

# 水分在植物体内的传输与调控<sup>X</sup>

白登忠<sup>1</sup>, 邓西平<sup>2</sup>, 黄明丽<sup>1</sup>

(1 西北农林科技大学 资源与环境学院, 陕西杨陵 712100; 2 中国科学院、水利部水土保持研究所, 陕西杨陵 712100)

**摘要:** 对近年来国内外有关植物水分传输的研究综合分析表明, 从分子、细胞、组织和器官水平上, 植物存在优化调控水分平衡的潜在能力, 通过转换植物体内的水分传输途径, 增加细胞到细胞途径的贡献, 能够降低蒸腾、提高水分利用效率。这些新的结论和观点为我国正在兴起的生物节水技术提供了重要的理论依据。在节水农业实践中将生物节水和工程节水有效的结合起来是大幅度提高水资源利用效率的一条重要途径。

**关键词:** 水通道蛋白; 传输; 调控; 驱动力

中图分类号: Q945.17 文献标识码: A

## Water transportation and regulation in plants

BAI Deng-zhong<sup>1</sup>, DENG Xi-ping<sup>2</sup>, HUANG Ming-li<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> College of Resource and Environment, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China; <sup>2</sup> Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** Water resources shortage is one of major environmental issues facing to the sustainable development of agriculture and ecological construction, more attention has been paid to improve the water use efficiency (WUE). Abundant data about plant water transportation is analyzed being found that plant have a capable of regulating optimally water balance in molecular level, cell level, tissue and organs level. It is possible to minimize transpiration and maximize WUE by transforming different water transport path and enhancing the contribution of cell to cell pathway. It highlights the theoretical basic of biological water-saving. It is proposed that the combination of biological water-saving and engineering water-saving is an important method to significantly improve water use efficiency in practice.

**Key words:** aquaporins; transportation; regulation; driving force

水分亏缺严重制约着植物生存、生长和繁殖, 对于高等植物来说, 主要通过根系吸水和冠层蒸腾失水之间的动态变化来维持水分平衡。高等植物在其生长发育过程中所需要的水远比其它物质多。据估计, 植物在一生中所消耗的水是其干物质重的 200 ~ 1 000 倍<sup>[1]</sup>; 在植物体中水分也占到其鲜重的 70% ~ 90%, 有的甚至高达 95% 以上。事实上, 植物

用于自身生理生化代谢的水远没有通过蒸腾散失的水多。而植物体中的水绝大部分都是由根系从土壤中吸收, 经木质部导管向上运输最后由叶片蒸腾散失的。在目前国内外研究中, 植物的水分输出即气孔调控蒸腾方面的报道很多, 且机理比较清楚<sup>[2,3]</sup>, 而水分的吸收以及在体内的传输研究文献不多, 其机理也不清楚。这主要是由于植物的根系生长在

X 收稿日期: 2003-03-13; 修改稿收到日期: 2003-05-08

基金项目: 国家重点基础研究发展规划资助项目(G1999011708)

作者简介: 白登忠 (1977-), 男(汉族), 在读硕士。

土壤中不易测定,而且根系的结构因物种、年龄以及环境因素的影响变化差异很大.近年,根压力探针和细胞压力探针的成功应用给水分吸收和传输的研究提供了极其方便有效的工具.本文从细胞水平、组织器官水平以及整株水平上对近年来的水分传输方面的研究进展加以综述,从而为西部大开发中退耕还林还草及农业生产中植物保水和高效用水提供一些理论依据,也为植物水分关系的研究拓展一些新的思路.

## 1 水分在植物体中的传输途径

在植物体中的水分传输可分为两个紧密相关的步骤:轴向传输和径向传输.轴向传输是指水在木质部导管中的传输.除非根很长或木质部导管空腔化形成栓塞,一般来说轴向阻力比径向阻力小得多,通常可以忽略不计<sup>[4,5]</sup>.径向传输是指水分从土壤溶液中传至木质部导管的过程,水历经表皮、外皮层、中部皮层、内皮层、中柱鞘薄壁组织和导管壁等一系列的组织.在径向传输过程中又有三种并列的途径:质外体途径、共质体途径和跨细胞途径.质外体途径是指水分通过细胞壁、细胞间隙等没有原生质的部分移动,水分传输阻力小,传输速度快;共质体途径是水分从一个细胞的细胞质经过胞间连丝移动到另一细胞的细胞质中,移动速度慢;跨细胞途径是指水分从一个细胞移动到另一个细胞的过程,水分要两次经过质膜,主要是膜上的水通道,即水通道蛋白(aquaporins)起重要作用.跨细胞水流的存在首先是由于膜间存在水势梯度,即渗透压差或静水压力差,流速大小取决于水势梯度的大小和膜的渗透性.但在一些特定细胞(如红血球细胞和肾上皮细胞)的质膜,水分传输的速率很高,难以仅用扩散来解释<sup>[6]</sup>,直到1992年Preston等人<sup>[7]</sup>在红血球细胞膜上发现了一种特异水分传输活性蛋白,并命名为水通道蛋白,相继在动物、植物、真菌和细菌上发现了这类蛋白后,跨细胞途径才更为清楚.但是由于技术的原因,目前无法将共质体途径和跨细胞途径区别开来,通常合称为细胞到细胞途径.水分运输途径和各种途径的作用大小都因物种、根段部位以及环境条件而异.蒸腾作用旺盛的玉米和棉花主要以质外体途径为主,在大麦和菜豆根中以细胞到细胞途径为主<sup>[8]</sup>;Barrowclough等人<sup>[9]</sup>报道洋葱根的幼嫩部位(0.1~0.45 cm)以质外体途径为主,而在较老部位(0.50~1.20 cm)细胞到细胞途径占优势;在有光照条件下,静水压力驱动水分运输,两种途径都

有,而在晚上或胁迫条件下,渗透压驱动水流,主要以细胞到细胞途径为主,很少有质外体途径<sup>[10]</sup>.在环境条件改变后,几种途径可以相互转换,植物对水分吸收和运输在一定程度上可以调控.

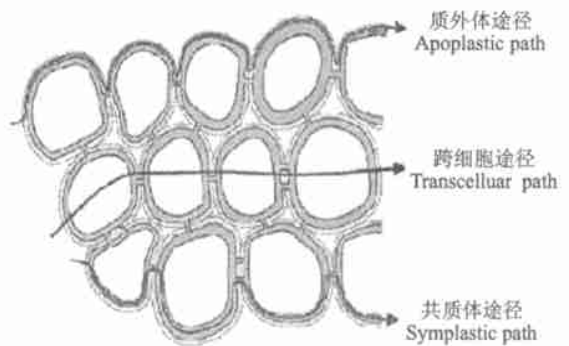


图1 水在根系中的传输途径<sup>[4]</sup>

Fig. 1 water transport pathways in plant roots

## 2 水分传输的驱动力

水在植物体中远距离运输的驱动力是水势梯度(蒸腾牵引力或根压).在无蒸腾或夜间时水分传输受根压驱动,在有蒸腾作用进行时,在蒸腾牵引力的作用下导管中可以维持连续的水柱,这可以用蒸腾流-内聚力-张力学说(CT学说)来解释,认为蒸腾引起的木质部汁液的张力是根系从土壤中吸水的主要驱动力. CT学说认为:水有很大的内聚力,在水柱断裂之前能够承受几十MPa的拉力;在张力作用下木质部导管的水势远低于土壤溶液的水势;导管壁是导管中最脆弱的部位,可能溶有气体或水汽晶粒,当导管中的张力达到某一临界值时,气体就通过导管壁纹孔进入导管形成空腔化(栓塞);通常情况下,水在土壤-植物-大气连续系统(SPAC)中形成一个连续体.水分在该系统中的传输在属性上是静水力学特性;蒸腾降低了叶片水势,引起水分从土壤-根系-木质部-叶片组织-蒸腾细胞的传输. CT理论在理解植物体中水分传输过程起了重要的作用.但该理论自建立以来引起了许多研究者的质疑和数次争论,争论的焦点主要在于水分在植物体中的传输是否有活细胞参与,植物如何持续的维持很大的张力,导管中的栓塞是怎样修复的以及张力是如何灵活调节水分传输过程的. CT理论的发展演变以及相关的争论 Steudle<sup>[11]</sup>已作过详细的介绍,这儿不再赘述.木质部汁液的内聚力和张力除了牵引水分传输外,还引起木质部水流阻力的变

化<sup>[12, 13]</sup>. 在过去的许多研究中对低水势诱导气孔关闭研究很多, 而忽略了根系的吸水调控以及木质部张力是如何影响根系吸水的. 由于根系形态和解剖结构因植物种以及生长条件而异, 这使根系吸水过程变得复杂. 此外, 还有营养离子与水分子的相互作用, 木质部中的水分传输除了 CT 理论中所讲的水力学过程外还有渗透过程. 根系并不仅仅是个水力机器, 离子的主动运输所产生的根压现象, 如吐水和伤流是显而易见的, 且对低蒸腾条件下水分的传输起着重要作用.

大量的试验结果都为植物体汁液上升的 CT 理论提供了强有力的证据, CT 理论有着坚实的物理基础. 在压力探针的适用范围内(小于 1 MPa)直接测定的结果与压力室间接测定的结果相当吻合<sup>[14, 15]</sup>, 更进一步验证了该理论. 张力所产生的静水压力梯度不仅能促使质外体途径和细胞到细胞途径吸水, 也能引起水流从细胞到细胞途径向质外体途径转换.

### 3 植物在不同水平上的传输调控

植物可以根据冠层不同的水分需求, 调控不同水分传输途径和不同的水分传输阻力, 优化根系吸水, 保持植物体内的水分平衡.

#### 3.1 水通道蛋白的作用

在植物的细胞膜上存在着便于水分通过的孔, 在动物和植物细胞上早已被证实是水通道蛋白, 其在许多植物的不同部位都有分布<sup>[16]</sup>. 据估计流经根细胞中的水有 70% ~ 90% 通过水通道蛋白传输<sup>[17-19]</sup>. 水通道蛋白属于膜内在蛋白 MIP (membrane intrinsic protein), 在植物中水通道蛋白主要有 3 类: 植物液泡膜内在蛋白、质膜内在蛋白和根瘤菌共生膜上的内在蛋白. 水通道蛋白具有高度的专一性, 只允许水分子通过, 不允许其它分子或离子通过, 它介导了细胞与介质之间水的快速传输, 该途径是水分进出细胞的主要途径. 它在种子萌发、细胞延长、气孔运动、韧皮部装载及逆境应答中调节水分的快速跨膜流动. 水通道蛋白的生物学意义在于快速灵活的调节水分子的跨膜转运, 主要通过两种方式调节: 一种是改变单位面积上蛋白的含量; 另一种是通过翻译后蛋白的修饰作用(如磷酸化/脱磷酸化)调节其转运活性. 除此之外, 在激素或胁迫条件下可以直接调用现有库中的蛋白, 这种方式主要通过胞吐和内吞作用使水通道蛋白在胞内贮存囊泡与质膜之间不断循环(膜囊穿梭机制).

近年, 用压力探针技术在完整细胞中发现水通道蛋白像离子通道一样存在张开和关闭两种状态<sup>[21]</sup>. 关于这种: 阀门理论(gating theory)的研究也不清楚, 许多外部和内部因素影响水通道的开关. 外部因素有胁迫条件, 如干旱、高盐、重金属或低温<sup>[11, 22-24]</sup>. 缺氧和氧胁迫均影响水通道的开关<sup>[25]</sup>. 重金属( $Hg^{2+}$ )影响水通道开关是由于重金属离子附着在蛋白 SH 基上, 导致蛋白构型变化, 通道关闭. 其它影响因子的作用机理还不清楚. 温度影响细胞的水透性的机理可能与水集流相似, 水流经水通道要经历一个类似集流的环境, 尽管水通道对水有相当的选择性, 但也允许一些小分子的有机离子通过, 这样温度影响溶液的粘稠度, 从而影响了水分的传输. 营养缺乏也能减小根的水力传导度<sup>[26]</sup>, 这种减小通常是由于膜上水通道蛋白的密度减小所致<sup>[27]</sup>. Clarkson<sup>[28]</sup>等人将小麦培养在缺氮或磷的条件下, 水通道不能表达, 水分传输也相应减小. 激素也能影响水分传导度, Kamaluddin<sup>[29]</sup>等人发现乙烯能显著提高根系的水力传导度, ABA 的作用比较复杂在后面作专门论述. 水通道蛋白的另外一个重要的发现是水通道活性有昼夜变化节律, Henzler<sup>[30]</sup>等人在 Lotus Japonicus 根实验中发现吸水的昼夜变化与 mRNA 翻译的水通道的数量变化一致.

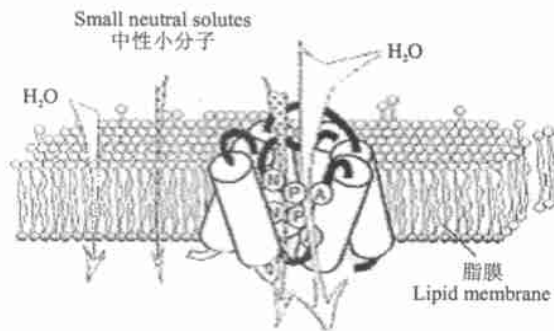


图 2 水通道蛋白示意图<sup>[16]</sup>

Fig. 2 Diagrammatic scheme of the aquaporins

ABA 是在水分亏缺条件下根合成的, 作为一种信号物质输送到地上部分引起气孔关闭. ABA 对根系吸水的影响在许多文献中都有报道, 但结论不一致. Markhart<sup>[31]</sup>等人在大豆上发现 ABA 降低了根系的水力传导度; Ficus<sup>[32]</sup>在蚕豆上发现 ABA 短期内对水力传导度无影响而长期内降低了根系水力传导度; Nobel<sup>[33]</sup>和 Hose<sup>[34]</sup>等人发现 ABA 影响根水平和细胞水平上的水力传导度, 当土壤开始变干时, 尤其是无蒸腾条件下质外体途径阻断时, ABA 促进水

分从细胞到细胞途径传输进入根系中柱, 增加根系吸水. Steudle 等人<sup>[21]</sup>在玉米根上的测定显示, ABA 增加根系的透水性、诱导细胞水平上水力传导度的迅速增加是瞬间的. 更详细的长期研究(也用玉米)发现, 干旱对细胞膨压的影响引起了水力传导度的变化, 这种力学效应干扰了 ABA 的效应. 当土壤缺水时细胞膨压的变化导致了水通道关闭(在一些力的作用下), 用 ABA 处理以后通道打开. 这种效应与动物细胞膜上膜拉力使离子通道关闭不同, 很大程度上可能是由于压力自身引起的, 压力变化后引起了大量的水流经水通道. 对于 ABA 的这些结果也显示了根系在传输根茎胁迫信号的质外体途径中可能还存在其它的分道<sup>[34~36]</sup>. 近年应用外源 ABA 和一些 ABA 缺体变种上的试验结果显示, ABA 能够激活一些水通道蛋白基因的表达<sup>[37]</sup>. 大量的实验证据也表明干旱胁迫可以影响植物膜内在蛋白基因的表达方式<sup>[38~40]</sup>. 在这些基因中一些质膜内在蛋白基因在干旱胁迫下是上调的(up-regulated), 另外一些基因是下调的(down-regulated), ABA 能够激活水通道蛋白基因的表达, 在 ABA 处理或土壤变干时其中一些基因就会迅速表达<sup>[39, 41, 42]</sup>. ABA 的作用在研究中表现不一致的一个重要原因可能是外源 ABA 与内源 ABA 的作用机理不同.

水通道的测定与离子通道不同, 水的传输不能用与离子同样的灵敏度测量. 目前测定水通道蛋白在水分传输中的作用大小时, 通常用氯化汞试剂抑制其表达, 然后用 2-巯基乙醇或其它解抑制剂解除抑制, 从而计算水通道的贡献量, 但不是所有的水通道蛋白都能被氯化汞试剂抑制, 也有例外<sup>[43]</sup>. 在使用氯化汞试剂时要多加注意, 因为该试剂有很大的副作用, 对于活组织测定水通道蛋白的作用氯化汞并不是理想的试剂, 它能产生代谢毒性或者与其它传输蛋白作用干扰透水性. 另外一个问题是氯化汞试剂对膜渗透性的影响是间接的, 尤其在活组织上水通道蛋白的透水性受到磷酸化的影响<sup>[16, 44]</sup>.

在单细胞膜水平上, 水分的高度流动性与膜上特定的传输分子(水通道蛋白或水通道)有关, 水通道的结构已很清楚, 但是有关水通道的分子机理(阀门功能)还不清楚, 外界因素(如水势、干旱、重金属、缺氧、氧胁迫、营养状况以及力学作用)如何影响水通道的: 开关 F 也不清楚. 尽管如此, 水通道仍给植物水分关系的研究提供了一种分子基础.

### 3.2 水分在植物体内的复合传输

水通道的活性变化也影响组织和器官水平上的

水的通透性. 但是, 在组织和器官水平上水流围绕原生质传输的质外体途径也必须考虑, 而且是主要的. 在根中质外体传输速率由于内外皮层上存在质外体障碍物(凯氏带、次生栓质化)而减小<sup>[45]</sup>. 这种阻力因植物种以及生长条件差异很大. 目前, 在径向途径上水分传输阻力有两种模型: 一种是具不成熟外皮层的根系, 如玉米根, 阻力沿根柱均匀分布的: 均匀阻力模型(F(uniform resistance model)); 另一种是具有成熟外皮层的根系, 如洋葱根, 各处阻力不同, 集中分布在特定的某些层中的: 非均匀阻力模型(F(non-uniform resistance model)<sup>[46]</sup>. 对于整个根系而言, 在根尖, 导管还没有完全形成, 轴向和径向阻力都很大<sup>[47]</sup>; 当内皮层形成时, 质外体阻力(凯氏带、木栓层和次生壁加厚)阻断质外体途径的水分传输, 内皮层是主要的阻力所在; 在成熟的根系中, 外皮层也影响水分传输, 外皮层形成虽然略滞后于内皮层, 但其形成与内皮层相似, 在水分胁迫下, 外皮层能明显降低水分传导速率<sup>[48, 45]</sup>. 另外一个不容忽视的阻力是胞间连丝, 它像一个阀门一样在适当的条件下影响吸水<sup>[49]</sup>.

由于这些阻力的存在使组织器官水平上的水分传输与水通道的活性变化之间的关系变得复杂, 细胞到细胞途径和质外体途径在给定条件下的相对重要性变化很大. 水在植物根系中流动的复合传输模型认为植物组织和器官的复杂结构导致了水在根中的复杂的传输过程, 在高蒸腾时木质部中产生一个很大的张力和水势梯度, 使植物从土壤中迅速吸水以满足冠层需水, 水流阻力小, 水力传导度大; 在低蒸腾时, 如晚上或胁迫条件下阻力大, 水力传导度小, 可以防止水分渗漏到土壤中<sup>[4]</sup>. 例如, 湿生植物(如水稻)根系有很大的质外体阻力使根系的水力传导度与其它草本植物相比调节的灵活性很小, 结果, 根系调控水流的能力很小, 即使在稻田中当冠层需水量很大时都可能遭受水分胁迫<sup>[51]</sup>. 复合模型可以解释植物是如何根据冠层对水的需求优化根系吸水, 以及环境因素是怎样影响水分传输的. 几种途径的复合传输为植物体中的水分平衡提供了一种粗调(coarse regulation), 而受细胞代谢影响的水通道的活性变化则提供了一种微调(fine regulation), 运输途径的转化和水通道蛋白的活性变化共同作用, 调节植物的水分平衡, 但目前还不清楚水通道的活性是否受到木质部中高张力产生的压力梯度的影响. 由于细胞到细胞途径的水分传输受细胞代谢的影响, 传输的快慢与代谢状态紧密相关, 增加该途径的

贡献有利于水分充分的参与细胞的生理生化反应,

从而有利于提高水分的利用效率.

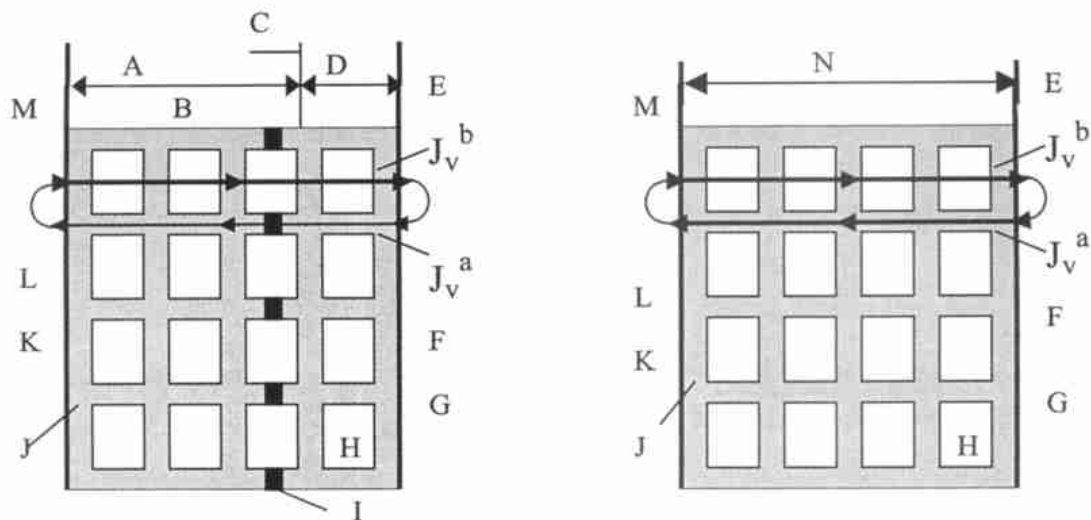


图3 根系复合传输模型<sup>[30]</sup>

左图中内皮层已形成凯氏带, 右图中内皮层还没有形成。J<sub>v</sub><sup>a</sup>代表通过质外体途径的水流, J<sub>v</sub><sup>b</sup>代表通过细胞到细胞途径的水流(其中: A. 根表皮 B. 皮层 C. 内皮层 D. 中柱 E. 木质部导管 F. 高盐 G. 根压 H. 原生质 I. 凯氏带 J. 质外体 K. 零压 L. 低盐 M. 土壤溶液 N. 无凯氏带的根组织)

Fig. 3 Water composite transport model of root

Left and right figures denote water transport across the intact system (root tissue with or without an endodermis and casparian band, respectively). J<sub>v</sub><sup>a</sup> denote the osmotic water flow across the apoplastic path and J<sub>v</sub><sup>b</sup> denote the water flow across the cell to cell path. (A. Rhizodermis B. Cortex C. Endodermis D. Stele E. Xylem vessel F. High salt G. Root pressure H. Protoplast I. Casparian band J. Apoplast K. Zero pressure L. Low salt M. Soil salt N. Root tissue lacking Casparian band)

## 4 结 语

干旱缺水是目前影响农业生产最主要的限制因素, 也是西部大开发中植被恢复所面临的主要问题之一。除了选育或引进一些抗旱节水的作物或林草品种外, 深化植物水分关系的理论研究, 弄清水分在SPAC中的运移规律也极为重要, 我们可以通过一些人为的途径启动植物的调控系统, 从而达到高效节水的目的, 在生产实践中, 分根交替灌溉就是一个很成功的例子。目前, 在水分关系的研究中已取得了巨大的进步, 如植物水通道蛋白的发现, 压力探针的应用以及水分复合传输模型的建立等, 但是也存在许多还没有解决的问题:

(1) 水通道蛋白的: 开关F是如何作用的, 外界因素影响的机理是什么。

(2) 植物是如何根据冠层的需水要求优化根系吸水, 转换几种水分运输途径的。

(3) 木质部张力的持续维持以及栓塞的修复是怎样进行的。

(4) 植物冠层和根系大小之间是如何协调的, 以及与植物水分平衡的调控之间的关系有待于进一步研究。

总之, 植物自身具有很大的节水潜力可挖, 分子生物学和生物技术的兴起和发展正在揭开这个崭新而诱人的领域, 生物节水的蹊径正在开拓中, 加强植物水分关系方面的基础研究将使生物节水这一低投入高产出的技术发挥更大的作用。

## 参考文献:

- [1] HSHAO T C, XU L K. Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress [J]. J. Exp. Bot, 2000, 51: 1 595- 1 616.
- [2] SCHUZE E D. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and soil [J]. Annu. Rev. Plant Physiol, 1986, 37: 247- 274.
- [3] JONES H G. Stomatal control of photosynthesis and transpiration [J]. J. Exp. Bot, 1998, 49: 387- 398.

- [4] STEUDLE E, PETERSON C A. How does water get through roots? [J]. *J. Exp. Bot*, 1998, 49: 775- 788.
- [5] FRENCH J, HSIAO T C. Hydraulic propagation of pressure along immature and mature xylem vessels of roots of *Zea mays* measured by pressure probe techniques [J]. *Planta*, 1993, 190: 263- 270.
- [6] MACEY R I. Transport of water and urea in red blood cells [J]. *Am. J. Physiol*, 1984, 246: 195- 203.
- [7] PRESTON G M, CARROLL T P, GUGGINO W B, AGRE P. Appearance of water channels in *Xenopus* oocytes expressing red cell CHIP28 protein [J]. *Science*, 1992, 256: 385- 387.
- [8] STEUDLE E. The biophysics of plant water: compartmentation, coupling with metabolic processes, and water flow in plant roots [A]. Eds. Somero GN, Osmond CB, Bolis CI. *Water and life: comparative analysis of water relationship at the organism, cellular, and molecular levels* [C]. Springer-verlag, Berlin, 1992: 173- 204.
- [9] BARROWCLOUGH D E, PETERSON C A, STEUDLE E. Radial hydraulic conductivity along developing onion roots [J]. *J. Exp. Bot*, 2000, 51: 547- 557.
- [10] STEUDLE E. Water transport across roots [J]. *Plant and Soil*, 1994, 167: 79- 90.
- [11] STEUDLE E. The cohesion-tension mechanism and the acquisition of water by plant roots [J]. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant. Mol. Biol*, 2001, 52: 847- 875.
- [12] TYREE M T. The cohesion-tension theory of sap ascent. Current controversies [J]. *J. Exp. Bot*, 1997, 48: 1 753- 1 765.
- [13] TYREE M T, SPERRY J S. The vulnerability of xylem to cavitations and embolism [J]. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant. Mol Biol*, 1989, 40: 19- 38.
- [14] WEI C TYREE M T, STEUDLE E. Direct measurement of xylem pressure in leaves of intact maize plants. A test of the cohesion-tension theory taking hydraulic architecture into consideration [J]. *Plant Physiol*, 1999, 121: 1 191- 1 205.
- [15] WEI C, STEUDLE E, TYREE M T. Reply: Water ascent in plants [J]. *Trends Plant Sci*, 2000, 5: 146- 147.
- [16] MAUREL C. Aquaporins and water permeability of plant membranes [J]. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol*, 1997, 48: 399 - 429.
- [17] HENZLER T, STEUDLE E. Transport and metabolic degradation of hydrogen peroxide in *Chara corallina*: Model calculations and measurements with the pressure probe suggest a transport of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> across water channels [J]. *J. Exp. Bot*, 2000, 51: 2 053- 2 006.
- [18] TAZAWA M, OHKUMA E, SHIBASAKA M, NAKASHIMA S. Mercurial-sensitive water transport in barley roots [J]. *J. Plant Rev*, 1997, 110: 435- 442.
- [19] ZHANG W H, TYERMAN S D. Inhibition of water channels by HgCl<sub>2</sub> in intact wheat root cells [J]. *Plant Physiol*, 1999, 20: 849- 857.
- [20] ZHU M J (朱美君), KANG Y (康 蕴), CHEN J (陈 珈), WANG X C (王学臣). Plant aquaporins and their regulation [J]. *Chinese Bulletin of Botany (植物学通报)*, 1999, 16(1): 44- 50 (in Chinese).
- [21] STEUDLE E. Transport of water in plants [J]. *Environ. Control in Biol*, 2002, 40(1): 29- 37.
- [22] AZAIZEH H, GUNSE B, STEUDLE E. Effects of NaCl and CaCl<sub>2</sub> on water transport across root cells of maize seedlings [J]. *Plant physiology*, 1992, 99: 886- 894.
- [23] STEUDLE E, HENZLER T. Water channel in plant: do basic concepts to water transport change. [J]. *J. Exp. Bot*, 1995, 46: 1 067 - 1 076.
- [24] TYERMAN S D, BOHNER H J, MAUREL C, STEUDLE E, SMITH J A C. Plant aquaporins: their molecular biology, biophysics and significance for plant water relations [J]. *J. Exp. Bot*, 1999, 50: 1 055- 1 071.
- [25] BIRNER T P, STEUDLE E. Effects of anaerobic conditions on water and solute relations and active transport in roots of maize [J]. *Planta*, 1993, 190: 474- 483.
- [26] RADIN J W, MATTEWS M A. Water transport properties of cells in the root cortex of nitrogen and phosphorous-deficient cotton seedlings [J]. *Plant Physiology*, 1989, 89: 264- 268.
- [27] CARVAJAL M, COOKE D T, CLARKSON D T. Responses of regulation to nutrient deprivation may involve the regulation of water-channel function [J]. *Planta*. 1996, 199: 372- 381.
- [28] CLARKSON D T, CARVAJAL M, HENZLER T, WATERHOUSE R N, SMYTH A J, COOKE D T, STEUDLE E. Root hydraulic conductance: diurnal aquaporin expression and the effects of nutrient stress [J]. *J. Exp. Bot*, 2000, 51: 61- 70.
- [29] KAMALUDDIN M, ZWIAZEK J. Ethylene enhances water transport in hypoxic aspen [J]. *Plant Physiology*, 2002, 128: 962- 969.
- [30] HENZLER T, WATERHOUSE R N, SMYTH A J, CARVAJAL M, COOKE D T, SCHAFFNER A R, STEUDLE E, CLARKSON D T. Diurnal variations in hydraulic conductivity and root pressure can be correlated with the expression of putative aquaporins in the roots of *Lotus japonicus* [J]. *Planta*, 1999, 210: 50- 60.
- [31] MARKHAET A H, FISCUS E I, NAYLOR A W, KRAMER P J. Effect of abscisic acid on root hydraulic conductivity [J]. *Plant Phys.*, 1979, 64: 611- 614.
- [32] FISCUS E. Effect of abscisic acid on hydraulic conductance of and the total ion transport through Phaseolus root system [J]. *Plant*

Physiology, 1981, 68: 169- 174.

- [33] NOBEL P S, CUI M. Hydraulic conductance of the soil the root-soil air gap, and the root: changes for desert succulents in drying soil [J]. *J. Exp. Bot*, 1992, 43: 319- 326.
- [34] HOSE E, STEUDLE E, HARTUNG W. Abscisic acid and hydraulic conductivity of maize roots: a study using cell-and root-pressure probes [J]. *Planta*, 2000, 211: 874- 882.
- [35] TREUNDL E, STEUDLE E, HARTUNG W. Apoplastic transport of abscisic acid through roots of maize: Effect of the exodermis [J]. *Planta*, 2000, 210: 222- 231.
- [36] HOSE E, CLARKSON D T, STEUDLE E, SCHREIBER L, HARTUNG W. The exodermis: a variable apoplastic barrier [J]. *J. Exp. Bot*, 2001, 52: 2 245- 2 264.
- [37] PHILLIPS A L, HUTTLY A K. Cloning of two gibberellin-regulated cDNAs from *Arabidopsis thaliana* by subtractive hybridization: expression of the tonoplast water channel, C-TIP, is increased by GA3 [J]. *Plant Mol. Biol*, 1994, 24: 603- 615.
- [38] YAMADA S, LOMORI T, MYERS T, KEWATA S, KUBO T, IMASEKI H. Expression of plasma membrane water channels genes under water stress in *Nicotiana excelsior* [J]. *Plant Cell Physiol*, 1997, 38: 1 126- 1 231.
- [39] MARIAUX J B, BOCKEL C, SALAMINI F, BARTELS D. Desiccation-and abscisic acid-responsive genes encoding major intrinsic proteins (MIPs) from the resurrection plant *Craterostigma plantagineum* [J]. *Plant Molecular Biology*, 1998, 38: 1 089- 1 099.
- [40] LI L G, LI S F, TAO Y, KITAGAWA Y. Molecular cloning of a novel water channel from rice: its products expression in *Xenopus* oocytes and involvement in chilling tolerance [J]. *Plant Science*, 2000, 154: 43- 51.
- [41] FRENCH T. Primary response of root and leaf elongation to water deficits in the atmosphere and soil solution [J]. *J Exp Bot*, 1997, 48: 985- 999.
- [42] INGRAM J, BARTELS D. The molecular basis of dehydration tolerance in plants [J]. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant. Mol Biol*, 1996, 47: 377- 403.
- [43] DANIELS M J, MIRLOV T E, CHRISPEELS M J. The plasma membrane of *Arabidopsis thaliana* contains a mercuryinsensitive aquaporins that is a homolog of the tonoplast water channel protein TIP [J]. *Plant Physiol*, 1994, 106: 1 325- 1 333.
- [44] JOHANSSON I, KARLSSON M, CHUKLA V K, CHRISPEELS M J, LARSSON C, KJELBORN P. Water transport activity of the plasma membrane aquaporin PM28A is regulated by phosphorylation [J]. *The Plant Cell*, 1998, 10: 451- 459.
- [45] ZIMMERMANN H M, HARTMANN K, SCHREIBER L, STEUDLE E. Chemical composition of apoplastic transport barriers in relation to radial hydraulic conductivity of corn roots (*Zea mays* L.) [J]. *Planta*, 2000, 210: 302- 311.
- [46] DAVID E, BARROWCLOUGH, CAROL A, PETERSON, STEUDLE E. Radial hydraulic conductivity along developing onion roots [J]. *J. Exp. Bot*, 2000, 51(344): 547- 557.
- [47] MELCHIOR W, STEUDLE E. Water transports in onion (*Allium cepa* L.) roots. Changes of axial and radial hydraulic conductivities along root development [J]. *Plant Physiol*, 1993, 101: 1 305- 1 315.
- [48] RIEGER M, LITVIN P. Root system hydraulic conductivity in species with contrasting root anatomy [J]. *J. Exp. Bot*, 1999, 50: 201 - 209.
- [49] ZHANG W H, TYERMAN S D. Effect of low O<sub>2</sub> concentration and azide on hydraulic conductivity and osmotic volume of the cortical cells of wheat roots [J]. *Aust. J. Plant Physiol*, 1991, 18: 603- 613.
- [50] STEUDLE E, MURRMANN M, PETERSON C A. Transport of water and solutes across maize roots modified by puncturing the endodermis [J]. *Plant Physiology*, 1993, 103: 335- 349.
- [51] MIYAMOTO K, MITSUOKA K, HIRAI T, WALZ T, AGRE P, HEYMANN J B, ENGEL A, FUJIYOSHI Y. Structural determinants of water permeation through aquaporin-1 [J]. *Nature*, 2000, 407: 599- 605.