



植物气孔调节行为特征及对环境响应的碳水性状综述

邓楠, 刘心亮, 朱丽薇, 马玲

引用本文:

邓楠, 刘心亮, 朱丽薇, 等. 植物气孔调节行为特征及对环境响应的碳水性状综述[J]. 热带亚热带植物学报, 2026, 34(2): 235–244.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4986>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

荷木对干湿季土壤水分的利用和适应性调节

Soil Water Use and Adaptive Regulation of *Schima superba* in the Dry and Wet Seasons

热带亚热带植物学报. 2017, 25(2): 105–114 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3674>

树木木质部生长动态及其调节机制研究进展

Research Progresses on Xylem Formation Dynamics and Its Regulation Mechanism

热带亚热带植物学报. 2019, 27(5): 541–547 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4101>

模拟大气氮沉降对中国森林生态系统影响的研究进展

Effects of Simulated Atmospheric Nitrogen Deposition on Forest Ecosystems in China: An Overview

热带亚热带植物学报. 2019, 27(5): 500–522 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4113>

基于植物功能性状的生态学研究进展:从个体水平到全球尺度

Plant Functional Traits: From Individual Plant to Global Scale

热带亚热带植物学报. 2019, 27(5): 523–533 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4108>

桂西南不同种源蚬木光合和生长特征的研究

Photosynthetic and Growth Characteristics of Different *Excentrodendron hsienmu* Provenances from Karst District of Southwestern Guangxi, China

热带亚热带植物学报. 2018, 26(2): 164–170 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3799>

向下翻页，浏览PDF全文

植物气孔调节行为特征及对环境响应的碳水性状综述

邓楠¹, 刘心亮¹, 朱丽薇^{2*}, 马玲^{1*}

(1. 华南农业大学林学与风景园林学院, 广州 510642; 2. 中国科学院华南植物园, 广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650)

摘要: 为减缓经济发展和人类活动引起的全球气候变化, 基于自然的森林生态系统的功能调节作用至关重要。气孔在植被与大气界面的物质和能量交换中发挥关键作用, 不同气孔调节行为的植物其碳水通量对环境因子的响应不同。因此, 通过分析不同气孔调节行为植物在环境变化中的碳水通量改变, 能够帮助了解未来气候变化情景下陆地生态系统的结构和功能动态。该文总结了气孔调节行为(等水和非等水型)的4种划分方法, 即基于植物水分状况随土壤水势的变化进行确定的3种方法(叶水势日变化的最大范围; 黎明前叶水势和中午叶水势的关系; 植物能够调节的叶片水势的范围即“水力学面积”)以及基于气孔导度与饱和蒸汽压亏缺的关系进行确定植物气孔调节类型的分类方法, 并在此基础上对关键环境因子(温度、水分、二氧化碳浓度等)对不同气孔调节行为植物的水分利用效率、水分关系和碳经济相关性状的影响进行了分析, 以期预测在全球气候变化背景下陆地生态系统的结构和功能改变提供碳水过程等方面的理论支持。

关键词: 气孔调节; 土壤水分; 水分利用效率; 非结构性碳水化合物; 水汽压亏缺

doi: 10.11926/jtsb.4986

CSTR:32235.14.jtsb.4986

A Review of Characteristics of Plant Stomatal Regulation Behavior and Its Carbon-water Traits in Response to Environment

DENG Nan¹, LIU Xinliang¹, ZHU Liwei^{2*}, MA Ling^{1*}

(1. College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; 2. Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: The functional regulation of nature-based forest ecosystems is imperative in mitigating the impacts of economic development and human activities on global climate change. Stomata play a critical role in the exchange of matter and energy at the vegetation-atmosphere interface. Plants with different stomatal regulation behaviors exhibit different responses in carbon and water fluxes to environmental factors. Therefore, by examining changes in carbon and water fluxes of plants with different stomatal regulation behaviors in response to environmental changes, we can better understand the structural and functional dynamics of terrestrial ecosystems under future climate change scenarios. This paper summarizes four classification methods for stomatal regulation behavior (isohydric and anisohydric types), namely, three methods based on the relationship between plant water status and soil water potential (maximum daily range of leaf water potential; relationship between predawn and midday leaf water potential; and the range of leaf water potential that plants can regulate, i.e., “hydroscape area”) and one classification method based on the relationship between stomatal conductance and vapor pressure deficit. Subsequently, this paper analyzes the effects of key environmental factors, including temperature, water

收稿日期: 2024-11-12 接受日期: 2024-12-30

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(32171501)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 32171501).

作者简介: 邓楠(2000年生), 女, 硕士, 研究方向为森林生态。E-mail: 1285029651@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhuliwei1209@scbg.ac.cn, maling@scau.edu.cn

availability, and carbon dioxide concentration, on the water use efficiency, water relations, and carbon economy traits of plants with different stomatal regulation behaviors. Ultimately, this paper is expected to provide theoretical support for forecasting the structural and functional changes of terrestrial ecosystems in the context of global climate change in terms of carbon and water processes.

Key words: Stomatal regulation; Soil water; Water use efficiency; Non-structural carbohydrates; Vapor pressure deficit

全球变暖背景下, 降水格局改变及极端气候事件增多, 影响陆地生态系统的蒸散发和森林生态系统结构与功能^[1]。树木生长吸收大气中的碳, 在解决当前面临的气候问题方面发挥重要作用^[2]。减少和限制碳排放是缓解全球气候变化的战略需求, 森林固碳是实现碳中和目标经济高效的可行途径; 而水分作为调控森林碳同化的关键要素, 直接影响生态系统生产力^[3]。气候变暖导致植物对水分胁迫的敏感性增加, 森林生态系统的碳吸收和生产力均出现下降趋势^[4]。气孔作为吸收二氧化碳(CO₂)和散失水分的主要通道, 在植物与大气的物质和能量交换中发挥关键作用, 同时对植物的生长、发育以及对环境变化的适应性具有至关重要的影响。气孔调节行为不仅直接关系到植物的光合作用和水分利用效率, 还与植物的碳水平平衡密切相关, 是植物生理生态学研究中的核心内容之一。随着全球气候变化的加剧, 植物对环境变化的适应性研究显得尤为重要, 植物会根据自身结构和生理特征调整气孔开度优化碳吸收并减少水分散失(即最优气孔行为理论)^[5-6]。在干旱条件下, 植物可能会关闭气孔以减少水分损失, 但这同时也会限制 CO₂ 的吸收, 影响光合作用的进行。虽然环境干旱导致气孔导度(g_s)下降, 但全球植被变绿似乎与当前植物蒸腾增加有关^[7]。在大气和土壤水分受限的情况下, 大气 CO₂ 浓度升高的“施肥效应”逐渐减弱, 表现为植物水分利用效率趋于饱和以及树木径向生长速度下降^[7]。另外, 在保持恒定的大气水汽压亏缺下, 树木通过增加 g_s 来应对高温, 尽管无法完全缓解高温对净光合速率的负面影响, 但在一定程度上维持叶片功能和 CO₂ 供应^[8-9]。由此可见, 植物与大气间的碳水通量在响应气候变化时呈现了不一致的改变。因此, 在当前气候变暖背景下, 气孔对植物和大气界面的碳水通量的调节行为是开展陆地生态系统碳水过程研究的重要研究方向, 深入理解气孔调节行为并总结其确定方法, 以及环境变化时, 不同气孔调节行为植物的水分利用和碳经济相关的性状变化趋势; 以期预测植物对气候变化的适应性、全球气候变化背景下陆地生态系统的结构和功能改变提供

碳水过程方面的理论支持。

1 不同气孔调节行为及分类方法

1.1 气孔调节行为

明确气孔调节行为有助于解释植物对干旱的响应模式, 如光合生理、水分生理和营养生理过程的环境响应^[10]。叶片气孔是调节植物碳水过程的结构基础, 植物适应环境而演化出不同的气孔调节行为。基于气孔应对环境胁迫进行的水势调节方式, 可以将植物划分为等水调节植物和非等水调节植物。最初由 Berger-Lendelfeldt 提出了等水/非等水概念, 使用蒸腾速率和植物水势的日变化关系来描述这两个概念^[11]。在其现在用法中, 通常指土壤水势和最小叶片水势之间的关系^[12]。等水型被用来描述无论黎明前土壤水势如何都保持恒定的最小叶水势的植物, 而非等水型被用来描述随着土壤水势降低而逐渐降低最小叶水势的植物。等水调节行为的植物具有较强的气孔调节, 通过迅速关闭气孔来维持一定的叶水势, 避免水力失衡(栓塞阻碍水分运输导致木质部导水功能的部分或完全丧失), 但光合速率也随之降低; 相反, 非等水调节行为的植物气孔对环境变化不太敏感, 其叶水势随环境波动而变化, 干旱条件下气孔保持一定开度, 维持较高的光合速率, 但有水力失衡的风险^[13]。由于气孔调节行为的不同, 等水型与非等水型植物的水力特征和碳经济性性状具有显著差异, 非等水型植物光合速率、气孔导度、非结构性碳水化合物含量及生产力均高于等水型植物^[14]。等水型植物的导水率通常较低, 木质部脆弱性小, 水力安全阈值较大, 栓塞恢复力弱; 而非等水型植物的导水率较高, 木质部脆弱性大^[14]。非等水型植物具有较高的叶片碳含量, 较大的气孔长度, 较大的木材密度, 较小比叶面积, 植物通过增大对叶片的碳投资、积累渗透溶质以维持气孔开度从而更好的适应干旱逆境^[15-16]。等水型植物更容易遭受碳饥饿, 而非等水型植物则在强度更大或时间更长的干旱情况下容易出现水力限制而死亡^[17-18]。研究表明, 相比等水

型植物, 非等水型植物在不良水分环境中能够有效调节水力参数、保持气孔开放和光合气体交换从而更好的适应环境变化。因此, 全球气候变化背景下森林生态系统中非等水型植物将处于优势地位, 群落结构发生改变^[17,19], 有效区分植物的气孔调节行为, 有利于认识植物结构和功能并为预测植被分布提供科学基础。

1.2 气孔调节行为的确定方法

气孔调节行为一般可通过植物水分状况随土壤水势的变化进行确定, 目前主要总结了3种基于此的分类方法。第1种基于叶水势日变化的最大范围。根据气孔对叶片水势的调节能力, 利用树种间的气孔导度(g_s)-叶片水势(Ψ_L)曲线确定气孔调节行为, 划分等水和非等水型植物。理论上, 非等水型植物的 g_s - Ψ_L 关系主要包含3个方面^[13]: (1) 相似 g_s 下叶片水势更低; (2) g_s - Ψ_L 曲线的斜率更低; (3) 在较小时间尺度上叶片水势变化更大。研究中, 分别利用3个变量 Ψ_{g_s25} 、 Ψ_{g_s75} - Ψ_{g_s25} 和 Ψ_{PD} - Ψ_{MD} 对树种间的以上3方面进行分析, 确定它们的等水型或非等水型特征, 其中 Ψ_{g_s25} 和 Ψ_{g_s75} 分别表示气孔导度为最大气孔导度25%和75%时的叶片水势; Ψ_{PD} 和 Ψ_{MD} 分别为黎明前和中午叶片水势。以1 d内 Ψ_{PD} - Ψ_{MD} 的差异($\Delta\Psi$, MPa)来评价等水型/非等水型的程度, $\Delta\Psi$ 较小表示植物更倾向于等水型调节, $\Delta\Psi$ 较大则表明植物更倾向于非等水型调节。

第2种基于黎明前叶水势(Ψ_{PD})和中午叶水势(Ψ_{MD})的关系。Martínez-Vilalta等^[20]通过测量 Ψ_{PD} 和 Ψ_{MD} 建立了理论模型: $\Psi_{MD}=A+\sigma\times\Psi_{PD}$, 式中, A 为蒸腾速率最大时的水分运输能力, 即 $\Psi_{PD}=0$ 时的 Ψ_L ; σ 表示 Ψ_{MD} 随 Ψ_{PD} 减少而下降的幅度, 即模型的斜率; 将植物分为严格等水型调节($\sigma=0$)、局部等水型调节($0<\sigma<1$)、严格非等水型调节($\sigma=1$)和极端非等水型调节($\sigma>1$)等4类。罗丹丹等^[14]对东北温带森林8种主要树种进行分析, 认为整体上中午叶水势与黎明前叶水势之间的关系斜率大于1, 在干旱条件下植物的叶水势呈现下降趋势, 同时通过对 σ 值排序得出植物由等水到非等水变化的水分调节连续体。 σ 揭示了气孔对植物耐旱性的重要影响, 以及气孔在调控 CO_2 吸收和 H_2O 散失过程中所引发的碳饥饿和水分失衡的作用。

第3种方法是Meinzer等^[21]将植物能够调节的叶片水势的范围命名为“水力学面积”, 以水力学面积来量化植物的等水型/非等水型调节程度。水力学面积是以 Ψ_{PD} - Ψ_{MD} 回归线、y轴和1:1线围成的三角形面积。水力学面积“小”为等水型调节; “大”为非等水型调节。水力学面积综合考量了植物在土壤干燥过程中水势调

节和气孔行为的多种机制, 相较于单一测量方法, 在气孔活跃调节叶水势范围内的 Ψ_{PD} 与 Ψ_{MD} 斜率, 能更精确地评估植物的等水/非等水状态, 这种方法降低了在等水/非等水连续体上对物种定位的不确定性^[21]。

上述用来量化物种在等水/非等水连续体中位置的方法均需要在长期连续干旱过程中对叶水势进行连续、密集地测量。第1种方法容易受到周围环境因子的影响, 这导致实验结果难以精准控制而具有较大的局限性^[13]。因此, 现在通常将第1种方法和第2种方法结合, 即使用 Ψ_{MD} 和 Ψ_{PD} 之间的相关性斜率(σ)和 Ψ_{PD} 与 Ψ_{MD} 之间的日差($\Delta\Psi$)来对等水型/非等水型植物进行分类。对于等水型植物, σ 一般在0~1之间, $\Delta\Psi$ 较小; 对于非等水型植物, $\sigma>1$, $\Delta\Psi$ 较大^[19]。

然而, 不同地点进行比较研究时, 气候和植物形态生理特征会影响水势与气孔行为的关系, 如水汽压亏缺(VPD)、叶面积指数、水力导度和根深^[22-23]。土壤水分条件发生变化时, 影响叶片水势对土壤水势的敏感性, 这与气孔行为的调节密切相关^[8,22,24]。升高的VPD会限制气孔功能和叶片水势, 而该过程不受土壤水分状况影响。因此, 当前研究表明在不同环境条件下, 植物的气孔调节行为会出现转变^[8-9]。葡萄(*Vitis vinifera*)在较低相对土壤含水量条件下表现出等水型调节, 随相对土壤含水量的增加而向非等水型转变^[25]。在季节性干旱地区有同样报道, 即植被在干季呈现等水型特征, 湿季转变为非等水型^[26]。但是, Zhao等^[27]通过降雨排除实验, 认为在中度干旱情况下, 苹果树(*Malus pumila*)表现等水型调节, 而在重度干旱下为非等水型调节。同样, Fu等^[28]认为干旱半干旱群落具有非等水型调节策略。兴安落叶松(*Larix gmelinii*)随VPD的增加其水分调节策略会由等水型调节转换为非等水型调节^[14]。

因此, 除了利用叶片水势和土壤水势的关系确定气孔调节行为外, 也可以基于 g_s 与VPD的关系进行确定^[29], 共总结4种区分方法(表1)。VPD增加引起植物蒸腾增加时, g_s 的降低可以避免水势继续下降, 阻止过度失水和生理性损害。因此, 基于 g_s 对VPD响应的分析来认识植物的水分利用和水势调控行为。Oren等^[29]提出 g_s 和VPD存在以下关系: $g_s=-m\times\ln VPD+b$, 其中 b 是参比 g_s , 即当VPD为1 kPa时的 g_s ; m 是 g_s 对VPD的敏感度[可表示为 $-dg_s/(d\cdot VPD)$]。不同植物的气孔对VPD敏感性与参比 g_s 的斜率约为0.6。斜率越低, 说明气孔调节行为较弱, 植物为非等水型调节植物。Zhu等^[26]采用此方法了解亚热带常绿优势树种

木荷(*Schima superba*)的气孔调节行为,认为随土壤水分的减少,木荷呈等水型调节。尽管如此,综合各种环境因子的变化,叶片水势保持相对恒定仍然可以作为等水型植物的判断标准^[8,23]。

表 1 等水型/非等水型区分方法

方法 Method	等水型 Isohydic	非等水型 Anisohydric
$\Delta\Psi$: $\Psi_{PD}-\Psi_{MD}$ ^[13]	小 Small	大 Large
Ψ_{MD} : $\Psi_{MD}=A+\sigma\times\Psi_{PD}$ ^[20]	$\sigma<1$	$\sigma>1$
水力学面积: 以 $\Psi_{PD}-\Psi_{MD}$ 回归线、y 轴和 1:1 线围成的三角形面积 ^[21]	小 Small	大 Large
m/b: $g_s=-m\times\ln VPD+b$ ^[29]	大 Large	小 Small

Ψ_{PD} : 黎明前叶片水势; Ψ_{MD} : 中午叶片水势; g_s : 气孔导度; VPD: 水汽压亏缺。
 Ψ_{PD} : Pre-dawn leaf water potential; Ψ_{MD} : Midday leaf water potential; g_s : Stomatal conductance; VPD: Vapor pressure deficit.

2 等水植物与非等水型植物的碳水性状对环境变化的响应

作为调节植物与大气界面碳水交换的关键结构,气孔的开闭影响光合作用、水分利用效率及碳平衡,植物会根据自身结构和生理特征调整气孔开度优化碳吸收并减少水分散失(即最优气孔行为理论)^[5-6]。植物气孔的闭合程度与水势调节模式(等水型/非等水型),影响植物对环境变化(干旱、CO₂ 浓度升高、温度等)的响应,并导致其固碳能力和水分利用效率存在差异^[30]。植物水分利用效率与植物生理特征的调节密切相关,采用单位水分散失下植物的碳固定速率表示,用来表征碳吸收和水分损失之间的权衡^[31]。等水型植物由于气孔关闭,限制 CO₂ 的吸收,光合作用速率降低,但是,通过调整叶片生理特性(如增加叶绿素含量)提高光合能力;另一方面,非等水型植物虽然在水分充足

时,可以进行高效的光合作用和碳固定速率,但在水分短缺时,可能会面临生理损伤,导致碳固定能力下降^[18,32]。非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrates, NSC)主要由 2 种可转化成分组成,即淀粉和可溶性糖,是表征植物碳吸收与碳消耗的重要指标。当碳的供应大于需求时,可溶性糖可以转化为淀粉,而碳需求大于供应时,淀粉可以转化为可溶性糖^[33]。而在干旱环境中生长的植物将保持较高的非结构性碳水化合物储量,并保持更大比例的可溶性糖储存,以防止细胞失水,保持细胞完整性。干旱胁迫诱导淀粉转化为可溶性糖,糖的积累会触发糖转运蛋白的表达,以实现碳水化合物的源到汇分布^[34]。NSC 不仅可以反映植物的碳供应状况,也能反映植物对外界环境的适应策略。从环境变化方面比较并归纳了等水与非等水调节策略植物的水力性状和碳经济性性状差异,认识不同气孔调节植物对环境变化的适应性等(表 2)。

表 2 等水与非等水植物的碳水性状对环境变化的响应

环境	等水型植物	非等水型植物
干旱	增加(根冠比、P ₅₀ 、SLA) 稳定(水分利用效率) 降低(叶水力导度、g _s 、蒸腾和养分利用效率、生长、光合作用、NSC)	增加(水分利用效率、叶水力导度和蒸腾、水力效率、木质部栓塞抗性) 稳定(叶水势、g _s 和同化速率) 降低(导水率、SLA)
CO ₂	增加(水分利用效率) 降低(g _s 、生长)	增加(水分利用效率、光合作用和碳吸收、生长)
高温	降低(g _s 、生长、蒸腾)	增加(蒸腾和 g _s)
VPD	降低(蒸腾、g _s 、CO ₂ 吸收、光合速率)	降低(蒸腾、气孔敏感性)
氮添加	增加(蒸腾) 稳定(正午水势)	增加(TLP、叶饱和含水量时的渗透势、叶水容、水分利用效率) 降低(SLA)

2.1 干旱

植物水力系统和气体交换密切相关,植物在干旱和恢复阶段的生理和结构的响应,可以利用水力特征的变化进行探讨^[35]。等水型植物水分利用效率高于非等水

型植物^[36]。非等水型植物澳柏(*Callitris rhomboidei*)幼苗的水分利用效率较低;相比之下,等水型植物辐射松(*Pinus radiata*)幼苗的水分利用效率较高,有助于节约水资源^[37]。土壤水分供应量的减少或整个生长季节的

温度升高会导致植物的结构和生理发生变化^[38], 进而改变植物用水策略。白刺(*Nitraria tangutorum*)不断提高水分利用效率并降低叶片水势, 以确保恒定的供水并减少缺水的影响, 从非等水调节转变为等水调节以维持其生存^[39]。等水型植物对土壤含水量变化具有更高的敏感性, 在干旱情况下由于 g_s 下降导致水分利用效率增加, 但是非等水型植物的水分利用效率保持相对稳定^[10,30]。但是, 也有研究表明等水型植物更严格的气孔调控并没有转化为更高的水分利用效率, 非等水型植物比等水型植物具有更高的水分利用效率^[19,40]。长期干旱的非等水型植物柠条(*Caragana korshinskii*)叶片 $\delta^{13}C$ 高于等水型植物沙柳(*Salix psammophila*), 尽管 2 种植物的净光合速率和 g_s 没有显著差异, 但沙柳在呼吸作用中损失的碳同化比柠条高, 从而导致其水分利用效率值较低^[19]。在干旱下, 植物通过改变 g_s 调节叶片到茎干的水势梯度, 等水型植物降低了叶水力导度、 g_s 、蒸腾和养分利用效率, 增大对叶片的碳投资, 减少用于生长的碳分配, 导致植物生长下降; 而非等水型植物则保持较高的叶水力导度和蒸腾, 从而降低叶片和茎干的水势, 维持植物的养分利用效率, 避免干旱影响^[10]。在灌溉实验中, 与等水型植物相比, 土壤缺水导致非等水型植物的整株导水率下降, 但是更高的根系生物量和水势梯度增加对土壤的水分的获取能力, 生长更快^[41]。另外, 在干旱下, 等水型植物通过落叶增加根冠比, 采用保守的生长策略; 而非等水型植物在干旱初期保持叶面积不变, 优先维持光合作用以促进持续生长^[42]。在水分匮乏下, 等水型的落叶树表现较低的水力学面积和显著下降的碳同化速率; 而非等水型的常绿植物呈现较高的水力效率和较稳定的 g_s 和同化速率^[43]。

等水型植物通过严格的气孔调节策略来维持水势稳定, 短期内避免极度脱水, 却会导致光合能力显著下降, 增加碳饥饿的风险; 而非等水型植物具有更强的渗透调节能力, 能够在较低的水势下保持细胞的膨压, 在一定程度上减轻干旱的影响^[22]。干旱期间, 等水型植物在相对较高的水势时关闭气孔来限制蒸腾作用和光合作用维持叶片水分, 具有较高的 P_{50} (水力导度下降 50% 对应的水势值), 更容易遭受木质部空穴化, 而非等水型植物具有较低的水势、 P_{50} 及较高的木质部栓塞抗性^[44]。耐旱物种扁桃(*Prunus dulcis*)的 3 个品种中, 与等水型品种(Avijor)相比, 非等水型品种(Soleta 和 Isabelona)的水力面积更大, 膨压丧失点(TLP)和 P_{50} 更低, 在干旱早期通过关闭气孔来避免导管气穴化^[16]。树种的 P_{50} 值、TLP 值和比叶面积(SLA)值随非

等水型的程度增加而降低, 非等水型的程度增加会增加茎中的碳投资, 具有更高的木材密度、更强的抗栓塞性和抗逆性^[28]。意大利松(*Pinus pinea*)比海岸松(*P. pinaster*)表现出更明显的非等水型行为, 具有更高的栓塞抗性, 木质部可塑性更高^[45]。具有非等水型行为的环孔植物刺槐(*Robinia pseudoacaci*)比具有等水型行为的散孔植物欧洲七叶树(*Aesculus hippocastanum*)耐旱性强^[46]。由于环孔树种具有较厚的早材, 可以在干旱期间发育出更长、更宽的导管, 更高的木质部/导管面积比, 保持稳定的水分状态并有效地进行运输^[47-48]; 散孔树种具有相对均匀的木质部导管, 并且受水分有效性降低的影响大^[49]。导管直径较大的树种木材密度较低, 更有可能采用等水型调节避免干旱引起的栓塞^[50]。在长期干旱下, 葡萄品种中等水型歌海娜(Grenache)的木质部导管直径、导水性和气孔密度均大于非等水型西拉(Shiraz)^[51]。

SLA、叶片氮和磷浓度会随着土壤水势的降低而降低^[26]。在干旱下, 等水型植物维持较为恒定的叶水势, 保持较高的 SLA, 而非等水型植物叶水势发生较大变化, 并通过降低叶面积来减少水分损失, 导致 SLA 降低^[52]。随着水分胁迫的增加, 叶片大小会减小, 叶片数量会增加^[53], 其中小叶片有利于防止热量积累并冷却叶片表面温度, 增强植物抗旱性^[54]。在干旱条件下, 非等水型大山樱(*Prunus sargentii*)的叶片宽度减少, 而等水型日本落叶松(*Larix kaempferi*)的叶片长度减少, 日本落叶松的叶片更小且更厚, 耐旱性更强; 而非等水型大山樱的叶片水势降低幅度更大, 抑制叶绿体蛋白的合成, 导致光合作用降低程度更高^[55]。干旱导致等水型植物关闭气孔, 抑制光合作用和碳积累, 消耗 NSC 储备维持新陈代谢; 而非等水型植物在一定程度上保持气孔开放和光合作用, 通过产生叶片水溶性碳水化合物来应对干旱, 维持渗透调节^[56]。干旱影响物质的长距离运输并导致树干和根中的 NSC 浓度降低, 但叶片 NSC 浓度稍有降低或没有降低^[57]。如, 轻度干旱导致等水型植物麻栎(*Quercus acutissima*)幼苗根系淀粉含量显著降低, 叶片淀粉含量显著升高; 而非等水型植物刺槐的茎、叶和根中的淀粉含量在轻度干旱情况下均显著降低^[32]。等水型植物对短期干旱具有耐受性, 但在长期干旱下, 由于光合作用有限, 更多依赖储存的碳水化合物满足持续的碳需求, 可能会经历 NSC 耗竭, 导致糖和淀粉消耗^[24,58]。

2.2 CO₂ 浓度

大气中 CO₂ 浓度的上升将会提高植物光合作用、

树木生长速度和增加碳储存,同时降低植物的 g_s 、减少树冠蒸腾作用并提高水分利用效率^[59]。升高 CO_2 浓度提高了非等水型植物澳洲桉和等水型植物辐射松的叶片水分利用效率^[37],能在不减少碳吸收的情况下关闭气孔,以尽量减少水分损失^[35]。高 CO_2 浓度会增加器官和整个植物水平的干质量来促进树木生长^[60],同时增加叶片厚度,减少 SLA,并影响植物的光合作用^[61]。非等水型植物通过保持气孔开放来维持较高的碳同化速率,而等水型植物则通过减少水分散失来优化其碳经济性状。非等水型植物祁连杜松(*Sabina przewalskii*) 在 CO_2 上升的情况下保持气孔开放,较高的光合作用和碳吸收,促进径向生长;相反, CO_2 浓度升高和大气变暖导致等水型植物青海云杉(*Picea crassifolia*)的 g_s 下降,生长下降^[40]。而大气 CO_2 浓度对等水型北美鹅掌楸(*Liriodendron tulipifera*)和非等水型美国白栎(*Quercus alba*)的光合速率无明显影响,同时不影响断面积生长量,但碳增益对大气 CO_2 浓度的变化最为敏感,随浓度增加而减少^[30]。在高 CO_2 浓度时,等水型植物和非等水型植物增加碳同化和 NSC 储备促进幼苗生长,在干旱胁迫期间促进植物根部生物量和植株生长并减轻干旱影响^[62],从而减缓气候变暖给植物带来的负面影响^[63]。例如,在等水型辐射松幼苗中,充分灌溉和干旱幼苗的根部可溶性糖浓度在 CO_2 浓度和温度处理中增加;相比之下,在非等水型澳洲桉幼苗中,干旱幼苗的叶片淀粉浓度在 CO_2 浓度和温度处理中显著减少^[64]。

2.3 VPD

VPD 影响植物的蒸腾作用和水分利用效率,其中对水分利用效率的影响最大,其变化是 CO_2 影响水分利用效率变化的 2~3 倍^[30]。植物通过调节气孔开度响应 VPD 的变化,以维持水分平衡和光合作用。随着 VPD 增加,非等水型植物表现为水力失效,等水型植物表现为 g_s 降低和 CO_2 吸收减少,以避免水分过度散失^[17]。较高的 VPD,林冠上层乔木表现出等水型策略,通过深层生根获取稳定的土壤水分,在季节尺度上维持稳定的 g_s 和最小叶片水势;相比之下,在 VPD 变化较小的林下层,乔木采取非等水型策略响应土壤水分有效性的较大变化^[65]。但是,另一方面,为了响应快速增加的 VPD,非等水型植物气孔敏感性的降低有助于叶片散热以保持最佳光合作用温度,提高耐热性^[66]。在干旱期间,非等水型植物千头异木麻黄(*Allocasuarina fraseriana*)和红柳桉(*Eucalyptus marginata*)通过较高的水势梯度从土壤中吸收水分以维持较高的蒸腾速率,

产生冷却效应使叶片温度接近或低于环境温度^[67]。随着 VPD 的增加,土壤干旱下非等水型祁连圆柏(*Juniperus przewalskii*)的 g_s 和树干液流密度对 VPD 的敏感性保持稳定,而土壤干旱对等水型青海云杉的 g_s 和树干液流密度的影响更为显著^[68]。随着气温和 VPD 的增加,植物 g_s 降低对蒸腾速率的抑制作用,蒸腾效率下降趋于稳定^[69]。夏季高 VPD 通过增加非等水型植物祁连圆柏蒸腾速率来抑制蒸腾效率,而等水型植物青杆(*Picea wilsonii*)和油松(*Pinus tabulaeformis*),由于严格气孔控制,通过减少光合速率降低蒸腾效率^[70]。

2.4 温度

土壤变暖可以通过较高的表面蒸发引起的土壤水分变化直接影响树木的水分使用^[71],在温带森林中,Collins 等^[72]认为土壤变暖通过显著降低表层土壤水分来降低等水型植物糖槭(*Acer saccharum*)的蒸腾速率。在土壤变暖下,非等水型大叶相思(*Acacia auriculiformis*)增强蒸腾和冠层 g_s ,而等水型木荷减小蒸腾和冠层 g_s ;其中土壤变暖对水力导度无影响同时并没有改变 2 树种的蒸腾和 g_s 对 VPD 的敏感性^[73]。大气升温未改变等水型植物科罗拉多果松(*Pinus edulis*)的叶淀粉浓度;而非等水型植物单圆柏(*Juniperus monosperma*)叶淀粉减少 65%^[74]。在高温、土壤干旱及复合处理下,等水型植物科罗拉多果松表现出 g_s 降低,其中干旱的影响最大,而高温缓解了干旱的影响;但非等水型植物单圆柏在干旱下保持恒定 g_s ,仅在高温和复合条件下出现降低^[75]。树木生长对环境温度升高和干旱交互作用的响应是复杂的,通常具有物种特异性,并且取决于环境变化的大小。

2.5 氮添加

氮缺乏可能导致植物无法维持正常的光合速率,减少有机物的合成,同时影响气孔开闭,导致水分利用效率降低^[76]。适度的氮添加有利于植物对干旱胁迫的抵抗力,而低氮或高氮则增加了植物对干旱胁迫的敏感性,并且高氮限制了根系在深层土壤中的生长和扩展,水分利用效率降低^[76]。氮添加增强叶片的蒸腾作用,但等水型木荷和锥(*Castanopsis chinensis*)的正午水势仍然保持稳定,并且对整树水分运输能力的影响微小^[77]。然而,高氮添加减弱木荷气孔控制的影响甚至抵消^[78]。而非等水型水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)对氮添加具有较高的敏感性,氮添加增加水曲柳的 TLP、叶饱和含水量时的渗透势和叶水容,但对等水型兴安落叶松的性状影响不显著^[79]。氮添加减少秃瓣杜英(*Elaeocarpus glabripetalus*)的比叶面积,提高水分

利用效率, 加快植物体干物质的积累; 而净光合速率随气孔导度变化较慢, 膨压维持相对较弱, 植物偏向于非等水型调节^[80]。

3 结语和展望

在全球变暖背景下, 全球气候已经发生了明显变化。根据植物气孔对环境变化的响应, 将植物划分为等水型与非等水型调节植物, 区分并阐明植物的气孔调节对策及其机制, 有利于在气候变化背景下认识植物结构和功能并为预测植被分布提供科学基础。因植物对环境变化的适应性、气孔开闭行为的调节、以及气孔特征参数与植物生理生态过程的紧密联系, 等水型与非等水型调节植物的碳水性状对环境变化的响应存在差异。环境变化影响等水型与非等水型调节植物的气孔开闭程度, 而气孔导度的变化直接影响植物的光合作用、蒸腾和水分利用效率, 进而影响植物的生长发育和生态系统的碳水循环。探讨不同气孔调节植物的水力特征和碳经济性状对环境变化的响应, 有助于理解植物如何适应环境变化, 为预测全球变化背景下植物和群落的动态提供重要的科学依据, 并为研究气候变化背景下森林生态系统结构与功能的响应提供机理解释。为此, 应该加强以下几个方面研究: (1) 未来可对不同气候条件下生长的植物水势调节方式进行测定并寻求较为适宜的分类方法, 更好更有效区分植物气孔调节行为, 并认识植物的种间差异等, 有利于应对全球气候变化导致的树木死亡事件。(2) 现有研究更多的是探究植物对干旱的响应和适应机制, 其他环境因子的变化对等水型和非等水型调节植物的研究相对较少, 可加深理解其他不同环境变化及多种环境复合影响植物碳水性状, 更全面认识等水型和非等水型调节植物对环境的响应。(3) 由于植物对环境变化的响应复杂且通常具有物种特异性, 同时植物的性状(水力、形态、结构等)之间存在紧密的相互关联, 等水型和非等水型植物的碳水特征对环境响应存在差异, 且某些性状差异存在争议, 仍需进一步研究和验证。

参考文献

- [1] IPCC. Climate change 2021: The physical science basis [R]. Cambridge: Cambridge University Press, 2023.
- [2] COOK-PATTON S C, LEAVITT S M, GIBBS D, et al. Mapping carbon accumulation potential from global natural forest regrowth [J]. Nature, 2020, 585(7826): 545–550. doi: 10.1038/s41586-020-2686-x.
- [3] NIU X D. The observations on CO₂, H₂O fluxes and atmospheric water vapor stable isotope composition of an old evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in Tianmu Mountain [D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2015. [牛晓栋. 天目山老龄森林生态系统碳水通量及水汽稳定同位素观测 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2015.]
- [4] LIU M, TRUGMAN A T, PEÑUELAS J, et al. Climate-driven disturbances amplify forest drought sensitivity [J]. Nat Clim Chang, 2024, 14(7): 746–752. doi: 10.1038/s41558-024-02022-1.
- [5] HÖLTTÄ T, KURPPA M, NIKINMAA E. Scaling of xylem and phloem transport capacity and resource usage with tree size [J]. Front Plant Sci, 2013, 4: 496. doi: 10.3389/fpls.2013.00496.
- [6] NIKINMAA E, HÖLTTÄ T, HARI P, et al. Assimilate transport in phloem sets conditions for leaf gas exchange [J]. Plant Cell Environ, 2013, 36(3): 655–669. doi: 10.1111/pce.12004.
- [7] LI Y Q, ZHU L W, OUYANG L, et al. Environmental controls on transpiration of *Schima superba* trees with different tree sizes under ten years' climate fluctuations in south subtropics, China [J]. For Ecol Manag, 2023, 539: 120995. doi: 10.1016/j.foreco.2023.120995.
- [8] HOCHBERG U, ROCKWELL F E, HOLBROOK N M, et al. Iso/anisohydry: A plant-environment interaction rather than a simple hydraulic trait [J]. Trends Plant Sci, 2018, 23(2): 112–120. doi: 10.1016/j.tplants.2017.11.002.
- [9] DIAO H Y, CERNUSAK L A, SAURER M, et al. Uncoupling of stomatal conductance and photosynthesis at high temperatures: Mechanistic insights from online stable isotope techniques [J]. New Phytol, 2024, 241(6): 2366–2378. doi: 10.1111/nph.19558.
- [10] ATTIA Z, DOMEK J C, OREN R, et al. Growth and physiological responses of isohydric and anisohydric poplars to drought [J]. J Exp Bot, 2015, 66(14): 4373–4381. doi: 10.1093/jxb/erv195.
- [11] BERGER-LANDEFELDT U. Der Wasserhaushalt der Alpenpflanzen [M]. Stuttgart: Schweizerbart, 1936.
- [12] TARDIEU F, SIMONNEAU T. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: Modelling isohydric and anisohydric behaviours [J]. J Exp Bot, 1998, 49(S1): 419–432. doi: 10.1093/jxb/49.Special_Issue.419.
- [13] KLEIN T. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours [J]. Funct Ecol, 2014, 28(6): 1313–1320. doi: 10.1111/1365-2435.12289.
- [14] LUO D D. Water regulation strategies for 8 tree species in the temperate forest of northeastern China [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2017. [罗丹丹. 东北温带森林 8 种树种水分调节对策研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2017.]

- [15] CHEN Z C, ZHANG Y T, YUAN W J, et al. Coordinated variation in stem and leaf functional traits of temperate broadleaf tree species in the isohydric-anisohydric spectrum [J]. *Tree Physiol*, 2021, 41(9): 1601–1610. doi: 10.1093/treephys/tpab028.
- [16] ÁLVAREZ-MALDINI C, ACEVEDO M, ESTAY D, et al. Examining physiological, water relations, and hydraulic vulnerability traits to determine anisohydric and isohydric behavior in almond (*Prunus dulcis*) cultivars: Implications for selecting agronomic cultivars under changing climate [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 974050. doi: 10.3389/fpls.2022.974050.
- [17] MCDOWELL N, POCKMAN W T, ALLEN C D, et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? [J]. *New Phytol*, 2008, 178(4): 719–739. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x.
- [18] SEVANTO S, MCDOWELL N G, DICKMAN L T, et al. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses [J]. *Plant Cell Environ*, 2014, 37(1): 153–161. doi: 10.1111/pce.12141.
- [19] ZHAO Y, WANG L, KNIGHTON J, et al. Contrasting adaptive strategies by *Caragana korshinskii* and *Salix psammophila* in a semiarid revegetated ecosystem [J]. *Agric For Meteorol*, 2021, 300: 108323. doi: 10.1016/j.agrformet.2021.108323.
- [20] MARTÍNEZ-VILALTA J, POYATOS R, AGUADÉ D, et al. A new look at water transport regulation in plants [J]. *New Phytol*, 2014, 204(1): 105–115. doi: 10.1111/nph.12912.
- [21] MEINZER F C, WOODRUFF D R, MARIAS D E, et al. Mapping ‘hydroscares’ along the iso- to anisohydric continuum of stomatal regulation of plant water status [J]. *Ecol Lett*, 2016, 19(11): 1343–1352. doi: 10.1111/ele.12670.
- [22] MARTÍNEZ-VILALTA J, GARCIA-FORNER N. Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: Deconstructing the iso/anisohydric concept [J]. *Plant Cell Environ*, 2017, 40(6): 962–976. doi: 10.1111/pce.12846.
- [23] NOVICK K A, KONINGS A G, GENTINE P. Beyond soil water potential: an expanded view on isohydricity including land-atmosphere interactions and phenology [J]. *Plant, Cell Environ*, 2019, 42(6): 1802–1815. doi: 10.1111/pce.13517.
- [24] ROMAN D T, NOVICK K A, BRZOSTEK E R, et al. The role of isohydric and anisohydric species in determining ecosystem-scale response to severe drought [J]. *Oecologia*, 2015, 179(3): 641–654. doi: 10.1007/s00442-015-3380-9.
- [25] ZHANG Y Q, OREN R, KANG S Z. Spatiotemporal variation of crown-scale stomatal conductance in an arid *Vitis vinifera* L. cv. Merlot vineyard: Direct effects of hydraulic properties and indirect effects of canopy leaf area [J]. *Tree Physiol*, 2012, 32(3): 262–279. doi: 10.1093/treephys/tptr120.
- [26] ZHU L W, LI Y Q, LU L W, et al. Temporal dynamics of stomatal regulation and carbon- and water-related traits for a native tree species in low subtropical China [J]. *Tree Physiol*, 2024, 44(13): 246–259. doi: 10.1093/treephys/tpae016.
- [27] ZHAO L H, GAO X D, AN Q R, et al. A shift from isohydric to anisohydric water-use strategy as a result of increasing drought stress for young apple trees in a semiarid agroforestry system [J]. *Agric For Meteorol*, 2023, 336: 109484. doi: 10.1016/j.agrformet.2023.109484.
- [28] FU X L, MEINZER F C. Metrics and proxies for stringency of regulation of plant water status (iso/anisohydric): A global data set reveals coordination and trade-offs among water transport traits [J]. *Tree Physiol*, 2019, 39(1): 122–134. doi: 10.1093/treephys/tpy087.
- [29] OREN R, SPERRY J S, KATUL G G, et al. Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit [J]. *Plant Cell Environ*, 1999, 22(12): 1515–1526. doi: 10.1046/j.1365-3040.1999.00513.x.
- [30] YI K, MAXWELL J T, WENZEL M K, et al. Linking variation in intrinsic water-use efficiency to isohydricity: A comparison at multiple spatiotemporal scales [J]. *New Phytol*, 2019, 221(1): 195–208. doi: 10.1111/nph.15384.
- [31] MEDLYN B E, DE KAUWE M G, LIN Y S, et al. How do leaf and ecosystem measures of water-use efficiency compare? [J]. *New Phytol*, 2017, 216(3): 758–770. doi: 10.1111/nph.14626.
- [32] LI Q, ZHAO M M, WANG N, et al. Water use strategies and drought intensity define the relative contributions of hydraulic failure and carbohydrate depletion during seedling mortality [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2020, 153: 106–118. doi: 10.1016/j.plaphy.2020.05.023.
- [33] WILEY E. Do carbon reserves increase tree survival during stress and following disturbance? [J]. *Curr Forestry Rep*, 2020, 6(1): 14–25. doi: 10.1007/s40725-019-00106-2.
- [34] KAUR H, MANNA M, THAKUR T, et al. Imperative role of sugar signaling and transport during drought stress responses in plants [J]. *Physiol Plant*, 2021, 171(4): 833–848. doi: 10.1111/pp.13364.
- [35] SKELTON R P, BRODRIBB T J, MCADAM S A M, et al. Gas exchange recovery following natural drought is rapid unless limited by loss of leaf hydraulic conductance: Evidence from an evergreen woodland [J]. *New Phytol*, 2017, 215(4): 1399–1412. doi: 10.1111/nph.14652.
- [36] QIU J X, CROW W T, WANG S, et al. Microwave-based soil moisture improves estimates of vegetation response to drought in China [J]. *Sci Total Environ*, 2022, 849: 157535. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.157535.
- [37] DUAN H L, HUANG G M, ZHOU S X, et al. Dry mass production,

- allocation patterns and water use efficiency of two conifers with different water use strategies under elevated $[CO_2]$, warming and drought conditions [J]. *Eur J For Res*, 2018, 137(5): 605–618. doi: 10.1007/s10342-018-1128-x.
- [38] TONG X J, MU Y M, ZHANG J S, et al. Water stress controls on carbon flux and water use efficiency in a warm-temperate mixed plantation [J]. *J Hydrol*, 2019, 571: 669–678. doi: 10.1016/j.jhydrol.2019.02.014.
- [39] QIN J, SI J H, JIA B, et al. Water use strategies of *Nitraria tangutorum* in the lake-basin region of the Badain Jaran Desert [J]. *Front Plant Sci*, 2023, 14: 1240656. doi: 10.3389/fpls.2023.1240656.
- [40] WANG W Z, MCDOWELL N G, LIU X H, et al. Contrasting growth responses of Qilian juniper (*Sabina przewalskii*) and Qinghai spruce (*Picea crassifolia*) to CO_2 fertilization despite common water-use efficiency increases at the northeastern Qinghai-Xizang Plateau [J]. *Tree Physiol*, 2021, 41(6): 992–1003. doi: 10.1093/treephys/tpaa169.
- [41] OPAZO I, PIMENTEL P, SALVATIERRA A, et al. Water stress tolerance is coordinated with water use capacity and growth under water deficit across six fruit tree species [J]. *Irrig Sci*, 2024, 42(3): 493–507. doi: 10.1007/s00271-024-00915-9.
- [42] WU C Y, PENG J, CIAIS P, et al. Increased drought effects on the phenology of autumn leaf senescence [J]. *Nat Clim Chang*, 2022, 12(10): 943–949. doi: 10.1038/s41558-022-01464-9.
- [43] GONZÁLEZ-REBELES G, MÉNDEZ-ALONZO R, PAZ H, et al. Leaf habit determines the hydraulic and resource-use strategies in tree saplings from the Sonoran Desert [J]. *Tree Physiol*, 2023, 43(2): 221–233. doi: 10.1093/treephys/tpac114.
- [44] MORENO M, SIMIONI G, COCHARD H, et al. Isohydrlicity and hydraulic isolation explain reduced hydraulic failure risk in an experimental tree species mixture [J]. *Plant Physiol*, 2024, 195(4): 2668–2682. doi: 10.1093/plphys/kiac239.
- [45] FÉRRIZ M, MARTIN-BENITO D, FERNÁNDEZ-DE-SIMÓN M B, et al. Functional phenotypic plasticity mediated by water stress and $[CO_2]$ explains differences in drought tolerance of two phylogenetically close conifers [J]. *Tree Physiol*, 2023, 43(6): 909–924. doi: 10.1093/treephys/tpad021.
- [46] LIU M, PIETZARKA U, MEYER M, et al. Annual shoot length of temperate broadleaf species responses to drought [J]. *Urban For Urban Green*, 2022, 73: 127592. doi: 10.1016/j.ufug.2022.127592.
- [47] YIN J J, BAUERLE T L. A global analysis of plant recovery performance from water stress [J]. *Oikos*, 2017, 126(10): 1377–1388. doi: 10.1111/oik.04534.
- [48] LEUSCHNER C, WEDDE P, LÜBBE T. The relation between pressure-volume curve traits and stomatal regulation of water potential in five temperate broadleaf tree species [J]. *Ann Forest Sci*, 2019, 76(2): 60. doi: 10.1007/s13595-019-0838-7.
- [49] ZIMMERMANN J, LINK R M, HAUCK M, et al. 60-year record of stem xylem anatomy and related hydraulic modification under increased summer drought in ring- and diffuse-porous temperate broad-leaved tree species [J]. *Trees*, 2021, 35(3): 919–937. doi: 10.1007/s00468-021-02090-2.
- [50] HU Y T, SUN Z H, ZENG Y L, et al. Tree-level stomatal regulation is more closely related to xylem hydraulic traits than to leaf photosynthetic traits across diverse tree species [J]. *Agric For Meteorol*, 2023, 329: 109291. doi: 10.1016/j.agrformet.2022.109291.
- [51] YI K, DRAGONI D, PHILLIPS R P, et al. Dynamics of stem water uptake among isohydric and anisohydric species experiencing a severe drought [J]. *Tree Physiol*, 2017, 37(10): 1379–1392. doi: 10.1093/treephys/tpw126.
- [52] RATZMANN G, MEINZER F C, TIETJEN B. Iso/anisohydry: Still a useful concept [J]. *Trends Plant Sci*, 2019, 24(3): 191–194. doi: 10.1016/j.tplants.2019.01.001.
- [53] EGEA G, NORTES P A, DOMINGO R, et al. Almond agronomic response to long-term deficit irrigation applied since orchard establishment [J]. *Irrig Sci*, 2013, 31(3): 445–454. doi: 10.1007/s00271-012-0322-8.
- [54] LEIGH A, SEVANTO S, CLOSE J D, et al. The influence of leaf size and shape on leaf thermal dynamics: Does theory hold up under natural conditions? [J]. *Plant Cell Environ*, 2017, 40(2): 237–248. doi: 10.1111/pce.12857.
- [55] BHUSAL N, LEE M, HAN A R, et al. Responses to drought stress in *Prunus sargentii* and *Larix kaempferi* seedlings using morphological and physiological parameters [J]. *For Ecol Manag*, 2020, 465: 118099. doi: 10.1016/j.foreco.2020.118099.
- [56] CHEN Z C, LIU S R, LU H B, et al. Interaction of stomatal behaviour and vulnerability to xylem cavitation determines the drought response of three temperate tree species [J]. *AoB Plants*, 2019, 11(5): plz058. doi: 10.1093/aobpla/plz058.
- [57] PIPER F I, FAJARDO A. Carbon dynamics of *Acer pseudoplatanus* seedlings under drought and complete darkness [J]. *Tree Physiol*, 2016, 36(11): 1400–1408. doi: 10.1093/treephys/tpw063.
- [58] KANNENBERG S A, NOVICK K A, PHILLIPS R P. Anisohydric behavior linked to persistent hydraulic damage and delayed drought recovery across seven North American tree species [J]. *New Phytol*, 2019, 222(4): 1862–1872. doi: 10.1111/nph.15699.
- [59] KEENAN T F, HOLLINGER D Y, BOHRER G, et al. Increase in

- forest water-use efficiency as atmospheric carbon dioxide concentrations rise [J]. *Nature*, 2013, 499(7458): 324–327. doi: 10.1038/nature12291.
- [60] KIRSCHBAUM M U F, LAMBIE S M. Re-analysis of plant CO₂ responses during the exponential growth phase: Interactions with light, temperature, nutrients and water availability [J]. *Funct Plant Biol*, 2015, 42(10): 989–1000. doi: 10.1071/FP15103.
- [61] WANG N, GAO G Q, WANG Y, et al. Coordinated responses of leaf and absorptive root traits under elevated CO₂ concentration in temperate woody and herbaceous species [J]. *Environ Exp Bot*, 2020, 179: 104199. doi: 10.1016/j.envexpbot.2020.104199.
- [62] SCHIMMEL D, STEPHENS B B, FISHER J B. Effect of increasing CO₂ on the terrestrial carbon cycle [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112(2): 436–441. doi: 10.1073/pnas.1407302112.
- [63] MURPHY B K, WAY D A. Warming and elevated CO₂ alter tamarack C fluxes, growth and mortality: Evidence for heat stress-related C starvation in the absence of water stress [J]. *Tree Physiol*, 2021, 41(12): 2341–2358. doi: 10.1093/treephys/tpab077.
- [64] DUAN H L, O'GRADY A P, DUURSMA R A, et al. Drought responses of two gymnosperm species with contrasting stomatal regulation strategies under elevated [CO₂] and temperature [J]. *Tree Physiol*, 2015, 35(7): 756–770. doi: 10.1093/treephys/tpv047.
- [65] PENHA D, BRUM M, ALVES L F, et al. Preserving isohydricity: Vertical environmental variability explains Amazon forest water-use strategies [J]. *Tree Physiol*, 2024, 44(8): tpae088.
- [66] FARALLI M, BONTEMPO L, BIANCHEDI P L, et al. Natural variation in stomatal dynamics drives divergence in heat stress tolerance and contributes to seasonal intrinsic water-use efficiency in *Vitis vinifera* (subsp. *sativa* and *sylvestris*) [J]. *J Exp Bot*, 2022, 73(10): 3238–3250. doi: 10.1093/jxb/erab552.
- [67] DRAKE P L, CALLOW N J, LEOPOLD M, et al. Thermal imagery of woodland tree canopies provides new insights into drought-induced tree mortality [J]. *Sci Total Environ*, 2022, 834: 155395. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.155395.
- [68] WANG F, ZHANG J Z, FONTI P, et al. Effects of site aridity and species on stand transpiration in high-elevation dryland ecosystems [J]. *J Hydrol*, 2024, 630: 130662. doi: 10.1016/j.jhydrol.2024.130662.
- [69] MASSMANN A, GENTINE P, LIN C J. When does vapor pressure deficit drive or reduce evapotranspiration? [J]. *J Adv Model Earth Syst*, 2019, 11(10): 3305–3320. doi: 10.1029/2019MS001790.
- [70] WANG F, ZHANG F, GOU X H, et al. Seasonal variations in leaf-level photosynthesis and water use efficiency of three isohydric to anisohydric conifers on the Qinghai-Xizang Plateau [J]. *Agric For Meteorol*, 2021, 308–309: 108581. doi: 10.1016/j.agrformet.2021.108581.
- [71] JARVI M P, BURTON A J. Acclimation and soil moisture constrain sugar maple root respiration in experimentally warmed soil [J]. *Tree Physiol*, 2013, 33(9): 949–959. doi: 10.1093/treephys/tp068.
- [72] COLLINS A R, BURTON A J, CAVALERI M A. Effects of experimental soil warming and water addition on the transpiration of mature sugar maple [J]. *Ecosystems*, 2018, 21(1): 98–111. doi: 10.1007/s10021-017-0137-9.
- [73] HU W T, BACHOFEN C, LI Y Q, et al. Soil warming alters tree water use and canopy stomatal conductance in a mixed subtropical forest [J]. *Agric For Meteorol*, 2024, 353: 110073. doi: 10.1016/j.agrformet.2024.110073.
- [74] COLLINS A D, RYAN M G, ADAMS H D, et al. Foliar respiration is related to photosynthetic, growth and carbohydrate response to experimental drought and elevated temperature [J]. *Plant, Cell Environ*, 2021, 44(12): 3623–3635. doi: 10.1111/pce.14183.
- [75] NAKAD M, SEVANTO S, DOMEK J C, et al. Linking the water and carbon economies of plants in a drying and warming climate [J]. *Curr For Rep*, 2023, 9(6): 383–400. doi: 10.1007/s40725-023-00202-4.
- [76] KUNRATH T R, LEMAIRE G, SADRAS V O, et al. Water use efficiency in perennial forage species: Interactions between nitrogen nutrition and water deficit [J]. *Field Crops Res*, 2018, 222: 1–11. doi: 10.1016/j.fcr.2018.02.031.
- [77] ZHANG T, LIANG X Y, YE Q, et al. Leaf hydraulic acclimation to nitrogen addition of two dominant tree species in a subtropical forest [J]. *Sci Total Environ*, 2021, 771: 145415. doi: 10.1016/j.scitotenv.2021.145415.
- [78] ZHAO Z, ZHAO P, ZHANG Z Z, et al. Enhanced isohydric behavior decoupled the whole-tree sap flux response to leaf transpiration under nitrogen addition in a subtropical forest [J]. *Forests*, 2022, 13(11): 1847. doi: 10.3390/f13111847.
- [79] JIN Y, WANG C K, ZHOU Z H, et al. Leaf hydraulic traits of larch and ash trees in response to long-term nitrogen addition in northeastern China [J]. *J Plant Ecol*, 2021, 14(6): 1105–1114. doi: 10.1093/jpe/rta054.
- [80] CHEN J F. Adaptive characters of *Elaeocarpus glabripetalus* under simulated nitrogen deposition and cadmium stress [D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2020. [陈景峰. 模拟氮沉降和镉胁迫条件下秃瓣杜英的适应性特征 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2020. doi: 10.27756/d.cnki.gzjlx.2020.000110.]