

# 根输水机理研究进展

刘晚苟, 山 仑, 邓西平

(中国科学院 水利部 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100)

**摘 要:** 概述了从根的结构出发开展根运输水分机理的研究进展, 包括输水阻力的分布、水孔蛋白和根的复合运输模型等, 并就其可能的生理意义加以评述。

**关键词:** 根; 根结构; 输水机理

中图分类号: Q945.12 文献标识码: A 文章编号: 1000-7601(2001)02-0081-08

制约干旱半干旱地区植物生长发育的主要因素是水, 根是植物吸收水分的主要器官, 研究根的导水机理对于了解植物抗旱的生物学基础具有重要理论意义。近年来, 基于结构与功能统一的观点, 利用细胞压力探针 (cell pressure probe) 和根压力探针 (root pressure probe) 以及转基因技术, 从宏观 (组织水平) 和微观 (膜水平) 两方面对根的输水机理作了较深入的研究。

## 1 背 景

水从根表通过径向和轴向向地上部运输。早期把根看作一个完整的渗透膜, 根吸收水分是一个简单的渗透过程, 推动水进入根的驱动力是土壤溶液和根木质部溶液间的水势差<sup>[1]</sup>。van den Honert<sup>[2]</sup>根据欧姆定理类推出水分在 SPAC 中运输的运动方程, 对于根吸水而言, 方程为  $Q = (\Delta P + \Delta \pi) / R_s$ , 其中  $Q$  为水通量,  $\Delta P$ 、 $\Delta \pi$  分别为根内外静水压力 (hydrostatic pressure) 差和渗透势 (osmotic potential) 差,  $R_s$  为根导水阻力。从该方程可以看出, 水流量与水势梯度成线性关系, 且根的导水阻力恒定不变。后来大量实验发现水流量与驱动力不成线性关系, 导水阻力随水流量的增大而减小<sup>[1,3]</sup>。考虑到溶质和水流的耦合效应, Fiscus<sup>[1]</sup>和 Dalton 等<sup>[3]</sup>各自独立建立了根的吸水方程:  $Q = L_p (\Delta P + \sigma_r \Delta \pi)$ , 其中  $L_p$  为根导水度,  $\sigma_r$  为根的反射系数。反射系数  $\sigma$  指膜对溶质的反射程度, 表示膜对某一溶质的选择性大小, 决定膜的渗透效率, 是一个衡量渗透势引起水跨膜运输有效性大小的无量纲参数。Kramer<sup>[4]</sup>把它定义为膜另一侧 (对细胞来说相对于外界溶液; 对根来说相对于土壤溶液) 观察到的或表现的渗透压与理论值之比, 其值介于 0 到 1 之间, 如果  $\sigma$  等于 1, 说明膜对某一溶质完全没有透性, 如果小于 1 则溶质能透过膜。Fiscus<sup>[1]</sup>进一步指出根的导水阻力随水流量增大而减小是由于溶质在木质部累积效应 (additive effects) 的结果, 并且把根的反射系数小于 1 简单归结为由于根是一个半透膜 (semimembrane) 系统。特别是实验观察到水流量的大小与驱动力的性质有关, 即静水压力下的水流量大于等值渗透

梯度下的水流量<sup>[5-7]</sup>,使人们怀疑简单渗透模型的正确性,促使人们基于根的结构去探讨其运输机理。

## 2 根 的 运 输 途 径

根 的 运 输 途 径 可 分 为 径 向 途 径 和 轴 向 途 径。径 向 途 径 指 水 分 由 根 表 进 入 根 木 质 部 导 管 所 经 过 的 路 径;轴 向 途 径 指 根 木 质 部 导 管。径 向 途 径 又 可 分 为 质 外 体 途 径 (apoplastic pathway)、共 质 体 途 径 (symplastic pathway) 和 穿 细 胞 途 径 (transcellular pathway)。对 根 的 径 向 途 径 而 言,质 外 体 途 径 包 括 细 胞 壁 和 细 胞 间 隙;共 质 体 途 径 指 通 过 胞 间 联 丝 连 接 的 细 胞 到 细 胞 运 输 途 径;穿 细 胞 途 径 指 通 过 细 胞 膜 和 相 邻 细 胞 之 间 的 细 胞 壁 空 间 的 从 细 胞 到 细 胞 运 输 途 径。由 于 实 验 中 很 难 把 共 质 体 运 输 和 穿 细 胞 途 径 区 分 开 来,所 以 把 它 们 合 称 为 细 胞 到 细 胞 途 径 (cell-to-cell pathway)。不 同 种 植 物 其 运 输 途 径 可 能 有 差 别,蒸 腾 作 用 旺 盛 的 玉 米 和 棉 花 根 中 质 外 体 途 径 为 主,而 在 大 麦 和 菜 豆 根 中 细 胞 到 细 胞 途 径 占 优<sup>[7]</sup>。同 一 条 根 的 不 同 部 位 运 输 途 径 也 有 差 别,Barrowclough 等<sup>[8]</sup>报 道,洋 葱 根 的 幼 嫩 部 位 (离 根 尖 10 mm ~ 45 mm) 质 外 体 运 输 占 优,而 较 老 根 段 (离 根 尖 50 mm ~ 120 mm) 细 胞 到 细 胞 途 径 占 优。在 对 根 径 向 运 输 的 研 究 中,根 质 外 体 途 径 的 阻 力 分 布 以 及 穿 细 胞 途 径 中 的 膜 水 孔 蛋 白 (aquaporins) 受 到 广 泛 注 意,关 于 根 的 轴 向 运 输,以 前 认 为 木 质 部 导 管 阻 力 很 小,可 以 忽 略,但 近 年 来 人 们 注 意 到 木 质 部 导 管 的 发 育 状 况 和 其 中 的 栓 塞 (embolism) 对 根 导 水 的 影 响 也 很 重 要<sup>[9,10]</sup>。

## 3 变 化 的 根 导 水 阻 力

### 3.1 径 向 阻 力

径 向 阻 力 指 水 流 由 根 表 进 入 根 木 质 部 导 管 过 程 中 受 到 的 阻 力。早 期 把 根 内 皮 层 上 的 凯 氏 带 视 为 不 透 水 层,认 为 质 外 体 运 输 途 径 在 此 中 断,改 道 进 入 内 皮 层 细 胞,通 过 细 胞 到 细 胞 途 径 进 入 中 柱,内 皮 层 上 的 凯 氏 带 是 限 制 水 分 和 物 质 进 出 根 的 主 要 阻 力 所 在<sup>[11]</sup>。但 是 后 来 有 证 据 表 明,至 少 在 幼 根 中 凯 氏 带 不 是 导 水 的 主 要 阻 力 所 在。Steudle 等<sup>[12]</sup>和 Peterson 等<sup>[13]</sup>用 根 压 力 探 针 测 量 了 内 皮 层 穿 刺 (穿 孔 直 径 20  $\mu\text{m}$ , 穿 孔 面 积 占 内 皮 层 总 面 积 的 0.001% ~ 0.01%) 前 后 玉 米 幼 根 的 导 水 率 和 根 压,出 人 意 料 的 是,根 的 导 水 率 没 有 变 化,而 根 压 迅 速 降 低,这 说 明 内 皮 层 不 是 玉 米 幼 根 的 主 要 导 水 阻 力 所 在,而 是 溶 质 出 入 的 屏 障。这 有 重 要 生 理 意 义,内 皮 层 使 已 吸 入 到 中 柱 的 溶 质 不 能 轻 易 倒 流 到 根 外,使 根 吸 收 的 离 子 更 有 效 地 供 给 地 上 部。而 根 有 一 种 防 止 水 分 倒 流 到 根 外 的 机 制,后 面 再 讨 论。现 在 一 般 认 为 幼 根 的 径 向 运 输 阻 力 平 均 分 布 在 各 组 织 中,但 如 果 内 皮 层 和 外 皮 层 上 的 细 胞 壁 已 栓 质 化 或 木 质 化,则 运 输 阻 力 主 要 集 中 在 这 两 层 上<sup>[14,15]</sup>,如 Zimmermann 和 Steudle<sup>[16]</sup>报 道,有 外 皮 层 (气 培) 的 玉 米 根 的 导 水 阻 力 比 没 有 外 皮 层 (水 培) 的 大 得 多。外 界 环 境 影 响 质 外 体 结 构 状 况。Perumalla 和 Peterson<sup>[17]</sup>观 察 到,干 旱 胁 迫 下 玉 米 和 洋 葱 幼 根 内 皮 层 上 的 凯 氏 带 形 成 速 度 加 快;Reinhardt 和 Rost<sup>[18]</sup>报 道,盐 胁 迫 加 快 棉 花 根 内 皮 层 的 发 育 和 诱 导 外 皮 层 的 形 成;Zeier (引 自 Schreiber 等<sup>[19]</sup>) 对 不 同 胁 迫 条 件 下 玉 米 根 结 构 变 化 进 行 过 详 细 研 究:玉 米 分 别 培 养 在 含 100  $\mu\text{mol/L}$   $\text{CdCl}_2$ 、100  $\mu\text{mol/L}$   $\text{NaCl}$  和 300 g/kg PEG 培 养 液 中,结 果 观 察 到 内 皮 层 上 木 栓 质 含 量 分 别 比 对 照 增 加 了 3 倍、1.5 倍 和 1.5

倍, 外皮层上的木栓质含量也增加了 1.5 倍、1.5 倍和 2 倍, 同时木质素也比对照增加了 1 倍。由此可见, 根的结构随环境变化而改变, 这是植物对环境特别是逆境的适应性反应结果。

### 3.2 轴向阻力

根的轴向导水阻力指水在根木质部向上运输过程中受到的阻力。Steudle 和 Peterson<sup>[15]</sup>认为径向阻力是根吸收水分的主要阻力所在, 而根的轴向运输阻力可以忽略不计。通过对玉米幼根解剖观察, 利用泊肃叶方程(Poiseuille's equation)计算出初生木质部导管阻力比径向阻力小 1~2 个数量级, 而后生木质部导管阻力更小, 比径向阻力小 3~4 个数量级<sup>[15]</sup>。另外, 用根压力探针测定去根尖使初生木质部导管外露前后玉米根的导水率, 结果显示去根尖后的导水率迅速提高<sup>[14, 20]</sup>, 也说明主要阻力在径向。但是这些结果是在水培条件下得到的, 可能与自然土壤条件下根的结构有差别。同时, 传统显微制片方法常常破坏木质部一些活细胞, 导致把只要有木质化的导管都看作成熟导管的错误, 得出木质部成熟部位离根尖仅几厘米的结论<sup>[21, 22]</sup>。Huang 等<sup>[23]</sup>报道, 小麦根的初生木质部成为开放导管部位在土壤温度 10℃ 时离根尖 16.3 cm, 20℃ 时离根尖 10 cm, 30℃ 时 6.5 cm。初生木质部导管的导水能力也值得怀疑, Huang 等<sup>[23]</sup>在玉米根中观察到后生木质部导管未成熟部位的相对含水量和水势较后生木质部导管已成熟部位的高, 进一步观察到蒸腾日变化并不影响后生木质部导管未成熟部位的含水量(稳定在 78% 左右), 而后生木质部导管已成熟部位的含水量大幅变化(50%~63%), 从侧面说明后生木质部传导水分的主导作用, 而初生木质部阻力较大, 不能完全担负轴向运输的重任。McCully 等<sup>[24]</sup>用冰冻微分析法(cryo-microanalysis) 研究报道, 玉米根成熟导管部位离根尖至少 15 cm, 有时达 40 cm。Wenzel 等<sup>[25]</sup>报道, 土培 14 d 的玉米, 其叶面积达 50 cm<sup>2</sup> 时, 根还没有成熟后生木质部导管。导管成熟点离根尖远可能有重要生理意义, McCully<sup>[22]</sup>指出未成熟导管导水率低, 使这部分根段含水量保持在较高状态, 有利于根鞘的形成, 保持根尖微环境的相对稳定性, 同时使幼根根尖免遭由于环境水分剧烈变化而带来的伤害。

成熟导管也有阻力, 主要来自导管中的气泡(cavitation), 这些气泡使导管中的水柱断裂不连续, 形成栓塞(embolism), 使导管的导水率显著降低<sup>[26]</sup>。干旱和冻害都有可能诱导栓塞的形成<sup>[27]</sup>。许多大田作物形成栓塞的临界木质部水势接近中午木质部水势, 也就是说在中午许多大田作物木质部会产生栓塞, 降低导水率<sup>[28]</sup>。栓塞可能有利于诱导气孔关闭, 缓冲叶片水分剧烈变化<sup>[29]</sup>, 同时使根部免遭过度失水而受到伤害。

## 4 水通道蛋白(水孔蛋白)(Aquaporin)

长期以来, 人们一直认为水分是通过自由扩散进入细胞的, 近年来, 大量实验表明, 细胞膜和液泡膜上存在水通道蛋白, 水分通过水通道蛋白出入细胞。水通道蛋白是存在细胞膜和液泡膜上转运水分的主体内在蛋白(major intrinsic protein)。Preston 等<sup>[30]</sup>首先证明水通道蛋白的存在, 他们发现在红血球和肾小管的膜上, 分子量为 28 KD 的内在膜蛋白可以促进水的跨膜运输。后来 Maurel 等<sup>[31]</sup>报道植物拟南芥液泡膜上的内在蛋白(Y-TIP)和原生质膜上的内在蛋白(PIP)也是水孔蛋白。水通道蛋白是一寡聚蛋白, 由 4 个单体聚合而成, 每个单体由 1 条多态链组成, 具有 6 个跨膜片断。N 端和 C 端都在膜质侧,

N 半段和 C 半段都含有天氨酰氨-脯氨-丙氨模体(NPA),并以相反方向排列在脂双分子层(Lipid bilayer)中,形成对称分子结构。NPA 形成疏水环,两个环重叠排列形成一个窄的通道,四个单体中间形成一个大的孔道。水通道蛋白可以通过磷酸化和去磷酸化调节其活性,磷酸化促进其转运水分的活力<sup>[32]</sup>。与脂双分子层相比,水通道蛋白转运水分具有活化能低,水通透系数高和对汞敏感等特点<sup>[33]</sup>,但有些水孔蛋白对汞不敏感<sup>[34]</sup>。目前对水通道蛋白转运水分能力的测试主要在非洲爪蛙蟾卵母细胞(*Xenopus oocytes*)中进行,即把被测试水通道蛋白的 mRNA 注射到卵母细胞中,经过一段时间的培养,待 mRNA 在卵母细胞中异源表达(heterologous expression)后,通过测定卵母细胞体积变化来确定水通道蛋白转运水分能力的大小<sup>[35]</sup>。目前也有直接观察细胞体积变化来评价原生质水孔蛋白转运水分能力的报道<sup>[36]</sup>。虽然目前对水孔蛋白的研究主要处在细胞水平研究阶段,水孔蛋白对整株植物水分调控的机理还不清楚,但有迹象显示水孔蛋白在调控植物水分状况中发挥重要作用。如 Kaldenhoff 等<sup>[37]</sup>用反义转基因(antisense transgene)技术降低拟南芥原生质膜水孔蛋白的表达后观察到,原生质体的透性降低了 3 倍,而根量比对照增加了 5 倍,显然根量的增加弥补了导水率的降低,从而保证根对地上部供应足够的水分;Clarkson 等<sup>[38]</sup>报道百脉根属植物 *Lotus japonicus* 根的导水率的昼夜变化与水通道蛋白 mRNA 丰度(abundance)密切相关,由此可见水通道蛋白调节根系导水率的昼夜变化;Barrieu 等<sup>[39]</sup>观察到木质部薄壁细胞存在大量水通道蛋白,Holbrook and Zwieniecki<sup>[26]</sup>认为水通道蛋白在修复木质部导管栓塞中起重要作用,这些水通道蛋白可能控制水分从木质部薄壁细胞流向木质部导管腔。然而 Tyerman 等<sup>[33]</sup>认为在组织和器官水平上不是膜的水通透性导致整个组织或器官的导水率发生变化。

## 5 根的复合运输模型

该模型由 Steudle 首先提出<sup>[6,7,14,40]</sup>,其要点是:根的渗透水流和静水压力水流大小存在差异是由于质外体途径缺乏膜系统,质外体途径的反射系数接近 0,渗透力( $=\sigma_r \Delta \pi$ )在质外体途径产生水流的效率很低。在渗透压力下,渗透势不能完全转化为水流推动力,因此,在渗透条件下主要以细胞到细胞途径为主。在静水压力下,以质外体途径为主,并且在静水压力下细胞壁空间充满水,细胞壁的导度大,所以根导水率大,而在细胞到细胞运输途径中水流要经过多层细胞膜,因此导水阻力大。随着蒸腾速度提高,质外体运输所占比例增大,根的导水率也就增大。该模型对根的反射系数低的解释是:由于两条平行运输途径(质外体途径和细胞到细胞途径)的存在,根据不可逆热力学(irreversible thermodynamics)原理,总的反射系数是两条途径反射系数的加权平均值,即:

$$\delta_r = \frac{Y_a L_{pa}}{L_{pr}} \delta_a + \frac{Y_c L_{pc}}{L_{pr}} \delta_c$$

其中,  $Y_a$  和  $Y_c$  分别为质外体途径和细胞到细胞途径占根横截面积的比例( $Y_a + Y_c = 1$ );  $L_{pa}$  和  $L_{pc}$  分别为质外体途径和细胞到细胞途径的导水率;  $\delta_a$  和  $\delta_c$  分别为质外体途径和细胞到细胞途径的反射系数,  $L_{pr}$  为根的导水率( $L_{pr} = Y_a L_{pa} + Y_c L_{pc}$ )。从上式可以看出,如果  $\delta_a$  很小(接近 0),随着  $Y_a L_{pa}$  增大,  $Y_c L_{pc}$  迅速减小,导致  $\delta_r$  显著减小。

该模型以根的复合结构(根横切面上各组织的内外串联排列和质外体与共质体的并

联排列)为基础,较好地揭示了根的导水机理:根据环境的变化,根通过改变导水率来运输水分以满足植物的需要,达到供需相对平衡。如在高蒸腾速率下,根利用导水阻力小的质外体途径运输较多水分以满足需要;在低蒸腾条件下,植物需水较少,根主要利用导水阻力较大的细胞到细胞途径来运输水分,这样既可以达到经济利用土壤水分的目的,又可以防止低蒸腾下木质部水分倒流到根外。

## 6 外界环境对根系导水率的影响

除上面提到的蒸腾强度影响根的导水率外,其它外界环境如干旱、温度、土壤通气状况、营养状况等等也对根的导水率产生影响。North 和 Nobel<sup>[41]</sup>在一种沙漠植物(*Agave deserti* Engelm.)中观察到干旱诱导根导水阻力明显提高。BassiriRad 等<sup>[42]</sup>报道当温度从 15 上升到 25 时,根的伤流量递增,但当温度超过 25 伤流量迅速降低,而高粱在温度超过 35 后才降低。后来 BassiriRad 等<sup>[43]</sup>发现 ABA 对根导水率强烈影响的温度范围大麦在 15 到 40 之间,而高粱仅在低温条件下。通气不良降低根对水分的吸收,主要表现在根的径向导水阻力增大<sup>[44]</sup>, Everard 和 Drew<sup>[45]</sup>报道通气不良降低向日葵根吸水的渗透驱动力,这可能是通气不良降低根对溶质吸收的结果。Smit 和 Stachowiak<sup>[46]</sup>认为高浓度 CO<sub>2</sub> 比缺氧更容易导致根导水率的降低。缺 N、P 降低小麦根的导水率<sup>[47]</sup>, 缺 S 降低大麦根的导水率<sup>[48]</sup>, Clarkson 等<sup>[38]</sup>认为 N、P、S 有利于水孔蛋白的形成或提高水孔蛋白的活性,这为干旱半干旱地区以肥调水提供了理论依据。另外有报道,ABA 能提高向日葵<sup>[49]</sup>和玉米<sup>[50]</sup>根的导水率,其机理还不清楚。总之,影响根系导水率是多因素的,任何环境变化都会改变根的导水率。

## 7 结束语

目前一般用水培材料研究根输水机理,水培材料与自然土壤条件下的根结构可能有较大差别。环境胁迫如低水势常导致根结构变化以适应环境,表明植物能够适应变化的环境条件,而在水培条件下植物无需改变其结构。有报道水培玉米根的导水率是气培玉米根的 2 倍~3 倍<sup>[16]</sup>。因此,应加强自然条件下根的导水机理的研究。

从离体根和分子水平研究根导水机理固然重要,但不能把根孤立起来研究,应从整体植株水平上来研究植物水分关系。因为根导水特性与地上部水分状况特别是气孔开闭情况直接联系,它们之间存在反馈调节作用。

另外,目前只知道水孔蛋白在局部细胞水平的水分平衡中发挥作用,与组织、器官和整体植物的水分关系几乎不了解,这是目前人们迫切想揭开的谜。

总之,近年来,研究根导水机理取得了长足进展。根导水是一个复杂过程,涉及生物和非生物因素,任何环境变化都会引起结构的变化,从而引起根导水特性的改变,因此,今后还应加强对根的结构的研究,从结构探讨其功能。

### 参考文献:

- [1] Fiscus E L. The interaction between osmotic- and pressure-induced water flow in plant roots[J]. *Plant Physiology*, 1975, 55: 917-922.
- © 1994-2010, China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

- [2] van den Honert T H. Water transport as a catenary process[J]. Discussion of Faraday Society, 1948, 3: 146–153.
- [3] Dalton F N, Ratts P A C, Gardner W R. Simultaneous uptake of water and solutes by plant roots[J]. Agronomy Journal, 1975, 67: 334–339.
- [4] Kramer P J. Water Relationships of Plants[M]. Orlando: Academic Press, 1983.
- [5] Steudle E, Oren R, Schulze E D. Water transport in maize roots[J]. Plant Physiology, 1987, 84: 1220–1232.
- [6] Steudle E. Water flow in plants and its coupling to other processes: a review[J]. Methods Enzymology, 1989, 174: 183–225.
- [7] Steudle E. The biophysics of plant water: compartmentation, coupling with metabolic processes, and water flow in plant roots[A]. Eds. Somero G N, Osmond C B, Bolis C L. Water and Life: Comparative Analysis of Water Relationships at the Organismic, Cellular, and Molecular Levels[C]. Springer-Verlag, Berlin. 1992. 173–204.
- [8] Barrowclough D E, Peterson C A, Steudle E. Radial Hydraulic conductivity along developing onion roots[J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51: 547–557.
- [9] Mencuccini M, Comstock J. Vulnerability to cavitation in populations of two desert species, *Hymenoclea salsola* and *Ambrosia dumosa*, from different climatic regions[J]. Journal of Experimental Botany, 1997, 48: 1323–1334.
- [10] Tyree M T, Salleo S, Nardini A, et al. Refilling of embolized vessels in young stems of laurel. Do we need a new paradigm? [J]. Plant Physiology, 1999, 120: 11–21.
- [11] Esua K. Anatomy of Seed Plant[M]. 2nd Ed. Wiley, New York, 1965.
- [12] Steudle E, Murrmann M, Peterson C A. Transport of water and solutes across maize roots modified by puncturing the endodermis. Further evidence for the composite transport model of the root [J]. Plant Physiology, 1993, 103: 335–349.
- [13] Peterson C A, Murrmann M, Steudle E. Location of major barriers to water and ion movement in young roots of *Zea mays* L[J]. Planta, 1993, 189: 127–136.
- [14] Melchior W, Steudle E. Water transport in onion (*Allium cepa* L.) roots. Changes of axial hydraulic conductivities during root development [J]. Plant Physiology, 1993, 101: 1305–1315.
- [15] Steudle E, Peterson C A. How does water get through roots? [J]. Journal of Experimental Botany, 1998, 49: 775–788.
- [16] Zimmermann H M, Steudle E. Apoplastic transport across young maize roots: effect of the exodermis [J]. Planta, 1998, 206: 7–19.
- [17] Perumalla C J, Peterson C A. Deposition of Casparian bands and suberin lamellae in the exodermis and endodermis of young corn and onion roots[J]. Canadian Journal of Botany, 1986, 64: 1873–1878.
- [18] Reinhardt D H, Rost T L. Salinity accelerates endodermal development and induces an exodermis in cotton seedling roots[J]. Environmental and Experimental Botany, 1995, 35: 563–574.
- [19] Schreiber L, Hartmann K, Skrabs M, et al. Apoplastic barriers in roots: chemical composition of endodermal and hypodermal cell walls[J]. Journal of Experimental Botany, 1999, 50: 1267–1280.
- [20] Steudle E, Jeschke W D. Water transport in barley roots[J]. Planta, 1983, 158: 237–248.
- [21] McCully M E. How do real roots work? Some new views of root structure[J]. Plant Physiology, 1995, 109: 1–6.
- [22] McCully M E. Root in soil: Unearthing the complexities of roots and their rhizospheres[M]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1999, 50: 695–718.
- [23] Huang B, Taylor H M, McMichael B L. Effects of temperature on the development of metaxylem in primary wheat roots and its hydraulic consequences[J]. Annals of Botany, 1991, 67: 163–166.
- [24] McCully M E, Canny M J, Van Stavenhove R F M. Accumulation of potassium by differentiating metaxylem

elements of maize roots[J]. *Physiology Plant*, 1987, 69: 73– 80.

- [25] Wenzel C L, McCully M E, Canny M J. Development of water conducting capacity in the root systems of young plants of corn and some other C<sub>4</sub> grasses [J]. *Plant Physiology*, 1989, 89: 1094– 1101.
- [26] Holbrook N M, Zwieniecki M A. Embolism repair and xylem tension: Do we need a miracle? [J]. *Plant Physiology*, 1999, 120: 7– 10.
- [27] Lo Gullo M A, Salloè S. Different vulnerabilities of *Quercus ilex* L. to freeze- and summer drought- induced xylem embolism: an ecological interpretation[J]. *Plant Cell and Environment*, 1993, 16: 511– 519.
- [28] Kikuta S B, Lo Gullo M A, Nardin A, et al. Ultrasound acoustic emissions from dehydrating leaves of deciduous and evergreen trees[J]. *Plant Cell and Environment*, 1997, 20: 1381– 1390.
- [29] Sperry J S. Limitations of stem water transport and their consequences[A]. In Gartner B L. ed. *Plant Stems: Physiology and Functional Morphology*[C]. Academic Press, San Diego, CA, 1995. 105– 124.
- [30] Preston G M, Carroll T P, Guggino W B, et al. Appearance of water channels in *xenopus* oocytes expressing red cell CHIP28 protein[J]. *Science*, 1992, 256: 385– 387.
- [31] Maurel C, Reizer J, Schroeder J I, et al. The vacuolar membrane protein  $\gamma$ - TIP creates water specific channels in *xenopus* oocytes [J]. *EMBO Journal*, 1993, 12: 2241– 2247.
- [32] Maurel C. Aquaporins and water permeability of plant membranes[A]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*[C]. 1997, 48: 399– 429.
- [33] Tyerman S D, Bohnert H J, Maurel C, et al. Plant aquaporins: their molecular biology, biophysics and significance for plant water relations[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 50: 1055– 1071.
- [34] Daniels M J, Mirkov T E, Chrispeels M J. The plasma membrane of *Arabidopsis thaliana* contain a mercury-insensitive aquaporin that is a homolog of the tonoplast water channel protein TIP[J]. *Plant Physiology*, 1994, 106: 1325– 1333.
- [35] Chrispeels M J, Maurel C. Aquaporins: the molecular basis of plant and animal cells [J]. *Trends in Biochemical Sciences*, 1994, 19: 421– 425.
- [36] 邱全胜, 王泽宙, 蔡起贵, 等. 猕猴桃原生质体膜水通道蛋白特性[J]. *植物学报*, 2000, 42(2): 143– 147.
- [37] Kaldenhoff R, Grote K, Zhu J-J, et al. Significance of plasmalemma aquaporins for water transport in *Arabidopsis thaliana* [J]. *The plant Journal*, 1998, 14: 121– 128.
- [38] Clarkson D T, Carvajal M, Henzler T, et al. Root hydraulic conductance: diurnal aquaporin expression and the effects of nutrient stress[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51: 61– 67.
- [39] Barrieu F, Chaumont F, Chrispeels M J. High expression of the tonoplast aquaporin in ZmTIP1 in epidermal and conducting tissues of maize[J]. *Plant Physiology*, 1998, 117: 1153– 1163.
- [40] Steudle E. Water transport across roots[J]. *Plant and Soil*, 1994, 167: 79– 90.
- [41] North G B, Nobel P S. Hydraulic conductivity of concentric root tissues of *Agave deserti* Engelm. under wet and drying conditions[J]. *New Phytologist*, 1995, 130: 47– 57.
- [42] BassiriRad H, Radin J W, Matsuda K. Temperature-dependent water and ion transport properties of barley and sorghum roots. I. Relationship to leaf growth[J]. *Plant Physiology*, 1991, 97: 426– 432.
- [43] BassiriRad H, Radin J W. Temperature-dependent water and ion transport properties of barley and sorghum roots. II. Effects of abscisic acid[J]. *Plant Physiology*, 1992, 99: 34– 37.
- [44] Kramer P J, Boyer J S. *Water relation of plant and soil*[M]. Orlando: Academic Press, 1995.
- [45] Everard J D, Drew M C. Mechanisms controlling changes in water movement through the roots of *Helianthus annuus* L. during continuous exposures to oxygen deficiency[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1989, 40: 95– 104.
- [46] Smit B, Stachowiak M. Effect of hypoxia and elevated carbon dioxide concentration on water flux through *Populus* roots[J]. *Tree Physiology*, 1988, 4: 153– 165.
- [47] Carvajal M, Cooke D T, Clarkson D T. Responses of wheat plants to nutrient deprivation may involve the

regulation of water-channel function[J]. *Planta*. 1996, 199: 372– 381.

- [48] Karmoker J L, Clarkson D T, Saker L R, et al. Sulphate deprivation depresses the transport of nitrogen to the xylem and hydraulic conductivity of barley (*Hordeum vulgare* L.) roots[J]. *Planta*. 1991, 185: 269– 278.
- [49] Quintero J M, Fournier J M, Benlloch M. Water transport in sunflower root system: effects of ABA, Ca<sup>2+</sup> status and HgCl<sub>2</sub>[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 50: 1607– 1612.
- [50] Hose E, Hartung W. The effect of abscisic acid on water transport through maize roots [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 50(supplement): 40.

## Advance in studies on the mechanism of water transport in root

LIU Wan-gou, SHAN Lun, DENG Xi-ping

(*Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and  
Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi, 712100, China*)

**Abstract:** From the point of view that root structure determines its functions, the mechanism is proposed for water transport in root at both tissue and membrane levels. This paper presented a review of the mechanism of water transport in root including the distribution of hydraulic resistance to water transport, aquaporin and composite transport model of root, and their possible physiological significance was also discussed.

**Key words:** root; root structure; mechanism of water transport