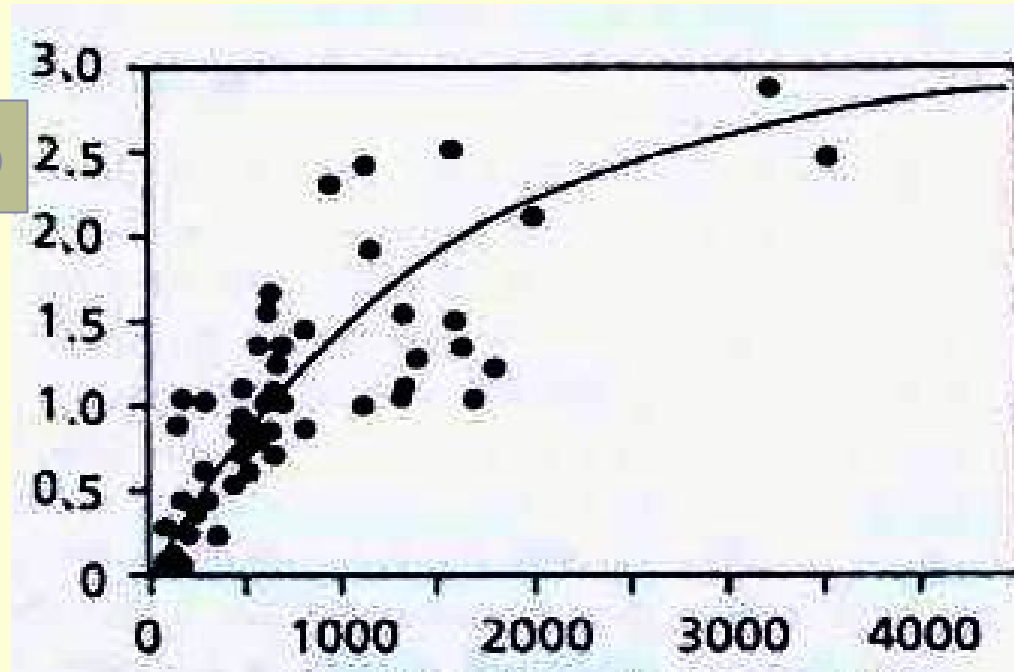


植物生理生态学



植物水分关系

生产力(kg/m²/年)



雨量

世界主要生态系统中净初生产力与降雨量间的相互关系



水对植物机能的作用

- 所有植物生理过程有水的参与;
 - 水占非木质化组织如叶片和根系生物量的80~95%。
 - 在细胞水平上，水是细胞运输代谢产物的主要媒介;
 - 是植物在不同器官间运输原材料和植物激素的媒介，
 - 水分维持结构和支撑姿态；膨压失去，萎蔫，生理活动停止;
 - 生态生理需水:维持正常的生理功能
-

草本植物中主要成分的含量及生产 1 g 干物质需吸收的数量*

成分	含量 (%FW)	所需量 (mg/g)
水	90	2500
碳	4	40
氮	0.3	3
钾	0.2	2
磷	0.02	0.2

*: 以上数据仅为近似值，种间和不同的生长条件下有明显变化。



不同种和不同生长条件下叶肉细胞表面积与叶表面积比值（ A_{mes}/A ）的变化^{*}

叶片形态/生境	A_{mes}/A
遮荫叶片	7
中生叶片	12-19
旱性向阳叶片	17-31
低海拔（600m）	37
高海拔（3000m）	47
种	A_{mes}/A
<i>Plectrathus parviflorus</i>	
强光照	39
弱光照	11
<i>鳄鱼草 Alternanthera philoxeroides</i>	
强光照	78
弱光照	50





1.2 蒸腾作用是光合作用不可避免的结果

- 蒸腾作用和光合作用紧密相关;
 - 蒸腾作用具有维持能量平衡的作用:水分蒸发, 叶片冷却。
 - 蒸腾作用与土壤中养分移动吸收和植株中的转移有关;
- 



2 土壤中的水分有效性

土壤的水分有效性:决定于土壤中储存水的量和土壤水势
富含有机质的粘土,毛细管产生很大的负压;大于 $30\mu\text{m}$ 的土壤孔隙持水力弱;小于 $0.2\mu\text{m}$ 的孔隙将水分牢牢地吸附在周围的土粒上

- 吸附于中等孔隙(直径为 $0.2\sim 30\mu\text{m}$)中的水分才能被植物吸收。
 - 疏松土壤,植物根系穿透性好,可吸收的水分多;粘闭土壤,根系生长差,水分传输受到限制;
 - 水分移动还受根鞘的影响,根鞘是由根系溢泌物和根毛把根周围的土粒结合在一起组成的;根鞘主要在远根区发生,因为远根区木的质部成熟度差,这样远根区比近根区的含水量要高
- 



2.1不同土壤的田间持水量

田间持水量:指土壤水分达饱和状态时,经重力作用完全排去不被土壤吸附的水分后的土壤含水量。粘性土或有机质含量丰富质地良好的土壤,达田间持水量时水势较高。

永久萎蔫含水率:植物能从土壤中吸收水分的土壤最低水势时的土壤含水量

土壤有效水:田间持水量与永久萎蔫点之间的土壤水分差值



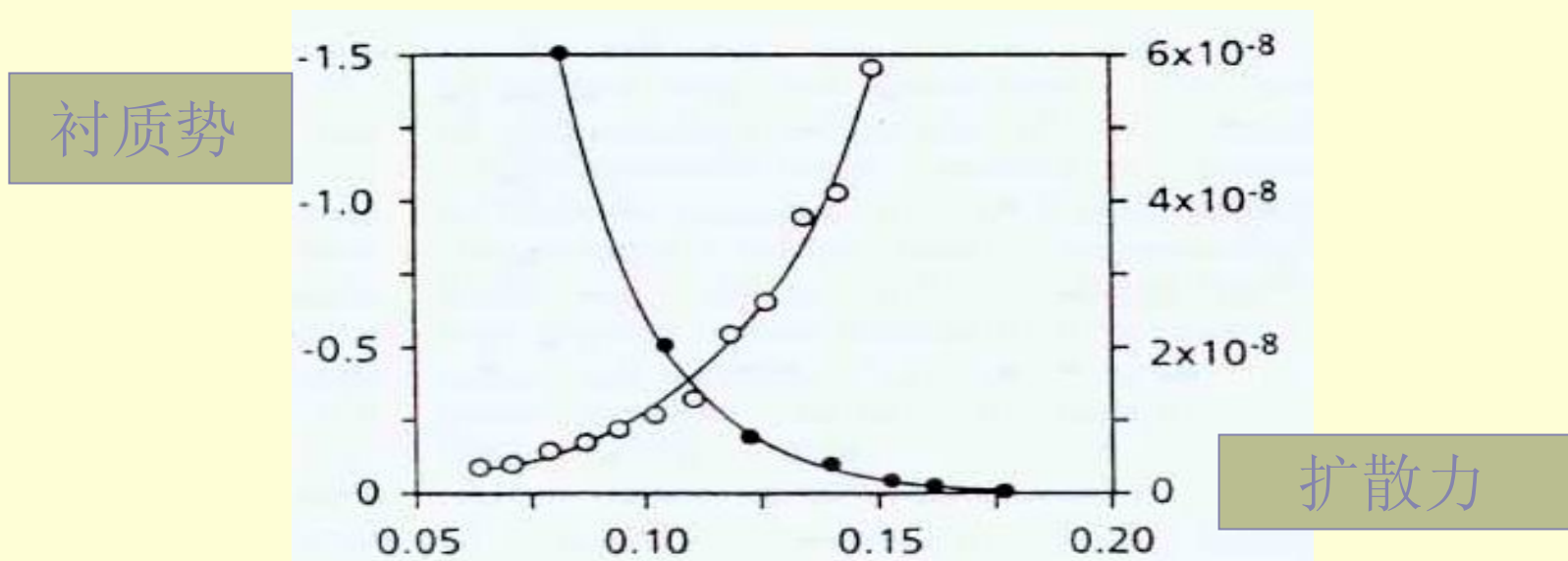
表5-3 不同土壤类型的孔径分布与土壤含水量

参数	土壤类型		
	砂土	壤土	粘土
孔隙大小(占总体积%)			
>30μm 颗粒	75	18	6
0.2-30μm	22	48	40
<0.2μm	3	34	53
土壤含水量(占总容积%)			
田间持水量	10	20	40
永久萎蔫点	5	10	20

土壤有效含水量也与盐分,有机质含量有关

2.2水分向根运动

- 土壤水分较多时:通过植物蒸腾作用形成的水势梯度向根运动;
- 特别干旱时(水势 <-1.5 Mpa):水蒸汽的形式运动但扩散速率很低.

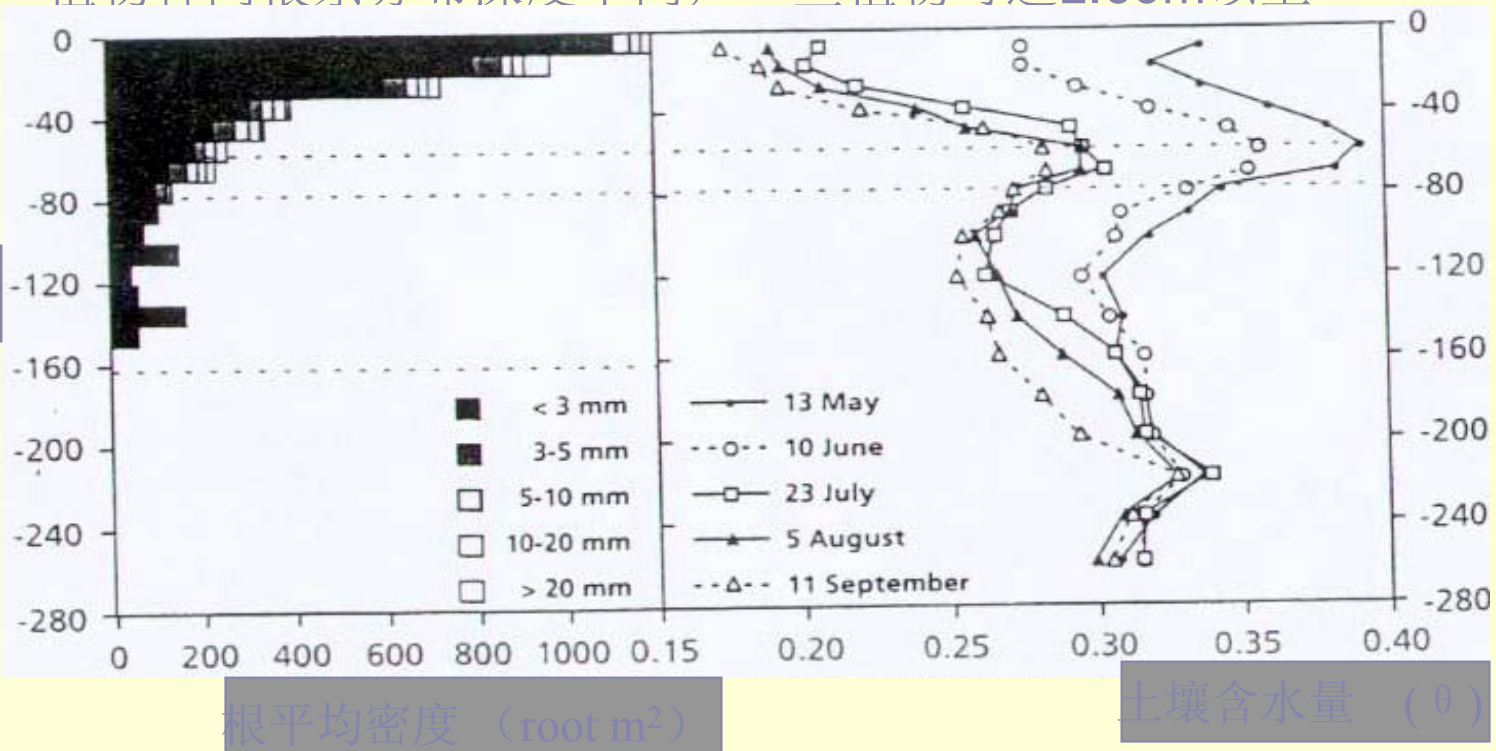


砂壤土条件下土壤水分衬质势和扩散力与土壤含水量的关系

- 当土壤比较干旱,水分流动对根系吸收水分有限制时,根系吸收水分可用下式估算:
- $$d\theta'/dt = D(\theta' - \theta_a)/2b^2$$
- 式中: $d\theta'/dt$, 土壤平均含水量下降的速率; θ' , 平均含水量; t , 时间; D , 土壤水分扩散系数, 近似常数值为: $2 \times 10^{-4} \text{m}^2 \cdot \text{day}^{-1}$ ($0.2 \times 10^{-8} \text{m}^2 \text{s}^{-1}$); θ_a , 根表面的土壤含水量; b , 根际半径, 可用下式计算: $b = (\pi L)^{-1/2}$, $L(\text{m} \cdot \text{m}^{-3})$ 是根的密度, 即单位体积 (m^3) 土壤中根的长度。 θ_a 是常数, 以上可将方程式可合并为:
- $$(\theta' - \theta_a)d = (\theta' - \theta_a)_0 \exp(-Dt/2b^2)$$
- $$= \theta d_0 \exp(-t/t^*)$$
- 上式: $(\theta' - \theta_a)_0$ 是当 $t=0$ 时系统中的时间常数, 即土壤平均含水量降到其初值的 $1/e$ (即 0.37) 所需的时间; 参数 t^* 随土壤类型和土层深度而改变, 但植物吸水特性对 t^* 的影响不显著
- 如果植物没有吸收所有到达根表的离子, 渗透势将相应下降, 这种现象在肥沃土或盐土上特别明显

2.3土壤水分与根系分布

- 植物从不同土层中吸收的水分比例与土壤含水量有关:土壤水分充足,植物主要从浅土层中吸收;含水量低时,从深层土壤中吸收的水分相对增加;
- 土层很深处,尽管无根系分布,但可通过毛细管作用上升成为有效水。
- 植物种间根系分布深度不同,一些植物可达1.60m以上

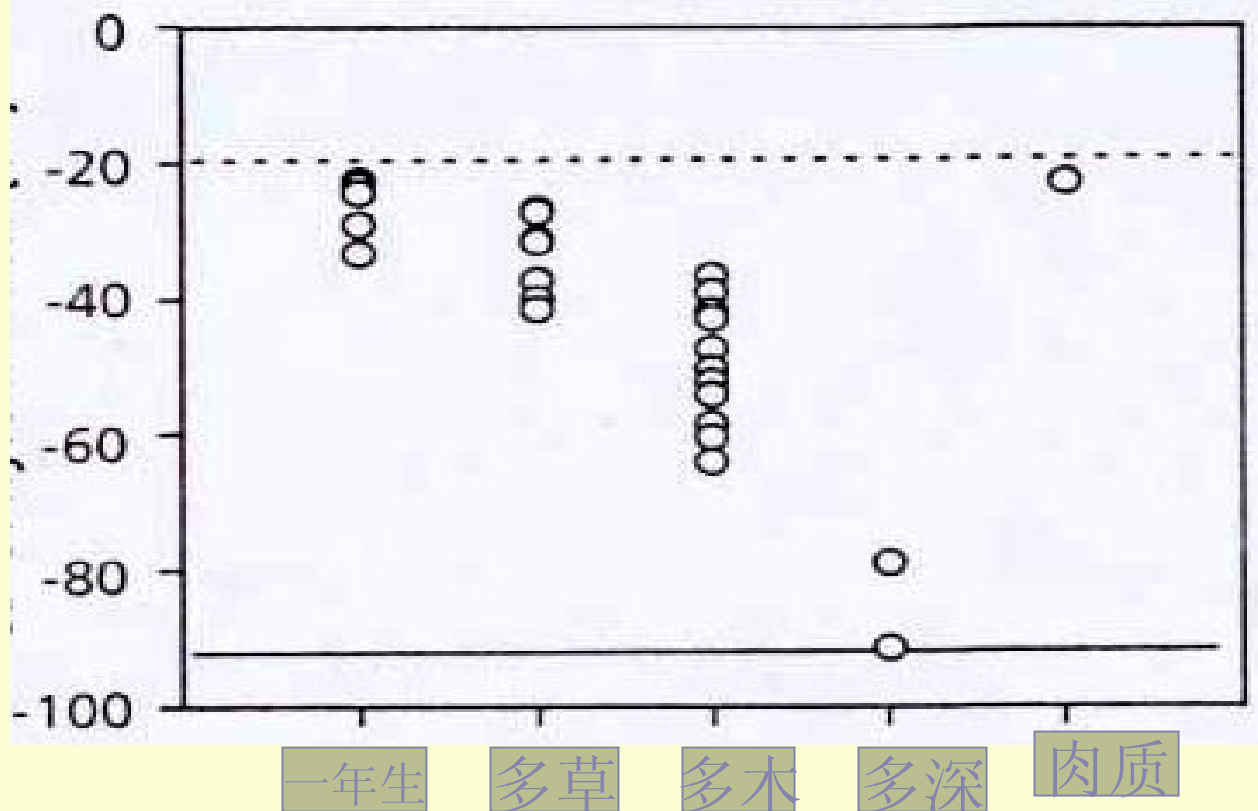


(左) 不同深度下无柄橡树的根系分布。
(右) 不同深度和不同生长年份橡树生长土壤中的水分变化。

土壤水分的测定技术

- 根柱法:费时费力, 间接;
- 示踪标记法; 可以获得水来源于哪一土层和哪些根在水分吸收中起作用等信息。

木质部水分的 δ

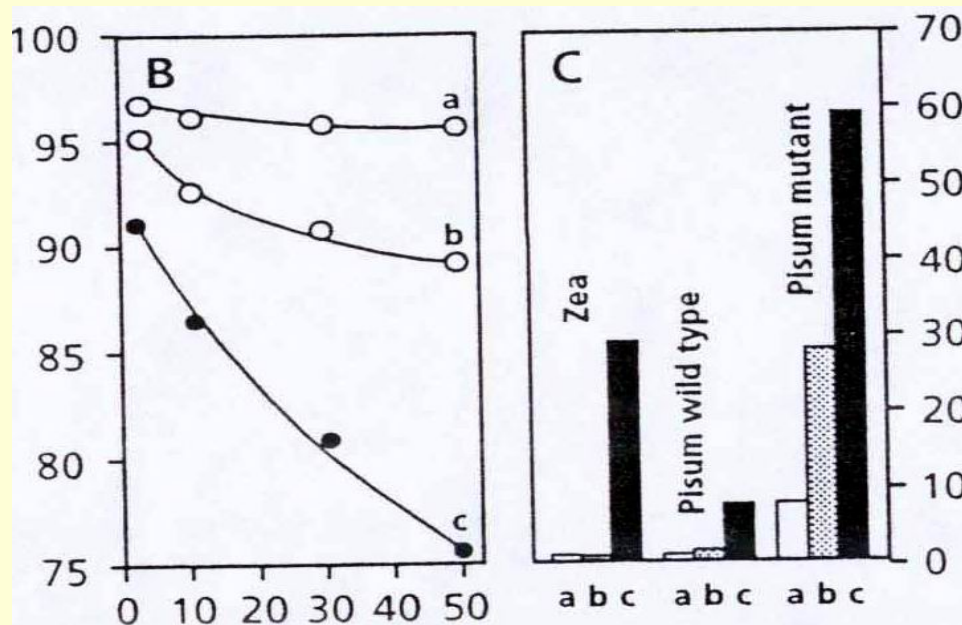


沙漠灌木群落不同生长类型在夏季木质部水分的氢同位素比率 (δD)

根系对水势梯度的反应及趋水生长

- Darwin (1880): 根系在土壤中具有从干旱处向湿润处生长的能力——趋水性。
- 趋水性发生是由于处于湿润一边的根细胞伸长受到抑制,而处于干旱一边的根细胞伸长不受影响或略有促进,使根弯曲伸向湿润处
- 根冠最有可能是水分感受体

相对湿度



弯曲程度

B: 盐空白 (a), KCl (b) 或 K_2CO_3 (c) 在离水分刺激物0-50mm处产生不同的水分梯度
C: 三种不同的水分梯度 (B) 刺激10h后的根系弯曲程度

3.细胞的水分关系

3.1渗透调节

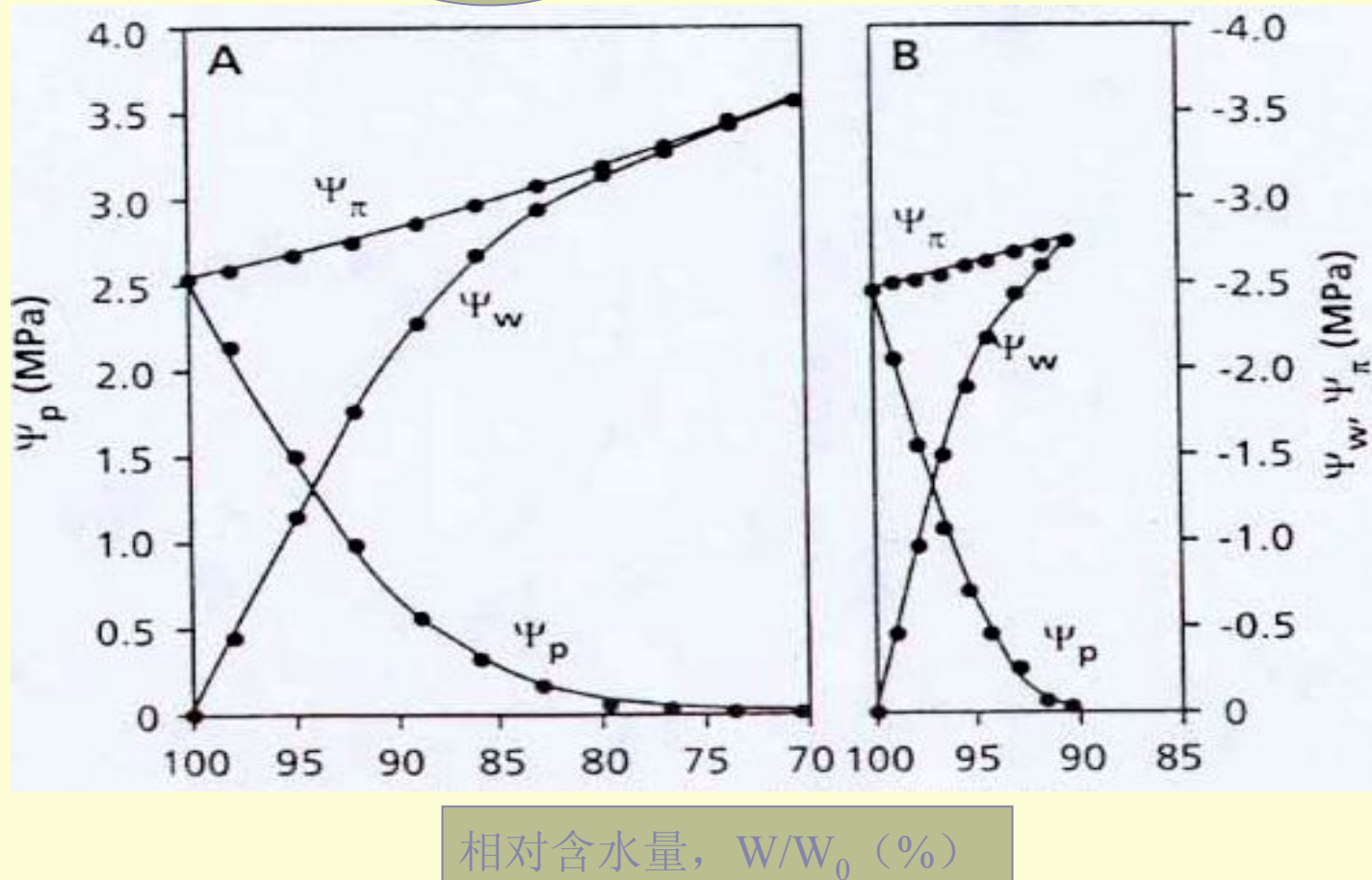
- 随着土壤变干，土壤水势下降，活细胞通过渗透活性物质的积累，降低渗透势，保持细胞膨压。
- 渗透物质多为无机离子和有机酸，这些物质降低细胞质中的酶活性;这样植物在细胞质中常常合成对细胞代谢无负面影响的溶质，包括甜菜碱、山梨糖醇和脯氨酸，它们的电荷不高，但极性和可溶性强，并具有较厚的亲水层;
- 一些植物积累果聚糖,果聚糖积累与较强的抗旱性有关具有高积累果聚糖功能的转基因烟草（*Nicotiana tabacum*），抗旱性要比野生型强

3.2细胞壁弹性

- 细胞失水，体积减少;细胞体积减小的程度及细胞内水势降至膨压消失点的程度取决于细胞壁弹性。弹性好的细胞，膨压最大时保持的水分较多，因而失去膨压过程中体积的减小程度较大;细胞壁弹性好的细胞晚上积累储存水，白天由于叶片蒸腾逐渐失去水分。通过这种方式，植物能承受短暂失水量大于根系吸水量的状况。
- 细胞壁弹性取决于细胞壁各组分间的化学作用。较大的细胞壁弹性可用较小的弹性模数来表述。弹性模数 ε (Mpa) 用膨压变化过程中细胞体积的变化值 Δv (m^3) 和细胞最初体积的水势变化值 Δp (Mpa) 来描述:
 - $\Delta p = \varepsilon \Delta v / v$ ，或 $\varepsilon = \Delta p / dv \cdot v$
 - ε 值壁厚的细胞比壁薄的细胞大
 - 起源于干旱地区的植物种与起源于湿润地区的相比，其叶细胞的弹性较大

橄榄

月桂



(A) 橄榄和 (B) 月桂叶片的膨压 (ψ_p)、渗透势 (ψ_π) 和水势 (ψ_w) 与相对含水量的关系图

- 在一定的水势下，细胞弹性越好，渗透势越小，膨压越大。
- 由于细胞内渗透溶质浓度的上升，细胞壁弹性相对较好的橄榄与细胞壁弹性较差的月桂相比，叶细胞水势下降更多。
- 适应性差的植物，相对含水量和叶片水势较高时，叶片会失去膨压（ $\psi_p = 0$ ）；适应性强的植物种（如橄榄），因细胞壁弹性好，失水较多。

不同有效水分条件下三种地中海地区常绿树和针叶树种一年生叶片中的弹性系数

种	充分膨压下的弹性系数 ϵ	
	雨季	旱季
橡树(<i>Olea Oleaster</i>)	19.5	19.3
长豆角(<i>Ceratonia siliqua</i>)	20.5	24.5
月桂(<i>laurus nobilis</i>)	28.1	40.7

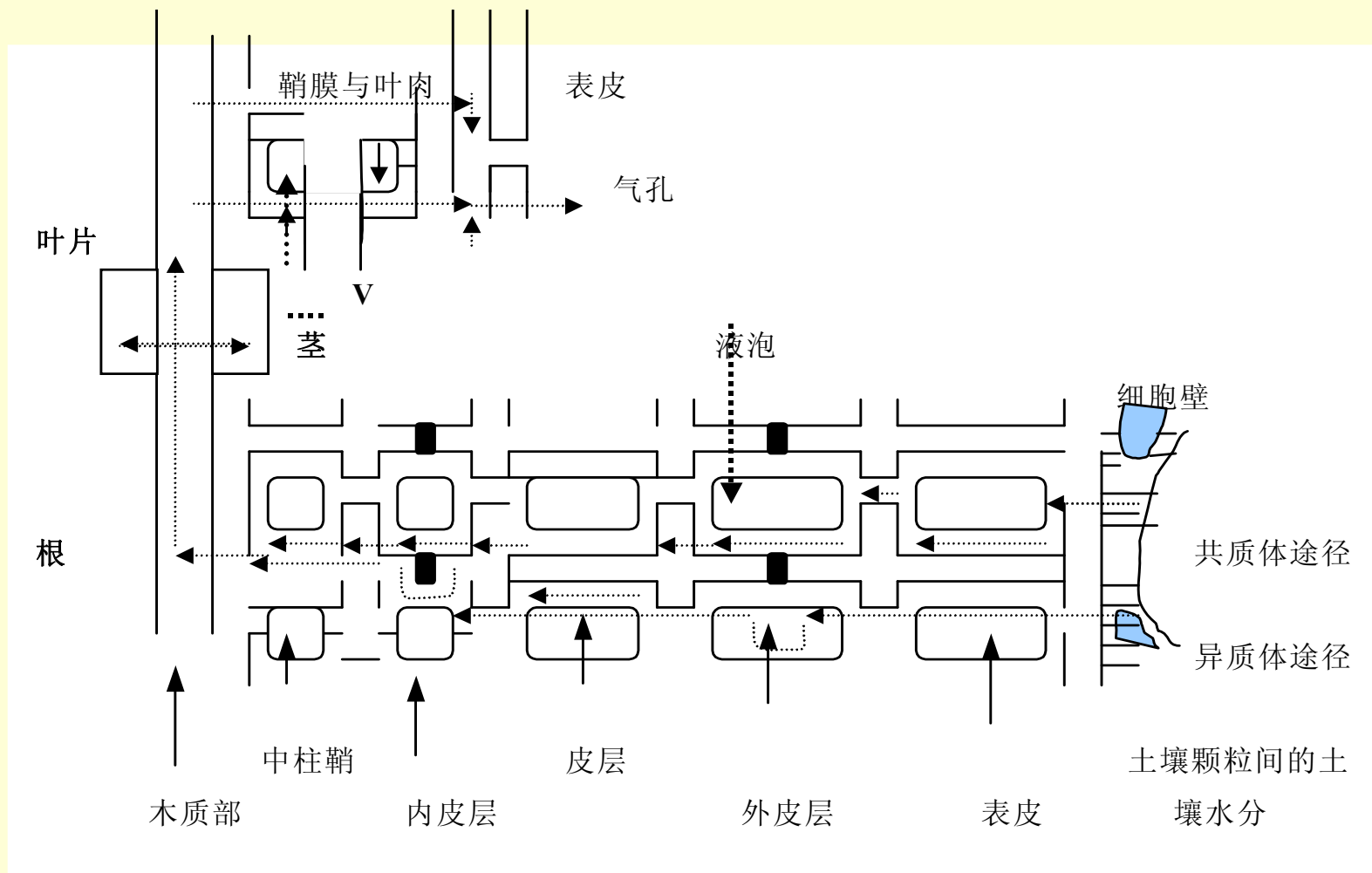
橡树最耐干旱，其次为长豆角

3.3进化方面的有关问题

- 渗透溶质浓度和细胞壁弹性的调节能力受基因控制。
- 菊科中 *Dubautia* 的许多种组成，其中一些对于干旱环境要求严格，另一些则对湿润环境要求严格。因此，它们适合用于对一些与植物水分关系有关的特定性状的生存价值分析
- *Dubautia scabra* 与 *Dubautia ciliolata* 的相比，渗透势和膨压较低而弹性模数较高，二者的杂交种在渗透势、膨压和细胞壁弹性等表现为父母本的中间类型。
- 湿润森林中的植物种与干旱灌木区的植物种相比，前者叶片较大，细胞壁弹性较低（弹性模数较大）渗透势较小。
- 起源不同的植物种染色体对数存在着差异，起源于干旱区的种有13对，而起源于中生和湿生区的种有14对。一对染色体的缺失可能使植物能适应较干旱的生存环境

- 
- 果聚糖积累与抗旱性有关。
 - 果聚糖积累较多的科包括禾本科、百合科和菊科),这些植物中, 果聚糖的合成至少与两种酶有关。第一种酶催化三糖(一个葡萄糖分子和二果糖分子)的合成, 第二种酶用果糖残基延伸三糖。
 - 在3000~1500万年前, 当气候演变为季节性干旱时, 果聚糖积累的种增加。目前果聚糖积累的植物种的分布是与季节性干旱地区的分布相一致的。
 - 果聚糖合成酶编码基因的出现使果聚糖区系能抵抗季节性干旱。果聚糖合成关键酶的氨基酸序列推断表明, 这种酶与植物蔗糖酶具有很高的同质性, 蔗糖酶是水解蔗糖的通用酶, 产生葡萄糖和果糖;很有可能是, 在生产果聚糖的植物中, 这些基因是由于转化酶基因复制并稍加修饰后产物。
-

4.植物中的水分运动



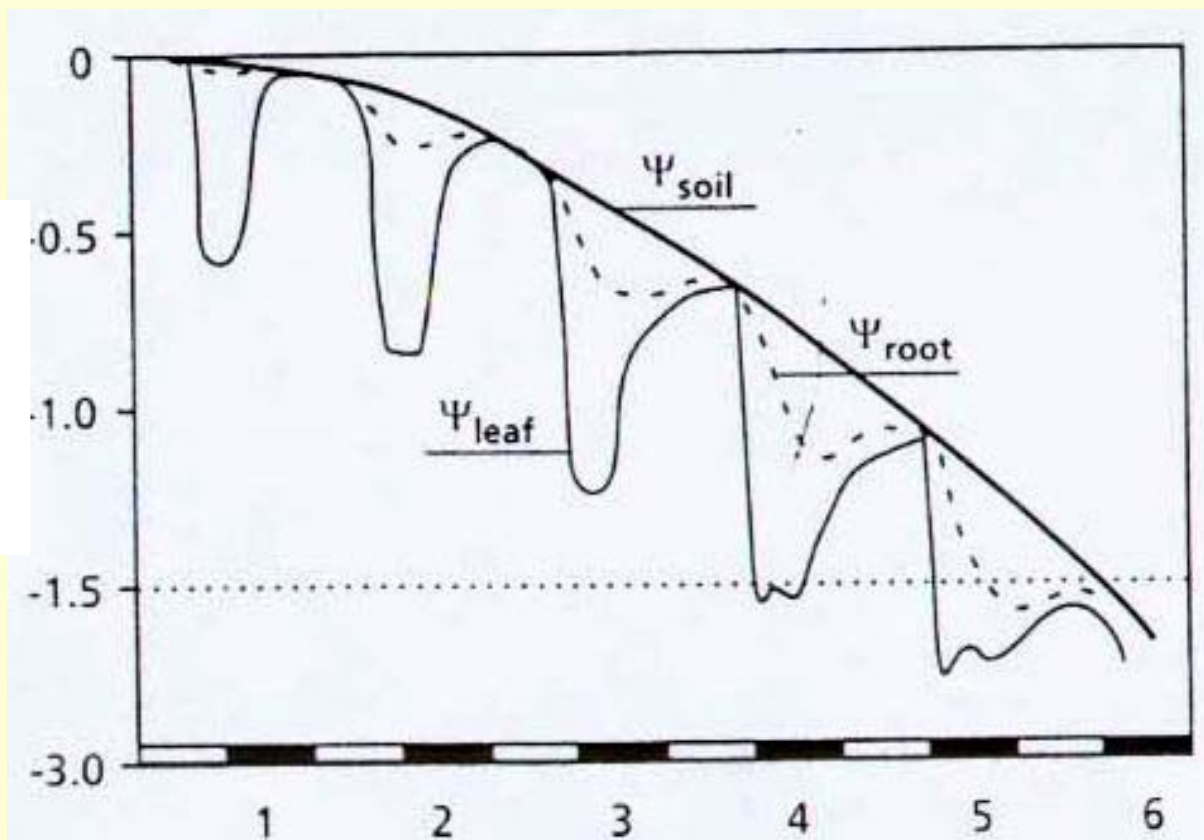
土壤—植物—空气连通体中的水分传输。



4.1 概况

- 土壤—植物—大气连续体中，来自土壤的水分，通过植物，最后散失到大气中，构成水分运动相互联系的动态过程。
 - 水分在植物中沿梯度运动，即从高水势到低水势（通过半透膜），从高压力势到低压力势（不通过半透膜），或从水蒸气分压高处到低处。大气中的水蒸气分压比叶片内部低，这是水分从叶片散失的主要驱动力，根细胞的水势比土壤水势低，又驱动水分沿压力势梯度在根木质部与叶片之间传输。
 - 随土壤变干，土壤水势与植物水势均下降，黎明前（水分胁迫最小）及正午（水分胁迫最大）下降速度均较快
 - 水分沿梯度的被动运动与植物获得碳和养分不同，后者需要消耗代谢能，是主动吸收。
 - 土壤—植物—大气连续体中，叶片、空气界面的水势梯度最大，表明气孔在植物水分关系中起主要调控作用。
- 

水势 (MPa)



时间 (days)

植物在水势从接近0到萎蔫发生的临界值时的叶片水势 (Ψ_{leaf})、根系水势 (Ψ_{root}) 和土壤水势 (Ψ_{soil}) 的日变化。黑条表示夜间

- 
- 水分流速 J (mm^3s^{-1}) (即土壤—植物—大气系统中两部分间水的传输速率) 是由两点间的传输阻力决定的。常用导度 L_p ($\text{mm}^3\text{s}^{-1}\text{Mpa}$) 表示。
 - 水分运动的水势梯度是变化的 ($\Delta \psi_w$, Mpa), 这个变化梯度为压力势梯度 ($\Delta \psi_p$, Mpa) 或水蒸气压梯度 (Δe)。水势梯度下, 可表示为:
 - $J = L_p \cdot \Delta \psi_w$
 - 白天, 叶片水势往往降低, 即根系供水少于叶片失水; 而在干旱土壤中, 根系向叶片发出信号, 使叶片气孔导度降低, 从而减少水分散失。
- 



4.2根系中的水分

- 湿润土壤上，细胞膜是水分通过根系传输的主要屏障。外界水分进入根内通过两条途径：质外体或共质体运输。
 - 水分必须进入内皮层的共质体，内皮层细胞壁的基本部和横断面较厚，常木质化，浸透蜡质木栓质，构成凯氏带。这些疏水带完全环绕每一个内皮层细胞，阻止水分通过质外体的进一步运输。
 - 内皮层和外皮层中常有通道细胞。一旦表皮和皮层细胞死亡，通道细胞是质膜直接面对土壤溶液的唯一细胞，通道细胞对水分运行的阻力较小
-



水分需通过质膜进入细胞，到达木质部导管。很长时间内，一般认为水必须通过类脂双分子层传输。与其它生物一样，植物具有水分通道蛋白，也称水分蛋白，它插入质膜中使水分单向传输。夜间,水分通道蛋白的量减少，黎明前又开始增加，表明水分通道蛋白有一个快速周转的过程。

低温下，膜的流动性差，膜蛋白不太移动，质膜对水分传输的阻力较大。植物对低温的适应性与不饱和脂肪酸含量有关，不饱和脂肪酸有利于增加质膜在低温下的流动性。

淹水时土壤中的氧气含量低，抑制植物有氧呼吸，植物对水分传输的阻力也较大;其原因很可能是有氧呼吸的抑制使水分通道蛋白减少

- 随着土壤水分减少，根系和土壤收缩，根系与土壤水膜间的接触减少。
- 干旱环境下，根系与土壤接触不良是水分从根系流向叶片的最大阻力。植物通过增加新根形成增加根的传导，根毛在水分传输中具有很大的作用。
- 干旱环境下,植物的根系质量比（RMR）较高， RMR是指根系质量与植物总质量的比值。
- 耐旱植物的RMR显著高于敏感植物。C₃与C₄植物相比， C₄植物的RMR较高，这与它们较高的水分利用效率一致的。
- 营养生长期，植物适应低温或水分短缺时，随着干旱程度的加重，地上部生长减慢，而根系生长往往相对比较稳定，从而使RMR提高。

由气候、气候森林类型和植物种归类的不同森林生态系统的地上部和地下部物质及其根质比

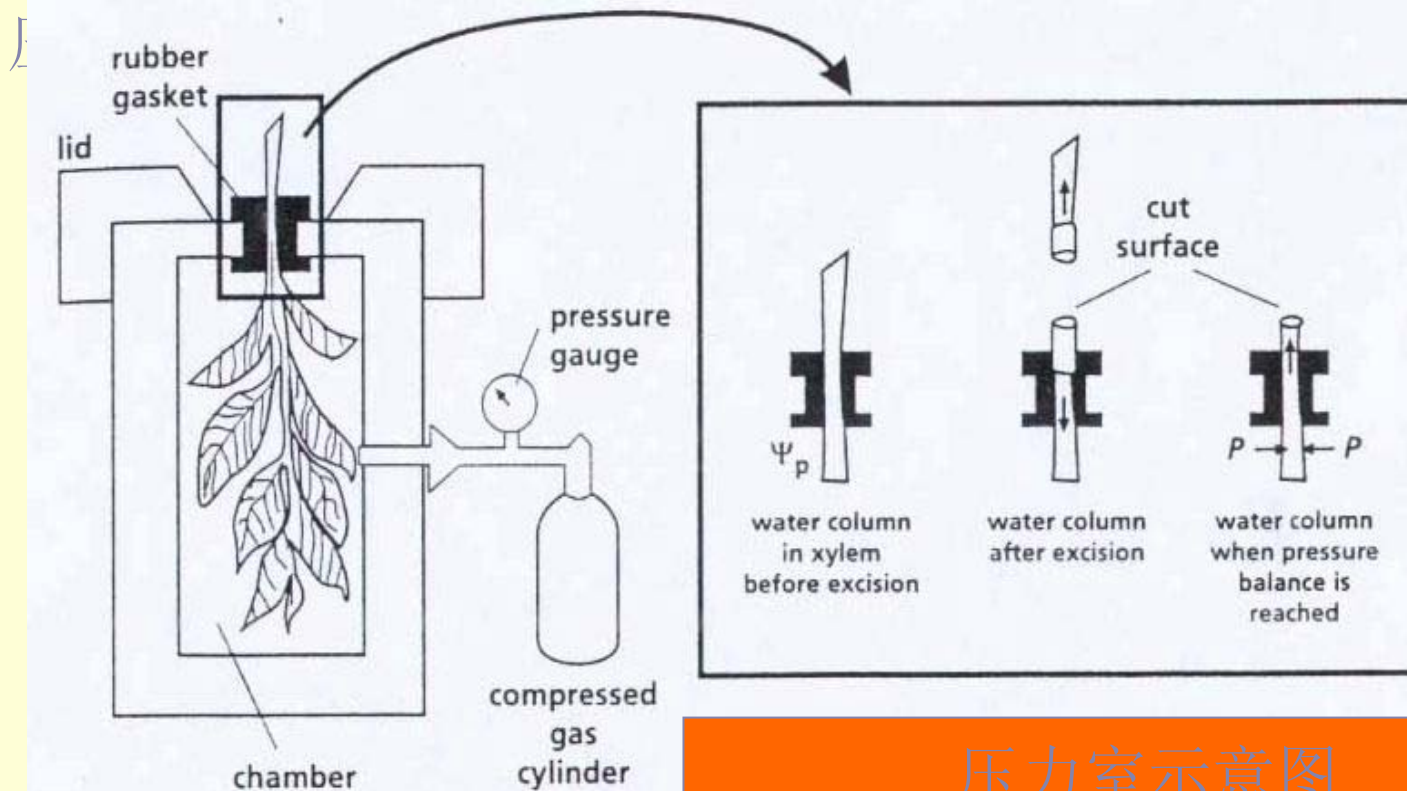
生态系统	地上部物质 (gm ⁻²)	地下部物质 (gm ⁻²)	RMR [#] (gg ⁻¹)
北方气候带			
阔叶落叶类	50	25	0.32
针叶常绿类	30-140	7-33	0.20-0.30
冷温带			
阔叶落叶类	175-220	25-50	0.13-0.19
针叶落叶类	170	40	0.18
针叶常绿类	210-550	50-110	0.14-0.28
暖温带			
阔叶落叶类	140-200	40	0.21
针叶常绿类	60-230	30-35	0.15

4.3茎中的水分

- 从大气压现象上可知, 即使很好的真空泵也不能把水分提升至高于10m, 但半径为 $20\text{ }\mu\text{m}$ 的木质部导管通过毛细管作用可将水分提升0.75m,
- 大红木 (*Sequoia gigantea*) 和的蓝桉 (*Eucalyptus diversicolor*), 每天将大量水分提升到接近于100m的高度。这样, 木质部压力必定低于真空泵产生的压力.
- 与根系活细胞中的水相比, 茎木质部中的水在植物蒸腾时具有张力(压力势为负值)。这种吸收张力是由水分子和运输导管细胞壁的毛细管相互作用形成的。高达100m的树中, 水流就是由树顶端木质部的巨大毛细管力维持的.

4.3.1 能测量负木质部压吗？

- 木质部负压可用压力室测定:切取一段茎秆置于压力室中,密封,与大气隔开,把茎的切口伸出室外,当向压力室施加足够大的压力时,使木质部液刚好溢出茎切口表面。此时施加的正压(“平衡压”)等于植株完整时的木质部负



压力室示意图

4.3.2 木质部中的水分传输

- 茎木质部的水分阻力达总压力的20~60%，因土壤和大气而有所差异。
- 木质部导管中的水流（ J_v ， $\text{mm}^3\text{mm}^{-2}\text{s}^{-1}=\text{mms}^{-1}$ ）可用Hagen-Poiseuille方程表述，该方程描述毛细管中的液体流动：
$$J_v = (\pi \cdot R^4 \cdot \Delta \psi_p) / 8 \cdot \eta \cdot L \quad (6)$$
- $\Delta \psi_p(\text{Mpa})$ 为流体静力压差， $R(\text{mm})$ 是单个导管的半径， $L(\text{mm})$ 为导管中水流流动的长度， $\eta(\text{mm}^{-2}\text{Mpas})$ 为粘滞性常数。
- 该方程表明，液流传导率与导管半径的四次方成正比；这样在总木质部截面积相同的情况下，木质部导管量少但半径较大的茎与量多但半径较小的茎相比，前者传导率较高。

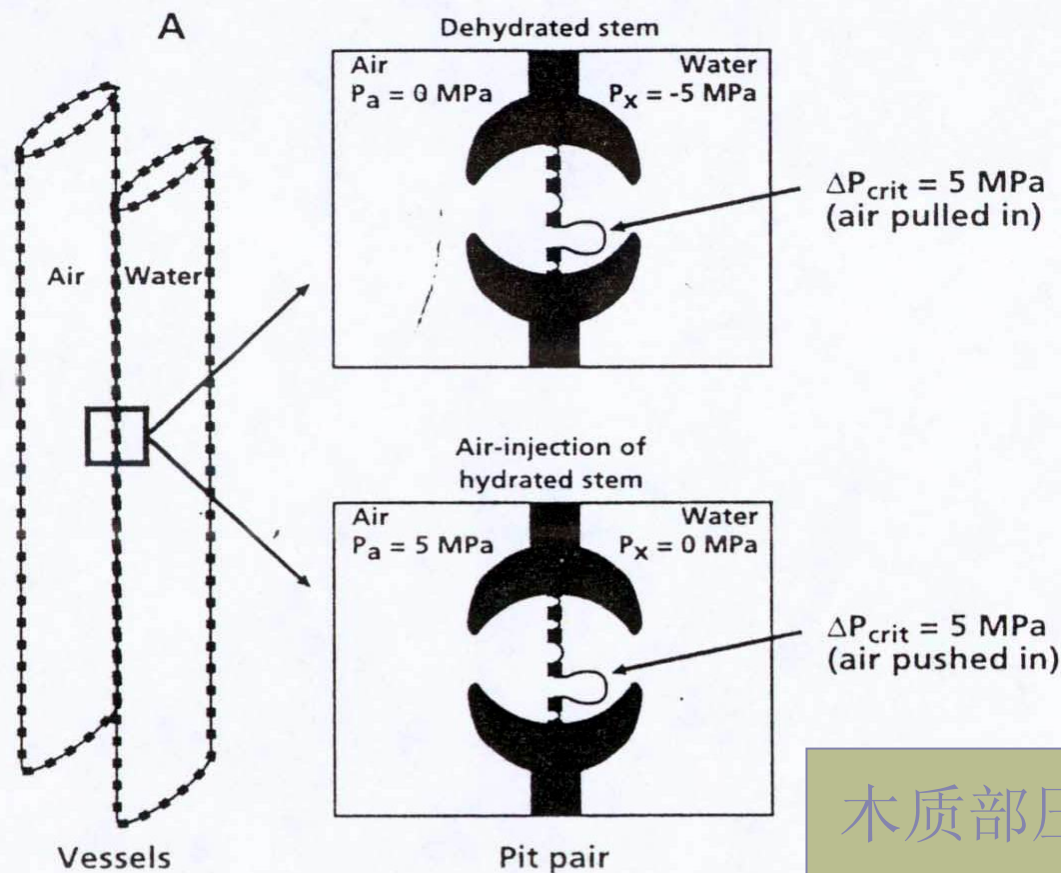
- 由于木质部导管管径和长度的不同，植物木质部导管中的水流速度和液流传导率存在较大差异(表)。
- 与攀缘植物相比，藤本植物的茎虽较细，但具有较大直径的长导管。因为液流传导率与导管半径的四次方成正比，较大的管径弥补了总截面积较小的劣势。
- 细木质部导管的缺点是液流传导率低。

通过不同类型植物茎杆导管和木质部直径的木质部导管液流传导率和最大水流速率

	木质部导管的液流传 导率 ($\text{m}^2\text{s}^{-1}\text{MPa}^{-1}$)	最大速率 (mms^{-1})	导管直径 (μm)
常绿松柏	5-10	0.3-0.6	<30
地中海硬叶灌木	2-10	0.1-0.4	5-70
落叶散孔植物	5-50	0.2-1.7	5-60
落叶环孔植物	50-300	1.1-12.1	5-150
草本植物	30-60	3-17	
藤蔓植物	300-500	42	200-300

4.3.3气穴和阻塞：木质部水流的阻断

在木质部会发生气穴或阻塞。水分胁迫下，木质部张力很高时，空气通过导管细胞壁间最大的孔进入导管形成气穴，这些大孔位于导管纹孔间的最初壁上即纹孔膜上，然后水开始蒸发进入气泡中（图）。随着气泡的增大，水流被阻断。进入木质部导管的空气量取决于纹孔膜上孔的大小。阻塞降低导管传导水的能力，严重时抑制植物生长。

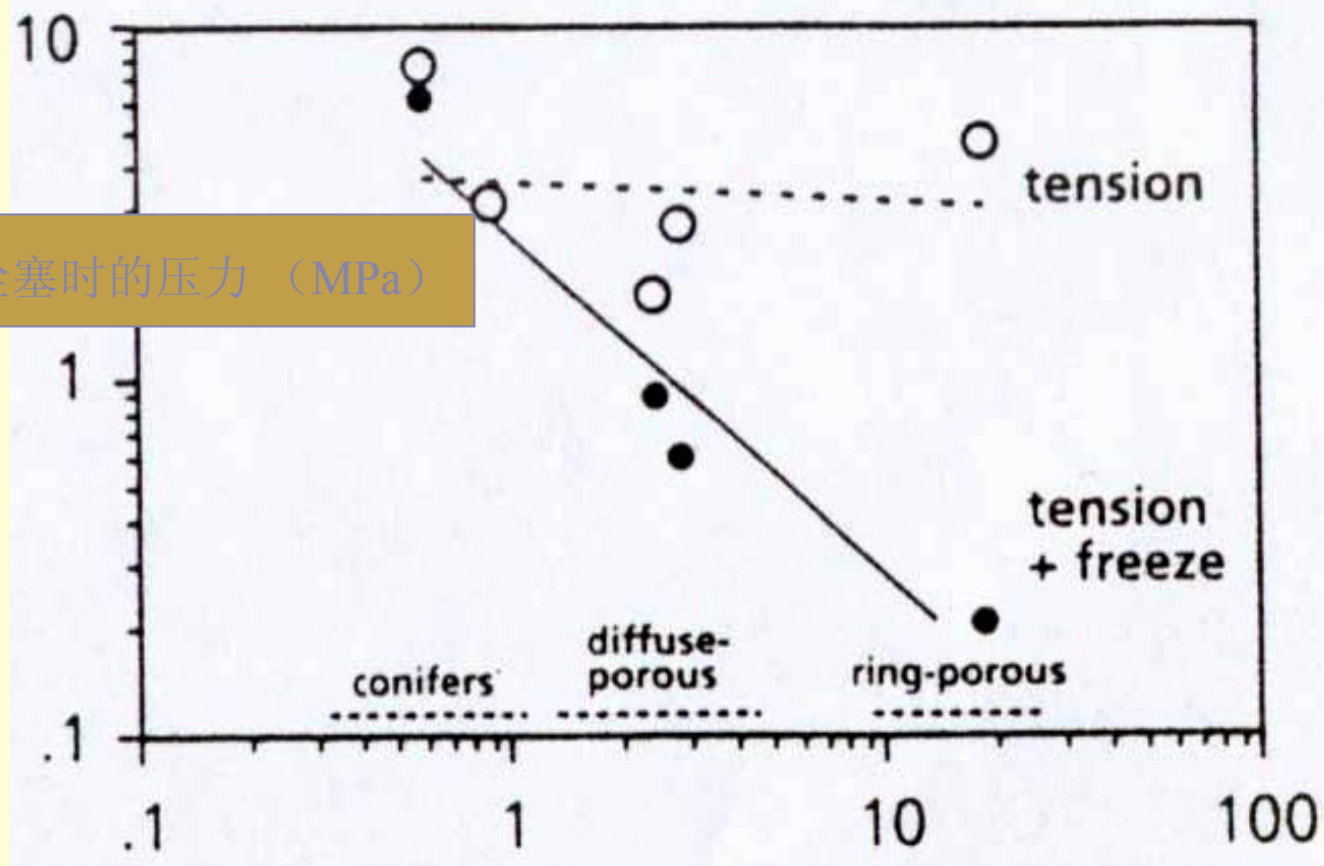


压力室压

木质部压

- 
- 木质部液受张力影响，受冻和解冻也会产生气穴（图）。这种情况下，气泡在较低的张力下形成。如果解冻期间张力加大，气泡增至足够大，则将形成气穴。
 - 植物种间导管管径的差异是解释冰融机制形成气穴、植物脆弱性不同的主要因素。如果空气受冻放出一个大气泡而不是许多小气泡，大导管中高的溶解空气含量将产生较大气泡，从而在张力较低时造成阻塞。温带木本植物在冬季和生长季节中的多数阻塞是由冻—融机制产生的，而不是由于干旱胁迫之故。
 - 阻塞也可能由病原体引起；但其机制还不清楚，可能是由于诱导性病原体增加气孔导度或降低根系对水的吸收，病原体也可能改变了木质部液的化学成分。如，许多病原体真菌产生的草酸，可降低木质部液表面张力，使空气能进入木质部导管中。
- 

50%发生栓塞时的压力 (MPa)



相对传导率 (kg s⁻¹ MPa⁻¹ m⁻¹)

50%栓塞时的压力取决于管胞或导管的大小。图列出了将树置于张力（空圆点）和置于张力+冰冻（黑圆点）过程中的实验结果。

(conofer, 针叶树; diffuse-porous, 散孔树; ring-porous, 环孔树)

4.3.4阻塞的导管能恢复其功能吗?

- 能!
- 已阻塞的导管依靠水的重新填充能恢复其功能。如在潮湿的夜晚，当根压产生正木质部压时，这种现象能发生。
- 阻塞的导管可通过气泡的溶解重新填充，这种现象在一般负木质部压下便能发生。

•5.3.5木质部的传输能力与叶面积

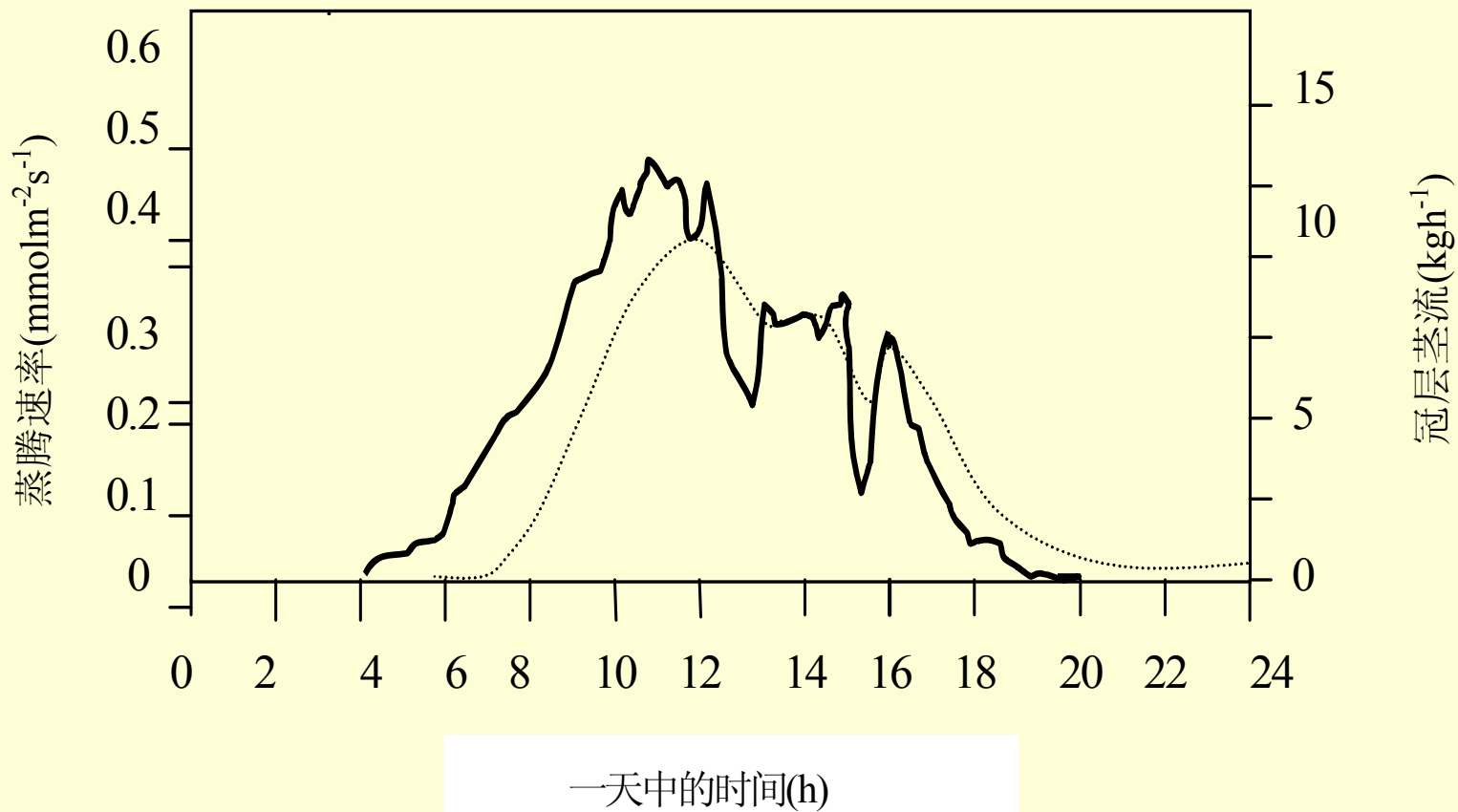
- 就树木而言, 边材截面积 (A_s) 与叶面积 (A_f) 间呈线性关系, A_s 是在水分传输中起作用的木质部, A_f 是由木质部支撑的叶面积。
- 植物不同种及在不同环境下叶面积与边材截面积之比 ($A_f : A_s$) 存在着很大的差异 (表5-7)。
- 通常, 抗旱植物的 $A_f : A_s$ 小于旱敏感植物。增加养分和适宜的水分条件有利于提高 $A_f : A_s$ 。

表 5-7. 松柏类叶面积与边材截面积的比率(A_f? A_s)

种	通用名	A _f ? A _s (m ² m ⁻²)
中生环境		
<i>Abies balsamea</i>	香脂冷杉	6700-7100
<i>A. amabilis</i>	美国银杉	6300
<i>A. grandis</i>	大冷杉	5100
<i>lasiocarpa</i>	亚高山冷杉	7500
<i>Larix occidentalis</i>	美国落叶松	5000
<i>Picea abies</i>	挪威云杉	4600
<i>P. engelmanni</i>	英国银枞	2900-3400
<i>P. sitchensis</i>	北美云杉	4500
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	黄杉属	3800-7000
<i>Tsuga heterophylla</i>	加州铁杉	4600
<i>T. mertensiana</i>	美国西部铁杉	1600
平均		5000±500
旱生环境		
<i>Juniperus monosperma</i>	单籽桧柏	800
<i>J. occidentalis</i>	西方桧柏	1800
<i>Pinus contorta</i>	美国黑松	1100-3000
<i>P. edulis</i>	Pinyon 松	2500
<i>P. nigra</i>	南欧黑松	1500
<i>P. ponderosa</i>	美国西部黄松	1900
<i>P. sylvestris</i>	欧洲赤松	1400
<i>P. taeda</i>	火炬松	1300-3000
平均		1800±200

4.3.5 茎中的水分储存

- 植物把部分水储存于茎中，能临时供给用于蒸腾
- 一般，茎中水分提供日蒸腾用水的 $<10\% \sim 20\%$ 。
- 白天茎中水分散失引起日变化，茎直径清晨最大而落日前最小。
- 多数茎收缩发生于木质部外部的活组织，因为它们的细胞壁更具有弹性，随着水分失去，细胞体积缩小。
- 在某些生存环境下，茎的储存水很重要，如在热带干旱森林，旱生落叶树尽量降低蒸腾失水减少旱季的叶片失水。旱季中这些植物茎中水分储存对开花和萌发新枝是一个重要的水分来源。
- 茎中水分储存的最明显例子：巨型仙人掌在缺水与吸水后差异很大，因而类似于“可伸缩的茎”，能储存5000kg之多的水。肉质植物从土壤停止吸水后，茎中的储存水可供继续蒸腾达数周。



落叶松 (*Larix*) 茎中水流和叶片蒸腾失水的日变化模式。
两条线的差异表明茎中的储存水

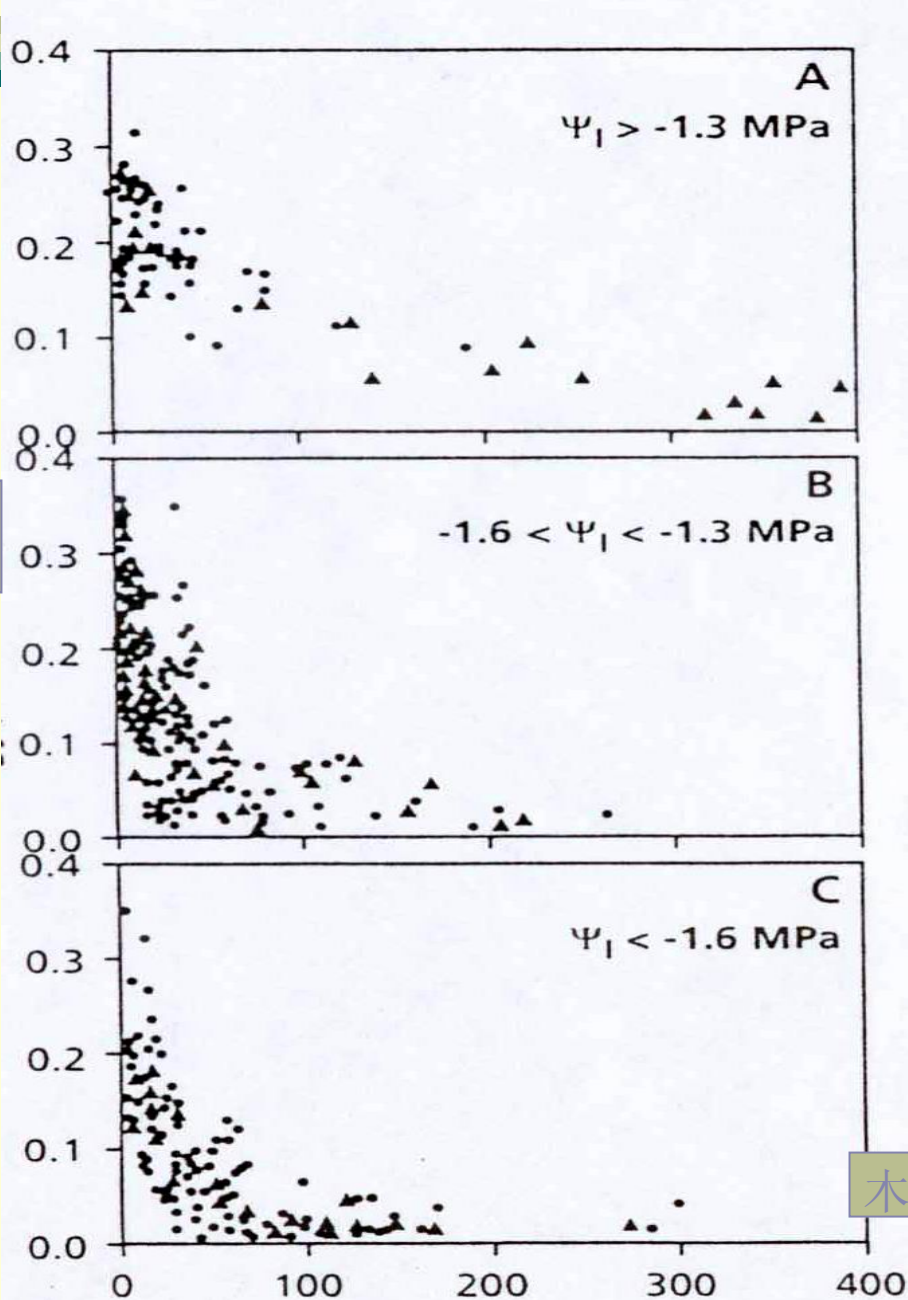
5.4 叶片水分和叶片失水

- 气孔的测定方法：Mariotte 于1660年提出；50年后，一位医学教授提到叶片表面上有类似孔的结构。
- 叶片通过气孔散失水分，这是叶肉细胞光合作用的结果。
- 叶片与空气间存在着很大的水势梯度，气孔对水分关系进行调控。
- 植物水势主要决定因子有：土壤含水量和蒸腾作用。土壤含水量决定水分供应，蒸腾作用决定水分散失。这两个因子主要通过调控气孔导度对植物水势进行调控。

5.4.1 土壤干旱对叶片导度的影响

- 叶片通过来自根系的信息对气孔导度进行调控，在不利于叶片水分储存的因素出现之前，气孔导度已下降。
- 脱落酸（**ABA**）是与干旱相关的来自植物根系的主要信息，土壤干旱木质部液和叶片中**ABA**浓度增加。
- 植物气孔对**ABA**的信号十分敏感。
- 一般，随着土壤水势的下降，植物叶片水势与叶片导度都下降，根系产生的**ABA**和叶片水状况共同调控气孔导度。

g_s ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)



施人工合成ABA:三角型。
叶片传导率与植物内源
ABA的关系:圆点

木质部[ABA ($\mu \text{mol m}^{-3}$)]

玉米叶片传导率 (g_s) 与木质部液中ABA浓度的函数

- 
- 根感受干燥土壤的机制还不清楚。ABA，以非解离的形式越过细胞膜,在土壤中积累。证据：土壤ABA浓度在植物生长受水分限制时增加，
 - 不同植物之间，叶片导度有很大差异（图）。一年生草本植物导度最大，而常绿针叶树导度最小。
 - 气孔导度和蒸腾对水势变化的敏感性，从一年生草本植物到木本灌木到落叶树到针叶树而逐渐下降。
 - 导管管径减小和抑制气穴形成的临界值提高，两者表现一致。
 - Passioura（1988）将压力导管置于生长在干旱土壤中的小麦根系，分析气孔导度下降是与干旱相关的根系信号引起而不是叶片本身的低水势引起的问题，结果表明：随着土壤变干，根系液流压力上升，使幼苗能维持与充分灌溉下相似的水势。尽管对照的叶片水分状况相同，但处理表现出与压力室外干旱地上植株相似的叶片导度下降值。
- 

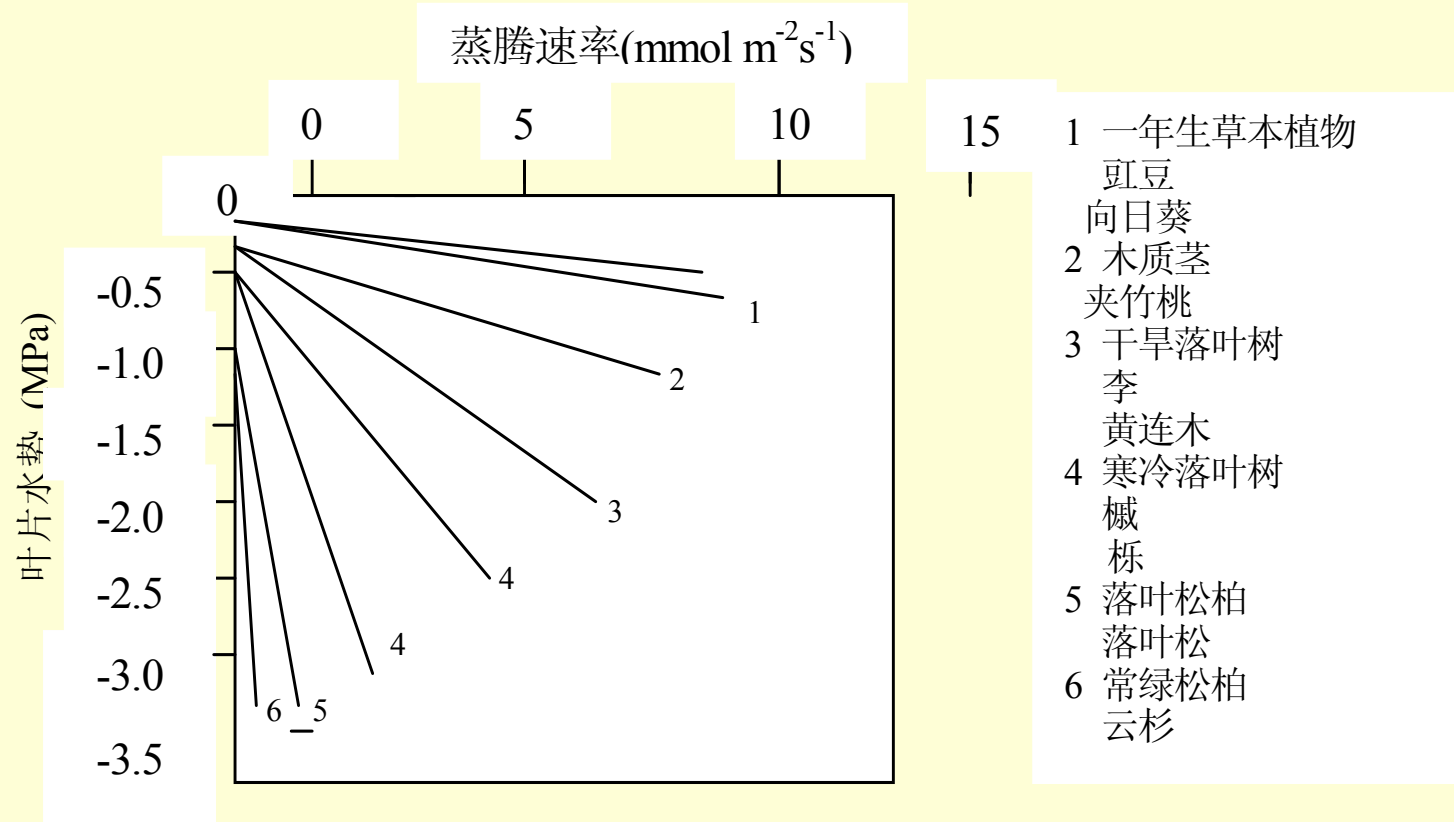
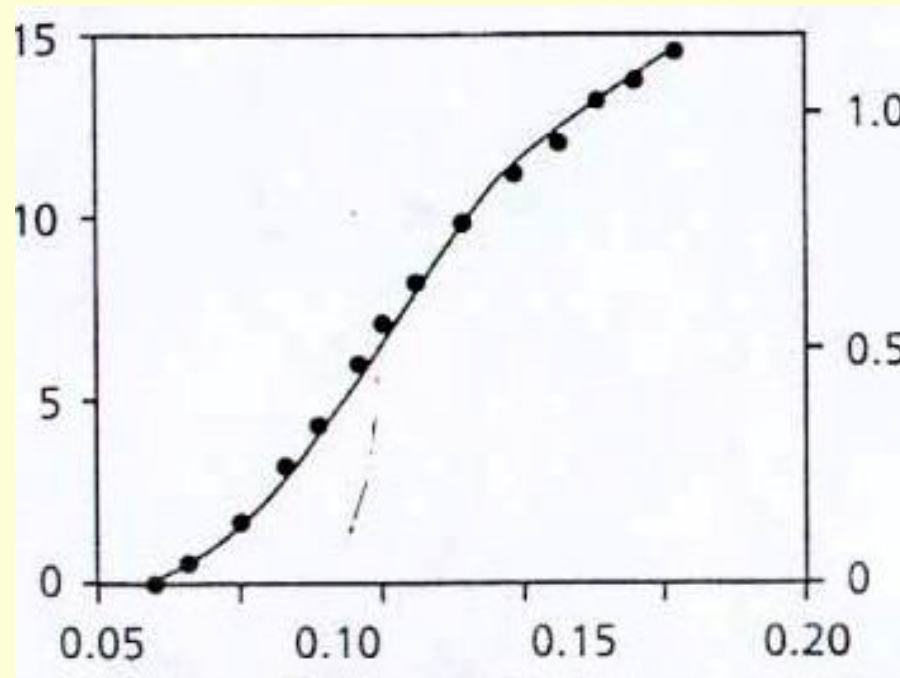


图 5-26. 生长于相同水分供应时，不同生长方式植物在不同蒸腾速率下的叶片水势

5.4.2气孔运动和气孔导度的调控

- 不同植物在气孔解剖学上具有共同的特征：上部有2个保卫细胞，相邻保卫细胞只在顶端相连构成一个孔，随着保卫细胞的膨胀和收缩，孔的大小发生变化；紧邻保卫细胞，有许多侧生和顶生的副卫细胞。当溶质伴随水分沿渗透势梯度从副卫细胞，经质外体进入保卫细胞时，气孔张开（图）。
- 保卫细胞特殊的结构和微结构特点使保卫细胞体积增大时气孔开放，此过程历时数分钟，要求穿越保卫细胞膜的溶质传输快且量大。问题是：传输的是哪些溶质？传输又是怎样产生的呢？
- 传输的主要离子是 K^+ ，浓度可达0.5M。气孔开放期保卫细胞也积累蔗糖，但其作用尚未完全明确。膜水势很负时，离子选择性通道只对 K^+ 开放，允许其进入细胞内。很负的膜水势是由保卫细胞膜上 H^+ 泵ATP酶活动产生的。
- ABA影响 K^+ 选择性通道。ABA的抑制使 K^+ 进入膜内，而ABA的活动使 K^+ 从膜内释放。 Ca^{2+} 在内向通道抑制中起了“次要信使”的作用。

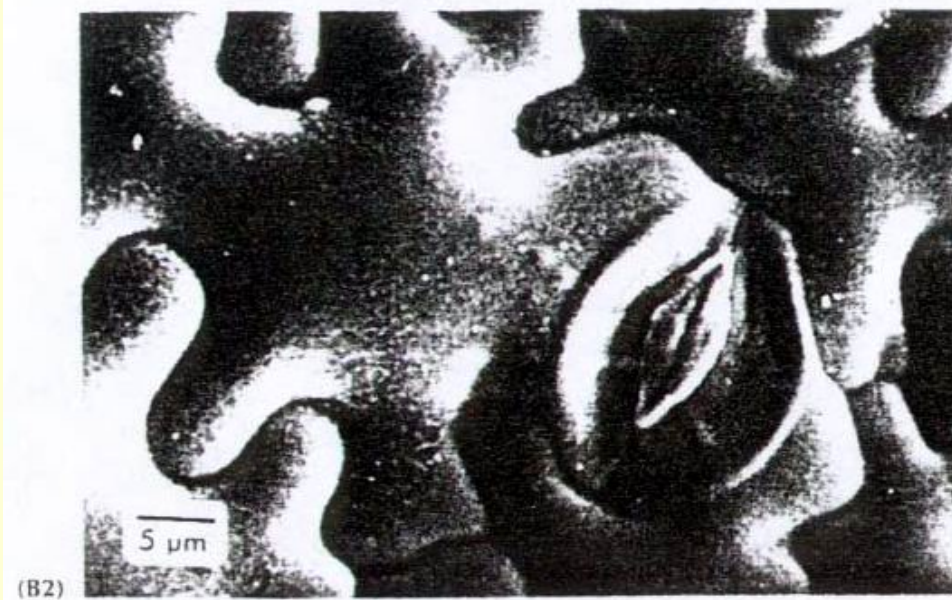
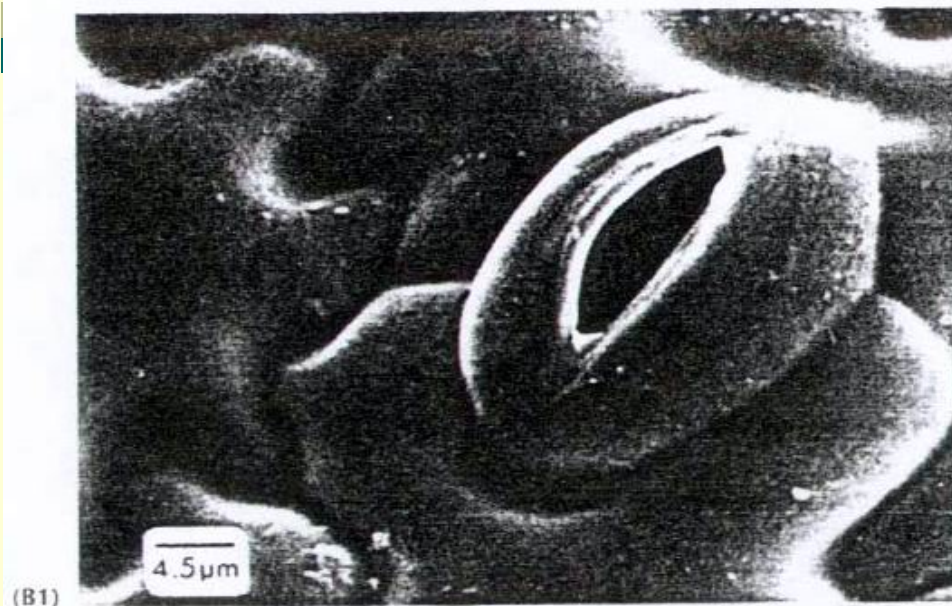
气孔大小
(μm)



典型细胞的相对容积

保卫细胞静压 (MPa)

气孔大小和细胞容积与保卫细胞静压的函数

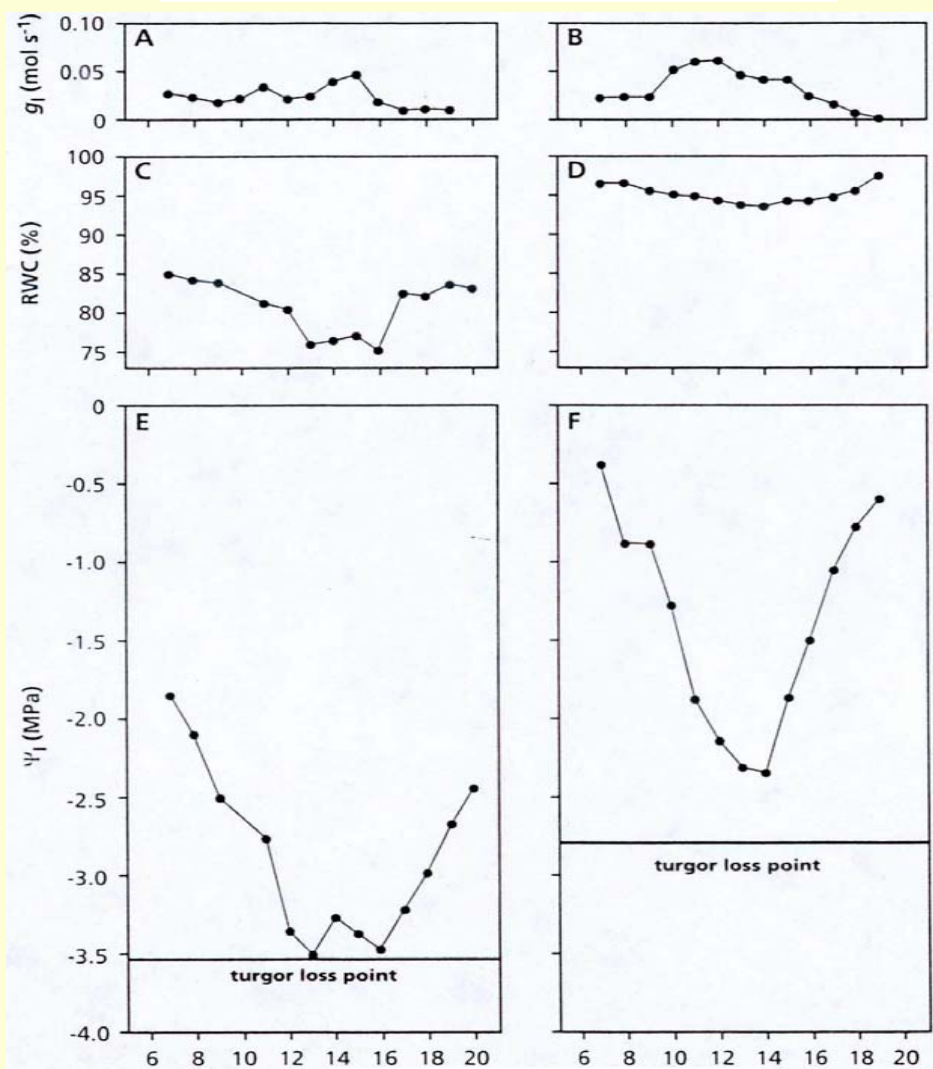


蚕豆叶片离轴表面的气孔开放与关闭的电镜扫描图

光照、 CO_2 浓度和水分胁迫影响气孔运动。对环境信号的感受和最终效应,即气孔运动和叶导度时变化之间的确切机制和传导途径,尚知之甚少。叶细胞开始质壁分离时的叶片水势在生长

沙枣

月桂



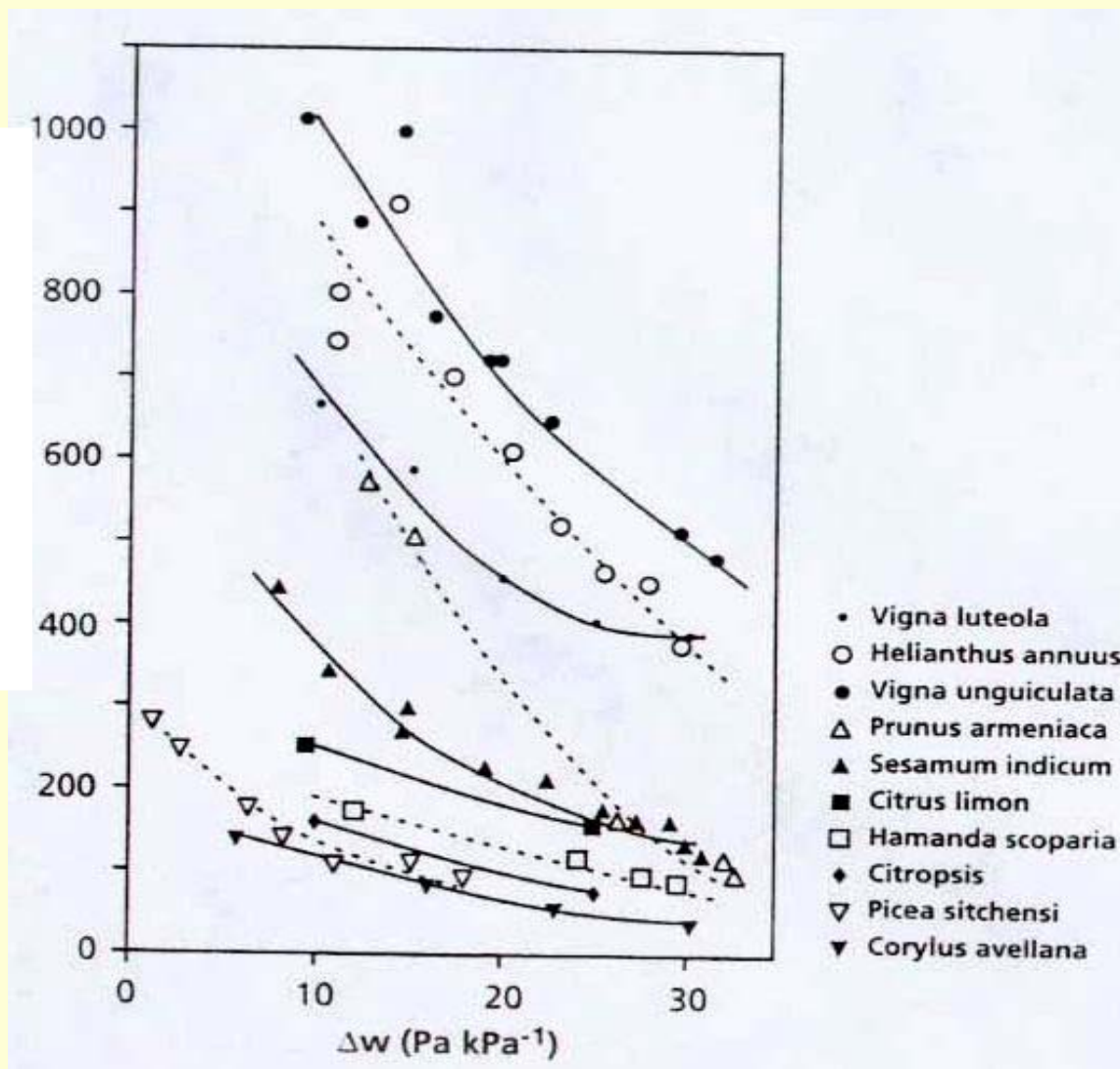
1d 内的时间 (h)

较耐干旱的沙枣和不耐干旱的月桂间叶片传导率对叶片水分蒸腾、相对含水量 (RWC) 和叶片水势的日变化

•5.4.3 蒸汽压差或蒸腾速率对叶片传导的影响

- 叶片处于干燥的空气中蒸腾增强，因为叶片与空气间有较大的蒸汽压差。 $E = g_w(e_i - e_a)/P$
- 式中， g_w 水分蒸发运输的叶片传导； e_i 和 e_a 分别为叶片和空气中水蒸汽分压； P 是大气压。
- 哪些环境因子影响叶片和大气的蒸汽压差以及气孔如何对湿度做出反应呢？
- 叶温：随着温度的提高，空气可容纳的水蒸汽增加，植株周围的空气随着温度升高湿度提高，但一般空气的水蒸汽含量增加要比叶片中少。如果叶外面的蒸汽压保持不变，那么叶片和空气的蒸汽压就增加。这样叶片的蒸腾作用，与增加的蒸汽压差（VPD）成比例促进。

气孔导度 ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)



水分蒸腾的气孔导度与叶片和空气间水分蒸腾差异的函数关系

大气相对湿度（RH）是大气水蒸汽的绝对量（ p ）与某一温度下大气所持有最大水蒸汽量（ p_0 ）之比。大气水势与相对湿度有关，可用下式表示：

$$\psi_{\text{air}} = RT/V_w^0 \ln p/p_0$$

式中： V_w^0 是水的摩尔体积，。对于温度为293K和相对湿度为75%的大气，水势 $\psi_{\text{air}} = -39\text{Mpa}$ (在293K温度下水的摩尔体积为 $18 \times 10^{-6} \text{m}^3 \text{mol}^{-1}$)。大气相对湿度越低，则水势负值越大。

5.4.4光照和CO₂对叶片传导的影响

- 达尔文（1898）注意到，面向窗户的叶面气孔是张开的，而背向窗户的叶面气孔是关闭的。他把叶片转动好，原来光闭的气孔张开了，而原来开的气孔却关闭了。
- 以后的大量事实表明：气孔对光有反应。对光的这种反应保证了气孔只有在有可能进行CO₂同化时才开启，这样保证蒸腾作用的水分损失最小。
- 那么，气孔如何捕捉光以及此后如何翻译使气孔关闭发生变化呢？
- 气孔对光的反应有两个基本机制。一是直接反应，这涉及到保卫细胞中的特定色素。二是间接反应，保卫细胞对细胞内CO₂浓度产生反应，随着光合作用速率的增强，CO₂浓度下降。

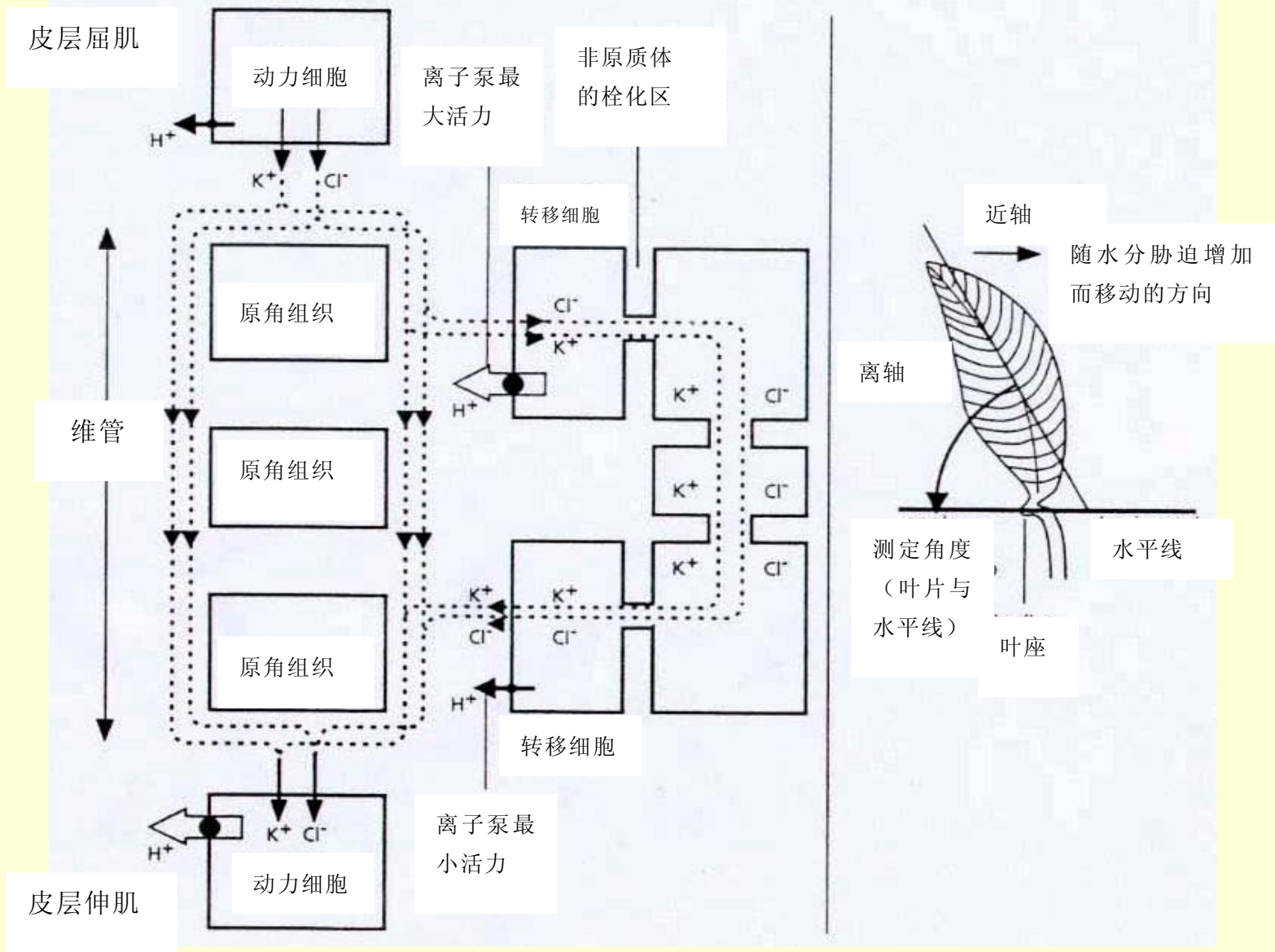
- 
- 保卫细胞的光反应主要是蓝光（吸收峰为436nm），由含黄素的蓝光受体调节。气孔受红光反应后也开启，这是由叶绿素捕获的。利用叶绿素荧光已经表明，保卫细胞确实有光合磷酸化作用，也有一定的Rubisco活性。一些蓝光受体对一些生化过程有影响，如增强催化苹果酸形成的PEP羧化酶活性。蓝光也影响保卫细胞膜上的K⁺通道，使K⁺大量且迅速地进入保卫细胞。
 - 气孔对CO₂产生反应的现象，在光照和黑暗条件都已发现。CO₂浓度升高条件下，气孔导度比目前一般环境条件下降低，从而提高了植物光合作用的水分利用效率。
-

5.4.5角质层传导和界面层传导

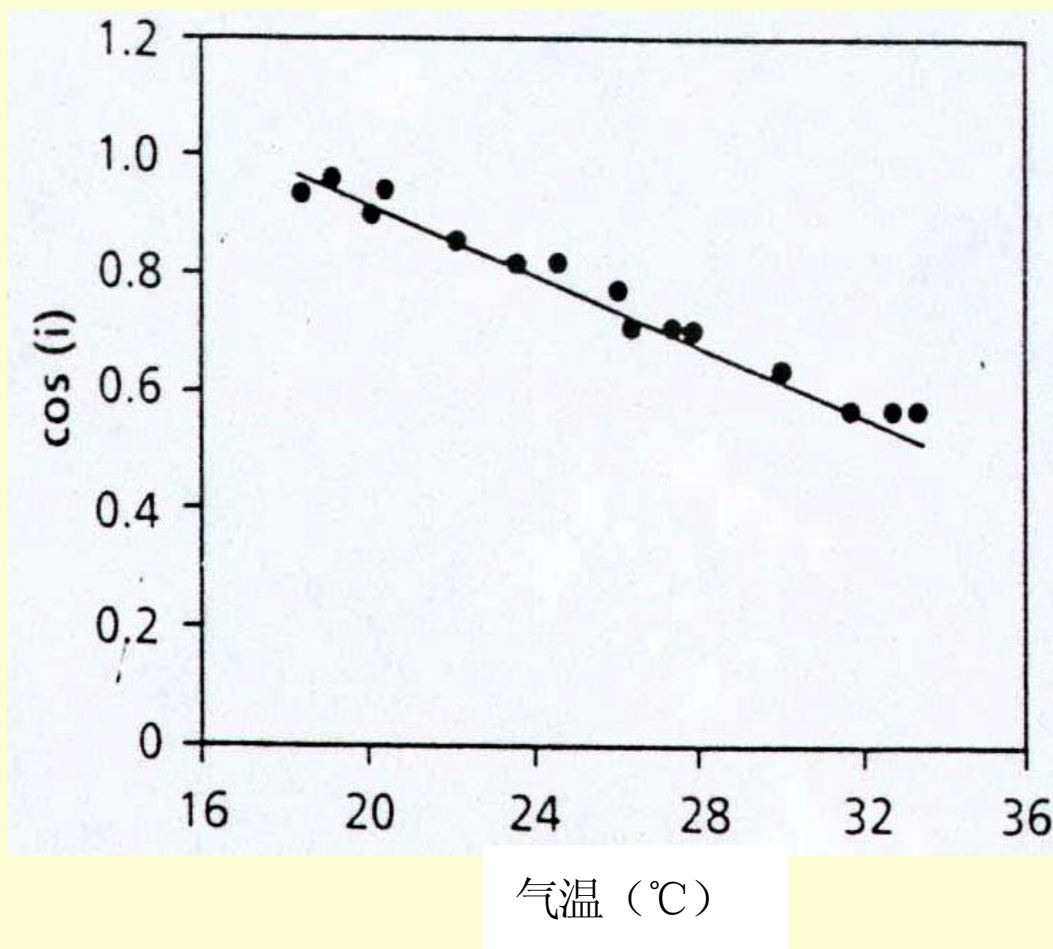
- 至今，有关气孔导度的问题尚未完全明确。
- CO_2 和水汽的角质层传导速度很慢，多数情况下常被忽略，尤其在气孔导度不是很低时更是如此。
- 一般认为：厚角质层比薄角质层对水分更具有屏障作用，但现有的所有实验证明这个观点是错误的。角质层由三种主要成分组成：蜡质、多糖微纤丝和角质，其中角质是一种脂肪酸网络聚合物。水分扩散的主要屏障位于蜡层面，称为皮屏障，其厚度小于 $1\text{ }\mu\text{m}$ 。
- 从在蒸发的叶细胞壁到大气连续体中，很多情况下还有一个步骤不可忽略，这就是叶片界面层传导。关于叶片界面层传导的有关问题，已在光合作用一章中作了讨论，并将在植物的能量平衡一章中进一步探讨。

5.4.6 影响叶温和叶片失水的叶片特征

- 叶温影响叶内的蒸汽压，进而影响蒸腾作用。随着光照强度增加，叶温上升，蒸腾作用迅速增强。但植物具有将这些影响降到最低程度的机制。如水分胁迫可引起大叶的双子叶植物萎蔫，甚至是禾本科植物叶片卷曲。禾本科植物叶片卷曲与泡状细胞有关。
- 叶片运动（向光性）也可降低光照强度。叶片运动需要具有叶关节或位于叶柄或叶鞘基部的叶座。溶质尤其是 K^+ 从叶座的一侧活跃地传输到另一侧（图）。
- 一些锦葵属的植物，感受体位于叶片上。草木犀叶座的近轴（上部）面和远轴（下部）面接受光刺激。近轴侧的光感受引起叶座向上运动，而远轴侧的光感受引起叶座向下运动（图）。
- 普通菜豆的叶片运动取决于气温。低温下叶片运动是以有助于增强光照的方式进行的，而高温下则恰好相反。菜豆上诱发叶片运动的气温是由叶座感受的，而不是叶片本身。



大豆叶片展开时叶座中净 K^+ 、 Cl^- 和 H^+ 移动的方向与途径以及叶座位置示意图

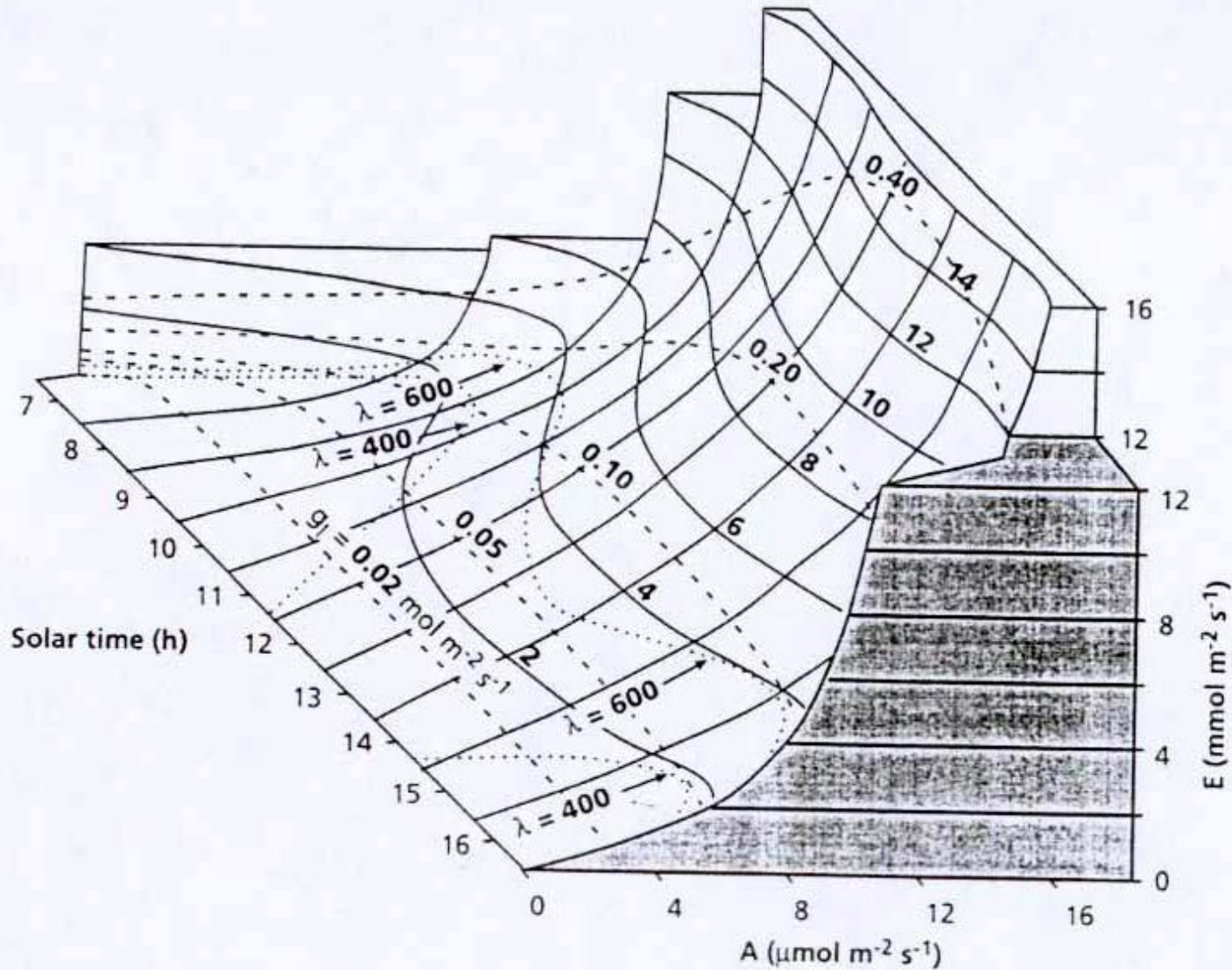


气温 (°C)

菜豆在不同气温下，入射光与叶片矢量法线间角度的余弦值与气温的相互关系

5.4.7 气孔调控：碳获得和水分损失的一种妥协

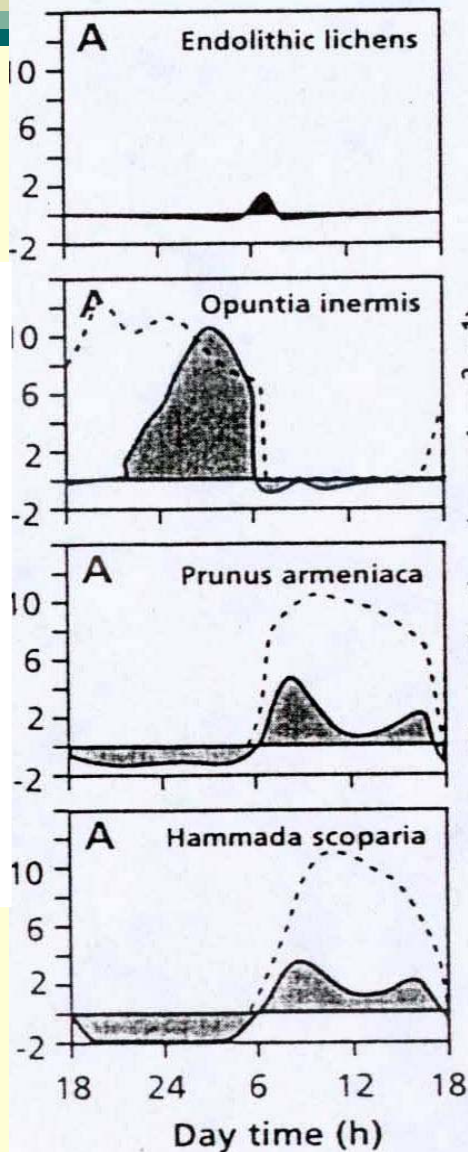
- 叶片有面对光合作用最大化和蒸腾作用最小化之间的协调问题。随着叶片传导增加，蒸腾作用增加要快于光合作用。
- 下图为不同的叶片导度或 λ 值下，蒸腾速率、同化率及一天中不同时间的对应值图。如果假设气孔调节只使碳吸收最大化，产生的应是单峰蒸腾作用曲线。这个峰是由于中午光照很强使叶片和大气间产生较大的蒸汽压差引起的。假设气孔调节最优化，产生的是双峰曲线，此时 λ 较小，即碳同化是最优化的一个重要标准。最优化模式表明，植物在一个水分罕缺和/或要求高蒸腾的环境中生长时，符合双峰曲线模式。水分供应充足和蒸腾要求中等时，它们将符合单峰曲线模式。由于叶片和空气间蒸汽压差较大，一天中某一时间气孔（部分）关闭时便形成双峰曲线。



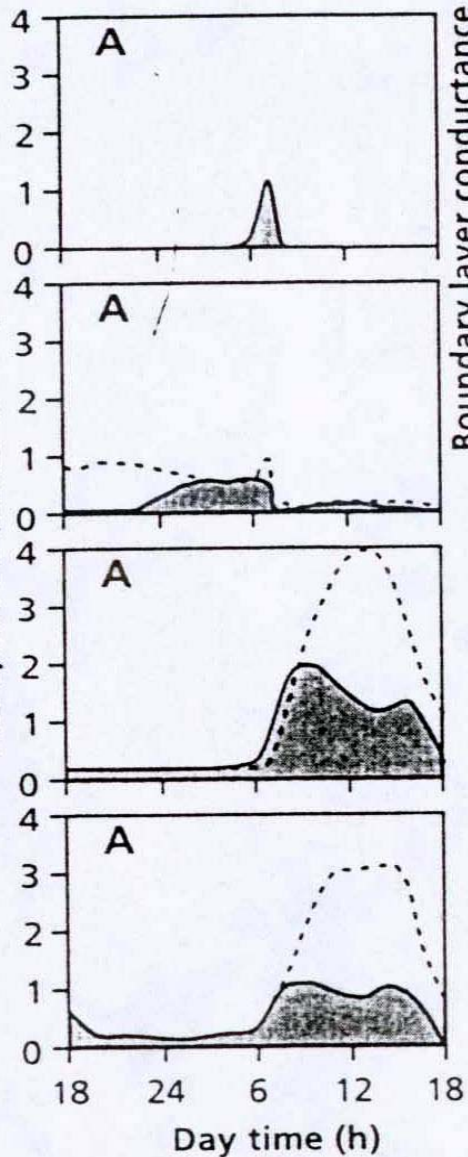
假定叶片新陈代谢与环境条件恒定条件下，蒸腾速率（ E ）与CO₂同化率（ A ）和日照时间的关系。 E 为表面等高线。虚线为表面轨线，表明一定叶片传导率（ g_l ；0.02、0.05、0.10、0.20和0.40 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ）下 E 和 A 的日变化。散点线是 λ 恒定（400或600）时的轨线

- 为了达到 CO_2 固定的最大化同时失水的最小化，气孔是如何进行调控的呢？
- 气孔行为的最优化理论基于以下假设：气孔行为是使单位 CO_2 吸收水分散失尽可能最少。
- 下图的理论曲线与干旱环境中 C_3 和 C_4 植物的观测值相符合，这种条件下双峰曲线生长模式相当普遍。但水分供应适宜，蒸汽压差中等时，只能发现单峰曲线（即正午气孔不关闭）。
- 结论：气孔导度的调节是为了碳吸收和失水的最优化。

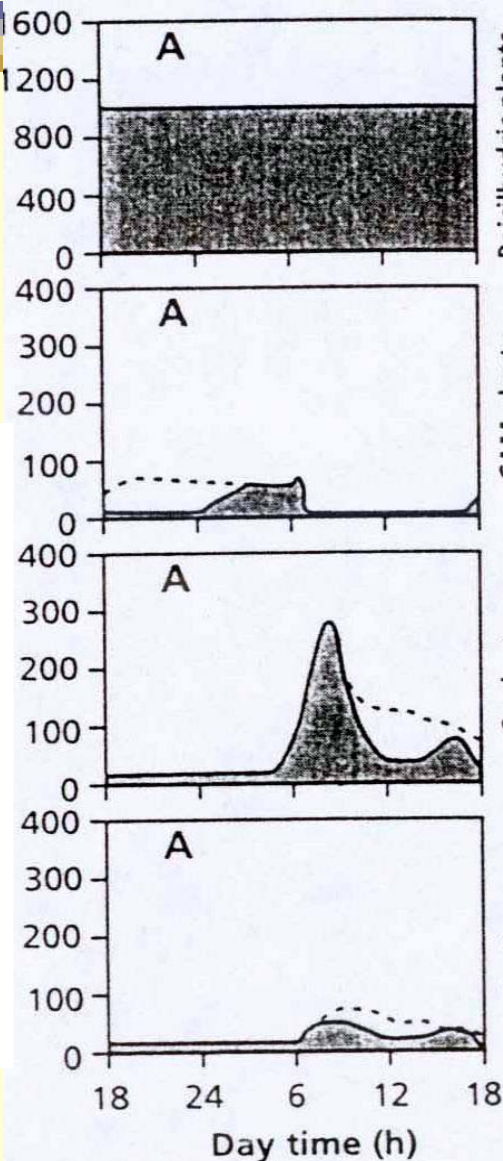
CO₂ 同化率 ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)



Transpiration ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)



叶片传导率 ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)



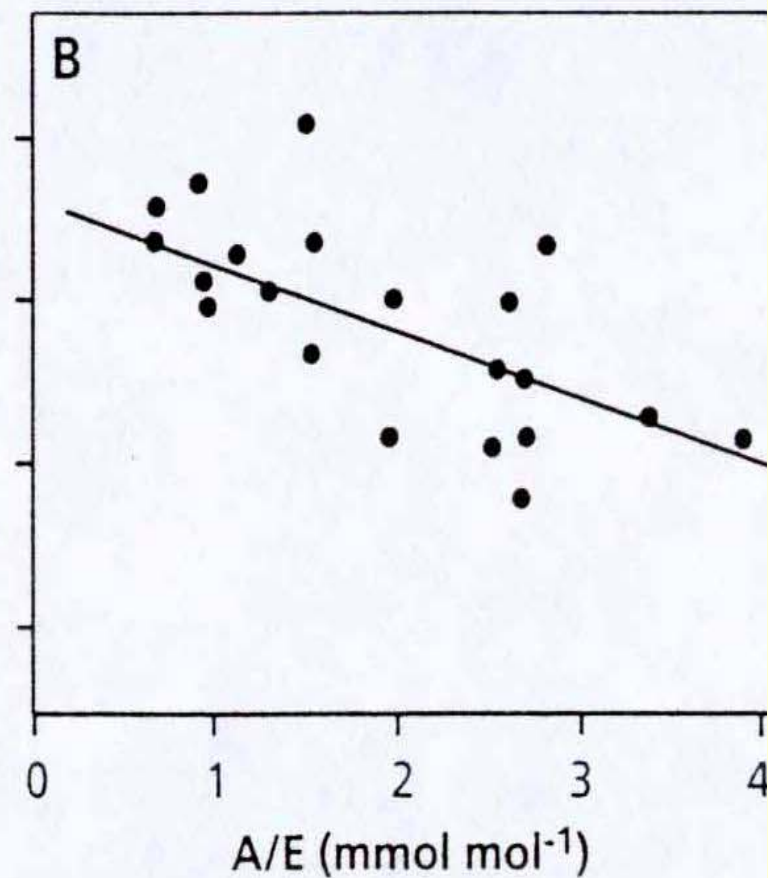
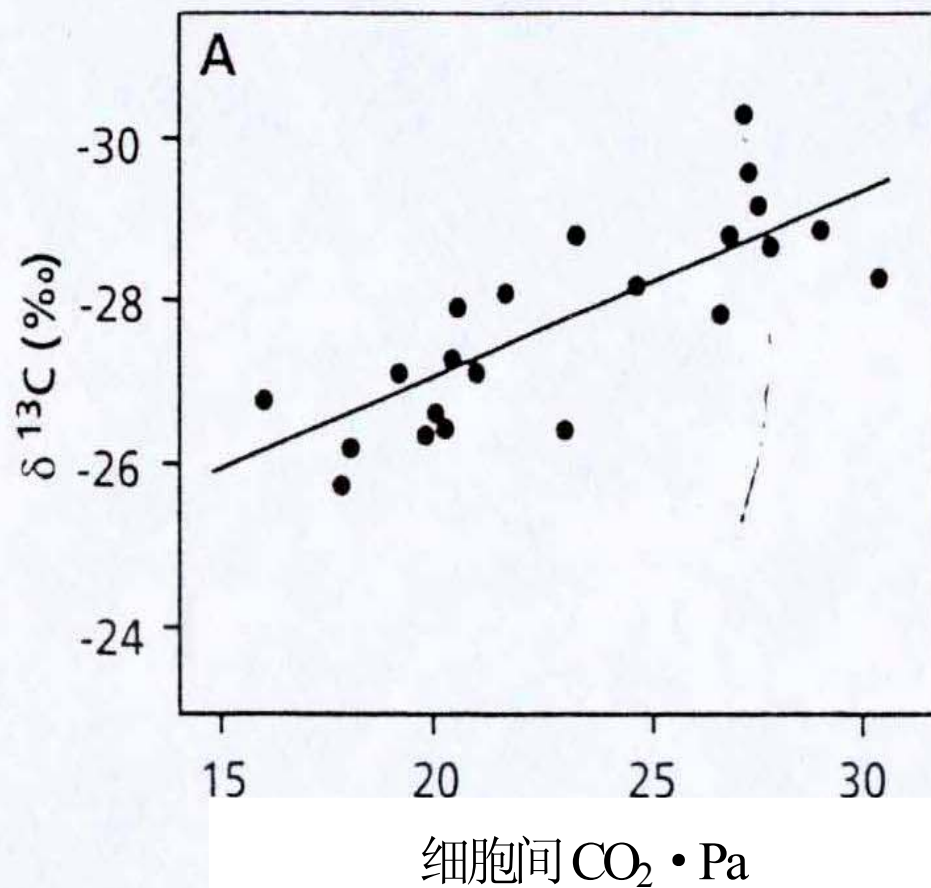
四种不同植物类型的CO₂同化率（左）、蒸腾（中）和叶片传导（右）的日变化
散点线表示雨季；实线表示旱季

5.4.8叶片中的水分储存

- 肉质植物把水分储存于叶中，常常是在特化细胞中。如草胡椒（*Peperomia magnoliaefolia*），水分储存于多层表皮中（储水组织）（图），可占总叶面积的60%。其储水组织由带大液泡的大型细胞组成，但缺乏叶绿体，径向分布的细胞壁很薄，细胞失水时便“折叠”起来。储水组织的下面是一层含有许多叶绿体的小型细胞，成为绿色组织。
- 叶片失水时，绿色组织的脱水速度比储水组织小得多。随着蒸腾作用散失储存水，储水组织发挥其功能，使绿色组织维持其光合活动。失水时，溶质和水从储水组织向绿色组织传输，保持细胞中高的含水量。
- 储存水使植物在没有从环境中吸收水分的情况下碳同化持续几天。

6.水分利用效率

- 水分利用效率（WUE）是指物质生产或光合作用固定 CO_2 期间的水分散失量。
- 水分利用效率的定义：1）生产力的水分利用效率，是指生产期间干物质（通常为地上部）增量和耗水量的比值，耗水量可以仅指蒸腾总量，也可包括土壤蒸发量；2）光合作用的水分利用效率，指光合作用中 CO_2 的吸收量和蒸腾作用耗水量的比值，即 A/E 。通常生产力的水分利用效率与光合作用的水分利用效率间相关性很强。
- 利用 $\delta^{13}\text{C}$ 值评价植物的水分利用效率：气孔导度越高， $^{13}\text{CO}_2$ 在光合产物中及此后的植物物质中遗留越少，这是 $\delta^{13}\text{C}$ 值与胞间 CO_2 分压（ p_i ）及光合作用的水分利用效率间的相关基础（图）。
- C_3 、 C_4 和CAM（景天酸代谢）植物间光合作用的水分利用效率（ A/E ）有显著差异，同一光合作用途径的植物种类间则差异较小。CAM植物水分利用效率最高， C_4 植物由于其羧化酶对 CO_2 吸收能力较强，其水分利用效率一般比 C_3 植物高1~3倍。作物种间水分利用效率差异较大，品种间差异较小。水分利用效率是可遗传的，可通过引种和育种途径提高作物水分利用效率



碳同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 与 (A) 细胞间平均 CO_2 浓度以及 与 (B) 日 光 合 作 用 的 水 分 利 用 效 率、同 化 率 / 蒸 腾 速 率 (A/E) 的 关 系



不同光合途径*和不同机能植物#的光合作用水分利用效率

机能类型	水分利用效率 (mmol mol ⁻¹)
CAM植物	4-20
C ₄ 植物	4-12
木本C ₃ 植物	2-11
草本C ₃ 植物	2-5
半寄生性C ₃ 植物	0.3-2.5



7.水分有效性和植物生长

- 水分胁迫感受期间诱导特殊基因（图）。一些水分胁迫诱导的基因产物可防止细胞结构免受失水影响。其结构包含亲水和疏水两部分，亲水部分结合离子，防止受损，而疏水部分与膜相联。其它蛋白质含有许多带电荷的氨基酸，具有很强的结合水的能力。一些蛋白质可能通过取代水保护其它蛋白质，可能与非折叠蛋白质的复性有关，或可能有陪伴功能。
- 土壤水势较低时，光合速率下降，其原因与气孔导度下降有关。水分胁迫对生长的影响主要是对生理过程的影响而不是对光合作用的影响。植物的一些生理过程对低水势的敏感性远高于气孔导度和光合作用对低水势的敏感性。因而植物在低土壤水势下生长减慢，很可能是由于更为敏感的生理过程如细胞伸长和蛋白质合成受到了抑制，这些过程至少部分也由**ABA**调控。
- 植物地上部分对土壤水势下降的反应比根系强。这可能是由于低水势对叶片生长的影响要比对根系的影响大。降低水势增加植物向根系输送同化物，这可能是由于叶片生长减慢的结果。

渗透物质生物合成
脯氨酸；多元醇；四
胺类；糖；离子

转录调控

核糖体因子；翻译的
调控

代谢平衡

ATP/ADP 比例；光合
系统简化；细胞质-
细胞器运输

mRNA 稳定性

转录因子；高运动性类型；
染色质结构；DNA 甲基
化；细胞周期调控

离子吸收

ATP 酶；钾通道及运
输；钙通道

水分
缺乏

离子分配

特殊的组织吸收；运
输与储藏/排泄

蛋白质折叠

蛋白酶及抑制子；伴
随子；LEA 蛋白；
蛋白质修饰作用

离子吸收

特殊细胞的分室作用；
细胞质膜与液泡膜；
 Na^+/H^+ 相互作用

信号途径

激素敏感性的变化；
个体发育的加速

膜的修饰作用

饱和脂肪酸的含量；
膜折叠；细胞质膜与
细胞壁韧性

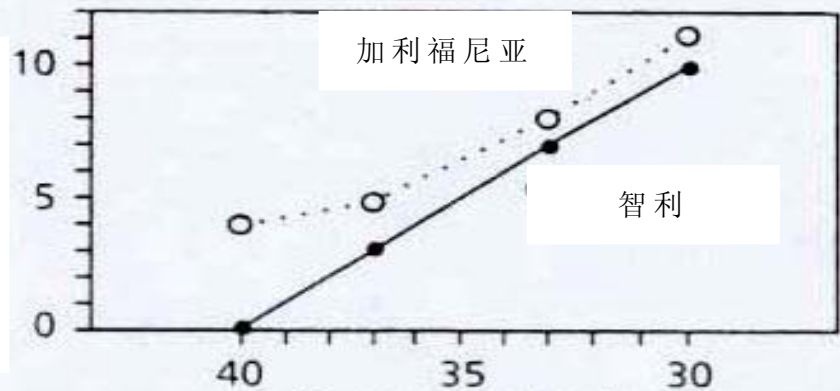
植物对水分缺乏的反应

8.干旱适应性

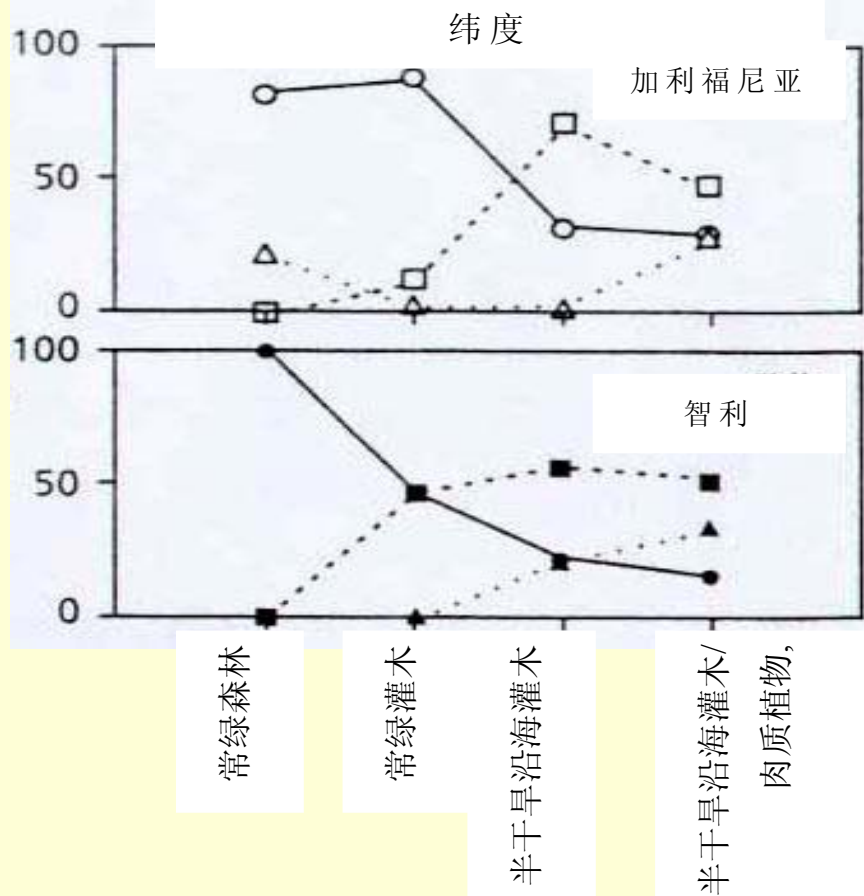
8.1避免脱水：一年生和干旱落叶植物

- 很多沙漠植物，种子含有水溶性萌发抑制物，种子只在降雨后萌发，降雨提供了充足的水分，既溶解了抑制物又维持了生长。这些植物萌发后迅速生长，完成其生命史；它们具有高光合速率和高叶面积指数，以此维持快速生长，相应地，也具有高气孔导度和高蒸腾速率（图）。
- 适应干旱的最明显的机制是冠层叶面积减小，其快速实现的途径是通过落叶，较慢的途径是通过生长分配模式的调整。一些植物，如北美沙漠的 *Fouqueria splendens*，每年的出叶和落叶达6次之多。
- 一些沙漠植物，产生极深的根系，吸收深层地下水。

干旱月数



占优势的比例 (%)



加利福尼亚和智利沿干旱梯度纬度占优势植物主要营养生长期的叶片类型

8.2耐脱水：常绿灌木

- 多数常绿灌木一年内有部分时间处于水分胁迫状态。与落叶灌木的叶片相比，常绿灌木叶片光合速率低。
- 相对耐旱的植物（如木犀榄），最大气孔导度和相对含水量明显较低。但它们在气孔关闭和膨压失去前，抗低水势，因为它们的活细胞中溶质浓度高（低渗透势），对木质部气穴的抗性较强。
- 常绿灌木也具有“双层根系”，即深的主根和浅的营养根。这种结构使根既能吸收半永久性地下水，也能吸收表层雨水。其它的特点还有环管管胞的存在。这些带界面纹孔的导管，其大小和频率与导管中的几乎一样。环管管胞可能对木质部水分传输起辅助传导系统的作用。

8.3“回生植物”

植物中耐脱水的极端例子是回生植物或“异水生植物”。它们的原生质脱水至细胞水势与干燥空气的水势相同时，发生干燥、枯萎、似乎死亡后，在雨后1天内即可恢复膨压，所以称之“回生”。很多藓类、蕨类植物和一些被子植物有这种特征。

回生被子植物有二种类型：

1，干旱下失去叶绿素和叶绿体分解的植物，称为异型叶绿素型。

2，维持部分或全部叶绿素及叶绿体超微结构的植物，称为同型叶绿素型。

异型叶绿素型植物回生时间比同型叶绿素型长，因为它们必须重新构建叶绿体。异型叶绿素型植物均为单子叶植物。

尽管脱水的同型叶绿素型回生植物可能落下很多叶片，但它们的类囊体膜、叶绿素复合体、线粒体和其它膜系统保持完整。蛋白质合成组织各部分包括mRNA、tRNA和核糖体也保持其功能。应用转录和翻译抑制物的试验表明，膜的保护和修复不需要新基因的转录或已有转录的翻译。

表 5-9. 与光合作用有关的三种酶和与呼吸作用有关的三种酶的活性比较**

酶	酶的活性 (酶单位 g ⁻¹ DM)		保持率 (%)
	干燥	水化	
光合作用有关酶			
5-磷酸核糖异构酶	7.56	9.24	82
Rubisco	0.60	0.96	62
(NADPH) 丙糖磷酸脱氢酶	0.48	1.80	27
呼吸作用有关酶			
柠檬酸合成酶	1.76	2.05	86
苹果酸脱氢酶	2.89	2.97	97
(NADH) 丙糖磷酸脱氢酶	1.13	1.40	81

存在或缺乏不同蛋白质合成抑制剂条件下，回生植物 *Selaginella lepidophylla* 复水对三种酶活性的影响**

处理	酶活性 (酶单位 g ⁻¹ DM)		
	丙糖磷酸脱氢酶	Rubisco	丙酮酸激酶
脱水	1.67	0.60	0.92
24h 水化	4.43	0.98	1.35
24h 水化+CAP	2.25	0.75	1.51
24h 水化+CHI	4.09	0.96	1.54

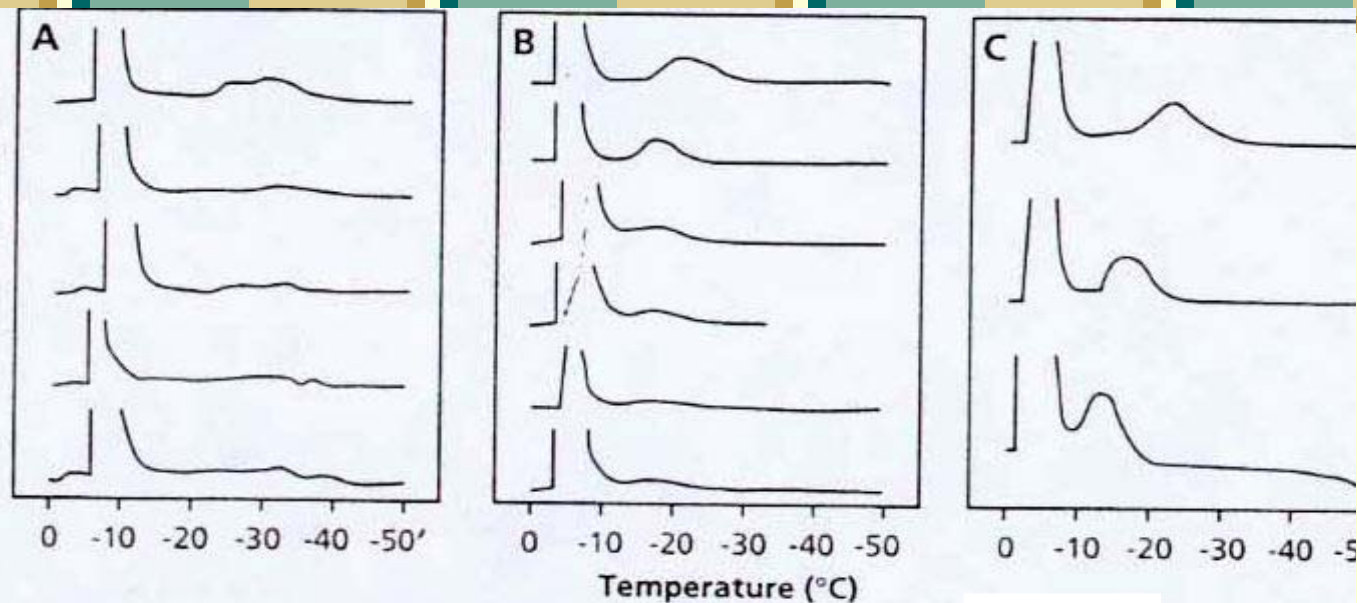
*：氯霉素（CAP）抑制细胞器中的蛋白质的合成；环己酰亚胺（CHI）抑制细胞质中的蛋白质的合成。CAP 对 Rubisco 的影响与 CAP 对叶绿体中大亚基合成的影响一致。NADP 丙糖磷酸脱氢酶被推测为仅在细胞质中合成，CAP 对它的影响尚无法确定。



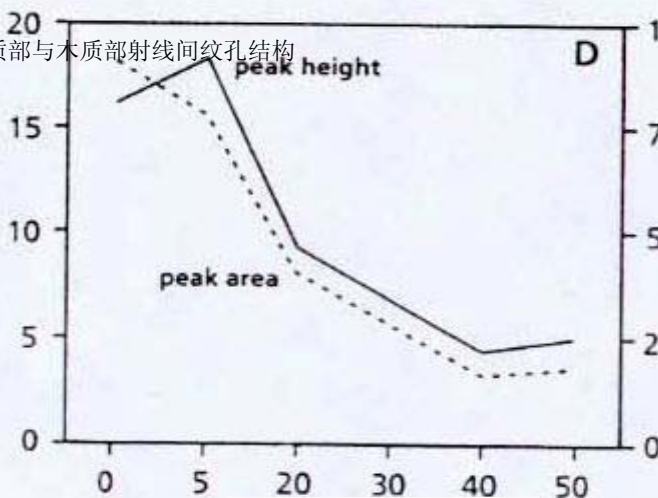
9冬季水分关系和耐冻性

- 零下温度可引起木质部导管中气穴的形成，导致阻塞。木质部阻塞后，水分的部分传输仍继续，但速率很低（约为一般传输率的3%）。这种缓慢的水分运动可能是通过晚材管胞或通过细胞壁孔隙进行的。
- 霜冻伤害也与胞外冰晶的形成有关，胞外冰晶造成胞质脱水和胞内冰晶的形成，它们与膜和细胞器的伤害有关。胞内冰晶使细胞渗漏，细胞水势急剧下降。抗冻机制主要是通过抑制胞外冰冻或细胞液的过冷性来防止胞内冰晶的形成。
- 细胞壁组成成分的改变在防止冰冻中起着主要作用。如细胞壁中果胶沉积减小细胞壁中微细管的孔径，使其能承受更负的水势。春季，果胶被酶解，耐超冷的能力相应失去。
- 低温适应性是在秋季由光周期和低温诱导产生的，涉及到不饱和脂肪酸膜脂的合成，使其在低温下保持弹性，这还涉及到渗透活性溶质的产生。

发热反应



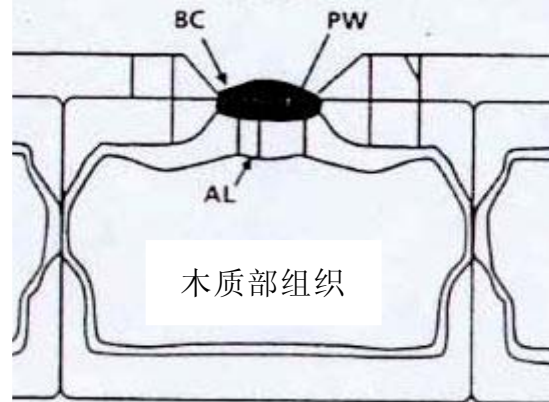
发热峰值高度 (mm)



草酸 (mM)

发热峰值面积 (cm²)

导管



木质部组织

A-C, 软化酶 (一种水解果胶的酶)、草酸对发热反应的影响 ;

D, 峰值高度和面积与草酸浓度的关系

E, 桃树木质部与木质部射线间纹孔结构

- 盐生植物是生长于高NaCl浓度、低水势土壤中的植物，它们把NaCl积累于液泡中。相反，淡土植物传输NaCl进入液泡的能力有限，不耐高盐分。
- 淡土植物和盐生植物的胞质酶对高无机溶质浓度的敏感性很相似。
- 对于盐敏感植物，盐分通过影响水势影响水分吸收，降低根细胞的水分传导。

- (1) 在很多生态系统中，水分是限制植物生长的主要因子，但不同的植物对水分限制的反应机制是不同的，表现出从避到耐的不同水平
- (2) 植物已对环境中水分的有限供应获得了适应能力，而且所有植物不同程度地对缺水环境有驯化反应。
- (3) 植物耐旱特性是高度相互依赖的（表）。要评价这些机制，要求有足够的生物物理学、生理学和分子生物学的有关知识。

对旱敏感和耐旱的常绿植物的主要特征特性

特征特性	对旱敏感种	耐旱种
最大蒸腾速率	高	低
最大光合速率	高	低
最大气孔导度	高	低
比叶面积	高	低
叶片大小	大	小
叶片长度	低	高
潜在生长率	高	低
根质比	低	高
叶片可溶性物质浓度	低	高
膨压失去点的水势	高	低
气穴形成的安全系数	小	大