

植物水分生理中几个争议性问题的理论分析

朱建军¹, 张娟^{2,*}

¹鲁东大学生命科学学院, 山东烟台264025

²鲁东大学农学院, 山东烟台264025

摘要: 本文对涉及王小菁教授主编的《植物生理学》(第8版)和慕课网关于植物水分生理的一些反馈意见进行了分析讨论。主要包括细胞衬质势的特性, 衬质势被体相水溶液屏蔽, 体相水含量低的细胞代谢不活跃的原因, 无液泡细胞水势不应包含衬质势的原因, 以及重力势造成的树冠细胞水势高反而缺水的问题并尝试提出了解释。同时也分析了“根压是根系的吸水动力”和根系“主动吸水”说法的误导性以及质外体途径在根部水分径向运输中比例很小的依据。

关键词: 衬质势; 体相水; 根吸水动力; 主动吸水; 质外体途径

王小菁教授主编的《植物生理学》(第8版)是在潘瑞炽先生主编的《植物生理学》(第7版)的基础上编写的最新版教材, 由高等教育出版社于2019年3月出版。高等教育出版社对该书的评论为“历经60余年锤炼, 该书已成为国内版次最高、使用范围最广、影响力最大的植物生理学品牌教材”。自新版发行以来, 主编和作者陆续收到不同单位师生教材使用的反馈意见, 同时也收到了中国大学慕课网(<https://www.icourse163.org/>)学员的一些反馈意见。本文第一作者作为该教材的编者之一和李玲教授主持的华南师范大学《植物生理学》慕课的教师之一, 现根据国内外的文献报道, 结合理论分析给出对这些反馈意见的观点或答复, 不当和错误之处欢迎批评指正。

1 关于植物组织的衬质势

1.1 国际上关于植物组织或细胞的衬质势组分的看法

国内外关于衬质势是否应该为植物细胞的一个水势组分一直存在较多争议。多数教材是将细胞的水势描述成渗透势、压力势和衬质势三者相加的总和(Sinha 2004; Öpik和Rolfé 2005; Bhatla和Lal 2018), 有的还加上重力势(Taiz等2014; Bhatla和Lal 2018)。有教材认为衬质势很小可以忽略(Wiebe 1966; Hopkins和Hüner 2008; Taiz等2014, 2015)。目前影响力较大的教材, 即Taiz等(2014)主编的《植物生理和发育》(第6版)的表述是衬质势要么很小可以忽略不计, 要么已经包含在由细胞

壁的毛细作用产生的压力势中了(Taiz等2014, 2015)。也有其他权威学者有同样的看法, 即在正常生长的植物中衬质势主要存在于细胞壁中(Boyer 1967; Weatherley 1970; Passioura 1980; Nobel 1999; Tyree 2003)。

1.2 衬质势的有效范围和吸附水的量

衬质势的本质是由于固体或大分子表面对水的吸附作用而造成吸附层水的水势降低。由于吸附作用力的本质是范德瓦尔斯力, 作用距离非常小, 仅有1~2层分子的距离, 并且第2层受到的作用力已经非常微弱(Bowden和Throssell 1951; Henderson 2002; Taiz等2014, 2015), 因此除了内部具有非常大表面积的体系如大豆种子和粘土外, 一般体系中吸附水的比例与体相水相比非常小。为了对固体表面的吸附量有一个比较形象的了解便于教学, 可以进行一个简单的估算。

根据阿伏加德罗常数定义, 每摩尔水(即18 g水)中有 6.02×10^{23} 个水分子, 体积大约为18 cm³, 相当于一个边长2.621 cm的立方体。将阿伏加德罗常数 6.02×10^{23} 开立方, 得到84 436 877, 这就是立方体沿每个边长2.621 cm长度上纵向排列的水分子数, 而在立方体的一个平面上排列一层的水分子数为84 436 877 \times 84 436 877个, 再沿这个平面垂直

收稿 2020-04-07 修定 2020-06-17

资助 国家自然科学基金(31870376, 31371540)。

致谢 兰州大学胡建成教授和华南师范大学王小菁教授审阅本文并提出修改意见。

* 通讯作者(juanzh74@ldu.edu.cn)。

方向延伸出去2.621 cm, 一共有84 436 877层水分子。现在考虑一个同样大小的固体立方体, 假定立方体的一个表面上吸附水的量是2层水分子, 加上垂直距离为2.621 cm外的对面的平面上的2层吸附水, 共4层被吸附, 那么这一个方向上被吸附的量仅有4/84 436 877 mol, 即体相水和被吸附的水的比例为4/84 436 877。同理可计算立方体的另外两个方向4个表面的吸附量为8/84 436 877 mol, 总共12/84 436 877 mol。如果只考虑第1层的吸附, 这个总量仅有6/84 436 877 mol。当恒定总体积的球体或立方体被分割成较小体积的球形或立方体形颗粒时, 球体半径或立方体边长每减小一半, 分散颗粒的总表面积将增加一倍。按这个比例计算, 立方体分割成尺度相当于生物大分子的尺寸(约几十纳米)的球形或立方体形颗粒时的总表面积和吸附量仍然很小。

1.3 关于植物细胞的衬质势被体相水溶液屏蔽的问题

关于植物细胞的总水势是否应该包含衬质势还涉及另外一个非常重要的问题, 即植物细胞的衬质势被体相水溶液屏蔽。

首先, 由于衬质势描述的是固体表面吸附的薄层水的水分状况, 因此先要明确衬质势只有在固体或大分子表面那1~2层极薄的吸附层中才存在(王小菁2019; 朱建军2019), 即衬质势在体相水中不存在(范德瓦尔斯力的短距离作用延伸不到体相水中); 再者需要明确指出是固体表面的第1层或第2层吸附水, 两者的分子能量和衬质势有很大的差别。

其次, 当植物组织中存在体相水(自由水)时, 其中的吸附水(束缚水)都会被体相水(自由水)所屏蔽, 通常情况下无法测定到衬质势。例如, 如果大豆种子在纯水中完全吸涨, 那么这时测定的种子的水势将为0; 如果是在溶液中完全吸涨, 那么这时测定的种子的水势将等于溶液的渗透势, 即我们只能测定到种子的体相水(自由水)的水势。这时种子内部存在的吸附水和衬质势完全被体相水所屏蔽。只有当吸涨种子蒸发严重脱水, 失去体相水(自由水)后, 固体或生物大分子表面被吸附的那部分薄层吸附水才会重新暴露出来, 这时才能观察或测定到衬质势的存在。

因此可以说, 衬质势描述的是被固体表面吸附的薄层水的水势, 而细胞的渗透势和压力势描述的是细胞中的体相水的水势, 这两者所描述的是两个不同体系(即体相和固体表面的吸附相)中水的水分状况, 虽然这两种水同处于一个细胞内。

所以, 除了含水量低时的土壤或种子, 人们通常说的生活细胞的水势, 指的都是体相水(自由水)的水势, 而不是吸附层的水势, 也就不包含衬质势这一组分, 因此生活细胞的总水势仅有渗透势和压力势这两项, 不应包括衬质势。体相水对吸附水的屏蔽作用是导致细胞的水势不应包含衬质势的一个极为重要的原因。

1.4 为什么体相水含量低的细胞代谢会比较不活跃

对于同一植物或组织, 由于其中能吸附水的表面积是一定的(相对恒定不变), 那么含水量较高的植物组织中被固体或亲水大分子吸附的水(束缚水)的含量也就相对恒定不变, 因此含水量较高的植物组织中含水量的变化主要是体相水(自由水)含量的变化。

当植物组织的含水量较低时, 其中的自由水含量也因此较低或不存在。由于在吸附水(或束缚水)中的物质运输和化学反应速度都非常缓慢, 无法支撑快速的化学反应速度和快速的物质传递运输, 也就难以支持细胞进行快速的生化反应、物质交换和新陈代谢, 因此代谢就比较不活跃, 例如干种子、干燥状态的复苏植物、休眠芽, 以及一些荒漠植物的代谢。

反过来, 含水量越高的植物组织中的体相水(自由水)含量就越高。由于在体相水中的物质运输(扩散)速度和化学反应速度都远远高于在被吸附的束缚水中, 即体相水能够支持快速的化学反应和物质运输, 因此含水量较高的植物或者组织的代谢才有可能比较活跃。

1.5 无液泡的幼嫩细胞水势不应含有衬质势

首先, 幼嫩分生组织的细胞中没有出现液泡, 细胞生长发育存在着很高的膨压, 膨压基本都是由小分子或离子产生, 而不是高分子的衬质势产生的。这是因为高分子物质能产生的渗透势非常小。例如将60 g的PEG6000溶解在1 L水中, 其渗透浓度仅仅约0.01 mol·L⁻¹。

其次, 由于幼嫩分生组织中的含水量很高。比如甘薯幼嫩茎尖的含水量为89% (欧行奇等2005), 干物质仅占11%, 再除去细胞壁、小分子物质和离子, 其中的高分子胶体物质含量将非常低。茎尖细胞中的吸附水含量可以大豆为例比较。大豆种子具有非常大吸附表面积, 但是当含水量达到32%~38%时就达到了吸涨饱和点(Rupley等1983; Vertucci和Leopold 1983, 1984)。这时其中的干物质含量为62%~68%。如果参照大豆的吸附量计算, 含干物质11%的茎尖细胞的饱和吸附量仅有4.71%~6.74%。假定其中细胞壁的吸附量占一半, 那么细胞内胶体的吸附量, 即细胞内吸附水(束缚水)的含量仅有2.35%~3.37%, 其余的都是体相水(自由水)。

第三, 更重要的是幼嫩细胞里的少量吸附水也会被细胞中的体相水溶液完全遮盖屏蔽。

第四, 幼嫩分生组织一般都具有比较高的代谢活动, 这些高速度的生化代谢反应只能是在体相水中进行。

由于上述原因, 即使是没有液泡的幼嫩细胞的水势也不应包含有衬质势这一项。

1.6 总结

综上所述, 关于植物组织中的衬质势问题可以总结如下: (1)生长中的植物细胞中吸附水的量很低可以忽略不计; (2)衬质势仅存在于吸附层的水中; (3)生活细胞中衬质势的作用都被体相水遮盖屏蔽; (4)没有液泡的幼嫩细胞的水势也不应包含衬质势。

2 关于重力势的作用

一般认为, 在高大树木中, 重力势是植物细胞水势的一个重要组分, 即

$$\psi_g = \rho_w g h$$

其中, ψ_g 为重力势; ρ_w 为水的密度; g 为重力加速度; h 为细胞离地的高度。

但是, 树冠顶部的细胞虽然具有最高的重力势, 却在同一植物中受到最严重的水分亏缺。例如, 同一株红杉树距地面2 m处的叶片形态和大小与水杉一样, 但在112 m树冠处的叶片, 由于一直受到严重的水分亏缺, 叶片发育严重受阻, 变成形似

桤柳的鳞片状叶(Koch等2004)。在人们的常识中, 一般来说水势越高的细胞越不缺水, 水势越低的细胞越受到缺水的胁迫。这就与重力势的作用刚好相反, 即重力势越高, 细胞水势越高却反而越缺水。

如果以 ψ_w 代表细胞或质外体的总水势, ψ_π 代表渗透势, ψ_{turgor} 代表膨压, ψ_g 代表重力势, ψ_{px} 代表木质部负压力, ψ_{ph} 代表导管中水柱的静压力, 那么树冠(98 m)处的细胞的渗透势和地面0 m处细胞的渗透势均为-1 MPa时, 根据表1, 如果两个部位的细胞的总水势 ψ_w 相等, 位于地面细胞的膨压将比树冠细胞的膨压高1 MPa。这就是说, 如果我们将地面细胞和树冠处细胞放在同一个体系中, 尽管二者水势相等, 但地面细胞有1 MPa (将近10个大气压)的膨压, 而树冠细胞膨压为0。这就是说, 重力势的作用能给人树冠部位的细胞水势很高的假象。

但是, 由于树冠(98 m)细胞的水分交换只发生在细胞膜内外, 它的水势变化也仅仅与细胞膜外溶液的水势有关, 与地面细胞之间并没有直接的水分交换, 两个细胞也受到同样大小的重力作用。同时, 虽然根据表1, 98 m处和0 m处木质部的水势都为0, 但如果用仪器(如热电偶水势仪或压力室)同时测定两地的水势, 会发现98 m处木质部的水势为-1 MPa (蒸腾拉力产生的负压力), 0 m处木质部的水势为0 MPa (蒸腾拉力产生的负压力叠加98 m水柱产生的静水压力), 即仪器测定的水势中看不到重力势的作用。如果我们在计算细胞的水势时仅仅把细胞和它所处的微环境作为一个孤立的体系考虑, 不考虑重力势的作用, 就能看到两个细胞各自的生理性水分状况(表2)。

这就是说, 在分析细胞的生理性水分状况时, 由于细胞内外没有高度差造成的重力势差, 可以暂时不考虑重力势的作用, 而在分析树冠、茎和根部导管中的水分运输和水势梯度时才考虑重力势的作用。

由于按照表1的计算方法在细胞的水势中加入重力势组分, 会产生一个仪器无法测定到的误导性结果, 也掩盖细胞真实的生理性水分状况, 因此建议细胞的水势组分中不应包括重力势。

表1 不同高度的细胞水势和质外体水势(含重力势)

Table 1 Water potentials of cells and apoplasts at different height (including gravitational potential)

	细胞水势/MPa		质外体水势/MPa	
	98 m处	0 m处	98 m处	0 m处
ψ_w	0	0	0	0
ψ_π	-1	-1	0	0
ψ_{turgor}	0	1	-	-
ψ_g	1	0	1	0
ψ_{px}	-	-	-1	-1
ψ_{ph}	-	-	0	1

-表示没有数值, 表2同此。

表2 不同高度的细胞和质外体水势(不含重力势)

Table 2 Water potentials of cells and apoplasts at different height (excluding gravitational potential)

	细胞水势/MPa		质外体水势/MPa	
	98 m处	0 m处	98 m处	0 m处
ψ_w	-1	0	-1	0
ψ_π	-1	-1	0	0
ψ_{turgor}	0	1	-	-
ψ_{px}	-	-	-1	-1
ψ_{ph}	-	-	0	1

3 关于根的吸水动力和主动吸水的问题

3.1 根的吸水动力

根据学生反馈, 有些教材和慕课认为根压是根系吸水的动力之一。关于这一点, 很早就已经有人指出, 根压是根系吸水的结果而不是动力(宋占午1992; 丁国华1993; 董忠民2003), 不少教材也已经不再使用这一说法(郑彩霞2013; 孙广玉2016; 孟庆伟和高辉远2017; 武维华2018; 王小菁2019), 有的教材特别指出“虽然习惯上将根压称为主动吸水的动力, 但实际上根压只是根的中柱内外存在水势梯度而产生的一种现象, 它是中柱内外水势差大小的一个度量, 但却不是水分吸收的动力”, “水分吸收的真正动力是水势差”(孟庆伟和高辉远2017)。还有人进一步指出, 根压不但不是吸水的动力, 而且由于根压的存在, 还有可能向下将水分压出根部, 因此根压“起着阻止根系吸水的作用”(宋占午1992)。不难看出, 根压是植物根系的吸水

动力的说法有明显的错误, 应当纠正。根系吸水的动力是木质部导管溶液与根外土壤溶液的水势差或水势梯度, 根压是根系渗透吸水导致的结果而不是动力, 虽然它是木质部导管中水分向上运输的动力。

3.2 关于根的主动吸水问题

根据学生反馈, 目前有些教材和慕课使用了根系“主动吸水”这一误导性说法, 需要讨论。

首先, 通常说的主动吸收或主动运输是指物质逆浓度梯度或者化学势梯度, 在载体蛋白和能量的作用下将物质运入或运出细胞膜的过程。而植物细胞和根系的吸水完全取决于细胞内外或根木质部内外的水势差, 是一个被动的过程, 显然不是水分本身的主动吸收或主动运输, 不符合人们关于主动吸收的理解和概念。

其次, 物质的主动吸收都是以半透膜为基础的, 根部主要是指内皮层细胞的细胞膜。然而由于细胞膜对水的高通透性, 如果内皮层细胞膜上有“水泵”或“水分子泵”, 那么水在被泵进细胞后将立即渗漏出细胞外(类似于向一个筛子里泵水), 这个渗漏速度非常快, 例如轮藻细胞膜的水分交换半衰期仅有约2 s (Henzler等2004)。水的主动运输如果存在的话, 除了大量消耗细胞的能量外没有任何意义(朱建军2019)。目前国内外也不存在水分主动运输的理论或实验证据。

第三, 植物的“吐水”和“伤流”现象不是根的主动吸水的证据, 而只是表明根木质部导管内的溶液具有高于大气压的压力(通过渗透作用产生)。

第四, 植物或代谢旺盛的植物根系主动吸收离子的根本目的是为了给地上部分的生长发育提供所需的矿质营养, 但这不是为了所谓的“主动吸水”而特意去吸收的离子。如果为了所谓的“主动吸水”而大量吸收需要和不需要的离子(如果吸收量小产生的渗透压很小)并运输到冠层, 当水分蒸发(蒸腾)后, 这些不需要的离子将会留在叶片等部位造成盐胁迫或伤害。国内外至今也没有植物为了吸水的目的而大量吸收离子的实验证据。

因此, 根的主动吸水是一个缺乏理论依据和实验证据的误导性概念, 容易引起错误的联想和混乱, 不宜再使用这样的说法。

4 关于根部水分径向运输的质外体途径、跨膜途径和共质体途径

有反馈意见对《植物生理学》(第8版)第19页末至第20页开始一段中的文字描述有不同看法, 即:

“质外体途径是指水分沿细胞壁表面以及细胞壁内部沿壁的纵轴方向(并非根的纵向方向)的运输, 由于沿细胞壁表面的压力梯度有限, 并且沿细胞壁的微小空隙运输阻力很大, 因此经质外体途径的运输比例很小, 往往仅占根系总吸水量的约1%。跨膜途径是指水分从一个细胞迁移到另一个细胞, 两次通过质膜, 这是植物根吸收水分最主要的运输途径。”

关于水分沿根的横切面的半径方向的3个运输途径(质外体途径、跨膜途径和共质体途径)中质外体途径运输的比例, 国内外有不同的说法。一些研究者认为, 水分在植物根中的径向运输遵循复合运输模型(the composite transport model), 其中质外体途径在植物根部的水分径向运输中起着一定的作用(Steudle等1993; Steudle 1994; North和Nobel 1996); Taiz等(2014)主编的《植物生理和发育》(第6版)也引用有关结果(Frensch等1996; Steudle和Frensch 1996)认为质外体途径在幼嫩玉米根的水分吸收中作用特别重要。但是由于质外体流的准确测定比较困难, 这些研究的结论都是间接推测得到的。另一方面也有不少研究与这些观点相反, 认为质外体途径在根系的径向水分运输中作用非常小可以忽略(Hanson等1985; Varney等1993; Canny 1995; Knipfer和Fricke 2010; Fritz和Ehwald 2011)。在王小菁教授主编的《植物生理学》(第8版)中, 作者采用的是后一种观点的原因, 主要是根据下面的分析。

第一种情况是当植物水分供应充足, 蒸腾很小或没有蒸腾作用, 细胞表面存在水膜层, 但所有水膜层的表面都处在大气压下(如图1-A中的 P_1 和 P_2 点), 没有压力差, 因此没有驱动力, 也就没有水分的流动。这点应该和宏观的水流区别开。因为在宏观尺度, 容器的略微倾斜就会有水的流动, 使人容易联想到根皮层细胞表面是否也有这样的流动。然而, 实际上细胞表面的水膜层非常薄, 而且

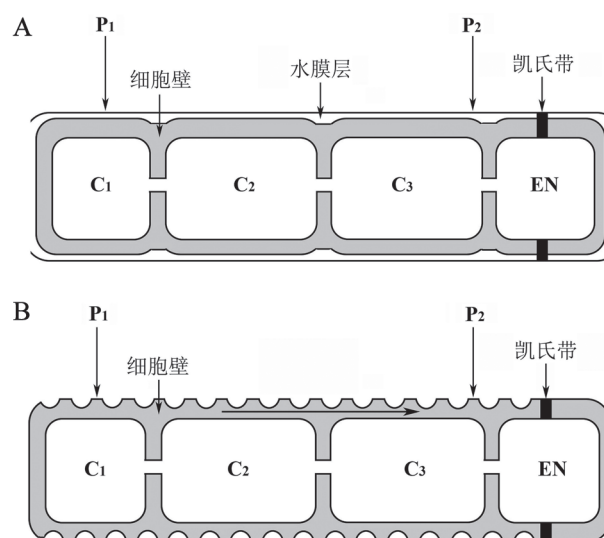


图1 植物根部水分径向运输的质外体途径示意图
Fig.1 Schematic diagrams of the apoplastic pathway for the radial transport of water in plant roots

A: 无蒸腾时, 同处在大气压下的 P_1 和 P_2 两点的细胞壁表面的水膜中无压力梯度; B: 当有蒸腾存在时, 由于木质部的负压传递到细胞壁, 将在细胞壁微孔形成大量水的弯月面(图中的细胞壁表面的凹陷)。C₁: 根表皮细胞; C₂、C₃: 皮层细胞; EN: 内皮层。

它还会受到细胞壁表面吸附层水分子的吸引力, 同时水膜层和吸附层的水分子之间存在随机交换, 这些情况会产生很强的粘滞阻力阻碍水分的流动, 而细胞级别的高度差导致的重力差非常微小, 无法克服这种粘滞阻力形成水流。其次如果重力能够驱动这样的水流在根的一侧由表皮流向内皮层, 那么在中柱与之相对另一侧的细胞间隙的水流将是反向的, 会抵消这一流动。

第二种情况是蒸腾拉力在植物的木质部导管产生负压, 负压通过根的中柱和内皮层向皮层和表皮细胞传递并在细胞壁表面的微孔中产生无数的弯月面(图1-B)。这时, 从表皮细胞到内皮层细胞之间 P_1 和 P_2 两点的细胞壁中的微孔(intermicelles)存在压力差, 但是由于果胶和纤维素构成的细胞壁中的毛细微孔极小(仅有几纳米到几十纳米), 这个尺寸要比木质部导管这样的毛细管的尺寸小3个数量级。一方面, 根据泊肃叶定律, 在这样的微孔中驱动同样的水流要比用驱动导管内水流所需要的压力差要大12个数量级, 用蒸腾拉力驱动水分沿这样的微孔运输(图1-B中水平方向箭头的指

向)的水流将会非常小。另一方面,在这样的微孔中,水分子还将受到亲水的果胶和纤维素表面的吸附作用增大阻力。因此经过细胞壁中纤维素和果胶分子间的微孔的运输,也就是质外体途径运输的水的量理论上将非常微小。

除此之外,由于内皮层细胞形成了事实上的分隔中柱和皮层的半透膜,假如根外溶液能够以一定的比例通过质外体途径流到内皮层表面,那么由于内皮层细胞连续不断地选择性吸收水分和营养离子,植物不需要的有害盐分或离子将被排斥在内皮层表面的细胞间隙连续堆积,很快会对内皮层细胞和近邻皮层细胞造成盐胁迫,明显是不可持续的过程。由于上述这些原因,作者在王小菁教授主编的《植物生理学》(第8版)教材第一章中采取了质外体途径水流占比很小(约1%)的说法(Hanson等1985)而不是Taiz等(2014)主编的《植物生理和发育》(第6版)的说法。

5 补充

5.1 关于《植物生理学》第8版教材第一章中水势的定义

有反馈意见指出王小菁教授主编的《植物生理学》(第8版)第一章仅给出了水势的基本定义(第10页第7段),即“一个体系中水的水势(ψ_w)是体系中水的偏摩尔体积化学势与某一标准态的水的偏摩尔体积化学势之差”,缺乏关于水势定义的简单表述,不方便学生理解。这一表述是“水势也可以简单表述为特定条件下(温度,压力和体系中物质的组分不变时)体系中每增加或减少一摩尔水的体积所引起的体系中水的化学势的改变量”。水的偏摩尔体积不是固定不变的,取决于水所在的系统和水的摩尔分数大小。例如在纯水和稀溶液中约为 18 cm^3 ,在50%的乙醇-水混合溶液中,这个体积大约为 16.8 cm^3 。

5.2 关于“每偏摩尔体积”的说法

根据学生反映他们在个别慕课中听到的水势的定义是溶液中“每偏摩尔体积的水的化学势差”。水的偏摩尔体积化学势已经是每摩尔水的体积变化引起的水的化学势的改变量(其他条件不变时),如果在“偏”字前面再加一个“每”字会引起混

乱,相当于说“每摩尔体积”。这样的表述不妥。

植物的水分生理涉及到化学和物理的一些基本原理和概念,学生的反馈意见认为这一章有一定难度,可能需要教师更多的指导。以上是作者对于王小菁教授主编的《植物生理学》(第8版)教材在使用中的一些反馈意见和中国大学慕课网听众的一些反馈意见的看法供参考和讨论,不当或错误之处欢迎批评指正。最后,本文作者感谢通过各种渠道对教材和慕课提出反馈意见的同行和同学们。

参考文献(References)

- Bhatla SC, Lal MA (2018). *Plant Physiology, Development and Metabolism*. Singapore: Springer, 4–7
- Bowden FP, Throssell WR (1951). Adsorption of water vapour on solid surfaces. *Proc R Soc Lond A*, 209: 297–308
- Boyer JS (1967). Matric potentials of leaves. *Plant Physiol*, 42: 213–217
- Canny MJ (1995). Apoplastic water and solute movement: new rules for an old space. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 46: 215–236
- Ding GH (1993). Root pressure and the active absorption of water. *Plant Physiol Commun*, 29 (1): 123 (in Chinese) [丁国华(1993). 根压与根系的主动吸水. *植物生理学通讯*, 29 (1): 123]
- Dong ZM (2003). The nature of root pressure. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 23 (7): 1098–1104 (in Chinese with English abstract) [董忠民(2003). 根压的本质. *西北植物学报*, 23 (7): 1098–1104]
- Frensch J, Hsiao TC, Steudle E (1996). Water and solute transport along developing maize root. *Planta*, 198 (3): 348–355
- Fritz M, Ehwald R (2011). Mannitol permeation and radial flow of water in maize roots. *New Phytol*, 189 (1): 210–217
- Hanson PJ, Sucoff EI, Markhart AH (1985). Quantifying apoplastic flux through red pine root systems using trisodium, 3-hydroxy-5,8,10-pyrenetrisulfonate. *Plant Physiol*, 77 (1): 21–24
- Henderson MA (2002). The interaction of water with solid surfaces: fundamental aspects revisited. *ChemInform*, 33 (47): 228
- Henzler T, Ye Q, Steudle E (2004). Oxidative gating of water channels (aquaporins) in *Chara* by hydroxyl radicals. *Plant Cell Environ*, 27 (9): 1184–1195
- Hopkins WG, Hüner NPA (2008). *Introduction to Plant Physiology*. 4th ed. New York: John Wiley & Sons Inc, 3–17

- Knipfer T, Fricke W (2010). Root pressure and a solute reflection coefficient close to unity exclude a purely apoplastic pathway of radial water transport in barley (*Hordeum vulgare*). *New Phytol*, 187 (1): 159–170
- Koch GW, Sillett SC, Jennings GM, et al (2004). The limits to tree height. *Nature*, 428 (6985): 851–854
- Meng QW, Gao HY (2017). *Plant Physiology*. 2nd ed. Beijing: China Agriculture Press, 12 (in Chinese) [孟庆伟, 高辉远(2017). 植物生理学. 第2版. 北京: 中国农业出版社, 12]
- Nobel PS (1999). *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. 2nd ed. San Diego, CA: Academic Press, 474
- North GB, Nobel PS (1996). Radial hydraulic conductivity of individual root tissues of *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller as soil moisture varies. *Ann Bot*, 77 (2): 133–142
- Öpik H, Rolfe SA (2005). *The Physiology of Flowering Plants*. 4th ed. Cambridge: Cambridge University Press, 61–66
- Ou XQ, Ren XJ, Yang GT (2005). Analysis of nutrient components in stem tips of sweet potato and common vegetables. *J Southwest Agric Univ (Nat Sci)*, 27 (5): 630–633 (in Chinese with English abstract) [欧行奇, 任秀娟, 杨国堂(2005). 甘薯茎尖与常见蔬菜的营养成分分析. 西南大学学报(自然科学版), 27 (5): 630–633]
- Pan RC (2012). *Plant Physiology*. 7th ed. Beijing: Higher Education Press, 9–31 (in Chinese) [潘瑞炽(2012). 植物生理学. 第7版. 北京: 高等教育出版社, 9–31]
- Passioura JB (1980). The meaning of matric potential. *J Exp Bot*, 31 (4): 1161–1169
- Rupley JA, Gratton E, Careri G (1983). Water and globular proteins. *Trends Biochem Sci*, 8 (1): 18–22
- Sinha RK (2004). Absorption and translocation of water. In: *Modern Plant Physiology*. Pangbourne: Alpha Science international Ltd, 55–63
- Song ZW (1992). Two problems in plant physiology teaching. *Plant Physiol Commun*, (6): 455–456 (in Chinese) [宋占午(1992). 植物水分生理教学中的两个问题. 植物生理学通讯, (6): 455–456]
- Steudle E, Murrmann M, Peterson CA (1993). Transport of water and solutes across maize roots modified by puncturing the endodermis (further evidence for the composite transport model of the root). *Plant Physiol*, 103 (2): 335–349
- Steudle E (1994). Water transport across roots. *Plant Soil*, 167: 79–90
- Steudle E, Frensch J (1996). Water transport in plants: role of the apoplast. *Plant Soil*, 187: 67–79
- Sun GY (2016). *Plant Physiology*. Beijing: China Forestry Press (in Chinese) [孙广玉(2016). 植物生理学. 北京: 中国林业出版社]
- Taiz L, Zeiger E, Møller IM, et al (2014). *Plant Physiology and Development*. 6th ed. Oxford: Oxford University Press, 83–118
- Taiz L, Zeiger E, Møller IM, et al (2015). *Plant Physiology and Development*. 6th ed. [2020-05-13]. <http://6e.plantphys.net/topic03.07.html>
- Tyree MT (2003). Matric potential. In: Stewart BA, Howell T (eds). *Encyclopedia of Water Science*. Boca Raton, Florida: CRC Press, 615–617
- Varney GT, McCully ME, Canny MJ (1993). Sites of entry of water into the symplast of maize roots. *New Phytol*, 125: 733–741
- Vertucci CW, Leopold AC (1983). Dynamics of imbibition by soybean embryos. *Plant Physiol*, 72 (1): 190–193
- Vertucci CW, Leopold AC (1984). Bound water in soybean seed and its relation to respiration and imbibitional damage. *Plant Physiol*, 75 (1): 114–117
- Wang XJ (2019). *Plant Physiology*. 8th ed. Beijing: Higher Education Press, 10–32 (in Chinese) [王小菁(2019). 植物生理学. 第8版. 北京: 高等教育出版社, 10–32]
- Weatherley PE (1970). Some aspects of water relations. *Adv Bot Res*, 3: 171–206
- Wiebe HH (1966). Matric potential of several plant tissues and biocolloids. *Plant Physiol*, 41 (9): 1439–1442
- Wu WH (2018). *Plant Physiology*. 3rd ed. Beijing: Science Press, 36–61 (in Chinese) [武维华(2018). 植物生理学. 第3版. 北京: 科学出版社, 36–61]
- Zheng CX (2013). *Plant Physiology*. 3rd ed. Beijing: China Forestry Press (in Chinese) [郑彩霞(2013). 植物生理学. 第3版. 北京: 中国林业出版社]
- Zhu JJ (2019). On the revision of chapter one in 8th edition of textbook “Plant Physiology” edited by PAN Rui-Chi. *Plant Physiol J*, 55 (3): 247–254 (in Chinese with English abstract) [朱建军(2019). 原潘瑞炽《植物生理学》教材新版(第8版)第一章的改写说明. 植物生理学报, 55 (3): 247–254]

Theoretical analysis on several controversial issues in plant water relations

ZHU Jianjun¹, ZHANG Juan^{2,*}

¹*School of Life Sciences, Ludong University, Yantai, Shandong 264025, China*

²*School of Agriculture, Ludong University, Yantai, Shandong 264025, China*

Abstract: Several controversial issues arisen from the feedbacks of the users of the textbook *Plant Physiology* (8th Ed) by Prof. Wang Xiaojing and of the MOOC audience were analysed and discussed. The main points included the features of matric potentials in plant cells and the shielding of matric potentials by bulk solutions, as well as the reasons why cell activity was low in cells lacking bulk water, together with the reasons why the water potential in young cells without vacuoles should not include the matric item. The analysis also included the dilemma why cells having higher gravitational potential will lack water with a tentative explanation. In response to feedbacks, the misconceptions “root pressure is the driving force of water absorption” and “active water absorption” were disproved. In addition, the reasons why radial apoplastic water transport in root was insignificant were deduced.

Key words: matric potential; bulk water; driving force for root water absorption; active water absorption; apoplastic pathway

Received 2020-04-07 Accepted 2020-06-17

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31870376, 31371540).

*Corresponding author (juanzh74@ldu.edu.cn).