

# 水曲柳幼苗根系在不同浓度 $\text{NH}_4\text{NO}_3$ 溶液中水流导度的变化

孙海龙<sup>1</sup> 吴 楚<sup>1,2</sup> 徐文静<sup>1</sup> 王政权<sup>1\*</sup>

(1 东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040) (2 长江大学园艺园林学院, 湖北荆州 434025)

**摘 要** 水分吸收过程是根系重要的生理过程。水孔蛋白在根系水分径向运输中起着重要的作用, 根系水流导度 ( $L_p$ ) 的测定是研究水孔蛋白的重要途径。该研究采用压力流的方法, 对相同生长条件下的水曲柳 (*Fraxinus mandshurica*) 幼苗根系进行研究, 测定了根系在去离子水和不同浓度  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  溶液中的  $L_p$ 。结果表明: 未经处理的水曲柳幼苗根系,  $L_p$  随  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  浓度的增加而上升, 而且  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  溶液中的  $L_p$  比去离子水中的  $L_p$  平均高 77%; 经  $\text{HgCl}_2$  处理后, 水曲柳幼苗根系的  $L_p$  仍然随  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  浓度的增加而增大, 但是根系  $L_p$  在去离子水下下降了 22%, 而在  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  溶液中下降了 68%, 与以前的研究相比发现, 经  $\text{HgCl}_2$  处理后, 以营养液为吸水基质的根系  $L_p$  的降低值普遍高于以去离子水为基质的试验。因此, 基质中养分离子的存在对根系中水孔蛋白活性产生了重要的影响, 进而影响根系水分的吸收过程。

**关键词** 根系 水流导度 水孔蛋白 水曲柳

## VARIATIONS OF ROOT HYDRAULIC CONDUCTANCE OF MANCHURIAN ASH SEEDLINGS IN DIFFERENT CONCENTRATIONS OF $\text{NH}_4\text{NO}_3$ SOLUTIONS

SUN Hai-Long<sup>1</sup> WU Chu<sup>1,2</sup> XU Wen-Jing<sup>1</sup> and WANG Zheng-Quan<sup>1\*</sup>

(1 School of Forestry, Northeast Forest University, Harbin 150040, China)

(2 Horticulture Department, Yangtze University, Jingzhou, Hubei 434025, China)

**Abstract** Roots absorb water from the soil and play an essential role in their water balance. In wet soil, the root system is the primary limitation for plant water uptake and can contribute up to approximately 50% of the overall hydraulic resistance of the plant. The root hydraulic conductance ( $L_p$ ) based on the root surface area has a major influence on the shoot water status, plant growth and development. Recent studies show that radial water transport is an important determinant of root  $L_p$ , because aquaporins in the protoplasm and vacuole membranes play a key role in the radial water transport of plant roots, i.e., higher activity of aquaporins favors higher water transport, and  $L_p$  is an effective index in determining the relationship between aquaporins and water transport. However, most studies on  $L_p$  have used the same uptake solution, (e.g., deionized water), and variation of  $L_p$  in solutions of different substances has been ignored. The objectives of this study were to 1) compare differences in  $L_p$  in deionized water and various concentrations of  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  solutions, and 2) examine changes of  $L_p$  when treated with deionized water and  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  solutions after  $\text{HgCl}_2$  treatment to inhibit aquaporins.

The experiment was conducted in May 2002. Manchurian Ash (*Fraxinus mandshurica*) seedlings were grown for 40–45 d on a bench in a greenhouse at the Northeast Forestry University. Greenhouse temperatures were approximately 25 °C day maximum and 18 °C night minimum, and average photosynthetic photon flux was 500–800  $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  during this period. Roots were placed in treatments of deionized water and  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  solutions with concentrations of 16, 8, 4, and 1  $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  for 15 min and  $L_p$  measured by the pressure-flux approach. Roots were treated with  $\text{HgCl}_2$  (50  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ) and then again placed in the different treatment solutions and  $L_p$  measured.

The results showed that the  $L_p$  of roots in deionized water was 22% higher than when treated with  $\text{HgCl}_2$  and 16% higher than both  $\text{HgCl}_2$ -treated and mercaptoethanol-treated plants. In  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  solutions of various

concentrations,  $L_p$  increased with increasing concentrations of  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ , and the maximum  $L_p$  occurred at  $8 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NH}_4\text{NO}_3$ . The average  $L_p$  in  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  solutions was 77% higher than in deionized water. After  $\text{HgCl}_2$  treatment,  $L_p$  still increased from lower to higher  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  concentrations but was reduced by 68%, which was three folds higher than the 22% reduction in  $\text{HgCl}_2$ -treated roots in deionized water. In contrast to other studies, the percent  $L_p$  reduction in nutrient solutions was higher than in deionized water after  $\text{HgCl}_2$  treatment.

These results suggest that aquaporins are very important in regulating water movement in the roots of Manchurian ash, and nutrient ions can have a significant effect on the activity of aquaporins. In plants not treated by  $\text{HgCl}_2$ , nutrient ions can stimulate aquaporins and increase their activity. After aquaporins were inhibited by the  $\text{HgCl}_2$  treatment, the  $L_p$  of roots in different solutions decreased significantly and inhibition of  $\text{HgCl}_2$  increased with ion solution concentrations. Our results indicate that there are  $\text{HgCl}_2$ -sensitive aquaporins and ion channels in the protoplasm and vacuole membranes of the roots. However, these need to be experimentally tested in the future.

**Key words** Root system, Root hydraulic conductance, Aquaporins, *Fraxinus mandshurica*

在高等植物中,根系是吸收水分的主要器官,在植物的水分平衡上起着重要的作用(梁银丽和陈培元,1996)。但是在土壤水分充足的情况下,根系本身也成为植物水分吸收的一个重要限制因子(Steudle & Peterson, 1998),约占植物总水流阻力的 50% 左右(Martre *et al.*, 2001a)。因此,基于根表面积的水流导度(Hydraulic conductance, 简称  $L_p$ )就成为反映植物地上部分水分状况和植物生长、发育的一个重要参数(Frensch, 1997; 康绍忠等,1999)。已有研究表明,根系的  $L_p$  主要受根系内水分径向运输的影响(Frensch, 1997)。

由于根系的外皮层和内皮层中存在凯氏带(Casparian band)及栓质层(Suberin lamellae)(Steudle, 2000),阻断了质外体途径,导致径向运输受到极大的阻力(North & Nobel, 1996),使细胞-细胞途径在水分径向运输中变得更为重要。但是,在该途径中,细胞膜对水分运输又构成一个非常大的障碍,幸而细胞膜和液泡膜上水孔蛋白(Aquaporins)的存在,极大地促进了水分的径向运输(Kaldenhoff *et al.*, 1998)。Ye 和 Verkman(1989)首先实验证实  $\text{HgCl}_2$  能有效地抑制大部分水孔蛋白的活性,随后  $\text{HgCl}_2$  被广泛地用于检测水孔蛋白在根系水分吸收中的作用(Eckert *et al.*, 1999; Javot & Maurel, 2002)。以往的研究一般以营养液作为实验中根系的吸水基质,如在白杨(*Populus tremuloides*)(Wan & Zwiazek, 1999)、番茄(*Lycopersicon esculentum*)(Maggio & Joly, 1995)、辣椒(*Capsicum annuum*)(Carvajal *et al.*, 1999)等,也有以去离子水作为根系的吸水基质,如仙人掌(*Opuntia acanthocarpa*)(Martre *et al.*, 2001b)和玉米(*Zea mays*)(慕自新等,2003)。但是,这些研究均没有考虑不同的基质对水孔蛋白活性以及水分吸收效率的影响。基质中养分离子的不同能导致  $L_p$  产生较大

的差异,如  $\text{Na}^+$  能抑制  $L_p$  (Carvajal *et al.*, 1999),长期的 N 胁迫也会显著降低根系的  $L_p$  (慕自新等, 2003),  $\text{NH}_4^+$  和  $\text{NO}_3^-$  是植物吸收的主要氮素离子,它们必须溶于水才能被植物吸收,与水分吸收的关系十分密切。本文通过水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)幼苗根系不同处理的试验,主要研究:1)不同浓度硝酸铵溶液和去离子水中根系  $L_p$  的差异;2)根系经  $\text{HgCl}_2$  处理后,不同浓度硝酸铵溶液和去离子水中根系  $L_p$  的变化,目的是探讨养分离子与水分吸收的关系和  $\text{HgCl}_2$  在不同基质中对水孔蛋白的抑制作用。

## 1 材料和方法

### 1.1 植物材料与培养

低温层积处理的水曲柳种子经过消毒后于 2002 年 4 月播种在温室内的种植床上,培养介质为 1:1 的石英砂和土壤混合物,温室温度在  $18 \sim 25^\circ\text{C}$  之间,湿度 40% ~ 70%,光量子密度  $500 \sim 800 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。每天浇水 1 次以保证水分供应,待水曲柳幼苗生长 40 d 时(苗高 20 cm 左右),将幼苗根系和培养介质一起从种植床上取出,放在清水里浸泡,然后用较缓的水流冲洗干净,选取根系生长良好、颜色鲜白、根尖完整的幼苗作为试验材料。

### 1.2 根系 $L_p$ 测定

按 Martre 等(2001b)的方法用压力室(兰州大学, ZLZ-5 型)测定根系  $L_p$ 。用锋利的刀片在去离子水中切去幼苗的地上部分,将根的基部透过压力室胶塞的小孔插入一段约 20 mm 长的塑料管的一端,用线绳缠紧固定(不伤害根组织)并用凡士林密封接口处,塑料管的另一端用线绳固定于一段玻璃毛细管(内径约 0.5 mm)上,其中充入少量去离子水用于

监测流量。如果根组织有损坏,用凡士林密封破损处。最后把根放入压力室钢筒内盛满蒸馏水或各种溶液的烧杯中。

根系的水分流动用压力室产生的根系内外压力差诱导(Maggio & Joly, 1995)。通过监测玻璃毛细管中弯月面移动一定距离(2.40 cm)的时间来计算根内的水分流动速度( $Q_v$ ,  $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ ),进一步计算根系的单位根表面积的水分流动速度( $J_v$ ,  $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ )。首先缓慢升压至 0.25 MPa,待水流速度稳定后记录水流时间(重复 6 次以防止有假象产生),然后继续缓慢升压至 0.35、0.5 和 0.75 MPa,分别记录水流在各个压力下的水分流动时间,计算出  $Q_v$  和  $J_v$  后,用  $J_v$  和所加压力做标准曲线图,线性回归后的斜率即为根系水流导度( $L_p$ )。

将水曲柳幼苗的根系从压力室钢筒中取出,剪下浸入水中的部分,然后在水中将根系上的侧根分别剪下,放于湿润滤纸上,以防止水分散失而使根收缩。因为根系幼嫩,长势均匀,所以根系表面积按近似圆梭形计算。用直尺分别测量根的长度  $L$ (精确到 0.1 mm),再用游标卡尺分别测量每条根的上下两端直径  $D_1$ 、 $D_2$ (精确到 0.01 mm)。利用  $S = \pi \cdot L \cdot (D_1 + D_2)/2$  计算每条根的表面积  $S$ 。最后,将各条根的表面积相加即为水曲柳幼苗根系的表面积。

1.3 HgCl<sub>2</sub> 对  $L_p$  的影响

按 Martre 等(2001b)的方法,取 6 株大小均匀的水曲柳幼苗按上述方法分别测定它们在去离子水中的  $L_p$  之后,缓慢降低压力至零,将压力室钢桶打开取出其中的根系,把钢桶内装有去离子水的烧杯取出换上装有  $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  HgCl<sub>2</sub> 溶液的烧杯。在 0.35 MPa 压强下,将水曲柳幼苗的根系处理 15 min,然后在将压力室钢桶打开换上装有去离子水的烧杯,同上计算水曲柳幼苗根系经 HgCl<sub>2</sub> 溶液处理后的  $L_p$ ;再将根系从压力室钢筒内取出,并用蒸馏水冲洗根系表面的 HgCl<sub>2</sub> 残留溶液,在 0.35 MPa 下把根系放入  $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\beta$ -巯基乙醇溶液中处理 15 min,然后测定并计算水曲柳幼苗根系经  $\beta$ -巯基乙醇溶液处理后在去离子水中的  $L_p$ 。

1.4 不同浓度 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> 溶液中  $L_p$  的变化

取 12 株大小均匀的水曲柳幼苗,按上述方法在 0.35 MPa 压强下,将 3 株水曲柳幼苗根系在  $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> 溶液中处理 15 min 后,测定根系在 0.25、0.35、0.5 和 0.75 MPa 压强下的水分流动时间,计算  $L_p$ ,然后在 0.35 MPa 压强下,用  $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  HgCl<sub>2</sub> 处理 15 min,再测定它们在  $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$

NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> 溶液中的  $L_p$ 。将其余 9 株水曲柳幼苗分为 3 组,分别测定各组根系在 4、8 和  $16 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> 溶液中的  $L_p$  以及 HgCl<sub>2</sub> 处理后它们在各浓度 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> 溶液中的  $L_p$ 。

2 研究结果

2.1 HgCl<sub>2</sub> 溶液对  $L_p$  的影响

在同样的压强条件下,水曲柳幼苗根系在经过  $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  HgCl<sub>2</sub> 溶液和  $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\beta$ -巯基乙醇溶液处理后,与对照相比,水分流动速度  $J_v$  不同,导致根系  $L_p$  具有较大的差别(图 1)。在去离子水中(对照), $L_p$  值最大( $18.845 \times 10^{-8} \text{ m} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ ,图 1a),经  $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  HgCl<sub>2</sub> 溶液处理后, $L_p$  下降了 22% ( $14.698 \times 10^{-8} \text{ m} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ ,图 1b),表明水孔

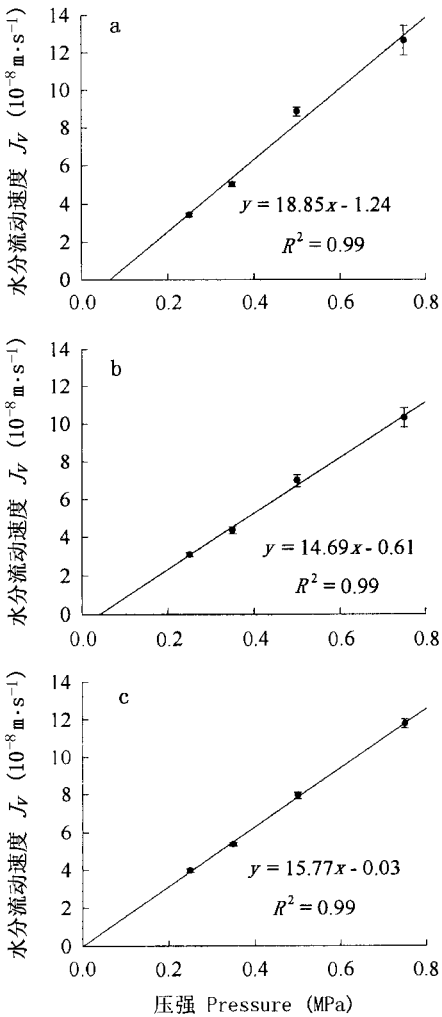


图 1 水曲柳幼苗根系在去离子水中的  $L_p$   
Fig.1  $L_p$  of seedling roots under deionized water  
a: 对照 Control b:  $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  HgCl<sub>2</sub> 处理  $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  HgCl<sub>2</sub> treatment c:  $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  HgCl<sub>2</sub> +  $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\beta$ -巯基乙醇处理  $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  HgCl<sub>2</sub> +  $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\beta$ -mercaptoethanol treatment

蛋白活性受到  $\text{HgCl}_2$  抑制。但是,被  $50\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{HgCl}_2$  溶液处理后的根系经  $10\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\beta$ -巯基乙醇溶液再处理,根系的  $L_p$ 恢复了 6%(达到  $15.768\times 10^{-8}\ \text{m}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$ ,图 1c)。从以上可以看出, $\text{HgCl}_2$  的抑制作用明显,而  $\beta$ -巯基乙醇的恢复作用较弱。由  $L_p$  对  $\text{HgCl}_2$  的敏感性以及  $\beta$ -巯基乙醇对  $L_p$  抑制剂  $\text{HgCl}_2$  的逆转作用,可见水孔蛋白在水曲柳幼苗根系吸收水分的过程中起到重要的作用。

2.2 不同浓度  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  溶液中  $L_p$  的变化

水曲柳幼苗根系在不同浓度(2、4、8 和  $16\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )的  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  溶液中,  $J_v$  也具有一定的差别(图 2)。  $L_p$  随着溶液浓度(从 2 ~  $16\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )的增加而呈上升的趋势( $L_p$  从  $33.81\times 10^{-8}\sim 34.11\times 10^{-8}\ \text{m}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$ ),在浓度为  $8\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,  $L_p$  达到最大值( $34.149\times 10^{-8}\ \text{m}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$ ,图 2c),与水曲柳幼苗根系在去离子水中的  $L_p$ ( $18.845\times 10^{-8}\ \text{m}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$ ,图 1a)相比,增加了 81%。 $\text{NH}_4\text{NO}_3$  溶液中根系  $L_p$  值平均比去离子水中的  $L_p$  值高出 77%左右,说明  $\text{NH}_4^+$  和  $\text{NO}_3^-$  离子可提高水孔蛋白的活性,同

时也说明较高离子浓度条件下,可以促进水分的吸收和运输。

经过  $50\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{HgCl}_2$  处理后,将水曲柳幼苗根系放入不同浓度(2、4、8 和  $16\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )的  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  溶液中,  $L_p$  值也随  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  浓度的增加而增大(图 3),其中浓度为  $4\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,  $L_p$  值最大( $13.574\times 10^{-8}\ \text{m}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$ )。与不同  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  溶液中(图 2)未经  $\text{HgCl}_2$  溶液处理的水曲柳幼苗根系的  $L_p$ (平均为  $33.33\times 10^{-8}\ \text{m}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$ )相比,其  $L_p$  值(平均为  $10.78\times 10^{-8}\ \text{m}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$ )显著降低了 68%。方差分析显示,两种处理对  $L_p$  具有显著影响( $p<0.001$ )。与去离子水(对照)相比(图 1a),平均降低了 43%,而与  $50\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{HgCl}_2$  溶液处理相比(图 1b)  $L_p$  值平均降低了 27%。这些结果表明,在  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  溶液和去离子水两种基质中,  $\text{HgCl}_2$  对水孔蛋白活性的抑制作用具有明显的差异,在  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  溶液中  $\text{HgCl}_2$  对水孔蛋白活性的抑制显著增强。

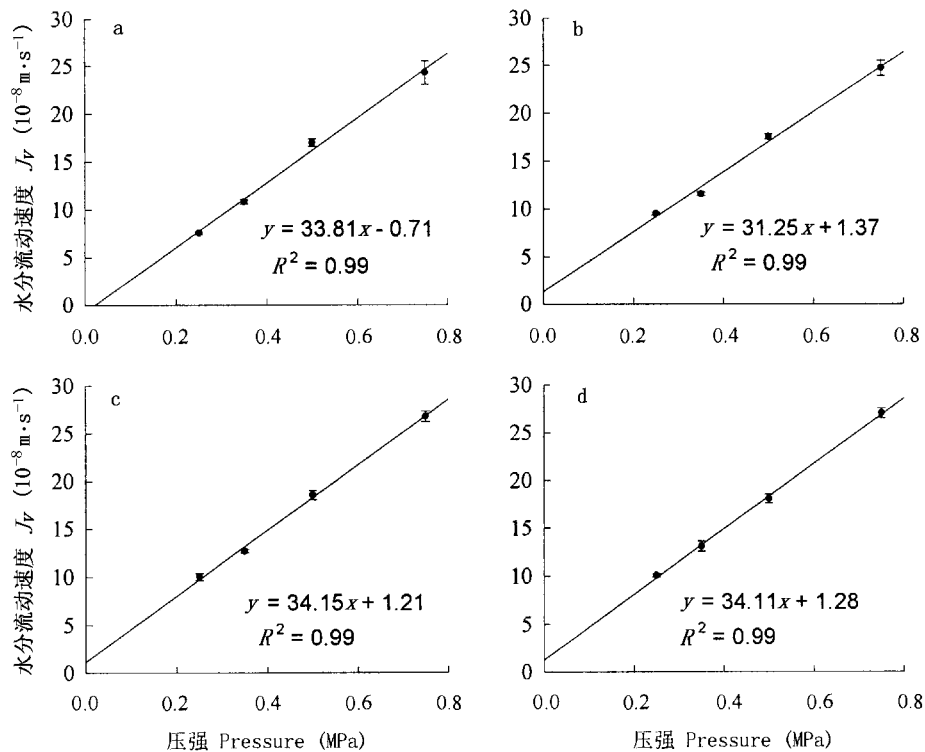


图 2 水曲柳幼苗根系在不同浓度  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  溶液中的  $L_p$   
Fig.2  $L_p$  of seedling roots under  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  solution with different concentrations  
a:  $2\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  b:  $4\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  c:  $8\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  d:  $16\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$

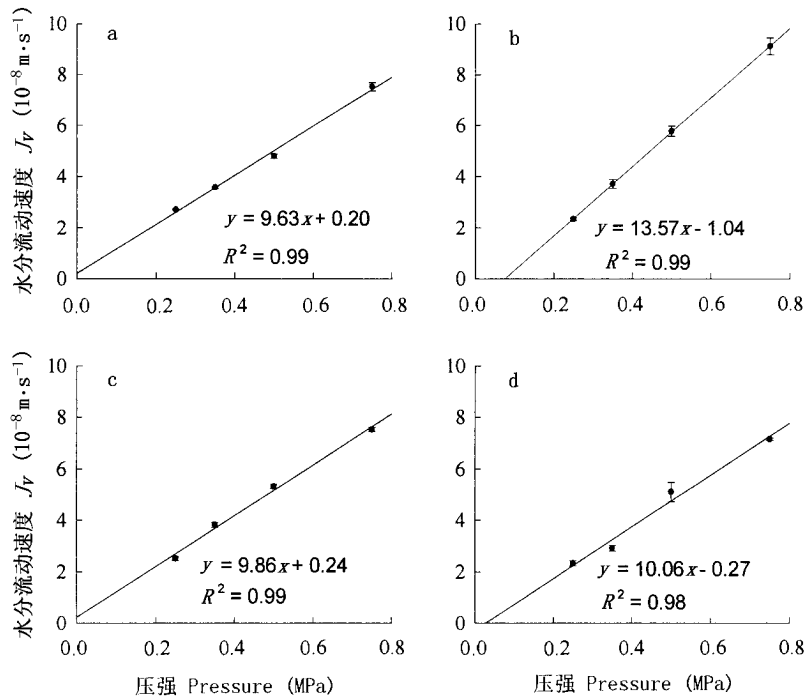


图3 水曲柳幼苗根系经过  $\text{HgCl}_2$  处理后在不同浓度  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  溶液中的  $L_p$   
Fig.3  $L_p$  of seedling roots under  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  solution with different concentrations after  $\text{HgCl}_2$  treatment  
a、b、c、d: 见图2 See Fig. 2

3 讨 论

3.1  $\text{NH}_4^+$ 、 $\text{NO}_3^-$  离子对根系  $L_p$  的影响

植物根系的  $L_p$  受多种因素的影响,在蒸腾需求、土壤水势及土壤温度一定的条件下,根系的  $L_p$  主要受植物体内外环境中营养状况的制约(Steudle, 2000; Clarkson *et al.*, 2000)。已有研究证实: N、P 等营养的亏缺都引起了植物单根和整株根系水导度降低,如与营养供应充足的玉米幼苗相比,受氮胁迫的幼苗根系的  $L_p$  降低了 80%(Hoarau *et al.*, 1996)、47%(慕自新等, 2003)和 63%(李秧秧等, 2002),磷胁迫的下降了 28%(慕自新等, 2003)。但是,这些研究都是采用营养胁迫的方式,即长期营养缺乏对植物  $L_p$  影响的结果。本研究发现正常生长的水曲柳幼苗根系在  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  溶液中的  $L_p$  比去离子水中的  $L_p$  平均高 77%,说明营养元素对根系  $L_p$  的影响不仅与植物的营养水平有关,还与溶液中离子浓度有关。但是两者的作用是完全不同的,前者试验根系是在不同 N、P 胁迫处理后根系  $L_p$  在同一种吸水基质中的差异。主要原因在于营养离子对水孔蛋白的影响不同。其生理学原理是, P 主要通过两类调节机制在起作用,一是通过翻译后的磷酸化与去磷酸

化修饰作用而影响水通道蛋白的活性,二是改变单位根质膜面积上的转运蛋白的含量;而 N 则可能主要通过后一种调节机制在起作用(Hoarau *et al.*, 1986)。而本研究为同一养分水平处理条件下,不同吸水基质(去离子水,  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  溶液)引起的根系  $L_p$  的差异。这可能与营养离子对水孔蛋白活性的刺激作用、或离子通道的存在有关(Isabel *et al.*, 2002)。另外有研究(Wang *et al.*, 2001)表明,水孔蛋白基因受  $\text{NO}_3^-$  的正调控,在硝态氮处理 48 h 后,  $\text{NO}_3^-$  吸收和同化基因表达降低,同时  $\text{NO}_3^-$  吸收导致的共质体溶液浓度上升,进而引起水分吸收的增加。

3.2  $\text{HgCl}_2$  对不同溶液中根系  $L_p$  的影响

$\text{HgCl}_2$  是研究水孔蛋白与植物水分吸收和运输关系的重要工具(Eckert *et al.*, 1999; Javot & Maurel, 2002),主要是  $\text{Hg}^{2+}$  与水孔蛋白上暴露的 Cys 残基反应生成巯基汞阻碍了水分的运输(Murata *et al.*, 2000)。但是  $\text{Hg}^{2+}$  还可以和所有暴露 Cys 残基的蛋白质进行反应,因此,  $\text{HgCl}_2$  的作用是非特异性的(Unspecific),并且可能引起毒性反应,如 Zhang 和 Tyerman (1999)在小麦根系中的试验。但是,还原剂可以逆转  $\text{Hg}^{2+}$  对水孔蛋白的抑制作用。如,二硫苏糖醇或  $\beta$ -巯基乙醇( $2 \sim 50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ )能全部

表 1 经  $\text{HgCl}_2$  溶液处理后,不同植物在去离子水和营养液基质中  $L_p$  的下降值  
Table 1 Reductive percent of  $L_p$  in different species under deionized water and nutrition solutions after treatment of  $\text{HgCl}_2$

植物种类 Plant species	基质溶液 Substance solution	$L_p$ 降低比率 Reduction of $L_p$	资料来源 References
白杨 <i>Populus tremuloides</i>	1.5 倍浓度的 Hoagland 营养液 One and a half strength Hoagland solution	47%	Wan & Zwiazek, 1999
番茄 <i>Lycopersicon esculentum</i>	浓度减半的 Hoagland 营养液 Half-strength Hoagland solution	57%	Maggio & Joly, 1995
辣椒 <i>Capsicum annuum</i>	完全调整的 Hoagland 营养液 Complete modified Hoagland's nutrient solution	66%	Carvajal <i>et al.</i> , 1999
甜瓜 <i>Cucumis melo</i>	调整后浓度减半的 Hoagland 营养液 Half-strength modified Hoaland's nutrient solution	80%	Carvajal <i>et al.</i> , 2000
甜菜 <i>Beta vulgaris</i>	根渗出液 Root sap solution	80%	Amodeo <i>et al.</i> , 1999
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	硝酸铵溶液 $\text{NH}_4\text{NO}_3$ solution	68%	This study
玉米 <i>Zea mays</i>	去离子水 Distilled water	53%	慕自新等, 2003
仙人掌 <i>Opuntia acanthocarpa</i>	去离子水 Distilled water	32%	Martre <i>et al.</i> , 2001b
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	去离子水 Distilled water	22%	This study

(Carvajal *et al.*, 1996; Wan & Zwiazek, 1999; Barrowclough *et al.*, 2000; Martre *et al.*, 2001b), 或部分 (Zhang & Tyerman, 1999; Morillon & Lassalles, 1999) 逆转  $\text{Hg}^{2+}$  对根系  $L_p$  的影响。因此, 二硫苏糖醇或  $\beta$ -巯基乙醇可以作为一种指示剂, 用以估计汞对根中水分运输有效性的作用。

$\text{HgCl}_2$  对根系  $L_p$  的影响也与植物的营养水平有关。在营养亏缺条件下, 根系  $L_p$  受  $\text{HgCl}_2$  的影响较低, 如 Carvajal 等(1996)对小麦的研究。这可能与营养亏缺使原生质膜上水通道的活性或密度降低有关 (Zhang & Tyerman, 1999; 慕自新等, 2003)。本试验结果表明, 经  $\text{HgCl}_2$  处理后, 水曲柳幼苗根系的  $L_p$  在 4 种浓度的  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  溶液中平均下降了 68%(表 1), 这个值同以营养液为基质的试验, 如白杨(Wan & Zwiazek, 1999)、番茄(Maggio & Joly, 1995)、辣椒(Carvajal *et al.*, 1999)、甜瓜(Carvajal *et al.*, 2000)和甜菜(Amodeo *et al.*, 1999)根系  $L_p$  的下降幅度相似(表 1)。而经  $\text{HgCl}_2$  处理后, 与对照(去离子水)相比水曲柳幼苗根系的  $L_p$  仅降低了 22%(表 1), 与去离子水为基质的仙人掌(Martre *et al.*, 2001b)和玉米(慕自新等, 2003)根系的  $L_p$  下降幅度相比差异较大, 这可能与不同植物种类根系输导组织结构有关。

大量试验表明,  $\beta$ -巯基乙醇能完全逆转  $\text{Hg}^{2+}$  对根系  $L_p$  的影响, 如白杨(Wan & Zwiazek, 1999)、仙人掌(Barrowclough *et al.*, 2000)、洋葱(Barrowclough

*et al.*, 2000)等, 但对小麦根系  $L_p$  (Zhang & Tyerman, 1999)仅能部分恢复。这可能与还原剂浓度、还原剂处理时间的长短有关, 如小麦(Zhang & Tyerman, 1999)、洋葱和油菜(Morillon & lassalles, 1999)的研究中,  $\beta$ -巯基乙醇浓度均较低( $5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )。如果  $\beta$ -巯基乙醇浓度较高或处理时间较长, 置换水孔蛋白上  $\text{Hg}^{2+}$  的量就越多, 还原剂的逆转作用也就越强。水曲柳幼苗根系水孔蛋白受  $\text{Hg}^{2+}$  抑制后, 经过还原剂( $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  的  $\beta$ -巯基乙醇)处理,  $L_p$  恢复了 6%, 还有 16%的  $L_p$  没有恢复。由于本试验采用的  $\text{HgCl}_2$  浓度为  $50\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ , 与其它试验相比浓度较低, 因此,  $\text{HgCl}_2$  对代谢的毒害作用可以忽略。

无论  $\text{HgCl}_2$  的抑制作用, 还是  $\beta$ -巯基乙醇的恢复作用, 我们的试验结果显示: 在不同吸水基质中,  $\text{HgCl}_2$  处理后根系  $L_p$  的下降幅度差异明显。在营养离子存在条件下,  $\text{HgCl}_2$  对  $L_p$  的抑制作用明显增强, 表明根系中可能不仅存在对  $\text{Hg}^{2+}$  敏感的水孔蛋白, 还可能存在对  $\text{Hg}^{2+}$  敏感的离子通道参与了对水分的运输(Isabel *et al.*, 2002), 这需要通过试验进一步证实。

参 考 文 献

Amodeo G, Dorr R, Vallejo A, Sutka M, Parisi M (1999). Radial and axial water transport in the sugar beet storage root. *Journal of Experimental Botany*, 50, 509–516.

- Barrowclough DE, Peterson CA, Steudle E (2000). Radial hydraulic conductivity along developing onion roots. *Journal of Experimental Botany*, 51, 547 – 557.
- Carvajal M, Cerda A, Martinez V (2000). Does calcium ameliorate the negative effect of NaCl on melon root water transport by regulating aquaporin activity? *New Phytologist*, 145, 439 – 447.
- Carvajal MD, Cooke T, Clarkson DT (1996). Responses of wheat plants to nutrient deprivation may involve the regulation of water-channel function. *Planta*, 199, 372 – 381.
- Carvajal M, Martinez V, Alcaraz CF (1999). Physiological function of water channels as affected by salinity in roots of paprika pepper. *Physiologia Plantarum*, 105, 95 – 101.
- Clarkson DT, Carvajal M, Henzler T, Waterhouse RN, Smyth AJ, Cook DT, Steudle E (2000). Root Hydraulic conductance, diurnal aquaporin expression and the effects of nutrient stress. *Journal of Experimental Botany*, 51, 61 – 70.
- Eckert M, Biela A, Siefritz F, Kaldenhoff R (1999). New aspects of plant aquaporin regulation and specificity. *Journal of Experimental Botany*, 50, 1541 – 1545.
- Fensch J (1997). Primary responses of root and leaf elongation to water deficits in the atmosphere and soil solution. *Journal of Experimental Botany*, 48, 985 – 999.
- Hoarau J, Barthes L, Bousser A, Deléens A, Prioul JL (1996). Effect of nitrate on water transfer across roots of nitrogen pre-starved maize seedlings. *Planta*, 200, 405 – 415.
- Isabel B, Anthony RS, Matthias JA, Alberto M (2002). Plant aquaporins. *Physiologia Plantarum*, 115, 175 – 182.
- Javot H, Maurel C (2001). The role of aquaporins in root water uptake. *Annals of Botany*, 90, 301 – 313.
- Kaldenhoff R, Grote K, Zhu JJ, Zimmermann U (1998). Significance of plasmalemma aquaporins for water transport in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 14, 121 – 128.
- Kang SZ (康绍忠), Zhang JH (张建华), Liang JS (梁建生) (1999). Combined effects of soil water content and temperature on plant root, hydraulic conductivity. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 23, 211 – 219. (in Chinese with English abstract)
- Li YY (李秧秧), Cao CL (曹翠兰), Shao MA (邵明安) (2002). Effects of nitrogen stress on root radial and axial hydraulic conductivity of corn. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* (植物营养与肥料学报), 8, 192 – 196. (in Chinese with English abstract)
- Liang YL (梁银丽), Chen PY (陈培元) (1996). Adjustment of physiological characters of root systems of wheat by soil moisture, nitrogen and phosphorus. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 20, 255 – 262. (in Chinese with English abstract)
- Maggio A, Joly RJ (1995). Effects of mercuric chloride on the hydraulic conductivity of tomato root systems: evidence for a channel-mediated water pathway. *Plant Physiology*, 109, 331 – 335.
- Martre P, Cochard H, Durand JL (2001a). Hydraulic architecture and water flow in growing grass tillers (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Plant, Cell and Environment*, 24, 65 – 76.
- Martre PG, North B, Nobel PS (2001b). Hydraulic conductance and mercury-sensitive water transport for roots of *Opuntia acanthocarpa* in relation to soil drying and rewetting. *Plant Physiology*, 126, 352 – 362.
- Morillon R, Lassalles JP (1999). Osmotic water permeability of isolated vacuoles. *Planta*, 210, 80 – 84.
- Mu ZX (慕自新), Zhang SQ (张岁岐), Yang XQ (杨晓青), Liang ZS (梁宗锁) (2003). Effect of nitrogen and phosphorus deficiency on maize root hydraulic conductivity. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学学报), 29, 45 – 51. (in Chinese with English abstract)
- Murata K, Mitsuoka K, Hirai T, Walz T, Agre P, Heymann JB, Enge A, Fijiyoshi Y (2000). Structural determinants of water permeation through aquaporin-1. *Nature*, 407, 599 – 605.
- North GB, Nobel PS (1996). Radial hydraulic conductivity of individual root tissues of *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller as soil moisture varies. *Annals of Botany*, 77, 133 – 142.
- Steudle E, Peterson CA (1998). How does water get through roots? *Journal of Experimental Botany*, 49, 775 – 788.
- Steudle E (2000). Water uptake by roots, effects of water deficit. *Journal of Experimental Botany*, 51, 1531 – 1542.
- Wan XC, Zwiazek JJ (1999). Mercuric chloride effects on root water transport in aspen seedlings. *Plant Physiology*, 121, 939 – 946.
- Wang YH, David FG, Leon VK (2001). Nitrate-induced genes in tomato roots array analysis reveals novel genes that may play a role in nitrogen nutrition. *Plant Physiology*, 127, 345 – 359.
- Ye R, Verkman AS (1989). Simultaneous optical measurement of osmotic and diffusional water permeability in cells and liposomes. *Biochemistry*, 28, 824 – 829.
- Zhang WH, Tyerman SD (1999). Effect of low O<sub>2</sub> concentration and azide on hydraulic conductivity and osmotic volume of the cortical cells of wheat roots. *Australian Journal of Plant Physiology*, 18, 603 – 613.