

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2009.01546

玉米根系吸水能力细胞水平的杂种优势

刘小芳^{1,2,3} 张岁岐^{1,2,*} 杨晓青^{1,2,3} 山 仑^{1,2}

¹中国科学院水利部水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨凌 712100; ²西北农林科技大学, 陕西杨凌 712100; ³中国科学院研究生院, 北京 100049

摘 要: 在人工气候室水培条件下, 以玉米(*Zea mays* L.)杂交种 F₁ 代户单 4 号及其母本天四和父本 478 为材料, 用细胞压力探针技术研究了正常供水和 PEG-6000 模拟-0.2 MPa 水分胁迫条件下, 玉米根皮层细胞水分关系参数的基因型差异。结果表明, 根皮层细胞的直径、长度和体积均为 F₁ 代>母本>父本; 正常供水条件下 3 个玉米品种的根皮层细胞膨压均在 0.6 MPa 左右且品种间差异不显著, 水分胁迫抑制了细胞的延伸生长且 F₁ 代和母本的细胞膨压显著高于父本; 根皮层细胞壁体积弹性模量均为父本>母本>F₁ 代, 水分胁迫条件下的品种间差异显著; 与正常供水条件相比, 水分胁迫条件下细胞膨压显著降低, 而弹性模量则大幅度提高; 在两种水分条件下, 水分跨细胞膜运转的半时间均为父本>母本>F₁ 代, 且半时间在水分胁迫条件下均显著高于正常供水条件下; HgCl₂ 处理引起了半时间的延长, 2-巯基乙醇则部分逆转了 HgCl₂ 的效应; 在两种水分条件下, 根皮层细胞水导均为 F₁ 代>母本>父本且品种间差异显著, 水分胁迫则显著降低了细胞水导。试验证明杂交种 F₁ 代的细胞水平根系吸水能力优于亲本, 体现了杂种优势。

关键词: 压力探针; 细胞; 水导; 水分胁迫; 根系吸水; 杂种优势

Heterosis of Water Uptake Ability by Roots of Maize at Cell Level

LIU Xiao-Fang^{1,2,3}, ZHANG Sui-Qi^{1,2,*}, YANG Xiao-Qing^{1,2,3}, and SHAN Lun^{1,2}

¹State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming of the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China; ²Northwest A&F University, Yangling 712100, China; ³Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Cell pressure probe technique has been extensively used to study plant water relations at cell level. Effect of numerous internal or external factors on water uptake by plant root cells has been studied. However, the feasibility of this technique for investigating the difference of water related parameters among varieties of the same plant species has not been reported. In this paper, the cell pressure probe was employed to study cortex cell water related parameters of primary roots among three different maize genotypes (F₁ hybrid of HD4, its female parent T4, and male parent 478) under normal and water stress conditions. The water stress was simulated with PEG-6000 with Ψ_s value of -0.2 MPa. As to the size of root cortex cells, the diameter, length and volume of cells represented as F₁ > female parent > male parent under both conditions, and there was significant differences of volume among the three maize genotypes. Water stress reduced cell diameter and length obviously so as to decreased volume significantly. The root cortex cell turgor of the three maize genotypes was approximately 0.6 MPa and the genotypic difference was not noticeable under normal culture condition. By contrast to normal condition, cell turgor values of the three maize genotypes were decreased by 0.2–0.3 MPa under water stress condition and cell turgor of male parent was significantly lower than that of the other two varieties. The volumetric elastic modulus of the cell wall is a property of rigid cell wall which represents the change in turgor of a cell caused by a given change of the relative volume. Value of elastic modulus represented as male parent > female parent > F₁ under the two water levels and enhanced by water stress significantly. Moreover, the differences of elastic modulus among the three maize genotypes were significant under water stress condition. The half time of water exchange represented as male parent > female parent > F₁ under the two water levels, and water stress prolonged half time; 50 $\mu\text{mol L}^{-1}$ HgCl₂ also prolonged half time, but 5 mmol L^{-1} 2-mercaptoethanol reversed the effect partly and the final half time was even larger than the original value. The cell hydraulic conductivity represented as F₁ > female parent > male parent under the two water levels, and water stress noticeably decreased cell hydraulic conductivity. The results indicated that F₁ was better than the parents and showed

本研究由国家高技术研究发展计划(863 计划)(2007AA100202), 中国科学院知识创新重要方向项目(KSCX2-YW-N-003), 国家自然科学基金项目(30571127), 教育部新世纪优秀人才支持计划项目资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 张岁岐, E-mail: sqzhang@ms.iswc.ac.cn

第一作者联系方式: E-mail: liuxiaofang04@hotmail.com

Received(收稿日期): 2008-12-30; Accepted(接受日期): 2009-03-18.

heterosis in water uptake ability at cell level, and cell pressure probe worked well in the study of genotypic difference of cell water related parameters. The above results also provide scientific references for breeding and selecting new genotypes of maize with improved ability of water uptake by roots and with drought-resistance.

Keywords: Pressure probe; Cell; Hydraulic conductivity; Water stress; Water uptake by roots; Heterosis

根系水导表示单位时间单位压力梯度下流经单位根表面积(或长度)的水流量($\text{m s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ 或 $\text{m}^2 \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$), 是表征植物根系吸水能力的一个重要的水力学参数, 可从整株根系、单根和细胞水平上进行表达。对细胞水平根系水导的研究是植物根系吸水研究中不可或缺的一个层次, 对于明确组织、器官水平以及整个植株水平植物水分关系具有重要的意义^[1]。迄今为止, 国内外对细胞水平根系吸水行为已有一定研究。在盐胁迫^[2-3]、缺氧^[4]、重金属^[4-5]、机械应力(mechanical stimuli)^[5-6]、低温^[6-7]、氧化胁迫^[8]等条件下, 小麦、玉米、黄瓜等高等植物的根皮层细胞水导均比正常条件下大幅度降低, 而 ABA 则能逆转大多数逆境条件造成的水导的降低, 使水导全部或部分恢复^[5,9]。目前, 相关研究主要集中在各种环境因子对细胞水导的影响及相关调控机制方面, 而对于同种植物不同品种间细胞水导的差异以及与表型抗旱性之间的关系尚未见报道。

本研究选用一组遗传背景清楚、表型性状差异显著的玉米材料, 借助细胞压力探针技术, 从细胞水平研究正常供水和水分胁迫条件下玉米吸水行为是否存在杂种优势, 同时探讨细胞压力探针技术用于品种间细胞水分关系参数比较的可行性, 以期从细胞水平根系水力学特征方面对抗旱玉米品种的选育提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 供试材料及处理

玉米杂交种 F_1 代户单 4 号(T4×478, 抗旱)及其母本天四(T4, 较抗旱)和父本 478(不抗旱)^[10], 由西北农林科技大学农学院玉米研究所育种室提供。

挑选外形饱满的玉米种子在蒸馏水中吸胀 6 h 后, 移至湿润滤纸上在 25 °C 黑暗培养箱中萌发, 出苗 3 d 后当种子根长 5~6 cm 时, 将苗移入高 25 cm, 直径 20 cm 的不透光 PVC 塑料桶中培养。最初在桶中装入蒸馏水, 使幼苗适应生长 24 h 后, 进行水分处理, 正常供水处理(对照)用 Hoagland 全营养液培养; 水分胁迫处理用 Hoagland 全营养液加入 PEG-6000 模拟 -0.2 MPa 的水分胁迫, 分别处理 7 d, 每个处理设 3 个重复。

幼苗在国产东拓 ZPW-280B 型智能植物培养箱中培养, 白天光照为 $400 \mu\text{mol Photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 光暗周期为 12 h/12 h, 昼夜温度为 27°C/20°C, 空气相对湿度(RH)为 65%左右。每天用加氧泵向溶液中通气 3~4 次, 每次 60 min, 保证根系良好生长。每 48 h 换一次营养液。处理完毕后统一放入 Hoagland 全营养液中培养 1 d, 选取根系生长良好, 颜色鲜白且未接触桶底的植株根系作为测定材料(苗龄 11 d)。

分别选取不同处理玉米幼苗的离体单根(3~5 cm)并固定, 测定距根尖 1~2 cm 根段第 4~6 层皮层细胞的水导。测定初始在根周围施加恒定流速的 Hoagland 全营养液作为循环介质溶液(Hoagland), 继而以 $50 \mu\text{mol L}^{-1} \text{HgCl}_2$ +Hoagland 全营养液作为循环介质溶液对根处理 20 min (MC), 最后以 5mmol L^{-1} 2-巯基乙醇 + Hoagland 全营养液对根处理 10 min(ME)。

1.2 测定指标与方法

1.2.1 细胞膨压 测定前在针尖直径 7~10 μm 的探针毛细管中装满硅油。由于硅油具有低黏滞系数和低表面张力的特点, 不会与水混合, 当毛细管尖端刺入待测细胞时, 细胞膨压使细胞液进入毛细管前端并与硅油之间形成弯月面。以压力传感器与探针相连, 可以感应压力并把压力信号转换为电信号, 进而输出并记录压力-时间($P-t$)曲线。通过操纵微型发动机带动与螺旋钮连接的金属杆可移动弯月面的位置, 当把弯月面位置推至细胞膜表面时, 测得的压力即为细胞膨压(turgor, P)^[11]。

1.2.2 细胞壁体积弹性模量 当探针毛细管尖端刺入细胞且膨压稳定后, 通过微型发动机带动与螺旋钮连接的金属杆推动毛细管中弯月面向前或向后移动一定距离并迅速回到原来位置, 结合相应的 $P-t$ 曲线, 可以计算出细胞体积的变化量及其引起的膨压变化量。然后根据公式计算细胞壁体积弹性模量(volumetric elastic modulus of the cell wall)^[11]。

$$\varepsilon = V \frac{dP}{dV} \approx V \frac{\Delta P}{\Delta V}$$

式中, ε 为细胞壁体积弹性模量(MPa), ΔP 为细胞膨压的变化量(MPa), V 为细胞体积(m^3), ΔV 为细胞体积的变化量(m^3)。

1.2.3 水分跨细胞膜运转半时间 移动细胞压力探针的金属杆,使弯月面向前或向后一定距离,即细胞膨压急剧上升或下降,打破细胞内外的水分平衡状态;接着,保持弯月面位置不变,水分由细胞内流向细胞外或由细胞外流向细胞内,直到达到新的水分平衡状态,同时膨压也缓缓回到原来位置。这就是静水压驱动下压力释放(*pressure relaxation*)过程,根据相应的*P-t*曲线并借助Pfllock软件计算水分跨膜运转的半时间(*half time*, $T_{1/2}^w$)^[11],即静水压力的变化量达到总变化量一半所用的时间。

1.2.4 细胞水导

$$L_p = \frac{V}{A} \frac{\ln 2}{T_{1/2}^w (\varepsilon + \pi^i)} \approx \frac{d}{4} \frac{\ln 2}{T_{1/2}^w (\varepsilon + \pi^i)}$$

式中, L_p 为细胞水导(*hydraulic conductivity*, $\text{m s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)^[11], V 为细胞的体积(m^3), A 为细胞的表面积(m^2), d 为细胞直径(m), $T_{1/2}^w$ 为水分跨细胞膜运转的半时间(s), ε 为细胞壁体积弹性模量(MPa), π^i 为细胞的渗透势(MPa)。

1.2.5 细胞体积 选取生长良好的种子根,于1~2 cm处用双面刀片做徒手切片(分为横切和纵切两种),将切片用0.05%的甲苯胺蓝TBO水溶液染色1 min,立即用OLYMPUS JNOEC xs-212-201显微镜观察,用NIKON ACT-2U软件由横切片测得细胞横截面直径 d (μm),由纵切片测得细胞长度 l (μm),结合两者计算细胞体积 V (μm^3)。

1.3 数据处理

用SPSS软件处理数据,以LSD法检验差异显著性,并以不同字母表示处理间的差异显著性水平($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 根皮层细胞体积的品种间差异

在正常供水和水分胁迫条件下,根皮层细胞的直径 d 、长度 l 和体积 V 的品种间差异都呈相同趋势,均为 F_1 代户单4号>母本天四>父本478,其中 d 和 V 的品种间差异显著, l 的品种间差异不显著(图1)。水分胁迫显著减小了根皮层细胞 d 和 l ,从而也减小了 V ,表明水分胁迫影响了根皮层细胞的延伸生长。

2.2 根皮层细胞膨压的品种间差异

在正常供水条件下,3个玉米品种根皮层细胞膨压 P 均为0.6 MPa左右,其中抗旱的 F_1 代的膨压最高,其次是较抗旱的母本,而不抗旱的父本最低,但品种间差异不显著。在水分胁迫条件下,根皮层

细胞膨压的品种间差异也表现出相同的趋势,即 F_1 代>母本>父本,其中 F_1 代和母本的膨压显著高于父本($P < 0.05$),但二者之间差异不显著。水分胁迫显著降低了3个玉米品种的根皮层细胞膨压($P < 0.05$),降幅达0.2~0.3 MPa,其中杂交种 F_1 代降低35.2%,母本降低37.7%,父本降低48.8%(图2-A)。表明在水分胁迫下,抗旱性越强的品种,根皮层细胞膨压下降幅度越小,维持膨压的能力越强。

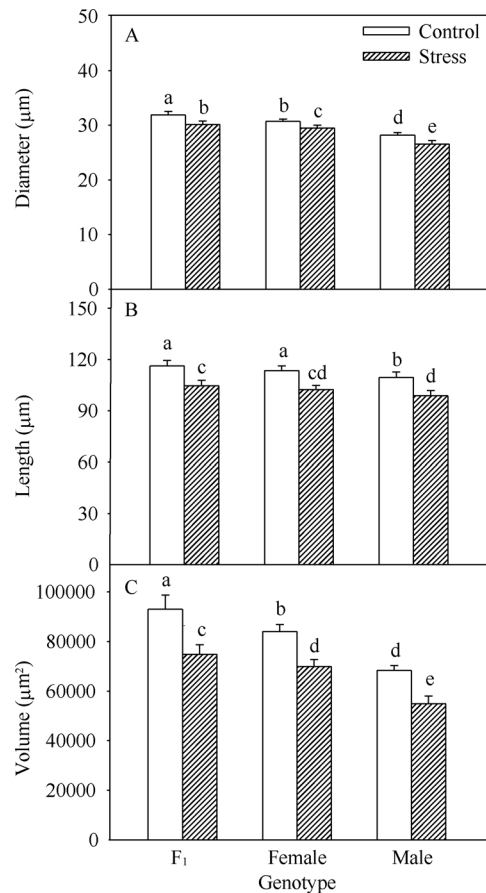


图1 在两种供水条件下玉米根皮层细胞直径、长度和体积的基因型差异

Fig. 1 Differences of diameter, length, and volume of root cortex cells among three maize genotypes under two water levels

图中不同字母表示在0.05水平上差异显著。

Each bar is the mean of six replicates with standard deviation. Values with different letters are significantly different at the 0.05 probability levels on the basis of LSD test. Control: normal condition; Stress: water stress condition. F₁: HD4 (T4×478); Female: T4; Male: 478.

2.3 细胞壁体积弹性模量的品种间差异

在正常供水和水分胁迫条件下,根皮层细胞壁体积弹性模量 ε 为父本>母本> F_1 代,其中水分胁迫条件下的品种间差异显著($P < 0.05$)。同时发现,水分胁迫大幅度提高了细胞壁体积弹性模量 ε ,其中 F_1 代提高到正常供水条件下的3.6倍,母本提高到3.8倍,父本提高到4.4倍(图2-B)。表明水分胁迫条

件下细胞壁硬化、弹性变差, 且抗旱性越弱的品种, 细胞壁的硬化越剧烈。

2.4 根皮层细胞水导的品种间差异

在正常供水条件下, F_1 代的细胞水导 L_p 最高, 其次是母本, 父本最低, 且品种间差异显著 ($P < 0.05$)。在水分胁迫条件下, F_1 代和母本的根皮层细胞水导 L_p 之间差异不显著, 但都显著高于父本 ($P < 0.05$)。水分胁迫显著降低了根皮层细胞水导, 其中抗旱的杂交种 F_1 代降低 50.6%, 较抗旱的母本降低 52.2%, 不抗旱的父本降低 62.5%(图 2-C)。表明在水分胁迫条件下, 抗旱性越强的品种, 根皮层细胞水

导下降幅度越小, 体现了细胞水平根系吸水能力的杂种优势。

2.5 不同处理对水分跨细胞膜运转的半时间的影响

两种水分条件下 3 个玉米品种根经 MC 处理 ($50 \mu\text{mol L}^{-1} \text{HgCl}_2$) 后, 皮层细胞水分运转的半时间 $T_{1/2}^w$ 延长(图 3-B), 随之进行的 ME 处理 (5mmol L^{-1} 2-巯基乙醇) 则逆转了 HgCl_2 对 $T_{1/2}^w$ 的作用, 使已增大的 $T_{1/2}^w$ 有了一定程度降低(图 3-C), 但仍然没有恢复到 HgCl_2 处理前的水平(图 3-A)。在 Hoagland、MC 和 ME3 个处理阶段, 水分胁迫均使水分跨细胞膜运转的半时间 $T_{1/2}^w$ 显著增大 ($P < 0.05$), 并且在正

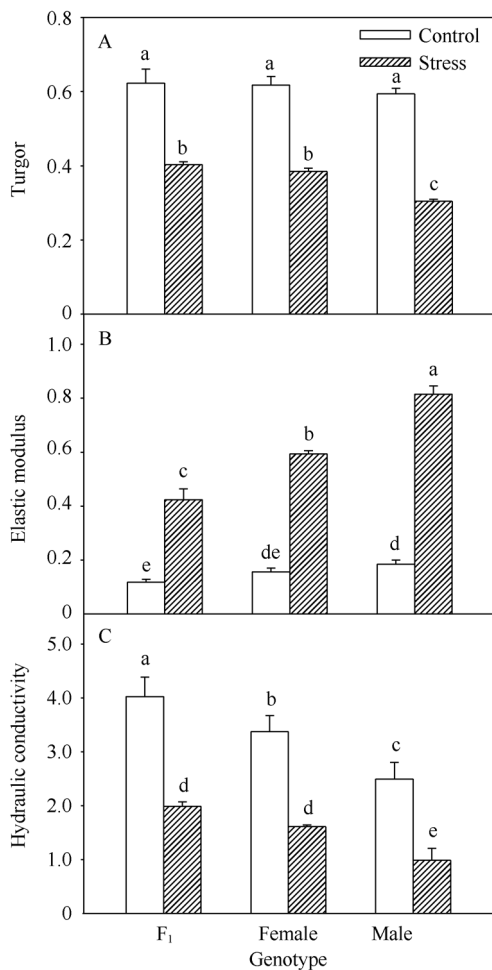


图 2 在两种供水条件下玉米根皮层细胞膨压、细胞壁体积弹性模量和细胞水导的基因型差异

Fig. 2 Differences of turgor, volumetric elastic modulus of cell wall, and hydraulic conductivity of root cortex cells among three maize genotypes under two water levels

图中不同字母表示在 0.05 水平上差异显著。

Each bar is the mean of three replicates with standard deviation. Values with different letters are significantly different at the 0.05 probability levels on the basis of LSD test. Control: normal condition; Stress: water stress conditions. F_1 : HD4 (T4×478); Female: T4; Male: 478.

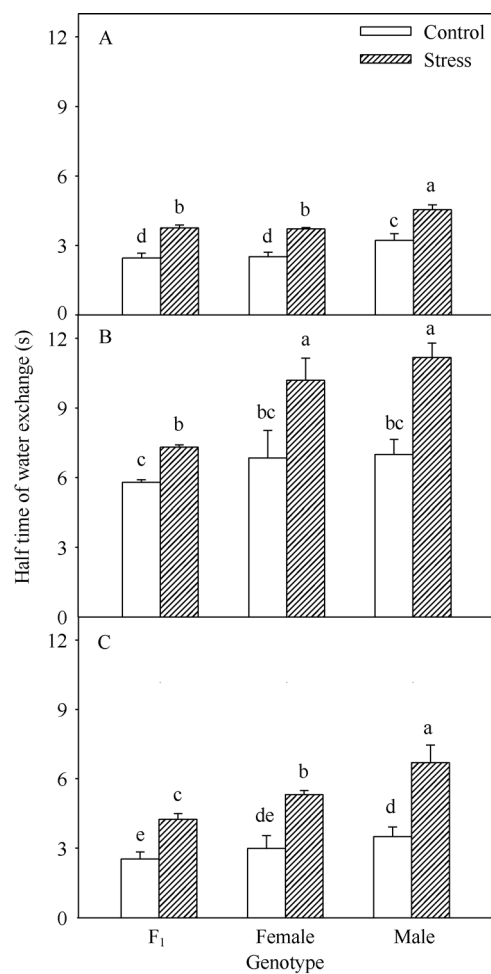


图 3 在两种供水条件下 3 个基因型玉米根皮层细胞水分跨膜运转的半时间变化

Fig. 3 Differences of half time of water exchange of root cortex cells among three maize genotypes under two water levels

图中不同字母表示在 0.05 水平上差异显著。

Each bar is the mean of three replicates with standard deviation. Values with different letters are significantly different at the 0.05 probability levels on the basis of LSD test. Control: normal condition; Stress: water stress conditions. F_1 : HD4 (T4×478); Female: T4; Male: 478.

常供水和水分胁迫下的 $T_{1/2}^w$ 均为父本>母本> F_1 代, 特别是在 MC 和 ME 处理阶段, 胁迫条件下杂交种 F_1 代的 $T_{1/2}^w$ 显著低于父母本($P < 0.05$), 体现了杂种优势。

3 讨论

3.1 细胞水分关系参数的品种间差异

细胞膨压 P 是一项重要的细胞水分关系参数, 不仅在维持植株形态、调控叶片气孔的开闭等方面起着非常重要的作用, 同时也是细胞延伸生长的动力^[12]。本试验中, 水分胁迫使根皮层细胞膨压 P 显著下降, 与正常供水条件相比降低了 35%~50%(图 2-A), 引起了细胞延伸生长速度的降低, 是水分胁迫条件下细胞体积比正常供水下细胞体积 V 变小的原因之一。另外, 与正常供水相比, 水分胁迫条件下细胞膨压的下降幅度以抗旱的 F_1 代最低, 较抗旱的母本居中, 不抗旱的父本最高, 即抗旱性越强的品种根皮层细胞膨压下降幅度越小, 维持膨压的能力越强。

细胞壁体积弹性模量 ε 表示细胞体积的相对变化引起的膨压的变化量, 如 ε 为 10 MPa 表示细胞体积改变 1%, 其膨压改变 0.1 MPa。 ε 可用来表征细胞壁的刚性, ε 越大细胞壁的刚性越强、延展性越差。它与细胞膨压 P 以及细胞 V 呈正比, 且与细胞壁的厚度、组成等有关系。细胞壁具有一定的延展性即达到一定的松弛程度, 是细胞延伸生长的必要条件之一。生长素(IAA)对细胞生长的促进作用被推测是松弛了细胞壁^[13]。本试验中, 在两种水分条件下, ε 均为父本>母本> F_1 代, 而在水分胁迫条件下 ε 增大到对照的 3.6~4.4 倍且其上升幅度以抗旱的 F_1 代最低, 较抗旱的母本居中, 不抗旱的父本最高(图 2-B), 表明细胞壁的硬化可能与植株抗旱性有关, 即抗旱性越弱的品种, 细胞壁的硬化越剧烈。Neumann 等^[14]认为细胞壁的这种硬化现象, 并非被动的植物损伤症状, 而是植物对水分胁迫的主动适应性前馈机制(adaptive feed-forward mechanism)。水分胁迫条件下细胞壁的硬化是生理、生化以及基因水平综合作用的结果, 目前的研究主要集中于细胞壁多聚体分子之间的交联作用的增强、细胞壁 pH 变化、伸展蛋白活性降低、调控木质素合成的酶表达量增多引起的木质素沉积等, 但对细胞壁成分变化的研究还不够透彻^[15-17]。继续深入探讨水分胁迫导致细胞壁硬化的机制, 将为探索基因工程手段来提高植物的

抗旱性提供理论基础。

在两种水分条件下, 根皮层细胞水导 L_p 为 F_1 代>母本>父本; 与正常供水相比, 水分胁迫普遍降低了各品种的 L_p 。以上 L_p 的变化趋势与细胞体积 V 的变化趋势相同, 与细胞壁体积弹性模量 ε 和水分跨细胞膜运转的半时间 $T_{1/2}^w$ 的变化趋势相反, 表明 L_p 与 V 呈正相关关系, 与 ε 和 $T_{1/2}^w$ 呈负相关关系。

3.2 细胞水平根系吸水能力与水通道蛋白的关系

一般认为, 水通道蛋白对重金属(如 Hg^{2+})高度敏感, Hg^{2+} 可与水通道蛋白的 Cys-189 残基上的-SH 基结合引起水通道蛋白构象变化、阻塞水通道蛋白, 大大降低质膜透水性。所以, 现常用 $HgCl_2$ 作为抑制剂、2-巯基乙醇作为解抑制剂来检测水通道的活性^[4-5,18-19]。水通道蛋白的调控机制大致可以分为两种^[20]。第一, 通过调节水通道蛋白的活性来调控水分跨膜运转。第二, 通过改变膜上水通道蛋白的含量来调控水分跨膜运转。细胞水平根系吸水能力主要受水通道蛋白的调控, 而本研究发现根皮层细胞水导存在品种间差异(图 2-C), 由此推断, 细胞水导的差异主要是由于水通道蛋白的活性和含量的不同引起的。

本试验中以水通道蛋白抑制剂 $HgCl_2$ 处理根皮层细胞, 抑制了水通道蛋白的活性, 此时细胞水分跨膜运转的 $T_{1/2}^w$ 延长且达到处理前的 2~4 倍; 继而以 $HgCl_2$ 的专一性去抑制剂 2-巯基乙醇处理根皮层细胞, 使水通道蛋白的活性得到恢复, 此时 $T_{1/2}^w$ 大幅度降低。表明水通道蛋白的活性越强, $T_{1/2}^w$ 越小; 反之, 水通道蛋白的活性越弱, $T_{1/2}^w$ 越大。细胞经 2-巯基乙醇处理后 $T_{1/2}^w$ 仍高于 $HgCl_2$ 处理前, 表明 2-巯基乙醇只是部分逆转了 $HgCl_2$ 对水通道蛋白的影响。同时, 由于 $T_{1/2}^w$ 与 L_p 的负相关关系, 水通道蛋白的活性越强, L_p 越大, 细胞吸水能力越强; 水通道蛋白的活性越弱, L_p 越小, 细胞吸水能力越弱。

吴安慧等^[21-22]发现, 正常供水条件下玉米根系中水通道蛋白基因 $PIP1-1$ 和 $TIP1-1$ 的表达量为 F_1 代>母本>父本, 表现杂种优势; 水分胁迫条件下 F_1 代和母本的 $PIP1-1$ 的表达量以及父本的 $TIP1-1$ 的表达量增加, 也表现杂种优势。而两种水分条件下 3 个玉米品种根皮层细胞水导 L_p 均为 F_1 代>母本>父本(图 2-C), 证明在相同水分条件(正常供水或水分胁迫)下, 3 个玉米品种的 L_p 与水通道蛋白的表达量有关, 水通道蛋白的表达量越大, L_p 越高; 反之, L_p 越低。这可能也是 F_1 代和母本较抗旱而父本不抗旱

的原因之一。与正常供水条件下相比,水分胁迫提高了水通道蛋白的表达量,但细胞水导反而相对降低,主要是由于水分胁迫引起了水通道蛋白的关闭,降低了水通道蛋白的活性。

综上所述,在相同条件下,水通道蛋白表达量的多少及其活性的高低决定着细胞水导的大小,影响着水分跨细胞膜的运输以及沿单根水平细胞-细胞途径的运输。因此,水通道蛋白表达量及其活性的杂种优势决定了细胞水平根系吸水能力的杂种优势。

4 结论

两种水分条件下,细胞吸水能力均为 F_1 代>母本>父本,体现了杂交种 F_1 代细胞水平根系吸水能力的杂种优势。与正常供水相比,水分胁迫条件下细胞的吸水能力由于水通道蛋白的关闭而下降,细胞水导降低。同时证明,细胞压力探针技术作为现阶段唯一一种可以原位、实时、直接地测定细胞膨压、细胞壁体积弹性模量及细胞水导等细胞水平水分关系参数的技术,应用于同种植物不同品种间水分关系参数的比较是完全可行的。

References

- [1] Steudle E. The regulation of plant water at the cell, tissue and organ level: Role of active processes and of compartmentation. In: Schulze E D ed. Flux control in biological systems: From enzymes to populations and ecosystems. San Diego, USA: Academic Press, 1994. pp 237-299
- [2] Azaizeh H, Steudle E. Effects of salinity on water transport of excised maize (*Zea mays* L.) roots. *Plant Physiol*, 1991, 97: 1136-1145
- [3] Azaizeh H, Gunse B, Steudle E. Effects of NaCl and CaCl₂ on water transport across cells of maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Plant Physiol*, 1992, 99: 886-894
- [4] Zhang W H, Tyerman S D. Inhibition of water channels by HgCl₂ in intact wheat root cells. *Plant Physiol*, 1999, 120: 849-858
- [5] Wan X C, Steudle E, Hartung W. Gating of water channels (aquaporins) in cortical cells of young corn roots by mechanical stimuli (pressure pulses): Effects of ABA and of HgCl₂. *J Exp Bot*, 2004, 55: 411-422
- [6] Lee S H, Chung G C, Steudle E. Gating of aquaporins by low temperature in roots of chilling-sensitive cucumber and chilling-tolerant figleaf gourd. *J Exp Bot*, 2004, 56: 985-995
- [7] Lee S H, Chung G C, Steudle E. Low temperature and mechanical stresses differently gate aquaporins of root cortical cells of chilling-sensitive cucumber and -resistant figleaf gourd. *Plant Cell Environ*, 2005, 28: 1191-1202
- [8] Ye Q, Steudle E. Oxidative gating of water channels (aquaporins) in corn roots. *Plant Cell Environ*, 2006, 29: 459-470
- [9] Lee S H, Singh A P, Chung G C, Ahn S J, Noh E K, Steudle E. An exposure of roots of cucumber (*Cucumis sativus*) to low temperature severely reduces root pressure, hydraulic conductivity and active transport of nutrients. *Physiol Plant*, 2004, 120: 413-420
- [10] Mu Z-X(慕自新), Zhang S-Q(张岁岐), Liang A-H(梁爱华), Liang Z-S(梁宗锁). Relationship between maize root hydraulic conductivity and drought resistance. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 31(2): 203-208(in Chinese with English abstract)
- [11] Steudle E. Pressure probe techniques: Basic principles and application to studies of water and solute relations at cell, tissue and organ level. In: Smith J A C, Griffiths H. Water Deficits: Plant Responses from Cell to Community. Oxford, UK: Bios Scientific Publishers Ltd, 1993. pp 5-36
- [12] Jones H G. Monitoring plant and soil water status: Established and novel methods revisited and their relevance to studies of drought tolerance. *J Exp Bot*, 2007, 58: 119-130
- [13] Taiz L. Plant cell expansion: Regulation of cell wall mechanical properties. *Annu Rev Plant Physiol*, 1984, 35: 585-657
- [14] Neumann P M. The role of cell wall adjustment in plant resistance to water deficits. *Crop Sci*, 1995, 35: 1258-1266
- [15] Moorea J P, Vitré-Gibouin M, Farrant J M, Driouich A. Adaptations of higher plant cell walls to water loss: Drought vs desiccation. *Physiol Plant*, 2008, 134: 237-245
- [16] Neumann P M, Fan L. The spatially variable inhibition by water deficit of maize root growth correlates with altered profiles of proton flux and cell wall pH. *Plant Physiol*, 2004, 135: 2291-2300
- [17] Fan L, Linker R, Gepstein S, Tanimoto E, Yamamoto R, Neumann P M. Progressive inhibition by water deficit of cell wall extensibility and growth along the elongation zone of maize roots is related to increased lignin metabolism and progressive stelar accumulation of wall phenolics. *Plant Physiol*, 2006, 140: 603-612
- [18] Wan X C, Zwiazek J J. Mercuric chloride effects on root water transport in aspen seedlings. *Plant Physiol*, 2000, 121: 939-946
- [19] Hukin D, Doering-Saad C, Thomas C R, Pritchard J. Sensitivity of cell hydraulic conductivity to mercury is coincident with symplasmic isolation and expression of plasmalemma aquaporin genes in growing maize roots. *Planta*, 2002, 215: 1047-1056
- [20] Zhu M-J(朱美君), Chen J(陈珈), Wang X-C(王学臣). Identification, distribution and function of aquaporins on cytoplasm membranes of maize root cells. *Chin Sci Bull* (科学通报), 2000, 45(4): 407-411(in Chinese)
- [21] Wu A-H(吴安慧), Zhang S-Q(张岁岐), Deng X-P(邓西平), Shan L(山仑). Expression of *TIPI-1* in maize root systems under water deficit. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2006, 32(9): 1413-1417(in Chinese with English abstract)
- [22] Wu A-H(吴安慧), Zhang S-Q(张岁岐), Deng X-P(邓西平), Shan L(山仑), Liu X-F(刘小芳). Expression of *ZmPIPI* subgroup genes in maize roots under water shortage. *J Plant Physiol Mol Biol* (植物生理与分子生物学学报), 2006, 32(5): 557-562(in Chinese with English abstract)