

植物水分调节对策：等水与非等水行为

罗丹丹 王传宽* 金 鹰

东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

摘 要 水分是植物存活、生长和分布过程中的必需资源, 阐明植物对干旱的应对和调节机制, 是植物生理生态学和全球变化生态学的重要研究命题。植物对不同气候与土壤水分条件的长期适应会形成由一整套相关联的性状组成的水分调节策略, 其中等水和非等水调节行为是两种典型的水分调节对策。区分并阐明植物的水分调节对策及其机制, 不但在干旱地区植物育种、植被修复等实践中有广泛的应用前景, 而且可为构建更精确的植被动态模型和预测气候变化情景下植被分布提供科学基础。该文首先阐述了等水和非等水调节行为的定义及3种定量分类方法: (1)基于气孔导度与叶水势的关系; (2)基于气孔导度与水汽压亏缺的关系; (3)基于黎明前叶水势与中午叶水势的关系。之后, 从水力和碳经济性性状两个方面比较分析了两种水分调节对策植物的种间差异。综合分析植物水分调节机制发现, 水力信号与化学信号的相互作用是植物水分调节行为的主控因素。最后提出3个亟待开展研究的问题: (1)针对不同地区开展植物水分关系相关性状的测定, 寻求可靠且普适的植物水分调节对策分类方法。(2)探索植物水分调节对策与水力、形态、结构、功能等性状之间的关联性, 为改进植被动态模型提供可靠的参数。(3)加深理解不同时空尺度上植物水分调节过程, 揭示植物对环境胁迫(尤其是干旱)的响应和适应机制。

关键词 干旱胁迫; 木质部栓塞; 气候变化; 气孔调节; 水力失衡; 植物性状

引用格式: 罗丹丹, 王传宽, 金鹰 (2017). 植物水分调节对策: 等水与非等水行为. 植物生态学报, 41, 1020–1032. doi: 10.17521/cjpe.2016.0366

Plant water-regulation strategies: Isohydic versus anisohydric behavior

LUO Dan-Dan, WANG Chuan-Kuan*, and JIN Ying

Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract

Water is a vital resource for plant survival, growth and distribution, and it is of significance to explore mechanisms of plant water-relations regulation and responses to drought in ecophysiology and global change ecology. Plants adapt to different climates and soil water regimes and develop divergent water-regulation strategies involving a suite of related traits, of which two typical types are isohydric and anisohydric behaviors. It is critical to distinguish water-regulation strategies of plants and reveal the underlying mechanisms for plant breeding and vegetation restoration especially in xeric regions; and it is also important for developing more accurate vegetation dynamic models and predicting vegetation distribution under climate change scenarios. In this review, we first recalled the definitions of isohydric and anisohydric regulations and three quantitative classification methods that were established based on the relationships (1) between stomatal conductance and leaf water potential, (2) between stomatal conductance and vapor pressure deficit, (3) between predawn and midday leaf water potentials. We then compared the two water-regulation strategies in terms of hydraulics and carbon-economics traits. We synthesized the mechanisms of plant water-regulation and found that the interaction between hydraulic and chemical signals was the dominant factor controlling plant water-regulation behavior. Last, we proposed three promising aspects in this field: (1) to explore reliable and universal methods for classifying plant water-regulation strategies based on extensive investigation of the traits related with plant water-relations in various regions; (2) to explore relationships between plant water-regulation strategies and traits of hydraulics, morphology, structure, and function in order to provide reliable parameters for improving vegetation dynamic models; and (3) to deeply understand the processes of plant water-regulation at different spatial and temporal scales, and reveal mechanisms of plants' responses and adaption to environmental stresses (especially drought).

Key words drought stress; xylem embolism; climate change; stomatal regulation; hydraulic failure; plant trait

Citation: Luo DD, Wang CK, Jin Y (2017). Plant water-regulation strategies: Isohydic versus anisohydric behavior. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1020–1032. doi: 10.17521/cjpe.2016.0366

收稿日期Received: 2016-11-29 接受日期Accepted: 2017-05-31

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: wangck-cf@nefu.edu.cn)

随着全球气候变化的加剧, 极端气象事件频发、气温升高、降雨格局变化等导致持续严重的干旱, 使植物生产力下降、森林大面积死亡(Meinzer *et al.*, 2014)。为此, 干旱诱导的植物死亡机制研究备受关注。近期人们提出了树木死亡的3种可能机制假说, 即碳饥饿、水力失衡、抗病虫害能力下降(McDowell *et al.*, 2008), 但对它们的相对重要性及相互作用关系尚无明确结论(McDowell *et al.*, 2013; Mencuccini *et al.*, 2015)。因此, 阐明植物对干旱的应对和调节机制, 对于理解和预测全球变化背景下植物生存、生长及分布有着重要意义。

植物对水分限制的响应和调节机制很复杂, 其中气孔调节是通过控制水分运输和叶片蒸腾来防止木质部栓塞的最重要机制(Martínez-Vilalta *et al.*, 2014)。气孔既是植物光合作用 CO_2 固定的入口, 又是蒸腾作用水分散失的出口, 在平衡优化植物光合与蒸腾关系中发挥着重要作用(范嘉智等, 2016)。在干旱胁迫时, 植物根系至叶片水分运输中的低阻通路——木质部的导管会产生栓塞, 使植物水力导度(K)下降、水分运输受阻。在这种情况下, 有些植物的气孔响应敏感, 可通过迅速关闭气孔来维持一定的水势, 光合速率也随之降低, 这常被称为气孔的等水调节行为(isohydric behavior); 相反, 另一些植物的气孔仍能维持一定的开度, 以维持较高的光合速率, 这即为气孔的非等水调节行为(anisohydric behavior)。植物气孔的行为除了受植物内因控制之外, 还受土壤水分状况、大气水汽压亏缺(VPD)等的影响, 进而限制植物的气体交换(Tardieu & Simonneau, 1998; Domec & Johnson, 2012)。在土壤-植物-大气连续体(SPAC)中, 气孔和水力运输系统将土壤和叶片紧密联系在一起(Brodribb & Jordan, 2008)。植物响应于土壤含水量和 VPD 的变化而调节其气孔保卫细胞和相邻上皮细胞的膨压, 进而改变孔径大小(Rogiers *et al.*, 2012)。

在上述内外因的联合作用下, 不同植物针对干旱胁迫会在水分调节对策、水力响应、耐旱性等方面形成不同的应对策略, 表现出其水分调节对策与形态学(如叶片厚度)、解剖学(如木材密度)、生理学(如 K 、光合速率)、生态学(如物候)等性状之间存在一定的关联性(Braga *et al.*, 2016)。生长在干旱环境中的植物通常有抗空穴化能力强、气孔调节力强、边材水容大、落叶、根深、枝干可营光合作用等特

征(Pivovarovoff *et al.*, 2016)。Lachenbruch和McCulloh (2014)报道, 植物木质部密度与 K 负相关, 而与抗栓塞能力正相关。Martínez-Vilalta等(2014)也发现气孔导度(G_s)与叶水势(Ψ_L)高度相关, 并通过调节木质部水势差降低空穴化的概率。因此, 为了理解植物碳-水耦合机理过程(范嘉智等, 2016)、评价预测植物及其群落对气候变化的响应, 迫切需要开展植物的水分调节对策及其机理研究。为推进该领域研究进展, 本文综述植物等水与非等水调节行为的概念及定量分类方法; 在此基础上, 比较分析这两种植物水力调节对策的性状差异; 之后阐述植物应对干旱的水分调节机理; 最后指出该领域值得关注的研究问题。

1 等水与非等水调节行为的概念及定量分类

气孔敏感性差异决定植物在干旱胁迫时采取不同的水分调节对策。等水(调节行为)植物随环境条件变化而调节气孔开闭, 其气孔调节严格, 在 VPD 增加或土壤水势(Ψ_S)下降时, 其蒸腾速率(T_t)受限, 使最小 Ψ_L 维持相对恒定。相反, 非等水植物的气孔对环境变化不太敏感, 其 Ψ_L 随环境波动而变化, 在干旱胁迫时, 其气孔不会立刻关闭, 而是继续进行气体交换, 其 Ψ_L 随 VPD 的增加而降低(Tardieu & Simonneau, 1998; 张彦群和王传宽, 2008; Klein & Niu, 2014)。

然而, 理论上的等水和非等水调节行为仅分别代表了自然界中植物气孔调节行为谱中的两种极端情形。真正的等水调节对策代表被动的气孔调节, 直接反映叶片水分状况和大气蒸发需求变化(如某些蕨类); 而真正的非等水调节植物是几乎没有气孔调节的原始植物(如苔藓); 它们在现实环境变化中很难维持(McAdam & Brodribb, 2012)。纵观以往对植物水分调节对策的分类, 概括起来有3种定量分析方法: (1)基于 G_s 与 Ψ_L 的关系; (2)基于 G_s 与 VPD 的关系; (3)基于黎明前叶水势(Ψ_{PD})和中午叶水势(Ψ_{MD})的关系。

1.1 基于气孔导度与叶水势关系的水分调节对策分类

Fisher等(2006)基于 G_s 与 Ψ_L 之间的关系来划分亚马孙森林植物的水分调节对策, 其中的关键是针对特定物种构建 G_s 和 Ψ_L 关系曲线。 G_s 变化包含了叶表面气孔密度、气孔孔径、气孔开闭程度等3个因素;

Ψ_L 主要受VPD和土壤水势(Ψ_S , 常被认为等同于 Ψ_{PD})的影响。不同植物最大 Ψ_L 很接近(均波动在0到-1 MPa之间), 而其 Ψ_L 范围主要受最小 Ψ_L 影响。因此, 在构建 G_s 与 Ψ_L 关系曲线时, 要注意两点: (1)需要在变化范围较大的VPD和土壤含水量下测量, 以便获取较大的 Ψ_L 范围及对应的 G_s ; (2)因为 G_s 除了对 Ψ_L 变化高度敏感之外, 还受到CO₂浓度、空气温度、光照等环境因子的影响, 因此, 在测定时须尽可能排除其他因素的干扰。根据测定结果拟合 G_s - Ψ_L 关系模型, 并以此计算 G_s 占最大气孔导度25%时的 Ψ_L 值; 然后根据此 Ψ_L 值的大小, 对物种进行排序分类。Klein和Niu (2014)通过分析全球66种植物的气孔敏感性和 Ψ_L 之间的关系, 拟合出最佳水力调节模型, 发现植物水分调节对策是一个连续体, 并非简单地划分为两类。应该指出的是, 此分类方法因受到周围环境控制困难和实验结果普适性的限制而有局限性。

1.2 基于气孔导度与水汽压亏缺关系的水分调节对策分类

Oren等(1999)在边材阻力可忽略、水容影响恒定的假定条件下认定, 土壤至叶片的液流量(J_s)与叶蒸腾速率(T_r)相等, 从而得出公式: $J_s = T_r = G_s \times VPD$; 由此推出 G_s 、VPD、 K 、 Ψ_S 与 Ψ_L 之间的水势差($\Delta\Psi$)的关系为: $G_s = \frac{1}{VPD} \times K(\Delta\Psi)$ 。据此, 他们预测植物 $\Delta\Psi$ 的3种理想变化状况对 G_s 的影响为: (1)完全等水行为: Ψ_L 和 Ψ_S 的相对变化量趋近于0, 且 $\Delta\Psi$ 值随干旱程度的增加逐渐减少; (2) Ψ_L 和 Ψ_S 的相对变化量为1, $\Delta\Psi$ 保持恒定; (3)非等水行为: Ψ_L 和 Ψ_S 的相对变化量大于1, $\Delta\Psi$ 随干旱程度增加而增加。随后, 有研究者(如Roman *et al.*, 2015)对该公式作了完善, 得出: $G_s = a - b \times VPD^2$; 式中 a 和 b 为回归参数。总之, 这种分类方法主要依赖于 G_s 的测定, 降低了因 Ψ_L 测量偏差而带来的影响。

1.3 基于黎明前水势与中午水势关系的水分调节对策分类

Martínez-Vilalta等(2014)通过测量 Ψ_{PD} 和 Ψ_{MD} 来建立理论模型, 将植物分为严格等水调节、严格非等水调节、极端非等水调节、局部等水调节等4类, 并将此应用于全球数据库中102个物种的排序分类。该模型为: $\Psi_{MD} = A + \sigma \times \Psi_{PD}$; 式中 A 为蒸腾速率最大时的水分运输能力, 即 $\Psi_{PD} = 0$ 时的 Ψ_L ; σ 表示 Ψ_{MD} 随 Ψ_{PD} 减少而下降的幅度, 即模型的斜率。根据 σ 值

大小对植物的水分调节行为进行分类: $\sigma = 0$ 为严格等水调节(即随 Ψ_{PD} 下降, Ψ_{MD} 保持不变); $\sigma = 1$ 为严格非等水调节(即 Ψ_{MD} 和 Ψ_{PD} 保持恒定的水势差); $\sigma > 1$ 为极端非等水调节(即 Ψ_{MD} 和 Ψ_{PD} 之间的水势差会随着 Ψ_{PD} 下降而增加); $0 < \sigma < 1$ 则为局部等水调节(即 Ψ_{MD} 和 Ψ_{PD} 之间的水势差会随 Ψ_{PD} 下降而下降)。当然, 通过对 σ 值大小排序, 同样可得到一个植物的水分调节连续体。

需要指出的是, 该水分调节分类模型具有如下优点: (1)该模型具有普适性, 实际情况虽然比理论假设更复杂, 但仍然符合此整体框架; (2)参数 A 和 σ 与气候变化趋势相关联, 且种内的关联趋势基本一致; σ 将气孔敏感性和植物耐旱性相联系, 并直接涉及植物通过气孔控制CO₂捕获和H₂O散失而引起的碳饥饿和水力失衡(McDowell *et al.*, 2008), 因此可为干旱诱导的植物死亡机制研究提供信息; 另外在该模型基础上增加参数, 可深入研究一个或几个物种的抗旱效应。

2 等水与非等水调节对策植物的差异

水分是植物存活、生长和分布过程中必需的重要资源; 植物在不同环境条件下长期适应而形成了由一整套相关联的性状组成的水分调节策略。Reich (2014)在综述大量文献基础上将原有的叶经济谱(Wright *et al.*, 2005)扩展成包括叶-茎-根、碳-养分-水的普适性“快-慢”植物经济谱假说, 并列出了许多支持证据, 同时也指出一些性状之间的相关性尚需进一步验证。我们通过综述相关文献, 从水力性状和碳经济性状两方面比较并归纳了等水与非等水调节对策植物的差异, 其中多数性状的差异明显(表1), 但有些性状的差异还有争议, 需要更多的研究验证。

2.1 水力性状

气孔对蒸腾(T_r)的控制主要有两种途径: (1)气孔本身对 T_r 的敏感性(叶片水分状况和水通量之间的正负反馈); (2)在不考虑叶膨压和 Ψ_L 的情况下, 气孔对 Ψ_S 下降的敏感性(Franks *et al.*, 2007)。 K 是量化植物水分运输能力的重要指标。 K 高的植物可将水分从根部迅速运至叶片, 使 G_s 和净CO₂同化量(A_N)最大化; 当水分供应不足时, G_s 会降低, 避免木质部产生空穴化, 以保护植物的水力系统(Sperry, 2000)。研究表明, 最大 G_s 对叶水力导度(K_{leaf})变化很敏感(Domec *et al.*, 2009); Ψ_L 随 K_{leaf} 下降而下降,

表1 等水与非等水调节对策植物的性状对比
Table 1 Contrasting plant traits between isohydric and anisohydric regulation strategies

性状 Trait	等水调节 Isohydric regulation	非等水调节 Anisohydric regulation	是否存在争议 Challenged or not	
水力性状 Hydraulics	生长策略 Growth strategy	保守型 Conservative behaviour	冒险型 Risk-taking behaviour	N
	最小叶水势 Minimum leaf water potential	相对恒定(高) Constant (High)	低 Low	N
	气孔导度 Stomatal conductance	低 Low	相对恒定(高) Constant (High)	Y (Quero <i>et al.</i> , 2011)
	导水率 Hydraulic conductance	低 Low	高 High	N
	耐旱性 Drought tolerance	弱 Weak	强 Strong	Y (Quero <i>et al.</i> , 2011)
	木质部脆弱性 Xylem vulnerability	小 Small	大 Large	N
	水力安全阈值 Safety margin	大 Large	小 Small	N
	栓塞恢复力 Embolism recovery ability	弱 Weak	强 Strong	Y (McCulloh & Meinzer, 2015)
	纹孔膜 Pit membrane	厚; 总面积小 Thick; Smaller total area	薄; 总面积大 Thin; Larger total area	-
碳经济性 Carbon economics	光合速率 Photosynthetic rate	小 Small	大 Large	Y (Quero <i>et al.</i> , 2011)
	呼吸速率 Respiratory rate	小 Small	大 Large	N
	内在水分利用效率 Intrinsic water use efficiency	高 High	低 Low	Y (Lovisolo <i>et al.</i> , 2010)
	非结构性碳水化合物 Nonstructural carbohydrate	低 Low	高 High	Y (Woodruff <i>et al.</i> , 2015)
	比叶质量 Leaf mass per area	大 Large	小 Small	-
	叶寿命 Leaf lifespan	长 Long	短 Short	-

“N”代表没有争议;“Y”代表尚有争议;“-”代表该性状由其他研究成果总结归纳得出,但没有文献直接验证支持。

“N” is uncontroversial; “Y” represents controversial; “-” represents that the trait was summarized by the authors from the literature rather than specific paper.

使气孔关闭、生产力显著降低。在气孔持续关闭下,水力调控占主导地位(Lovisolo *et al.*, 2008a)。

自然界中,植物的水分调节方式始终在保守型的等水调节与冒险型的非等水调节之间发生着连续变化,这主要是由植物内在基因型决定的(Tardieu & Simonneau, 1998)。在等水调节植物中,气孔通过控制水分散失速率,保守地调节自身水分状况,使其与SPAC系统的水分供给能力相匹配。为了降低水力失衡的风险,等水植物随 Ψ_s 的降低而降低其 G_s 和 T_r ,保持相对恒定的最小 Ψ_L 和叶相对含水量(Moshelion *et al.*, 2015)。等水调节植物的 T_r 与 K_{leaf} 呈线性相关;而非等水调节植物的 T_r 随 K_{leaf} 的增加而逐渐增加,使其最小 Ψ_L 随 K_{leaf} 而变化(Bucci *et al.*, 2005)。在较干旱的条件下,非等水植物随着 T_r 需求的增加而降低其 Ψ_L 和相对含水量,以保持支撑水分到达叶片的驱动力(Moshelion *et al.*, 2015)。Pou等(2012)的研究表明,植株导水率(K_{plant})和 Ψ_{MD} 之间的相关性在等水调节植物中比在非等水调节植物中更高。因此,等水调节植物的 K_{plant} 对干旱胁迫更敏感;而非等水调节植物的最大 K_{leaf} 和 G_s 更大,且两者之间有很强的线性关系,表明非等水调节植物在应对干旱胁迫时其 K_{leaf} 下降较慢,气孔关闭程度较低。因此,植物水力特征和气孔响应之间有很强的相互作用

(Salleo *et al.*, 2000)。

有研究者认为,耐旱树种是木质部栓塞脆弱性小、对木质部空穴化和栓塞抗性强的树种(李荣等, 2016)。栓塞会使木质部 K 下降,严重时可导致不可逆的水力失衡(Sperry & Tyree, 1988)。栓塞脆弱性决定了不同植物物种的生存模式(李荣等, 2016),它常用脆弱性(K 损失与木质部张力之间的关系)曲线来描述。该曲线的关键特征包括: 栓塞临界值(P_e)、导水率损失50%和88%时所对应的木质部水势(P_{50} 和 P_{88})以及曲线中的线性部分的斜率。然而,栓塞脆弱性并不等同于原位的栓塞风险;该风险在水势正常变化范围内受气孔对蒸腾控制的影响(Meinzer & McCulloh, 2013)。 P_{50} 是反映植物水分运输系统脆弱性的重要指标: P_{50} 值越负,植物的抗栓塞力越弱(龚蓉和高琼, 2015)。Ogasa等(2013)测定了干旱复水后7个被子植物茎木质部 P_{50} 的变化后发现, K 损失50%时木质部的恢复能力与物种 P_{50} 值相关: P_{50} 越低的物种, K 一旦损失近一半,其木质部恢复能力就会越低。另外,植物水力结构调控空穴化现象的机制与气孔调节的土壤-叶片水势梯度相关。等水调节植物可以通过调节气孔维持相对较高的水势,以防止栓塞(Vogt, 2001);而非等水调节植物在干旱期间水势大幅下降,但并未出现严重损伤。

doi: 10.17521/cjpe.2016.0366

水力安全阈值是指气孔关闭时所对应的 Ψ_L 与 P_{50} 的差值。在导水率显著下降时,安全阈值较大的物种关闭气孔,以避免木质部栓塞;而安全阈值较小的物种不完全关闭气孔,以维持长时间的气体交换(Bucci *et al.*, 2003; Brodribb & Holbrook, 2004),但其空穴化脆弱性更大、更易栓塞,而其栓塞恢复能力也更强(金鹰和王传宽, 2015)。植物的抗栓塞力越弱,水力安全阈值越小(Ogasa *et al.*, 2013)。等水植物的水力安全阈值一般比非等水植物的大。Martínez-Vilalta等(2014)报道,水力安全阈值范围和由水势引起的木质部栓塞恢复力都有系统发生趋势。木质部抗栓塞性弱的物种,其 G_s 也较高,即非等水调节植物比等水调节植物更易栓塞,且栓塞恢复力更强。也有研究表明,植物会牺牲部分小枝栓塞来保证整个植物的水力平衡(Tyree & Sperry, 1988)。然而,植物木质部的栓塞恢复力还具有异议(McCulloh & Meinzer, 2015)。

水容也是影响水力安全阈值的重要因素之一(Meinzer *et al.*, 2009)。水容缓冲水势的波动(Hölttä *et al.*, 2009)和木质部液流浓度的快速增加,可以提高功能性导管的导度(Nardini *et al.*, 2012),从而避免过度栓塞。枝干水容与最小枝干水势正相关,而与栓塞脆弱性负相关(Meinzer *et al.*, 2009)。木质部液流离子浓度的增加,可以部分补偿栓塞引起的 K 损失,从而限制木质部张力的增加(Trifilò *et al.*, 2011)。等水和非等水调节对策分别代表了木质部张力控制连续体的两个端点(Meinzer & McCulloh, 2013):等水调节植物往往表现出相对恒定的最大木质部张力值;而非等水调节植物的木质部张力会因环境条件变化而改变。

在长期进化过程中,植物可通过形态结构的调整来达到水分运输安全性与有效性的协调统一(李荣等, 2015)。木质部结构会影响树种的栓塞脆弱性(李荣等, 2016)。木质部性状(如导管直径、边材面积、根-叶水势梯度等)的差异,都能导致植物 T_L 和 G_s 的变化(Cocozza *et al.*, 2010)。根据气种假说(air-seeding hypothesis),空气通过纹孔进入导管会产生空穴化,且该现象在纹孔孔径较大的导管中更易发生(Sperry & Hacke, 2004);反之,纹孔孔径越小,气泡通过时所受压力越大,越不易产生栓塞。纹孔面积假说表明,直径和长度较小的导管(管胞),其壁上总纹孔膜面积也越小,越不易产生空穴化(Hacke

et al., 2006)。另外,纹孔膜厚度在栓塞抗性中也有重要作用。纹孔膜越厚,植物栓塞抗性越强。维管系统内,水分在细胞间移动时,较小的孔径可避免空穴化发生,但也会削弱输水效率,其中存在一种权衡机制(Ocheltree *et al.*, 2016)。根据非等水调节植物更易栓塞这一特点,我们推断其纹孔孔径较大、纹孔膜薄且总面积大,而等水调节植物的纹孔孔径较小、纹孔膜厚且总面积小。这些性状还需要进一步验证。

2.2 碳经济性状

保持根-叶之间水分运输的连续性,不仅可避免木质部空穴化,而且是维持气体交换和植物生长的基础(Meinzer & McCulloh, 2013; Attia *et al.*, 2015)。非等水调节植物通过延迟对 K_{leaf} 的调控应对干旱胁迫,其 Ψ_{MD} 会大幅下降,延迟气孔关闭,使自身保持较高的光合能力和光能合成容量,促使其复水后某些指标更快地恢复(Pou *et al.*, 2012; Martínez-Vilalta *et al.*, 2014)。在相似条件下,等水调节植物则表现出对 K_{leaf} 和 G_s 更强的调节作用,在干旱胁迫期间保持较高的 Ψ_{MD} 及较低的光合能力和光能合成容量的恢复力(Pou *et al.*, 2012; Martínez-Vilalta *et al.*, 2014)。在干旱胁迫复水之后,植物碳平衡的恢复不仅依赖于光合作用恢复的速度和程度,而且依赖于在干旱胁迫时光合作用的下降速度和程度。例如:四季豆(*Phaseolus vulgaris*)遭受严重干旱胁迫后复水第一天,其最大光合速率只能恢复40%–60%;继续复水数天后,也不能恢复到对照水平(Miyashita *et al.*, 2005; Gallé & Feller, 2007)。

内在水分利用效率(WUE_i , A_N/G_s)常用于比较不同物种的水分利用效率(WUE),是直接关联 WUE 稳定的指标(附录I),也可以用于不同VPD和环境条件下的比较。水力性状的恢复速度会影响同化率,且光合速率和 K_{leaf} 呈正相关。非等水植物可为光合作用提供更多能量和物质基础,因而保持较高光合速率及生产力,从而恢复时间更短。对黑麦草(*Lolium perenne*)的研究表明:干旱胁迫复水后,非等水调节植物能够充分提高其 WUE (Holloway-Phillips & Brodribb, 2011)。Pou等(2012)的研究也表明,干旱胁迫使非等水调节植物生物量减少量比等水调节植物低,而总叶面积减少量更高,从而耗水量较少、 G_s 保持较高;因此,这种特性复水后有利于剩余叶片水力性状的恢复。Poni等(2007)的研究表明,等水调

节植物的 WUE_i 较高, 即在水分胁迫下其 WUE_i 的变化比非等水调节植物更加明显。Pou等(2012)研究报道, 等水调节植物复水后 G_s 持续下降, 而光合作用充分恢复, 使植物的 WUE_i 在恢复后高于对照组。这可能与 K 的不完全恢复相关: K_{leaf} 在干旱胁迫后恢复较慢, 并且在恢复期间 G_s 和 K_{leaf} 呈线性相关, 使 WUE_i 增大(Pou *et al.*, 2007)。然而, Lovisolo等(2010)比较了更多等水与非等水物种后并未发现 WUE_i 的显著差异。

叶的固碳量取决于其生产力和寿命: 叶寿命长且比叶质量(LMA)高的物种, 其叶片生产力和叶氮含量一般较低; 反之亦然(王常顺和汪诗平, 2015)。叶经济谱表明, 植物的功能性状组合是呈一条连续变化的带谱, 一端是叶片光合和呼吸速率均较大、寿命短和 LMA 小的“快速投资-收益”型物种, 另一端则是光合和呼吸速率均偏低、寿命长、 LMA 大的“缓慢投资-收益”型物种(陈莹婷和许振柱, 2014)。高 LMA 意味着环境条件不利于植物生长, 趋向于保守生长策略; 而低 LMA 意味着植物趋向于冒险生长策略(Rose *et al.*, 2013; 王常顺和汪诗平, 2015), 这与等水植物的保守策略和非等水植物的冒险策略相吻合。在干旱胁迫下, 高 LMA 有利于提高 WUE , 延长叶寿命和碳积累的时间, 从而提高资源利用率。

比较两种水分调节对策植物的叶片水力脆弱性、 Ψ_L 、 K_{leaf} 、光合作用、 G_s 和非结构性碳水化合物(NSC)发现, 非等水调节植物叶片水力脆弱性显著偏低, 其 Ψ_{MD} 在干旱期间均下降、并低于 P_{50} , 导致 K_{leaf} 持续减少, 叶总 NSC 比等水调节植物大2–3倍; 而等水调节植物的 K_{leaf} 在生长季的大部分时间里都维持在一定水平上, 但其平均光合速率和 G_s 显著低于非等水植物, 其总 NSC 含量始终较低(Woodruff *et al.*, 2015)。 NSC 与 Ψ_{MD} 在重度干旱胁迫下有很强的相关性, 而在轻度早胁迫下相关性较弱。这种相关性强度的联系表明了植物对蒸腾作用的控制严格与否, 并直接影响了对碳同化作用的约束力。由于多重因素影响(如: 干旱胁迫的持续的时间和强度、不同物种增加和消耗 NSC 的时间和数量的动态变化等), 以往对干旱期间 NSC 含量变化的研究结果不一, 其中 NSC 含量增加的现象可能与干旱胁迫与复水之间的时间和程度的动态变化以及植物对碳的不同需求相关, 且土壤干旱胁迫程度的增长速率也对 NSC 动态变化有影响。通过对比在土壤水分长期亏缺期

内 Ψ_L 、 K_{leaf} 和 NSC 贮存与消耗的季节性变化, 就能监测出不同植物表现出的不同水力调节对策之间的联系, 以及对 NSC 的消耗状况。

植物水力性状与经济性状的协调和权衡关系, 对建立植物碳-水耦合模型、揭示植物水-碳投资机理、扩展叶经济型谱等均有重要意义。有研究表明, 叶水力性状和光合特性之间存在协调关系, 而叶水力导度、木质部栓塞阻力和 LMA 之间存在权衡关系(Villagra *et al.*, 2013; Jin *et al.*, 2016)。植物一般会根据自身的功能性状优化配置资源, 形成生存与生长过程中“安全性-有效性”的权衡。等水调节植物通过严格的气孔控制保持 Ψ_L 相对恒定, 避免水力失衡, 但同时也限制了光合作用和碳同化, 并且植物因吸收过剩的光能会诱导产生大量的活性氧化物, 导致叶片脱落。非等水调节植物气孔敏感度低, 但其木质部有更强的栓塞抗性, 在干旱胁迫下以牺牲稳定的 Ψ_L 为代价保持气孔开放, 以维持植物的光合作用和碳同化(金鹰和王传宽, 2015)。 G_s 和 Ψ_L 的协调作用使 K_{leaf} 和碳同化及 Ψ_L 和碳储量之间相联系, 从而导致不同水分调节对策植物在长期干旱胁迫中产生不同的碳水化合物储量。虽然有研究支持植物经济性状和水力性状之间相关联的论点(e.g., Woodruff *et al.*, 2015), 但仍需要更多的验证。

3 植物应对干旱的水分调节机理

植物内源的脱落酸(ABA)和水通道蛋白($AQPs$)以及外源的叶水势(K_{leaf})变化是植物应对干旱胁迫所采取水分调节对策的主要驱动力。在这种化学信号和水力信号的联合作用下, 不同甚至相同的植物种面对不同程度的干旱胁迫, 会采取不同的水分调节行为。

3.1 ABA 的影响

ABA 是一种参与植物许多发育阶段和应对多种环境胁迫的植物激素, 有重要的水分调节作用(Lovisolo *et al.*, 2016; Negin & Moshelion, 2016)。土壤水分亏缺会使植物叶片 ABA 含量升高, 促使气孔关闭, 并抑制植株生长(Wilkinson & Davies, 2002, 2010)。其次, ABA 还能通过其间接水力效应来降低叶片导管组织的透水性, 促进气孔关闭(Pantin *et al.*, 2013); G_s 的下降会进一步影响 CO_2 在叶绿体基质中的扩散速度和核酮糖-1,5-双磷酸盐羧化/加氧酶($Rubisco$)的羧化效率, 从而抑制光合作用过程

(Guóth *et al.*, 2009)。

干旱胁迫主要通过控制生物合成的转录基因来诱导ABA的生成,但ABA的生物合成涉及多个基因表达的产物合成调控,其中9-顺式-环氧类胡萝卜素加双氧酶蛋白(NCED)是关键的控制酶(Thompson *et al.*, 2007)。对拟南芥(*Arabidopsis*)的研究表明,在干旱期间NCED的表达显著上调,可提高干旱胁迫下ABA生物合成速度(Frey *et al.*, 2012)。NCED家族中的5个成员涉及ABA的生物合成,其中NCED3基因在ABA合成中起主导作用(Frey *et al.*, 2012);另一种同工型PaNCED1在脱水时表达量也增加。此外,干旱胁迫诱导的ABA生物合成还涉及其他基因(如玉米黄质环氧酶(ZEP)、脱落醛氧化酶(AAO)、钼辅因子硫化酶(MCSU)等)的表达(Borel *et al.*, 2001);这些基因表达的增加也会促进ABA在植物中的快速积累。

不同植物种的气孔对ABA的敏感性不同(Lovisololo *et al.*, 2002),因此研究者认为ABA的生理机能决定着等水与非等水调节行为。在等水调节植物的根组织中,干旱胁迫提高了NCED基因的转录水平,提高了ABA的生物合成速度;而且这种调节行为还表现出较高的底物活性和醛氧化同工酶的诱导,从而将脱落醛转化为ABA;根部ABA生物合成的快速激活,引起枝条中ABA的增加,从而加快气孔关闭,维持植物叶片水势。另外,等水调节植物根部过氧化氢酶、过氧化物酶、谷胱甘肽还原酶和谷胱甘肽转移酶活性增加,也表明它们在干旱条件下对活性氧的消除能力更强(Gallé *et al.*, 2013)。然而,有研究表明干旱胁迫并没有增加非等水型植物根系中ABA的合成,叶片中ABA浓度也保持稳定,因而其气孔对水分亏缺响应较慢(Gallé *et al.*, 2013)。

3.2 水通道蛋白的影响

AQPs在控制植物水分状况、*K* (Lovisololo *et al.*, 2008a)、膜渗透、气孔控制以及干旱胁迫中空穴化修复(Secchi & Zwieniecki, 2014)等方面均发挥着重要作用(Li *et al.*, 2014; Moshelion *et al.*, 2015)。植物的液泡膜内水通道蛋白(TIP APQ)在各种非生物胁迫下的表达量均显著升高(Sade *et al.*, 2009);液泡可通过TIP APQ补偿细胞质的水分亏缺(Sade & Moshelion, 2014)。叶肉中的TIP AQP活动与导管系统中的细胞膜之间的关系是控制叶片水分状况的关键因素:它一方面受环境条件或物候期调控,另一

方面决定着植物的水分调节行为(Sade & Moshelion, 2014)。

Vandeleur等(2009)将AQPs作为区分植物等水与非等水调节行为的基础。等水调节植物的气孔在干旱胁迫下调节更快、更强,从而维持较高的 Ψ_L 、较低的 A_N (Soar *et al.*, 2006; Pou *et al.*, 2013);而非等水调节植物在复水后的恢复力更强。产生这一现象的可能原因:一是根部AQPs增加导致水分消耗更多;二是不同的ABA合成或气孔对ABA的不同响应;三是较低水势下渗透调节促使气孔持续开放。另外, AQPs的超表达,也能使等水调节植物在多变的环境条件下表现出非等水调节行为(Sade & Moshelion, 2014)。

干旱胁迫会引起植物新陈代谢损伤,特别是双磷酸核酮糖羧化酶活性降低,阻止了复水后植物水力性状和碳经济性状的快速恢复(Flexas *et al.*, 2006)。干旱胁迫期间双磷酸核酮糖羧化酶活性与 G_s 密切相关。当 G_s 在50–100 mmol·m⁻²·s⁻¹时,双磷酸核酮糖羧化酶活性不受水分胁迫影响;而当 G_s 低于该阈值时,双磷酸核酮糖羧化酶活性就会降低。等水调节植物气孔敏感性强,干旱胁迫导致双磷酸核酮糖羧化酶活性下降得较快,复水后恢复力也较弱;反之,非等水调节植物在干旱胁迫下能保持气孔开放,复水后植物性状恢复较快。

3.3 水力信号的影响

水力信号主要是指由蒸腾所引起的 Ψ_L 变化(Meinzer, 2002),这是调节气孔开关的又一个因素。干旱胁迫会使植物木质部产生空穴化和栓塞,导致 Ψ_L 下降;气孔感受到木质部空穴化的产生之后做出反馈而关闭(Brodribb & Jordan, 2008)。有研究表明,气孔关闭与表皮细胞和叶肉细胞的膨压变化相关(Ache *et al.*, 2010)。在 Ψ_L 较低时,膨压值为正的植物的气体交换和生长速率均较高(Blackman *et al.*, 2010)。干旱胁迫会引起失膨,因此植物通过渗透调节改变失膨点,是植物提高耐旱性的一种重要策略(Bartlett *et al.*, 2012)。

同一种植物在不同环境条件下会表现出不同的水分调节行为(Schultz, 2003; Lovisololo *et al.*, 2010; Conesa *et al.*, 2016), Franks等(2007)将这种调节方式称为动态等水调节行为(isohydro-dynamic behavior)。在这种模式中, Ψ_{MD} 的波动与土壤水分有效性同步,从而使 Ψ_S 与 Ψ_{MD} 之间的水势差保持季节性恒

定(Domec & Johnson, 2012)。Chaves等(2010)对9个植物种的研究发现: 当土壤含水量较高时, 等水调节物种的气孔随VPD的增加而变化显著, T_r 随VPD增加由几乎不变(等水调节)到显著增长(非等水调节); 而非等水调节物种的气孔对VPD响应微弱, 但当保持VPD恒定并降低土壤含水量时, 它会以降低 Ψ_L 作为响应。在 Ψ_s 极低时, 作为非等水调节对策的葡萄(*Vitis vinifera*)的 G_s 也会受到约束(Rogiers *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2012)。也就是说, 随着干旱加剧, 植物需水量增加、 T_r 太低时, 植物的水分调节对策会由非等水调节转换为等水调节, 以便确保植物水力系统的安全; 而当土壤含水量增加时, 气孔对 T_r 的调节力度便会下降。如上节所述, 土壤水分亏缺也会引起内源ABA增加, 从而触发并增强气孔对VPD的响应, 致使气孔关闭(Guyot *et al.*, 2012)。因此, 水力信号和化学信号的协同作用是植物应对干旱所采取水分调节行为的重要驱动力。

4 研究问题与展望

植物的水分调节对策及其机制研究, 不仅是植物生理生态的重要研究内容, 而且在土地荒漠化治理、干旱地区的植物育种、植被修复等实践中有广泛应用前景, 还可为气候变化情景下植被分布的预测和更精确的植被动态模型的建立提供科学基础。因此, 这个科学命题必将会引起更多的关注, 尤其亟待开展如下问题的研究:

(1) 针对不同地区开展植物水分关系相关性状的测定, 寻求可靠、普适的植物水分调节对策分类方法。等水势和非等水势调节的划分已经被作为描述植物应对干旱胁迫策略及干旱诱导死亡机制的重要原则。然而迄今为止, 尚无统一方法区分植物水分调节行为的种间差异。面对主要由全球气候变化导致的许多地区干旱诱导的频繁发生的森林死亡事件, 首先需要有效地区分植物水分调节对策类型, 才有可能做到综合规划、适地适树, 有效地应对气候变化。

(2) 探索植物水分调节对策与水力、形态、结构、功能等性状之间的关联性, 为改进植被动态模型提供可靠的参数。表1综述了等水与非等水调节对策植物在水力性状和碳经济性性状两方面的差异, 其中还存在的争议需要更多的研究验证澄清。例如: Braga等(2016)对低地湿润热带雨林的研究发现, 植物的

水分调节对策与叶性状关系微弱; 当然这并不代表其他生态系统也是如此。Reich等(2014)提出的“快-慢”植物经济谱假说, 仍需要来自不同植被群区和环境条件下的研究验证。

(3) 加深理解不同时空尺度上植物水分调节过程, 揭示植物对环境胁迫(尤其是干旱)的响应和适应机制。面对干旱胁迫, 等水调节植物一方面会因光合速率的降低而增加碳饥饿风险, 另一方面碳限制会反过来限制木质部栓塞的修复; 同样, 非等水调节植物会因气孔开放过度失水而增加水力失衡的风险, 同时水限制也会反馈影响植物对碳的获取、运输和利用(McDowell *et al.*, 2013; Mencuccini *et al.*, 2015; Conesa *et al.*, 2016)。因此, 在全球变化背景下, 究竟是等水调节植物还是非等水调节植物的适应性更强、其时间动态如何等一系列关键问题尚无定论。

基金项目 国家“十三五”重点研发计划项目(2016-YFD00201)和教育部长江学者和创新团队发展计划(IRT_15R09)。

参考文献

- Ache P, Bauer H, Kollist H, Al-Rasheid KA, Lautner S, Hartung W, Hedrich R (2010). Stomatal action directly feeds back on leaf turgor: New insights into the regulation of the plant water status from non-invasive pressure probe measurements. *The Plant Journal*, 62, 1072–1082.
- Attia Z, Domec JC, Oren R, Way DA, Moshelion M (2015). Growth and physiological responses of isohydric and anisohydric poplars to drought. *Journal of Experimental Botany*, 66, 4373–4381.
- Bartlett MK, Scoffoni C, Sack L (2012). The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis. *Ecology Letters*, 15, 393–405.
- Blackman CJ, Brodribb TJ, Jordan GJ (2010). Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms. *New Phytologist*, 188, 1113–1123.
- Borel C, Audran C, Frey A, Marion-Poll A, Tardieu F, Simonneau T (2001). *N. plumbaginifolia* zeaxanthin epoxidase transgenic lines have unaltered baseline ABA accumulations in roots and xylem sap, but contrasting sensitivities of ABA accumulation to water deficit. *Journal of Experimental Botany*, 52, 427–434.
- Braga NDS, Vitória AP, Souza GM, Barros CF, Freitas L (2016). Weak relationships between leaf phenology and isohydric and anisohydric behavior in lowland wet tropical forest trees. *Biotropica*, 48, 453–464.

- Brodribb TJ, Holbrook NM (2004). Stomatal protection against hydraulic failure: A comparison of coexisting ferns and angiosperms. *New Phytologist*, 162, 663–670.
- Brodribb TJ, Jordan GJ (2008). Internal coordination between hydraulics and stomatal control in leaves. *Plant, Cell & Environment*, 31, 1557–1564.
- Bucci S, Scholz F, Goldstein G, Meinzer F, Sternberg L (2003). Dynamic changes in hydraulic conductivity in petioles of two savanna tree species: Factors and mechanisms contributing to the refilling of embolized vessels. *Plant, Cell & Environment*, 26, 1633–1645.
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC, Campanello P, Scholz FG (2005). Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plants in Neotropical savanna trees. *Trees*, 19, 296–304.
- Chaves MM, Zarrouk O, Francisco R, Costa J, Santos T, Regalado AP, Rodrigues ML, Lopes CM (2010). Grapevine under deficit irrigation: Hints from physiological and molecular data. *Annals Botany*, 105, 661–676.
- Chen YT, Xu ZZ (2014). Review on research of leaf economics spectrum. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 1135–1153. (in Chinese with English abstract) [陈莹婷, 许振柱 (2014). 植物叶经济谱的研究进展. 植物生态学报, 38, 1135–1153.]
- Cocozza C, Cherubini P, Regier N, Saurer M, Frey B, Tognetti R (2010). Early effects of water deficit on two parental clones of *Populus nigra* grown under different environmental conditions. *Functional Plant Biology*, 37, 244–254.
- Conesa MR, Rosa JMDL, Domingo R, Bañon S, Pérez-Pastor A (2016). Changes induced by water stress on water relations, stomatal behaviour and morphology of table grapes (cv. Crimson Seedless) grown in pots. *Scientia Horticulturae*, 202, 9–16.
- Domec JC, Johnson DM (2012). Does homeostasis or disturbance of homeostasis in minimum leaf water potential explain the isohydric versus anisohydric behavior of *Vitis vinifera* L. cultivars? *Tree Physiology*, 32, 245–248.
- Domec JC, Palmroth S, Ward E, Maier CA, Thérézien M, Oren R (2009). Acclimation of leaf hydraulic conductance and stomatal conductance of *Pinus taeda* (loblolly pine) to long-term growth in elevated CO₂ (free-air CO₂ enrichment) and N-fertilization. *Plant, Cell & Environment*, 32, 1500–1512.
- Fan JZ, Wang D, Hu YL, Jing PP, Wang PP, Chen JQ (2016). Optimal stomatal behavior theory for simulating stomatal conductance. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 631–642. (in Chinese with English Abstract) [范嘉智, 王丹, 胡亚林, 景盼盼, 王朋朋, 陈吉泉 (2016). 最优气孔行为理论和气孔导度模拟. 植物生态学报, 40, 631–642.]
- Fisher RA, Williams M, Do Vale LR, Da Costa AL, Meir P (2006). Evidence from Amazonian forests is consistent with isohydric control of leaf water potential. *Plant, Cell & Environment*, 29, 151–165.
- Flexas J, Ribas-Carbo M, Bota J, Galmes J, Henkle M, Martinez-Canellas S, Medrano H (2006). Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration. *New Phytologist*, 172, 73–82.
- Franks PJ, Drake PL, Froend RH (2007). Anisohydric but isohydrodynamic: Seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant, Cell & Environment*, 30, 19–30.
- Frey A, Effroy D, Lefebvre V, Seo M, Perreau F, Berger A, Sechet J, To A, North HM, Marion-Poll A (2012). Epoxy-carotenoid cleavage by NCED5 fine-tunes ABA accumulation and affects seed dormancy and drought tolerance with other NCED family members. *The Plant Journal*, 70, 501–512.
- Gallé A, Csiszar J, Benyo D, Laskay G, Leviczky T, Erdei L, Tari I (2013). Isohydric and anisohydric strategies of wheat genotypes under osmotic stress: Biosynthesis and function of ABA in stress responses. *Journal of Plant Physiology*, 170, 1389–1399.
- Gallé A, Feller U (2007). Changes of photosynthetic traits in beech saplings (*Fagus sylvatica*) under severe drought stress and during recovery. *Physiologia Plantarum*, 131, 412–421.
- Gong R, Gao Q (2015). Research progress in the effects of leaf hydraulic characteristics on plant physiological functions. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 300–308. (in Chinese with English Abstract) [龚容, 高琼 (2015). 叶片结构的水力学特性对植物生理功能影响的研究进展. 植物生态学报, 39, 300–308.]
- Guóth A, Tari I, Gallé Á, Csiszár J, Pécsváradi A, Cseuz L, Erdei L (2009). Comparison of the drought stress responses of tolerant and sensitive wheat cultivars during grain filling: Changes in flag leaf photosynthetic activity, ABA levels, and grain yield. *Journal of Plant Growth Regulation*, 28, 167–176.
- Guyot G, Scoffoni C, Sack L (2012). Combined impacts of irradiance and dehydration on leaf hydraulic conductance: Insights into vulnerability and stomatal control. *Plant, Cell & Environment*, 35, 857–871.
- Hacke UG, Sperry JS, Wheeler JK, Castro L (2006). Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology*, 26, 689–701.
- Holloway-Phillips M, Brodribb TJ (2011). Minimum hydraulic safety leads to maximum water-use efficiency in a forage grass. *Plant, Cell & Environment*, 34, 302–313.
- Hölttä T, Cochard HN, Nikinmaa E, Mencuccini M (2009). Capacitive effect of cavitation in xylem conduits: Results

- from a dynamic model. *Plant, Cell & Environment*, 32, 10–21.
- Jin Y, Wang CK (2015). Trade-offs between plant leaf hydraulic and economic traits. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 1021–1032. (in Chinese with English Abstract) [金鹰, 王传宽 (2015). 植物叶片水力与经济性状权衡关系的研究进展. *植物生态学报*, 39, 1021–1032.]
- Jin Y, Wang CK, Zhou ZH, Li ZM (2016). Co-ordinated performance of leaf hydraulics and economics in 10 Chinese temperate tree species. *Functional Plant Biology*, 43, 1082–1090.
- Klein T, Niu S (2014). The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology*, 28, 1313–1320.
- Lachenbruch B, McCulloh KA (2014). Traits, properties, and performance: How woody plants combine hydraulic and mechanical functions in a cell, tissue, or whole plant. *New Phytologist*, 204, 747–764.
- Li G, Santoni V, Maurel C (2014). Plant aquaporins: Roles in plant physiology. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1840, 1574–1582.
- Li R, Dang W, Cai J, Zhang SX, Jiang ZM (2016). Relationships between xylem structure and embolism vulnerability in six species of drought tolerance trees. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 255–263. (in Chinese with English abstract) [李荣, 党维, 蔡靖, 张硕新, 姜在民 (2016). 6个耐旱树种木质部结构与栓塞脆弱性的关系. *植物生态学报*, 40, 255–263.]
- Li R, Jiang ZM, Zhang SX, Cai J (2015). A review of new research progress on the vulnerability of xylem embolism of woody plants. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 838–848. (in Chinese with English Abstract) [李荣, 姜在民, 张硕新, 蔡靖 (2015). 木本植物木质部栓塞脆弱性研究新进展. *植物生态学报*, 39, 838–848.]
- Lovisol C, Hartung W, Schubert A (2002). Whole-plant hydraulic conductance and root-to-shoot flow of abscisic acid are independently affected by water stress in grapevines. *Functional Plant Biology*, 29, 1349–1356.
- Lovisol C, Lavoie-Lamoureux A, Tramontini S, Ferrandino A (2016). Grapevine adaptations to water stress: New perspectives about soil/plant interactions. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 28, 53–66.
- Lovisol C, Perrone I, Carra A, Ferrandino A, Flexas J, Medrano H, Schubert A (2010). Drought-induced changes in development and function of grapevine (*Vitis* spp.) organs and in their hydraulic and non-hydraulic interactions at the whole-plant level: A physiological and molecular update. *Functional Plant Biology*, 37, 98–116.
- Lovisol C, Perrone I, Hartung W, Schubert A (2008a). An abscisic acid-related reduced transpiration promotes gradual embolism repair when grapevines are rehydrated after drought. *New Phytologist*, 180, 642–651.
- Lovisol C, Tramontini S, Flexas J, Schubert A (2008b). Mercurial inhibition of root hydraulic conductance in *Vitis* spp. rootstocks under water stress. *Environmental & Experimental Botany*, 63, 178–182.
- Martinez-Vilalta J, Poyatos R, Aguadé D, Retana J, Mencuccini M (2014). A new look at water transport regulation in plants. *New Phytologist*, 204, 105–115.
- McAdam SA, Brodribb TJ (2012). Stomatal innovation and the rise of seed plants. *Ecology Letters*, 15, 1–8.
- McCulloh KA, Meinzer FC (2015). Further evidence that some plants can lose and regain hydraulic function daily. *Tree Physiology*, 35, 691–693.
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, Ypez EA (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178, 719–739.
- McDowell NG, Ryan MG, Zeppel MJ, Tissue DT (2013). Feature: Improving our knowledge of drought-induced forest mortality through experiments, observations, and modeling. *New Phytologist*, 200, 289–293.
- Meinzer F (2002). Co-ordination of vapour and liquid phase water transport properties in plants. *Plant, Cell & Environment*, 25, 265–274.
- Meinzer FC, Johnson DM, Lachenbruch B, McCulloh KA, Woodruff DR (2009). Xylem hydraulic safety margins in woody plants: Coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Functional Ecology*, 23, 922–930.
- Meinzer FC, McCulloh KA (2013). Xylem recovery from drought-induced embolism: Where is the hydraulic point of no return? *Tree Physiology*, 33, 331–334.
- Meinzer FC, Woodruff DR, Marias DE, McCulloh KA, Sevanto S (2014). Dynamics of leaf water relations components in co-occurring iso- and anisohydric conifer species. *Plant, Cell & Environment*, 37, 2577–2586.
- Mencuccini M, Minunno F, Salmon Y, Martinez-Vilalta J, Holtta T (2015). Coordination of physiological traits involved in drought-induced mortality of woody plants. *New Phytologist*, 208, 396–409.
- Miyashita K, Tanakamaru S, Maitani T, Kimura K (2005). Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. *Environmental & Experimental Botany*, 53, 205–214.
- Moshelion M, Halperin O, Wallach R, Oren R, Way DA (2015). Role of aquaporins in determining transpiration and photosynthesis in water-stressed plants: Crop water-use efficiency, growth and yield. *Plant, Cell & Environment*, 38, 1785–1793.
- Nardini A, Dimasi F, Klepsch M, Jansen S (2012). Ion-mediated enhancement of xylem hydraulic conductivity in four *Acer*

- species: Relationships with ecological and anatomical features. *Tree Physiology*, 32, 1434–1441.
- Negin B, Moshelion M (2016). The evolution of the role of ABA in the regulation of water-use efficiency: From biochemical mechanisms to stomatal conductance. *Plant Science*, 251, 82–89.
- Ocheltree TW, Nippert JB, Prasad PV (2016). A safety vs efficiency trade-off identified in the hydraulic pathway of grass leaves is decoupled from photosynthesis, stomatal conductance and precipitation. *New Phytologist*, 210, 97–107.
- Ogasa M, Miki NH, Murakami Y, Yoshikawa K (2013). Recovery performance in xylem hydraulic conductivity is correlated with cavitation resistance for temperate deciduous tree species. *Tree Physiology*, 33, 335–344.
- Oren R, Sperry J, Katul G, Pataki D, Ewers B, Phillips N, Schafer K (1999). Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant, Cell & Environment*, 22, 1515–1526.
- Pantin F, Monnet F, Jannaud D, Costa JM, Renaud J, Muller B, Simonneau T, Genty B (2013). The dual effect of abscisic acid on stomata. *New Phytologist*, 197, 65–72.
- Pivovarov AL, Pasquini SC, de Guzman ME, Alstad KP, Stemke JS, Santiago LS, Field K (2016). Multiple strategies for drought survival among woody plant species. *Functional Ecology*, 30, 517–526.
- Poni S, Bernizzoni F, Civardi S (2007). Response of “Sangiovese” grapevines to partial root-zone drying: Gas-exchange, growth and grape composition. *Scientia Horticulturae*, 114, 96–103.
- Pou A, Flexas J, Alsina MDM, Bota J, Carambula C, Herralde FD, Galmés J, Lovisoló C, Jiménez M, Ribas-Carbó M (2007). Is there an association between weight and dental caries among pediatric patients in an urban dental school? A correlation study. *Physiologia Plantarum*, 71, 1435–1440.
- Pou A, Medrano H, Flexas J, Tyerman SD (2013). A putative role for TIP and PIP aquaporins in dynamics of leaf hydraulic and stomatal conductances in grapevine under water stress and re-watering. *Plant, Cell & Environment*, 36, 828–843.
- Pou A, Medrano H, Tomás M, Martorell S, Ribas-Carbó M, Flexas J (2012). Anisohydric behaviour in grapevines results in better performance under moderate water stress and recovery than isohydric behaviour. *Plant and Soil*, 359, 335–349.
- Quero JL, Sterck FJ, Martínez-Vilalta J, Villar R (2011). Water-use strategies of six co-existing Mediterranean woody species during a summer drought. *Oecologia*, 166, 45–57.
- Reich PB, Luo YJL, John BB, Poorter H, Perry CH, Oleksyn J (2014). Temperature drives global patterns in forest biomass distribution in leaves, stems, and roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 13721–13726.
- Rogiers SY, Greer DH, Hatfield JM, Hutton RJ, Clarke SJ, Hutchinson PA, Somers A (2012). Stomatal response of an anisohydric grapevine cultivar to evaporative demand, available soil moisture and abscisic acid. *Tree Physiology*, 32, 249–261.
- Roman DT, Novick KA, Brzostek ER, Dragoni D, Rahman F, Phillips RP (2015). The role of isohydric and anisohydric species in determining ecosystem-scale response to severe drought. *Oecologia*, 179, 641–654.
- Rose L, Rubarth MC, Hertel D, Leuschner C (2013). Management alters interspecific leaf trait relationships and trait-based species rankings in permanent meadows. *Journal of Vegetation Science*, 24, 239–250.
- Sade N, Moshelion M (2014). The dynamic isohydric-anisohydric behavior of plants upon fruit development: Taking a risk for the next generation. *Tree Physiology*, 34, 1199–1202.
- Sade N, Vinocur BJ, Diber A, Shatil A, Ronen G, Nissan H, Wallach R, Karchi H, Moshelion M (2009). Improving plant stress tolerance and yield production: Is the tonoplast aquaporin S1IP2;2 a key to isohydric to anisohydric conversion? *New Phytologist*, 181, 651–661.
- Salleo S, Nardini A, Pitt F, Gullo MAL (2000). Xylem cavitation and hydraulic control of stomatal conductance in laurel (*Laurus nobilis* L.). *Plant, Cell & Environment*, 23, 71–79.
- Schultz HR (2003). Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. *Plant, Cell & Environment*, 26, 1393–1405.
- Secchi F, Zwieniecki MA (2014). Down-regulation of plasma intrinsic protein1 aquaporin in poplar trees is detrimental to recovery from embolism. *Plant Physiology*, 164, 1789–1799.
- Soar CJ, Speirs J, Maffei S, Penrose A, McCarthy MG, Loveys B (2006). Grape vine varieties Shiraz and Grenache differ in their stomatal response to VPD: Apparent links with ABA physiology and gene expression in leaf tissue. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 12, 2–12.
- Sperry JS (2000). Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agricultural & Forest Meteorology*, 104, 13–23.
- Sperry JS, Hacke UG (2004). Analysis of circular bordered pit function I. Angiosperm vessels with homogenous pit membranes. *American Journal of Botany*, 91, 369–385.
- Sperry JS, Tyree MT (1988). Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiology*, 88, 581–587.
- Tardieu F, Simonneau T (1998). Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: Modelling isohydric and anisohydric

- behaviours. *Journal of Experimental Botany*, 49, 419–432.
- Thompson AJ, Mulholland BJ, Jackson AC, McKee JM, Hilton HW, Symonds RC, Sonneveld T, Burbidge A, Stevenson P, Taylor IB (2007). Regulation and manipulation of ABA biosynthesis in roots. *Plant, Cell & Environment*, 30, 67–78.
- Trifilò P, Nardini A, Raimondo F, Gullo MAL, Salleo S (2011). Ion-mediated compensation for drought-induced loss of xylem hydraulic conductivity in field-growing plants of *Laurus nobilis*. *Functional Plant Biology*, 38, 606–613.
- Tyree MT, Sperry JS (1988). Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answers from a model. *Plant Physiology*, 88, 574–580.
- Vandeleur RK, Mayo G, Shelden MC, Gilliam M, Kaiser BN, Tyerman SD (2009). The role of plasma membrane intrinsic protein aquaporins in water transport through roots: Diurnal and drought stress responses reveal different strategies between isohydric and anisohydric cultivars of grapevine. *Plant Physiology*, 149, 445–460.
- Villagra M, Campanello PI, Bucci SJ, Goldstein G (2013). Functional relationships between leaf hydraulics and leaf economic traits in response to nutrient addition in subtropical tree species. *Tree Physiology*, 33, 1308–1318.
- Vogt UK (2001). Hydraulic vulnerability, vessel refilling, and seasonal courses of stem water potential of *Sorbus aucuparia* L. and *Sambucus nigra* L. *Journal of Experimental Botany*, 52, 1527–1536.
- Wang CS, Wang SP (2015). A review of research on responses of leaf traits to climate change. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 206–216. (in Chinese with English abstract)
- [王常顺, 汪诗平 (2015) 植物叶片性状对气候变化的响应研究进展. *植物生态学报*, 39, 206–216.]
- Wilkinson S, Davies WJ (2002). ABA-based chemical signalling: The co-ordination of responses to stress in plants. *Plant, Cell & Environment*, 25, 195–210.
- Wilkinson S, Davies WJ (2010). Drought, ozone, ABA and ethylene: New insights from cell to plant to community. *Plant, Cell & Environment*, 33, 510–525.
- Woodruff DR, Meinzer FC, Marias DE, Sevanto S, Jenkins MW, McDowell NG (2015). Linking nonstructural carbohydrate dynamics to gas exchange and leaf hydraulic behavior in *Pinus edulis* and *Juniperus monosperma*. *New Phytologist*, 206, 411–421.
- Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JH, Falster DS, Groom PK, Hikosaka K, Lee W, Lusk CH, Niinemets Ü, Oleksyn J (2005). Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology & Biogeography*, 14, 411–421.
- Zhang Y, Oren R, Kang S (2012). Spatiotemporal variation of crown-scale stomatal conductance in an arid *Vitis vinifera* L. cv. Merlot vineyard: Direct effects of hydraulic properties and indirect effects of canopy leaf area. *Tree Physiology*, 32, 262–279.
- Zhang YQ, Wang CK (2008). Transpiration of boreal and temperate forests. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 14, 838–845. (in Chinese with English abstract) [张彦群, 王传宽 (2008). 北方和温带森林生态系统的蒸腾耗水. *应用与环境生物学报*, 14, 838–845.]

责任编辑: 高玉葆 责任编辑: 李 敏

附录I 术语及其缩写或符号

Appendix I Terms and their acronyms or symbol

缩写或符号 Acronym or symbol	术语 Term
<i>AAO</i>	脱落醛氧化酶 Abscisic aldehyde oxidase
ABA	脱落酸 Abscisic acid
A_N	净CO ₂ 同化量 Net CO ₂ assimilation
AQPs	水通道蛋白 Aquaporins
G_s	气孔导度 Stomatal conductance
T_r	蒸腾速率 Transpiration rate
K	水力导度 Hydraulic conductance
K_{leaf}	叶水力导度 Leaf hydraulic conductance
K_{plant}	植株导水率 Whole-plant hydraulic conductivity
<i>LMA</i>	比叶质量 Leaf dry mass per area
MCSU	钼辅因子硫化酶 Molybdate cofactor sulfurase
NCED	9-顺式-环氧类胡萝卜素加双氧酶蛋白 9- <i>cis</i> -epoxycarotenoid dioxygenase
NSC	非结构性碳水化合物 Nonstructural carbohydrate
P_{50}	木质部失去50%导水率所对应的水势 The water potential inducing 50% loss of hydraulic conductivity
P_{88}	木质部失去88%导水率所对应的水势 The water potential inducing 88% loss of hydraulic conductivity
P_e	栓塞临界值 Embolism threshold
TIP	液泡膜内在蛋白 Tonoplast-intrinsic protein
<i>VPD</i>	水汽压亏缺 Vapor pressure deficit
<i>WUE</i>	水分利用效率 Water use efficiency
WUE_i	内在水分利用效率 Intrinsic water use efficiency
ZEP	玉米黄质环氧酶 Zeaxanthin epoxidase
Ψ_L	叶水势 Leaf water potential
Ψ_{MD}	中午叶水势 Midday leaf water potential
Ψ_{PD}	黎明前叶水势 Predawn leaf water potential
Ψ_S	土壤水势 Soil water potential



扫码向作者提问