

# 树木树液上升机理研究进展

何春霞<sup>1</sup> 李吉跃<sup>1,\*</sup> 郭 明<sup>2</sup>

(1. 北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室,北京 100083 2. 清华大学工程力学系,北京 100084)

**摘要** 水分在植物体内的运输一直是很多植物生理生态学家所关注的一个重要问题。介绍了内聚力学说的基本假设和其存在争议,总结了近年来这一研究领域的几个热点问题,主要包括:(1)木质部栓塞及其恢复机理;(2)木质部压力探针和压力室法测定的木质部张力值不一致的现象及其可能原因;(3)补偿压学说;(4)不同界面层张力以及输水管道的毛细作用力、薄壁细胞膨压和木质部渗透压、逆向蒸腾等在树木汁液上升中的贡献;(5)最近发现的存在于木质部导管伴胞和韧皮部薄壁细胞等质膜中的水孔蛋白在植物水分运输中的调控作用等。这些方面在解释树木的树液上升中都起着重要的作用。

**关键词** 树液上升;内聚力学说;木质部张力;渗透压;水孔蛋白

文章编号:1000-0933(2007)01-0329-09 中图分类号:Q948.5718 文献标识码:A

## Research progresses of the mechanism of the sap flow in trees

He Chunxia<sup>1</sup>, Li Jiyue<sup>1,\*</sup>, Guo Ming<sup>2</sup>

1 The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Department of Engineering Mechanics, Tsinghua University, Beijing 100084, China

*Acta Ecologica Sinica* 2007 27 (1) 0329 ~ 0337.

**Abstract** : Water transportation in plants has been an important issue in plant ecophysiology. The most popular theory of the mechanism about sap flow in trees is cohesion-tension (CT) theory. However, it is difficult to explain how negative pressure of several MPa can exist and the continuity of water can maintain in those vulnerable vessels. Moreover, the existence of embolism is also a challenge to the traditional CT theory. The tension measured by xylem pressure probe was far lower than the value predicted by the CT theory since the 1990s. Therefore, in this field, many researchers have carried out further and more comprehensive studies. In our review paper, the hypothesis of the CT theory and its scientific controversies were introduced. Several hot topics in this field were summarized, which included: (1) xylem embolism and its refilling mechanism; (2) disaccord values of xylem tensions between two methods measured by xylem pressure probe and pressure chamber and the possible reasons; (3) compensating pressure theory put forward by Canny; (4) inter-surface tensions, capillary forces in water transportation, turgor pressure in parenchyma cells, xylem osmotic pressure, as well as reverse transpiration in sap flows; (5) Aquaporins in the cytoplasm membrane of the parenchyma cell in phloem and the companion cells of vessels in xylem. These topics play important roles in the explanation of water transportation mechanism in plants

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30070637);北京市科技计划资助项目(D0605001040191);北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室课题(JD100220535)

收稿日期:2006-07-13;修订日期:2006-11-20

作者简介:何春霞(1983~),女,硕士,主要从事树木水分生理生态。E-mail:hechunxia@gmail.com

\*通讯作者 Corresponding author. E-mail:ljyymy@vip.sina.com

致谢:感谢芬兰赫尔辛基大学周平博士和 Perämäki Martti 博士对英文摘要的润色。

**Foundation item** :The project was financially supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30070637), Beijing Municipal Science & Technology Commission Project (No. D0605001040191), and the Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education Project (No. JD100220535)

**Received date** 2006-07-13; **Accepted date** 2006-11-20

**Biography** :He Chunxia, master candidate, mainly engaged in water ecophysiology in trees. E-mail:hechunxia@gmail.com

and lead the research in this field to a molecular level.

**Key Words :** Aquaporin ; sap flow ; cohesion-tension theory ; osmotic pressure ; xylem tension

水分是植物细胞的重要组成成分、植物代谢过程的反应物以及光合、呼吸作用的原料和各种生理生化反应和物质运输的介质,没有水,植物的这些生理生化过程都不能进行<sup>[1]</sup>。而水分必须从根沿着木质部通道运输到树冠上部才能参与这些反应。水分在树体内尤其是在高大乔木体内的运输一直是很多植物生理生态学家所关注的一个重要问题。“内聚力学说”是当前普遍被认同的观点,但对于其预测的木质部中数个 MPa 的负压以及水柱的连续性能否维持令很多学者质疑。近年来,木质部压力探针测定的张力值远远低于内聚力学说预测的值、木质部的空穴和栓塞现象的发生以及其他很多相矛盾的研究结果促使学者对植物的水分运输机理进行更深入全面的研究。本文概括和总结了近年来这些方面研究的主要观点、假说及理论,并提出了今后可能的几个研究热点和思路。

1 内聚力学说的提出与争论

“内聚力学说”是由 Dixon & Joly 和 Askenasy 在 19 世纪末提出的。该学说认为,从植物叶片的蒸发表面到根吸水表面存在着连续水柱。其基本假设为<sup>[2]</sup>:首先,水分子具很高的内聚力,在水柱断裂之前能达到十到几百 MPa。再就是,水在高大植物的导管中形成一个从叶片到根到土壤的连续的系统,即土壤-植物-大气连续体系统 (SPAC)。叶片的蒸腾降低了其中的水势,引起水分从木质部流到叶片、木质部压力降低,从而在蒸腾植物体内形成压力(水势)梯度,使得水分从土壤流到根系再流到叶片。因而,蒸腾的水分吸收直接受蒸腾速率的控制,蒸腾拉力驱动水分沿着木质部导管向上运输。1965 年, Scholander 和他的同事采用改良的压力室技术测量出的木质部负压值在内聚力学说预测的数量范围之内。这一结论证明了内聚力张力学说,并使其主体地位得以确立。

然而,它存在的主要问题是它需要木质部中有很高的张力。而木质部壁的疏水性<sup>[3]</sup>和木质部汁液的组成不可能形成 MPa 级的稳定木质部负压<sup>[4,5]</sup>。根据内聚力张力学说,高大的林木所需压力是相当大的。例如世界上最高的树—红杉高 100m 以上,运输水分从根到顶端所需的压力可能高达 1~2MPa,导管对水柱的阻力约 1MPa,因此红杉中水分的向上运输至少需要 2~3MPa 的压力。这么大的负压在植物木质部中是否能够存在呢?木质部中很大的张力意味着其中的水分处于一个亚稳定状态,就像加热的水一样,并且导管的细胞壁可能溶入空气或者水蒸气种子,当达到临界张力时(-1Mpa以下),木质部导管腔内壁上的纹孔允许气体通过,就很容易产生气泡而发生空穴,从而导致输水通道栓塞进而失去运输水分的能力。其他学科的科学家用物理学家,甚至都很难想象稳定的水分在这样的情况下逆着重力的方向流动,尤其是当木质部汁液被限制在有孔的细胞壁内<sup>[4]</sup>。再一个问题就是水分运输是否也有活细胞参与?有人认为导管和管胞周围的活细胞(如木射线以及韧皮部薄壁细胞细胞)的膨压对水分上升也起作用,如 Canny 的“补偿压学说”,许多研究<sup>[6]</sup>指出,植物的茎部局部死亡后,水分也能运输到叶片。

从 1990 年前后,用压力探针测定的充水良好的高大树木上部的或者耐盐树木的叶片都表明木质部张力值通常很低,比压力室测定的值要小很多,这与内聚力学说相矛盾<sup>[3~7]</sup>。此外,先进的核磁共振成像技术揭示了连续的水柱充满木质部的假设对高大树木的树枝并不完全满足<sup>[8]</sup>。相抵触的观察结果促使 Canny<sup>[4]</sup>提出

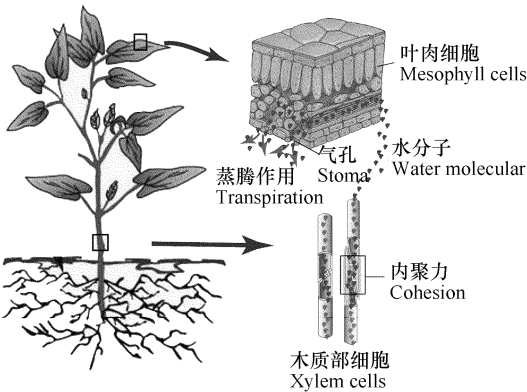


图 1 土壤-植物-大气连续体系统

Fig. 1 Soil-plant-atmosphere continuum

“补偿压学说”即木质部张力是通过围绕木质部的膨胀的活组织所施加的补偿压维持在一个稳定的范围内。但 Tryee 等人<sup>[9,10]</sup>很快就提出质疑,即木质部外围的组织压力是暂时性的,它能否持续地维持木质部的压力而使稳定的水分运输得以进行让人怀疑。

Zimmermann 等人<sup>[5]</sup>经过一系列的研究后认为,木质部中不可能存在几个 MPa 的负压,蒸腾作用只能在木质部中产生相当有限的负压。因为木质部汁液组成、木质部细胞壁的特性和木质部与其他组织的水力耦合阻止了超过 1 MPa 的稳定张力的形成,供应给高大树木的最高处叶片的水分是通过作用于木质部以及薄壁组织和液/气界面的多相态之间的不同作用力之间的微妙的相互协调作用而获得的。因此,他们提出应用“多驱动力”来解释植物体内的水分运输,而不只是蒸腾拉力。

## 2 木质部张力

### 2.1 木质部的空穴和栓塞

木质部空穴和栓塞是一种很易发生的“平常事件”。任何使木质部张力增大的因素都会引起木质部栓塞,例如,由于水分胁迫、木质部管道内树液结冰和维管病害等原因,就会使空气或病毒粒子经纹孔膜进入输水导管,产生空穴甚至栓塞而影响木质部给叶片的水分供应,从而影响植物体正常生理活动,其中水分胁迫最为常见,因为水分胁迫直接引起木质部水势下降,张力增加。木质部栓塞最直接的后果是引起了木质部导水率的下降。空穴和栓塞现象是对传统水分运输机理的有力挑战。因为处于内聚力学说预测的较大的负压下的木质部内很容易发生空穴和栓塞,从而阻碍了植物体内水分的运输,不利于植物的正常生长。

大多数学者<sup>[11,12]</sup>都认为木质部栓塞的恢复是借助于根压、木质部正压和韧皮部等产生的正压,已证明木质部内射线薄壁组织细胞在维持茎的水分平衡上起一定作用。根压在草本植物的栓塞恢复中起着主要的作用,但是在树木中根压只有在空气潮湿蒸腾较弱时才起作用,而在白天以及蒸腾很强时基本不起作用。目前提出的恢复机理有活体论、“逆向蒸腾”假说、气泡溶解假说以及空气充散假说等。而广为学者接受的是 Zimmermann<sup>[12]</sup>的“空气充散假说”,木质部栓塞是由于空气泡来自于外界大气或者已栓塞的管道内,经由管道间纹孔膜上的微孔进入充水管道内所形成。主要依据是毛细作用力和诱导栓塞所需的木质部张力与纹孔膜上气泡的压力相似,但对假说的一些细节诸如栓塞时空气的来源和途径上仍存在争议。

近年来,holbrook 等人<sup>[11]</sup>通过核磁共振成像系统动态连续观测木质部导管对空穴栓塞恢复详细过程进行研究得出木质部导管周围的活细胞参与空穴恢复:首先可能是由于空穴化的导管从周围木质部薄壁细胞中主动吸收离子而产生的渗透势梯度使水分从周围的导管流入充气导管;再就是导管壁上纹孔的存在使周围活细胞能够与导管内水分相通,可能由于水和导管壁内表面的表面张力以及毛细作用力的作用下使水分通过纹孔流入充气导管,并最终使空穴恢复。但对纹孔膜的结构和理化性质、纹孔塞封闭功能、栓塞的恢复等方面的了解还比较少,还有待更深入的研究。

### 2.2 木质部压力的测定

目前有关内聚力学说的争论的直接原因是不同的测量木质部负压的仪器测定的结果不一致,甚至相差很大。

#### 2.2.1 Scholander-Hammel 的压力室技术

当前支持内聚力学说的证据主要是来自于 Scholander 等人采用压力室测得的木质部压力(水势)值。压力室是被广泛用来测定植株水势的技术,它是建立在渗透平衡的基础上的、间接测定木质部压力的<sup>[13]</sup>。其测定的稳定木质部负压值在  $-1 \sim -17$  MPa 范围内。该方法很简单,所以很流行。但令有些学者质疑的是切取小枝时,毛细张力在切口末端产生,张力值可能要超过输导细胞内腔半径预测的值<sup>[7,14]</sup>。假定压力室只测定叶片的平衡负压值,这意味着平衡压在数值上不与完整植株中切取叶片的木质部部位中原有的张力相同,并且可能相差很多,尤其是小枝取自于 10m 以上的高度时,由于小枝被切断,其重力势消失。并且,一直没有一个合适的能产生已知负压的气-水模型系统充分证实压力室技术。对此,Canny 等人<sup>[4]</sup>认为测得的值不能证明是小枝切断前的木质部中张力值。Zimmermann<sup>[5]</sup>等人认为很多已经发表的用压力室测定的数据也都是相

互矛盾的。因此,压力室技术测得的值是不是就等于木质部中原先存在的张力还有待进一步验证。

### 2.2.2 木质部压力探针技术

木质部压力探针是直接测定完整植株的木质部压力的仪器,其测定的值远高于用间接方法获得的结果(较小负值)。人们对压力探针的一个疑惑是,它插入的部位是否是木质部导管。对此,Zimmermann 等人<sup>[7]</sup>用装有墨水的探针进行实验,墨水被渗透吸入导管中,测定结束后将组织解剖,发现墨水只存在于一个导管中,说明探针插入了导管中。另外一个疑问是压力探针是不是测定不到实际上存在的很高的张力,因为它插入导管时可能会改变细胞实际状态环境,植株或者探针的轻微震动可能就会引起空穴,测定的压力值也会立即达到水蒸气压(+0.02MPa),然后变成大气压。他们还用压力探针测定了一株乔木的35m高处的木质部张力值仍在0左右,与同一立地同一时间里测定的林冠下的灌木的值类似。这与内聚力理论预测的至少需要0.7MPa的张力相矛盾。Zimmermann<sup>[5]</sup>等人根据木质部压力探针测得的数据得出如下的结论:(1)测得的木质部张力在0~0.1MPa范围内;(2)随着蒸腾速率的变化,木质部张力不变化;(3)外界压力升到0.5MPa时,探针测得的完整植株的木质部张力不变化,并且高大乔木随高度变化张力梯度变化很小或者不变化。因此,他们认为虽然木质部张力对树液流动可能有些贡献,但不是主要机理。

大量的实验结果显示,压力探针法检测到的导管水柱张力总是不低于-0.5~-1.0MPa<sup>[5,16]</sup>,而压力室法可以检测到-10MPa以下的水柱张力<sup>[10]</sup>,并且水分胁迫时,压力室测定的水势下降而压力探针测定的木质部水势上升。对于这些不一致的结果,Balling & Zimmermann<sup>[17]</sup>等学者认为可能是压力室法需要很高的压力去克服导管水分运输中产生的流体阻力,且测定的是全部导管的一种平均化的结果,而压力探针测定的是单个导管中的水柱张力,而Wei<sup>[18]</sup>等人则认为有可能是压力探针的装置设计有问题。

### 2.2.3 Z-型管技术

Smith<sup>[19]</sup>应用Z型管装置来模拟实际木质部中水柱的张力。Z型管装置是一种安装在旋转轴上的Z型的玻璃毛细管。旋转轴时产生的离心力把水拉向中心压力减小的毛细管两端。通过毛细管的长度和转速可以计算出负压。在他300百多次实验中,80%的实验测定的空穴极限都在0~0.7MPa范围内(绝对值),这一结果与木质部压力探针测定的结果一致,并且远远小于内聚力学说预测的范围。由此看来,虽然内聚力学说预测的木质部存在负压的事实已得到公认,但是负压的大小范围(-1~-10MPa)并没有得到广泛的接受。

最近,Holbrook 等人<sup>[20]</sup>将压力室技术和Reynolds的旋转技术结合起来。他们将一个中部带着一片叶片的离体茎段在旋转轴上旋转。通过叶片可得出旋转在茎段中部产生的离心力。根据茎段长度和旋转的角速度得出旋转产生的张力,离心后用压力室技术测定叶片的木质部液的负压,比较这两个值以确定压力室技术测定值的有效性。结果发现两者之间是1:1的关系,并且测得离心后水柱的张力<-1.8MPa。相对于Z型管技术,Holbrook 等人的改良之处是在实验中旋转植物茎段而不是像以前那样旋转玻璃毛细管。这种交互检验实验为植物木质部导管中存在有相当大的负压提供了强有力的证据,支持了内聚力-张力学说。但是有学者对此提出质疑<sup>[6,9]</sup>,即处于这么大张力下的木质部汁液不可能不发生空穴;另外木质部壁的疏水性<sup>[3]</sup>和木质部汁液的组成使得存在MPa级的稳定木质部负压变得极为不可能。

## 3 树液上升的其他理论

压力室和压力探针测定的结果都揭示了植物的叶片蒸腾产生的张力确实在驱动植物体内木质部水柱中水分上升的过程中起着至关重要的作用。且对于一些草本植物蒸腾拉力是其体内水分上升的主要驱动力。但是,对于很多高大乔木,其体内的水分运输通道较长,单靠蒸腾拉力是否能够将水分拉升至其顶端呢?在植物没有蒸腾作用以及木质部发生空穴和栓塞时又是什么力量驱动水分向上运输呢?为此,很多学者从植物水分关系的其他的一些相关方面进行了研究和解释。

### 3.1 根压

目前对根压现象的解释是建立在渗透平衡的基础上的。但研究表明<sup>[12]</sup>,这种由于渗透泵作用吸收的水分不能补充由蒸腾作用而丧失的水分,在蒸腾强烈的情况下植物失水很快,木质部中无法形成根压,所以在蒸

腾期间根木质部是没有正压的。并且根压范围一般在 0.05 ~ 0.5MPa ,这个压力也只能使水分上升大于 20m ,许多树木的高度远比这个数值大的多。并且不是所有树种所有时间都能够测到根压。只有多年生树木在早春芽叶尚未舒放以前 ,以及土温高、水分充足、大气相对湿度大 ,蒸腾作用很小时 ,根压对水分上升才起较大的作用。但很多的研究结果<sup>[1,12]</sup>表明 ,根压在植物体内的水分运输中确实起着重要的作用。

3.2 补偿压学说

Canny<sup>[4]</sup>等人通过综述压力探针和双重锯切等测定的实验数据后认为这与内聚力学说在以下方面相抵触 :首先 ,木质部中需要的那么高的张力 (0.2 ~ 2MPa )不存在 ;再就是不存在张力随高度的变化梯度 ;最后 ,被认为证明内聚力学说的压力室技术与木质部压力探针测得的张力不符。由此 ,他提出了补偿压学说 :补偿压是由木质部薄壁细胞和射线细胞的组织压所提供、并施加给输导组织中的封闭水柱。由此产生一个驱动力 ,就如内聚力学说中所说的蒸腾拉力和叶肉细胞湿润细胞壁的凹液面产生的张力一样。内聚力学说中的张力是通过输导组织中水柱的张力来传递的 ,而 Canny 认为输导组织周围的组织压的挤压使得张力维持在一定的范围内 ,沿树高的张力梯度将由增加的木质部薄壁细胞的组织压来补偿 ,因此 ,也就不需要用来维持水柱的静水压梯度了。他还认为 ,沿树高梯度 ,韧皮部细胞、薄壁细胞和射线细胞在每隔 10m 就可以产生 0.1MPa 的补偿压 ,这足以将水柱提升到 100m 以上的高度。这对木质部张力的维持以及木质部中空穴和栓塞的修复问题有一定的解释 ,但是木质部外围的组织压力是暂时的 ,它能否持续地维持并使水柱稳定的上升让人质疑。

3.3 薄壁细胞膨压和木质部渗透压

20 世纪 50 年代以前的一些学者认为 :木质部中的张力是不能与组织细胞分开而论的 ,随着木质部负压的增大细胞膨压一定会降低 ,木质部与其邻近的活细胞之间的水分流动存在一个动态平衡<sup>[21]</sup> ;如果细胞没有膨压 ,那么植株就会完全萎蔫、负压就等于薄壁细胞的渗透势。因此 ,他们将木质部压力与细胞水势联系起来 ,就是把木质部汁液中的渗透势考虑进来<sup>[7]</sup>。Zimmermann<sup>[5]</sup>等对草本和一些藤本植物的实验室研究得出木质部压力是与细胞膨压相互联系的 :当由于蒸腾增加根部水分吸收速率受限时 ,木质部张力和细胞膨压同时下降 ,从而导致木质部和周围细胞间建立一个新的水分平衡 ,并且可能由于水孔蛋白的存在 ,使其水分交换在几秒内完成<sup>[22]</sup>。那么即使不是整个的木质部与其周围组织间存在水流的动态平衡 ,在树木某一高度的这两部分之间也一定存在着一个局部的动态平衡 ,高大植物的木质部压力应该是由其相邻细胞的水分关系参数决定的。

研究表明木质部和韧皮部间可侧向发生物质交换。这一过程对木质部的汁液流动是否有帮助呢 ? Canny 等人<sup>[4]</sup>认为 ,韧皮部能产生很大的补偿压来阻止木质部发生空穴 ,并且韧皮部能传递压力并将之维持在木质部汁液中 ,使得木质部和韧皮部都免受细胞间空隙的影响。Zimmermann 等人<sup>[5]</sup>认为韧皮部在位置上临着树皮也意味着它有可能参与逆向蒸腾 ,例如 ,植株通过树皮从大气中吸收的水分会补充到木质部 - 韧皮部汁液循环中去。研究表明 ,很多树种 ,特别是高大植物的木质部汁液中含有碳水化合物、氨基酸和其他一些渗透活性溶质。很多学者认为这些溶质产生的渗透势是春季枫树、桦树、桤木和橡树的等树种伤流的一个驱动力。木质部渗透势驱动水分流动似乎是热带树种水分上升的机理<sup>[23]</sup>。他们认为在植物蒸腾速率很大时 ,木质部里的水分不断的蒸发出去 ,使得剩下的溶液的溶质浓度增加、渗透势增大、并与周围组织的渗透压不平衡 ,这些都会通过周围组织的水分流动产生一个足够大的局部的驱动力 ,它是驱动高大树木叶片的水分上升的基本原理 ,尤其是水分供应受到限制时<sup>[24]</sup> ,因此木质部中的渗

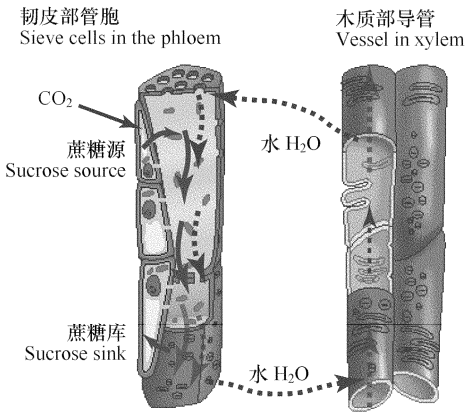


图 2 木质部-韧皮部汁液循环示意图  
Fig. 2 Sketch map of xylem-phloem sap recirculation

透压驱动水分流动似乎是热带树种水分上升的机理<sup>[23]</sup>。他们认为在植物蒸腾速率很大时 ,木质部里的水分不断的蒸发出去 ,使得剩下的溶液的溶质浓度增加、渗透势增大、并与周围组织的渗透压不平衡 ,这些都会通过周围组织的水分流动产生一个足够大的局部的驱动力 ,它是驱动高大树木叶片的水分上升的基本原理 ,尤其是水分供应受到限制时<sup>[24]</sup> ,因此木质部中的渗

透压梯度是水分上升的驱动力。

### 3.4 界面层张力

液/气或者液/液界面之间的水分流动是由于表面张力梯度产生的,从低张力(如低电解液浓度、高温)到高张力(高溶质浓度、低温)就会产生水分流动,这被称为 Marangoni 流动,这样就会形成一个水压梯度,使溶液产生流动<sup>[25]</sup>。植物的叶肉细胞间含有大量的细胞间隙,并且细胞通过这些间隙直接与空气接触。细胞裂隙的大小范围是 10~100nm<sup>[26,27]</sup>,当水分在叶肉细胞的间隙表面蒸发时,细胞表面的水层会变薄并退入到细胞壁的间隙,在那里形成半径很小的半月板形的水层表面,当细胞壁裂隙直径为 20nm 时,气-水界面张力能产生高达 -15MPa 的负压。因而在细胞内产生比木质部更高的张力,从而形成拉动水分从根向上运输到植物顶端的负压。因此,Taiz 和 Zeiger 等<sup>[28]</sup>认为植物蒸腾过程中木质部水分运输的动力来源于叶肉细胞的气/水界面上。Zimmermann<sup>[5]</sup>等人也认为界面流动以及植物体内的气相在蒸腾植物的水分上升中起着重要的作用。

### 3.5 毛细作用力

毛管力是导管或管胞内部水分在表面张力作用下产生的向上拉力,其大小因导管直径而异,一般导管直径越小,毛细力就越大。从树木解剖学特征看,木质部导管直径自下而上逐渐减小,即边材木质部导管直径从根-树干-枝-叶片维管束逐渐减小,使得产生的毛管力自下而上逐渐增大,导管中液流所受的拉力越来越大<sup>[27]</sup>。由于输水导管或管胞的直径一般都不会太小,所以一般认为仅靠毛细作用提升植物体内的水分是不够的。然而,压力探针测定的叶片和根的压力值<sup>[29]</sup>确实揭示了处于良好水分状况下的木质部负压不只是由“蒸腾作用产生”的而是由“毛细作用”产生的。用压力探针测得的离体的玉米和大麦的压力值也产生了类似的结果<sup>[15,29,30]</sup>。Canny<sup>[31]</sup>等人认为,由于毛管对轴向水流的阻力很大并且面积/体积比较适宜,从而导致径向水流的阻力相对较低,所以毛管力促使水分进入小导管在径向起主导作用。Schneider & Wagner<sup>[32]</sup>等人认为,如果轴向水分流动阻力由于脂质层而增加,那么从大导管中径向的释放水分也有可能。Zimmermann<sup>[5]</sup>等人认为毛细力很可能在支持水柱逆重力上升的过程中也起一定的作用,因为毛细力能使水柱上升的最大高度取决于毛管系统的最细部分的尺寸。因此,理论上,即使在很粗的导管中,只要顶端结构足够精细,不存在蒸腾拉力的时候,毛细力也可以维持一个 100m 高的水柱。只是在导管很粗很长时,毛细力维持的水柱很不稳定。研究表明<sup>[28]</sup>,一般情况下树种的毛细力可达 0.1MPa,在生长季节对树木水分传输和储存往往发挥重要作用。

### 3.6 逆向蒸腾

Milburn 根据针叶树可以通过针叶基部未角质化的部分吸收空气中的水分而提出了“逆向蒸腾”假说<sup>[33]</sup>。逆向蒸腾是植物叶片或者树皮等从空气中吸收水分(如雾、雨水等)的现象。有很多文献报道说高大植物的地上部分能通过逆向蒸腾吸收湿润空气和雨水中的水分。Dawson<sup>[34]</sup>认为红树有 30%~40% 的水分是通过吸收大气中的露珠得到的。叶片中吸收空气中水分的部位可能是保卫细胞、特化的表皮细胞以及表皮缝隙等<sup>[35]</sup>。Zimmermann<sup>[5]</sup>等人认为胞间隙、木质部粘液以及含有粘液的附着在树皮上的青苔也可能从空气中吸收水分。他们研究发现,叶片小而多有利于搜集水分,并且下雨时,单个叶片会卷成漏斗状,并可通过毛细作用吸收几微升的水分。Zotz<sup>[36]</sup>等人在凤梨科乔木树种中也发现了类似的情况。Zimmermann<sup>[5]</sup>等人研究发现雨后 1d 内小枝中有 50% 的水分位于树皮中,在后面 4d 的晴天中水分明显的从树皮转移到木质部中,但是韧皮部和髓中的水分含量仍然几乎不变。以上这些现象都可以证明高大乔木的逆向蒸腾确实存在并且可能是其供应给叶片水分以及修复栓塞的一个重要策略。

## 4 水孔蛋白与植物的水分传输

继 Prestor<sup>[37]</sup>最早从人体红细胞质膜中分离出第一个水孔蛋白(aquaporin, AQP)之后,Maurel 等<sup>[38]</sup>最早从拟南芥中分离出第一个植物 AQP,之后在大量植物中都发现了 AQP。这些发现改变了人们对于水分进出细胞膜是通过自由扩散的传统看法,并使植物水分关系研究进入分子水平。水孔蛋白是指细胞膜上能选择性地高效转运水分子的水通道蛋白<sup>[39]</sup>,参与液泡与胞质间、胞质与质外体间的渗透调节以及胞间水分流动<sup>[40]</sup>。

AQP 主要分布于植物体的原生质膜和液泡膜,通过增加渗透势或水力学导度来加快跨膜水流速率和水分跨膜运输。AQP 在有水分大量流动的组织 and 器官中表达很高,如根表皮、外皮层和内皮层细胞、靠近木质部导管的木薄壁细胞、韧皮部伴胞,它的分布位置决定了其也可能参与了长距离水分运输,那么,水分是如何进入木质部导管的?又是如何从木质部导管流向和通过其它细胞的?

生长中所需的水分通过微管系统输送到各个组织中。Daniel<sup>[41]</sup>等发现与树皮外围的细胞相比,流过输水导管(或韧皮部)周围组织的水分较多,因为这些组织不仅要为自身生长提供水分还要为外围其他组织的生长而提供水分通道。水分由于水势梯度的存在而流动并且水分流动的方向由水势梯度的方向决定。Nonami 等人<sup>[42]</sup>对大豆胚轴的研究认为径向水势梯度在临近微管系统时发生急剧变化,这表明 AQP 在控制水分进出木质部中起着重要的作用。Barrieu 等人<sup>[43]</sup>等认为在植物的水分状况发生变化时,木质部周围薄壁细胞的原生质膜中的水孔蛋白可以调控水分在活细胞和木质部导管间流动。Holbrook<sup>[44]</sup>等在干旱胁迫研究中发现,水孔蛋白对已形成栓塞的导管的重新充注起着尤为重要的作用,水孔蛋白在木薄壁细胞中的表达有利于水分跨细胞流动,也使得这些薄壁细胞能控制水分进出木质部管状分子。通过把水分压出木质部薄壁细胞而进入导管,从而使气泡溶解,导管得到重新充注。

除了渗透调节外,水孔蛋白还与细胞的伸长和气孔的运动有关,Hill<sup>[45]</sup>认为 AQP 能感应和反馈膨压,并可以通过调控气孔开度和气孔的日变化而维持木质部薄壁细胞与蒸腾流间的水势平衡,调节植物的蒸腾作用,即:在轻度水分胁迫下木质部导管中水分大多运送到地上部分,但如果导管蒸腾流水势高于薄壁细胞时,水分就可通过虹吸作用贮存于液泡中,木质部薄壁细胞起贮水库的作用。而当薄壁细胞水势高时,贮存的水分又可通过虹吸作用释放到导管中。水分跨越薄壁细胞质膜和液泡膜是由 AQP 完成的,蒸腾流中水的张力通过调节胞质中的  $Ca^{2+}$  浓度而调节 AQP 的活性。因此,水孔蛋白在生物膜上的存在,能使植物快速灵敏地调节细胞内与细胞间的水分流动,促进植物体内的水分运输<sup>[46]</sup>。植物水孔蛋白的发现无疑使人们对水分在植物体内的快速跨膜运输有了全新的认识。但是目前对水孔蛋白在植物体中的许多功能都是间接推测的,没有直接的证据,对其在水分长距离运输中的调控机理还不清楚。因此,对它还需深入而细致的研究。

除了上述内部作用因子外,研究表明,环境因子也对水分运输产生一定的影响。Wegner & Zimmermann<sup>[47]</sup>、Schneider<sup>[32]</sup>以及 Zimmermann<sup>[8]</sup>等人等发现木质部压力受光强的影响。Zimmermann<sup>[8]</sup>、Schneider<sup>[48]</sup>等发现木质部张力还随周围空气的相对湿度变化而变化。相对湿度降低使得木质部压力降低(更负),增加空气湿度后木质部压力又会上升。

5 展望

近年来,国内外植物生理生态学家对植物水分运输机理的研究已进行了很多深入的研究并获得了巨大的进展,使我们更好的了解了植物体内水分的传输、调控和利用等。尽管如此,对于植物特别是高大乔木的水分上升的驱动力仍然存在许多有争议,有关学者提出的不同理论都有其无法解释的问题。

今后这一领域的研究要将植物学和植物生理生态、生物物理、生物化学等联系起来从以下几方面综合起来进行深入研究:(1)将木质部栓塞同植物体其他部位(如韧皮部等)的水分关系综合起来研究木质部空穴和栓塞的产生和修复机理以及加强木质部及纹孔膜等的微观结构和功能等方面的研究,找出导管空穴和栓塞与木质部水分运输之间的关系。(2)将木质部和韧皮部之间的汁液流动结合起来,从微观结构、分子、生物化学角度对与输水有关的组织细胞进行研究。找出木质部导管伴胞和韧皮部薄壁细胞质膜上存在的水孔蛋白在木质部-韧皮部汁液循环和水分上升中的调控机理。(3)应加强对高大乔木整个树冠的叶片生理生态特性和

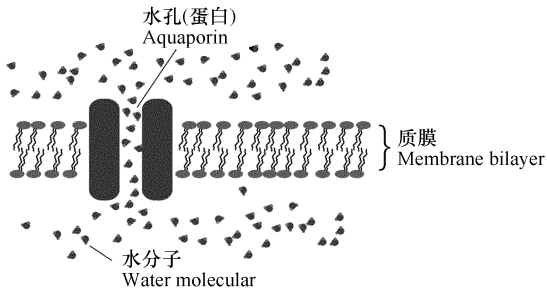


图3 水分集流通过水孔蛋白运输示意图  
Fig. 3 Sketch map of water mass flow through aquaporin

形态解剖特性进行研究。目前的研究多集中在幼苗的短期的单叶光合特性的测定,应加强对大树的研究,特别是沿树高梯度的生理生态特性(栓塞、叶片水势、膨压、细胞导度、气孔、光合特性等)和形态解剖特性综合研究,建立生理生态特性、汁液流动系统(树干液流、韧皮部汁液流动等)及微气候环境(光照、CO<sub>2</sub>浓度、空气相对湿度等)的连续监测,得出整株乔木的连续性水分利用状况,找出它们与木质部水分运输的关系。(4)树木的水分运输状况可能对树高生长的限制。目前这方面已有学者进行了较多研究,并得出很多相关理论和模型,其中测得的北美红杉(~112.7 m)<sup>[49]</sup>、巨杉<sup>[50]</sup>和桉树<sup>[51]</sup>等叶片的水势和膨压随着树高的增加(SPAC系统)而降低的结论从实验上证明了内聚力学说有关蒸腾植物体内存在一个压力(水势)梯度的预测。这些问题的解决对木质部水分运输机理具有重要的意义,应进一步深入探讨。

## References :

- [1] Li H S. Modern plant physiology. Beijing. Higher Education Press, 2002. 146
- [2] Steudle E. The cohesion-tension mechanism and the acquisition of water by plant roots. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 2001, 52 : 847 — 875.
- [3] Smith A M. Xylem transport and the negative pressures sustainable by water. Annals of Botany, 1994, 74 : 647 — 651.
- [4] Canny M J. A new theory for the ascent of sap-cohesion supported by tissue pressure. Annals of Botany, 1995, 75 : 343 — 357.
- [5] Zimmermann U, Schneider H, Lars H. Wegner etc. Water ascent in tall trees : does evolution of land plants rely on a highly metastable state ? New Phytologist, 2004, 160 (1111) : 1469 — 1537.
- [6] Benkert R, Balling A, Zimmermann U. Direct measurements of the pressure and flow in the xylem vessels of *Nicotiana tabacum* and their dependence on flow resistance and transpiration rate. Botanica Acta, 1991, 104 : 423 — 432.
- [7] Zimmermann U, Meinzer F C, Benkert R, et al. Xylem water transport : is the available evidence consistent with the cohesion theory ? Plant, Cell & Environment, 1994, 17 : 1169 — 1181.
- [8] Zimmermann U, Schneider H, Thürmer F, et al. Pressure probe measurements of the driving forces for water transport in intact higher plants : effects of transpiration and salinity. The Netherlands : Kluwer Academic Publishers, 2002. 249 — 270.
- [9] Stiller V, Sperry J S. Canny's Compensating Pressure Theory fails a test. American Journal of Botany, 1999, 86 (8) : 1082 — 1086.
- [10] Tyree M T. The forgotten component of plant water potential : a reply Tissue pressures are not additive in the way M. J. Canny suggests. Plant Biology, 1999, 1 : 598 — 601.
- [11] Holbrook N M, Zwieniecki M A, Melcher P J. The dynamics of "dead wood" : Maintenance of water transport through plant stems. Integrative and Comparative Biology, 2002, 42 (3) : 492 — 496.
- [12] Zimmermann M H. Xylem structure and the ascent of sap. Berlin : Springer-Verlag, 1983.
- [13] Li J Y, Gao L H. New evidence for cohesion-tension theory. Journal of Beijing Forestry University, 2002, 24 (4) : 135 — 138
- [14] Schneider H, Wistuba N, Wagner H J, et al. Water rise kinetics in refilling xylem after desiccation in a resurrection plant. New Phytologist, 2000b, 148 : 221 — 238.
- [15] Tyree M T. The Cohesion-Tension theory of sap ascent : current controversies. Journal of Experimental Botany, 1997, 48 (315) : 1753 — 1765.
- [16] Wei C, Steudle E, Tyree M T. Water ascent in plants : do ongoing controversies have a sound basis ? Trends in Plant Science, 1999, 4 : 372 — 375.
- [17] Balling A, Zimmermann U. Comparative measurements of the xylem pressure of *Nicotiana* plants by means of the pressure bomb and pressure probe. Planta, 1990, 182 : 325 — 338.
- [18] Wei C, Steudle E, Tyree M T, et al. The essentials of direct xylem pressure measurement. Plant, Cell & Environment, 2001, 24 : 549 — 555.
- [19] Smith A M. Negative pressure generated by octopus suckers : A study of the tensile strength of water in nature. Journal of Experimental Biology, 1991, 157 : 257 — 271.
- [20] Holbrook N M, Burns M J, Field C B. Negative xylem pressures in plants : a test of the balancing pressure technique. Science, 1995, 270 : 1193 — 1194.
- [21] Moore P H, Cosgrove D J. Developmental changes in cell and tissue water relations parameters in storage parenchyma of sugarcane. Plant Physiology, 1991, 96 : 794 — 801.
- [22] Johansson I, Karlsson M, Johanson U, et al. The role of aquaporins in cellular and whole plant water balance. Biochimica et Biophysica Acta, 2000, 1465 : 324 — 342.
- [23] Barker M, Becker P. Sap flow rate and sap nutrient content of a tropical rain forest canopy species, *Dryobalanops aromatica*, in Brunei. Selbyana, 1995, 16 (2) : 201 — 211.
- [24] Canny M J. The transpiration stream in the leaf apoplast : water and solutes. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, 1993, 341 : 87 — 100.
- [25] Adamson A W, Gast A P. Physical chemistry of surfaces, 6th edn. Weinheim, Germany : John Wiley & Sons, Inc, 1997.



[26] Holbrook N M , Burns M J , Field C B. Negative xylem pressures in plant : a test of the balancing pressure technique. *Science* ,1995 270 :1193 — 1194.

[27] Kirby A R , Gunning A P , Waldron K W , Morris V J , Ng A. Visualization of plant cell walls by atomic force microscopy. *Biophys J* ,1996 70 : 1138 — 1143.

[28] Taiz L , Zeiger E. *Plant Physiology*. 3rd ed. Sinauer Associates , Sunderland , MA USA , 2002. 33 — 65

[29] Benkert R , Zhu J J , Zimmermann G , *et al.* Long-term xylem pressure measurements in the liana *Tetrastigma voinierianum* by means of the xylem pressure probe. *Planta* , 1995 , 196 : 804 — 813.

[30] Schneider H , Zhu J J , Zimmermann U. Xylem and cell turgor pressure measurements in intact roots of glycophytes : transpiration induces a change in the radial and cellular reflection coefficients. *Plant , Cell & Environment* , 1997b , 20 : 221 — 229.

[31] Canny M J. The xylem wedge as a functional unit speculations on the consequences of flow in leaky tubes. *New Phytologist* , 1991 , 118 : 367 — 374.

[32] Schneider H , Wistuba N , Reich R , *et al.* Minimal- and noninvasive characterization of the flow-force pattern of higher plants. In : Terazawa M , ed. *Tree sap II*. Sapporo , Japan : Hokkaido University Press , 2000. 77 — 91.

[33] Milburn J A. *Water flow in plants*. Longman , London , 1979.

[34] Dawson T E. Fog in the California redwood forest : ecosystem inputs and use by plants. *Oecologia* , 1998 , 117 : 476 — 485.

[35] Yates D J , Hutley L B. Foliar uptake of water by wet leaves of *Sloanea woolsii* , an Australian subtropical rainforest tree. *Australian Journal of Botany* , 1995 43 : 157 — 167.

[36] Zotz G , Hietz P. The physiological ecology of vascular epiphytes : current knowledge , open questions. *Journal of Experimental Botany* , 2001 52 (364) : 2067 — 2078.

[37] Prestor G M , Carroll T P , Guggino W B *et al.* Appearance of water channels in *Xenopus oocytes* expressing real cell CHIP 28 protein. *Science* , 1992 , 28 385 — 387.

[38] Maurel C , Reizer J , Schroender J I , *et al.* The vacuolar mem-brane protein  $\gamma$ -TIP creates water specific channel in Xeno-pus oocytes. *EMBO J* , 1993 , 12 : 2241 — 2247

[39] Tyerman S D , Niemietz C M , Bramley H. Plant aquaporins : multifunctional water and solute channels with expanding roles. *Plant Cell Environ* , 2002 , 25 : 173 — 194

[40] Zhu Z , Hai L Z. Plant Aquaporins. *Chinese Journal of Cell Biology* , 2005 , 27 539 — 544.

[41] Daniel A , Eisenbarth , Alfons R. Weig. Dynamics of aquaporins and water relations during hypocotyl elongation in *Ricinus communis* L. seedlings *Journal of Experimental Botany* , 2005 56 (417) : 1831 — 1842.

[42] Nonami H , Wu Y J , Boyer J S. Decreased growth-induced water potential : primary cause of growth inhibition at low water potentials. *Plant Physiology* , 1997 , 114 , 501 — 509.

[43] Barrieu F , Chaumont F , Chrispeels M J. High expression of the tonoplast aquaporin ZmTIP1 in epidermal and conduction tissues of maize. *Plant Physiol* , 1998 , 117 : 1153 — 1163

[44] Holbrook N M , Zwieniecki M A. Embolism repair and xylem tension : do we need a miracle ? *Plant Physiol* , 1999 , 120 7 — 10.

[45] Hill A E , Shachar-Aill B , Shachar-Hill Y. What Are Aquaporins For. *J. Membrane Biol* , 2004 , 197 1 — 32

[46] Yu Q J , Wu Q L , Zhong P. Advance of Plant Aquaporins Research. *Acta Scientiarum Naturalium* , 2002 38 (6) 855 — 866.

[47] Wegner L H , Zimmermann U. Simultaneous recording of xylem pressure and trans-root potential in roots of intact glycophytes using a novel xylem pressure probe technique. *Plant , Cell & Environment* , 1998 21 : 849 — 865.

[48] Schneider H , Wegner L H , Haase A , *et al.* Long-distance water transport under controlled transpirational conditions : minimalinvasive investigations by means of pressure probes and NMR imaging. Dordrecht , The Netherlands : Kluwer Academic Publishers , submitted , 2004.

[49] Koch G W , Sillett S C , Jennings G M , *et al.* The limit to tree height. *Nature* , 2004 (428) : 851 — 854.

[50] Woodruff D R , Bond B J , Meinzer F C. Does turgor limit growth in tall trees ? *Plant Cell Environ* , 2004 27 , 229 — 236.

[51] England J R , Attiwill P M. Changes in leaf morphology and anatomy with tree age and height in the broadleaved evergreen species , *Eucalyptus regnans* F. Muell. *Trees* , 2006 20 , 79 — 90.

参考文献：

[1] 李合生主编. 现代植物生理学. 高等教育出版社 2002. 146.

[13] 李吉跃. 内聚力-张力学说的新证据. *北京林业大学学报* , 2002 , 24 (4) : 135 ~ 138.

[40] 朱珠 , 郑海雷. 植物水孔蛋白. *细胞生物学杂志* 2005 , 27 539 ~ 544.

[46] 于秋菊 , 吴锴 , 林忠平 , 等. 植物水孔蛋白研究进展. *北京大学学报 (自然科学版)* , 2002 38 (6) 855 ~ 866.