生长的玉米上发现干旱下土壤剖面不同部位根的 ABA 含量并不相同,当整个土壤剖面的水分快要消耗完时,根系

ABA 含量才有明显增加^[24],而且其节根比种子根含有更多的 ABA。由于根系自身的生理异质性及其在土壤剖面不同深度的分布不同,因而大田条件下根系 ABA 浓度与叶片气孔 g_s 之间不存在恒定关系,这种大田情况下根系 ABA 含量的空间差异或许在控制根生长方面的作用要比其在控制气孔运动方面的作用更为重要^[29]。

由于受旱根系产生 ABA 经木质部液流运输到地上部分控制了叶片的气孔导度,因此受旱叶片 ABA 浓度应大量增加,但事实并非如此,叶片 ABA 浓度在干旱下仅稍有增加,且晚于根系 ABA 浓度的增加^[18],分根实验结果表明 g_s 降低 30% ~ 40% 以前,叶片 ABA 浓度无明显变化^[16]。Trejo 等(1991)发现仅在气孔关闭后叶片 ABA 浓度才有增加,因此他们认为叶片 ABA 浓度的增加或许是气孔关闭的结果而不是原因^[30]。他们(1993)进一步分析了 Commeline 叶表皮中的 ABA 浓度和气孔导度间的关系,发现两者存在明显相关,而用相同浓度的外源 ABA 饲喂叶表皮和叶片时,表皮的气孔关闭了 76%,而叶片的气孔仅关闭了 13%^[31]。王学臣等(1995)认为 ABA 在叶片细胞中是区隔化分布的,气孔运动可能受 ABA 再分配的调节^[29],因此田间条件下,整个叶片中 ABA 浓度与 g_s 之间的关系也不紧密。

基于上述原因,加之叶片气孔运动的调节位点是质外体,而木质部汁液直接到达质外体,因此根源信号研究从根系和叶片转移到了木质部汁液成份的研究。Zhang 等(1989)在检测受旱玉米和向日葵木质部汁液 ABA 浓度时发现,当植物部分根系经受土壤干旱时其木质部汁液 ABA 浓度迅速上升,叶气孔导度下降,当给正常供水的植株根尖饲喂 ABA 时,向日葵及玉米植株木质部 ABA 浓度也显著增加,且与气孔导度之间存在同样的相关关系^[18]。随后也有几份报告证实了这一结论^[28,30],虽然因物种不同而略有差异。这一切都说明:ABA 是木质部汁液中起抗蒸腾作用的化学物质(并非唯一的),它主要产生于根系,并随蒸腾流沿木质部导管进入叶片,调控气孔运动。

Schulze(1993)认为 ABA 不仅在木质部中从根向茎转移和在叶中重新分配,而且在韧皮部中也存在一个 ABA 的逆向流动,在植物的地上地下部之间存在一个 ABA 的无效循环,因此必须考虑是根还是叶中 ABA 浓度的增加^[8]。Schurr(1992)估算了这个循环的大小,认为在良好供水的植株上,经由木质部输入叶的 ABA 速率等于从韧皮部输出到根中的 ABA 速率,水分胁迫下经木质部的输入增加,而经韧皮部的输出维持恒定或减少,因为土壤水分胁迫影响了韧皮部物质的卸下(包括 ABA),糖浓度增加而 ABA 再循环减少,这立刻增加了叶片中 ABA 浓度而且可能比根中合成新 ABA 再运输到地上部的作用更快^[32]。

由于干旱下叶片衰老会产生大量的 ABA^[33],因此老叶中的 ABA 在这一循环中的作用值得重视。Neales 等(1991)利用去叶实验证明,受干旱胁迫植株叶片中 ABA 对木质部 ABA 具有显著贡献^[34]。Liang 等(1997)以干旱下生长的银合欢和玉米为材料,利用环割韧皮部和取掉成熟叶的方法研究了地上衰老叶中 ABA 经韧皮部向下输送的情况,发现土壤水分欠缺时木质部 ABA 浓度线性增加,而严重的干旱则阻碍根系产生 ABA 并运送进入木质部液流,当用 H₃-ABA 饲喂根系并检测时发现根 ABA 降解能力显著低于叶片,剪叶和遮阴处理能明显降低受胁迫植株木质部汁液中的 ABA 浓度,韧皮部环割实验推算受旱植株木质部汁液中 25% ~ 30% 的 ABA 来自韧皮部的向下运输,这说明受旱植株木质部汁液 ABA 浓度的增加主要是由于根系合成能力增加、降解速度减慢和向地上部运输量增加^[35]。

虽然 ABA 作为根信号控制气孔运动的证据很有说服力,也得到了很多实验的支持,但也不能忽略一些事实,如:物种间木质部 ABA 浓度与气孔导度间关系差异很大;不同实验条件下,气孔导度与木质部汁液 ABA 浓度间的关系并不一致;目前还缺乏木质部 ABA 浓度与到达保卫细胞的 ABA 浓度的关系;根系和叶片中均存在 ABA 的不同状态及 ABA 的分解及代谢,当它参与代谢时,流向保卫细胞的 ABA 与木质部中的 ABA 截然不同;木质部 ABA 浓度不仅取决于土壤的水分状况,而且与土壤的营养状况^[36]、土壤紧实度等因素有关,另外也与通过 SPAC 系统的水流量有关,因为水流量对根源 ABA 有稀释作用,而且在非常干旱的土壤上,根系对蒸腾流的贡献很小,向茎部的少量 ABA 供应也仅以根系水分倒流的方式来实现^[29]。

2.2.2 ABA 并非唯一的根系信号 ABA 作为植物的内源激素,对环境变化非常敏感,逆境下常大量累积,并调控植物的气孔反应,因此假定它是逆境信号是合理的,而且已有大量实验结果支持这一假定,

但如同 Schulze (1993) 所指出的那样, 植物对一个产生于根部且运输到茎部的信号产生反应或许很慢, 尤其在高大树木上, 水分亏缺信息传递到茎部以前或许需要几周时间(如在 100 m 高的 Sequoia 树上)^[8]。Mumms (1988) 的实验结果表明: 施用与土壤干旱诱导的体内等量的外源 ABA 于正常供水植株, 小麦叶片的气孔导度降低了 15%, 仅为土壤干旱抑制的一半^[38], 非胁迫小麦植株在用抽提出 ABA 的干旱处理木质部汁液饲喂后气孔关闭^[23], 这说明木质部汁液中的其它物质或许与 ABA 有相同的作用, 因此我们必须考虑额外的信号。

①信号物质可能是 ABA 的一个复合体。Boyer 等(1982)在许多植物中发现 ABA 可与糖共价结合形成葡聚糖 ABA^[39], Jeschke 等(1997)在蚕豆和玉米的木质部汁液中发现了 ABA 的聚合物^[40]。Bano 等(1993)在受到干旱胁迫的水稻上发现, 收集到的木质部汁液经碱水解后, ABA 含量增加了 5 倍, 这暗示着木质部汁液中自由型 ABA 只是具有更大活性中的一部份^[41]。如果假定木质部汁液中的自由型 ABA 来源于 ABA 的复合体, 则干旱下木质部汁液中的 ABA 复合体的浓度会降低, 而自由型 ABA 浓度会增加, 但事实上并非如此, Hansen 等(1999)在向日葵上的研究发现: 干旱下木质部汁液中的 ABA 和碱水解 ABA 复合物的浓度均增加, 复水后则均减少, 因此他认为干旱下木质部汁液中 ABA 复合物浓度的增加是根系 ABA 代谢的结果, ABA 复合体在干旱下的增加是气孔控制的额外信号^[42]。

②CTK 可能做为负信号参与 ABA 对气孔运动的调节。Davies 等(1991)指出有多种激素和其它生理活性物质参与了根源信号的传递^[1]。Fußder 等(1992)发现水分胁迫的巴旦杏木质部汁液中细胞分裂素 CTK 含量昼夜波动很大, 但并不与气孔导度的变化相关联^[43]。但 Bano 等(1993)在水稻上发现水分胁迫下叶气孔导度下降, 木质部汁液中的 CTK 含量下降了 4 倍, 土壤干旱影响了根中 CTK 的合成^[41]。而分根实验表明根中合成的 CTK 不能控制叶片的气孔导度^[27]。从上述实验结果可以推测干旱下根系和木质部汁液中 CTK 含量降低, 但 CTK 可能并不直接控制叶片气孔开度, CTK 和 ABA 之间平衡关系的改变或许调节了干旱下植物的气孔运动。

③pH 可能参与 ABA 对气孔运动的调节。Hartung 等(1991)指出 ABA 是一种弱酸, 它主要累积于叶片内偏碱的区域, 质外体 pH 为 5.2~6.5, 存在较多未离解的 ABA, 可以跨膜进入 pH 为 7.2~7.4 的叶肉和表皮细胞原生质中去^[44]。Wilkinson 等(1997)在 *Commelina communis* 上的研究发现木质部 pH 的增加降低了未受旱叶片的气孔开度(此时 ABA 浓度较低), 而在 pH 6.0 时相同的 ABA 浓度并未调控叶气孔开度, 他们认为高 pH 下较低的 ABA 浓度调控气孔运动的原因在于 pH 改变了叶内 ABA 的再分配和代谢^[45]。Hartung 等(1989)发现菜豆根系受水分胁迫后木质部汁液 pH 从 6.3 增加到 7.2, ABA 浓度从 2.5 $\mu\text{L}/\text{dm}^3$ 增加到 15.0 $\mu\text{L}/\text{dm}^3$ ^[46], Wilkinson 等(1998)在番茄上发现干旱下木质部汁液 pH 从 5.0 增加到了 8.0, 气孔导度降低^[47], 因此可以认为木质部汁液 pH 也是一种在土壤干旱时木质部 ABA 浓度增加之前的一个调节信号。Gollen 等(1992)发现 *Helianthus* 植株个体之间木质部汁液中的无机离子浓度差异很大, 这种差异也导致了保卫细胞对 ABA 敏感性的差异^[2]。Schurr 等(1992)在向日葵上发现干旱下硝酸盐和磷酸盐吸收的减少改变了阳离子的吸收, 木质部汁液 pH 值增加, 在这种情况下, 气孔对 ABA 的敏感性取决于木质部汁液中的电荷平衡^[32]。因此信号物质可能是这些因子的综合作用。

2.3 水力信号与化学信号共同调节干旱下植物的气孔运动

控制干旱下气孔运动的机理究竟是化学的还是水力学的之间的争论或许反映了这种现象的 2 个方面, 气孔导度由水分状况(或完全依赖于水分状况的化学信号)控制仅在某些情况下适用; 根中起源的化学信号控制气孔行为可能更为广泛(并非 ABA 1 种物质所能承担), 但这种化学信号理论也并不能解释所有情况(气孔导度对木质部汁液 ABA 浓度反应的种间或品种间差异^[48]、实验条件造成的气孔反应差异^[49]、气孔导度的日变化行为等)。因此, Tardieu 等(1993)认为: 在影响气孔行为方面, ABA 浓度和叶水势之间存在互作, 这种互作为受旱植株间或品种间气孔导度对 ABA 浓度的敏感性差异以及气孔导度的日变化过程提供了良好解释, 尽管 1 d 内木质部汁液中的 ABA 浓度相对恒定甚至有些降低, 但在 1 d 的前几个小时内气孔或许由于其对 ABA 信号的不敏感而开放, 而随着时间过程的推移, 蒸发需求造成叶水势的降低增加了气孔对 ABA 浓度的敏感性而使得气孔关闭。这种互作的原因尚不完全清楚, 一个可能的解释是 ABA 在叶内重新分配使得叶片质外体 ABA 浓度发生改变, 当叶片在 1 d 内受旱时, 使

ABA 从叶肉细胞的共质体向保卫细胞移动, 当叶水势明显降低时, 木质部和气孔复合体之间蒸腾流量的变化或许也影响了根源 ABA 在共质体和质外体间的分配^[50]; 另一个解释则是叶表皮水分状况对气孔反应产生了直接影响, 由于保卫细胞中 ABA 接受器敏感性增加或保卫细胞膨压与气孔开度之间非线性关系的存在造成了更大的 ABA 效应^[51]。由此可见根系中化学信号固然重要, 但叶片水分状况也是化学信号和气孔反应之间的中介和必要条件, 在某种程度上, 水分关系或许影响了信息的产生、转运和气孔对信息的敏感性, 可以说叶水分状况也是这一信号系统的组成之一^[52]。正如 Kramer(1988)所指出的那样, 实验条件的不同(证实根系化学信号调控气孔开度的实验多在偏低的蒸发条件下进行, 与田间的高蒸发条件有很大差异)或许夸大了根系化学信息的作用, 而忽视了叶水分状况和水流的作用^[53]。

3 结语和展望

上面对于干旱下植物气孔运动的控制机制进行了简要评述, 认为干旱下水力学信号和根源化学信号共同控制着干旱下的植物气孔运动, 但无论是水力信号还是化学信号都是干旱下的初级反应, 它们究竟引起了植物体内怎样的次级反应并从而关闭了气孔在此并没有讨论, 这或许涉及 K^+ 的作用、细胞内维管维丝的作用以及 CaM 产生的第二信使的作用, 已有众多综述对此进行了述评^[1, 54-56]。但仅就水力学和化学信号系统而言, 目前有许多问题尚不完全清楚, 如: ABA 在作物叶片内不同部位的分布、干旱下的重新分配及其控制、细胞甚至亚细胞水平上的内源激素数量及分配、活性 ABA 与非活性 ABA 之间的转化及其代谢、pH 值及矿质营养对 ABA 活性的调节、除 ABA 外其它植物激素的作用机制及其代谢、气孔不均匀关闭的控制机制、渗透调节以及维管维丝系统在干旱下植物气孔运动中的作用等问题尚需作进一步的研究。另外, 上述众多研究多在室内控制条件下进行, 与田间变动环境条件下的反应并不完全相同, 如何将控制条件下的研究成果应用于半干旱地区多变低水环境下的大田生产中以提高多变低水条件下的作物生产及其水分利用仍是一个尚待研究的问题^[57]。这些问题的进一步研究和解决, 不仅对揭示土壤缺水下根系变化如何调节地上部气孔开度、生长发育和生理变化、植物在缺水时发生适应性变化和气孔优化调节植物水分消耗, 植物适应干旱的机理等十分必要, 而且对生产实际皆有重要意义。

参考文献:

- [1] 汤章城. 水分胁迫和植物的气孔运动[J]. 植物生理生化进展, 1986, 4: 43-50.
- [2] TURNER N C, KRAMER P J. Adaptation of plants to water and high temperature stress[M]. John. Wiley and Sons., 1980: 123.
- [3] LANGE O L, LOSCH R, SCHULZE E D, *et al.* Responses of stomata to changes in humidity[J]. *Planta*, 1971, 100: 76-86.
- [4] MAIER-MAERKER U. The role of peristomatal transpiration in the mechanism of stomatal movement[J]. *Plant Cell and Environ.*, 1983, 6: 369-380.
- [5] FRENCH J, SCHULZE E D. The effects of humidity and light on cellular water relations and diffusive conductance of leaf of *Tradescantia virginiana* L. [J]. *Planta*, 1988, 173: 554-562.
- [6] NONAMI H, SCHULZE E D. Cell water potential, osmotic potential and turgor in the epidermis and mesophyll of transpiring leaves[J]. *Planta*, 1989, 177: 35-46.
- [7] NONAMI H, SCHULZE E D, ZIEGLER H. Mechanisms of stomatal movement in response to air humidity, irradiance and xylem water potential[J]. *Planta*, 1990, 183: 57-64.
- [8] SCHULZE E D. Soil water deficits and atmospheric humidity as environmental signals[A]. In: Smith J A C, Griffiths H. Water Deficits[C]. Bios. Scientific Publisher, 1993: 129-145.
- [9] LOSCH R, SCHENK B. Humidity response of stomata and the potassium content of guard cells[J]. *J. Exp. Bot.*, 1978, 29: 781-787.
- [10] BRINCKMANN E, HARTUNG W, WATRINGER M. Abscisic acid of individual leaf cells[J]. *Plant Physiol.*, 1990, 80: 51-54.

- [11] DAVIES W J, JIAN HUA Z. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil [J]. **Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.** , 1991, 42: 55-76.
- [12] MALONE M. Hydraulic signals[M] . Phil. Trans. Roy. Soc. , London Ser. B 341: 33-39.
- [13] GOLLAN T, PASSIOURA J B, MUNNS R. Soil water status affects the stomatal conductance of fully turgid wheat and sunflower leaves[J]. **Aust. J. Plant Physiol.** , 1986, 13: 459-464.
- [14] TURNER N C, SCHULZE E D, GOLLAN T. The response of stomata and leaf gas exchange to vapor pressure deficits and soil water content. In the mesophytic herbaceous species *Helianthus annuus*[J]. **Oecologia**, 1985, 65: 348-355.
- [15] BATEA L M, HALL A E. Stomatal closure with soil depletion not associated with change in bulk leaf water status[J]. **Oecologia**, 1982, 50: 62-65.
- [16] BLAKMAN P D, DAVIES W J. Root to shoot communication in maize plants of the effects of soil drying[J]. **J. Exp. Bot.** , 1985, 36: 39-48.
- [17] ZHANG J, DAVIES W J. Control of stomatal behaviour by abscisic acid which apparently originates in roots [J]. **J. Exp. Bot.** , 1987, 38: 174-181.
- [18] ZHANG J, DAVIES W J. Abscisic acid produced in dehydration root may enable the plant to measure the water status of soil[J]. **Plant Cell and Environment**, 1989, 12: 73-81.
- [19] ZHANG J, DAVIES W J. Dose ABA in the xylem control the rate of leaf growth in soil dried maize and sunflower plant[J]. **J. Exp. Bot.** , 1990, 41: 125-132.
- [20] JACKSON M B, KOWALEWSKA A K B. Positive and negative messages from roots induce foliar desiccation and stomatal closure in flooded pea plants[J]. **J. Exp. Bot.** , 1983, 34: 493-506.
- [21] JONES G H. Physiological mechanisms involved in the control of leaf water status: implications for the estimation of tree water status[J]. **Acta Horticulture**, 1985, 171: 291-296.
- [22] GOLLAN T, SCHURR J B. Stomatal response to drying soil in relation to changes in the xylem sap composition of *Helianthus annuus*. The concentration of cations, anion, amino acids in, and PH of, the xylem sap[J]. **Plant Cell and Environment**, 1992, 15: 551-559.
- [23] MUNNS R A. A leaf elongation assay on unknown growth inhibitor in xylem sap from wheat and barley[J]. **Aust. J. Plant Physiol.** , 1992, 19: 127-135.
- [24] TARDIEU E, ZHANG J, DAVIES W J. What information is conveyed by ABA signal from maize root in drying field soil[J]. **Plant, Cell and Environment**, 1992, 15: 185-191.
- [25] 杨建昌, 乔纳圣·威尔斯, 来庆森, 等. 水分胁迫对水稻气孔导度及脱落酸含量的影响[J]. 作物学报, 1995, 21 (5): 534-539.
- [26] 王学臣, 贾文琰. 水分胁迫下蚕豆气孔关闭与叶细胞 ABA 区隔化与再分配的关系[J]. 植物生理学报, 1995, 21 (4): 324-328.
- [27] GOWING D J, DAVIES W, JONSE H G. A positive root-sourced signal as an indicator of soil drying in apple [J]. **J. Exp. Bot.** , 1990, 41: 535-540.
- [28] WALTON D C, HARRISON M A, COTE P. The effects of water stress on abscisic acid levels and metabolism in roots of *Phaseolus vulgaris* L. and other plant[J]. **Planta**, 1976, 131: 141-144.
- [29] DODD I C, STRIKIC R, DAVIES W J. Chemical regulation of gas exchange and growth of plants in drying soil in the field[J]. **J. Exp. Bot.** , 1996, 47: 1475-1490.
- [30] TREJO C L, DAVIES W J. Drought-induced closure of *Phaseolus vulgaris* L. stomata precedes leaf water deficit and any increase in xylem ABA concentration[J]. **J. Exp. Bot.** , 1991, 42: 507-515.
- [31] TREJO C L, DAVIES W J, RUIZ L M P. Sensitivity of stomata to abscisic acid. An effect of the mesophyll[J]. **Plant Physiol.** , 1993, 102: 497-502.
- [32] SCHURR U, GOLLAN T, SCHULZE E D. Stomatal response to drying soil in relation to changes in the xylem sap composition of *Helianthus annuus*. Stomatal sensitivity to abscisic acid imported from the xylem sap[J]. **Plant Cell and Environ.** , 1992, 15: 561-567.
- [33] WOLF O, JESCHKE W D, HARTUNG W. Long-distance transport of abscisic acid in NaCl-treated intact plants of *Lupinus albus*[J]. **J. Exp. Bot.** , 1990, 41: 593-600.

- [34] NEALES T F, MCLEOD A L. Does leaves contribute to abscisic acid present in xylem sap of 'drought' sunflower plants[J]. **Plant, Cell and Environment**, 1991, 14: 979-986.
- [35] LIANG J, ZHANG J, WONG M H. How do root control xylem sap ABA concentration in response to soil drying [J]. **Plant cell Physiol.**, 1997, 38: 10-16.
- [36] RADIN J W. Stomatal responses to water stress and to abscisic acid in phosphorus-deficient cotton plant[J]. **Plant Physiol.**, 1984, 76: 392-394.
- [37] DAETER W, HARTUNG W. Stress-dependent redistribution of abscisic acid in *Hordeum vulgare* L. leaves: the role of epidermal ABA metabolism, tonoplastic transport and the cuticle[J]. **Plant, Cell and Environment**, 1995, 18: 1367-1376.
- [38] MUNNS R, KING R W. Abscisic acid is not only stomatal inhibitor in the transpiration stream[J]. **Plant Physiol.**, 1988, 88: 703-708.
- [39] BOYER G L, ZEEVAART J A D. Isolation and quantitation of β -D-glucopyranosyl abscisate from leaves of *Xanthium* and spinach[J]. **Plant Physiol.**, 1982, 70: 227-231.
- [40] JESCHKE W D, PEUKE A D, PATE J S, *et al.* Transport, synthesis and catabolism of ABA in intact plants of castor bean under phosphate deficiency and moderate salinity[J]. **J. Exp. Bot.**, 1997, 48: 1737-1747.
- [41] BANO A, DORFFLING K, BETTIN D, *et al.* Abscisic acid and cytokinins as possible root-to-shoot signals in xylem sap of rice plants in drying soil[J]. **Aust. J. Plant Physiol.**, 1993, 20: 109-115.
- [42] HANSEN H, DORFFLING K. Changes of free and conjugated abscisic acid and phaseic acid in xylem sap of drought-stressed sunflower plants[J]. **J. Exp. Bot.**, 1999, 50: 1599-1605.
- [43] FÜßEDER A, WARTINGER A, HARTUNG W, *et al.* Cytokinins in the xylem sap of desert-grown almond trees: daily courses and their possible interactions with abscisic acid and leaf conductance[J]. **New Phytol.**, 1992, 122: 45-52.
- [44] HARTUNG W, SLOVIK S. Physiological properties of plant regulators and plant tissues determine their distribution and redistribution: Stomatal regulation by abscisic acid in leaves[J]. **New Phytol.**, 1991, 119: 361-382.
- [45] WILKINSON S, DAVIES W J. Xylem sap pH increase: a drought signal received at the apoplastic face of the guard cell that involves the suppression of saturable abscisic acid uptake by the epidermal symplast[J]. **Plant Physiol.**, 1997, 113: 559-573.
- [46] HARTUNG W, RADIN J W. Abscisic acid in the mesophyll apoplast and in the root xylem sap of water-stress plants: the significance pH gradients[J]. **Curr. Top Plant Biochem. Physiol.**, 1989, 8: 110-124.
- [47] WILKINSON S, CORLETT J E, OGER L, *et al.* Effects of xylem pH on transpiration from wild-type and flacca tomato leaves[J]. **Plant Physiol.**, 1998, 117: 703-709.
- [48] BOREL C, SIMONNEAU T, THIS D, *et al.* Stomatal conductance and ABA concentration in the xylem sap of barley lines of contrasting genetic origins[J]. **Aust. J. Plant Physiol.**, 1997, 24: 607-615.
- [49] HENSON I E, JENSEN C R, TURNER N C. Leaf gas exchange and water relations of lupine and wheat. Abscisic acid and drought-induced stomatal closure[J]. **Aust. J. Plant Physiol.**, 1989, 16: 429-442.
- [50] TARDIEU F, DAVIES W J. Root-shoot communication and whole-plant regulation of water flux [A]. In: Smith J A C, Griffiths H. Water Deficits [C]. **Flor. Scientific Publisher**, 1993: 147-162.
- [51] TARDIEU F, DAVIES W J. Stomatal response to ABA is a function of current plant water status[J]. **Plant Physiol.**, 1992, 98: 540-545.
- [52] SALAH H B H, TARDIEU F. Control of leaf expansion rate of droughted maize plants under fluctuating evaporative demand [J]. **Plant Physiol.**, 1997, 114: 893-900.
- [53] KRAMER P J. Change concepts regarding plant water relations[J]. **Plant Cell and Environment**, 1988, 11: 565-568.
- [54] 黄荣峰, 王学臣. 气孔运动机理研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 1996, 2(3): 320-326.
- [55] 丁雷, 王学臣. 干旱胁迫下 ABA 对气孔运动的作用机制[J]. 干旱地区农业研究, 1993, 11(2): 50-56.
- [56] 梁建生, 张建华. 根系逆境信号 ABA 的产生和运输及其生理作用[J]. 植物生理学通讯, 1998, 34(5): 329-338.
- [57] 张建华, 贾文锁, 康绍忠. 根系分区灌溉和水分利用效率[J]. 西北植物学报, 2001, 21(2): 191-197.