

干旱对陆地生态系统生产力的影响

田汉勤¹ 徐小锋^{1 2 3} 宋霞^{2 3}

(1 美国奥本大学林业与野生生物学院, 生态系统与区域研究实验室, 奥本 AL36849, 美国)

(2 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101) (3 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要 该文综述了干旱对陆地生态系统生产力的影响, 分析了其影响机制, 并总结了植被对干旱的响应与适应及其机理机制。干旱通过抑制光合作用来降低陆地生态系统总初级生产力, 干旱还可以降低生态系统的自养呼吸和异养呼吸。同时干旱还可以通过影响其它干扰形式来间接影响陆地生态系统生产力, 如增加火干扰的发生频率和强度, 增加植物的死亡率, 增加病虫害的发生等。在生态系统水平上干旱可以降低碳固定, 减弱碳汇功能, 甚至把生态系统从碳汇改变成碳源。目前生态系统水平上的干旱影响研究主要通过两种方法实现, 一种是模型模拟, 另一种就是大型模拟实验。作为陆地生态系统生产力的实现者, 在干旱胁迫条件下, 植物也会采取积极的适应策略以减弱干旱对生态系统生产力的影响, 其适应策略主要分以下3种: 在一些周期性发生干旱的地区, 植物会调整生长期以避开干旱或通过休眠来减弱干旱所造成的伤害; 还有一些植物会通过调节体内的代谢过程, 改变一些生理特性来抵御干旱, 而长期生活在干旱条件下的植物则通过进化来改变了自身的生理生化代谢过程, 形成耐旱机制。目前, 植物对干旱响应的分子学机制, 以及生态系统水平上对干旱的响应和适应仍然是薄弱的领域, 也必然成为未来研究的重点。

关键词 干旱 全球变化 陆地生态系统生产力 适应

DROUGHT IMPACTS ON TERRESTRIAL ECOSYSTEM PRODUCTIVITY

TIAN Han-Qin¹, XU Xiao-Feng^{1 2 3}, and SONG Xia^{2, 3}

¹Ecosystem Science and Regional Analysis Laboratory, School of Forestry and Wildlife Sciences, Auburn University, Auburn AL36849, USA, ²Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China, and ³Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract In recent years, there has been increasing concern about the impacts of drought stress on terrestrial ecosystem productivity and the carbon cycle in the context of global change. In this paper, we have reviewed recent progresses in understanding how drought stress affects terrestrial ecosystem processes and how ecosystems adapt to increasing drought stress. Drought stress could cause terrestrial ecosystems to act as a carbon source to the atmosphere by decreasing terrestrial gross primary productivity. Drought stress also results in a reduction of both autotrophic and heterotrophic respiration. Drought often associates with high rates of fire intensity, plant mortality and disease, which could lead to a large reduction of terrestrial ecosystem productivity. However, plant and ecosystem respond to drought stress in a complex way. There are three adaptation strategies that plants can live with a drought condition: 1) some plants adjust their growing season to avoid drought stress; 2) some other plants modify their internal mechanism to counter drought stress; 3) the other plants hold some physiological properties to tolerate drought stress. Experimental and modeling investigations of how ecosystems respond to drought and associated stresses are clearly needed in the future research.

Key words drought stress, global change, terrestrial ecosystem productivity, adaptation

全球变化与陆地生态系统(Global change and terrestrial ecosystem, GCTE)是当前全球变化研究的重要内容, 而气候变化与陆地生态系统的相互作用一直是 GCTE 研究的焦点问题(Noone & Steffen, 2006)。干旱是全球气候变化的主要结果, 也是全球

变化的主要表现之一。随着全球变化的逐年加剧, 近半个世纪以来全球范围内干旱发生的频率和强度都在急剧增加(Trenberth, 1998; IPCC, 2001)。目前人们对干旱的理解仍然存在不同的认识, 单从概念角度来理解, 干旱是一种正常发生的气候状况, 它是指

收稿日期: 2006-11-15 接受日期: 2006-12-20

基金项目: 美国 NASA 交叉学科计划资助项目(NNG04GM39C) 美国能源部全球变化资助项目(DUKE UN-07-SC-NICCR-1016) 中国科学院海外知名学者计划资助项目和国家自然科学基金海外合作研究资助项目(40128005)

E-mail: tianhan@auburn.edu

降水减少偏离正常状况并持续一段时间。从技术角度来讲,干旱是指当降水减少,水分状况变差,并达到一定量时,可以对农业等各行各业产生影响的气候状况。人们通常基于气象、农业和水文 3 个学科来理解干旱:气象学角度的干旱强调干旱程度和持续时间,农业角度的干旱强调对农作物产量的影响,而水文角度的干旱则强调降水减少对地表各种水文过程的影响(National Drought Mitigation Center, 2006)。GCTE 研究中所指的干旱是指基于气象学角度的干旱对陆地生态系统的影响。从另一个角度划分,干旱可以分为天气干旱、土壤干旱和生理干旱,而这 3 种干旱都是生态系统内部的表现,因此我们以生态系统为研究对象时,可以把它们作为一体来考虑,把上述 3 种表现统称为干旱,最终共同影响着陆地生态系统生产力。陆地生态系统生产力是陆地生态系统与大气间进行碳素交换的主要途径,主要包括陆地生态系统总初级生产力(Gross primary production, *GPP*),生态系统自养呼吸(Autotrophic respiration, *RA*),净初级生产力(Net primary production, *NPP*),生态系统异养呼吸(Heterotrophic respiration, *HR*),净生态系统生产力(Net ecosystem production, *NEP*)和净生物群区生产力(Net biome production, *NBP*),以及由于自然和人为干扰引起的碳素释放(Chapin, *et al.*, 2002)(图 1)。

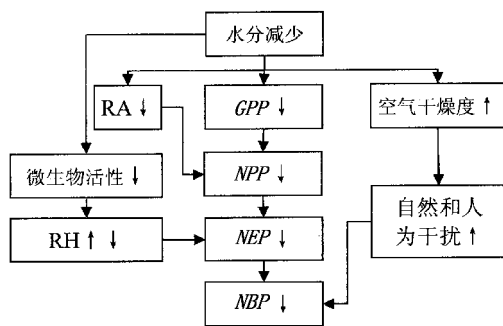


图 1 干旱影响陆地生态系统生产力的主要表现

Fig. 1 The drought impact on terrestrial ecosystem productivity

陆地生态系统生产力是用来描述生态系统碳吸收能力的主要指标。在全球变化逐年加剧的条件下,干旱的发生频率和强度也在逐年加剧,陆地生态系统生产力如何对干旱响应和适应一直是全球变化研究中的焦点问题。本文综述了干旱对陆地生态系统生产力的影响和主要研究方法,以及植被对干旱的响应和适应,并指出当前研究中存在的一些主要问题和未来的主要研究方向。

1 干旱对陆地生态系统生产力的影响

1.1 干旱对陆地生态系统生产力影响的主要表现

干旱作为一种气候现象,它可以影响光合作用而直接影响到陆地生态系统生产力(Chaves, 1991; Cornic, 1994; Lawlor, 1995),也可以通过改变 *RA* 和 *RH*(Palta & Nobel, 1989a, 1989b; Burton *et al.*, 1998; Davidson *et al.*, 1998),以及其它干扰形式发生的频率和强度(郭建平和高素华, 2004; Lloret *et al.*, 2004; Keetch & Byram, 1968; Nepstad *et al.*, 2004; Breshears & Allen, 2002)来间接地影响陆地生态系统生产力。

1.1.1 干旱对 *GPP* 的影响

在全球范围内,尤其是在干旱和半干旱区,干旱胁迫是限制陆地生态系统生产力的主要环境因子(Boyer, 1982),干旱胁迫影响到的主要生理过程是光合作用(Chaves, 1991; Cornic, 1994; Lawlor, 1995)。而光合作用是陆地生态系统生产力的最终来源(Chapin *et al.*, 2002)。大量研究表明干旱可以通过抑制光合作用而降低 *GPP*(Ciais *et al.*, 2005; Griffin *et al.*, 2004; Miyashita *et al.*, 2005; 宋霞等, 2006)。对亚马逊热带雨林的研究表明,干旱可以关闭气孔,降低气孔导度,显著降低植物的光合作用(Woods Hole Research Center, 2006)。Ciais 等(2005)结合涡度相关观测和模型模拟的方法研究了 2003 年大旱对欧洲大陆各种生态系统的影响,他们分析了 14 个森林站和 1 个草原站点的碳平衡,发现几乎所有的站点的 *GPP* 表现为显著降低,而全欧洲大陆的 *GPP* 下降了 30%。Griffin 等研究了干旱对紫叶加拿大紫荆(*Cercis canadensis*)的影响,在灌溉终止后的一段时间内 CO_2 的同化速率随土壤水分含量的降低而显著下降,他们认为水分匮乏导致植物叶片气孔关闭抑制了光合作用(Griffin *et al.*, 2004)。Yin 等(2005)对中国康定杨(*Populus kangdingensis*)的研究也表明,干旱可以显著降低植物的光合速率。Grulke 和 Rezlaff(2001)研究了美洲西海岸美国黄松(*Pinus ponderosa*)对夏季干旱的响应,结果显示尽管影响程度不尽相同,干旱确实可以抑制光合作用,并降低幼树和成熟林的生长速率(Waring & Law, 2001)。宋霞等(2006)研究了 2003 年严重秋旱对中国亚热带人工针叶林生态系统 *GPP* 的影响,结果表明干旱抑制了光合作用,并显著降低了该生态系统的 *GPP*。同时来自实验室的证据也证实了以上的结论,Miyashita(2005)等在实验室的研究发现,蚕豆植株在缺水条件下光合作用快速下降。Xu 等

(2004)及 Xu 和 Zhou 等(2005a)则采用生长箱控制的方法研究了羊草(*Leymus chinensis*)幼苗光合性能对温度和水分响应,他们发现水分匮乏降低了最大光化学效率和量子产额等决定光合作用的重要参数,并直接导致光合作用的显著降低。

1.1.2 干旱对呼吸的影响

干旱不仅可以抑制光合作用,还可以影响生态系统的自养呼吸和异养呼吸(Palta & Nobel, 1989a, 1989b; Burton *et al.*, 1998; Davidson *et al.*, 1998),进而间接影响陆地生态系统生产力。但是水分胁迫对呼吸的影响随生态系统的不同而存在差异,Wilson 等(1980)研究了干旱对高粱植株的影响,结果发现干旱可以显著降低植株体地上部分的自养呼吸。Amthor 等对小麦等农作物的研究也认为干旱可以抑制植物地上部分的自养呼吸(Amthor, 1989)。干旱不仅影响植物的地上部分,也可以影响根部的自养呼吸。Burton 等(1998)研究了密歇根州次生林(林龄 85 年)生态系统对干旱的响应,结果发现该生态系统的根呼吸在轻微的水分匮乏条件下减少了 17%(Burton *et al.*, 1998)。Palta 和 Nobel(1989)分别研究了沙漠龙舌兰(*Agave deserti*)和仙人掌(*Ferocactus acanthodes*)根呼吸对水分匮乏的响应,结果发现尽管它们处于干旱地区,对干旱有一定的适应机制,但是土壤水分含量下降仍然可以显著降低根呼吸(Palta & Nobel, 1989a, 1989b)。Bryla 等(2001)在美国佛罗里达州雅芳公园(Avon park)研究了柑橘(*Citrus sinensis*)树单个根的自养呼吸对干旱的响应,他们采用聚乙烯管将单个根分离出来,并使之处于不同的水分条件下,结果发现根呼吸随着土壤水分含量下降而持续降低。然而,干旱对异养呼吸的影响却不尽相同,Savage 和 Davidson(2001)的研究结果表明干旱可以增加湿润地区生态系统的土壤呼吸,但是同时也可以降低干燥地区生态系统的土壤呼吸。Davidson(1998)等分别在 1995 和 1996 年对美国温带混交林的土壤呼吸进行了研究,结果发现 1996 年的干旱状况导致土壤呼吸显著降低。Scott-Denton 等(2003)观测了美国科罗拉多州亚高山针叶林的土壤呼吸的时空变异,结果发现空气中的水分匮乏时土壤呼吸也受到抑制。Borken 等(2006)采用模拟实验的方法研究了干旱对哈佛森林生态系统土壤呼吸的影响,发现干旱可以显著降低温带森林生态系统的土壤呼吸。Borken 等(2002)观测到土壤水分状况可以解释欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)林、挪威云杉(*Picea abies*)和苏格兰松(*Pinus sylvestris*)林土壤呼吸

的绝大部分变异,水分匮乏可以导致土壤呼吸的显著降低。在全球水平上,降水与土壤呼吸成正比(Raich *et al.*, 2002)降水减少所引起的干旱效应势必会降低土壤呼吸排放进入大气的 CO₂。

1.1.3 干旱对其它干扰形式的影响

干旱作为一个自然干扰,除了本身可以直接影响陆地生态系统生产力以外,还可以影响到其它干扰的发生频率和强度来间接影响陆地生态系统生产力(郭建平和高素华, 2004),如可以改变植物死亡率(Lloret *et al.*, 2004)火灾发生频率(Keetch & Byram, 1968; Nepstad *et al.*, 2004)和病虫害发生频率等(Breshears & Allen, 2002)。Nepstad 等(2004)对亚马逊流域的热带雨林进行了研究,结果发现干旱可以增加火灾发生的强度和频率,最终减少生态系统碳积累。Breshears 和 Allen 综述了以往的研究,认为干旱可以导致植物的死亡率上升,并使得更多的碳素通过土壤侵蚀流失(Breshears & Allen, 2002)。同时干旱还可以影响植被的演替,改变某个地区的植被类型,从而影响到该地区的生态系统生产力(Allen & Breshears, 1998)。干旱还可以诱发一些疾病,从而降低陆地生态系统生产力,如干旱可以引发许多生态系统植株的顶枯病(Dieback)(Breshears & Allen, 2002)。McKee 等(2004)研究了密西西比河三角洲平原地区盐沼生态系统植物的顶枯病,发现干旱是造成这一现象的主要原因。Lloret 等(2004)也发现在西班牙东北部的地中海地区,圣栎(*Quercus ilex*)树林生态系统受到干旱影响也出现了严重的顶枯病。同时来自澳大利亚的研究也证实了这一论点,Rice 等(2004)发现澳大利亚昆士兰地区的尤加利(*Eucalyptus crebra*)树林和珍贵的血木(*Corymbia erythrophloia*)树林在干旱影响下均发生了不同程度的顶枯病,Fensham 和 Holman(1999)则发现干旱条件下澳大利亚萨瓦纳草原也存在顶枯病。Auclair 等(1996)发现在过去 100 年间美国和加拿大北部的硬木林顶枯病与干旱存在显著的相关性,并且预测在 21 世纪的上半个世纪干旱的频繁发生也势必导致顶枯病的发生。还有研究指出泥炭地在干旱影响下土壤酸性会增加(Clark *et al.*, 2005),而酸性增加势必抑制植物的生长,降低陆地生态系统生产力。考虑到干旱对陆地生态系统生产力的直接和间接作用,因此干旱对其它干扰形式的影响在陆地生态系统生产力的研究中不容忽视。

1.1.4 干旱对陆地生态系统碳源/汇关系的影响

干旱几乎影响到所有的生态系统碳过程,如果

反应在生态系统水平上,就是对陆地生态系统碳收支的影响,人们通常认为干旱的发生显著降低了陆地生态系统的碳素吸收和固定(图1),在干旱条件下,陆地生态系统的碳吸收能力下降,陆地生态系统向大气释放的碳素也同时减少,最终降低了 *NPP* 和 *NEP*,使得生态系统整体表现为一个减弱的碳汇,甚至可以使其从碳汇转变为碳源(Tian *et al.*, 1998)。Anyia 和 Herzog(2004)采用模拟实验的方法研究了干旱对豇豆(*Vigna unguiculata*)生物量的影响,结果发现减少 21% 的供水量可以降低豇豆生物量达 11%~40%。刘允芬等(2004)对中国亚热带人工针叶林生态系统的 *NEE* 进行了研究,他们发现 2003 年严重秋旱显著降低了 *NEE*,使得干旱季节的 *NEE* 表现为全年最低值。Tian 等(1998, 2000)的研究也表明在厄尔尼诺导致的干旱气候条件下,亚马逊流域的热带雨林生态系统的碳汇功能降低,甚至由碳汇变成碳源(Tian *et al.*, 1998, 2000)。Reichstein 等(2002)观测到地中海常绿阔叶林在干旱条件下, *NEE* 显著降低。Amede 等(1999)观测到蚕豆(*Vicia faba*)在干旱条件下生物量的减少。Armeth 等(1999)研究了新西兰辐射松(*Pinus radiata*)对降水变异的响应发现少雨气候条件可以显著降低该生态系统的固碳量。来自“*Nature*”的一篇文章认为在 20 世纪阿拉斯加地区的白云杉在气温升高诱导的干旱影响下生长速率降低(Barber *et al.*, 2000)。Hanson 和 Weltzin(2000)综述了干旱对美国森林生态系统的影响,他们认为干旱通过抑制树木的光合作用和生态系统呼吸,并且增加单株树木的死亡率,最终降低生态系统生产力。Knapp 和 Smit(2001)分析了美国 11 个长期定位实验站生态系统植物地上部分的 *NPP*(Aboveground net primary production, ANPP)与降水的关系,发现降水与 ANPP 为显著正相关关系,尽管降水的变化量与 ANPP 的变化量不存在显著相关性,但是随降水的减少,ANPP 确是降低的,即生态系统的碳汇功能是降低的。

1.2 干旱对陆地生态系统生产力的影响机制

陆地生态系统生产力的主要完成者是组成生态系统的单个植株,它们的光合作用与呼吸作用共同决定着陆地生态系统生产力的变化,干旱对陆地生态系统生产力的影响主要通过每一个碳循环过程来体现(图1)。

正如上一节所讨论的,干旱对陆地生态系统生产力的影响作用主要体现为陆地生态系统生产力的减少。水分胁迫是限制陆地生态系统生产力的主要

环境因子(Boyer, 1982),它影响的主要生理过程是光合作用(Chaves, 1991; Cornic, 1994; Lawlor, 1995)。目前关于水分胁迫对植物光合作用的影响机制存在两种观点,一种认为气孔行为影响着光合作用(气孔限制),其主要机制是:干旱条件下,植被为防止过多地水分耗散而关闭气孔,气孔关闭导致气孔下腔内的 CO_2 浓度(C_i)降低,最终导致羧化效率(光合作用随 C_i 的增加而增加的初始斜率)降低。很多证据表明,干旱条件下,气孔关闭对植被光合的限制起着非常重要的作用(Sharkey, 1990; Chaves, 1991; Cornic, 1994; Ort *et al.*, 1994; Torrecillas *et al.*, 1995)。另一种观点认为植被代谢系统的改变(非气孔限制)影响着光合作用,此种观点通常认为,发生严重干旱时,植被核酮糖二磷酸羧化酶(Rubisco)的活动能力及核酮糖-1,5-二磷酸(RuBP)的可利用性降低,从而导致植被的光合能力降低(Boyer, 1976; Lawlor, 1995)。来自“*Nature*”的一篇文章也证实了这种观点的正确性,Tezara 等(1999)发表文章认为,即使在中度干旱条件下,ATP 也会受到破坏从而限制植被光合作用。干旱对植物的影响扩展到生态系统尺度上就是对陆地生态系统生产力的改变,但是如何才能很好地完成尺度扩展仍然是一个重要的问题。

关于干旱影响植物呼吸作用的机理机制,人们通常认为干旱破坏了植物的呼吸链,降低了一些代谢酶的活性(Bell *et al.*, 1971; Reddy *et al.*, 2004)。因为完成呼吸作用的酶系统只有在一定的水分条件下才能正常运行,植物体细胞内水势的降低会降低酶活性(Buckley, 2005),而在干旱条件下,植物体细胞内水势比正常条件要低(Reddy *et al.*, 2004),所以势必降低植被的自养呼吸。Hanson 和 Hit(1982)认为干旱所导致的生长呼吸降低是引起植物自养呼吸降低的直接原因,而其根本原因可能是代谢活性的降低,如蛋白质合成减少(Amthor & McCree, 1990)。也有研究认为离子呼吸的降低是根呼吸降低的主要原因(Burton *et al.*, 1998)。事实上,干旱降低植物自养呼吸和降低生态系统自养呼吸的原理是相似的(Davidson *et al.*, 1998)。水分胁迫对异养呼吸的影响主要体现在对微生物呼吸的控制作用(Davidson *et al.*, 1996),微生物呼吸对水分的响应曲线是单峰形的,因此,土壤初始水分含量低于最适水分含量的生态系统发生干旱时,土壤呼吸会降低(Scott-Denton *et al.*, 2003),而在土壤初始水分含量高于最适水分含量的生态系统,干旱会增加土壤呼

吸(Scott-Denton *et al.*, 2003)。这与 Savage 和 Davidson 的观测结果一致,他们发现干旱对湿润地区生态系统和干燥地区生态系统的土壤呼吸会产生截然相反的影响(Savage & Davidson 2001)。

干旱对自然和人为干扰的影响主要是因为干旱造成气候系统的变化,间接影响到其它干扰的发生频率和强度,如干旱条件下,干燥的空气容易造成火灾的发生(Overpeck *et al.*, 1990; Fosberg *et al.*, 1996; Brown *et al.*, 2004)。Sardans 和 Penuelas (2005)的研究表明,干旱条件下,土壤中参与营养元素循环的酶活性显著降低,导致植物所需的营养元素可利用性降低,间接降低了陆地生态系统生产力。干旱所造成的植物死亡率增加则是因为植物体内水分减少,从而降低甚至终止了一部分生化反应(Reddy *et al.*, 2004),使植物难以生存。总之,干旱对植物生产力的影响研究已经开展了很多,特别是实验研究,但是生态系统水平上的野外观测相对比较缺乏,而从室内实验得到的结论简单地推广到生态系统水平却有失偏颇,所以在生态系统水平上的野外观测研究必将成为未来研究的一个重点。

2 干旱影响陆地生态系统生产力的主要研究方法

干旱可以通过多种途径影响陆地生态系统生产力,关于此项研究已经开展了大量的工作。主要的研究方法包括两类:模型模拟和实验方法。模型模拟是基于生物地球化学模型,以减少降水的气候状况设为干旱条件来研究陆地生态系统生产力的响应(Tian 等(1998, 1999)利用 TEM 模型分别研究了美国大陆和亚马逊热带雨林对干旱的响应,结果显示干旱可以显著降低生态系统的碳汇功能。Cao 等(2002)利用 CEVSA 模型研究了厄尔尼诺现象导致的干旱对全球碳平衡的影响,结果发现全球范围内 *NPP* 和 *NEP* 在厄尔尼诺年降低。同时在全球范围内也开展了大量的模拟实验用于研究干旱对陆地生态系统生产力的影响,如 Knapp 等(2002)在堪萨斯州 Konza Prairie 长期定位试验站开展的降水控制实验(Knapp)和 Davidson 等(1996)在亚马逊热带雨林实施的干旱模拟实验,以及 Laporte 等(2002)在加拿大安大略省北部草原生态系统布置的降水控制实验。本文以具有代表性的 Knapp 等的降水控制实验和 Davidson 的干旱模拟实验为例讨论目前在生态系统水平上研究干旱影响的实验方法及其优缺点。

Knapp 等(2002)的降水控制实验开始于 1997

年,在堪萨斯州 Konza Prairie 长期定位试验站连续观测了近 10 年,并且还在进行中。在该研究中,共有 12 个实验棚,全部由透明的防水罩盖,每个实验棚 128 m²,棚顶距地面平均高度 1.8 m,对照组和实验组各为 6 个实验棚,对照组每次收集到的降水同时喷施于植物冠层上,而实验组收集到的降水经过一段时间后按照一定的方式喷施于植物冠层上(Fay *et al.*, 2000)。通过减少降水量形成干旱效应,研究其对草原生态系统生产力的影响。

Davidson 于 1998 年在亚马逊地区 Tapajos 国家森林公园的热带雨林中开展了干旱模拟实验,因为在森林生态系统开展实际工作存在很大的困难,他们经过调查后仅设了两个实验区,分别为对照区和降水隔离区,每个实验区面积为 1 hm²,四周以挖开的 1.5 m 深的沟将实验区单独隔离开。该实验研究前后持续了 8 年,也取得了大量的研究成果,他们发现干旱显著降低了热带雨林的生产力,增加了土壤呼吸,同时他们也发现热带雨林对干旱存在一定的适应性,在干旱条件下,热带雨林将增加根部的碳分配,增进根的生长,以获取更深层的水分来度过干旱期(Woods Hole Research Center, 2006)。

同时, Laporte 等(2002)也在加拿大安大略省北部草原生态系统开展了降水控制实验,并取得了一定的成果,但是从全球范围来看,仍有一部分生态系统类型缺少第一手的观测资料,并且观测点比较少,还不足以代表全球所有的生态系统。目前研究干旱的模拟实验主要集中于草原生态系统和农田生态系统,森林生态系统较少,这是因为草原生态系统和农田生态系统生长季相对较短,土壤碳含量较高,对降水敏感,植物体较矮,实验设备易于安装,而如果要在森林生态系统安装一些隔水设备则要困难得多。降水控制实验是目前唯一的适用于自然条件下,可以有效地研究干旱影响的实验方法,它安装相对简单,适用于野外观测,可以对各种环境因素加以控制,是一种通用的研究方法,但是它也不可避免地存在一些缺点,如隔水板容易影响到实验区的微环境,增加地表温度和降低辐射等。草原生态系统的控制实验对微环境温度的影响可以达到 1~2 °C(Fay *et al.*, 2000),而 Davidson 等则不得不在自然干旱期移除隔水板以减少对微环境的影响(Woods Hole Research Center, 2006)。实验方法只能在一定的小范围内开展,无法应用到大区域,而这正是模型方法的优点,所以模型模拟对干旱的研究主要集于在大尺度生态系统,但是,模型模拟的方法通常没有考虑到

生态系统的适应机制,所以并不能得到干旱的真正影响,如果推广到大尺度范围内则会导致很大的不确定性(King *et al.*, 2006)。

3 植被对干旱的响应及适应

陆地生态系统生产力不仅可以被动的受到干旱的影响,同时它还可以积极主动的对干旱做出响应和适应。植被是陆地生态系统生产力的主要实现者,所以陆地生态系统生产力对干旱的响应及适应主要是由植被来体现的,在本节中我们主要讨论植被对干旱的响应及适应(图2)。

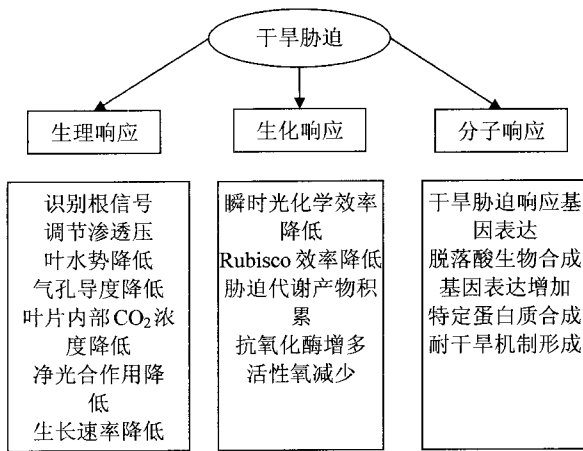


图2 植物对干旱的响应与适应(Reddy 等, 2004)

Fig.2 Response and adaptability of plant to drought
(Reddy *et al.*, 2004)

3.1 植被对干旱响应和适应的机理机制

植物体作为一个生命体,它可以对各种环境胁迫做出反应,并可以在一定的域值范围内表现为适应(邵宏波等 2005)。在干旱条件下,植物可以从生理生化以及在分子学角度做出响应(Reddy *et al.*, 2004)。生理学的响应主要指植物体首先识别根部传来的信号,并调节渗透压,降低叶片水势,此时叶片的气孔导度降低,叶片内部的CO₂浓度降低,光合作用受到限制。生物化学角度的响应是指植物体瞬时光化学效率降低, Rubisco 的效率降低,胁迫代谢产物积累,抗氧化酶增加,进而导致活性氧减少。分子响应是最根本的响应,首先是干旱胁迫的基因表达、大量的脱落酸合成、最终合成大量耐干旱的蛋白质,结果该植物就具备了一定的干旱适应性。有研究表明渗透调节物质(比如脯氨酸或糖)只有在严重干旱时才会有所增加,但是植被水势的稍微变化就会导致脱落酸(ABA)的明显变化(Xu *et al.*, 2002),所以 ABA 就成为非常敏感的干旱指示剂(Wilkinson

& Davies, 2002; Zhang & Davies, 1987; Reddy *et al.*, 2004)。事实上, ABA 合成于植被根部,最后通过蒸腾张力传输到植物顶部,这种传输可能会引发植被地上部分的水势还没有发生明显变化以前就产生了适应性调整(Davies *et al.*, 1994)。ABA 是植物产生抗旱机能的主要内部调节物质,这是因为 ABA 直接诱发了脯氨酸和水可溶性糖的合成,而脯氨酸是一种很好渗透调节物质,脯氨酸的分子量较小,水溶性强,在生理 pH 值范围内不带静电荷,并且没有毒性(汤章成, 1998),可溶性糖除具有以上特点,同时它还是生物体生理生化代谢的主要中间物(王忠, 2000),它们共同调节着植物体细胞的渗透压,使植物具有抗旱能力。过去的 10 年中,人们大量研究了不同植被液流内 ABA 的变化(Sauter *et al.*, 2002)。Munns 和 King(1988)及 Munns 等(1993)研究表明根部产生的 ABA 作为一种长距离的胁迫信号非常重要,这种 ABA 达到叶片以后会影响气孔行为,产生耐旱机能,这也证明了根合成的 ABA 在植物对干旱适应中的重要性。

3.2 植被对干旱的适应策略

由于外界环境对植被的胁迫渐趋频繁,植物本身发展了很多适应外界环境胁迫的策略。在水分匮乏的条件下,为了保证自身的正常生长,植物往往采取一定的策略来适应干旱条件,Bänziger 等将其分为两种,分别为躲避干旱和忍受干旱(Bänziger *et al.*, 2000)。第一种情况是指植物尽量使自己的生长期避开干旱早期或在干旱条件下植物的各项生理机能处于休眠状态(Wittenmayer & Merbach, 2005)。第二情况下,植物往往通过形态和化学物质的改变来适应干旱,比如气孔调节(Wilkinson & Davies, 2002),增加根冠比,增加渗透调节物质(Chen & Murata, 2002; Nayyar & Walia, 2004)或根际分泌物(McCully & Boyer, 1997)。Clavel 等(2005)则认为应该从另一个角度来分,他们认为一种策略是植物散失大量的水分以保持稳定的光合速率,和正常状况相比,就是耗用更多的能量来完成相同的代谢,另一种则是降低光合速率和蒸散发,牺牲一部分机能(如碳固定)来减少水分损失,以维持植物体存活(Law *et al.*, 2001)。事实上,将上述的二种划分方法进一步综合,可以认为植物具有 3 种策略来适应干旱状况,分别是避旱、御旱和耐旱(王忠, 2000)。其中御旱和耐旱实际上是 Bänziger 分类方法中第二种适应策略的进一步分类,而 Clavel 的分类是御旱策略的两种途径,不过这种分类方法能更精确地说明植物的适应策略。

第一种策略是所有植物中较为普遍的, Mosena 和 Dillenburg (2004) 观察到了干旱影响下巴西松 (*Araucaria angustifolia*) 林的生长季提前,这样就避开了干旱对植物影响最长的一段时间,有效地减弱了干旱所造成的伤害。Nilsen 和 Muller (1982) 研究了干旱条件下睡莲 (*Lotus scoparius*) 的适应策略,发现睡莲是通过在干旱期休眠来降低干旱的影响。鸭茅 (*Dactylis glomerata*) 在生长季内对干旱的适应策略也是以休眠为主 (Volaire, 2002)。

第二种策略是最为广泛的,如根际分泌物是一种减轻干旱破坏的一种产物, Walker 等 (2003) 推测根际分泌物在维持根-土之间的联系起到非常重要的作用,特别是在植被持续失水的情况下,这种分泌物的作用更是起到一种举足轻重的作用。干旱条件下水分利用效率增加也是植物体御旱的主要方法之一。在干旱环境条件下, Young (1995) 发现根鞘周围的土壤湿度最大,这说明根鞘增加了土壤的固水能力。生长在干旱和半干旱地区的植被经常会遇到不同程度的干旱胁迫,植被会通过改进自身的适应机制来提高对干旱的忍受能力,其适应机制包括发达的根系和特定的叶形态 (Larcher, 1995; Kozłowski & Pallardy, 2002)。另一个最为普遍的策略就是根茎比的变化,大量的研究表明在水分胁迫条件下,更多的碳运输到根 (Palta & Gregory, 1997), 根茎比增加,从而增加水分的摄入并减少地上部分的蒸发散,如水稻 (*Oryza sativa*) (Perez Molphe-Balch *et al.*, 1996), 玉米 (*Zea mays*) (Pastenacz & Erdei, 1996), 大麦 (*Hordeum vulgare*) (Robertson *et al.*, 1995), 高粱 (*Sorghum bicolor*) (Pastenacz & Erdei, 1996), 巴西松树林 (Chiatante *et al.*, 2006) 和白梭梭 (*Haloxylon persicum*) (阮晓等, 2005) 等。Cavender-Bares 和 Bazzaz (2000) 研究发现美国红橡木 (*Quercus rubra*) 成熟树林对干旱的响应则是分配更多的碳到根部,使根尽量生长,以获取水分,来满足干旱条件下水分的匮乏 (Cavender-Bares & Bazzaz, 2000)。这也是中国内蒙古羊草草原对干旱的适应策略 (Xu & Zhou, 2005b)。Reich 和 Borchert (1984) 在哥斯达黎加热带雨林进行的研究发现,在干旱条件下植被会通过改变一系列生理生态特征来防御干旱,如改变生芽时间,落叶时间以及根部生长等。

第三种策略常见于干旱地区,例如沙漠的沙漠龙舌兰和仙人掌根 (Palta & Nobel, 1989a, 1989b), 它们的叶片进化成针状,表面有一层角质层,茎部富含水分,这种特征可以降低蒸腾,同时植物体内储存的

水分可以供大部分代谢过程。这 3 种策略并不是截然分开的,一种植物可能具有两种或 3 种策略,不同的年龄组也可能采取不同的策略,例如美国红橡木幼树采取第一种策略来应对干旱,而成熟林却采取第二种策略 (Cavender-Bares & Bazzaz, 2000)。Reich 和 Borchert (1984) 观测到哥斯达黎加热带雨林在干旱条件下一系列生理生态特征的改变,改变生芽时间和落叶时间属于第一种策略,而根部变化则是第二种策略。鸭茅则同时采用休眠和调节代谢机制来渡过干旱期 (Volaire, 2002)。

事实上,所有的生物都有一种本能,那就是尽可能有效地利用外界资源进行生长繁殖 (Mackenzie *et al.*, 2001), 干旱作为一种外界干扰,直接或间接地影响并减缓植物的生长,它与陆地植被尽可能生长的趋势相互矛盾相互制约,共同决定着陆地生态系统生产力 (方精云等, 2000)。尽管通过以上 3 种适应策略,植物可以尽可能快的生长以增加陆地生态系统生产力,但是由于环境干扰的突发性和不确定性,陆地生态系统仍然要发生很大的改变。植物体自身采取各种策略增大生产力与干旱胁迫降低生产力形成一对矛盾统一体,它们共同影响并促进陆地生态系统的发展。

4 结论与展望

通过数十年的研究,干旱与陆地生态系统生产力的相互作用得到了相当深入的研究,取得了一些确定性的结论:

干旱可以抑制光合作用,进而降低陆地生态系统总初级生产力,同时降低生态系统的自养呼吸,对异养呼吸的影响则依不同生态系统而异。干旱还可以通过影响其它的干扰形式间接地减少陆地生态系统生产力,如增加火灾干扰的发生频率和强度,以及增加植物的死亡率等。在生态系统水平上,干旱可以减弱生态系统的碳汇功能,甚至使其从碳汇变成碳源。

作为陆地生态系统生产力的单元,植物体自身在干旱胁迫条件下,会通过 3 种途径来适应干旱胁迫:一种是周期发生干旱的地区,植物会调整生长期以在干旱到来前完成生长季或通过休眠来最大限度的降低干旱的影响;第二种方法是植物体抵御干旱,在水分匮乏条件下,植物根部大量合成脱落酸,并运输至茎部,增加脯氨酸等有机大分子化合物的合成,调节渗透压,促使叶片气孔关闭,降低蒸腾作用,减少水分散失,同时促进根部的生长以获取更多的水分;第三种方法是植物体因为长期在干旱条件下生

存,一部分生理特征和代谢途径已经进化到可以适应一定程度的干旱。这3种适应策略并不是单独起作用,它们可以共同存在于一种植物,也可以针对不同情况有所调整。

尽管关于陆地生态系统生产力对干旱的响应和适应已经取得了大量研究成果,但是由于技术手段和实验方法存在一些问题,并且对整个生态系统的认识有限,在该领域中仍然存在一些问题需要加强研究:

1) 抵御干旱的分子学机制仍然不甚明了,而生态系统水平上的干旱影响研究比较少,缺乏对各种生态系统类型及生态系统过程的认识和了解,同时如何有效地完成个体水平到生态系统水平的尺度扩展仍将是一个具有挑战性的研究方向。

2) 目前实验研究也开展得比较多,但是实验设备和实验方法仍然存在一些问题,新的研究方法的发明必将为干旱研究带来新的突破点。

3) 干旱往往是伴随着其它的全球变化表现形式共同发生的,如气候变暖和火干扰增强等。以现有的实验方法和手段,还无法研究各种因子的单独影响及协同影响,考虑到全球变化的复杂性及长期性,采用模型方法研究全球变化多种表现形式的协同影响是未来全球变化研究中的主要方向之一。

4) 以往的研究侧重于干旱对陆地生态系统生产力的影响,但是对于陆地生态系统生产力对干旱的反馈机制仍缺乏足够的认识,特别是一些机理性的认识。

参 考 文 献

- Allen CD, Breshears DD (1998). Drought-induced shift of a forest-woodland ecotone: rapid landscape response to climate variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95, 14839 - 14842.
- Amede T, Kittlitz EV, Schubert S (1999). Differential drought responses of faba bean (*Vicia faba* L.) inbred lines. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 183, 35 - 45.
- Amthor JS (1989). *Respiration and Crop Productivity*. Springer-Verlag, Berlin.
- Amthor JS, McCree KJ (1990). Carbon balance of stressed plants: a conceptual model for integrating research results. In: Alscher RG, Cummings JR eds. *Stress Responses in Plants: Adaptation and Acclimation Mechanisms*. Wiley-Liss, New York, 1 - 15.
- Anyia AO, Herzog H (2004). Water-use efficiency, leaf area and leaf gas exchange of cowpeas under mid-season drought. *European Journal of Agronomy*, 20, 327 - 339.
- Amthor A, Kelliher FM, McSeveny TM, Byers JN (1999). Assessment of annual carbon exchange in a water-stressed *Pinus radiata* plantation: an analysis based on eddy covariance measurements and an integrated biophysical model. *Global Change Biology*, 5, 531 - 545.
- Auclair AND, Lill JT, Revenga C (1996). The role of climate variability and global warming in the dieback of Northern Hardwoods. *Water, Air and Soil Pollution*, 91, 163 - 186.
- Bänziger M, Edmeades GL, Beck D, Bellon M (2000). *Breeding for Drought and Nitrogen Stress Tolerance in Maize, From Theory to Practice*, CIMMYT, Mexico D.F.
- Barber VA, Juday GP, Finney BP (2000). Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature*, 405, 668 - 673.
- Bell DT, Koeppe DE, Miller RJ (1971). The effect of drought stress on respiration of isolated corn Mitochondria. *Plant Physiology*, 48, 413 - 415.
- Borken W, Savage K, Davidson EA, Turnbore SE (2006). Effects of experimental drought on soil respiration and radiocarbon efflux from a temperate forest soil. *Global Change Biology*, 12, 177 - 193.
- Borken W, Xu YJ, Davidson EA, Beese F (2002). Site and temporal variation of soil respiration in European beech, Norway spruce, and Scots pine forests. *Global Change Biology*, 8, 1205 - 1216.
- Boyer JS (1976). Photosynthesis at low water potentials. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 273, 501 - 512.
- Boyer JS (1982). Plant productivity and environment. *Science*, 218, 443 - 448.
- Breshears DD, Allen CD (2002). The importance of rapid, disturbance-induced losses in carbon management and sequestration. *Global Ecology and Biogeography*, 11, 1 - 5.
- Brown TJ, Hall BL, Westerling AL (2004). The impact of twenty-first century climate change on wildland fire danger in the western United States: an applications perspective. *Climatic Change*, 62, 365 - 388.
- Bryla DR, Bouma TJ, Hartmond U, Eissenstat DM (2001). Influence of temperature and soil drying on respiration of individual roots in citrus: integrating greenhouse observations into a predictive model for the field. *Plant, Cell and Environment*, 24, 781 - 790.
- Buckley TN (2005). The control of stomata by water balance. *New Phytologist*, 168, 275 - 292.
- Burton AJ, Pregitzer KS, Zogg GP, Zak DR (1998). Drought reduces root respiration in sugar maple forests. *Ecological Applications*, 8, 771 - 778.
- Cao MK, Prince SD, Shugart HH (2002). Increasing terrestrial carbon uptake from the 1980s to the 1990s with changes in climate and atmosphere CO₂. *Global Biogeochemical Cycles*, 16, 1069, doi: 10.1029/2001GB001553.
- Cavender-Bares J, Bazzaz FA (2000). Changes in drought response strategies with ontogeny in *Quercus rubra*: implications for scaling from seedlings to mature trees. *Oecologia*, 124, 8 - 18.

- Chapin FS, Matson PA, Mooney HA (2002). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer, New York.
- Chaves MM (1991). Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*, 42, 1 – 16.
- Chen THH, Murata N (2002). Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. *Current Opinion in Plant Biology*, 5, 250 – 257.
- Chiatante D, Iorio AD, Sciandra S, Scippa GS, Mazzoleni S (2006). Effect of drought and fire on root development in *Quercus pubescens* Willd. and *Fraxinus ornus* L. seedlings. *Environmental and Experimental Botany*, 56, 190 – 197.
- Ciais Ph, Reichstein M, Viovy N, Granier A, Ogee J, Allard V, Aubinet M, Buchmann N, Bernhofer C, Carrara A, Chevallier F, Noblet ND, Friend AD, Friedlingstein P, Grunwald T, Heinesch B, Keronen P, Knohl A, Krinner G, Loustau D, Manca G, Matteucci G, Miglietta F, Ourcival JM, Papale D, Pilegaard K, Rambal S, Seufert G, Soussana JF, Sanz MJ, Schulze ED, Vesala T, Valentini R (2005). Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 437, 529 – 533.
- Clark JM, Chapman PJ, Adamson JK, Lane S (2005). Influence of drought-induced acidification on the mobility of dissolved organic carbon in peat soils. *Global Change Biology*, 11, 791 – 809.
- Clavel D, Drame NK, Roy-Macauley H, Braconnier S, Laffray D (2005). Analysis of early responses to drought associated with field drought adaptation in four Sahelian groundnut (*Arachis hypogaea* L.) cultivars. *Environmental and Experimental Botany*, 54, 219 – 230.
- Cornic G (1994). Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. In: Baker NR, Bowyer JR eds. *Photoinhibition of Photosynthesis: From Molecular Mechanisms to the Field*. Oxford BIOS Scientific Publishers, Oxford, 297 – 313.
- Davidson EA, Belk E, Boone RD (1996). Soil water content, soil respiration, and a summer drought in well-drained and poorly-drained soils of a temperate forest. *Ecological Society of America Annual Meetings, Providence, RI, August 15*.
- Davidson EA, Belk E, Boone RD (1998). Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 4, 217 – 227.
- Davies WJ, Tardieu F, Trejo CL (1994). How do chemical signals work in plants that grow in drying soils? *Plant Physiology*, 104, 309 – 314.
- Fang JY (方精云), Tang YH (唐艳鸿), Lin JD (林俊达), Jiang GM (蒋高明) (2000). *Global Ecology: Climate Change and Ecological Responses* (全球生态学: 气候变化与生态响应), Higher Education Press, Beijing. (in Chinese)
- Fay PA, Carlisle JD, Knapp AK, Blair JM, Collins SL (2000). Altering rainfall timing and quantity in a mesic grassland ecosystem: design and performance of rainfall manipulation shelters. *Ecosystems*, 3, 308 – 319.
- Fensham RJ, Holman JE (1999). Temporal and spatial patterns in drought-related tree dieback in Australian savanna. *Journal of Applied Ecology*, 36, 1035 – 1050.
- Fosberg MA, Stocks BJ, Lynham TJ (1996). Risk analysis in strategic planning: fire and climate change in the boreal forest. In: Goldammer JG, Furyaev VV eds. *Fire in Ecosystems of Boreal Eurasia*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 495 – 505.
- Griffin JJ, Ranney TG, Pharr DM (2004). Heat and drought influence photosynthesis, water relations, and soluble carbohydrates of two ecotypes of redbud (*Cercis canadensis*). *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 129, 497 – 502.
- Grulke NE, Retzlaff WA (2001). Changes in physiological attributes of ponderosa pine from seedling to mature tree. *Tree Physiology*, 21, 273 – 284.
- Guo JP (郭建平), Gao SH (高素华) (2004). Tendency and countermeasure of response of plant to CO₂ enrichment and soil drought. *Journal of Soil and Water Conservation* (水土保持学报), 18(2), 170 – 173. (in Chinese with English abstract)
- Hanson PJ, Weltzin JF (2000). Drought disturbance from climate change: response of United States forests. *The Science of Total Environment*, 262, 205 – 220.
- Hanson AD, Hitz WD (1982). Metabolic responses of mesophytes to plant water deficits. *Annual Review of Plant Physiology*, 33, 163 – 203.
- IPCC (2001). Radiative forcing of climate change. In: Ramaswamy V ed. *Climate Change 2001*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, New York, USA.
- Keetch JJ, Byram GM (1968). *A Drought Index for Forest Fire Control*. Southeast. Forest Exp. Sta. USDA. Forest Service Research. Paper, SE – 38, 32.
- King AW, Gunderson CA, Post WM, Weston DJ, Wullschlegel SD (2006). Plant respiration in a warmer world. *Science*, 312, 356 – 357.
- Knapp AK, Smith MD (2001). Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, 291, 481 – 484.
- Knapp AK, Fay PA, Blair JM, Collins SL, Smith MD, Carlisle JD, Harper DW, Danner BT, Lett MS, McCarron JK (2002). Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in a mesic grassland. *Science*, 298, 2202 – 2205.
- Kozłowski TT, Pallardy SG (2002). Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Botanical Review*, 68, 270 – 334.
- Laporte MF, Duchesne LC, Wetzel S (2002). Effect of rainfall patterns on soil surface CO₂ efflux, soil moisture, soil temperature and plant growth in a grassland ecosystem of northern Ontario, Canada: implications for climate change. *BMC Ecology*, 2, 10.
- Larcher W (1995). *Physiological Plant Ecology* 3rd edn. Springer, Berlin.
- Law BE, Goldstein AH, Anthoni PM, Unsworth MH, Panek JA,

- Bauer MR, Fracheboud JM, Hultman N (2001). Carbon dioxide and water vapor exchange by young and old ponderosa pine ecosystems during a dry summer. *Tree Physiology*, 21, 297 – 306.
- Lawlor DW (1995). The effects of water deficit on photosynthesis. In: Smirnoff N ed. *Environment and Plant Metabolism, Flexibility and Acclimation*. BIOS Scientific Publisher. Oxford, 129 – 160.
- Liu YF (刘允芬), Song X (宋霞), Sun XM (孙晓敏), Wen XF (温学发), Chen YR (陈永瑞) (2004). Seasonal variation of CO₂ flux and its environmental factors in evergreen coniferous plantation. *Science in China (中国科学)*, 34(Suppl.), 109 – 117. (in Chinese)
- Lloret F, Siscart D, Dalmases C (2004). Canopy recovery after drought dieback in holm-oak Mediterranean forests of Catalonia (NE Spain). *Global Change Biology*, 10, 2092 – 2099.
- Mackenzie A, Ball AS, Virdee SR (2001). *Instant Notes in Ecology*. BIOS Publishers.
- McCully ME, Boyer JS (1997). The expansion of root cap mucilage during hydration. III. Changes in water potential and water content. *Physiologia Plantarum*, 99, 169 – 177.
- McKee KL, Mendelssohn I, Materne MD (2004). Acute salt marsh dieback in the Mississippi River deltaic plain: a drought-induced phenomenon? *Global Ecology and Biogeography*, 13, 65 – 73.
- Miyashita K, Tanakamaru S, Maitani T, Kimura K (2005). Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 53, 205 – 214.
- Mosena M, Dillenburg LR (2004). Early growth of Brazilian pine (*Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze) in response to soil compaction and drought. *Plant and Soil*, 258, 293 – 306.
- Munns R, King RW (1988). Abscisic acid is not the only stomatal inhibitor in the transpiration stream of wheat plants. *Plant Physiology*, 88, 703 – 708.
- Munns R, Passioura JB, Milborrow BV, James RA, Close TJ (1993). Stored xylem sap from wheat and barley in drying soil contains an inhibitor with a large molecular size. *Plant, Cell and Environment*, 16, 867 – 872.
- National Drought Mitigation Center (2006). What is drought? <http://drought.unl.edu/whatis/concept.htm>. Cited 10 December 2006
- Nayyar H, Walia DP (2004). Genotypic variation in wheat in response to water stress in abscisic acid-induced accumulation of osmolytes in developing grains. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 190, 39 – 45.
- Nepstad D, Lefebvre P, Silva ULD, Tomasella J, Schlesinger P, Solorzano L, Moutinho P, Ray D, Benito JG (2004). Amazon drought and its implications for forest flammability and tree growth: a basin-wide analysis. *Global Change Biology*, 10, 704 – 717.
- Nilsen ET, Muller WH (1982). The influence of photoperiod on drought induction of dormancy in *Lotus scoparius*. *Oecologia*, 53, 79 – 83.
- Noone K, Steffen W (2006). *IGBP Science and Implementation Strategy*. Stockholm.
- Ort DR, Oxborough K, Wise RR (1994). Depressions of photosynthesis in crops with water deficits. In: Baker NR, Bowyer JR eds. *Photoinhibition of Photosynthesis: From Molecular Mechanisms to the Field*. BIOS Scientific Publisher. Oxford.
- Overpeck JT, Rind D, Goldberg R (1990). Climate-induced changes in forest disturbance and vegetation. *Nature*, 343, 51 – 53.
- Palta JA, Nobel PS (1989a). Root respiration for *Agave deserti*: influence of temperature, water status, and root age on daily patterns. *Journal of Experimental Botany*, 40, 181 – 186.
- Palta JA, Nobel PS (1989b). Influences of water status, temperature, and root age on daily patterns of root respiration for two cactus species. *Annals of Botany*, 63, 651 – 662.
- Palta JA, Gregory PJ (1997). Drought affects the fluxes of carbon to roots and soil in ¹³C pulse-labeled plants of wheat. *Soil Biology and Biochemistry*, 29, 1395 – 1403.
- Pastenacz A, Erdei L (1996). Calcium-dependent protein kinase in maize and sorghum induced by polyethylene glycol. *Physiologia Plantarum*, 97, 360 – 364.
- Perez-Molphe-Balch E, Gidekel M, Seguza-Nieto M, Herrera-Estrella L, Ochoa-Alejo N (1996). Effects of water stress on plant growth and root proteins in three cultivars of rice (*Oryza sativa*) with different levels of drought tolerance. *Physiologia Plantarum*, 96, 284 – 290.
- Raich JW, Potter CS, Bhagawati D (2002). Interannual variability in global soil respiration, 1980–94. *Global Change Biology*, 8, 800 – 912.
- Reddy AR, Chaitanya KV, Vivekanandan M (2004). Drought-induced response of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology*, 161, 1189 – 1202.
- Reich PB, Borchert R (1984). Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 72, 61 – 74.
- Reichstein M, Tenhunen JD, Rouspard O, Ourcival JM, Rambal S, Miglietta F, Peressotti A, Pecchiari M, Tirone G, Valentini R (2002). Severe drought effects on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses? *Global Change Biology*, 8, 999 – 1017.
- Rice KJ, Matzner SL, Byer W, Brown JR (2004). Patterns of tree dieback in Queensland, Australia: the importance of drought stress and the role of resistance to cavitation. *Oecologia*, 139, 190 – 198.
- Robertson M, Cumming AC, Chandler PM (1995). Sequence analysis and hormonal regulation of a dehydrin promoter from barley, *Hordeum vulgare*. *Physiologia Plantarum*, 94, 470 – 478.
- Ruan X (阮晓), Wang Q (王强), Xu NY (许宁一), Li JG (李建贵), Huang JH (黄俊化) (2005). Physio-ecological response of

- Haloxylon persicum* photosynthetic shoots to drought stress. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 41(5), 28 – 32. (in Chinese with English abstract)
- Sardans J, Penuelas J (2005). Drought decreases soil enzyme activity in a Mediterranean *Quercus ilex* L. forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 37, 455 – 461.
- Sauter A, Dietz KJ, Hartung W (2002). A possible stress physiological role of abscisic acid conjugates in root-to-shoot signalling. *Plant, Cell & Environment*, 25, 223 – 228.
- Savage KE, Davidson EA (2001). Interannual variation of soil respiration in two New England forests. *Global Biogeochemical Cycles*, 15, 337 – 350.
- Scott-Denton LE, Sparks KL, Monson RK (2003). Spatial and temporal control of soil respiration rate in a high-elevation, subalpine forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 35, 525 – 534.
- Shao HB(邵宏波), Liang ZS(梁宗锁), Shao MA(邵明安) (2005). Adaptation of higher plants to environmental stress and stress signal transduction. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 25, 1772 – 1781. (in English with Chinese abstract)
- Sharkey TD (1990). Water stress effects on photosynthesis. *Photosynthetica*, 24, 651.
- Sobrado MA (1999). Drought effects on photosynthesis of the mangrove, *Avicennia germinans*, under contrasting salinities. *Trees*, 13, 125 – 130.
- Song X, Yu GR, Liu YF, Sun XM, Lin YM, Wen XF (2006). Seasonal variation of *WUE* and the environmental factors in subtropical plantation coniferous. *Science in China Series D*, 49 (Suppl.), II 119 – 126.
- Tang ZC(汤章成) (1998). Mechanism of adaptation to osmosis stress and flooding stress. In: Yu SW(余叔文), Tang ZC(汤章成) eds. *Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Tezara W, Mitchell WJ, Driscoll SD (1999). Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature*, 401, 914 – 917.
- Tian HQ, Melillo JM, Kicklighter DW, McGuire AD, Helfrich IVK, Moore B, Vorosmarty CJ (1998). Effect of interannual climate variability on carbon storage in Amazonian ecosystems. *Nature*, 396, 664 – 667.
- Tian HQ, Melillo JM, Kicklighter DW, McGuire AD, Helfrich J (1999). The sensitivity of terrestrial carbon storage to historical climate variability and atmospheric CO₂ in the United States. *Tellus*, 51B, 414 – 452.
- Tian HQ, Melillo JM, Kicklighter DW, McGuire AD, Helfrich J, Moore B, Vorosmarty CJ (2000). Climatic and biotic controls on annual carbon storage in Amazonian ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 9, 315 – 336.
- Torreillas A, Guillaume C, Alarcon JJ, Ruiz-Sanchez MC (1995). Water relations of two tomato species under water stress and recovery. *Plant Science*, 105, 169 – 176.
- Trenberth K (1998). Atmospheric moisture residence times and cycling: implications for rainfall rates and climate change. *Climatic Change*, 39, 667 – 694.
- Volaire F (2002). Drought survival, summer dormancy and dehydrin accumulation in contrasting cultivars of *Dactylis glomerata*. *Physiologia Plantarum*, 116, 42 – 51.
- Walker TS, Bais HP, Grotwold E, Vivanco JM (2003). Root exudation and rhizosphere biology. *Plant Physiology*, 132, 44 – 51.
- Wang Z(王忠) (2000). *Plant Physiology* (植物生理学). China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese)
- Waring RH, Law BE (2001). The ponderosa pine ecosystem and environmental stress: past, present and future. *Tree Physiology*, 21, 273 – 274.
- Wilkinson S, Davies WJ (2002). ABA-based chemical signaling: the co-ordination of responses to stress in plants. *Plant, Cell and Environment*, 25, 195 – 210.
- Wilson DR, van Bavel CHM, McCree KJ (1980). Carbon balance of water-deficient grain sorghum plants. *Crop Science*, 20, 153 – 159.
- Wittenmayer L, Merbach W (2005). Plant responses to drought and phosphorus deficiency: contribution of phytohormones in root-related processes. *Journal of Plant Nutrient and Soil Science*, 168, 531 – 540.
- Woods Hole Research Center (2006). <http://www.whrc.org/southamerica/drought-sim/results.htm>. Cited 10 December 2006
- Xu X, Cifre J, Medrano H (2002). Abscisic acid to the nutrient solution induces a water deficit-like response in *Trifolium subterraneum*. *Annals of Applied Biology*, 140, 297 – 304.
- Xu ZZ, Zhou GS, Li H (2004). Responses of chlorophyll fluorescence and nitrogen level of *Leymus chinensis* seedling to change of soil moisture and temperature. *Journal of Environmental Sciences*, 16, 666 – 669.
- Xu ZZ, Zhou GS (2005a). Effects of water stress on photosynthesis and nitrogen metabolism in vegetative and reproductive shoots of *Leymus chinensis*. *Photosynthetica*, 43, 29 – 35.
- Xu ZZ, Zhou GS (2005b). Effects of water stress and nocturnal temperature on carbon allocation in the perennial grass, *Leymus chinensis*. *Physiologia Plantarum*, 123, 272 – 280.
- Yin CY, Peng YH, Zang RG, Zhu YP, Li CY (2005). Adaptive responses of *Populus kangdingensis* to drought stress. *Physiologia Plantarum*, 123, 445 – 451.
- Young IM (1995). Variation in moisture contents between bulk soil and the rhizosheath of *Triticum aestivum* L. cv. *New Phytologist*, 130, 135 – 139.
- Zhang J, Davies WJ (1987). Increased synthesis of ABA in partially dehydrated root tips and ABA transport from roots to leaves. *Journal of Experimental Botany*, 38, 2015 – 2023.