

植物干旱生态生理的研究*

汤 章 城

(中国科学院上海植物生理研究所)

随着科学研究的发展, 涉猎的范畴越来越广, 探索的问题越来越深, 从而由一些单一的学科如物理学、化学、数学、生物学发展出许多边缘学科, 如生物物理学、生物化学、生物

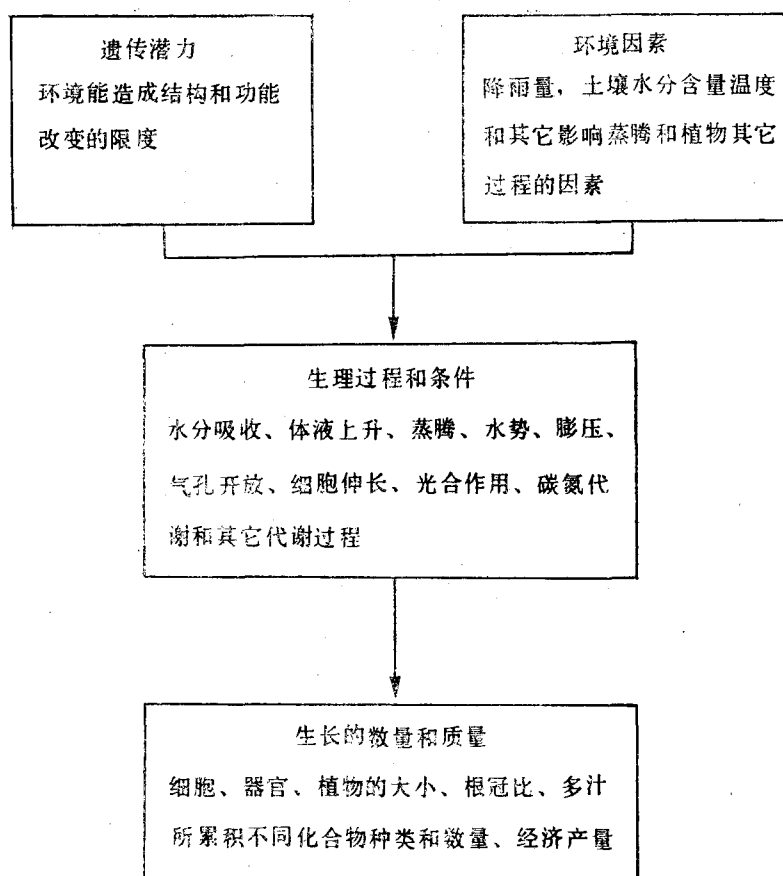


图1 植物生长的数量和质量的决定因素 (Kramer, 1980)

* 本文根据作者在“中国生态学会干旱, 半干旱地区生态学学术讨论会”上的大会发言整理修改而成。

数学、宇宙生物学等等。而同一个学科内部的分支也会出现一些交叉, 植物生态生理学就是植物生态学和植物生理学的结合部。

环境条件对植物的影响往往是通过植物内部一系列的生理代谢过程的影响来达到的。Kramer 提出了一个植物生长的数量和质量决定因素的图式(图 1)。图中可见植物生长的数量和质量是由植物的生理过程和条件决定的, 而后者又是由遗传潜力和环境因素两方面共同决定的。研究变动着的外界影响所改变了的植物生理过程, 从而对植物生长的数量和质量所起的作用, 就是植物生态生理学。随着研究的深入, 它将促进植物生态学进一步发展, 成为研究多样的环境条件下植物生理代谢过程的多样性, 研究变化的环境条件下生理代谢过程变化的基础。

在植物生态生理研究中, 植物干旱生态生理的研究尤为重要。因为在世界范围内有三分之一的可耕地包括潜在可耕地处于供水不足状态, 而其余部分耕地也不时地受到周期性干旱的威胁。干旱对经济和社会造成的损失巨大, 估计是其它各种环境因素造成损失的总和(Kramer, 1980)。植物干旱生态生理的研究, 除了它的提高植物对环境的适应性认识的理论意义, 更有它在实践中的重大意义。

一、干旱生态生理研究的几个主要方面

植物对干旱的反应是多方面的, 如光合作用、呼吸作用、水和营养元素的吸收、生长、发育、生殖等等。这些反应已是许多生理代谢过程的综合反应, 目前已从更加深入的角度来开展植物对干旱反应的研究。

1. 渗透调节

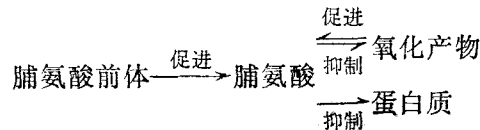
植物维持正常的生理过程, 它的细胞就要具有一定的膨压。因而在干旱条件下, 植物细胞能否维持一定的膨压就异常重要。根据公式 $4(\text{水势}) = \pi(\text{渗透势}) + P(\text{膨压势})$, 如果要求维持细胞膨压不变, 植物就要有比较低的 ψ 值, 以便从干旱的土壤中吸收足够的水, 因而也就要有比较低的 π 值。 π 值的变化就是一种渗透调节作用, 实验证明有三: (1) 植物在一定的水势变化范围内 (-1 到 -13 巴) 膨压可以维持不变 (Jones, 1978; Morgan, 1977); (2) 用渗透调节来维持膨压也可以发生在植物水分状况的日变化中 (Turner, 1975); (3) 水分亏缺可影响细胞内渗透调节物质的浓度如糖, 游离氨基酸等 (Hellebust, 1976; Barnett 等, 1966; Singh 等, 1973; Jäger 等, 1977)。

根据渗透势本身的含义, 渗透势决定于一定体积溶液中的溶质浓度, 更加确切地讲是溶质的质点数。因而渗透调节在植物体内可通过三个途径来达到: 一是细胞内水分减少; 二是细胞体积减小; 三是细胞内溶质增加。实际上这三个途径是共存的。当然在一定条件下或对某种植物会以其中之一为主。渗透调节作用不是绝对不变的, 可以受多种内外因素的影响。有的栽培品种就没有这种调节能力如某些大豆, 小麦, 蕃茄品种 (Turner, 1978; Redmann, 1976; Gavande, 1967; Morgan, 1980); 不同植物器官也可有不同的调节能力如小麦茎端和正在展开的叶子就比完全展开的叶子的调节能力要强; 一般来讲水分亏缺发展快情况下, 渗透调节能力变小甚至丧失 (Jones, 1979); 水分亏缺严重时这种能力也会丧失 (Turner, 1978; Jones, 1978); 另外温度, 光照条件也可影响渗透调节的程度 (Johnson, 1978; Turner, 1978)。

渗透调节的主要作用在于能在水分亏缺情况下维持细胞膨压,从而维持细胞继续伸长 (Greacen, 1972; Hsiao, 1976; Meyer, 1972); 维持气孔开放 (Turner, 1978; Beadle, 1978), 维持一定的光合作用; 维持根在干旱土壤中的生长, 以便得到更多的水分 (Greacen, 1972; Hsiao, 1976)。但渗透调节仍有一定的局限性: 在干旱土壤中灌水, 生长着的植物的渗透调节能力就会丧失, 而且对下一次干旱并无好处; 水分亏缺很严重时膨压也不能维持; 渗透调节并不能完全维持正常的生理过程如生长速率仍要下降等。

2. 脯氨酸的累积

在干旱条件下植物体内脯氨酸的累积是个普遍现象。对于它在体内累积的原因研究得比较清楚, 主要有三: (1) 脯氨酸合成的反馈抑制作用的丧失 (Boggess, 1976; Boggess, 1976); (2) 脯氨酸的氧化受到抑制, 而且由于细胞代谢物间隔化的破坏而引起了氧化产物的逆转 (Stewart, 1977; Stwart, 1978; Todd, 1977); (3) 特别是切断了脯氨酸在正常条件下的主要去路——蛋白质合成 (Stewart, 1977; Stewart, 1972)。因此对于脯氨酸的累积可用一句话来概括“开源截流”。



对脯氨酸在干旱条件下累积的作用尽管有多种设想, 但它的适应性意义并不十分明确。脯氨酸是一种比较稳定的氨基酸, 对细胞的抑制作用也小, 因而可以作为一种氮库, 在干旱去除后成为蛋白质再合成的原料 (Levitt, 1980)。作为一种游离氨基酸也可能在渗透调节中起渗透调节物质的作用。因此曾有人提出用脯氨酸累积能力作为培育抗旱品种的指标。有人看到了抗旱能力与脯氨酸累积能力之间存在一个正相关关系。但也有人得到相反的结果 (Hanson, 1977; Honson, 1979)。当然由于取材不同、取材时间不同都会影响实验结果, 得出不同结论, 因而这是需要进一步加以研究和肯定的。

3. 气孔反应 (Ludolow, 1980)

当前用来表示气孔反应的有两个术语: 一是气孔阻力或叶子折散阻力 (单位 Scm^{-1} 意为水蒸气折散 1 厘米距离所花的秒数); 另一是气孔导性或叶子导性 (单位 cmS^{-1} 意为水蒸气在 1 秒钟内能扩散的厘米数)。从单位可知气孔阻力与气孔导性互为倒数。气孔阻力越大表示气孔开度越小, 否则反之。目前流行用自动气孔计 (Auto-porometer) 来测定气孔阻力。气孔反应有两种方式: 反馈式反应 (feedback manner) 和正向式反应 (feed-forward manner)。反馈式反应是气孔对叶子水势变化的反应, 它的反馈作用在于叶子水势低于临界值后, 气孔关闭, 气孔关闭反过来又防止水分散失和有助于叶子水势恢复。正向式反应是气孔对空气相对湿度变化的反应。这词来源于化学应用词, 意为空气湿度的变化首先作用于气孔。当空气湿度下降, 引起气孔关闭, 此时叶子其余部位水势并无多大变化, 从而防止叶子进一步失水, 因而又可称为“预警系统”。

气孔反应的适应意义在于在缺水情况下植物既要保水, 又要获得自养所需要的二氧化碳, 从这意义上来讲气孔就起了关键的作用。要在空气湿度和叶子水势变化的一定范围内保持一定的导性。前者用 g_L/δ_e 表示, 意为在一定的空气相对湿度下 (δ_e) 叶子的导性 (g_L)。后者用 $\psi^g \rightarrow 0$, 意为叶子导性变为零时 ($g \rightarrow 0$) 的叶子水势 (ψ)。气孔反应的适应性表现为对空气相

对湿度变化的敏感性, 及早关闭气孔防止进一步失水 (During, 1976; Schulze, 1975; Schulze, 1972)。也可表现为只有在比较低的叶子水势下气孔开度变为零, 从而显示出植物气孔对水分亏缺有较大的忍耐能力 (Collatz, 1976; Simmelsgaard, 1976)。

气孔正向式反应对于那些生长在周期性高蒸发量地区的植物, 缺乏抗脱水能力的植物和还未适应干旱的植物在关键的发育期如花芽形成或花粉形成期有特别的保护作用。气孔反馈式反应对于那些能得到补充的二氧化碳的植物就可继续长根以吸取更多的水分, 在干旱条件下完成其生命周期。

4. 激素作用

在干旱条件下研究得较多的激素是脱落酸 (ABA)。一般认为水分亏缺引起内生 ABA 迅速增加 (Wright, 1966; Milborrow, 1974)。持续水分亏缺 ABA 达到一个较稳定的高水平或缓慢地增加, 但最后将下降。如果消除水分亏缺, ABA 也会下降至干旱前水平。

干旱引起 ABA 累积其主要作用在于引起气孔关闭和增加根对水的透性。实验证明: 外源 ABA 可抑制已关闭气孔再开放和引起开放气孔的关闭 (Mittelheuser, 1969; Jones, 1970); 缺乏累积 ABA 能力的蕃茄变种在气孔失去膨压时仍保持开着, 而施用 ABA 后就发生气孔关闭 (Tal, 1974); ABA 可刺激去顶根系统泌水; 蕃茄变种试验还证明这种变种具有较高的根对水的阻力, 而施加外源 ABA 后这种根的阻力减小了 (Tal, 1973)。ABA 对气孔和根的作用实际上就是增加了根吸水的能力, 同时又减少了叶子水份的蒸发。这两方面对在干旱条件下维持正常的生命活动都是必不可少的。

干旱对激素的作用还包括抑制根产生激动素 (Itai, 1968), 促进植物体内乙烯的增加 (Ben-Yehoshua, 1974)。激动素可促进和维持气孔开放, 因而气孔调节可能受到 ABA 和激动素共同的作用。

5. CO_2 体内再循环 (Osmond, 1980)

水势下降时, 光合作用受到两方面的影响: 一是气孔因素, 即由于气孔关闭而阻碍 CO_2 进入叶子; 二是非气孔因素, 即由于得不到外界 CO_2 的叶子继续照光会造成光合器官的光破坏作用。因此在水势下降气孔关闭时, 怎样维持体内一定的 CO_2 浓度, 维持正常的碳代谢就成为适应性的一个重要方面。这对于不同代谢类型的植物表现是不一样的。

在 C_3 植物中光合成的碳还原过程 (PCR) 和光呼吸的碳氧化过程 (PCO) 构成了叶子中光合作用的碳代谢过程。这两个过程由 RUBP 羧化一氧化酶相连结 (图 2)。其中 CO_2 和 O_2 浓度决定了碳所要走的途径。分离的 C_3 植物叶肉细胞在无 CO_2 条件下照光, 光合作用能力迅速丧失 (Krause, 1978), 而这种光抑制作用可为低浓度的 CO_2 防止 (Cornic, 1978; Powles, 1978)。因而设想干旱条件下, 气孔关闭后, 完整的 PCR-PCO 循环促进内部 CO_2 再循环维持照光叶子中 CO_2 浓度高于补偿点, 以及防止在水分亏缺情况下可能发生的光抑制作用。

C_4 植物中情况有所不同。 C_4 植物叶肉细胞中缺乏 RUBP 羧化一氧化酶, 以及许多 PCR-PCO 循环中的酶, 因而不能象 C_3 植物那样在叶肉细胞中再产生 CO_2 , 但 C_4 植物的维管束鞘细胞具有 PCR-PCO 循环的酶。因此设想在 C_4 植物中叶肉细胞内部 CO_2 浓度在水分亏缺时通过叶肉细胞和维管束鞘细胞间的代谢物交换来维持的 (图 3)。但目前尚缺乏直接的实验证据。

在景天酸代谢植物中 (CAM 植物), 它们的气孔在白天通常是关闭的。在晚上通过累积

苹果酸来固定外界通过气孔进入的和呼吸放出的 CO_2 。在照光期间, 苹果酸脱羧放出 CO_2 , 再通过 PCR-PCO 系统来固定。因而白天苹果酸就是 CO_2 的第一个来源。当气孔长期关闭, 苹果酸耗尽后, PCR-PCO 系统就成为第二个 CO_2 来源以维持光下的生活。有意思的是有些 C_3 植物在水分亏缺引起气孔关闭时可伴有 CAM 的诱导 Osmond, 1980。这种诱导被看作作为一种适应性的结果, 从而使生命能渡过干旱季节。

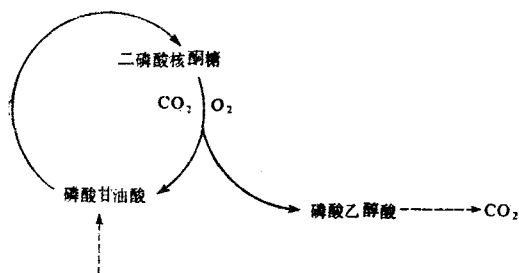


图2 C_3 植物中 PCR 和 PCO 途径的连接

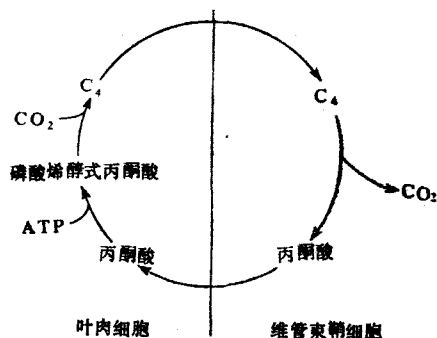


图3 C_4 植物叶肉细胞和维管束鞘细胞之间代谢物交换

此外, 在植物对干旱的适应中, 形态变化也是极其重要的, 有着不可忽视的地位。为防止水分过多地蒸发而表现出来的叶子保持平行于太阳辐射的主动运动和卷曲运动。有利于干旱条件下提高水分利用效率的叶子内部结构。根的适应性形态结构如多汁、根皮厚和硬化。有部分科学家认为生命起源于三十五亿年前的厌氧细菌, 在前一个十五亿多年期间主要发生了生化进化, 出现了光合作用、呼吸作用和固氮作用等, 在这一时期形态变化甚小。因为在真核细胞和高等植物中的93%的酶已在最初的原核细胞中存在。在后一个十五亿多年期间最显著的是植物形态的变化 Begg, 1980。因此从抗性品种选育角度来看形态上的选育也是极为重要的, 从某种程度上来讲可能更为容易。

二、植物抗逆性的几种类型

目前在逆境生理中 (stress physiology) 把抗逆性 (stress resistance) 一般分为避逆性 (stress avoidance), 耐逆性 (stress tolerance), 避应变性 (strain avoidance), 耐应变性 (strain tolerance), 应变可逆性 (strain reversibility) 和应变修复 (strain repair)。这儿借用了物理学中的两个词: stress 和 strain。stress 原意为施加于物体并引起变化的一种外力。在这儿指的是作用于植物并引起植物产生某些变化的环境外力如温度, 湿度的过高和过低, 干旱, 淹水, 盐渍和污染物等等。而 strain 原意为在外力作用下物体所发生的变化即应变。在这儿指的是植物由于受到环境外力作用后在形态, 解剖结构、生理、代谢上发生的变化。上述各种抗逆性的关系如图4。

抗逆性泛指植物对环境外力或逆境的抵抗能力。它包括两个方面: 一是避逆性, 即通过在环境外力和它所要作用的活体之间设置某种障碍, 从而使植物避开环境外力的作用; 二是耐逆性, 也就是活体承受了环境外力而没有引起伤害或引起较小的伤害。对于如何达到这一点有两种途径: 一是避应变性; 二是耐应变性。前者是减少单位外力作用下所造成的应变,

分散外力作用,而耐应变是忍受和恢复应变的能力。它又可分为应变可逆性和应变修复。因此总的来讲抗逆性有 4 种类型:避逆性,避应变性,应变可逆性和应变修复。这些概念是经过概括的,把问题简单化和抽象化了。在具体的植物中并非如此简单,同一植物可能有几种抗逆性,而植物处于不同的发育阶段或处于不同的生理状态或几个外力的共同作用下,植物的抗逆能力又是可以变化的。

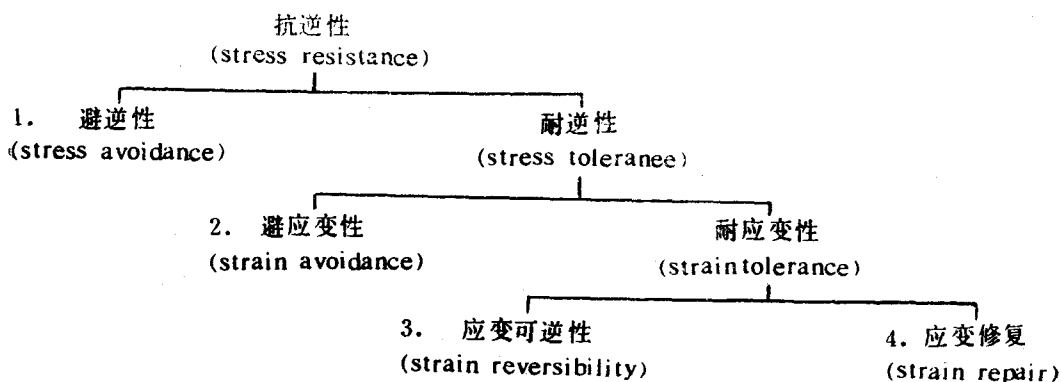


图 4 植物四种抗逆性之间的关系

对于抗逆性与环境外力和植物应变的关系又可用下式来表达 (Levitt, 1980):

$$\text{抗性 (resistance)} = \text{外力 (stress)} / \text{应变 (strain)}$$

抗性决定于外界条件对于植物施加的压力和植物对环境外力作用所作出的反应即应变。在一定的的外力作用下,应变大小就决定了植物的抗性,应变越小,抗性越大。在植物对于干旱的反应中,外力主要是土壤干旱和空气相对湿度的下降。应变就是植物的失水或最终生长的抑制程度。

联系到具体的植物形态解剖结构和生理代谢过程,可看到植物抗旱性也不外乎上述 4 大类,但方式是多种多样的。最典型的避旱性就是一些短命植物,它们能在相对有水的短暂的期间完成其生命周期从而避开严重干旱季节的缺水。可是最多见的是各种避干旱应变性,干旱应变可逆性和干旱应变修复。通过气孔正向式反应,组织内贮水,代谢水产生,叶子表面防止水分蒸发的角质层,较高的根/冠比,传导和非传导组织的比例,低渗透压根系, C_4 和 CA 从植物的体内 CO_2 再循环等都是有利于在干旱条件下,把干旱的影响减小到较低的水平,使植物发生尽量小的应变从而避开植物的干旱应变。气孔反馈式反应,渗透调节作用, ABA 调节作用,和 C_4 植物 CO_2 体内再循环和 CAM 的诱导都是在植物发生了相当的干旱应变后再产生的作用,而这些作用的产生又有利于防止应变的发展,甚至可逆转部分的应变。另外脯氨酸的累积在某种程度上对应变修复是大有好处的。在干旱期间蛋白质合成受到抑制,作为一种干旱情况下的氮库脯氨酸起了相当大的作用,它在干旱后的蛋白质的修复过程中将可提供大量的直接可用的氮,加快植物组织的修复。

植物生态生理的研究是在科学研究的发展中产生出来的,而它本身又是在不断前进的。植物生理学正在群体和分子水平两个方面上发展着。随着对植物生理代谢过程的不同水平上的深入认识,生态生理研究也会不断地深化,对问题的认识更加接近于事物的本质。

参 考 文 献

- Barnett, N. M. and A. W. Naylor 1966 Amino acid and proline metabolism in Bermuda grass during water stress. *Plant Physiol.* **41**: 1222-1230.
- Beadle, C. L., N. C. Turner and P. G. Jarvis 1978. Critical water potential for stomatal closure in Sitka spruce. *Physiol. Plant.* **43**: 160-165.
- Begg, J. E. 1980 Morphological adaptation of leaves to water stress. In N. C. Turner and P. J. Kramer (eds.), *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. 33-42. John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto.
- Ben-Yehoshua, S. and B. Aloni 1974. Effect of water stress on ethylene production by detached leaves of Valencia orange (*Citrus sinensis* Osbeck). *Plant Physiol.* **53**: 863-865.
- Boggess, S. F., C. R. Stewart, D. Aspinall and L. G. Paleg 1976. Effect of water stress on proline synthesis from radioactive precursors. *Plant. Physiol.* **58**: 398-401.
- Boggess, S. F., D. Aspinall and L. G. Paleg 1976. Stress metabolism. IX The significance of end-product inhibition of proline biosynthesis and of compartmentation in relation to stress-induced proline accumulation. *Aust. J. Plant Physiol.* **3**: 513-525.
- Cornic, G. 1978. La photorespiration se déroulant dans un air sans CO₂ a-t-elle une fonction? *Can. J. Bot.* **56**: 2128-2137.
- Gavande, S. A. and S. A. Taylor 1967. Influence of soil water potential and atmospheric evaporative demand on transpiration and the energy status of water in plants. *Agron. J.* **59**: 4-9.
- Greacen, E. L. and J. S. Oh 1972. Physics of root growth. *Nature (London) New Biol.* **235**: 24-25.
- Hanson, A. D., C. E. Nelsen and E. H. Everson 1977. Evaluation of free proline accumulation as an index of drought resistance using two contracting barley cultivars. *Crop Sci.* **17**: 720-726.
- Hanson, A. D., C. E. Nelsen, A. R. Pedersen and E. H. Everson 1979. Capacity of proline accumulation during water stress in barley and its implication for breeding for drought resistance. *Crop Sci.* **19**: 489-493.
- Heilebust, J. A. 1976. Osmoregulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **27**: 485-505.
- Hsiao, T. C., E. Acevedo, E. Fereres and D. W. Henderson 1976. Water stress, growth, and osmotic adjustment. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B*, **273**: 479-500.
- Itai, C., A. Richmond and Y. Vaadia 1968. The role of root cytokinins during water and salinity stress. *Isr. J. Bot.* **17**: 187-193.
- Johnson, D. A. 1978. Environmental effects on turgor pressure response in range grasses. *Crop Sci.* **18**: 945-948.
- Jones, R. J. and T. A. Mansfield 1970. Suppression of stomatal opening in leaves treated with abscisic acid. *J. Expt. Bot.* **21**: 714-719.
- Jones, M. M. and N. C. Turner 1978. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. *Plant Physiol.* **61**: 122-126.
- Jones, M. M. and H. M. Rawson 1979. Influence of rate of development of leaf water deficits upon photosynthesis, leaf conductance, water use efficiency, and osmotic potential in sorghum. *Physiol. Plant.* **45**: 103-111.
- Kramer, P. J. 1980. Drought, stress and the origin of adaptation. In N. C. Turner and P. J. Kramer (eds.), *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. 7-20. John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto.
- Krause, G. H., M. Kirk, O. Heber and C. B. Osmond 1978. O₂-dependent inhibition of photosynthetic capacity in intact isolated chloroplasts and isolated cell from spinach leaves illuminated in the absence of CO₂. *Planta* **142**: 229-233.
- Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses, 2nd edition, Vol. II. 58-60, 141-144. Academic Press, New York, London, Toronto, San Francisco.
- Levitt, J. 1980. Adaptation of plants to water and high temperature stress: Summary and Synthesis, 1. Stress terminology. In N. C. Turner and P. J. Kramer (eds.), *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. 440. John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto.
- Ludlow, M. M. 1980. Adaptive significance of stomatal responses to water stress. In N. C. Turner and P. J. Kramer (eds.), *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. 123-138. John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto.
- Meyer, R. F. and J. S. Boyer 1972. Sensitivity of cell division and cell elongation to low water potentials in Soybean hypocotyls. *Planta*. **108**: 77-87.

- Mittelheuser, C. J. and R. F. M. Van Steveninck 1969. Stomatal closure and inhibition of transpiration induced by (RS) - abscisic acid. *Nature* (London). **221**: 281-282.
- Morgan, J. M. 1977. Differences in osmoregulation between wheat genotypes. *Nature* (London). **270**: 234-235.
- Morgan, J. M. 1980. Osmotic adjustment in the spikelets and leaves of wheat. *J. Expt. Bot.* **31**: 655-665.
- Osmond, C. B., K. Winter and S. B. Powles 1980. Adaptive significance of carbon dioxide cycling during photosynthesis in water stressed plants. In N. C. Turner and P. J. Kramer (eds.), *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. 139-154. John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto.
- Powles, S. B. and C. B. Osmond 1978. Inhibition of the capacity and efficiency of photosynthesis in bean leaflets illuminated in a CO₂-free atmosphere at low oxygen: a possible role for photorespiration. *Aust. J. Plant Physiol.* **5**: 619-629.
- Schulze, E. -D., O. L. Lange, U. Buschbom, L. Kappen and M. Evenari 1972. Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert. *Planta*. **108**: 259-270.
- Singh, T. N., L. G. Paleg and D. Aspinall 1973. Stress metabolism. I. Nitrogen metabolism and growth in the barley plant during water stress. *Aust. J. Biol. Sci.* **26**: 45-56.
- Simmelsgaard, S. E. 1976. Adaptation to water stress in wheat. *Physiol. Plant.* **37**: 167-174.
- Stewart, C. R. 1972. The effect of wilting on proline metabolism in excised leaves in the dark. *Plant Physiol.* **51**: 508-511.
- Stewart, C. R., S. F. Boggess, D. Aspinall and L. G. Paleg 1977. Inhibition of proline oxidation by water stress. *Plant Physiol.* **59**: 930-932.
- Stewart, C. R. and S. F. Boggess 1978. Metabolism of [5-3H] proline by barley leaves and its use in measuring the effect of water stress on proline oxidation. *Plant Physiol.* **61**: 654-657.
- Tal, M., D. Imber and I. Gard 1974. Abnormal stomatal behaviour and hormonal imbalance in flacca, a wilted mutant of tomato. *J. Expt. Bot.* **25**: 51-60.
- Toodd, G. W. 1972. Water deficits and enzymatic activity. In T. T. Kozlowski (ed.), *Water Deficits and Plant Growth*, Vol. 3. 177-216. Academic Press, New York, San Francisco, London.
- Turner, N. C. 1975. Concurrent comparisons of stomatal behavior: water status, and evaporation of maize in soil at high or low water potential. *Plant Physiol.* **55**: 932-936.
- Turner, N. C., J. E. Begg, H. M. Rawson, S. D. English and A. B. Hearn 1978. Agronomic and physiological responses of soybean and sorghum crops to water deficits. III. Components of leaf water potential, leaf conductance, 14CO₂ photosynthesis, and adaptation to water deficits. *Aust. J. Plant Physiol.* **5**: 179-194.
- Turner, N. C., J. E. Begg and M. L. Tonnet 1978. Osmotic adjustment of sorghum and sunflower crops in response to water deficits and its influence on the water potential at which stomatal close. *Aust. J. Plant Physiol.* **5**: 597-608.
- Turner, N. C. and M. M. Jones 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation. In N. C. Turner and P. J. Kramer (eds.), *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. 87-103. John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto.
- Wright, S. T. C. 1966. An increase in the "inhibitor- β " content of detached wheat leaves following a period of wilting. *Planta*. **86**: 10-20.

ON THE STUDY OF DROUGHT ECOPHYSIOLOGY IN PLANTS

TANG ZHANGCHENG

(Shanghai Institute of Plant Physiology, Academia Sinica)

Crop plants could rarely attain their genetic potential yield because of environmental, limitations especially lack of water. About 28% of the world's arable land is subjected to drought stress. The worldwide losses in yield by water stress probably exceed the losses by all other causes combined. Plant water deficits affect every aspect of plant life including photosynthesis, respiration, absorption of water and mineral elements, growth, develop-

ment, reproduction and so on. The present review mainly introduces some of important recent aspects in plant drought-ecophysiology: such as osmotic adjustment, ways of osmotic adjustment, factors affecting osmotic adjustment, benefits and limitations of osmotic adjustment; metabolic causes and probable roles of proline accumulation; two manners of stomatal responses to environmental drought (feedback manner and feed-forward manner) and their adaptive significances; changes and roles of abscisic acid and other phytohormones; different ways and adaptive significances of carbon dioxide recycling in C_3 , C_4 and CAM plants, and shift from C_3 photosynthesis to CAM when subjected to water stress. In addition, four basic types of stress resistance in plants (stress avoidance, strain avoidance, strain reversibility and strain repair) and the relationship between stress resistance, stress and strain are also described here.