

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第 31 卷 第 15 期 Vol.31 No.15 **2011**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 31 卷 第 15 期

2011 年 8 月 (半月刊)

目 次

地面节肢动物营养类群对土地覆被变化和管理扰动的响应·····	李锋瑞,刘继亮,化伟,等 (4169)
两种书虱微卫星富集文库的构建及比较·····	魏丹丹,袁明龙,王保军,等 (4182)
菲律宾蛤仔 EST-SSRs 标记开发及不同地理群体遗传多样性·····	闫喜武,虞志飞,秦艳杰,等 (4190)
菲律宾蛤仔大连群体不同世代的遗传多样性·····	虞志飞,闫喜武,杨霏,等 (4199)
玻璃温室与田间栽培小麦幼穗分化的比较·····	姜丽娜,赵艳岭,邵云,等 (4207)
施用有机肥环境下盐胁迫小麦幼苗长势和内源激素的变化·····	刘海英,崔长海,赵倩,等 (4215)
黄土高原半干旱区气候变化对春小麦生长发育的影响——以甘肃定西为例·····	姚玉璧,王润元,杨金虎,等 (4225)
不同耕作模式下稻田水中氮磷动态特征及减排潜力·····	冯国禄,杨仁斌 (4235)
大田环境下转 Bt 基因玉米对土壤酶活性的影响·····	颜世磊,赵蕾,孙红炜,等 (4244)
短期淹水培养对水稻土中地杆菌和厌氧粘细菌丰度的影响·····	朱超,Stefan Ratering,曲东,等 (4251)
气候变化背景下广东晚稻播期的适应性调整·····	王华,陈新光,胡飞,等 (4261)
长期封育对不同类型草地碳贮量及其固持速率的影响·····	何念鹏,韩兴国,于贵瑞 (4270)
黄土丘陵区两种主要退耕还林树种生态系统碳储量和固碳潜力·····	刘迎春,王秋凤,于贵瑞,等 (4277)
植物叶表面的润湿性及其生态学意义·····	石辉,王会霞,李秧秧 (4287)
长白山北坡主要森林群落凋落物现存量月动态·····	郑金萍,郭忠玲,徐程扬,等 (4299)
古尔班通古特沙漠及周缘 52 种植物种子的萌发特性与生态意义·····	刘会良,宋明方,段士民,等 (4308)
吉首蒲儿根的繁殖生态学特性及其濒危成因·····	邓涛,陈功锡,张代贵,等 (4318)
栖息地永久性破坏的比例对物种多度稳定值影响的迭代算法·····	时培建,戈峰,杨清培 (4327)
喷施多效唑提高麻疯树幼苗耐盐性的生理机制·····	毛轶清,郑青松,陈健妙,等 (4334)
阿尔山落叶松主要蛀干害虫的种群空间生态位·····	袁菲,骆有庆,石娟,等 (4342)
2009 年云南省白背飞虱早期迁入种群的虫源地范围与降落机制·····	沈慧梅,吕建平,周金玉,等 (4350)
中华稻蝗长沙种群的生活史及其卵滞育的进化意义·····	朱道弘,张超,谭荣鹤 (4365)
“518”油桃主要害虫与其捕食性天敌的关系·····	施晓丽,毕守东,耿继光,等 (4372)
青藏东缘若尔盖高寒草甸中小型土壤动物群落特征及季节变化·····	张洪芝,吴鹏飞,杨大星,等 (4385)
青海可鲁克湖水鸟季节动态及渔鸥活动区分析·····	张国钢,刘冬平,侯韵秋,等 (4398)
排放与森林碳汇作用下云南省碳净排放量估计·····	刘慧雅,王铮,马晓哲 (4405)
北京城市生态占水研究·····	柏樱岚,王如松,姚亮 (4415)
专论与综述	
植物水分传输过程中的调控机制研究进展·····	杨启良,张富仓,刘小刚,等 (4427)
环境介质中的抗生素及其微生物生态效应·····	俞慎,王敏,洪有为 (4437)
自然生态系统中的厌氧氨氧化·····	沈李东,郑平,胡宝兰 (4447)
研究简报	
山东半岛南部海湾底栖动物群落生态特征及其与水环境的关系·····	张莹,吕振波,徐宗法,等 (4455)
新疆乌伦古湖浮游甲壳动物的季节演替及与环境因子的关系·····	杨丽丽,周小玉,刘其根,等 (4468)
不同施肥与灌水量对槟榔土壤氮挥发的影响·····	卢丽兰,甘炳春,许明会,等 (4477)
学术信息与动态	
水土资源保持的科学政策:全球视野及其应用——第 66 届美国水土保持学会国际学术年会述评·····	卫伟 (4485)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 320 * zh * P * ¥ 70.00 * 1510 * 34 * 2011-08



封面图说: 塞罕坝地处内蒙古高原南缘向华北平原的过渡带,地势分为坝上、坝下两部分。解放初期,这里是“飞鸟无栖树,黄沙遮天日”的荒原沙丘,自 1962 年建立了机械化林场之后,塞罕坝人建起了 110 多万亩人工林,造就了中国最大的人工林林场。这是让人叹为观止的落叶松人工林海。

彩图提供: 陈建伟教授 国家林业局 E-mail: cites.chenjw@163.com

杨启良,张富仓,刘小刚,王玺,张楠,戈振扬. 植物水分传输过程中的调控机制研究进展. 生态学报, 2011, 31(15): 4427-4436.

Yang Q L, Zhang F C, Liu X G, Wang X, Zhang N, Ge Z Y. Research progress on regulation mechanism for the process of water transport in plants. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(15): 4427-4436.

植物水分传输过程中的调控机制研究进展

杨启良^{1,2}, 张富仓^{2,*}, 刘小刚^{1,2}, 王 玺³, 张 楠¹, 戈振扬¹

(1. 昆明理工大学现代农业工程学院, 昆明 650224; 2. 西北农林科技大学旱区农业水土工程教育部重点实验室, 杨凌 712100;

3. 通渭县弘泰市政建设有限责任公司, 通渭 743300)

摘要:农田土壤水分的转化利用与调控是以土壤-植物-大气连续体 (SPAC) 为基础, 以植物为核心, 其中水分在植物体内的传输与调控研究一直是国际学术研究的前沿性热点课题。概述了植物水分传输的驱动力和传输途径, 重点从植物的气孔调节、水容调节、渗透调节、水孔蛋白调节、贮水调节、气穴和栓塞调节等方面综述了植物水分传输过程中的调控机制研究进展。通过对植物存在优化调控水分平衡的潜在能力的研究, 不仅可充实 SPAC 系统水分传输理论, 而且有助于明确植物对环境的适应机制和高效率用水的潜力及其节水调控的效应, 对指导干旱半干旱地区农业生产提供理论依据。

关键词:植物水分传输; 调控机制; SPAC

Research progress on regulation mechanism for the process of water transport in plants

YANG Qiliang^{1,2}, ZHANG Fucang^{2,*}, LIU Xiaogang^{1,2}, WANG Xi³, ZHANG Nan¹, GE Zhenyang¹

1 Faculty of Modern Agricultural Engineering, Kunming University of Science and Technology, Kunming 650224, China

2 Key Laboratory of Agricultural Soil and Water Engineering in Arid and Semiarid Areas, Ministry of Education, Northwest A&F University, Shaanxi Yangling, 712100, China

3 Tongwei county hong tai municipal construction Co., LTD, Tongwei 743300, China

Abstract: Water is the key factor affecting plant growth in the arid and semiarid regions. Facing the shortage of water resources and drought stress, traditional agricultural production method must be turned to higher efficient water-saving agricultural method, which can reduce the contradiction of agricultural water supply and demand, realize sustainable utilization of water resources and agricultural development. The use and regulation of soil water are based on soil-plant-atmosphere continuum (SPAC) in field and plants are the center in the SPAC system, water transport and regulation in plants is the focus and hot topic subject in this respect. This paper summarized the research advances on the process of water transport and regulation in plant, mainly about stomata effect, the regulation mechanism of plant water capacitance, osmotic regulation, aquaporin, storage, cavitation and embolism. Many references about plant water transport are analyzed to conclude that stomata plays the important role in regulating the process of water loss in plants, and it is a valve to control water loss from leaves when subjected to different soil and environmental factors. Stomatal regulation in plants is the result of combined effect of chemical and hydraulic signals. Water capacity is an important parameter that reflects water dynamic property of water transport in SPAC system and it plays an important role in regulating and controlling plant water storage and release ability anytime. The regulation of water capacity is a security mechanism of plant adaptation to environment with plants take up, transport and lose water when environmental factors change rapidly, water capacity prevents water loss in the

基金项目:国家自然科学基金(51009073, 50579066, 50879073); 云南省应用基础研究面上项目(2010ZC042, 2010ZC043); 昆明理工大学学生课
外学术科技创新基金课题(2010BA132)

收稿日期: 2010-07-11; 修订日期: 2011-01-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangfucang@tom.com

xylem immediately, but is only the process of reduced water potential, thus water capacity improves plant resistance embolization ability. Accumulation of compound substances in plants have a important role in the osmoregulation process, and the accumulated osmoregulation substances in plants can scavenge oxidative radicals, improve permeability potential and enzymatic activity and balance excessive ions etc, which is beneficial for the osmotic regulation. The aquaporins could improve water transport across the membrane, enhance cell membrane for water permeability, regulate the cell penetration potential, increase transmembrane flow rate and hydraulic conductivity. Regulation mechanism of aquaporins is that it changes the membrane of molecule protein and the activity and synthetic rate of molecule protein and then regulates the transmembrane water flow. For example, drought lead to lower activity of aquaporins in root cells, so aquaporins is beneficial to limit soil water loss under drought and increase the drought-resistance ability. The resistance of water storage, water capacity and volume determine the regulation ability of water storage in every part of plant. The decreased resistance of water storage and increased water capacity and the volume improve regulation ability of water storage. When plants suffer from water stress, water tension of xylem gradually increases. And air goes into the conduit by conduit wall, and forms cavitation and embolism with the increase of cavitation, which decreases hydraulic conductivity when the tension is over a certain value. Thus, studying the regulating ability of optimal water balance not only can improve water transport theory in SPAC, but also can better understand plant adaptation mechanism to the environment and high water use efficiency and the regulation effect of water-saving, which provides scientific basis for alternate partial root-zone irrigation and biological water-saving technology.

Key Words: plant water transportation; the regulation mechanism; soil-plant-atmosphere continuum (SPAC)

水分是影响我国干旱半干旱地区植物生长和发育的关键因素。面对严峻的水资源危机和干旱胁迫的不利影响,传统的农业生产方式必须转向节水高效农业模式,缓解农业用水供需矛盾,实现水资源可持续利用和农业可持续发展,有利于构建农田水-土-作物-大气系统的生态环境体系。农田土壤水分的转化利用与调控是以土壤-植物-大气连续体 (SPAC) 为基础,以植物为核心,其中对该系统中植物水分传输过程中调控机制的研究,不仅可充实 SPAC 系统水分传输理论,而且有助于明确植物对环境的适应机制和高效率用水的潜力及其节水调控的效应。因此,干旱半干旱条件下植物水分传输过程中的调控机制的研究是一个具有重要的科学意义和重大应用前景的研究课题。

在过去几十年里,有关水分在植物体内的传输机制的研究受到广泛关注^[1-3]。植物根系的吸水特性及导水能力对植物的生长状况起决定作用。水分在植物体内的传输不仅受根系吸水和叶片蒸腾失水的影响,而且很大程度上影响着植物在 SPAC 系统中水分传输过程的调控作用^[4]。植物水分传输机制的研究是对植物根系吸水、水分在植物体内的传输和冠层蒸散耗水过程的研究。植物水分传输过程中的调控机制研究不仅包括植物自身的生长调节,而且包括气孔调节、水容调节、渗透调节、水孔蛋白调节、贮水调节、气穴和栓塞调节等方面。植物体内的水分传输与调控是植物面对不利的环境影响自身形成的一种安全保障机制,对水分的吸收、传输和耗散发挥重要的调控作用。本论文将对影响植物水分传输过程中的气孔调节、水容调节、渗透调节、水孔蛋白调节和贮水调节作重点阐述。

1 植物水分传输研究现状

水分在植物体内的传输一直是植物生理及生态学家所关注的一个重要问题^[5-6]。奚如春^[7]等人主要从气孔与非气孔调节、木质部空穴和栓塞化、树体组织水容三方面综述林木耗水的调控机制问题。白登忠^[8]等人主要从分子角度如水通道蛋白和脱落酸 (ABA) 两方面入手综述了水分在植物体中的传输及其当环境因素改变时质外体途径、共质体途径和跨细胞途径之间的调控。植物为了生长发育必须从根区土壤中获取水分和养分资源,并通过根系吸水和冠层蒸腾失水之间的动态变化来维持自身水分平衡。植物在生长发育过程中需要较多的水分。有研究表明,植物在一生中所消耗的水分是其干物质重的 200—1000 倍^[9];在活植物体中

90% 以上的水分通过叶片被蒸散掉。植物的水分消耗特征是通过根系从土壤中获取水分,水分通过肉皮层进入木质部导管,向上传输给叶片,最后经叶气孔散失到大气传输过程。多年来,众多学者对植物蒸腾失水进行了大量研究,一致认为叶蒸腾失水是通过气孔来控制^[10]。而对根系吸水及水分在植物体内的传输研究较少,主要是因根系所处的环境及植物体内的结构较复杂难以进行原位准确测定,自从高压流速仪(High Pressure Flow Meter 简称 HPFM)^[11]的问世对根系吸水和水分在植物体内的传输研究提供了有效的工具。

1.1 植物水分传输的驱动力

SPAC 系统中水分运输总是从高水势向低水势区域进行,水分运输基本是降低自由能的自发过程,不需要能量的输入。水分在 SPAC 系统中的流动是一个整体,植物处于中心环节,具有调节和控制水分吸收和散失的功能。一般认为,植物水分传输的驱动力为水分沿导管或管胞上升要受到的蒸腾拉力、重力、根压和毛管力 4 种力的矢量和。事实上,木质部汁液的内聚力和张力也是引起水流阻力变化的重要因素^[12-13]。根系吸水有主动和被动之分,例如,蒸腾拉力是被动吸水的驱动力,也是植物水分传输的主要驱动力;如发生在夜间或无蒸腾条件下的吐水和伤流现象是受根压驱动进行主动吸水的表现。CT 学说^[14]认为:一方面植物的蒸腾所产生的张力(低水势)提供吸力,通过木质部中的连续水柱将张力逐渐传至根部,致使根表面从土壤中吸收水分。由于水势梯度的存在,使水沿导水系统不断地向上运输供植物利用。另一方面导水系统水分子间、水分子和导管壁间存在强大内聚力和附着力,使水柱在向上运输过程中不会因张力过大而断裂,也不会与管壁脱离。如植物通过根系吸水、木质部水分传导和叶气孔控制这 3 个环节来调节植物水分平衡,提高对不同环境的适应能力^[15],以免发生伤害。此外,根系吸收及传导水分还与营养离子与水分子的相互作用有关。因此,植物体内是在这些作用力的综合作用下连续不断地进行水分的吸收及传输利用。

1.2 水分在植物体中的传输途径

根系吸水部位主要是在根尖的根毛区,吸收的水分运动包括两方面,一是根表向根木质部的径向运动,二是沿木质部导管的轴向运动,其中水分始终沿着水势梯度降低的方向运动^[16-17]。水分在根系中的传输途径如图 1 所示。

1.2.1 径向途径

径向途径指水分由根表进入根木质部导管所经过的路径,水流经表皮、外皮层、中部皮层、内皮层、中柱鞘薄壁和导管壁等一系列的组织。在径向传输过程中又有 3 种并列的途径:质外体途径、共质体途径及跨膜途径^[18]。质外体途径是指水分经细胞壁、细胞间隙等没有原生质的部分运动,水流阻力小,传输速度快;共质体途径是水分从一个细胞的细胞质经过胞间连丝运送到另一细胞的细胞质中,其运送速度慢;跨细胞途径是指水分从一个细胞运送到另一个细胞的过程,共质体途径和跨细胞途径统称为细胞到细胞途径^[18]。由于膜间存在水势梯度(渗透压差或静水压力差)为水分的跨细胞流动提供条件,流速大小取决于水势梯度的大小和膜的渗透性。

1.2.2 轴向途径

轴向途径指水分通过植物维管系统(木质部导管)自下而上运输的过程。一般来说轴向阻力比径向阻力小得多,通常可忽略不计^[19],除非根很长或木质部导管气穴形成栓塞^[20]。

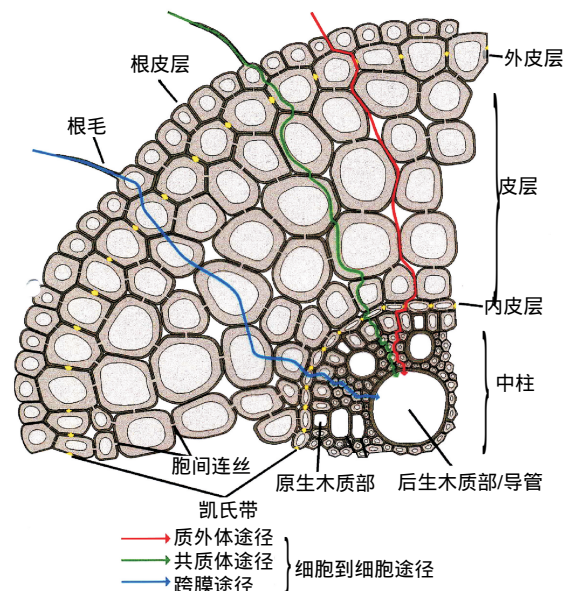


图 1 水分在根系中的传输途径

Fig. 1 Water composite transport pathways in plant roots

水分传输和各种途径的作用大小都因物种、根系结构及环境条件而异。研究表明,蒸腾作用较强的棉花和玉米主要以质外体途径为主,而菜豆和大麦根中以细胞到细胞途径为主^[21],洋葱根的较老部位(0.5—1.20 cm)以细胞到细胞途径占优势,而在幼嫩部位(0.1—0.45 cm)以质外体途径为主^[22];在晚上或胁迫条件下,渗透压驱动水流,主要以细胞到细胞途径为主,而在有光照条件下,静水压力驱动水分传输,两途径都有^[23]。因此,在环境条件改变后,几种途径可相互转换,植物对水分吸收和传输在一定程度上可调控。

1.3 植物对水分传输的调控

植物为了生长发育必须保持水分在植物体内不断的流动,植物具有自我调节功能以适应环境的快速变化,如蒸腾作用增强,在根区土壤水分容许的范围内根系吸水能力也随之增强,当根系吸水满足不了蒸腾失水的需求时,气孔开度减小或关闭。水分在植物体内的传输还与植物的气孔调节、水容调节、渗透调节、水孔蛋白调节、贮水调节、气穴和栓塞调节等方面密切相关。

1.3.1 植物的气孔调节

气孔在调节植物水分散失的过程中起主导作用,受土壤及大气环境因子的影响充当阀门控制着叶片水分的快速消耗。在无水分胁迫的自然环境中,太阳辐射和光照是影响气孔运动的主要环境因子;在受水分胁迫的环境中,植物激素 ABA 对调节气孔运动起重要的作用,往往通过减小气孔开度方式来减少蒸腾失水避免脱水死亡。通常,植物通过被动和主动的方式调控气孔开度大小。在干燥空气中,保卫细胞内的水分蒸发过快,而根系吸水难以补充其水分的消耗时,保卫细胞就会关闭。当整个叶片缺水时,保卫细胞可以通过其代谢过程减少细胞内的溶质来提高细胞水势,水分离开保卫细胞而促使气孔关闭。受长时间的环境胁迫影响,为了维持植物赖以生存的水分和养分环境,维持一定的根生长,以保证持续的水分供应,通过减少叶片的生长和关闭部分气孔来减少植物体内水分的快速消耗达到自我调节的目的。过去对植物水力信号和化学信号对气孔的调控研究主要可归纳为 3 个方面:①根源化学信号(脱落酸:ABA)对气孔导度的调控。当植物生长在水分胁迫的环境中,根系合成的脱落酸浓度逐渐增大,较高浓度的脱落酸随木质部液流运送到叶片时,导致叶气孔开度减小^[24]。②根源水力信号对气孔导度的调控。当植物受严重干旱胁迫的影响,若植物缺乏气孔对根源水力信号的响应,导致植物导水能力全部丧失,则植物的生存将受到极大的考验^[25]。③植物水力信号和化学信号共同对气孔的调控。其中等水植物的气孔调控是根源水力信号和化学信号共同作用的结果^[26-27]。

一些学者将植物气孔对木质部液流中脱落酸(ABA)浓度响应的差异用等水和非等水行为解释,将植物的日最小叶水势随土壤水分的逐渐减少基本保持不变的称为等水行为,而将日最小叶水势随土壤水分的减少而降低的称为非等水行为。非等水植物则缺乏这种相互作用机制^[28]。Tuzet 等^[29]通过模型模拟了土壤逐渐干燥条件下植物的等水和非等水行为,认为等水植物具有较高的单位叶面积水流阻力,气孔导度对叶水势的变化比较敏感;而非等水植物恰恰相反。Sperry 等^[30]认为,在调节植物水分状态时不仅通过气孔对蒸腾速率的调控来实现,而植物水分传导特性的变化也是引起植物水分状态改变的重要因素,因此,水分在植物体内调控是通过气孔和植物的水分传导共同作用的。也就是说,植物的气孔调控是化学信号和水力信号共同作用的结果。大量的实验证明植物对气孔的调节不仅通过化学信号 ABA 的传递来实现^[31],而且水力信号在调控气孔开度大小中也起重要作用^[32]。关于根源水力信号和化学信号对气孔的调控途径很可能与物种有关,在干旱环境中,那一种信号最先作出反应值得更进一步研究。

1.3.2 植物的水容调节

水容是反映 SPAC 水分传输系统中水分动力学性质的重要的水力学参数。具有实时调节和控制植物体内水分储存和释放的能力,水容调节是植物自身适应环境的一种安全机制,对水分的吸收、传输和耗散具有重要的调控作用^[33]。水容大小体现了系统自身调节水分的能力。通常,水容随周围环境条件的变化而改变。当环境迅速变化时,系统内的水容发挥其调节作用,使得木质部水分传导并不立刻损失,而是经过一个水势降低的过程,从而提高了植物抗栓塞的能力。

植物组织的水容(C)是指单位水势变化引起植物组织含水量(W)的变化^[34-35](kg/MPa)。

$$C = dW / d\psi \quad (1)$$

$$C = dW / d\psi = W_{\max} dQ / d\psi = W_{\max} C_r \quad (2)$$

式中, C 是组织水容, $d\psi$ 为组织水势差, dW 为含水量的变化值, Q 是相对含水量, $W_{\max}$ 是最大含水量, $C_r = dQ / d\psi$ 称为相对水容, 表现为植物组织的内在特性, 可对植物不同部位的组织作水容的比较。

许多研究表明, 植物水容具有明显的日季节变化。植物水容的日变化表现为先降低后升高的趋势, 季节变化表现为夏季大于秋季, 植物水容与水势呈二项函数关系; 不同部位和方位的植物水容表现为, 下部位水容值大于上部, 东南部大于西北部^[36]。白天, 因大气温度升高使得叶蒸腾作用首先消耗植物体内的贮存水分, 其水分的消耗过程也就是蒸腾拉力自上而下的传递过程, 植物体内水容下位要比上位大, 依次传递, 当根-土界面产生水势梯度以后, 根系开始从土壤中吸水; 夜晚, 蒸腾耗水停止, 但植物体仍然处于缺水状态, 根-土界面依然存在较大的水势梯度, 根系继续吸水, 补充植物因白天蒸腾而消耗的水分。植物自身的这种调节作用就是因植物体内存在水容使得水分在其体内的传输呈现非稳态流特征。可见, 植物体内水容存在部位效应, 植物的水分传导是否也有部位效应, 它与植物体水容的关系如何, 还需进一步研究。

1.3.3 植物的渗透调节

植物的正常生长发育常常受到干旱、盐渍、高温、低温和养分胁迫等环境因子的影响^[37], 其中干旱和盐渍是最普遍的两种环境胁迫因子。受水分和盐渍胁迫影响时植物细胞主动积累溶质, 降低水势和渗透势, 维持膨压, 有利于渗透调节的进行。

渗透调节机制分为无机和有机渗透调节。如 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Na^+ 、 Cl^- 等主要离子是无机渗透调节物, 但当这些离子浓度过高时往往会表现出毒性; 有机渗透调节物质以小分子有机化合物和蛋白类保护剂为主, 如甜菜碱、脯氨酸、有机酸、可溶性碳水化合物、其它游离氨基酸及各种酶类、水孔蛋白等, 它们对代谢无抑制、对细胞也无毒害^[38]。

化合物的积累在渗透调节过程中是一种适应性反应, 积累的化合物对亚细胞结构具有保护作用。植物体内积累的渗透调节物质也具有清除活性氧、调节、保护、促进生长等功能。甜菜碱和脯氨酸在细胞质内积累时, 具有渗透调节剂或抗冷剂的作用^[39]。脯氨酸具有保护蛋白质分子, 增加蛋白质分子的水合度, 调节细胞质的渗透势, 维持光合活性及清除活性氧等功能。脯氨酸积累引起的渗透调节对低水势下维持玉米幼根生长有重要作用^[40]。盐胁迫导致甜菜碱在植物体内增加, 虽然高盐浓度抑制了酶的活性, 但甘氨酸甜菜碱在渗透胁迫下却使代谢中许多重要的酶类保持活性, 具有保护植物体的作用。甜菜碱的积累水平与植物的抗胁迫能力成正比^[41]。甜菜碱在细胞内的积累提高了细胞的渗透调节能力, 使得细胞内大分子蛋白质与生物膜的结构和功能保持稳定, 也保护了细胞内许多酶类的活性使得代谢活动正常运转。

植物体内活性氧受逆境胁迫而大量积累, 使得正常代谢时活性氧的产生与清除的平衡被破坏。因植物体内存在抗氧化的过氧化酶系统, 在逆境胁迫条件下, 过氧化酶系统活性加强, 有利于清除过多的活性氧。这些过氧化酶系统包括过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸(AsA)和过氧化氢酶(CAT)等, 它们协同起作用来抵抗盐分胁迫诱导的氧化伤害。通常, 在干旱、盐渍等逆境胁迫下的植物自身形成一些防御机制, 如非酶促与活性氧酶促两大清除系统, 均对胁迫造成的活性氧累积作出积极反应。其中, 超氧化物歧化酶(SOD)是在生物体内普遍存在的金属酶, 与酶相连的金属交替地还原或氧化, 催化使得快速歧化反应, 可将 O_2^- 歧化成 H_2O_2 和 O_2 , 在保护酶系中具有重要地位。

在盐生植物体内, 有机酸是一类重要的有机物, 不但是一种渗透调节剂, 而且可以作为平衡植物体内的 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Na^+ 等过量阳离子的阴离子, 这一作用对降低阳离子毒害有重要意义。碳水化合物是植物对盐胁迫环境的适应性产物, 因碳水化合物在细胞内的溶解度较大, 在盐分胁迫下其含量的增加对降低细胞水势、增加细胞液的浓度、提高植物的吸水能力十分有利^[42]。

綜所述, 渗透调节物质对提高植物抗逆能力有重要作用。在渗透调节过程中植物的水分传导的变化还需深入研究。

1.3.4 植物的水孔蛋白调节

水孔蛋白(aquaporins, AQP)的主要功能是促进水分的跨膜运输,增强细胞膜对水分的通透性,调节细胞的渗透势,增加跨膜水流速率,证明它具有提高水分传导的功能^[43]。水孔蛋白最早是在动物细胞膜上发现的^[44]。植物中第一个水孔蛋白 γ -TIP 是由 Maurel^[45] 等人于 1993 年从拟南芥中分离得到的,位于液泡膜上,能较专一地促进水的运转,同时运输少量离子和小溶质,被命名为 TIP (tonoplast intrinsic protein)。拟南芥中发现的水通道蛋白 δ -TIP 主要存在于茎的维管束中,作用是在幼嫩的维管束细胞中促使水分流动,而在成熟的维管束组织中保持水的透性^[46]。水分在植物体内的大量传输是通过维管系统长距离运输实现的,根吸收的水分经凯氏带进入根的导管、茎的导管、叶脉导管及叶肉细胞,都有水孔蛋白的参与^[47]。不同于许多离子通道需要消耗较多的能量才能主动运输,水孔蛋白是在水势梯度的驱动下进行水分的被动跨膜运输^[48],因此它耗能少、效率高。这样才使得植物在短期能传输大量的水分来调控自身的水分平衡。水孔蛋白通过减小水分在跨膜运输时的阻力而使细胞间的水分顺水势梯度迁移的速率加快,促进细胞内外的水分均跨膜运输,具有调节细胞内外水分平衡的作用,如流经根中的水有 70%—90% 是通过细胞膜上的水孔蛋白来传输的,这是水分进出细胞的主要途径^[49]。大多数成熟植物细胞均有一个体积较大的液泡,细胞质被挤压在质膜与液泡膜之间,在整个细胞的体积中只占很小的比例,其结构很容易使细胞质处于急剧的渗透变化。但液泡膜上存在的 TIP,其导水性是质膜上 PIP 的上千倍,有利于水分的快速运转,可以使植物细胞利用巨大的液泡空间来缓冲细胞质内渗透引起的波动,对调节细胞渗透压具有重要的作用^[50]。

根系细胞中的水孔蛋白的活性在干旱时消失,有利于限制水分流失到干旱土壤中,增加了植物的耐旱能力^[51]。那么,部分根区灌溉时,干燥侧和湿润侧的根系细胞中的水孔蛋白的活性和密度变化如何,有待进一步深入研究。渗透胁迫下的水分运转对细胞的正常代谢具有非常重要的作用,水孔蛋白可以选择性的形成水分传输通道,使水分能自由进出,而将离子或其它有机物拒之门外^[52]。膜特别是质膜和液泡膜转运蛋白对提高植物耐盐性起重要的作用^[53]。

水孔蛋白的调节机制分为两种:其一是通过调节水孔蛋白的活性来调节其功能。如磷酸化是一个重要调节手段。当 α -TIP 在非洲爪蟾卵母细胞表达体系中被磷酸化后,其水通道活性提高 1—1.5 倍^[54]。其二是通过改变膜上水孔蛋白的含量来调节跨膜水分流动,细胞通过改变水通道蛋白合成速率来实现这种调节。

植物的水分传导随着环境的变化而变化,水分在根系内的流动可通过粗调和细调实现。根系结构的变化是粗调的基础,而水通道蛋白是细调的基础^[55]。水通道蛋白的活性与细胞膜对水的通透性密切相关,水通道蛋白能很好解释细胞水分传导的变化。

1.3.5 植物的贮水调节

贮存水也就是贮存于植物体内的水分,对水分的传输有重要的影响,有助于提高植物抗干旱胁迫能力及对不同环境的适应能力^[56]。植物体的水容、体积和贮存水阻力决定了各部位间的贮存水相对调节能力,水容增大、体积增大和贮存水阻力降低均有助于提高贮存水调节能力。

当土壤干旱程度增加时,树干贮存水在蒸腾作用中的贡献能从 12% 提高到 25%^[57]。Waring 等^[58] 认为苏格兰松(*Pinus sylvestris*) 蒸腾失水中来自于边材贮存水的占 30%—50%。Schlze 等^[59] 认为落叶松和云杉日蒸腾量分别有 24% 和 14% 的来自树干贮存水。郭陈刚等^[60] 的研究发现,沙棘贮存水分的场所是次生根皮层细胞的中央液泡,储存和释放水分的调控中心为具有活力的细胞质环带,水分储存和释放的动力是庞大的线粒体群,质膜与胞间层的液泡系与吞噬泡通过表面特有的功能为信号控制着水分、物质的胞间交换,细胞中一些不明贮藏物具有渗透调节的功能。高照全^[61] 等发现在充分灌水条件下桃树各部位贮存水夜间的相对调节能力大小关系为,主干(38.5%)>主根(18.8%)>枝条(17.8%)>粗根(12.0%)>果实(6.7%)>叶片(3.4%)>细根(2.9%),在白天,贮存水对蒸腾的影响表现为,下午(23%)>上午(14%)>中午(7%)。部分根区交替灌溉时,灌水侧的根系是否将吸收的部分水分转运到非灌水根系中侧促进贮水调节能力有待深入研究。

1.3.6 植物的气穴和栓塞调节

植物受水分胁迫的影响,木质部的水柱张力逐渐增大,当张力超过一定的值时,空气经导管壁进入导管,

形成气穴,随着气穴程度的增加,则形成栓塞,使得植物体内的水分传导能力降低^[62]。通过植物木质部水势与其水分传导的关系表示的脆弱性曲线定量分析木质部气穴的形成发现,受水分胁迫的影响形成的木质部栓塞导致植物体内的水分传导受阻是引起叶气孔调节的直接原因^[63]。研究表明,苹果幼苗各组成部分水流阻力及所占比例中,根系水流阻力(R_r) > 冠层水流阻力(R_s) 分别占全株水流阻力(R_t) 的比例为 62.28% 和 37.72%,叶和叶柄水流阻力(R_{l+p}) > 侧枝和主杆水流阻力(R_{lb+mr}),占 R_s 分别达 19.9% 和 17.82%^[64]。可见,与根系相比,冠层较小的水流阻力使得植物体内水分消耗较快,而根系较高的水流阻力不能满足冠层部分的水分消耗是引起木质部气穴和栓塞的主要原因。植物的水分消耗特征是水分经由土壤进入根系→茎秆→侧枝→叶柄→叶,最后通过叶气孔散失到大气的传输过程是 SPAC 系统水分传输与转换的热点问题,植物的水流阻力是研究农田蒸散效应的重要参数,反映植物抗干旱能力和对环境的适应能力。

2 结果与展望

当植物处于干旱环境中时,植物通过叶气孔的最优调节控制着植物体内水分的快速消耗,而植物根系最大限度从根区土壤获取水分,通过气孔、水容、渗透、水孔蛋白、贮水、气穴和栓塞等方面协同调节维持植物体内水分平衡或建立新的水分平衡。面对水资源危机的不利影响,加之土壤中的水分绝大多数是通过植物的蒸腾散失到大气中,因此诞生了生物节水的概念,也就是说通过耕作农艺和节水灌溉措施等途径人为改变植物的生长环境,使得植物的调控始终处于最优状态,产量减少并不明显甚至有所提高,从而达到节水增效的明显效果。在生产实践中控制性分根交替灌溉和调亏灌溉就是两个很成功的例子,我们以苹果幼苗为试验材料所做的研究表明,控制性分根交替灌溉主要是通过增大叶水流阻力和根系水分传导来显著的提高水分利用效率,从而从植物导水特性的角度对其水分利用效率的提高和对环境的适应机制得到很好的解释^[64]。在过去 30 多年对植物水分关系的研究已经取得较多的成就,特别是高压流速仪(HPFM)的问世的 17a 来对原位测定植物根系水分传导、植物体各组成部分水分传导和水流阻力等方面提供强有力的支持,虽然对植物水分传输机制的研究取得新的突破,但还有许多问题亟待解决:

(1) 当植物受水分胁迫影响时,根源水力信号和化学信号那一种最先对气孔调节做出积极响应? 还是两种信号协同参与进行实时调控?

(2) 当植物生长在适宜的土壤环境中时,根系水分传导与气孔调节、水容调节、渗透调节、水孔蛋白、贮水调节、气穴和栓塞调节的关系如何? 当植物生长的环境因素发生改变时,他们的关系会发生怎么样的变化有待于进一步研究?

(3) 当植物生长在充分供水和干旱环境时,根源水力信号随液流向冠层传输的过程中的路径是否一致? 植物顶端和最下端叶片那个最先感知信号?

(4) 今后有必要将根系生长的土壤环境和与根系空间构型及根系水分传导、冠层水流阻力结合起来建立植物根系的吸水模型、水分传输模型和蒸散模型。

(5) 当植物根区采用控制性分根交替灌溉时,与常规灌水方式相比,植物的水容调节、渗透调节、水孔蛋白、贮水调节、气穴和栓塞调节怎么样变化? 造成这种变化的主要原因是什么?

总之,植物蒸腾失水与 SPAC 系统中从根系向叶片供水时通过植物的气孔、水容、渗透、水孔蛋白、贮水、气穴和栓塞等方面的有效调控最大限度地利用木质部传导的水分来提高水分利用效率和植物对环境的适应机制。可见,植物水分传输机制的调控效应研究不仅有助于明确抗旱植物的生物学基础,而且为指导水资源短缺地区的农业生产提供理论依据。

References:

- [1] Kang S Z. Distribution of hydraulic resistance in soil-plant-atmosphere continuum. *Acta Ecologica Sinica*, 1993, 13(2): 157-163.
- [2] Brodribb T J, Holbrook N M. Diurnal depression of leaf hydraulic conductance in a tropical tree species. *Plant, Cell and Environment*, 2004, 27(7): 820-827.
- [3] Li Y Y, Sperry J S, Shao M A. Hydraulic conductance and vulnerability to cavitation in corn (*Zeamays* L.) hybrids of differing drought resistance.

- Environmental and Experimental Botany, 2009; 66 (2): 341-351.
- [4] Kang S Z, Liu X M, Xiong Y Z. Theory of Water Transport in Soil-Plant-Atmosphere Continuum and Its Application. Beijing: Hydraulic and Power Press, 1994; 122-147.
- [5] Liu C M, Zhang X Y, Hu C S. SPAC interface water flux control and its application to water-saving in agriculture. Journal of Beijing Normal University (Natural Science), 2009, 45(5): 446-451.
- [6] Wang D, Yao J, Xue J H. Effects of soil drought stress on hydraulic architecture characteristics of camphor seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(5): 2725-2731.
- [7] Xi R C, Ma L Y, Wang R H, Xu J L. Research advances in water consumption controlling mechanisms of forest tree species. Chinese Journal of Ecology, 2006, 25(6): 692-697.
- [8] Bai D Z, Deng X P, Huang M L. Water transportation and regulation in plants. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2003, 23(9): 1637-1643.
- [9] Hsiao T C, Xu L K. Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(350): 1595-1616.
- [10] Bunce J A. Carbon dioxide effects on stomatal responses to the environment and water use by crops under field conditions. Oecologia, 2004, 140(1): 1-10.
- [11] Tyree M T, Patiño S, Bennink J, Alexander J. Dynamic measurements of roots hydraulic conductance using a high-pressure flowmeter in the laboratory and field. Journal of Experimental Botany, 1995, 46(1): 83-94.
- [12] Tyree M T. The cohesion—tension theory of sap ascent: current controversies. Journal of Experimental Botany, 1997, 48(10): 1753-1765.
- [13] Tyree M T, Sperry J S. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1989, 40: 19-36.
- [14] Dixon H H, Joly J. On the ascent of sap. Philosophical Transactions of the Royal Society London, Series B, 1894, 186: 563-576.
- [15] Mencuccini M. The ecological significance of long-distance water transport: short-term regulation, long-term acclimation and the hydraulic costs of stature across plant life forms. Plant, Cell and Environment, 2003, 26(1): 163-182.
- [16] Zhao C X, Deng X P, Zhang S Q, Ye Q, Steudle E, Shan L. Advances in the studies on water uptake by plant roots. Acta Botanica Sinica, 2004, 46(5): 505-514.
- [17] Wang Z R, Zhang X C, Li J. Advance in research on matter transfer in ecosystem of farmland. Agricultural Research in the Arid Areas, 2004, 22(1): 156-164.
- [18] Pan R C. Plant Physiology. 5th ed. Beijing: Higher Education Press, 2004.
- [19] Steudle E, Peterson C A. How does water get through roots? Journal of Experimental Botany, 1998, 49(322): 775-788.
- [20] Frensch J, Hsiao T C. Hydraulic propagation of pressure along immature and mature xylem vessels of roots of *Zea mays* measured by pressure-probe techniques. Planta, 1993, 190(2): 263-270.
- [21] Steudle E. The biophysics of plant water: compartmentation, coupling with metabolic processes and water flow in plant roots// Somero G N, Osmond C B, Bolis C L, eds. Water and Life: Comparative Analysis of Water Relationships at the Organismic, Cellular and Molecular Levels. Berlin: Sprier-Verlag, 1992: 173-204.
- [22] Barrowclough D E, Peterson C A, Steudle E. Radial hydraulic conductivity along developing onion roots. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(344): 547-557.
- [23] Steudle E. Water transport across roots. Plant and Soil, 1994, 167(1): 79-90.
- [24] Luan S. Signalling drought in guard cells. Plant, Cell and Environment, 2002, 25(2): 229-237.
- [25] Comstock J P. Hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and transpiration. Journal of Experimental Botany, 2002, 53(367): 195-200.
- [26] Tardieu F, Davies W J. Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of drought plants. Plant, Cell and Environment, 1993, 16(4): 341-349.
- [27] Wilkinson S, Davies W J. ABA-based chemical signalling: the co-ordination of responses to stress in plants. Plant, Cell and Environment, 2002, 25(2): 195-210.
- [28] Tardieu F, Simonneau T. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviors. Journal of Experimental Botany, 1998, 49(1): 419-432.
- [29] Tuzet A, Perrier A, Leuning R. A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. Plant, Cell and Environment, 2003, 26(7): 1097-1116.
- [30] Sperry J S, Hacke U G, Oren R, Comstock J P. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. Plant, Cell and Environment, 2002, 25

- (2): 251-263.
- [31] Zhang J H, Davies W J. Does ABA in the xylem control the rate of leaf growth in soil-dried maize and sunflower plants. *Journal of Experimental Botany*, 1990, 41(9): 1125-1132.
- [32] Lou C H. Signal transport and integral behavior in maintaining water economy in higher plant. *Chinese Bulletin of Botany*, 2000, 17(5): 475-477.
- [33] Huang M B, Zhang F C, Kang S Z. Hydraulic capacitance effect and its application in soil-plant system in unsteady environment. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 1999, 17(1): 45-49.
- [34] Powell D B B, Thorpe M R. Dynamic aspects of plant-water relations // Landsberg JJ, Cutting C V, eds. *Environmental Effects on Crop Physiology*. London: Academic Press, 1977.
- [35] Bariac T, Rambal S, Jusser C, Berger A. Evaluating water fluxes of field-grown alfalfa from diurnal observations of natural isotope concentrations, energy budget and ecophysiological parameters. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1989, 48(3/4): 263-283.
- [36] Xi R C, Ma L Y, Fan M, Li L P, Kong J J, Wang R H. Water capacity of branches and stems of *Pinus tabulaeformis* and its impact on transpiring water consumption. *Journal of Beijing Forestry University*, 2007, 29(1): 160-165.
- [37] Liu Z H, Shao H B, Chu L Y, Zhang Z B. The effect and the mechanism of drought, salt and temperature on NADP-malic enzymes in plants. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(12): 3334-3339.
- [38] Guan Z Y, Chen F D, Chen S M, Tang J, Yang F. Effects of NaCl stress on organ compartmental allocation of K^+ , Na^+ and Cl^- and growth of two *Dendranthema* species seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(12): 3198-3205.
- [39] Nolte K D, Hanson A D, Gage D A. Proline accumulation and methylation to praline betaine in citrus; implications for genetic engineering of stress resistance. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1997, 122(1): 8-13.
- [40] Voetberg G S, Sharp R E. Growth of the maize primary root at low water potentials. *Plant Physiology*, 1991, 96(4): 1125-1130.
- [41] Liang Z, Luo A L. Betaine and Betaine syntheses. *Plant Physiology Communication*, 1995, 31(1): 1-8.
- [42] Liao Y, Peng Y G, Chen G Z. Research advances in plant salt-tolerance mechanism. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(5): 2077-2089.
- [43] Hill A E, Shachar-Hill B, Shachar-Hill Y. What are a aquaporins for?. *The Journal of Membrane Biology*, 2004, 197: 1-32.
- [44] Lian H L, Yu X. The role of aquaporin RWCS in drought avoidance in rice. *Plant Cell Physiology*, 2004, 45(4): 481-489.
- [45] Maurel C, Reizer J, Schroeder J I, Chrispeels M J. The vacuolar membrane protein γ -TIP creates water specific channels in *Xenopus* Oocytes. *EMBO Journal*, 1993, 12(6): 2241-2247.
- [46] Xu J Z, Chen H J, Ma B, Zhang W C. Effects of exogenous spermidine on the levels of endogenous hormones and polyamines in the flowers and fruitlets of red Fuji Apple. *Acta Horticulturae Sinica*, 2001, 28(3): 206-210.
- [47] Cao Z F, Zhao N M, Liu Q. Plant aquaporins. *Chemistry of Life*, 2000, 20(1): 13-16.
- [48] Yu Q J, Lin Z P, Li J F, Wu L. Advance of plant aquaporins research. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 2002, 38(6): 854-854.
- [49] Lei Q, Xia D L, Ren X L. Aquaporin and water transport in plant. *Research of Soil and Water Conservation*, 2005, 12(3): 81-85.
- [50] Zhu Z, Zheng H L. Plant Aquaporins. *Chinese Journal of Cell Biology*, 2005, 27: 539-544.
- [51] North G B, Nobel P S. Heterogeneity in water availability alters cellular development and hydraulic conductivity along roots of a desert succulent. *Annals of Botany*, 2000, 85(2): 247-255.
- [52] Zheng G Q, Xu X, Xu Z Z. Biological mechanism and progress in genetic engineering of plants tolerance to salt stress. *Journal of Ningxia University (Natural Science Edition)*, 2002, 23(1): 79-85.
- [53] Wang B S, Zou Q. Advances in the study on plasma membrane-bound tran locating proteins and their relations with salt tolerance in plants. *Chinese Bulletin of Botany*, 2000, 17(1): 17-26.
- [54] Santoni V, Vinh J, Pflieger D, Sommerer N, Maurel C. A proteomic study reveals novel insights into the diversity of aquaporin forms expressed in the plasma membrane of plant roots. *Biochemistry Journal*, 2003, 373: 289-296.
- [55] Zhang S, Shan L. Research progress on water uptake in plant roots. *Chinese Journal of Applied and Environment Biology*, 2001, 7(4): 396-402.
- [56] Loustou D, Berbigier P, Roumagnac P, Arruda-Pacheco C, David J S, Ferreira M I, Pereira J S, Tavares R. Transpiration of a 64-year-old maritime pine stand in Portugal. 1. Seasonal course of water flux through maritime pine. *Oecologia*, 1996, 107(1): 33-42.
- [57] Gao Z Q, Wang X W, Wei Q P, Yang H Q. Water storage adjustment for different parts of peach. *Plant Physiology Communications*, 2003, 39(5): 429-432.
- [58] Waring R H, Whitehead D, Jarvis P G. The contribution of stored water to transpiration in Scots pine. *Plant, Cell and Environment*, 1979, 2(4): 309-317.
- [59] Schulze E D, Čermák J, Matyssek M, Penka M, Zimmermann R, Vasček F, Gries W, Kučera J. Canopy transpiration and water fluxes in the

- xylem of the trunk of *Larix* and *Picea* trees—a comparison of xylem flow, porometer and cuvette measurements. *Oecologia*, 1985, 66(4): 475-483.
- [60] Guo C G, Wei Z M, Zhang J K, Jia J M, Wang X Y. Sea-buckthorn secondary root water storage and root cortex cell ultrastructure research. *Acta Agriculture Boreali-Sinica*, 2007, 22(S2): 139-142.
- [61] Gao Z Q, Zhang X C, Wang X W. Study on the adjustment of reserved water in different part of nectarine tree in drought stress. *Journal of Fruit Science*, 2006, 23(1): 5-8.
- [62] Milburn J A. *Water Flow in Plants*. London: Longman, 1979.
- [63] Tyree M T, Sperry J S. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress. *Plant Physiology*, 1988, 88: 574-580.
- [64] Yang Q L, Zhang F C. Effects of different root zone irrigation modes on apple seedlings hydraulic resistance. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(1): 128-134.

参考文献:

- [1] 康绍忠. 土壤-植物-大气连续体水流阻力分布规律的研究. *生态学报*, 1993, 13(2): 157-163.
- [4] 康绍忠, 刘晓明, 熊运章. 土壤-植物-大气连续体水分传输理论及其应用. 北京: 水利电力出版社, 1994.
- [5] 刘昌明, 张喜英, 胡春胜. SPAC 界面水分通量调控理论及其在农业节水中的应用. *北京师范大学学报(自然科学版)*, 2009, 45(5): 446-451.
- [6] 王丁, 姚健, 薛建辉. 土壤干旱胁迫对樟树 (*Cinnamomum camphora* (L.) Presl) 苗木水力结构特征的影响. *生态学报*, 2009, 29(5): 2725-2731.
- [7] 奚如春, 马履一, 王瑞辉, 徐军亮. 林木耗水调控机理研究进展. *生态学杂志*, 2006, 25(6): 692-697.
- [8] 白登忠, 邓西平, 黄明丽. 水分在植物体内的传输与调控. *西北植物学报*, 2003, 23(9): 1637-1643.
- [17] 汪志荣, 张兴昌, 李军. 农田生态系统中的物质迁移研究进展. *干旱地区农业研究*, 2004, 22(1): 156-164.
- [18] 潘瑞炽. *植物生理学* (第五版). 北京: 高等教育出版社, 2004.
- [32] 娄成后. 植物水分平衡中根-冠间的信号传递与整体行动. *植物学通报*, 2000, 17(5): 475-477.
- [33] 黄明斌, 张富仓, 康绍忠. 瞬变条件下土壤-植物系统中的水容效应及其应用研究. *干旱地区农业研究*, 1999, 17(1): 45-49.
- [36] 奚如春, 马履一, 樊敏, 李丽萍, 孔俊杰, 王瑞辉. 油松枝干水容特征及其对蒸腾耗水的影响. *北京林业大学学报*, 2007, 29(1): 160-165.
- [37] 刘增辉, 邵宏波, 初立业, 张正斌. 干旱、盐、温度对植物体 NADP-苹果酸酶的影响与机理. *生态学报*, 2010, 30(12): 3334-3339.
- [38] 管志勇, 陈发棣, 陈素梅, 唐娟, 杨帆. NaCl 胁迫对 2 个菊属野生种幼苗体内 K^+ 、 Na^+ 和 Cl^- 分布及生长的影响. *生态学报*, 2010, 30(12): 3198-3205.
- [41] 梁峥, 骆爱玲. 甜菜碱和甜菜碱合成酶. *植物生理学通讯*, 1995, 31(1): 1-8.
- [42] 廖岩, 彭友贵, 陈桂珠. 植物耐盐性机理研究进展. *生态学报*, 2007, 27(5): 2077-2089.
- [46] 徐继忠, 陈海江, 马宝, 章文才. 外源多胺对富士苹果花和幼果内源多胺与激素的影响. *园艺学报*, 2001, 28(3): 206-210.
- [47] 曹志方, 赵南明, 刘强. 植物膜水通道蛋白. *生命的化学*, 2000, 20(1): 13-16.
- [48] 于秋菊, 林忠平, 李景富, 吴林. 植物水孔蛋白研究进展. *北京大学学报(自然科学版)*, 2002, 38(6): 854-854.
- [49] 雷琴, 夏敦岭, 任小林. 水孔蛋白与植物的水分运输. *水土保持研究*, 2005, 12(3): 81-85.
- [52] 郑国琦, 许兴, 徐兆植. 耐盐胁迫的生物学机理及其基因工程研究进展. *宁夏大学学报(自然科学版)*, 2002, 23(1): 79-85.
- [53] 王宝山, 邹琦. 质膜转运蛋白及其与植物耐盐性关系研究进展. *植物学通报*, 2000, 17(1): 17-26.
- [55] 张岁岐, 山仑. 根系吸水机理研究进展. *应用与环境生物学报*, 2001, 7(4): 396-402.
- [57] 高照全, 王小伟, 魏钦平, 杨洪强. 桃树不同部位调节贮存水的能力. *植物生理学通讯*, 2003, 39(5): 429-432.
- [60] 郭陈刚, 魏志敏, 张吉科, 贾建明, 王新玉. 沙棘次生根贮水与根皮层细胞的超微结构研究. *华北农学报*, 2007, 22(增刊): 139-142.
- [61] 高照全, 张显川, 王小伟. 干旱胁迫下桃树各部位贮存水调节能力的研究. *果树学报*, 2006, 23(1): 5-8.
- [64] 杨启良, 张富仓. 根区不同灌溉方式对苹果幼树水流阻力的影响. *应用生态学报*, 2009, 20(1): 128-134.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol.31 ,No.15 August ,2011 (Semimonthly)

CONTENTS

Trophic group responses of ground arthropods to land-cover change and management disturbance	LI Fengrui, LIU Jiliang, HUA Wei, et al (4169)
Construction and comparative analysis of enriched microsatellite library from <i>Liposcelis bostrychophila</i> and <i>L. entomophila</i> genome	WEI Dandan, YUAN Minglong, WANG Baojun, et al (4182)
Development of EST-SSRs markers and analysis of genetic diversities among different geographical populations of Manila clam <i>Ruditapes philippinarum</i>	YAN Xiwu, YU Zhifei, QIN Yanjie, et al (4190)
Genetic diversity of different generations of the Dalian population of Manila clam <i>Ruditapes philippinarum</i> through selective breeding	YU Zhifei, YAN Xiwu, YANG Fei, et al (4199)
Comparative study of spike differentiation in wheat in the glasshouse and field	JIANG Lina, ZHAO Yanling, SHAO Yun, et al (4207)
Effects of organic fertilizer on growth and endogenous hormone contents of wheat seedlings under salt stress	LIU Haiying, CUI Changhai, ZHAO Qian, et al (4215)
Impacts of climatic change on spring wheat growth in a semi-arid region of the Loess Plateau: a case study in Dingxi, Gansu Province	YAO Yubi, WANG Runyuan, YANG Jinhu, et al (4225)
Dynamic changes in nitrogen and phosphorus concentrations and emission-reduction potentials in paddy field water under different tillage models	FENG Guolu, YANG Renbin (4235)
Effects of planting and straw returning of transgenic Bt maize on soil enzyme activities under field condition	YAN Shilei, ZHAO Lei, SUN Hongwei, et al (4244)
Effects of short-term flooding on <i>Geobacteraceae</i> spp. and <i>Anaeromyxobacter</i> spp. abundance in paddy soil	ZHU Chao, Stefan Ratering, QU Dong, et al (4251)
Adaptive adjustments of the sowing date of late season rice under climate change in Guangdong Province	WANG Hua, CHEN Xinguang, HU Fei, et al (4261)
Carbon and nitrogen sequestration rate in long-term fenced grasslands in Inner Mongolia, China	HE Nianpeng, HAN Xingguo, YU Guirui (4270)
Ecosystems carbon storage and carbon sequestration potential of two main tree species for the Grain for Green Project on China's hilly Loess Plateau	LIU Yingchun, WANG Qiufeng, YU Guirui, et al (4277)
Wettability on plant leaf surfaces and its ecological significance	SHI Hui, WANG Huixia, LI Yangyang (4287)
Seasonal dynamics of litter accumulation in major forest communities on the northern slope of Changbai Mountain, Northeast China	ZHENG Jinping, GUO Zhongling, XU Chengyang, et al (4299)
A comparative study of seed germination traits of 52 species from Gurbantunggut Desert and its peripheral zone	LIU Huiliang, SONG Mingfang, DUAN Shimin, et al (4308)
The reproductive ecological characteristics of <i>Sinosenecio jishouensis</i> (Compositae) and its endangerment mechanisms	DENG Tao, CHEN Gongxi, ZHANG Daigui, et al (4318)
Iterative algorithm for analyzing the influence of the proportion of permanently destroyed sites on the equilibrium abundances of species	SHI Peijian, GE Feng, YANG Qingpei (4327)
Physiological mechanism of foliage spraying paclobutrazol on increasing salt tolerance of <i>Jatropha curcas</i> seedlings	MAO Yiqing, ZHENG Qingsong, CHEN Jianmiao, et al (4334)
Spatial ecological niche of main insect borers in larch of Aershan	YUAN Fei, LUO Youqing, SHI Juan, et al (4342)
Source areas and landing mechanism of early immigration of white-backed planthoppers <i>Sogatella furcifera</i> (Horváth) in Yunnan, 2009	SHEN Huimei, LÜ Jianping, ZHOU Jinyu, et al (4350)
Life history and the evolutionary significance of egg diapause in Changsha population of the rice grasshopper, <i>Oxya chinensis</i> (Orthoptera: Catantopidae)	ZHU Daohong, ZHANG Chao, TAN Ronghe (4365)
Relationships between main insect pests and their predatory natural enemies in "518" nectarine orchard	SHI Xiaoli, BI Shoudong, GENG Jiguang, et al (4372)
Dynamics of soil meso- and microfauna communities in Zoigê alpine meadows on the eastern edge of Qinghai-Tibet Plateau, China	ZHANG Hongzhi, WU Pengfei, YANG Daxing, et al (4385)
Seasonal changes in waterbirds population and movements of Great Black-headed Gull <i>Larus ichthyaetus</i> at Keluke Lake of Qinghai, China	ZHANG Guogang, LIU Dongping, HOU Yunqiu, et al (4398)
Predictions of net carbon emissions based on the emissions and forest carbon sinks in Yunnan Province	LIU Huiya, WANG Zheng, MA Xiaozhe (4405)
Ecological water depletion by human use in Beijing City	BAI Yinglan, WANG Rusong, YAO Liang (4415)
Review and Monograph	
Research progress on regulation mechanism for the process of water transport in plants	YANG Qiliang, ZHANG Fucang, LIU Xiaogang, et al (4427)
Antibiotics in environmental matrices and their effects on microbial ecosystems	YU Shen, WANG Min, HONG Youwei (4437)
Anaerobic ammonium oxidation in natural ecosystems	SHEN Lidong, ZHENG Ping, HU Baolan (4447)
Scientific Note	
Ecological characteristics of macrobenthic communities and their relation to water environmental factors in four bays of southern Shandong Peninsula	ZHANG Ying, LÜ Zhenbo, XU Zongfa, et al (4455)
Seasonal succession of crustacean zooplankton in relation to the major environmental factors in Lake Ulungur, Xinjiang	YANG Lili, ZHOU Xiaoyu, LIU Qigen, et al (4468)
Effect of different fertilization and irrigation practices on soil ammonia volatilization of Arecanut (<i>Areca catechu</i> L.)	LU Lilan, GAN Bingchun, XU Minghui, et al (4477)

2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊★

(源于 2010 年版 CSTPCD 数据库)

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	生态学报	11764	1	生态学报	1.812
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

★《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次,全国排名第 1;影响因子 1.812,全国排名第 14;第 1—9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊;中国精品科技期刊

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报
(SHENGTAI XUEBAO)
(半月刊 1981 年 3 月创刊)
第 31 卷 第 15 期 (2011 年 8 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA
(Semimonthly, Started in 1981)
Vol. 31 No. 15 2011

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@csppg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@csppg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元