

DOI: 10.13376/j.cbls/2025063

文章编号: 1004-0374(2025)06-0635-10

维管植物的水力学与气孔调控研究进展

龚磊^{1,2*}, 杨石建³, 刘瑞瑞^{1,2}, 化焱^{1,2}, 张亚云^{1,2}, 王智威^{1,2}

(1 陇东学院农业与生物工程学院, 庆阳 745000; 2 甘肃省陇东生物资源保护利用与生态修复重点实验室, 庆阳 745000; 3 云南大学生态与环境学院, 昆明 650500)

摘要: 水分是植物生长发育过程中最重要的物质之一, 植物从水生到陆生过程中进化出了维管组织, 维管植物的水分吸收运输是水分研究中的一个重要方向。本文结合植物水力学的近期研究, 综述了根压在根系水分吸收过程中的作用和机理、木质部水力性状研究、气孔对水分利用的调控机制。同时, 就当前的研究热点和成果对水分运输研究提出一些问题: 干旱胁迫下脱落酸介导的根系水分吸收是否在维管植物中渐变进化出来, 根压测量过程中容易忽略的问题, 木质部栓塞的形成与修复机制, 水导效率与安全性的权衡问题, 气孔的主动调控和被动调控的分化, 非叶片特殊组织上气孔的调控方式。最后, 针对植物体内水分运输和气孔调控研究过程中的挑战和以后的工作提出了新的问题, 如植物如何响应水分有效性的空间差异, 干旱和复水的变化如何影响植物的不同组织和细胞。这些生物物理信号如何转化为化学信号, 进而诱导脱落酸反应或其他激素信号通路, 仍有待研究。

关键词: 维管植物; 水分运输; 根压; 水力性状; 气孔调控

中图分类号: Q945 **文献标志码:** A

Research progress on hydraulics and stomatal regulation in vascular plants

GONG Lei^{1,2*}, YANG Shi-Jian³, LIU Rui-Rui^{1,2}, HUA Ye^{1,2}, ZHANG Ya-Yun^{1,2}, Wang Zhi-Wei^{1,2}

(1 School of Agriculture and Bioengineering, Longdong University, Qingyang 745000, China; 2 Gansu Key Laboratory of Protection and Utilization for Biological Resources and Ecological Restoration, Qingyang 745000, China; 3 College of Ecology & Environmental Science, Yunnan University, Kunming 650500, China)

Abstract: Water is one of the most important substances in plant growth and development. The evolution of vascular tissues was a key adaptation enabling plants to thrive on land, and understanding water absorption and transport in these tissues remains a critical area of research. This review synthesizes recent advances in plant hydraulics, focusing on the role and mechanisms of root pressure in water uptake, the hydraulic properties of xylem, and stomatal regulation of water use efficiency. At the same time, we put forward some key questions of water transport arising from current research hotspots and achievements, including: whether abscisic acid mediated root water absorption evolves gradually within vascular plants under drought stress; critical considerations for accurate root pressure measurement; mechanisms of xylem embolism formation and repair, and the trade-off between hydraulic conductivity and safety; the differentiation of active and passive stomatal control, particularly in non-leave special tissues. Finally, we highlight current challenges and future research directions, emphasizing how plants respond to spatial heterogeneity in water availability and how changes of drought and rehydration impact different tissues and cells. How these biophysical signals are converted into chemical signals to induce abscisic acid or other hormone signaling pathway remains to be studied.

Key words: vascular plants; water transportation; root pressure; hydraulic trait; stomatal regulation

收稿日期: 2025-01-21; 修回日期: 2025-03-03

基金项目: 甘肃省自然科学基金项目(23JRRM741); 陇东学院博士基金项目(XYBYZK2109); 陇东学院横向项目(HXZK2431)

*通信作者: E-mail: GL888168@163.com

水是植物体内最多的物质,它对植物生长发育必不可少^[1]。水分作为溶剂参与植物体内营养物质运输和各种化学反应,也可以与其他物质结合生成水合物参与生命活动;另外,水分作为一种冷却剂能够调节植物体温,防止高温损害机体^[2-3]。当水生植物过渡到陆生植物时,植物首先进化出了维管组织用来长距离运输水分,让植物能及时获得水分和养分,适应陆地上干旱和贫瘠的环境^[4-6]。刚登上陆地的原始维管植物只进化出了带有维管束的茎,没有根和叶。它们非常矮小,通常只有几厘米高,而严酷的陆地环境又需要维管植物具备更强大的生存策略,进而发展出了一些新器官。为了减少水分蒸腾和提高CO₂摄入量,大约4.2亿年前植物进化出了气孔^[7-8]。除了气孔和维管组织,植物还需要根才能在陆地上真正“立足”。根的进化使植物能够从土壤深处获得水,并对植株锚定。从化石证据来看,直到泥盆纪初期(距今约4.15亿年)才出现了带有根的植物^[9-13]。

对水分的获取一定程度上塑造了植物的结构和功能^[14]。如果把植物看作一个连通体,水分在植物体内运输过程中,根是水分的入口,气孔是水分的出口。从全球尺度来看,植物是连接地下和大气环境的系带,通过根-维管系统-气孔对水分的复杂而精确的调控对自身生长发育、生态系统稳定性都有极大影响^[10, 15-16]。本文着重从维管植物(蕨类、裸子和被子)根系水分吸收、木质部水分运输和气孔调控三方面对前人的研究成果进行回顾和梳理,并结合当前的研究热点提出新观点,旨在为水分在植物体内运输的研究提供借鉴。

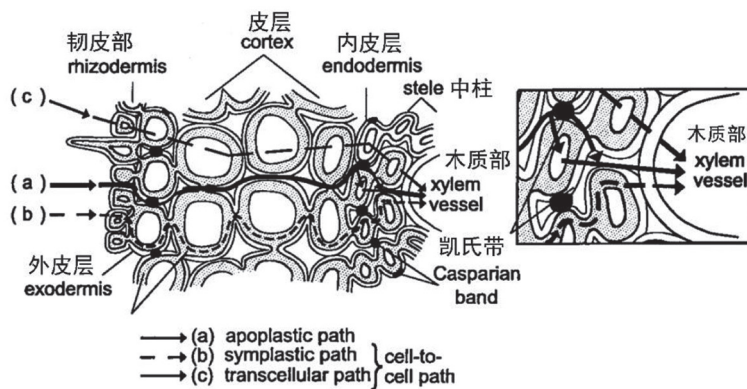
1 根系水分吸收

1.1 水分进入根系的途径

水分吸收主要发生在根毛区,基于根系解剖学的特征人们提出了复合吸水模型(composite transport model, CTM),该模型认为,水分通过三种途径进入木质部^[17]。首先是质外体途径,水分经过表皮、外皮层和皮层的细胞壁和细胞间隙快速运输。其次是共质体途径,水分进入细胞后,不经过跨膜运输,而是通过相邻的胞间连丝被摄取。最后是跨细胞途径,该途径的水分运输需要跨过细胞质膜,每穿过一个细胞就需要跨过两层膜,甚至会通过液泡膜,膜的渗透性强弱决定了水分摄取速率的大小(图1)。水分到达内皮层外,由于内皮层细胞的横向壁和径向壁加厚,水分不能通过细胞壁和细胞间隙跨过,因此通过内皮层的水分运输只有两种途径,从共质体来的水可通过胞间连丝进入内皮层细胞,质外体的水必须通过内皮层的质膜才能进入内皮层。经过内皮层的水分到达木质部的薄壁细胞,进入导管或管胞,最终沿着渗透势差向上级根系转运,并最终抵达地上部分的茎干和叶片,该过程称为根系的轴向运输传导^[18]。

1.2 根系吸收水分的驱动力

最原始的根系水分吸收动力是水势差,这种物理现象发生在所有生物和非生物体。拟南芥根系在水势梯度差下仅1 h就被观察到向水生长,水分在数小时或一天内能够顺水势梯度运输到植物各个部位^[19-20]。植物长距离运输水分的动力主要来自蒸腾拉力,叶片蒸腾作用导致叶肉细胞水势降低,叶肉细胞就会向紧邻下面的细胞“要水”,这种自上而



a, 表示通过细胞间隙进行的质外体水分运输途径。b, 表示通过胞间连丝进行的共质体水分运输途径。c, 表示跨细胞膜的水分运输途径。

图1 根系的复合吸水模型(引自文献18)

下产生的蒸腾拉力在根系内部与土壤之间形成静水压梯度 (hydrostatic gradient), 从而驱动水分从土壤进入根系, 二者之间水势差的大小取决于蒸腾拉力的强弱, 桉树在蒸腾拉力下水分能够向上运输超过 100 m ^[21-22]。蒸腾拉力不需要根系提供能量和复杂的代谢过程, 因此蒸腾吸水被称为被动吸水。

除了蒸腾拉力, 根压 (root pressure) 也是水分向上运输的动力之一^[23]。蕨类植物、裸子植物、被子植物等多种维管植物中均有根压存在, 同时很多物种中没有测量出正的根压值^[24-25]。根压产生的机制还不完全清楚, 主要的理论包括渗透理论、代谢理论和水分向上共同运输假说^[24-25]。渗透理论认为根系活细胞向导管内输送矿质元素和可溶性有机物, 这样导致导管内渗透势较高, 周围细胞的水分顺着水势差流向导管内从而产生正的静水压力; 根据水分主动运输中是否涉及代谢过程提出了代谢理论, 比如 G 蛋白参与了根压的产生, 腺苷三磷酸 (ATP) 为根系主动运输提供能量; 水分向上共同运输假说是在渗透学说和代谢理论基础提出来的, 认为当导管内存在自由能梯度时, 木质部薄壁细胞的水通道蛋白积极驱动水分向上转运。目前普遍认为根压本质是皮层中的渗透势物质经过内皮层逆浓度梯度进入木质部产生渗透差^[26], 从而使植物根系产生了类似“推举力”的正根压。伤流和吐水现象是根压驱使液流上升的推举力的最好证据^[27]。根部活动产生的正压力除了有利于干旱时植物从土壤中

吸水, 还能够修复植物木质部的栓塞, 可能的机制是根压能够让气泡破裂变小进而溶解在水中排出木质部。根压在夜间还能够补充因白天过度蒸腾损失的水分, 为第二天凌晨的光合做准备^[28-30]。但绿竹的夜间正压是由地下根状茎 (rhizomes) 和地上茎 (stems), 而不是由根 (roots) 产生的^[31]。除此之外, 根压在生态学、植物进化、农业生产等众多学科领域均具有重要研究价值。比如, 单子叶植物没有次生组织, 在适应干旱过程中其根压的具体作用和根压产生的进化历程; 如何利用根压来筛选耐旱的农作物以及摸索出最佳根压的温室栽培条件。这些都需要进一步深入探究和挖掘^[32]。

1.3 根压测定的方法

根系水分吸收的动力包括蒸腾拉力和根压, 因此在研究根系水分吸收时需要合适的测量方法, 以明确根压的驱动力来源。目前蒸腾的研究技术比较成熟, 光合仪能够准确地测量蒸腾速率。根压的测量技术在不断进步, 主要分为损伤测定和非损伤测定。损伤测定包括压力计法、根压力探针技术以及根压力室技术等; 非损伤测定技术包括等压法、木质部压力探针技术、细胞压力探针技术等^[25]。研究者可根据植物类型、测量环境和研究目的选用不同的测量方法。如气泡压力计操作简单且成本低, 但是只能测定凌晨的根压; 电子压力传感器能连续测定根压^[33-34], 但是设备价格高, 需要自己组装采集器和传感器, 操作要求高 (图 2); 毛细管压力探针



图2 电子压力传感器测定根压的实物图

法需要在显微镜下将毛细管刺入根系木质部导管,操作难度较高;间接测定值是根据模型预测值与测量值计算所得^[35],测量结果误差较大。

除了上述的几种根压测定方法外,最近我们在测定根压过程中,考虑到三个问题。(1)直接测量通常是将设备连接到植株基部的侧枝上,这样避免对植物有较大伤害从而影响根压的大小。如果植株高10 m,最大根压只能将土壤水分往上输送5 m高度,那么白天是依靠蒸腾拉力将水分运输到10 m高的树顶,然而晚上植物气孔逐渐关闭,按照物理学植物茎干的水位会下降到5 m,实际上由于根部内皮层凯氏带会阻止木质部水分倒流,水分依然会充满植株。因此,测量的根压数值是10 m高水柱的压强,大于真正根压(5 m高度水柱的压强)。(2)测量根压本质是测量根部代谢产生的正水压,如果植物处于胁迫下,根系代谢活动增强,根压增加,而土壤含水量很低,那么测出的根压会很小甚至没有,所以测量根压应在充分复水的情况下测定,测定的是根系产生根压的潜能,这点和测量植物水力导度相似。因此,最大根压出现在沙漠植物中,高达6 000 kPa^[36]。(3)是否所有植物都有根压?目前文献报道根压只是在部分植物中出现,而且根压呈现出日间或季节性差异^[25]。因此,测量根压时要考虑影响根压的各种因素。比如,白天蒸腾拉力会遮盖根压,此时测出来的根压通常是零值或负值,但不能代表白天植物没有根压。另外,在测定根压时土壤水分及其环境导致植物根系没有较强的代谢活动产生根压,而其他状态下植物会产生根压。遗传因素是引起根压差异的内因,不同物种根压差异很大,即使相同物种内部也存在差异,例如竹子的不同品种根压差异较大^[37-38]。根压与叶片水力信号和土壤水分状况紧密联系^[39],这些问题都是在根压测定过程中需要考虑的。

1.4 干旱与根系水分吸收

全球气候变化,尤其是高温干旱限制了植物的生长发育,威胁着全球粮食安全。脱落酸(abscisic acid, ABA)主要参与植物的干旱胁迫,因此也被称为干旱激素。外源ABA能够促进大豆根水力导度增加^[40]。但是在干旱条件下过度积累的ABA会导致番茄发生木质部栓塞,从而影响水分传输效率,增加植物在干旱条件下的脆弱性^[41]。另外,竹子的全基因组测序分析揭示水孔蛋白参与了竹子根系水分吸收平衡以及耐盐过程^[42-43]。

根系水分吸收的认识对于整个植株水分生理至

关重要,同时有助于作物的水肥管理和品质改良,帮助选择适宜干旱地区生态恢复的植物。今后对于植物根系水分吸收的研究,需要进一步解决的科学问题主要集中在以下几方面。(1)主动吸水(根压)在根系进化出来就具有还是逐渐进化获得。由于不同器官是协同进化的,基于气孔的主动气孔调控(激素调控)是逐渐进化出来的,推测根系的主动吸水也是渐变进化获得。(2)对根压的本质和机制需进一步研究。根压的产生是一个复杂的过程,涉及皮层、维管束鞘细胞等多种组织部位,目前对于根压的本质、产生的内在机制还不完全清楚,还需要深入探讨,不能用分离某个部位进行研究来评判。(3)根压的生理生态学意义需要进一步挖掘,目前普遍认为根压对于水分吸收、木质部栓塞的修复具有正面作用,但是根压的作用远不止这些,需要进一步探究。(4)植物学家和育种家在试图提高ABA含量、增加水分利用效率的同时要考虑ABA过度积累造成的负面影响,比如过高的根压会导致生理代谢失调和管壁破裂的风险增加。

2 木质部水力学

2.1 木质部脆弱性及安全性

木质部水分运输是指水分依次经过根部木质部、茎的木质部、叶片木质部(叶脉)将水分运输到叶片维管束鞘细胞进入叶肉细胞,大部分水分最终通过气孔排入大气环境。木质部水分是依赖于导管分子和管胞分子进行质外体途径运输的,由于成熟的木质部是由中空的死细胞壁连续排列构成,水分运输过程中没有原生质体的阻力,水分运输效率高^[44]。

叶片的水分输送能力和对干旱胁迫的敏感性是决定植物竞争能力和生产力的关键因素,目前对于木质部水分运输的关注点主要集中在木质部水分安全性与水分传输效率^[45-46]。木质部水力学已经成为植物水分生理学中最热门的研究领域^[47]。当植物遭受干旱胁迫,叶片蒸腾失去的水分量大于从土壤中吸收的水分量,植物导管内部压力变为负值,这时导管或管胞中溶液气化现象加重,同时临近空间组织的气体也会进入中柱的导管或管胞,形成气泡,木质部出现气穴化(cavitation),导致植物组织传导水分的能力明显下降;如果气泡持续变大,整个导管或管胞会被气体充满,使木质部发生栓塞化(embolism)。长时间的栓塞将会导致局部枝条或整个植物死亡^[48-50]。因此,在干旱胁迫下植物抵抗栓

塞发生的能力越强,木质部水分传导的安全性也就越高,抗旱能力也就越强。

木质部水分运输效率是指在单位驱动力下,单位时间单位面积传导的水分量,通常用最大水分传导速率($K_{\max}$)表示。高的 $K_{\max}$ 不但可以为植物的光合作用提供更多的水分,合成更多的能量,而且在进化上可以降低木质部的数量,减少建成形态所需消耗^[51-53]。木质部脆弱性(xylem vulnerability)是评价木质部安全性的重要指标,通常用木质部损失50% $K_{\max}$ 时所对应的水势(KP_{50})来表征, KP_{50} 越负抗旱性越高。相比茎和根,叶片木质部更为敏感^[54]。已有的研究报道了叶水分传导的安全性($K_{\text{leaf}}P_{50}$)与有效性($K_{\text{leaf-max}}$)之间存在权衡^[55-56]。根据这一假说,如果某物种叶片拥有更低的 $K_{\text{leaf}}P_{50}$ 来适应其自然栖息地较低的降水量,则意味着该物种的叶片水分传导效率($K_{\text{leaf-max}}$)也会较低。同样,在对全球范围内多个不同的物种的分析中证实茎水分传导有效性和安全性也存在微弱的权衡^[57]。然而,干旱地区分布的锦鸡儿属植物叶片具有较高的水分传导有效性(较高的 $K_{\max}$)和安全性(更负的 KP_{50}),且更高的 $K_{\text{leaf-max}}$ 与更高的叶脉密度有关,更负的 $K_{\text{leaf}}P_{50}$ 与更负的膨压损失点(π_{lp})有关,即二者之间存在协同关系^[58],这与之前的权衡理论相反。该研究结果认为,生长在更干燥环境中的物种,需要更高的 $K_{\text{leaf-max}}$ 来替代水分损失,并减轻更大的蒸腾负荷^[59]。木质部抗性只是影响植物存活的一方面,主要原因是不同生境的树木的安全边界相当^[60]。由于不同地区不同植物的抗旱策略不同,有些植物的安全性与有效性存在权衡,例如 Ocheltree 团队报道 9 种 C_4 禾草的叶片的安全性和水分传输有效性存在权衡,城区景观植物樟树的水分安全性和水分传输有效性也存在权衡^[61-62]。同时调查来自全球 81 个地点的 362 个物种的叶片水力效率 and 安全性数据集,对这两个性状进行了 280 次配对分析,揭示了叶片水力效率-安全权衡在全球范围内较弱($R^2 = 0.144$),可以认为不存在权衡关系^[63-64]。

裸子植物和蕨类植物木质部主要是由管胞构成,通过管胞的水分传输效率较导管低一些。松柏科植物具有较高的干旱适应性,而这些物种分化出两种不同策略:一些松柏科植物进化出了干旱下快速合成 ABA 的能力,进而迅速关闭气孔来减少水分丧失;而另一些松柏科植物通过强有力的木质部(拥有更负的 P_{50})来抵抗干旱带来的风险^[65]。蕨类植物较被子植物和裸子植物,木质部不够发达,通

常被认为不抗旱而被限定在潮湿的环境中生存。然而蕨类植物具有出乎意料的高抗栓塞能力,源于一方面蕨类植物的平均管胞直径比裸子植物最大的直径还大;另一方面,蕨类植物的管胞形态和功能具有广泛的多样性,这和种子植物群体相似^[66-67]。

2.2 木质部水力性状研究中存在的问题

近年来,随着研究木质部水力的技术手段不断进步,研究的广度和深度都在提高,有研究人员能够利用全球木材密度数据库(Global Wood Density Database)、木质部功能性状数据库(Xylem Functional Traits Database)以及水势水导测量技术、木质部解剖技术、栓塞测量技术等更加全面准确地分析植物水分运输策略的多样性在调节生态系统响应干旱中的作用^[68]。然而,目前木质部水力研究仍然面临一些突出问题亟待解决。

2.2.1 木质部水力学结构与功能关系不够清楚

在干旱或低温环境下,树木木质部会气穴化,进而导致栓塞,影响木质部正常的水分传输功能。为了能够适应这种极端生境,植物进化出了特定的水力学结构来降低栓塞的发生。目前通过解剖学主要测定水力直径、导管壁或管胞壁的厚度、导管口面积或纹孔口面积、导管或管胞密度等指标,但是仅仅通过木质部结构来揭示水力功能特征还远远不够,对于木质部结构的进化和生理生态意义认识还不全面。

2.2.2 木质部栓塞脆弱性及水力学功能特性之间存在争议

木质部栓塞影响树木在生长季的蒸腾用水和其他相关的重要生理过程,严重时可能造成森林衰退消亡,因此木质部脆弱性等水力学功能是植物生理生态学的研究热点。主要受限于目前的测量设备技术和不同的理论模型,计算出的脆弱性曲线和真实情况不同,甚至同一物种的水力学研究结果迥然不同。此外,用来评估干旱下树木水力失败风险的水力安全边际(HSM)目前难以准确测定和判断。

2.2.3 木质部栓塞形成和修复机制还不清楚

水力障碍和植物死亡之间的关系还不明确,木质部栓塞的修复机制也不甚清楚。一方面目前研究的物种有限,不同生境下不同的树木水力性状的机制或许不同。另外,木质部结构的复杂性和多种组织共同参与水分运输,这都导致目前还没有一种技术手段能实时整体反映植株的水力过程。当然,众多问题也为未来的研究提供机会。未来,一方面开发高分辨率的非损伤测试技术设备和组学技术相结

合来分析水力学是取得突破的关键；另一方面更加深入全面了解重构植物木质部水力性状，需要对更多的维管植物进行研究以获取突破性的认知。这些将为农业生产和林业种植提供理论依据。

3 气孔对水分利用的调控

气孔是植物从水生向陆生过渡时出现的一种特殊器官，通常由两个保卫细胞构成，奇妙之处在于气孔的孔径大小可调控。这些小孔将地下世界和大气环境进行连接，影响了植物的生长发育和生态圈的碳水平衡^[69]。植物关闭气孔是抵御不利胁迫的一种重要策略。在土壤含水量低的情况下，植物叶片通过合成ABA，诱导气孔关闭，从而减少植物蒸腾引起的水分亏缺^[70-71]。近年来，关于ABA介导气孔关闭的信号转导研究较多，其分子机制主要有ABA的感受以及下游信号元件，如活性氧物质(ROS)、NO信使分子和离子通道，以及液泡、微丝和水孔蛋白等^[72-74]的激活，通过信号级联放大作用导致气孔有效关闭(图3)。

3.1 气孔调控模式的争议

过去对气孔的运动研究主要集中在被子植物，对其他类型维管植物的气孔调控行为研究较少^[76]。

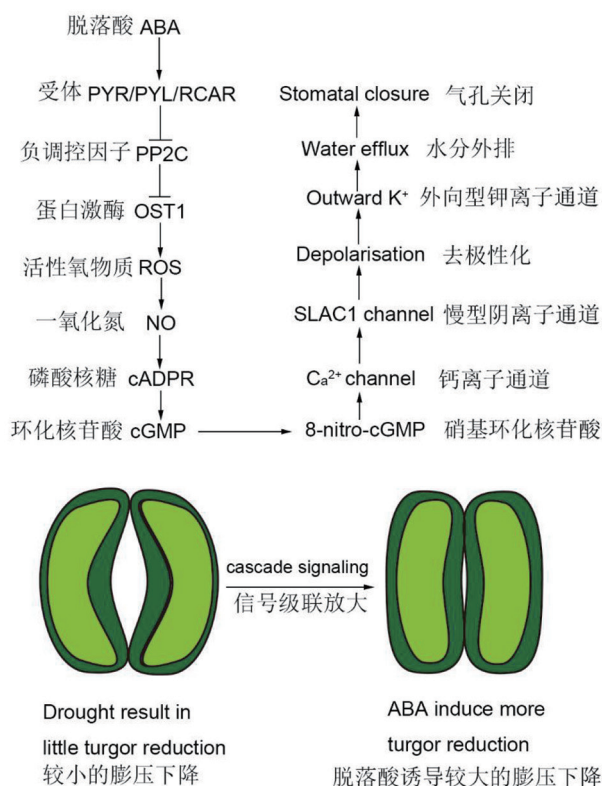


图3 脱落酸介导气孔关闭的简化信号通路
(引自文献75)

目前，关于气孔功能的进化历程还不够清晰，存在争论。渐变学说认为，早期分化的维管植物(蕨类和石松类植物)对ABA不响应，ABA调控的气孔关闭能力是在种子植物中才出现，大约在3.6亿年前^[77]。外源ABA能够让种子植物气孔关闭，而不能促使蕨类植物气孔关闭。同时将干旱胁迫后的叶片放在ABA溶液中复水，蕨类植物气孔快速张开，而种子植物叶片上的气孔不能重新张开，这个实验巧妙地将气孔关闭的主动调控和被动调控分离开来^[78]。这些证据均表明不同维管植物气孔对水分的调控方式存在差异，蕨类植物采用被动方式，而种子植物有高级的主动调控方式^[79-81]。同时，分子遗传学实验证实在蕨类植物中ABA介导气孔关闭的通路不完整，ABA主要参与孢子的性别分化，而不是气孔开闭的调控^[82-84]。另外，模拟细胞膜电位实验显示，在电压刺激下Ca²⁺不能在蕨类植物保卫细胞间移动，这与种子植物特征不同。Gong等^[85]利用生理学和细胞学手段检测了不同进化类型的维管植物保卫细胞的信号通路，证实ABA诱导气孔关闭的信号通路是在种子植物中进化而来。

与此同时，单步进化模型学说认为，气孔最早出现在苔藓植物诞生时，此时气孔就具有了对ABA响应的能力，这一事件大约发生在4.1亿年前^[86-89]。苔类植物没有气孔，藓类植物气孔不具有运动能力，而角苔纲植物气孔具有对ABA响应的功能^[90-92]。苔藓和早期维管植物保卫细胞中具有ABA信号转导的核心调控元件，同时利用突变体材料和相关基因的遗传回补实验发现这些基因在ABA诱导气孔关闭通路中是古老而保守的^[86]。陈仲华团队通过植物生理学手段和转录组手段分析表明蕨类植物气孔对外源ABA是响应的，在ABA诱导下一些下游基因出现了差异性表达^[93]。Hörak等^[89]认为蕨类植物气孔对外源ABA的响应依赖于物种类别和生长条件，有一些蕨类或许丢失了这种响应ABA的能力，而响应ABA的蕨类植物是生长在高湿度(70% RH)下，低湿度下生长的蕨类植物气孔均对外源ABA不响应。

3.2 气孔研究的技术手段

目前对气孔的研究主要使用LI-COR公司开发的便携式光合仪，它能够原位、准确、实时测量气体交换和叶绿素荧光过程，是植物光合生理研究的强大工具，可同时结合细胞水平上的表皮条实验来分析保卫细胞的生理代谢活动。气孔的调控复杂而精确，在研究过程中需要不断根据更新的研究数

据进行建模,合理的模型反过来有助于气孔研究的开展^[94]。单纯组学技术并不能完全反映保卫细胞内的真实过程,在分析ABA调控的植物气孔运动时需要运用多方面的技术手段,在气孔建模的基础上综合考虑群体生态效应、个体以及细胞水平上的反应。无论是依靠激素的级联放大还是依靠叶片水分状况的被动调控,最终气孔关闭的动力都是渗透势差。除了ABA对气孔的调控之外,其他环境因子对气孔的影响也需要重视,比如CO₂^[95-96]及红蓝光的响应^[97-101],这些研究有助于从更全面的角度对气孔有更深入的认识。

4 总结和展望

植物水分运输过程是一个连续的过程,根系水分吸收到木质部运输,最后通过气孔排出多余水分,因此要用全面联系的辩证思想进行研究。主要结论和展望如下:

(1) 根系对水分的吸收受多种因素影响,在主动吸水过程中根压的机制和作用研究取得了一定进展,但是还不够清晰。直接引起根压的代谢部位是在内皮层还是皮层尚有争议。根压的测定方法需要不断改进,开发简单快速准确的测定方法和设备迫在眉睫。可以通过根压的测定来辅助选择育种,通过控制适当的根压来提高作物的产量和品质。

(2) 目前关于木质部水力性状方面的研究主要解释植物的抗旱性和对不同生境的适应性。木质部栓塞及修复的机制还不完全清楚,脆弱性曲线并不能完全反应植株的抗旱能力(有效性)^[102]。木质部安全性与水导效率的权衡学说在不同研究中存在矛盾,尚需在更大范围、更多物种中检验。

(3) 由于不同环境因子对气孔调控机理不同,因此气孔对水分控制的研究需要将诸多因素综合考虑,尽可能在同一环境下同时测量维管组织水力性状和叶片气孔导度^[103]。另外,在研究的时候不能仅限于细胞水平上的分子手段、组学手段,应更多地从群体生态效应去分析问题。尽管气孔主要存在于维管植物的叶片上,但在植物的特殊组织中,如被子植物的花瓣、花蜜腺上,裸子植物的孢子叶上,以及蕨类植物的孢子囊上均有气孔分布,这些组织的气孔或许与叶片上气孔的调控方式不同^[89]。此外,气孔调控与光合作用的关系还需要进一步探究,气孔导度与光合作用偶联和解偶联的关系存在争议^[104],干旱之外的环境因子对气孔的调控方式有待深入研究。

植物水分运输的调控具有多样性,即使在同一

物种内也存在差异。不同环境刺激在植物体内产生的生物物理信号如何转化为化学信号,进而诱导脱落酸反应或其他激素信号通路,这些最终如何影响水分的运输,仍有待研究。分子生物学、细胞生物学和组学技术的不断进步有助于全面理解植物水分运输。水分经过植物根部到气孔排出的过程是复杂而精确调控的,对植物水分运输的深入认识,有助于人们更加深刻理解植物在变化的水分环境中的进化历程及其生长发育,同时为作物的水肥管理及培育农作物抗性品种提供理论基础和技术支撑。

[参 考 文 献]

- [1] Scharwies JD, Dinneny JR. Water transport, perception, and response in plants. *J Plant Res*, 2019, 132: 311-24
- [2] Medas D, Meneghini C, Pusceddu C, et al. Plant-minerals-water interactions: an investigation on *Juncus acutus* exposed to different Zn sources. *Sci Total Environ*, 2023, 870: 161931
- [3] Cai G, Ahmed MA, Abdalla M, et al. Root hydraulic phenotypes impacting water uptake in drying soils. *Plant Cell Environ*, 2022, 45: 650-63
- [4] Tóth SZ. The functions of chloroplastic ascorbate in vascular plants and algae. *Int J Mol Sci*, 2023, 24: 2537
- [5] Hardtke CS. Phloem development. *New Phytol*, 2023, 239: 852-67
- [6] McAdam SAM. What stops stomata reopening after a drought? *Tree Physiol*, 2023, 43: 879-82
- [7] Clark JW, Harris BJ, Hetherington AJ, et al. The origin and evolution of stomata. *Curr Biol*, 2022, 32: R539-53
- [8] Chang G, Ma J, Wang S, et al. Liverwort bHLH transcription factors and the origin of stomata in plants. *Curr Biol*, 2023, 33: 2806-13.e6
- [9] Lu Y, Fricke W. Salt stress-regulation of root water uptake in a whole-plant and diurnal context. *Int J Mol Sci*, 2023, 24: 8070
- [10] Manandhar A, Rimer IM, Soares Pereira T, et al. Dynamic soil hydraulic resistance regulates stomata. *New Phytol*, 2024, 244: 147-58
- [11] Kawa D, Brady SM. Root cell types as an interface for biotic interactions. *Trends Plant Sci*, 2022, 27: 1173-86
- [12] Yang X, Poelmans W, Grönes C, et al. Spatial transcriptomics of a lycophyte root sheds light on root evolution. *Curr Biol*, 2023, 33: 4069-84.e8
- [13] Pardal R, Heidstra R. Root stem cell niche networks: it's complexed! Insights from *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 2021, 72: 6727-38
- [14] Bouda M, Huggett BA, Prats KA, et al. Hydraulic failure as a primary driver of xylem network evolution in early vascular plants. *Science*, 2022, 378: 642-6
- [15] Pan Y, García-Girón J, Iversen LL. Global change and plant-ecosystem functioning in freshwaters. *Trends Plant Sci*, 2023, 28: 646-60
- [16] Torres-Ruiz JM, Cochard H, Delzon S, et al. Plant

- hydraulics at the heart of plant, crops and ecosystem functions in the face of climate change. *New Phytol*, 2024, 241: 984-99
- [17] Kim YX, Ranathunge K, Lee S, et al. Composite transport model and water and solute transport across plant roots: an update. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 193
- [18] Tardieu F, Draye X, Javaux M. Root water uptake and ideotypes of the root system: whole-plant controls matter. *Vadose Zone J*, 2017, 16: 1-10
- [19] Mao B, Takahashi H, Takahashi H, et al. Diversity of root hydrotropism among natural variants of *Arabidopsis thaliana*. *J Plant Res*, 2022, 135: 799-808
- [20] Wexler Y, Schroeder JI, Shkolnik D. Hydrotropism mechanisms and their interplay with gravitropism. *Plant J*, 2024, 118: 1732-46
- [21] Cai G, Ahmed MA, Abdalla M, et al. Root hydraulic phenotypes impacting water uptake in drying soils. *Plant Cell Environ*, 2022, 45: 650-63
- [22] Liu Y, von Wirén N. Integration of nutrient and water availabilities via auxin into the root developmental program. *Curr Opin Plant Biol*, 2022, 65: 102117
- [23] Bacher H, Sharaby Y, Walia H, et al. Modifying root-to-shoot ratio improves root water influxes in wheat under drought stress. *J Exp Bot*, 2022, 73: 1643-54
- [24] 翟中和, 王喜忠, 丁明孝. 细胞生物学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2017
- [25] 张周颖, 郭雯, 杨石建. 植物根压研究进展. *广西植物*, 2020, 42: 714-27
- [26] Drobnitch ST, Wenz J, Gleason SM, et al. Searching for mechanisms driving root pressure in *Zea mays*-a transcriptomic approach. *J Plant Physiol*, 2024, 296: 154209
- [27] Taiz L, Zeiger E, Moller IM, et al. *Plant physiology and development*[M]. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc., 2015
- [28] Yang SJ, Zhang YJ, Sun M, et al. Recovery of diurnal depression of leaf hydraulic conductance in a subtropical woody bamboo species: embolism refilling by nocturnal root pressure. *Tree Physiol*, 2012, 32: 414-22
- [29] Zhao XH, Zhao P, Zhang ZZ, et al. Culm age and rhizome affects night-time water recharge in the bamboo *Phyllostachys pubescens*. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1928
- [30] Nasr Esfahani M, Sonnewald U. Unlocking dynamic root phenotypes for simultaneous enhancement of water and phosphorus uptake. *Plant Physiol Biochem*, 2024, 207: 108386
- [31] Michaud JM, Kerri M, Jochen SH. Positive pressure in bamboo is generated in stems and rhizomes, not in roots. *AoB Plants*, 2024, 16: plae040
- [32] Schenk HJ, Jansen S, Hölttä T. Positive pressure in xylem and its role in hydraulic function. *New Phytol*, 2021, 230: 27-45
- [33] Cao KF, Yang SJ, Zhang YJ, et al. The maximum height of grasses is determined by roots. *Eco Lett*, 2012, 15: 666-72
- [34] Yang SJ, Zhang YJ, Goldstein G, et al. Determinants of water circulation in a woody bamboo species: afternoon use and night-time recharge of culm water storage. *Tree Physiol*, 2015, 35: 964-74
- [35] Bauget F, Protto V, Pradal C, et al. A root functional-structural model allows assessment of the effects of water deficit on water and solute transport parameters. *J Exp Bot*, 2023, 74: 1594-608
- [36] Kundt W, Gruber E. The water circuit of the plants. Do plants have hearts? *Quant Biol*, <https://doi.org/10.48550/arXiv.q-bio/0603019>
- [37] Abdalla M, Ahmed MA, Cai G, et al. Stomatal closure during water deficit is controlled by below-ground hydraulics. *Ann Bot*, 2022, 129: 161-70
- [38] 张敏, 桑英, 宋金凤. 水培富贵竹的根压及其影响因素. *植物生态学报*, 2023, 47: 1010-9
- [39] Okamoto H, Kitamura S, Masaki N. Activation of the root xylem proton pump by hydraulic signals from leaves under suppressed transpiration. *J Plant Res*, 2022, 135: 311-22
- [40] Guzel S, Dmitriy V, Guzel K, et al. Exogenous application of abscisic acid (ABA) increases root and cell hydraulic conductivity and abundance of some aquaporin isoforms in the ABA-deficient barley mutant Az34. *Ann Bot*, 2016, 118: 777-85
- [41] Lamarque L J, Delzon S, Toupes H, et al. Over-accumulation of abscisic acid in transgenic tomato plants increases the risk of hydraulic failure. *Plant Cell Environ*, 2020, 43: 548-62
- [42] Sun H, Li L, Lou Y, et al. The bamboo aquaporin gene petip4;1-1 confers drought and salinity tolerance in transgenic arabidopsis. *Plant Cell Rep*, 2017, 36: 597-609
- [43] Berger N, Demolombe V, Hem S, et al. Root membrane ubiquitinome under short-term osmotic stress. *Int J Mol Sci*, 2022, 23: 1956
- [44] 王瑞庆, 张莉, 郭连金, 等. 植物木质部水力学研究进展. *西北植物学报*, 2020, 40: 2157-68
- [45] Scoffoni C, Albuquerque C, Buckley TN, et al. The dynamic multi-functionality of leaf water transport outside the xylem. *New Phytol*, 2023, 239: 2099-107
- [46] Bi MH, Jiang C, Yao GQ, et al. Rapid drought-recovery of gas exchange in Caragana species adapted to low mean annual precipitation. *Plant Cell Environ*, 2023, 46: 2296-309
- [47] Rowland L, Da Costa ACL, Galbraith DR, et al. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature*, 2015, 528: 119-22
- [48] Lens F, Gleason SM, Bortolami G, et al. Functional xylem characteristics associated with drought-induced embolism in angiosperms. *New Phytol*, 2022, 236: 2019-36
- [49] Sorek Y, Netzer Y, Cohen S, et al. Rapid leaf xylem acclimation diminishes the chances of embolism in grapevines. *J Exp Bot*, 2023, 74: 6836-46
- [50] Fickle JC, Pratt RB, Jacobsen AL. Xylem structure and hydraulic function in roots and stems of chaparral shrub species from high and low elevation in the Sierra Nevada, California. *Physiol Plant*, 2023, 175: e13970
- [51] Zhu LW, Zhao P. Climate-driven sapwood-specific hydraulic conductivity and the Huber value but not leaf-

- specific hydraulic conductivity on a global scale. *Sci Total Environ*, 2023, 857: 159334
- [52] 毕敏慧, 龚磊, 蒋超, 等. 乔木和灌木枝水分传导脆弱性沿降水量递增的分化. *中国沙漠*, 2018, 38: 1243-51
- [53] Peche A, Houben GJ. Estimating characteristic grain sizes and effective porosity from hydraulic conductivity data. *Ground Water*, 2023, 61: 574-85
- [54] Choat B, Ball MC, Luly JG, et al. Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees*, 2005, 19: 305-311
- [55] Huo J, Shi Y, Chen J, et al. Hydraulic trade-off and coordination strategies mediated by leaf functional traits of desert shrubs. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 938758
- [56] Zhang X, Ma S, Hu H, et al. A trade-off between leaf hydraulic efficiency and safety across three xerophytic species in response to increased rock fragment content. *Tree Physiol*, 2024, 44: tpae010
- [57] Liu H, Ye Q, Gleason S, et al. Weak tradeoff between xylem hydraulic efficiency and safety: climatic seasonality matters. *New Phytol*, 2020, 229: 1439-51
- [58] Yao GQ, Nie ZF, Turner NC, et al. Combined high leaf hydraulic safety and efficiency provides drought tolerance in *Caragana* species adapted to low mean annual precipitation. *New Phytol*, 2020, 229: 230-44
- [59] Aritsara ANA, Ni MY, Wang YQ, et al. Tree growth is correlated with hydraulic efficiency and safety across 22 tree species in a subtropical karst forest. *Tree Physiol*, 2023, 43: 1307-18
- [60] Venturas MD, Mackinnon ED, Dario HL, et al. Chaparral shrub hydraulic traits, size, and life history types relate to species mortality during California's historic drought of 2014. *PLoS One*, 2016, 11: e0159145
- [61] Ocheltree TW, Nippert JB, Prasad PV. A safety vs efficiency trade-off identified in the hydraulic pathway of grass leaves is decoupled from photosynthesis, stomatal conductance and precipitation. *New Phytol*, 2016, 210: 97-107
- [62] Zhang C, Huang N, Zhang F, et al. Intraspecific variations of leaf hydraulic, economic, and anatomical traits in *Cinnamomum camphora* along an urban-rural gradient. *Sci Total Environ*, 2023, 904: 166741
- [63] Zhang SB, Cao KF, Fan ZX, et al. Potential hydraulic efficiency in angiosperm trees increases with growth-site temperature but has no trade-off with mechanical strength. *Global Ecol Biogeogr*, 2013, 22: 971-81
- [64] Jin Y, Ye Q, Liu X, et al. Precipitation, solar radiation, and their interaction modify leaf hydraulic efficiency-safety trade-off across angiosperms at the global scale. *New Phytol*, 2024, 244: 2267-77
- [65] Brodribb TJ, McAdam SA, Jordan GJ, et al. Conifer species adapt to low-rainfall climates by following one of two divergent pathways. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2014, 111: 14489-93
- [66] Huang DL, Xiang W, Liu H, et al. Coordination of pinna, petiole, and root anatomical traits in 24 tropical-subtropical fern species. *Physiol Plant*, 2024, 176: e14253
- [67] Pittermann J, Baer A, Campy C, et al. A reduced role for water transport during the Cenozoic evolution of epiphytic Eupolypod ferns. *New Phytol*, 2023, 237: 1745-58
- [68] Anderegg WRL, Konings AG, Trugman AT, et al. Hydraulic diversity of forests regulates ecosystem resilience during drought. *Nature*, 2018, 561: 538-41
- [69] Zhou Y, Zhang T, Wang X, et al. A maize epimerase modulates cell wall synthesis and glycosylation during stomatal morphogenesis. *Nat Commun*, 2023, 14: 4384
- [70] Manandhar A, Pichaco J, McAdam SAM. Abscissic acid increase correlates with the soil water threshold of transpiration decline during drought. *Plant Cell Environ*, 2024, 47: 5067-75
- [71] Shi Y, Liu X, Zhao S, et al. The PYR-PP2C-CKL2 module regulates ABA-mediated actin reorganization during stomatal closure. *New Phytol*, 2022, 233: 2168-84
- [72] Pei D, Hua D, Deng J, et al. Phosphorylation of the plasma membrane H^+ -ATPase AHA2 by BAK1 is required for ABA-induced stomatal closure in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2022, 34: 2708-29
- [73] Feitosa-Araujo E, da Fonseca-Pereira P, Knorr LS, et al. NAD meets ABA: connecting cellular metabolism and hormone signaling. *Trends Plant Sci*, 2022, 27: 16-28
- [74] Liu H, Song S, Zhang H, et al. Signaling transduction of ABA, ROS, and Ca^{2+} in plant stomatal closure in response to drought. *Int J Mol Sci*, 2022, 23: 14824
- [75] 龚磊. 维管束植物气孔对脱落酸和光环境的响应[D]. 兰州: 兰州大学, 2020
- [76] Voss LJ, McAdam SAM, Knoblauch M, et al. Guard cells in fern stomata are connected by plasmodesmata, but control cytosolic Ca^{2+} levels autonomously. *New Phytol*, 2018, 219: 206-215
- [77] Brodribb TJ, McAdam SAM. Passive origins of stomatal control in vascular plants. *Science*, 2011, 331: 582-5
- [78] Cardoso AA, McAdam SAM. Misleading conclusions from exogenous ABA application: a cautionary tale about the evolution of stomatal responses to changes in leaf water status. *Plant Signal Behav*, 2019, 14: e1610307-1-6
- [79] Cardoso AA, Randall JM, McAdam SAM. Hydraulics regulate stomatal responses to changes in leaf water status in the fern *Athyrium filix-femina*. *Plant Physiol*, 2019, 179: 533-43
- [80] McAdam SAM, Brodribb TJ. Separating active and passive influences on stomatal control of transpiration. *Plant Physiol*, 2014, 164: 1578-86
- [81] McAdam SA, Brodribb TJ. The evolution of mechanisms driving the stomatal response to vapor pressure deficit. *Plant Physiol*, 2015, 167: 833-43
- [82] McAdam SAM, Brodribb TJ, Banks JA, et al. Abscissic acid controlled sex before transpiration in vascular plants. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2016, 113: 12862-7
- [83] McAdam SAM, Sussmilch FC, Brodribb TJ. Stomatal responses to vapour pressure deficit are regulated by high speed gene expression in angiosperms. *Plant Cell Environ*, 2016b, 39: 485-91
- [84] McAdam SAM, Duckett JG, Sussmilch FC, et al. Stomata: the holey grail of plant evolution. *Am J Bot*, 2021, 108: 366-71

- [85] Gong L, Liu XD, Zeng YY, et al. Stomatal morphology and physiology explain varied sensitivity to abscisic acid across vascular plant lineages. *Plant Physiol*, 2021, 186: 782-97
- [86] Chater C, Kamisugi Y, Movahedi M, et al. Regulatory mechanism controlling stomatal behavior conserved across 400 million years of land plant evolution. *Curr Biol*, 2011, 21: 1025-9
- [87] Chater CC, Caine RS, Tomek M, et al. Origin and function of stomata in the moss *Physcomitrella patens*. *Nat Plants*, 2016, 2: 16179
- [88] Ruszala EM, Beerling DJ, Franks PJ, et al. Land plants acquired active stomatal control early in their evolutionary history. *Curr Biol*, 2011, 21: 1030-5
- [89] Hörak H, Kollist H, Merilo E. Fern stomatal responses to ABA and CO₂ depend on species and growth conditions. *Plant Physiol*, 2017, 174: 672-9
- [90] Nibau C, van de Koot W, Spiliotis D, et al. Molecular and physiological responses to desiccation indicate the abscisic acid pathway is conserved in the peat moss, *Sphagnum*. *J Exp Bot*, 2022, 73: 4576-91
- [91] Kim TH, Böhmer M, Hu H, et al. Guard cell signal transduction network: advances in understanding abscisic acid, CO₂, and Ca²⁺ signaling. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61: 561-91
- [92] Presell S, Renzaglia KS, Dicky Clymo RS, et al. Hornwort stomata do not respond actively to exogenous and environmental cues. *Ann Bot*, 2018, 122: 45-57
- [93] Cai SG, Chen G, Wang YY, et al. Evolutionary conservation of ABA signaling for stomatal closure. *Plant Physiol*, 2017, 174: 732-47
- [94] Woolfenden HC, Baillie AL, Gray JE, et al. Models and mechanisms of stomatal mechanics. *Trends Plant Sci*, 2018, 23: 822-32
- [95] Brodribb TJ, McAdam SAM, Jordan GJ, et al. Evolution of stomatal responsiveness to CO₂ and optimization of water-use efficiency among land plants. *New Phytol*, 2009, 183: 839-47
- [96] Franks PJ, Britton-Harper ZJ. No evidence of general CO₂ insensitivity in ferns: one stomatal control mechanism for all land plants? *New Phytol*, 2016, 211: 819-27
- [97] Kagawa T, Sakai T, Suetsugu N, et al. *Arabidopsis* NPL1: a phototropin homolog controlling the chloroplast high-light avoidance response. *Science*, 2011, 291: 2138-41
- [98] Bauer H, Ache P, Lautner S, et al. The stomatal response to reduced relative humidity requires guard cell-autonomous ABA synthesis. *Curr Biol*, 2013, 23: 53-7
- [99] Michio D, Masamitsu W, Ken IS. The fern *Adiantum capillus-veneris* lacks stomatal responses to blue light. *Plant Cell Physiol*, 2006, 47: 748-55
- [100] Diao H, Cernusak LA, Saurer M, et al. Stomatal blue light response is present in early vascular plants. *Plant Physiol*, 2015, 169: 1205-13
- [101] Christie JM, Blackwood L, Petersen J, et al. Plant flavoprotein photoreceptors. *Plant Cell Physiol*, 2015, 56: 401-13
- [102] Sack L, Buckley TN, Scoffoni C. Why are leaves hydraulically vulnerable? *J Exp Bot*, 2016, 67: 4917-9
- [103] Sack L, Scoffoni C. Measurement of leaf hydraulic conductance and stomatal conductance and their responses to irradiance and dehydration using the evaporative flux method (EFM). *J Vis Exp*, 2012, (70): e4179
- [104] Diao H, Cernusak LA, Saurer M, et al. Uncoupling of stomatal conductance and photosynthesis at high temperatures: mechanistic insights from online stable isotope techniques. *New Phytol*, 2024, 2: 38303410