

原潘瑞炽《植物生理学》教材新版(第8版)第一章的改写说明

朱建军*

鲁东大学生命科学学院, 山东烟台264025

摘要: 对潘瑞炽主编的《植物生理学》教材第8版第一章的改写要点进行了说明, 这些要点包括更换了细胞的水势-体积曲线; 讨论了衬质势的适用范围仅限于固体或胶粒表面被吸附的薄层水而不适用于细胞的体相水(自由水); 根部共质体途径运输途径的不可持续性及与蒸腾流相比可以忽略; 分析了关于根压的受限性和气孔张开机理假说的合理性。

关键词: 细胞水分关系; 衬质势; 共质体途径; 根压; 保卫细胞

潘瑞炽先生主编的《植物生理学》教材自1958年至2012年先后共出版了9版(文革前2版, 文革后7版)。第5版、第6版和第7版分别被列入普通高等教育“十五”、“十一五”和“十二五”国家级规划教材, 第6版被评为“2009年教育部普通高等教育精品教材”。这是国内植物生理学方面发行量和影响较大的教材之一。

自第7版2012年出版发行以来, 由于学科发展和教材使用中的一些问题, 不少内容都需要更新、补充或调整。由于潘瑞炽先生不幸于2012年逝世, 该书现由第7版的编著者之一华南师范大学的王小菁教授作为主编和总召集人组织了第8版的修订改写, 将于2019年3月再次由高等教育出版社出版。受王小菁教授和编辑组的委托, 本文作者根据第8版的总体修改原则和各方面的意见, 对第7版第一章“植物的水分生理”的主教材和配套的数字课程进行了改写。

第8版的总体修改原则是, 保持原有教材的提炼扼要, 易于自学等基本特点; 在严格的字数控制条件下, 尽可能反映国内外的最新成果和研究理念; 加强机理方面的展示和分析, 注重体现实证性和应用的联系, 删除一般性的细节描述; 增强主教材与数字课程的紧密联系; 补充数字课程的相关知识点, 拓宽学生的视野并尽可能做到深入浅出以方便学生阅读。在此基础上, 在主教材和与之配套的数字课程的一些地方加进了引导学生思考的一些分析性内容。

由于第一章的大部分内容都经过重写, 内容与第7版差别较大, 为方便教师的教学、备课和提

出批评意见, 本文在这里对第8版第一章的改写要点、动机和背景进行一些解释和说明。

1 改写的内容

1.1 关于束缚水和自由水的概念

改写了关于吸附水(adsorbed water, 或称束缚水, bound water)以及体相水(bulk water, 或称自由水, free water)概念的表述, 并通过比较直接引出了植物生理学中描述植物水分状况的水势概念。这样做的目的是希望学生能在更大的时空范围而不仅限于细胞水势的基础上了解水势概念, 例如土壤-植物-大气连续体中大气的水势, 并添加了大气水势的简单计算分析和更直观的大气相对湿度-水势的关系曲线。

1.2 溶液渗透势的准确计算

介绍了电解质和非电解质溶液准确计算溶液的渗透势的公式、相关的溶质活度系数和范特霍夫系数。在数字课程部分, 列出了几种常见的电解质和非电解质的活度系数与浓度的关系表方便准确计算。另外也介绍了容易被学生混淆的体积摩尔浓度和质量摩尔浓度(重量摩尔浓度)的关系和涉及到的量纲转换问题。虽然在热力学的推导

收稿 2019-01-24 修定 2019-02-21

资助 国家自然科学基金(31870376和31371540)。

致谢 兰州大学的胡建成教授、华南师范大学的李玲教授和南方科技大学的梁建生教授认真审阅本章节并提出了修改建议, 香港浸会大学的张建华教授为亏缺灌溉内容的改写提供了修改意见和参考文献, 华南师范大学的王小菁教授对本章节提供了指导性意见并做修改。

* 通讯作者(agars@126.com)。

中使用的是体积摩尔浓度, 但实际测定中质量摩尔浓度要远比体积摩尔浓度更接近实测值, 并且质量摩尔浓度也是配制特定渗透溶液计算时通常使用的浓度。然而质量摩尔浓度分母的“千克”单位与气体常数中的“升”这一单位却不符合, 计算时需要再次转换。

1.3 关于水势的组分

在热力学上, 水的化学势只是温度、压力和水的摩尔分数的函数, 并不包括其他变量。当温度恒定不变时, 只剩压力和水的摩尔分数(可转换成渗透势)两个变量。水势中的其他组分(如衬质势和重力势)是人为加入的。以衬质势为例, 衬质势反映的是被固体或大分子表面吸附的表层水受到的吸附力, 这种吸附力随水分子离开固体或胶体颗粒表面距离的增加急速衰减, 一般只有2~3层水分子的距离。除了干燥种子或粘性较高的土壤由于其中的亲水物质有很大的吸附表面积, 被吸附的水占有比较明显的比例外, 在正常生长的植物中这部分水所占的比例非常低可以忽略。如果一定要考虑这部分吸附水(即束缚水)的水势, 那么计算出来的水势就是仅仅代表了固体表面被吸附的那部分微量的薄层水(吸附水或称束缚水)的水势, 而不是生活细胞中的绝大部分的体相水(即自由水)的水势。这样的分析描述希望能有助于引导学生思考分析。

同样, 所谓的重力势是由于水位的高度差在重力作用下引起的不同部位的压力差(其具体计算见配套的数字课程), 其本质是属于压力势的一部分, 也不宜作为一个单独项列出。在计算水位的高度差引起的压力势改变时需要注意, 物理学上物体的重力势能改变是随高度增加而势能增加, 而植物中因重力作用导致的水势改变是压力即压力势的改变, 由于压力随高度的增加而降低, 因此细胞离开地面或标准态的参比水面越高, 压力势越低, 水势也越低。也就是说, 水位高于标准态的高度差在重力作用下引起的水势改变是负值。

另外, 根据水势的定义, 任何一个体系的水势都是体系中水的偏摩尔体积化学势减去标准态水的偏摩尔体积化学势的差值, 因此标准态作为一个体系, 也是要减去作为基准的标准态水的偏摩

尔体积化学势, 其差值自然为零(即标准态减去标准态), 因此标准态水的水势根据水势的定义也就自然为零, 不需要再人为地规定为零。

1.4 水的化学物理特性和水在植物生命活动中的重要性

补充了水的化学物理特性的简要介绍, 同时对关于水在植物生命活动中的重要性进行了补充, 特别是水对于维持生物脂双层膜结构的重要性, 即当细胞含水量低于20%时, 细胞的脂双层膜系统将崩溃, 膜脂类分子重排形成接近6面体的柱状结构。由于主教材的字数和篇幅所限, 这部分内容放在了数字课程知识拓展部分供参考。

另一方面, 不仅是水分的有或无对于植物有极大的重要性, 而且水分可利用量的多少也对植物的很多方面有决定性的影响, 例如对于各种植物在地球上的分布, 对于植物的生长、发育和代谢途径和次生代谢物质的积累, 对于农林植物产品的产量和质量, 对于各地区的植被类型(vegetation type, 如荒漠植被和雨林植被)的形成和群落结构, 对于同一种植物的生态型(ecotype)等的影响。第8版加进了这些内容。为便于学生了解, 增加了同一地区沙漠和湿地生长的芦苇的生态型的差异的照片。

1.5 渗透压和渗透势

重新引入了渗透压的概念, 原因一是透过半透膜的渗透作用产生的直接效应是渗透压; 二是渗透压和渗透势并不总是简单的正负号相反, 绝对值相等的关系, 而是只有当半透膜是理想半透膜的情况下这个关系才能成立(因此简短引入和介绍了半透膜的反射系数概念); 三是其他学科广泛使用的是渗透压, 作为基本知识需要学生了解这个概念。除此之外, 渗透势和渗透压还有其他不同, 即渗透势本身不依赖于半透膜的存在, 如比较计算含有不同溶质浓度的溶液和不同相对湿度的大气的水势和渗透势的水分交换平衡, 而渗透作用和渗透压的产生的前提是必须有半透膜的存在。

根据学生的反馈, 为避免过度强调液泡的作用对学生的误导, 教材里补充了一点, 即在植物的每一个细胞内, 液泡膜外没有类似细胞壁的结构所形成的膨压, 因此尽管细胞质和液泡的成分相

差极大,但由于液泡膜两侧水分交换导致的渗透平衡,使细胞质和液泡具有相同的渗透势,压力势和水势。进入细胞的溶质或离子无论是滞留在细胞质还是进入液泡,都将成为增加整个细胞渗透势的一部分,并不是只有进入液泡才能增加细胞膨压。对于并且没有液泡发育或液泡很小的幼嫩细胞,也是体相水占绝大部分,其衬质势可以忽略。因此在分析植物细胞的水势时不需要特别强调进入液泡,因为它和细胞质等渗并且两者都是细胞体积的一部分。

1.6 细胞的水势、渗透势、压力势和体积的关系

关于细胞的水势、渗透势、压力势和体积的关系问题。这部分内容虽然不很复杂,但要用一个比较简单的图向学生展示却并不容易。国内除了个别教材(武维华2018; 蔡庆生2014)使用了Taiz和Zeiger (2010)的教材第5版中的图(图1)以外,大部分教材(李合生2012; 王三根2013; 孟庆伟和高辉远2017; 苍晶和李唯2017; 王宝山2018)都在这里用到了这张经典的示意图即第7版(潘瑞炽2012)中的图1-4 (图2)。

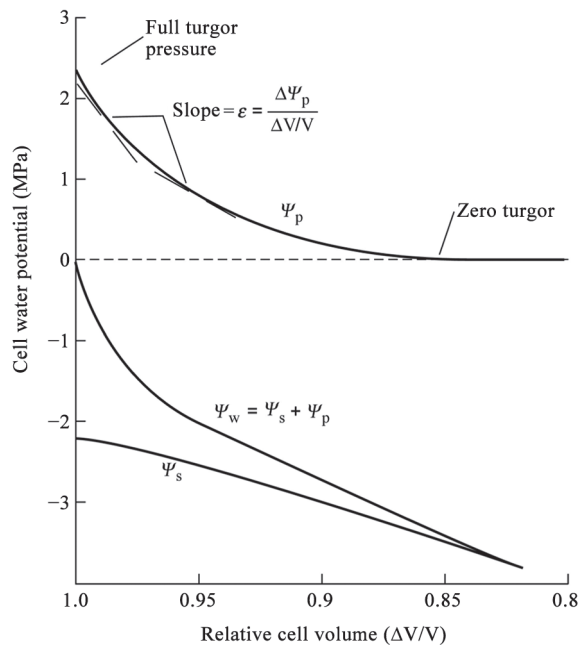


图1 植物细胞的水势-体积关系图

Fig.1 Relation between cell water potential and relative cell volume

本图引自Taiz和Zeiger (2010)一书。

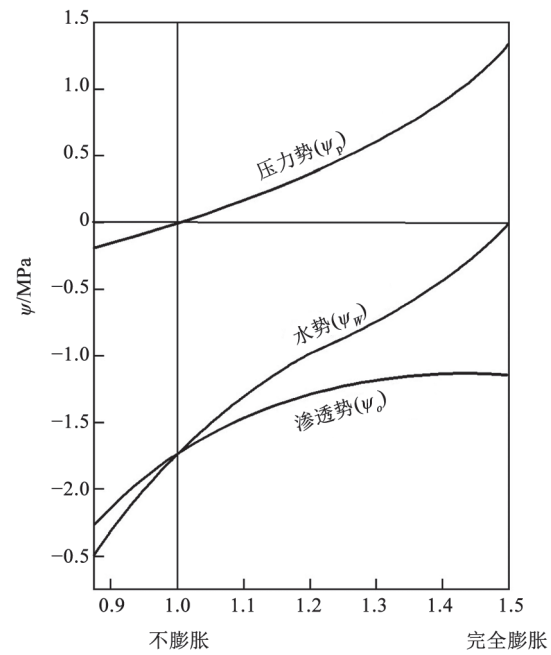


图2 植物细胞的水势-体积关系图

Fig.2 Relation between cell water potential and relative cell volume

本图引自潘瑞炽(2012)一书。

但是第7版的图1-4 (图2)本身存在一些较大的问题。第一,这是一个半定量的图,半定量的图在国内外研究和发表时早已不再使用,国外的主要教材也早已不用这个经典的图。第二,图中细胞从膨压为零的质壁分离临界点到完全膨胀体积增大到1.5倍,完全是根据想象绘制的,而真实的细胞壁的可伸缩性(弹性)很小,特别是有膨压后弹性更小,使用这个图容易给学生造成细胞壁有很大的可伸缩性的错觉。第三,如果细胞体积增大1.5倍,那么图中渗透浓度(渗透势)的变化量和曲线形状也都不对。同时,这张图所表达的细胞压力势、渗透势、水势和体积的关系分为3条曲线,这对学生来说也并不是很容易整合在一起形成一个植物细胞水势变化的图景来理解。

另一方面,即使是Taiz和Zeiger (2010)的教材第5版的这个图(图1)也仍然存在较大的问题。首先,细胞的压力势、渗透势和水势仍然是3条曲线表达,横坐标的体积变化仍然是示意性的曲线,而不是真正的实验测定曲线。其次,这个图还涉及

到一些物理学上的术语如体积弹性模量等内容,加上细胞的弹性模量不是恒量,而是随细胞的吸胀程度迅速增加,这些都增大了学生理解的难度和教学的难度。Taiz等(2014)最新的《植物生理和发育》第6版也更换了此图(他们可能也注意到了这个问题)。

经过反复考虑,作者决定在第8版中采用植物水分生理研究中常用的细胞压力-体积曲线,或称P-V曲线(图3)来代替这一图示。虽然压力-体积曲线本身很直观,然而由于变量之间的数学关系,常规的压力-体积曲线中纵坐标值不得不采用水势的倒数。这样的曲线如果不加处理直接用于教材,以水势的倒数为纵坐标对学生来说也不容易理解。因此作者在通常的压力-体积曲线的所有水势的倒数值的的数据点上添加了对应的水势值,这样期望学生能对细胞脱水过程中细胞的水势-膨压-渗透势-体积关系能有简单直观的了解。同时,P-V曲线也是植物压力室技术出现以后发展出来的一个重要的研究方法,向学生介绍P-V曲线的知识也能顺便扩大学生的知识面。这样改写的效果如何还有待于验证。

图3的讲解要点是注意有膨压时的区间水势下降约0.95 MPa (-0.15至-1.1 MPa)时组织(即全体

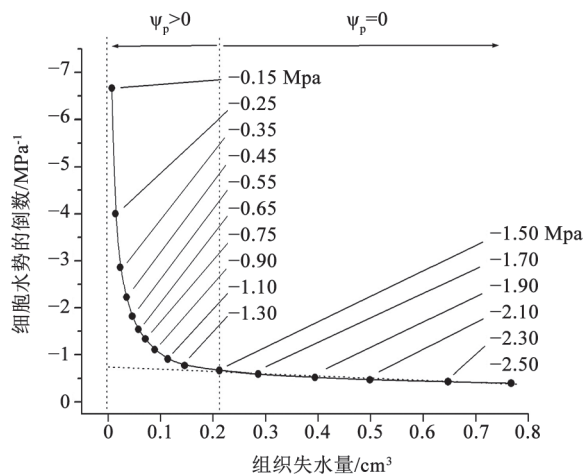


图3 植物细胞的水势-体积关系图

Fig.3 Relation between cell water potential and relative cell volume

本图引自王小菁(2019)一书。

细胞)的失水量仅0.1 cm³,而在膨压为零的区间水势下降约1 MPa (-1.5至-2.5 MPa)时组织(全体细胞)的失水量为0.57 cm³。如果课时允许,教师也可以介绍更多的关于P-V曲线的原理和参数的意义(参考数字化教材)。由于教材字数和篇幅所限,关于P-V曲线的更详细的介绍放在了数字课程知识拓展部分供学生参考。

1.7 关于细胞的水势的计算

由于字数限制,新版删除了第7版中关于不同细胞的水势关系、水分迁移方向的计算和相关的图(第7版的图1-5),主要是考虑到这里属于一般性描述不包含知识点,计算也简单不需要花费时间和版面。这里简单补充介绍了植物根系的升水(hydraulic lift)作用。

1.8 蒸腾拉力、内聚力学说和空化作用

为便于学生理解,第8版对蒸腾拉力的产生机理和内聚力学说和空化作用进行了更详细的展开。首先,蒸腾拉力是由毛细作用产生的。当叶片气孔下腔的叶肉细胞表面的水分蒸发时,将在叶肉细胞的细胞壁的亲水微孔中产生无数个弯月面。随着蒸腾作用的继续,如果细胞失去的水分没有及时得到补足,这些水的弯月面将在细胞壁的微孔中下降,通过毛细作用产生很大的负压或张力,并经过叶肉细胞传递到叶片和整个植物的木质部导管直到根部,成为根系的水分吸收动力。虽然蒸腾拉力的能量来自太阳的热能,但是如果没有毛细作用,水分吸收热能只会引起水分蒸发(比如烧杯中的水)而不会转换成蒸腾拉力这样的机械拉力。其次,处在低于真空的负压下的液态水是亚稳态(为避免过多的物理术语教材改称为危险的状态),会随时因为各种环境因素导致空化引起导管分子栓塞。这些环境因素包括低于真空的负压力(绝对值越高越危险)、高频声波或振动、因太阳局部照射或气温升高导致的导管溶液中的气体溶解度降低使气体逸出形成微小气泡、风导致的枝条或茎的形变引起木质部导管变形、结冰产生的气化种子(微小气泡)等。

1.9 植物体内水分的远距离运输

为使学生对植物体内水分运输的图景和高大树木树冠叶片的水分状况有大概的了解,第8版对

植物体内水分的远距离运输进行了展开, 根据泊肃叶定律, 当毛细管两端的压力差和其他参数不变时, 通过毛细管的流量与毛细管的半径的4次方成正比, 因此直径较大的导管对水分远距离运输起着主导作用, 半径较小的导管对水分运输的贡献相对很小, 毛细管半径每增大一倍, 流量将增大到原来的16倍(2^4 倍), 半径增加2倍, 流量增大到原来的81倍(3^4 倍), 以此类推。以高大的树木北美红杉作为远距离运输的例子, 树冠顶部的叶片由于运输距离遥远并且阻力很大, 加上木质部导管中水柱的巨大的高度差通过重力所产生的压力势差, 致使顶部叶片和基部叶片长期存在很大的水势差, 顶部叶片由于长期处于低水势形态发育发生重大改变。树冠基部2 m处的叶片形态类似于水杉, 而树冠顶部112 m处的叶片呈现出类似荒漠植物柽柳的鳞片状形态。这也是植物体内的水分运输和水分状况限制植物生长高度的一个例子。

1.10 水的偏摩尔自由能和偏摩尔体积的教学

水的偏摩尔自由能是其他条件(温度、压力、体系内组分)不变时体系中每增加或减少一摩尔水所引起的自由能改变, 而一般的有限体系如果增加或减少一摩尔水必然引起体系内组分的改变, 因此这里是指无穷大的体系, 或体系足够大, 增加或减少一摩尔水引起体系内组分的改变量相对很小, 小到可以忽略不计的体系。水的偏摩尔体积概念也是这样。

1.11 蒸腾比率

关于蒸腾比率(transpiration ratio, TR), 国内外的表达普遍比较混乱, 这点已经有人指出(康宗利等2018), 有的是指植物蒸腾作用失去的 H_2O 的摩尔数与光合作用中固定的 CO_2 摩尔数的比值。也有人用植物蒸腾作用失去的 H_2O 的克数与光合作用中固定的 CO_2 克数的比值, 或用植物蒸腾作用失去的 H_2O 的克数与光合作用生成的干物质的克数的比值。因此改写时将这些都列出, 并提醒注意。

1.12 图表的增减

为配合改写或修改的内容, 图表部分也有了一些改动, 这些改动包括: 增加了大气湿度和大气水势的关系图(第8版中的图1-1), 增加了沙漠和湿地芦苇的不同生态型的照片(第8版中的图1-2), 增

加了叶片的吐水和茎伤流的照片(第8版的图1-9); 更换了第7版中渗透压产生的示意图(图1-3), 更换了第7版的关于细胞水势-体积关系的图1-4 (第8版对应的图为图1-6), 更换了第7版中水分在根部径向运输途径的图1-7 (第8版对应的图为图1-8); 保留了第7版中的图1-1 (在第8版中对应的图为图1-4), 保留了第7版的图1-9 (第8版对应的图为图1-11); 保留了第7版中的图1-13 (第8版对应的图为图1-13); 删除了第7版中的图1-5、图1-11和图1-12; 第7版中的图1-2、图1-6、图1-8和图1-10则都经过了不同程度地修改后保留。

2 期望能引导学生思考和分析的内容

为了引导学生对所学内容进行思考和分析而不是仅仅背诵记忆这一章的内容, 第8版中除了前面提到的衬质势的分析外, 还增加了其它的一些思考分析内容(部分在主教材, 部分在数字课程中)。

2.1 水分运输的共质体途径

关于水分在根部的径向运输途径中的共质体途径的问题。共质体途径是指水分以细胞质基质形式经过胞间连丝从一个细胞直接流向到另一个细胞的细胞质, 即胞浆的流失。在连续的蒸腾过程中, 由于共质体途径涉及到细胞质基质连续不断地从一个细胞流向另一个细胞的单方向迁移运输(上游的细胞不断地流失细胞质基质), 这种运输显然是不可持续的, 因此共质体途径的运输与植物体内流量巨大的蒸腾流相比没有实质意义(见主教材)。

2.2 根压和盐离子浓度的关系

较大的根压的产生意味着根木质部溶液有较高的盐离子浓度。如果这样的溶液被连续不断地输送到植物叶片, 溶液中的水分通过持续的蒸腾散失, 但溶液中的盐离子却连续不断地沉积留在叶片, 对叶片将是致命的, 即使是泌盐植物叶片能接受的盐的量也是有限的。因此根压的大小是有限度的(见主教材)。

2.3 水分蒸发和土壤盐渍化

在土壤表面也有与叶片蒸腾类似的过程, 土壤溶液中的水分在地表蒸发, 然后通过毛细作用上升补充到地表的水溶液水分蒸发后会连续不断

地将盐分留在地表积累,导致浅层土壤盐渍化。河水灌溉也有同样问题,如果降水稀少无法像层析作用那样对表层土壤中的盐分经常向下淋洗就会导致浅层土壤盐渍化(见主教材)。

2.4 水分越膜的主动运输问题

由于细胞膜对水的高通透性,水的主动运输将变得没有意义,因为如果膜上有“水泵”或“水分子泵”,那么水在泵进细胞后将立即渗漏出细胞外(类似于向一个竹篮子里泵水),因此细胞只能保持由渗透势和压力势组成的水势平衡所能维持的那些水分。即主动运输只能针对不容易透过细胞膜的物质才有意义(见数字课程)。

2.5 茎的结构对根压的限制

由于植物的地上部分的茎没有内皮层和凯氏带的结构,木质部导管壁能够渗水透水,如果根压很大,水分在到达很高的树冠前会从茎侧面渗漏,这也是限制植物根压的因素。这一问题放在了主教材的思考题部分。

2.6 干燥种子的水势

干燥种子的水势取决于干燥时与种子平衡的大气湿度,不是固定的负100 MPa(这个水势大约对应于48%的相对湿度),因此删除了第7版相关的表述,干燥种子的水势可以由学生根据种子干燥时的大气湿度计算。

2.7 气孔运动机理假说的合理性分析(见数字课程)

关于气孔运动有多种假说,机理都涉及到保卫细胞渗透物质浓度的调节变化。这些假说认为,导致气孔张开的保卫细胞渗透物质浓度的提高主要有4条途径:一、保卫细胞对钾离子的大量吸收,以及平衡钾离子电荷所需要的Cl⁻吸收和苹果酸大量合成;二、淀粉水解变成蔗糖;三、保卫细胞通过碳固定和光合作用合成蔗糖;四、保卫细胞从细胞间隙(质外体)吸收叶肉细胞产生的蔗糖。

2.7.1 关于途径一的分析

1968年,德国的Fischer发现照光时,漂浮于KCl溶液表面的蚕豆叶表皮的保卫细胞中K⁺浓度显著增加,最高可增加500 mmol·L⁻¹,这个浓度加上其伴随的负离子,可以产生超过-2 MPa的渗透势下降,导致保卫细胞吸收水分膨胀,气孔张开。在其他的一些研究中(武维华2018),不同植物叶片

的保卫细胞的K⁺浓度气孔从闭合时的100 mmol·L⁻¹,增加到气孔张开时的400~800 mmol·L⁻¹,细胞内K⁺浓度增加300~700 mmol·L⁻¹。由于保卫细胞的直接微环境是包围它们的细胞壁溶液,因此内K⁺浓度的增加应该是从细胞外的细胞间隙溶液吸收的。

首先,由于植物的薄壁细胞的细胞壁厚度很小,因此细胞壁中的细胞间隙溶液的体积相对细胞内体积也比较小。有研究报道(Grignon和Sente-nac 1991),细胞间隙溶液(细胞壁溶液)体积一般低于5%,很少超过5%,即使按10%计算,由于细胞间隙溶液体积是细胞内溶液体积的10%,这时根据Fischer的实验,保卫细胞外的细胞间隙溶液这时候至少需要储存有10倍高浓度即5 000 mmol·L⁻¹的钾离子。而根据其他的实验,保卫细胞外的细胞间隙溶液这时候至少需要有3 000~7 000 mmol·L⁻¹的钾离子存储,同时需要有维持电荷平衡所需的5 000 mmol·L⁻¹或3 000~7 000 mmol·L⁻¹的酸根离子存储(如果没有酸根离子只有氢氧根离子来平衡钾离子的电荷将是灾难性的超强碱性),这样细胞间隙溶液将有10 000 mmol·L⁻¹或6 000~14 000 mmol·L⁻¹的高得惊人离子浓度。细胞外如果有这么高浓度的钾盐溶液,那么保卫细胞不仅会迅速高度脱水,而且可能是细胞的致死浓度。

其次,一般认为驱动K⁺进入细胞膜的动力是细胞膜上的质子泵将质子(实际是水合氢离子)泵出细胞形成的外正内负的膜电位差。如果如此大量的钾离子被运输进入细胞,也将需要巨量的氢离子被运输到细胞膜外。已有的研究表明,质子泵引起的膜电位变化约为50 mV,根据能斯特方程相当于pH值升高0.85,如果开始时细胞内外是中性的,那么相当于细胞外的氢离子浓度从10⁻⁷升高到10^{-6.15} mol·L⁻¹,如果只是简单的膜电位差引起的钾离子进入细胞,以如此低浓度的氢离子的电荷交换高出好几个数量级浓度的钾离子(即5 000 mmol·L⁻¹或3 000~7 000 mmol·L⁻¹)也是不可思议的。如果是动态反复的钾离子被泵入细胞的过程,那么需要氢离子伴随着钾离子返回细胞重新被泵出的循环机制。同时,由于离子泵运输的效率比离子通道低3个数量级即1 000倍左右,气孔的开闭往往仅仅需

要1~2 min, 在如此短的时间内通过离子泵高速转运如此超大量的氢离子或钾离子都是不可思议的。

另一方面, 为平衡钾离子的电荷, 细胞中需要有相应浓度的酸根离子。一般来说, 氯离子在植物细胞中浓度都很低, 几百毫摩尔的氯离子进入细胞是不可思议的, 细胞间隙溶液中储备几千毫摩尔的氯离子更是不可思议。但是如果氯离子含量很低, 那么绝大部分的离子平衡就需要通过合成苹果酸来解决, 由于气孔的开闭最快时只需要1~2 min, 在这样短的时间内迅速合成几百毫摩尔浓度的苹果酸, 不仅不可能, 细胞内也没有这么大的供合成苹果酸所需要的底物。同时, 由于苹果酸属于弱酸, $\text{H}_2\text{Ma} \leftrightarrow \text{H}^+ + \text{HMa}^-$ (Ma为苹果酸根) 的电离常数 $K_1 = 1.4 \times 10^{-3}$, 要维持细胞内的pH值接近中性需要比钾离子浓度更加高得多的苹果酸浓度。

因此, 一些关于钾离子的离体实验结果可能并不适合用来直接解释保卫细胞的渗透调节作用。究竟 K^+ 在气孔开闭中起到多大的作用还有待于进一步的深入研究。

2.7.2 关于途径二的分析

途径二是细胞内的淀粉水解变成蔗糖。高分子物质降解确实能够引起细胞渗透势的巨大变化。例如土豆和木薯淀粉的聚合度大约为3 000 (即3 000个葡萄糖聚合而成), 那么1毫摩尔的淀粉水解成葡萄糖渗透浓度将变成3 000毫摩尔, 如果变成蔗糖渗透浓度将变成1 500毫摩尔, 这些都变化都能引起细胞渗透势的大幅度改变。但是, 如果气孔的开闭最快时只需要1~2 min, 保卫细胞是否在如此短的时间内水解和转化出几百毫摩尔浓度的蔗糖? 另外淀粉水解成葡萄糖比生成蔗糖更简单更快, 渗透势变化也更快, 为什么保卫细胞要把葡萄糖转化成渗透效率低一倍的蔗糖, 并且消耗更多的时间和能量? 淀粉水解转化成蔗糖在气孔开闭中起到多大的作用可能也有待于进一步的深入研究。

2.7.3 关于途径三的分析

途径三是保卫细胞通过碳固定和光合作用合成蔗糖。从蒸腾比率来看, C_3 植物蒸腾作用失去的 H_2O 的摩尔数与光合作用中固定的 CO_2 摩尔数的比值一般为400, C_4 植物一般为150。由于合成1 mol

蔗糖需要固定12 mol的 CO_2 , 因此 C_3 植物合成1 mol蔗糖的蒸腾比率为 $400 \times 12 = 4\ 800$, 即每蒸腾4 800 mol水才能合成1 mol的蔗糖。如果气孔开放需要前面所说的 $500 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的钾离子及其伴随的负离子即 $1\ 000 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, 那么细胞要达到 $1\ 000 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的蔗糖浓度就需要蒸腾55.6倍细胞自身体积的水。假定钾离子溶液的活度系数为0.8, 等渗的蔗糖浓度为 $800 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, 也需要蒸腾掉44.4倍细胞自身的体积。即使是按 C_4 植物的蒸腾比率计算也需要蒸腾掉16.6倍自身的体积。

如果按另一种算法, 典型的 C_3 植物每产生1 g有机物大约要消耗500 g的水分(潘瑞炽2012; 武维华2018), 那么制造每1 L含342 g蔗糖的溶液就需要消耗171 L的水, 即保卫细胞需要蒸腾掉171倍细胞自身的体积。

由于气孔的开闭往往只需要1~2 min, 保卫细胞在1~2 min的时间里蒸腾掉相当于自身体积十几倍或几十倍, 甚至一百多倍的水又从紧邻的细胞吸收自身体积十几倍或几十倍, 甚至一百多倍的水, 显然是不可能的。从另一个方面看, $1\ 000 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的蔗糖溶液相当于含糖34.2%的溶液, $800 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的蔗糖溶液相当于含糖27.4%的溶液, 而哈密瓜的最高含糖量记录仅仅为21%。

2.7.4 关于途径四的分析

途径四是保卫细胞从细胞间隙(质外体)吸收叶肉细胞产生的蔗糖。这里的问题和途径一类似, 细胞间隙(质外体)如何能够储存足够细胞大幅度改变渗透势的数千毫摩尔浓度的蔗糖? 细胞间隙如果有如此高浓度的蔗糖, 会对细胞造成什么样的渗透胁迫? 如此大量的蔗糖如何在1~2 min的时间内快速转运进入细胞?

从上面的分析看, 关于气孔调节的机理的假说还存在各种问题, 还需要进一步的深入研究。因此相对于第7版, 第8版精简了这部分内容只做了简要的介绍。

3 结束语

第8版第一章的改写得到了多位学者的帮助。由于作者水平所限, 并且第一次参加教材编写, 错误和不当之处还望同行和相关专家尽可能予以批

评指正, 如果有机会再版, 这些宝贵的批评意见必将起到重要的改进作用。

参考文献(References)

- Cai QS (2014). *Plant Physiology*. 2 nd ed. Beijing: China Agricultural University Press, 55 (in Chinese) [蔡庆生主编(2014). 植物生理学. 北京: 中国农业大学出版社, 55]
- Cang J, Li W (2017). *Plant Physiology*. Beijing: Higher Education Press, 52 (in Chinese) [苍晶, 李唯主编(2017). 植物生理学. 北京: 高等教育出版社, 52]
- Grignon C, Sentenac H (1991). pH and ionic conditions in the apoplast. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 42: 103–128
- Kang ZL, Wang XL, Feng YL (2018). Discussion about the measurements of transpiration. *Plant Physiology J*, 54 (11): 1678–1680 (in Chinese with English abstract) [康宗利, 王显玲, 冯玉龙(2018). 关于蒸腾作用指标的探讨. 植物生理学报, 54 (11): 1678–1680]
- Li HS (2012). *Contemporary Plant Physiology*. 3 rd ed. Beijing: Science Press, 35 (in Chinese) [李合生主编(2012). 现代植物生理学. 第3版. 高等教育出版社, 35]
- Meng QW, Gao HY (2017). *Plant Physiology*. 2 nd ed. Beijing: China Agriculture Press, 12 (in Chinese) [孟庆伟, 高辉远主编(2017). 植物生理学. 第2版. 中国农业出版社, 12]
- Pan RC (2012). *Plant Physiology*. 7 th ed. Beijing: Higher Education Press, 9–31 (in Chinese) [潘瑞炽主编(2012). 植物生理学. 第7版. 北京: 高等教育出版社, 9–31]
- Taiz L, Zeiger E (2010). *Plant Physiology*. 5 th ed. Sunderland, Massachusetts U.S.A: Sinauer Associates Inc. Publishers, 67–81
- Taiz L, Zeiger E, Moller IM, Murphy A (2014). *Plant Physiology and Development*. 6 th ed. Oxford University Press, 83–118
- Wang BS (2017). *Plant Physiology*. 3 rd ed. Beijing: Science Press, 4–32 (in Chinese) [王宝山主编(2018). 植物生理学. 第3版. 北京: 科学出版社, 4–32]
- Wang SG (2013). *Plant Physiology*. 3 rd ed. Beijing: Science Press, 50–72 (in Chinese) [王三根主编(2013). 植物生理学. 第3版. 北京: 科学出版社, 50–72]
- Wang XJ (2019). *Plant Physiology*. 8 th ed. Beijing: Higher Education Press, 10–32 (in Chinese, and in press) [王小菁主编(2019). 植物生理学. 第8版. 北京: 高等教育出版社, 10–32]
- Wu WH (2018). *Plant Physiology*. 3 rd ed. Beijing: Science Press, 36–61 (in Chinese) [武维华主编(2018). 植物生理学. 第3版. 北京: 科学出版社, 36–61]

On the revision of chapter one in 8 th edition of textbook “*Plant Physiology*” edited by PAN Rui-Chi

ZHU Jian-Jun*

College of Life Sciences, Ludong University, Yantai, Shandong 264025, China

Abstract: The revised main points in chapter one in the renewed edition of textbook “*Plant Physiology*” by PAN Rui-Chi were illustrated. Those points included the replacement of some of the figures such as the cell volume-water potential curve; issues about the matric potential being confined only to the thin layer of adsorbed water rather than the bulk water (free water); the non-sustainability of the symplastic pathway of water transport, where in the flow is negligible compared with the transpiration flow in plant roots; the rationality of the contemporary hypothesis on the mechanisms of stomata opening.

Key words: water relations of cells; matric potential; symplastic pathway; root pressure; guard cells

Received 2019-01-24 Accepted 2019-02-21

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

*Corresponding author (agars@126.com).