

植物的水分生理

第一节 水在植物生命活动中的作用

第二节 植物细胞对水分的吸收

第三节 植物根系对水分的吸收

第四节 蒸腾作用

第五节 植物体内的水分运输

第六节 合理灌溉的生理基础

陕西安康村民为春灌抢水斗殴 千余民警进乡抗旱



有收无收在于水!

火星上真的有水

2021-09-22 14:31 来源：中国新闻网

高小华 高小华

亿万首次探测其任务天问一号带来一个好消息——火星上真的有水！而且，天问一号将“祝融号”火星车着陆的地方，曾经是一片海洋！

这是记者9月16日从国家航天局探月与航天工程中心了解到的。该院研究员表示，通过对天问一号拍摄的火星祝融号着陆区的研究，科学家在着陆区的祝融号火星石中发现了水矿物，证明了在约30亿年前着陆区存在过大量液态水活动。



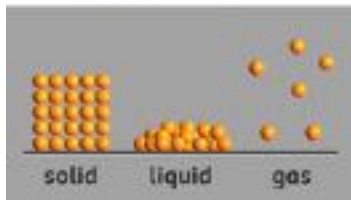
Warming Question: What is water?

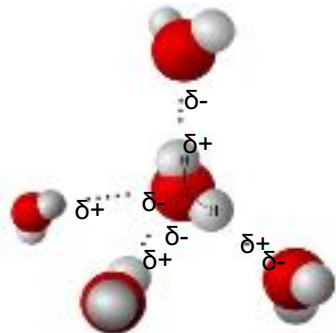
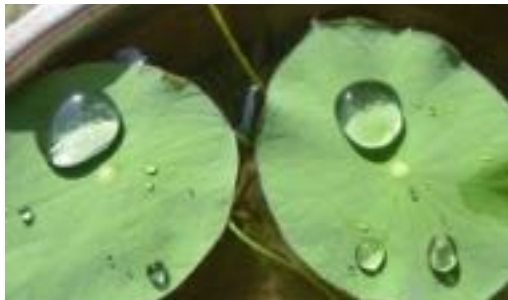
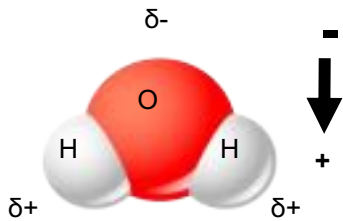
✓ **分子组成: 2H 和 1O**



✓ **水的特殊理化性质:**

- i. 在地球表面，同时存在以汽态、液态和固态。
- ii. 四摄氏度时水的密度最大，低于此温度时，冰漂浮于水面。
- iii. 很多的物质可以溶解在水中，例如海水中的盐和细胞中的蛋白质。
- iv. 水具有高的表面张力。

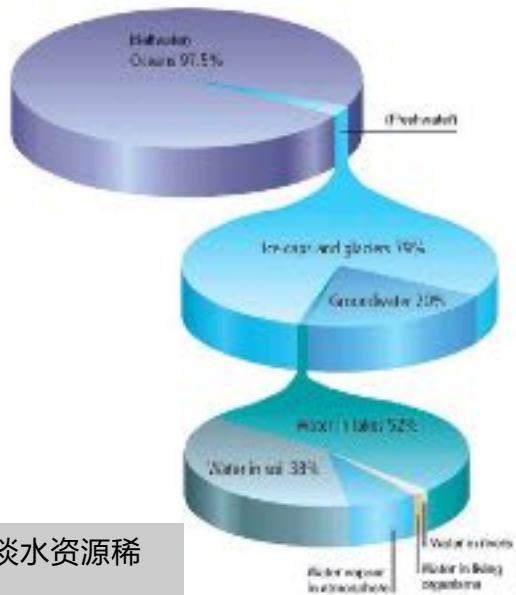




Warming Question: What are the roles of water in life?

- ✓ 细胞的组成成分
- ✓ 众多生化反应的反应物/产物
- ✓ 是众多生化反应的发生的重要支撑媒介
- ✓ 是物质和能量转移运输的中媒介
- ✓ ...





地球表面的71%的面积是水，但是地球表面的淡水资源稀缺，且分布十分不均匀。

一、水在植物生命活动中的生理作用

- 水是原生质的主要组分（80%以上）；
- 水直接参与植物体内重要的代谢过程；
- 水是物质吸收、运输的良好介质；
- 水保持植物的固有姿态：枝叶挺立、萎蔫等均有水的参与；(turgor)
- 细胞的分裂、生长和伸长需要足够的水。

二、水在植物生命活动中的生态作用

➤ 调节植物体温

- 高比热：稳定植物体温
- 高汽化热：降低体温，避免高温危害

➤ 水可调节对植物的生存环境

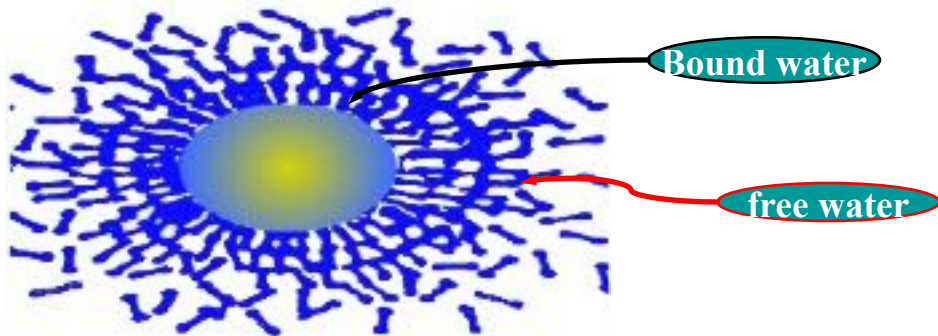
例：早春秧田灌水、盛夏高温灌跑马水。

三、水在植物体中存在状态

➤ **束缚水(bound water)**: 被植物细胞胶体颗粒或渗透物质亲水基团所吸引, 且被紧紧地束缚在其周围, 不能只自由移动的水分。

➤ **自由水(free water)**: 不被胶体颗粒或渗透物质亲水基团所吸引或引力很小, 可以自由移动的水分。

自由水/束缚水是衡量植物代谢强弱和抗性的生理指标之一。



? 休眠种子、越冬植物、干旱或盐渍胁迫下，自由水/束缚水比值变化。

? 代谢强弱与自由水/束缚水比值的关系

五、植物中水分的表示



How to express the water status of a plant organ?

五、植物中水分的表示

1. 含水量 (?)

植物组织含水量一般为**65%~90%**。



五、植物中水分的表示

1.1 基于鲜重的含水量 (Wet-weight basis; WC(w.b.))

$$\text{WC(w. b.)} = \frac{\text{鲜重} - \text{干重}}{\text{鲜重}} \cdot 100\%$$

Question: 当干旱下, 同一植物某组织的WC(w.b.)从80%下降到70%和70%下降到60%, 他们分别损失了多少水?

Answer: 41.7% and 17.5 %

WC(w.b.)的变化与组织中水分绝对值变化不成比例!

五、植物中水分的表示

1.2 基于干重的含水量 (Wet-weight basis; WC(d.w.))

$$WC(d.w.) = \frac{\text{鲜重} - \text{干重}}{\text{干重}} \cdot 100\%$$

- 基于干重的含水量与组织中水分的绝对变化之间是**线性关系**，在实际应用中使用更多 (数值可能大于100%) ；
- 当组织中含水量很低 (< 15 % WC(w.b.)), WC (w.b.) 与 WC (d.w.)之间的差异就很小, WC (w.b.) 可以直接在数学上转化为WC (d.w.):

$$WC(d.w.) = WC(\% w.b.) / (100 - WC(\% w.b.))$$

五、植物中水分的表示

1.3 相对含水量 (Relative Water Content, RWC)

$$\text{RWC} = \frac{\text{鲜重} - \text{干重}}{\text{组织水分饱和时鲜重} - \text{干重}} \cdot 100\%$$

Any problem ?

五、植物中水分的表示

1.3 相对含水量 (Relative Water Content, RWC)



- 饱和含水量难以准确获得



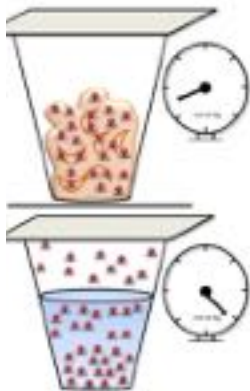
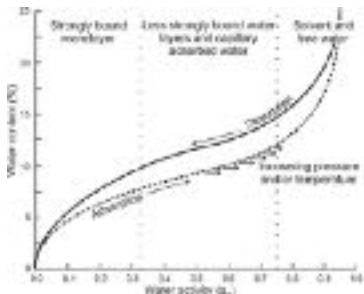
Water content
at full turgor?

- 有些组织在自然条件下，其含水量不会达到饱和状态。

五、植物中水分的表示

2. 水活度 (water activity)

在密闭空间中，某一种样品的平衡蒸气压与相同温度下纯水的饱和蒸气压的比值。



新鲜植物样品的水活度通常在0.980-0.996之间，差异很小，在植物生理学领域用途不多（在花粉、种子、蕨类的孢子体等有应用）。

五、植物中水分的表示

3. 水势 (water potential)

Warming questions:

1. 热力学定律?
2. 化学势?
3. 吉布斯自由能?

A. 物质系统总能量

包含在原子内和化学键中的能量，可以通过运动、化学反应或辐射方式与周围环境进行交换。

- **束缚能**：不能用于做有用功的能量。
- **自由能**：在恒温恒压下能够做有用功的那部分能量。具有加合性。

凡是满足了恒温、恒压条件的变化过程都可以用自由能增量 (ΔG) 来判断变化方向和限度。

$$\Delta G = G_2 - G_1$$

B. 化学势

化学势(chemical potential)是用来描述体系中发生化学反应的本领及转移的潜在能力。

系统中某物质的化学势取决于该物质**单个分子的平均自由能**和该物质**分子的浓度**（化学上称为**摩尔分数**）

。

C. 水的化学势

(Chemical Potential of Water, μ_w) :

当温度、压力及物质数量（水分以外）一定时，由水量（摩尔增量）引起的体系自由能的改变量。

是水参与化学反应的活性或在两相中的移动能力。水的化学势用 μ_w 表示。

D. 水势

从物理化学角度：水势是系统中水的化学势。因此，水势实际上是系统中单位摩尔量水的势能。

$$\mu_w = \mu_w^0 + RT \ln a_w + V_{w,m} P + z_w F E + m_w g h$$

标准条件下，纯水的化学势

水的活度

大气压对化学势的影响

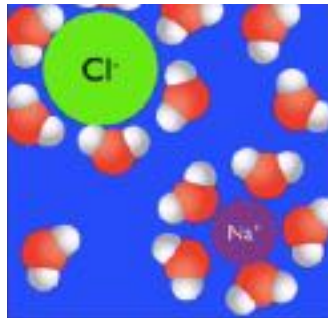
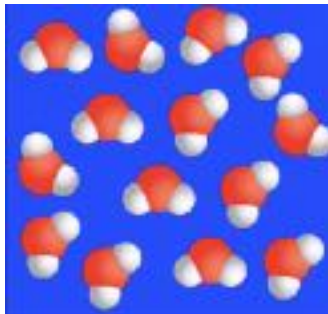
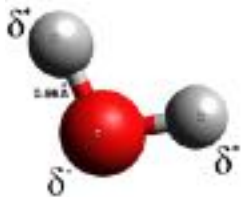
电势变化

重力势的变化

但是对于植物生理学工作者，这个定义太复杂了！

D. 水势

溶质分子的存在，会降低系统中水分子的平均自由能和水的所占的摩尔分数，因此纯水的水势会高于任何溶液的水势。



0  negative 24

D. 水势

植物生理学家：水势是溶液（含有溶质）跨膜从纯水中吸收水分的趋势（Slatyer and Taylor, 1960）。

$$\Psi_w = \frac{\Delta\mu_w}{V_{w,m}} = \frac{\mu_w - \mu_w^0}{V_{w,m}}$$

现代生理学：

水势(Water potential, ψ_w): 每摩尔体积水在一个系统中的化学势与纯水在相同温度压力下的化学势间的差再除以水的偏摩尔体积。

偏摩尔体积

$V_{w, m}$ ：水的偏摩尔体积，指在恒温、恒压，其它组分不变条件下，加入1摩尔的水所引起的**体积增量**。

如：纯水的摩尔体积是 18cm^3 ，将其加入 100cm^3 的乙醇中，最终体积是 115.42cm^3 ，水的偏摩尔体积是多少？

Warming

较稀的溶液中偏摩尔体积与摩尔体积相近
相差不大，实际应用时用**纯水的摩尔体积**
代替水的偏摩尔体积。

D. 水势常用单位: MPa

$$\Psi_w = \frac{\Delta\mu_w}{V_{w,m}} = \frac{\mu_w - \mu_w^0}{V_{w,m}}$$

能量 (J/mol)

体积 (m³)

$$1 \text{ MJ m}^{-3} = 10^6 \text{ N m}^{-2} = 10^6 \text{ Pa} = 1 \text{ MPa} = 10 \text{ bars} = 9.87 \text{ atmospheres}$$

第二节 植物细胞对水分的吸收

- 一、植物细胞的渗透性吸水
- 二、细胞的吸涨性吸水
- 三、水分的跨膜运输

植物细胞对水分的吸收方式

吸水方式

渗透性吸水（具液泡细胞）

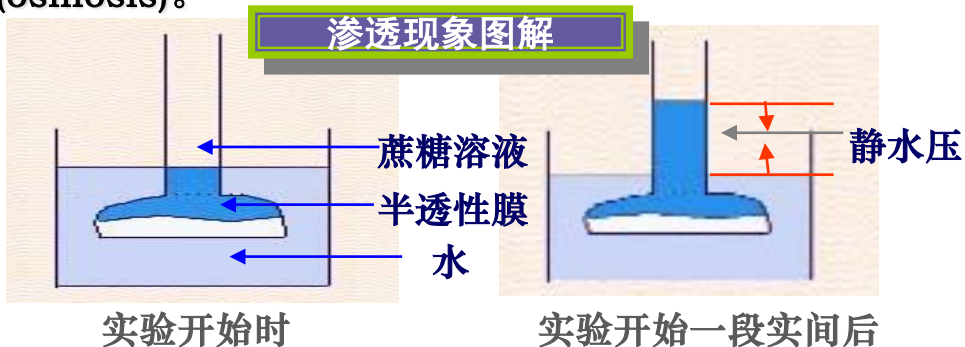
吸胀性吸水（未形成液泡的细胞）

代谢性吸水（直接耗能）

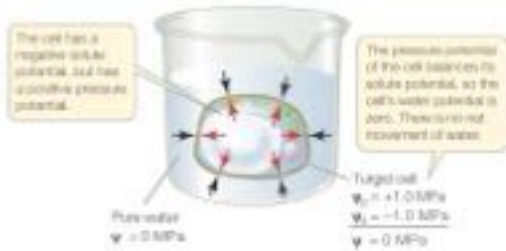
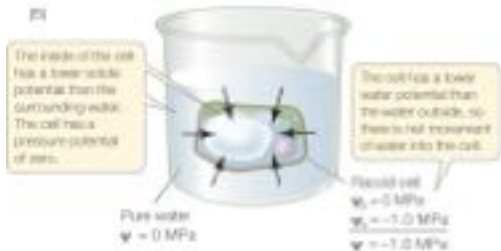
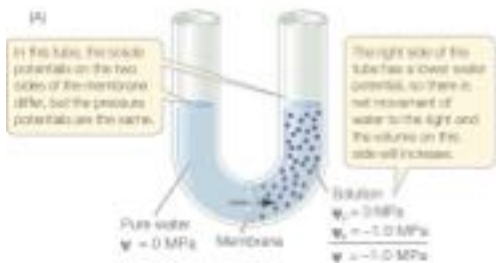
一、植物细胞的渗透性吸水

1. 渗透作用

水分由水势高的系统通过半透膜向水势低的系统转移的现象(osmosis)。



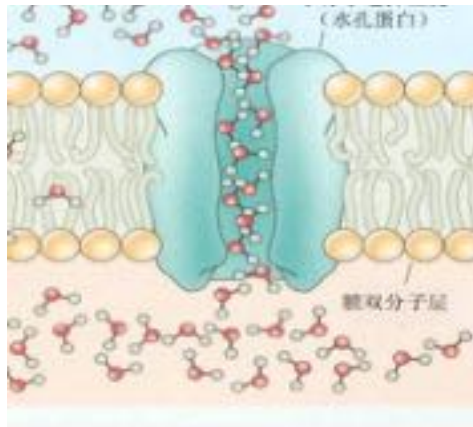
1. 渗透作用



2. 植物细胞构成的渗透系统

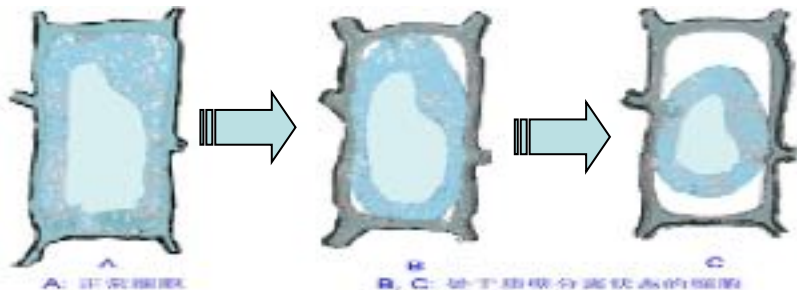
➤ **细胞壁**：水和物质可以自由通过。

➤ **原生质层(质膜、细胞质、液胞膜)**：活细胞的原生质层半透性膜，构成了一个渗透系统。



实验：质壁分离与质壁分离复原

质壁分离 (Plasmolysis): 将具有液泡的植物细胞放入较浓的溶液(如蔗糖溶液)中，细胞内的水分向外扩散，整个原生质收缩，最后原生质体与细胞壁完全分离的现象。



质壁分离复原:

质壁分离复原 (deplasmolysis): 将发生质壁分离的植物浸在水势较高或蒸馏水中，外界的水分进入细胞，液胞变大，整个原生质慢慢恢复原状的现象。



水保持植物的固有姿态



3. 植物细胞的水势组成

$$\psi_w = \psi_s + \psi_p$$

其中：

ψ_s 为溶质势；

ψ_p 为压力势；

(1) 溶质势(solute potential, ψ_s)

定义：亦称渗透势(osmotic potential, ψ_π), 由于溶质的存在而使水势降低的值。

稀溶液的溶质势势可用范特霍夫(Vant Hoff)公式来计算：

$$\psi_s = -iCRT$$

式中R:气体常数($0.0083\text{dm}^3 \cdot \text{MPa} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$); T:绝对温度(K); C:质量摩尔浓度($\text{mol} \cdot \text{kg}^{-1}$); i:溶质的解离系数(如蔗糖的为1, CaCl_2 的为2.60)。

(2) 压力势 (pressure potential, ψ_p)

压力势是指由于细胞壁压力的存在而引起的细胞水势增加的值，多数情况下是正值。

$\psi_p > 0$: 大多数情况下为正;

$\psi_p = 0$: 质壁分离时为零;

$\psi_p < 0$: 剧烈蒸腾时壁失水多于原生质失水。

(3) 重力势(gravity potential, ψ_g)?

$$\psi_w = \psi_s + \psi_p + \cancel{\psi_g}$$

对于相邻细胞之间的比较，重力势可以忽略

(4) 衬质势(matrix potential, ψ_m)?

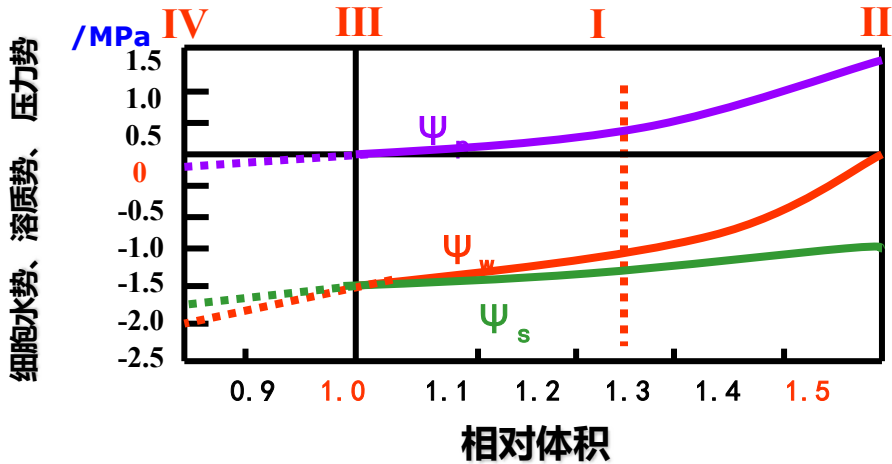
$$\psi_w = \psi_s + \psi_p + \cancel{\psi_g} + \cancel{\psi_m}$$

In discussions of water in dry soils and plant tissues with very low water contents, such as seeds, one often finds reference to the **matric potential**, Ψ_m . Under these conditions, water exists as a very thin layer, perhaps one or two molecules deep, bound to solid surfaces by electrostatic interactions. These interactions are not easily separated into their effects on Ψ_s and Ψ_p , and are thus sometimes combined into a single term, Ψ_m .

成熟细胞水势组成：

$$\psi_w = \psi_s + \psi_p$$

- 初始质壁分离时， $V=1.0$ ， $\psi_p = 0$ ， $\psi_w = \psi_s$
- 充分膨胀时， $V=1.5$ ， $\psi_w = \psi_s + \psi_p = 0$ ， $\psi_s = -\psi_p$



一般： Ψ_s :-1.0~-2.0MPa; Ψ_p :白天0.3~0.5. 晚上1.5MPa.

植物叶片：生长快 (-0.2~-0.8)；亏缺 (-0.8~-1.5)；伤害 (-2.0~-3.0)

4. 细胞间的水分移动

细胞间、细胞与周围环境间的水分移动与水势差有关($\Delta\psi_w$)

➤ 水势差决定移动方向

➤ 水势差决定移动速度?



二、细胞的吸胀性吸水

吸胀作用 (imbibition)：胶体吸引水分子的力量称为吸胀力，而亲水胶体物质吸水膨胀的现象则称为吸胀作用。

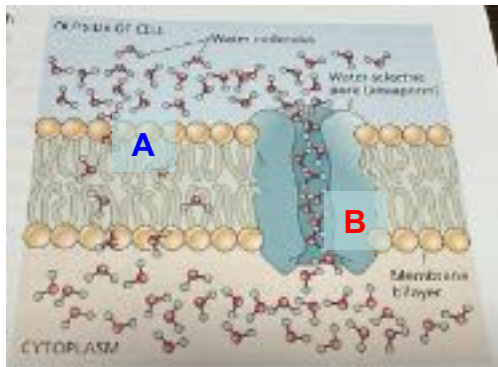
不同物质分子吸胀力大小是：**蛋白质 > 淀粉 > 纤维素**

干燥种子、根尖、茎尖分生细胞、果实和种子形成过程中靠吸胀吸水。由于吸胀过程与细胞的代谢活动没有直接关系，所以又把吸胀吸水称为**非代谢性吸水**

三、水分的跨膜运输

1. 扩散 (Diffusion) : 物质分子从较高化学势区域到较低化学势区域的随机的、累进的运动。

2. 集流: 在有压力差存在的情况下，液体中大量分子成群的集体运动，称为集流。



A. 单个水分子通过膜脂双分子层的间隙进入细胞

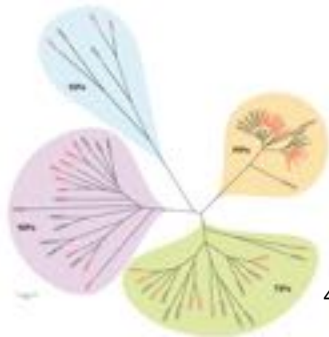
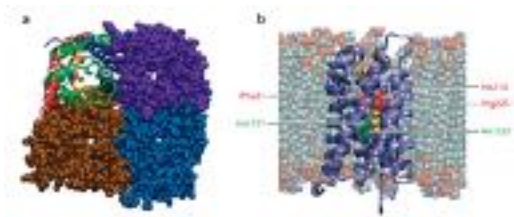
B. 水集流通过质膜上水孔蛋白

膜上集流通道：水孔蛋白(aquaporin)

是一类具有选择性地、高效
转运水分的膜通道蛋白 (AQP)。

- 现已鉴定出多种水孔蛋白：

质膜内在蛋白 (PIP)、液泡膜内在蛋白 (TIP)、
类Nod26膜内在蛋白 (NIP)、
分子碱性膜内在蛋白 (SIP)、X-膜内在蛋白 (XIP)



- **水孔蛋白功能依存在部位而定：**水分吸收运输、渗透调节、细胞伸长与分化、生殖生长和气孔运动等。外界环境（干旱、蓝光）和植物激素（脱落酸、油菜素内酯）可诱导水孔蛋白基因表达。
- **水孔蛋白存在开放、关闭两种状态：**受磷酸化、去磷酸化和合成量调节。CDK可使特殊丝氨酸残基磷酸化，水孔蛋白通道加宽。脱磷酸化导致通道关闭。
- **水分通过水孔蛋白转移同样取决于水势梯度。**

第三节 植物根系对水分的吸收

一、土壤中的水分和土壤水势

二、根系吸水的部位

三、根系吸水的方式、途径及其动力

四、影响根系吸水的因素

一、土壤中的水分和土壤水势

土壤水势 $\psi_w = \psi_s + \psi_p$ ，其中 ψ_s 和 ψ_p 均为负值。

$\psi_w < -3.1$ MPa 为束缚水； $-0.05\text{MPa} < \psi_w < -0.03\text{MPa}$ 为毛管水； $\psi_w > -0.01$ MPa 为重力水。

田间持水量：全部排除土壤重力水，保留全部毛管水和束缚水时的土壤含水量。

永久萎蔫点：当土壤含水量达到永久萎蔫系数时土壤的水势值（或植物开始发生永久萎蔫现象时的土壤水势）。

二、根系吸水的部位

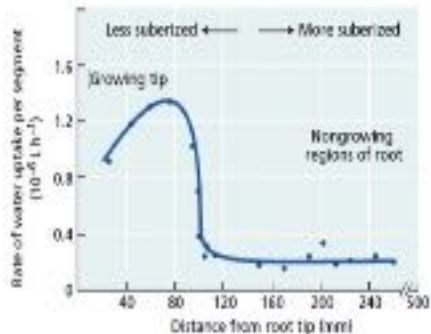
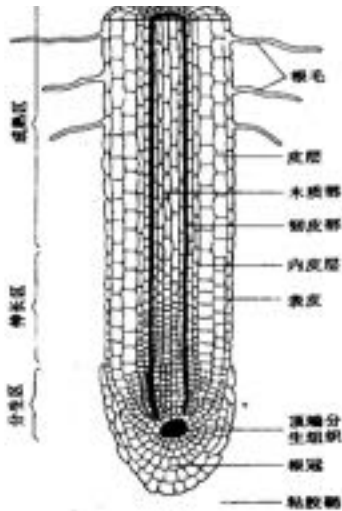


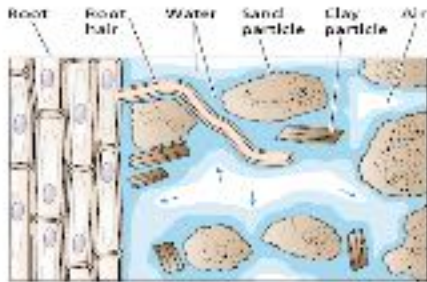
FIGURE 4.4 Rate of water uptake at various positions along a pumpkin root. (After Kramer and Boyer 1995.)

根尖的四个区域(根冠、分生区、伸长区、根毛区)中，**根毛区吸水能力最大。**

二、根系吸水的部位

根毛区吸水能力最大的原因：

- 输导组织发达，对水阻力小。
- 根毛增加了水分吸收面积。
- 根毛细胞壁外由果胶质组成，粘性强，亲水性好。
- 根毛细，可以进入土壤毛细管。
- 分生区和伸长区细胞质浓厚，输导组织不发达或无，对水分移动阻力大。



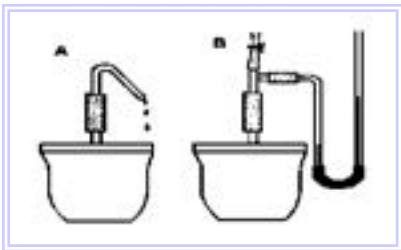
带土移栽的优势？

三、根系吸水方式、途径及其动力

1. 主动吸水：以根压为动力的根系吸水过程。

根压 (root pressure): 植物根系生理活动使液流从根上升的压力。一般植物的根压只有0.1MPa左右。

根压存在的证据



本质？

2. 被动吸水

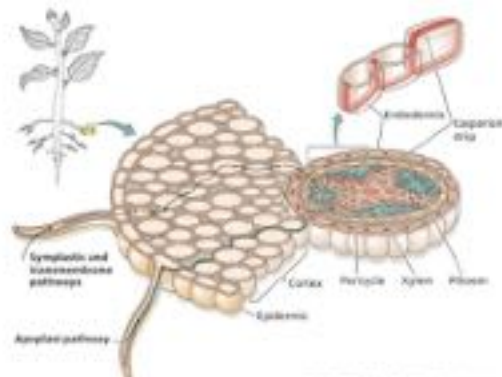
定义：以蒸腾拉力 (transpirational pull) 为动力的吸水过程，动力即因蒸腾作用而产生的吸水力量。



大气 ← 叶子气孔和细胞表面蒸腾 ← 叶肉细胞 ←
叶脉导管 ← 茎导管 ← 根导管 ← 根部

3. 根部水分的运输

质外体空间→内皮层细胞原生质层(共质体)→质外体空间(导管)。

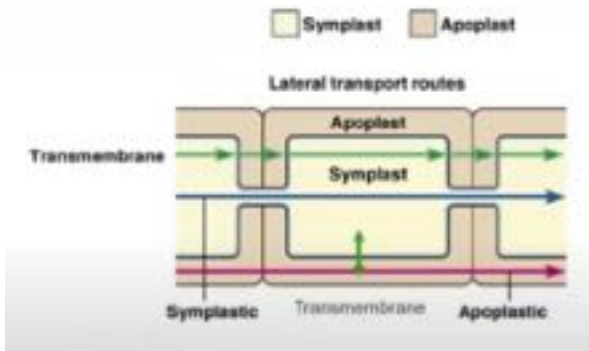


吸水阻力:

- 土壤阻力
- 根-土界面阻力
- 根的径向
- 轴向阻力

质外体、共质体、跨膜途径

3. 根部水分的运输



跨膜途径

共质体

质外体

四、影响根系吸水的因素

1. 根系自身特性

根系数量、分布、活力和透性。

- 根系密度大，吸收水分可能越多；
- 根表面对水的透性；
- 根系在土层中的分布；
- 根系呼吸速率或生理活性。

根系密度：单位体积土壤内根系长度， cm/cm^3 。

2. 土壤条件

包括土壤中可利用水、土壤通气状况、土壤温度、土壤溶液浓度等。

烧苗：在农业生产中，如果施肥过多或集中时使局部土壤溶液浓度过高导致植物不能吸收水分，这种现象称为“烧苗”。

水分过多作物表现出缺水症状？

第四节 蒸腾作用 (transpiration)

- 一、蒸腾作用的概念及生理意义
- 二、蒸腾作用的方式及度量
- 三、气孔蒸腾
- 四、影响蒸腾作用的因素

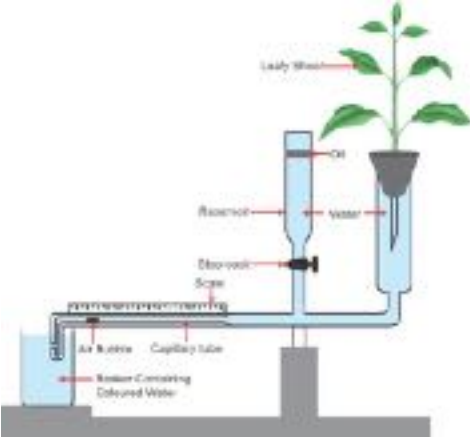
一、蒸腾作用 (transpiration)

1. 概念:

植物体内水分以气体状态从植物体表面(主要是叶)从体内散失到体外的过程。

是一个生理过程，受植物结构、气孔行为、生理因素等影响，不同于蒸发这一物理过程。

Water escapes from plants



2. 蒸腾作用的生理意义

- (1) 蒸腾拉力是植物吸水的主要动力；
- (2) 蒸腾作用能够降低植物体和叶片温度；
- (3) 蒸腾作用引起木质部的上升液流有助于根部吸收的无机离子以及根中合成的有机物的转运；
- (4) 蒸腾作用的负效应是水分大量散失导致利用率降低。

二、蒸腾作用的方式及度量

1. 蒸腾作用方式

- **部位：**整体蒸腾、皮孔蒸腾 (lenticular transpiration) 和叶片的蒸腾。
- **叶片的蒸腾：**
 - 角质膜蒸腾 (cuticular transpiration)
 - 气孔蒸腾 (stomatal transpiration)

2. 蒸腾作用的度量

- ▶ **蒸腾速率(transpiration rate)**: 植物在一定时间内, 单位叶面积上蒸腾的水量称为蒸腾速率, 又称蒸腾强度, 常用 $\text{gH}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{h}$ 表示。
- ▶ **蒸腾效率 (transpiration ratio)**: 植物每消耗1kg水所生产干物质的克数, 或称蒸腾比率。一般植物的蒸腾效率是1~8g(干物质)/kg。
- ▶ **蒸腾系数 (transpiration coefficient)**: 植物制造1g干物质所消耗的水量 (g) 称为蒸腾系数 (或需水量)。一般植物的蒸腾系数为125~1000。

种主要作物的蒸腾系数（需水量）

作物	蒸腾系数	作物	蒸腾系数
水稻	211~300	油菜	277
陆稻	309~433	大豆	307~368
小麦	257~774	蚕豆	230
大麦	217~755	马铃薯	167~659
高粱	204~298	向日葵	290~705
玉米	174~406	甘蔗	125~350
甘薯	248~264		

三、气孔蒸腾作用

1. 气孔 (stomata)

由叶表皮组织上的两个特殊的两个保卫细胞 (Guard cell, GC) 所围成的小孔。

通常将GC、副卫细胞或临近细胞及GC的小孔合称**气孔复合体 (stomatal complex)**。



两种类型的气孔：肾型和亚铃型



肾型

(双子叶植物)

亚铃型

(单子叶植物)

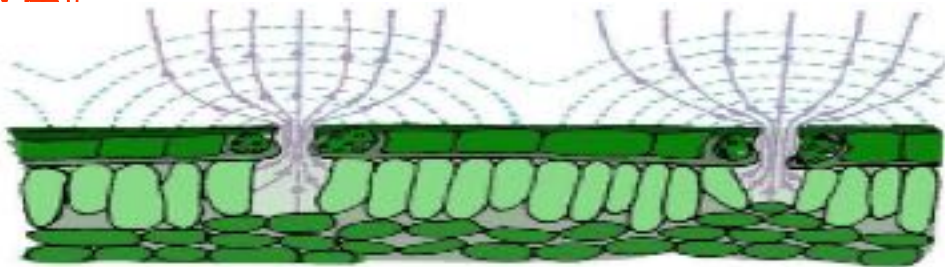
大小、数目以及在叶片上下表面的分布因植物种类而异。

几种植物叶面气孔的大小、数目及分布

植物	气孔数/a · mm ²		下表皮气孔大小 长×宽 (nm)
	上表皮	下表皮	
小麦	33	14	38×7
玉米	52	68	19×5
燕麦	25	23	38×8
向日葵	58	156	22×8
番茄	12	130	13×6
苹果	0	400	14×12
莲	40	0	—

2. 小孔扩散律 (small pore diffusion law)

气体通过多孔表面扩散的速率,不与小孔的面积成正比,而与小孔的周长成正比。这就是所谓的小孔扩散律。

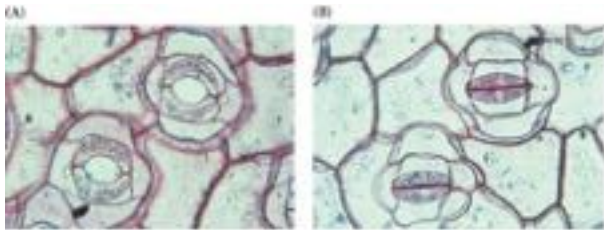


气孔蒸腾中水蒸气的扩散途径图解

3. 气孔运动

定义：GC内水分的得失引起的体积或形状变化导致相邻间隙的大小变化，引起气孔的张开或关闭过程。

气孔运动的规律：
一般昼开夜关（景天科等CAM植物的则与此相反）。



双子叶植物气孔的运动

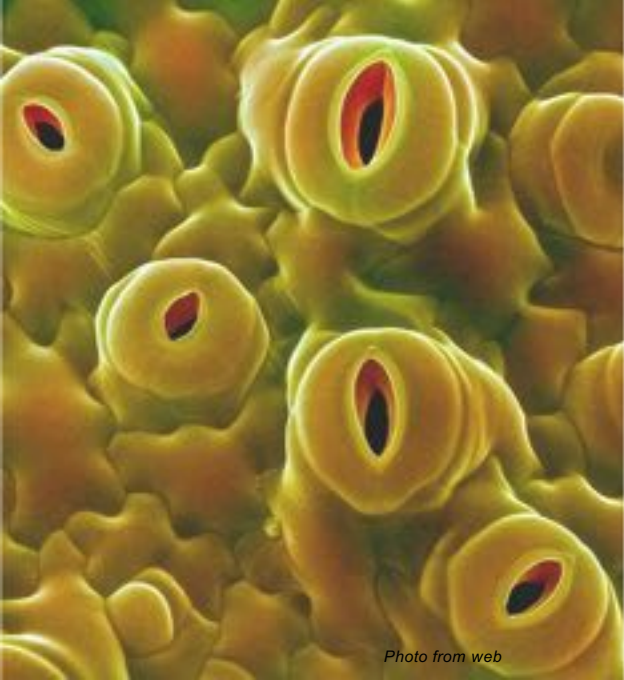


Photo from web

自达尔文年代开始，气孔运动对环境变化响应的研究就被广泛研究

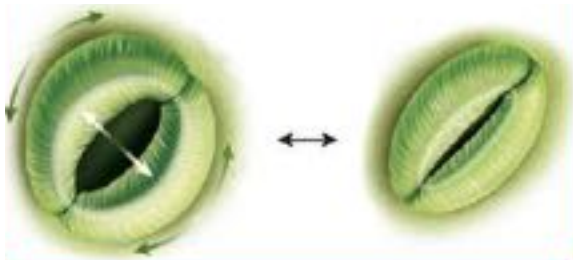


Francis Darwin, 1848-1925

4. 气孔运动的机理

◆ 气孔保卫细胞特征(与叶表皮细胞相比):

- ◇ 细胞体积小，并有特殊结构。外壁薄内壁厚，有利于膨压迅速地改变。
- ◇ 细胞壁中径向排列着辐射状微纤束与内壁相连，便于对内壁施加影响。
- ◇ 细胞质中有整套细胞器，数目较多。



4. 气孔运动的机理

(1) 淀粉—糖转化学说

现象：在植物体内观察到的淀粉白天消失晚上出现的现象。

- 淀粉+Pi \rightarrow G₁P \rightarrow G+ Pi
- 白天光合作用同化CO₂，pH上升到7.0，**淀粉磷酸化酶**催化淀粉水解成糖，引起GC渗透势下降，水势降低，GC吸水而膨胀，因而气孔张开。
- 黑暗中上述过程逆转引起气孔关闭。

(2) K^+ 积累学说

现象：气孔运动和GC积累 K^+ 有着密切的关系。

- 光下GC叶绿体通过光合磷酸化合成ATP，活化了质膜上 H^+ -ATPase， H^+ 运出GC，使 K^+ 主动吸收到GC，苹果酸根离子和 Cl^- 也进入GC。 K^+ 等浓度增高引起渗透势下降，水势下降，促进GC吸水，气孔开放。
- 黑暗中 K^+ 从GC扩散出去，细胞水势提高，失去水分，气孔关闭。

(3) 苹果酸代谢学说

现象：气孔开闭伴随着GC中苹果酸浓度的消长。

- 光照下GC内的部分 CO_2 被利用时pH上升至8.0-8.5，活化PEPC，催化PEP与 HCO_3^- 生成草酰乙酸(OAA)，并进一步被NADPH还原为**苹果酸(MAL)**。
- MAL解离成 2H^+ 和苹果酸根， H^+ 与 K^+ 交换， Cl^- 伴随进入，GC内 K^+ 、 Cl^- 浓度和苹果酸根增加，水势降低，促使GC吸水，气孔张开。
- 黑暗中上述过程逆转引起气孔关闭。

(4) 玉米黄素假说 (Zeaxanthin)

现象：蓝光促进气孔关闭。

- 蓝光照射GC，**蓝光受体**玉米黄素激发（构象变化），活化叶绿体膜 Ca^{2+} -ATPase， Ca^{2+} 进入叶绿体，基质中 Ca^{2+} 浓度降低，激活 K^{+} 内向通道。
- 基质中 Ca^{2+} 浓度降低同时促进淀粉水解和MAL的合成。

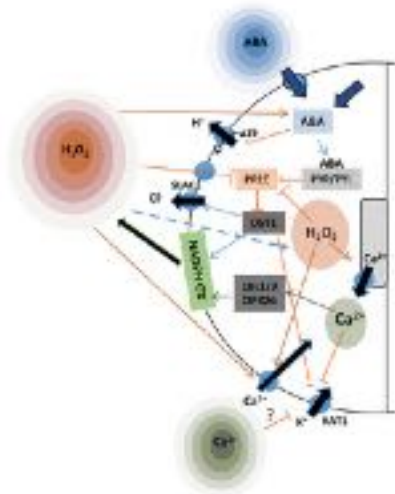


Figure 1. The interaction of ROS, ABA, and Ca^{2+} in Stomatal Responses.

something

ABA

ABA receptors

...web of protein modification...

anion channels open

guard cells lose ions, then lose water

stomata close

5. 气孔运动的调节

(1) CO₂

叶片内部低的CO₂分压促进气孔张开，高的分压可使气孔关闭。其他环境因素通过影响CO₂分压而间接影响气孔开关。

CO₂浓度感受器尚不明确



5. 气孔运动的调节

(2) 光

一般光照使气孔张开，黑暗使其关闭。光的调节与光质有关。**蓝光和红光**最有效。



- ❖ 保卫细胞可以直接感受 (PHOT1& PHOT2) 蓝光，蓝光照射离体表皮可观测到气孔运动；
- ❖ 红光主要通过光合作用或ABA信号调节气孔运动，离体表皮对红光信号无反应
- ❖ 绿光也被部分研究观测到可以调节气孔运动，但机理尚未开始研究

(3) 温度

气孔开度一般随温度升高而增大。30℃达到最大，35℃以上时下降。主要是间接影响。

(4) 水分

水势过低时直接影响GC失水而引起气孔关闭。

(5) 风 大风引起气孔关闭。

(6) 植物激素

CTK促进气孔张开，ABA促进关闭。

四、影响蒸腾作用的因素

1. 内部因素

- 气孔结构特征：气孔下腔体积；气孔内陷，气体扩散阻力增大
- 气孔密度、气孔大小
- 气孔开度：一般用气孔导度 (stomatal conductance) 表示，其单位为 $\text{mmol}/\text{m}^2/\text{s}$
- 叶片内部体积(叶肉细胞间隙大小)
- 根系吸水能力也间接影响着蒸腾率。

2. 外界环境因素

光照：光照促进蒸腾作用。

空气相对湿度：RH%增加时，TR变慢。

大气温度：气温增高时，大气蒸汽压也增大。这可能使TR下降。

风：微风促进蒸腾，强风引起GC迅速失水引起气孔关闭，降低蒸腾。

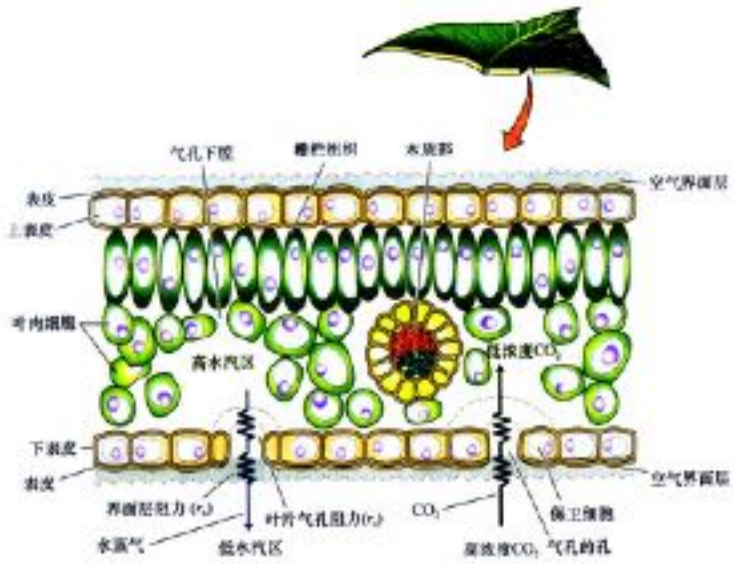
土壤水分：凡是影响根系吸水的各种土壤条件简介影响蒸腾。

第五节 植物体内的水分运输

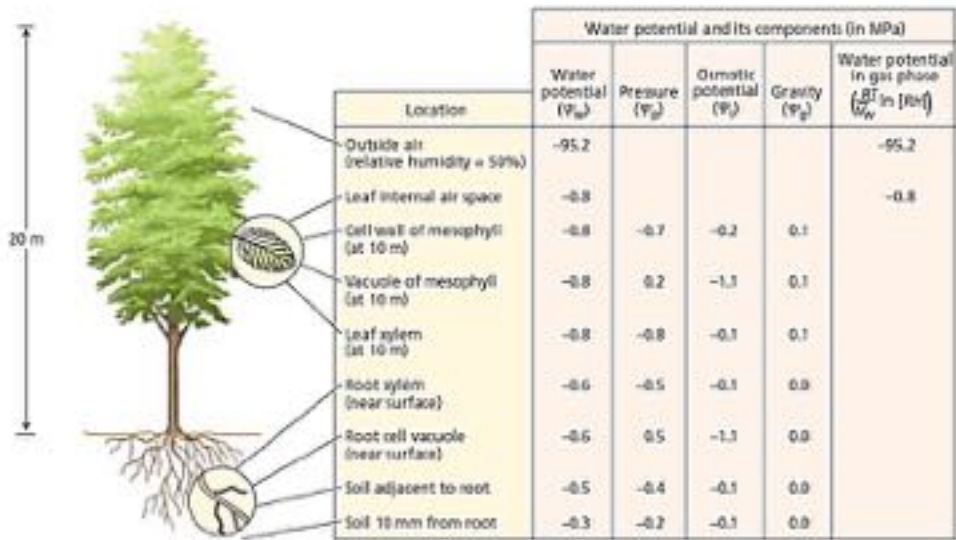
一、水分运输的途径

土壤水→根毛→根皮层→根中柱鞘→根导管→茎导管
→叶柄导管→叶脉导管→叶肉细胞→叶细胞间隙→气孔
下腔→气孔→大气

SPAC: 水分在土壤、植物和大气转运过程中，水分总是从水势高向水势低的区域移动，从土壤→植物→大气形成一个连续体系（soil-plant-atmosphere continuum, SPAC）。



水分通过植物叶片的途径 (引自Taiz & Zeiger)

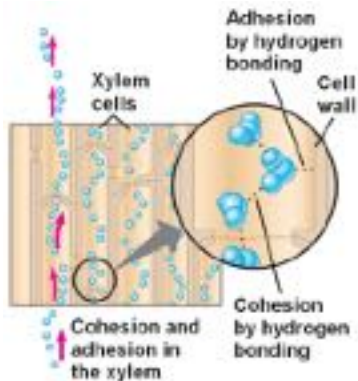
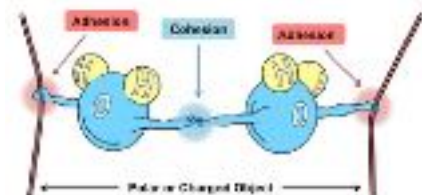
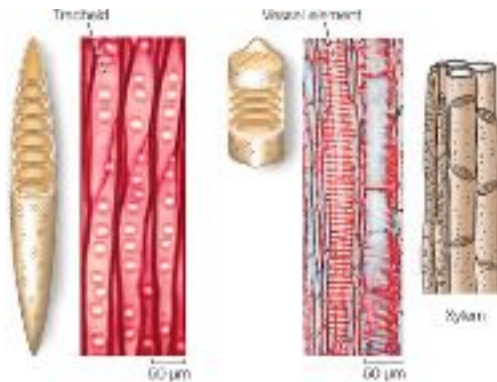


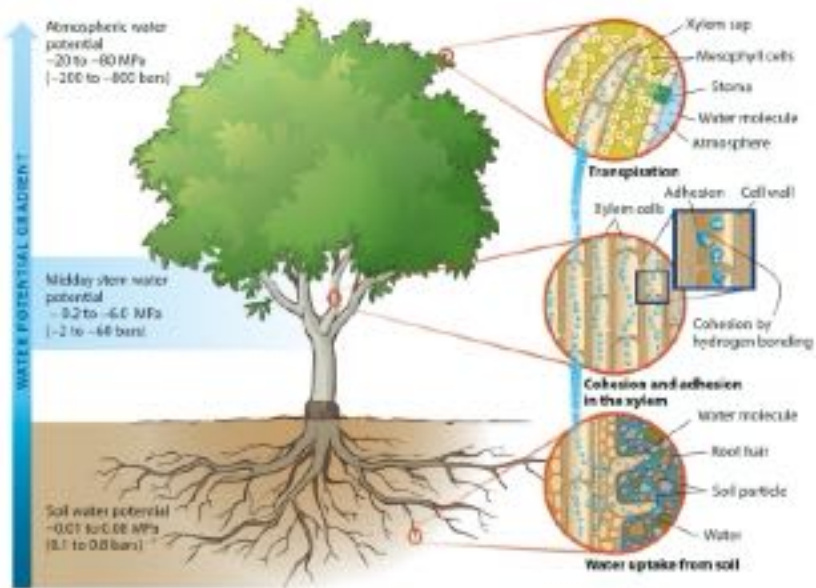
二、水分沿导管或管胞上升的动力

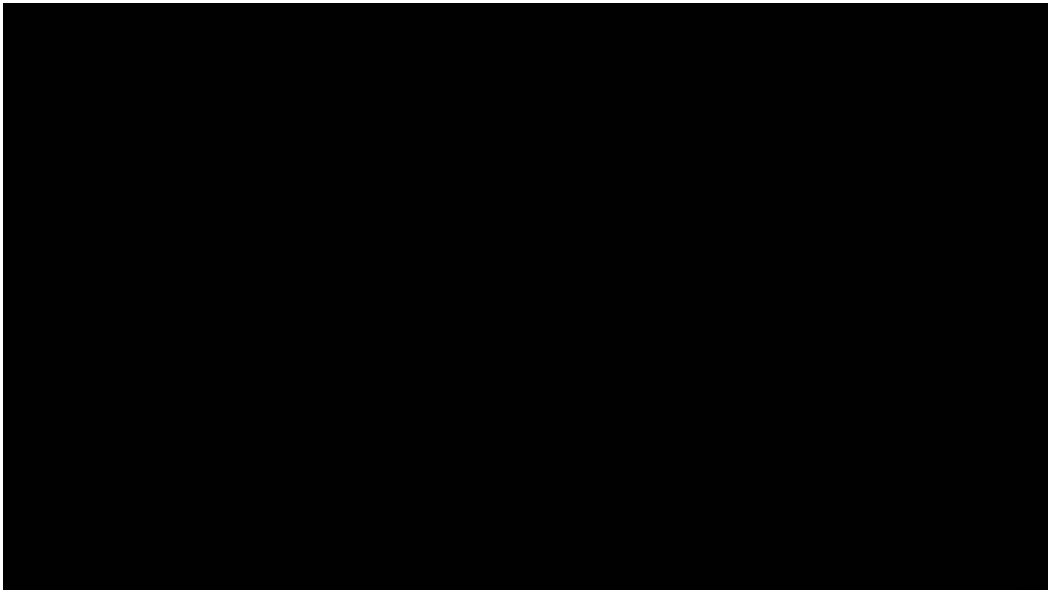
水分向上运输的动力：**蒸腾拉力**。

内聚力学说（或称蒸腾—内聚力—张力学说，H.H.Dixon, transpiration-cohesion-tension theory）：这一学说强调水在导管中的连续性。

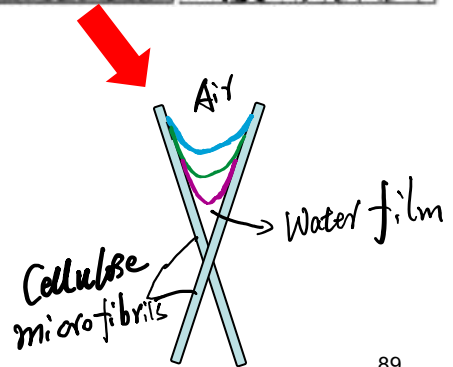
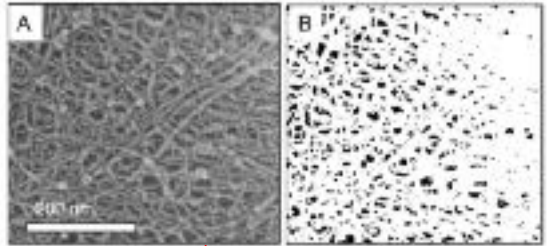
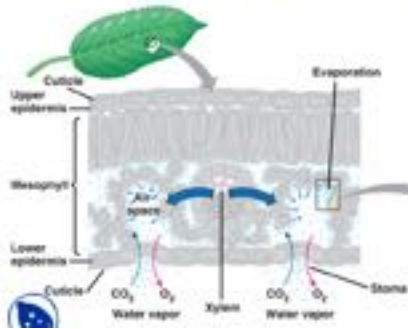
连续水柱是**重力**、**表面张力**（0.5~3 MPa）、**内聚力**（cohesive force）等共同作用的结果。







蒸腾拉力到底是怎么产生的？



第六节 合理灌溉的生理基础与意义

- 一、作物的水分平衡
- 二、作物的需水规律
- 三、合理灌溉的指标
- 四、合理灌溉增产的原因
- 五、水分利用效率
- 六、节水灌溉与节水农业

一、作物的水分平衡

定义：植物吸水、用水、失水三者的和谐动态关系。

- 吸水多于失水：吐水，作物徒长或倒伏。
- 吸水少于蒸腾失水：植物表现出缺水症状(组织含水量降低. 叶片萎缩下垂，体内各种代谢活动都受影响)，生长受抑制。

合理灌溉的目的：

- 维持植物体内在一定含水量基础上的水分平衡。

两条途径：

增加吸水和减少蒸腾。

- 以增加吸水为主，为主要的和积极的途径。
- 因为减少蒸腾会降低植物的光合作用，影响植物的生长。

二、作物的需水规律

1. 不同作物需水量不同

2. 同一作物不同生育期需要的水量不同

水分临界期 (critical period of water) : 植物对**水分不足**最敏感、最易**受害**的时期。

小麦：**花粉母细胞经四分体到花粉粒形成阶段**
和开始灌浆—乳熟末期

玉米：**抽雄开花期**



Table 7: Guidelines for interpreting GDD measurements in almond

Temperature reading or GDD measurement (days)	Event or symptoms and types of crop responses associated with different GDD levels in almond
0-50	Not applicable (winter in almond)
400-110	Low stress (new fully irrigated). Stochastic frost growth, especially in downy mildew and higher additional may be avoided. Wintertime of only stress are estimated from a winter, bearing in other factors associated to frost, pollution, diseases or herbicides. Leaf injury may be noticeable in higher incidence of disease and reduced tiller gain
110-140	Low stress, substrate from very low and therefore to harvest time. Low risk to produce significantly (accumulated crop loss) but after harvest. May delay winter work or help crop with drought conditions
140-180	Moderate stress. Higher than growth freezing conditions. Moderate periods can tolerate the loss of crop. Root, physiological and defoliation and additional stress levels. May help when disease control but be problematic if occurs. May require full crop protection from winter and moderate after crop help reduce energy stress and crop yield drought conditions
180-200	Moderate to high stress. Growth can be possible in selected periods likely to reduce yield potential and crop potential because less harvest
200-220	High stress. Limited harvest. Some conditions harvest not recommended
220-260	High to very high stress. Irrigation uncertainties and/or water is excessive. There may be some disease some defoliation and may be noticeable
See text 260	There are risks in the

Table 8: Guidelines for interpreting GDD measurements in peach

Temperature reading or GDD measurement (days)	Event or symptoms and types of crop responses associated with different GDD levels in peach
0-40	Not applicable (winter in peach)
40-70	Low to moderate stress. May occur in cold and wet conditions but not in cold and dry. There may stress a combination through the winter season. Higher incidence of stress and less tiller crop
70-100	Low to moderate stress. Higher than growth (low) during harvest when low to high crop stress is tolerated from April through June
100-140	High to moderate stress levels. May occur in high temperatures (low) during harvest only. Higher risk of frost growth may be observed but not during harvest. May help manage energy and irrigation work
140-200	Extreme to high crop stress. Risk of drought stress increases. Drought is avoided and fruit injury is considered to early to end August. Once fruit injury is considered severely moderate to high levels of irrigation reducing irrigation should be water buffer harvest may be sustainable (under a fruit production standard) under no "harvest" (harvest) stress
200-240	High to very high stress. Drought is severe. Fruit damage and upper leaf surface stress/defoliation is observed for some. Extended periods of high to severe crop stress/defoliation, upper leaf surface stress/defoliation and fruit loss are common. May be significant if occurs. Condition of crop spring and harvest
See text 240	There are risks in the



三、合理灌溉的指标

1. 土壤指标

一般来说，适宜作物正常生长发育的根系活动层(0~90cm),其土壤含水量为**田间持水量的60%~80%**，如果低于此含水量时，应及时进行灌溉。土壤含水量对灌溉有一定的参考价值。

- 土壤的水势值（约为-1.5 MPa）时：黏土水分含量42%、壤土24%、细砂土4%。

2. 形态指标

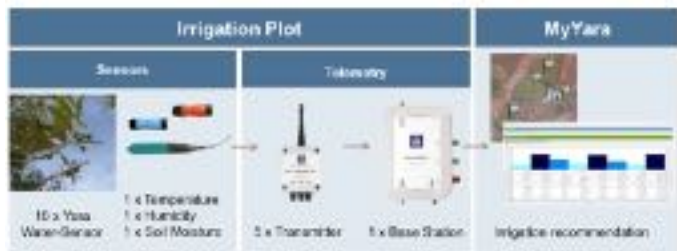
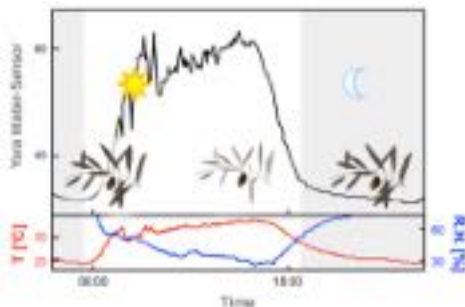
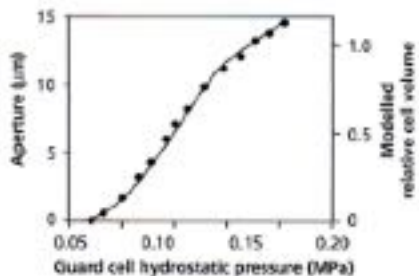
- 幼嫩的茎叶在中午前后易发生萎蔫；
- 生长速度下降；
- 茎、叶颜色有时变红。

3. 生理指标

生理指标可以比形态指标更及时、更灵敏地反映植物体的水分状况。如：叶水势、细胞汁液浓度或渗透势、气孔状况等。

光合速率开始下降时的叶水势值

作物	引起光合下降的叶水势值 (MPa)	气孔开始关闭的叶水势 值(MPa)
小麦	-1.25	
高粱	-1.40	
玉米	-0.80	-0.480
豇豆	-0.40	-0.40
旱稻	-1.40	-1.20
棉花	-1.80	-1.20



The data are sent wireless to MyYara and the recommendation is available for the farmer.

四、水分利用效率

Water use efficiency (WUE)：单位耗水量所生产的生物学产量或经济产量，或称水分生产效率。

- 以叶片为基础： $WUE = P_n / T_r$ （瞬时水分效率）、或 $WUE_i = P_n / G_s$ （内在水分效率）
- 植物个体为基础， $WUE = DW / T_r$ ；植物群体为基础， $WUE = DW / (T_r + E)$ 。
- 间接测定可采用 ^{13}C 比值估算。

$$WUE = C_p \left[1 - \left(\frac{\delta^{13}C_p - \delta^{13}C_a}{a(b-a)} \right) \right] / 1.6 \Delta w$$



- **水足迹 (water footprint) :** 是指在日常生活中公众消费产品及服务过程所耗费的那些看不见的水。
- **绿水、蓝水、灰水足迹**

五、合理灌溉增产的原因

- **直接影响：影响光合作用。**
保持旺盛的生长和光合作用；
减缓甚至消除光合午休；
有利于同化物向籽粒的运输与分配。
- **间接作用：改善栽培环境的土壤条件和气候条件。**植物良好的生长对环境水分条件的这种需要称为“**生态需水**”。

六、节水灌溉与节水农业

- **精确灌溉**：根据作物需水特征实现精确灌溉。
- **调亏灌溉**（regulated deficit irrigation, RDI）：在作物非需水临界期适度水分亏缺，在在需水临界期充分供水，实现作物高产和水分高效利用。
- **控制性分根区水分灌溉**：部分根系处于水分亏缺区域，刺激根系补偿性生长，促进对养分和水分的吸收和利用。

本章（全是）重点

- ❖ 植物细胞水势的组成，水分移动的方向。
- ❖ 细胞对水分的吸收。
- ❖ 植物根系对水分的吸收。
- ❖ 气孔蒸腾的机理和影响因素。
- ❖ 植物体内水分运输的途径。
- ❖ 作物需水规律和合理灌溉。

本章难点

- ❖ 植物细胞水势的基本概念
- ❖ 气孔开闭的机理

本章结束！