

植物水分生理研究中的压力-容积测定 技术几个关键问题*

杨 柳 孙慧珍**

(东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040)

摘 要 传统的压力-容积(pressure-volume, PV)技术是通过测定植物组织细胞从吸水饱和状态直至膨压消失的失水全过程中水势与相对含水率,并建立两者之间的关系,从而获得其他方法难以获取的植物水分生理参数(如:质壁分离渗透势、饱和渗透势、质壁分离相对含水量、细胞弹性模量)。这些参数与植物耐旱性密切相关,反映植物组织在干旱早期维持功能的能力,因而使该技术在揭示树木因水力衰竭而死亡的生理机制中发挥重要作用。然而,该技术在试验材料预处理、测定、计算方法等关键步骤上尚存在问题。为此,本文针对这些潜在问题,结合中国应用研究现状,对 PV 技术进行综述,并提出相应的建议。

关键词 压力-容积技术; 水分参数; 水分胁迫; 关键问题

中图分类号 S948 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2014)1-0229-06

Key procedures of pressure-volume technique in plant water physiology. YANG Liu, SUN Hui-zhen** (Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(1): 229–234.

Abstract: Classic pressure-volume (PV) technique measures water potential and relative water content of plant tissues during the whole process from water saturation to turgor loss and establishes their relationships. Based on these relationships, PV technique has been used to derive such plant water relation parameters as osmotic potential at turgor loss, osmotic potential at full turgor, relative water content at turgor loss, bulk modulus of elasticity, which are difficult to obtain with substitute methods. Because these parameters are strongly associated with plant resistance to drought, the technique will play an important role in understanding physiological mechanisms of drought-induced tree mortality. However, there are still some inconsistent procedures in its implementing process, such as pre-rehydration, parameter measurement and calculations. This paper reviews the application of the PV technique by focusing on these inconsistent issues and provides suggestions on appropriate use of the technique in studies of plant water relations.

Key words: pressure-volume technique; water relation parameters; water stress; key procedures.

经典的压力-容积(pressure-volume, PV)技术以植物组织细胞从吸水饱和状态直至膨压消失以后失水的全过程为基础,通过水势与相对含水率间的关系获得水分参数。Bartlett 等(2012)通过对全球 317 个物种,72 项实验整合分析,表明压力-容积技术得到质壁分离渗透势(π_{lp})、饱和渗透势(π_0)、质壁分

离相对含水量(RWC_{lp})、细胞弹性模量(ε)等参数与植物耐旱性密切相关,反映了大部分植物组织在干旱早期的维持功能能力,成为研究树木死亡生理机制——水力衰竭的基础方法之一(Choat *et al.*, 2012)。

纵观中外相关文献,研究者运用该技术时,试验材料是否吸水、饱和吸水时间、试验方法的选择及相关水分参数的计算方法等关键问题均存在不同观点。本文针对以上主要问题综合评述,旨在为相关

* 国家“十二五”科技支撑项目(2011BAD37B01)和国家自然科学基金项目(31300507)资助。

** 通讯作者 E-mail: sunhz-cf@nefu.edu.cn

收稿日期: 2013-07-07 接受日期: 2013-09-09

研究提供参考。

1 试验材料与预处理方法

绝大部分研究者在制作植物 PV 曲线之前,在黑暗处或冰箱中将根清洗干净的幼苗放入装水容器(Ritchie & Shula,1984)、整株浇水(Suárez & Sobrado,2000)、枝条末端插入有水的封口容器(Tyree *et al.*,1978;Jane & Green,1983;Otieno *et al.*,2006)或低压向组织注水(Cheung *et al.*,1975)使其人为吸水。从吸水材料上剪下一片或几片叶子做 PV 曲线(Sinclair & Venables,1983)。当叶片太小或韧皮部分油脂干扰末端观测时,可用整个枝条代替叶片(Colombo,1987;Otieno *et al.*,2006)。Neufeld 和 Teskey(1986)分别以火炬松(*Pinus taeda*)的针叶、未处理小枝、摘除针叶 50% 的小枝、摘除针叶 90% 的小枝和无叶小枝为实验材料,研究枝条叶量对测定结果影响。表明叶量减少导致质外体含水量降低,而对 π_{up} 和 π_o 影响很小;若枝条相对叶量变化较小时,可用小枝代替叶片进行测定。

根据研究目的,可在黎明前、中午或傍晚取样。但试验材料吸水时间短则 1~6 h(Cheung *et al.*,1975;Mitchell *et al.*,2008),长则 12~24 h(Torrecillas *et al.*,1996;Gucci *et al.*,1997;Pardossi *et al.*,1998;Otieno *et al.*,2006;Baltzer *et al.*,2008;Yan *et al.*,2013)或几天(Karlic & Richter,1979;Clayton-Greene,1983;Jane & Green,1983;Zobel,1996)。一些研究者证实,样品吸水时间长短对结果并无影响。如 Karlic 和 Richter(1979)发现,吸水时间分别为 68 h 和 18 h 的同一树种叶片 PV 曲线结果差异不显著;Clayton-Greene(1983)得到 3 种植物枝条泡水 3 d 后与储存 3~5 d 和 1~2 d 的实验结果相同。不同生境不同生物学特性的 12 种针阔叶树吸水时间均为 15~18 h,外加 24 h 也并没有改变结果(Zobel,1996)。相反,一些研究结果随着吸水时间(<24 h)变化而变化(Evans *et al.*,1990;Kubiske & Abrams,1991a,b)。如三齿蒿(*Artemisia tridentata*)PV 曲线结果随着吸水时间(0、1.5、3、6、24 h)增加, π_{up} 、 RWC_{up} 和 ε 增大,饱和膨压减小, π_o 随吸水时间发生改变,却无明显规律;共质体含水量在不同吸水时间内差异不显著(Evans *et al.*,1990)。

自然或人为吸水违反了植物组织质外体含水量稳定的要求(Tyree & Hammel,1972),明显改变 PV 关系,产生高原效应(Parker & Pallardy,1987;Eamus

& Narayan 1990;Kubiske & Abrams,1991a,b)。高原效应(plateau effect)也即随着植物组织相对含水量的变化,降低了 PV 曲线有膨压部分的斜率。Parker 和 Pallardy(1987)对白栎(*Quercus alba*)幼苗进行整株浇水、叶吸水、枝条吸水后分别取叶、枝条测定 PV 曲线。表明吸水的叶片和枝条 PV 曲线在-0.35 MPa 内的数据出现高原效应。其他研究也证实,橄榄(*Olea europaea*)、美国红橡树(*Quercus rubra*)等植物叶片分别在-0.5 和-0.9 MPa 内的数据受到高原效应影响(Kubiske & Abrams,1991a,b;Dichio *et al.*,2003)。

人为吸水对耐旱耐寒植物会产生明显的高原效应。如干早期 3 种灌木吸水后出现异常高的渗透势(Bowman & Roberts,1985a)。Meinzer 等(1986)也证实,不同季节的 1.5~2.0 m 石碳酸灌木(*Larrea tridentata*)未吸水比吸水一晚枝条 π_{up} 低,最大差值达 3.0 MPa,一般差别在 1.5~2.0 MPa 之间。未吸水与已吸水枝条 π_o 相似,但吸水枝条 ε 低。Kubiske 和 Abrams(1991a)也发现,美国宾夕法尼亚中部的耐旱矮栎(*Q. ilicifolia*)和冬青叶栎(*Q. prinus*)幼树叶片吸水 12 h 和 24 h 后, π_o 和 π_{up} 升高 0.4~0.6 MPa,尤其在生长季末期干旱时,还伴随着共质体溶质的丢失;相反,中生红橡树(*Q. rubra*)和美国白蜡(*Fraxinus americana*)渗透势参数并未随着吸水时间的变化而明显偏移。该研究证实,吸水导致非干旱区木本植物水分参数的偏移,且这种偏移幅度随着物种耐旱程度和干旱条件而增大。Yan 等(2013)也证实,我国黄土高原干旱和半干旱地区八种木本植物未吸水材料直接测定 PV 曲线所得的参数值更准确。

高原效应可能是由于吸水时间(Kubiske & Abrams,1991a,b)、水分填满细胞间隙(Jane & Green,1983;Ritchie & Shula,1984)、植物组织人为吸收了过多质外体水(Parker & Pallardy,1987;Kubiske & Abrams,1991a,b)或组织性质发生变化如高膨压下细胞壁的伸长(Meinzer *et al.*,1986)和代谢物质或溶质的再分配(Evans *et al.*,1990;Kubiske & Abram,1991a)等因素造成。这就掩盖了植物水分参数日变化、季节动态及对胁迫响应模式差异(Eamus & Narayan,1990;Kubiske & Abrams,1991a,b)。为了避免出现以上问题,部分研究者使用未吸水材料(Bowman & Roberts,1985a,b;Meinzer *et al.*,1986)。未吸水材料的饱和鲜重通过 PV 曲线的线性回归部分推求(Gucci *et al.*,1997)。

2 PV 曲线获得方法

通过压力室测定 PV 曲线主要有 Hammel 法—收集称量每一平衡压的挤压水 (Clayton-Greene, 1983; Sinclair & Venables, 1983; Pardossi *et al.*, 1998) 和 Richards 法—在每一平衡压的前后, 称重枝条或叶片 (Torrecillas *et al.*, 1996; Gucci *et al.*, 1997; Suárez & Sobrado, 2000; Creus *et al.*, 2004; Otieno *et al.*, 2006)。Colombo (1987) 采用 30 个黑云杉 (*P. mariana*) 枝条制成一个曲线, 对 Richards 法进行了改良, 即综合法 (CM)。有些研究者直接使用快捷的 Richards 方法代替经典的 Hammel 方法 (Karlic & Richter, 1983)。Ritchie 和 Roden (1985) 对比 Hammel 法和 Richards 法测定花旗松 (*Pseudotsuga menziesii*) 幼苗枝条和树根 PV 曲线, 得到 Hammel 法的 π_o 和 π_{lp} 比 Richards 法低; Richards 方法不能测出幼苗在干旱胁迫下的渗透调节而 Hammel 法可以。Torrecillas 等 (1996) 采用 Richards 法测得两个品种杏树的 π_o 和 π_{lp} 与文献相比也偏高。Creus 等 (2004) 得到干旱条件下接种菌根的小麦 π_{lp} 不受有无菌根和干旱的影响, 但 π_o 下降, 这可能与采用自然条件下失水实验材料的 Richards 方法有关。

以上 2 种方法测定 PV 曲线过程中均有水分损失。Clayton-Greene (1983) 采用 Hammel 加压法研究柱状澳洲柏 (*Callitris columellaris*)、蜜味桉 (*Eucalyptus melliodora*) 及小果桉 (*Eucalyptus microcarpa*) 3 种植物抗旱性, 表明 3 种植物样品测定后的鲜重与预估值 (初始鲜重—挤出水重量) 差别均在 5% 以内, 因此计算时可忽略不计。而 Sinclair 和 Venables (1983) 发现, 尽管压力室内覆盖湿润纸, 每次收集的水分总比叶片失重少 2% ~ 12%。Gross 和 Koch (1991) 也发现, 挪威云杉 (*Picea abies*) 挤压水分总比枝条放入压力室前后的实际水分损失量低。这种差异可能由叶片在压力室内蒸腾或露在外面的叶柄失水造成。但误差不超过充分吸水枝条水分总损失量的 15% (Ritchie & Shula, 1984; Gross & Pliant-Nguyen, 1987)。且这个误差可通过样品测试前后和水分收集器中水分的差值来校正各个测点的失水量值。

高等植物可用压力室获得 PV 曲线。而对于苔藓、地衣, 许多研究者使用热电偶湿度计 (thermocouple psychrometer) 测定。如, Beckett (1997) 测定一系列变水植物膨压和相对含水量之间的关系, 发现几

种植物在一定的相对含水量时, 膨压降到了 -0.3 MPa。负膨压的出现, 表明植物细胞 ε 高, 意味着细胞壁坚硬。而 Willigen 等 (2001) 使用湿度计露点法测定耐旱被子植物宁达画眉草 (*Eragrostis nindensis*)、威尔姆斯杯柱玄参 (*Craterostigma wilmsii*) 在相对含水量 70% ~ 25% 时的水势高于冻融组织直接测定值。解剖结果显示, 这两种植物细胞壁折叠可防止负膨压的出现, 意味着植物细胞并不存在负膨压。

压力室与其他方法测定结果通常不一致。如 Suárez 和 Sobrado (2000) 采用压力室测定幼苗在 0、8‰、20‰ 和 32‰ 盐度下的 π_o 比露点湿度计的值要低。Meinzer 等 (1986) 也证实通过压力室法测定石碳酸灌木 (*Larrea tridentata*) 的 π_o 比热电偶湿度计值要低。而 Kikuta 等 (1985) 采用叶片湿度计 (leaf hygrometer) 和压力室测定灌木英国山楂 (*Crataegus monogyna*)、欧洲绣球 (*Viburnum opulus*)、乔木欧洲山杨 (*Populus tremula*) 和草本硬粒小麦 (*Triticum durum*) 的 PV 曲线。结果显示两者具有很好的一致性, 线性回归的截距和斜率差异不显著。Callister 等 (2006) 以压力室为基准, 分别采用 ES 测定法 (osmometry of expressed sap)、HWE 测定法 (osmometry of hot water extraction) 和热电偶测湿法 (thermocouple hygrometry) 对比研究了 3 种旱生和 2 种中生植物叶片渗透势。结果表明, 虽然以上方法测定结果不相等, 但具有很好的相关性 ($R^2 = 0.82 \sim 0.90$)。ES 测定法和压力室法测定结果较一致, 认为是大范围测定叶片渗透势的适宜方法。大部分研究人员把这归咎于压力室技术的内在误差 (Ritchie & Hinkley 1975; Talbot *et al.*, 1975) 或 PV 曲线推算的质外体含水量不准确 (Suárez & Sobrado, 2000)。然而, 湿度计法的准确性由叶片大小、几何形状的差别 (Talbot *et al.*, 1975) 及大分子物质是否被压出 (Suárez & Sobrado, 2000) 几个重要因素决定。

3 PV 曲线水分参数计算方法

采用 PV 技术计算各项水分参数的关键在于确定质壁分离点 (Tyree *et al.*, 1978; Tyree & Richter, 1981)。Pardossi 等 (1998) 采用线性方程得到芹菜在 NaCl 长期胁迫及释放后的 π_o 和共质体水量, 并指出线性方程和曲线部分的交点为 π_{lp} 和 RWC_{lp} , 但没有说明如何确定该点。Jane 和 Green (1983) 则通过 Gauss-Newton 非线性最小平方法 (least squares

method) 拟合所有数据的单个曲线来计算 ε 和 π_{up} , 而不需要确定质壁分离点。但该研究未与确定质壁分离点计算的各参数进行对比分析。

由于人为确定质壁分离点的随意性导致二次回归和 ε 计算误差 (Colombo, 1987)。大部分研究者采用后三点测定数据进行线性回归, 并逐渐增加测点, 当线性回归决定系数达到最大时, 依据该线性方程计算 π_0 和共质体水量; 曲线部分和直线部分的交点是 π_{up} 和 RWC_{up} (Torrecillas *et al.*, 1996; Creus *et al.*, 2004; Mitchell *et al.*, 2008)。

4 PV 技术在中国的应用

在中国知网“文章全部分类”下以“PV 曲线”、“耐旱性”、“抗旱性”、“水分参数”、“水分关系”等关键词检索, 这方面中文文献不足百篇。研究内容主要集中在以下 3 个方面:

其一为植物水分关系。主要集中在干旱区 (李小军等, 2007; 周健华等, 2009) 和半干旱区 (李洪建等, 2000; 安锋等, 2006), 也有湿润区 (张文辉等, 2001) 种间、种内 (李庆梅和徐化成, 1992; 施积炎等, 2004) 及水分胁迫梯度下 (孙志虎和王庆成, 2003) 不同植物类群水分生理适应策略。以上实验材料取样多在日出前, 也有下午 (李向义等, 2004) 或傍晚 (冯玉龙等, 1998), 试验材料均置于阴暗高湿环境下饱和吸水。除了安锋等 (2006)、李向义等 (2004) 实验材料吸水时间以小枝水势恢复到近饱和状态的 -0.1 MPa 和 -0.2 MPa 为标准, 李小军等 (2007)、温国胜等 (2004) 和张文辉等 (2001) 吸水时间分别为 48、12 ~ 15 和 12 h 之外, 其他吸水时间均为 24 h。除了刘建伟等 (1994)、冯金朝 (1995) 等少数人使用 Richards 法外, 大多数研究者使用压力室, 通过 Hammel 逐步升压法测定。

其二涉及有关概念及方法运用。如, 王万里 (1984) 对 PV 技术的基本原理、测定方法及绘制 PV 曲线等方面做了较为详细的综述。沈繁宜等 (1995) 对 PV 曲线分析方法进行了进一步的讨论。李向义与张希明 (2001) 探讨了 PV 曲线共质体水、质外体水的概念理解与解释。马瑞昆等 (1990) 对国产压力室的密封系统、样品处理及 PV 曲线数据获取等方面进行了改进。郭连生 (1992) 得到 Hammel 法测定 PV 曲线时, 不控温与控温所得结果相似。

其三为有关参数计算, 主要集中在质壁分离点

确定及 ε 计算。大多数研究者根据图解法得到 π_{up} 和 RWC_{up} 。李俊辉等 (2012) 应用美国加州大学 Schultzer (1985) 编制的 PV 曲线软件包, 用切线法求解质壁分离点及其他参数。为了避免人为确定质壁分离点所造成的误差, 李洪建等 (2004)、何兴东等 (2006) 分别采用 SigmaPlot 软件和数学求解法计算质壁分离点的坐标值。以上两种方法简单、快速, 便于实际应用。

值得指出的是, 目前有关 ε 计算方法很多。沈繁宜和李吉跃 (1994) 总结了以往几种植物组织 ε 的计算方法, 并推导出采用渗透压或摩尔浓度计算 ε 的公式, 并认为新公式较为准确。李岩等 (1996) 根据多年实验, 总结出使用相对含水量与膨压的常用对数的回归系数来判定细胞壁弹性大小和弹性调节能力。

5 结 语

大量的实验表明, PV 技术解决了植物组织内部水分参数的测定问题, 能够阐明植物水分状况方面的多种问题, 通过相应指标的变化规律及相互关系, 认识树木的水分生理生态特点。但从运用上看, 还需注意以下问题:

(1) 吸水及饱和吸水时间。应根据研究目的, 确定试验材料是否吸水及饱和吸水时间。若研究干旱半干旱区, 或湿润区水分胁迫的植物水分关系, 要注意试验材料能否进行吸水处理。这种情况下, 建议研究者做预试验, 对比未吸水及吸水材料结果, 分析吸水处理是否改变了 PV 曲线。而在湿润区, 需确定植物饱和吸水时间。不同立地条件不同生长期的物种吸水饱和时间一般为 1 ~ 24 h 或 24 h 以上。因此, 试验材料进行预处理时, 最好通过测定其水势 ($> -0.2 \text{ MPa}$) 来确定实验材料是否达到饱和。

(2) 测定方法及仪器的确定。Kikuta 等 (1985) 指出, 没有理论或实际原因把某种方法认定为标准方法, 而另一种方法需要校正。建议方法的选择应按试验材料及研究目的来决定。

(3) PV 曲线各参数的计算方法。如对同一组 PV 曲线测定数据, 以不同方式做图, 得到的 π_0 、 π_{up} 等重要参数结果有所不同。再如查阅多份资料 ε 的计算方法也各不相同, 大多数人以计算 ε_{max} 来评价植物的细胞壁弹性大小, 但此指标只能表示某一特定组织水分状况下的细胞壁弹性。因此, 研究者还需尽可能运用数学方法, 注意参数之间的联系及其

生态学意义,进行多方面综合深入分析。

参考文献

- 安 锋,蔡 靖,姜在民,等. 2006. 八种木本植物木质部栓塞恢复特性及其与 PV 曲线水分参数的关系. 西北农林科技大学学报(自然科学版), **34**(1): 38-44.
- 冯金朝. 1995. 沙生植物水分特征曲线及水分关系的初步研究. 中国沙漠, **15**(3): 222-226.
- 冯玉龙,王文章,敖 红. 1998. 长白落叶松和樟子松等五种树种抗旱性的比较. 东北林业大学学报, **26**(6): 16-20.
- 郭连生. 1992. 温度对压力-容积分析和对植物组织吸水影响的研究. 应用生态学报, **3**(4): 302-307.
- 何兴东,丛培芳,高玉葆,等. 2006. 利用压力-容积曲线研究四种草本植物的抗旱性. 南开大学学报(自然科学版), **39**(3): 16-22.
- 李洪建,柴宝峰,王孟本. 2000. 北京杨水分生理生态特性研究. 生态学报, **20**(3): 417-422.
- 李洪建,狄晓艳,陈建文,等. 2004. 一种用 SigmaPlot 求 PV 曲线水分参数 Ψ_{ip} 的方法. 植物研究, **24**(1): 71-75.
- 李俊辉,李秧秧,赵丽敏,等. 2012. 立地条件和树龄对刺槐和小叶杨叶水力性状及抗旱性的影响. 应用生态学报, **23**(9): 2397-2403.
- 李庆梅,徐化成. 1992. 油松 PV 曲线主要水分参数随季节和种源的变化. 植物生态学与地植物学学报, **16**(4): 326-335.
- 李向义,张希明. 2001. 对压力-容积参数共质体水和质外体水概念的刍议. 植物生理学通讯, **37**(6): 545-546.
- 李向义,张希明,何兴元,等. 2004. 沙漠-绿洲过渡带四种多年生植物水分关系特征. 生态学报, **24**(6): 1164-1171.
- 李小军,谭会娟,张志山,等. 2007. 油蒿不同部位水分关系研究. 中国沙漠, **27**(3): 448-454.
- 李 岩,李德全,潘海春,等. 1996. PV 技术在研究细胞壁弹性调节上的应用. 植物生理学通讯, **32**(3): 201-203.
- 刘建伟,刘雅荣,王世绩. 1994. PV 技术的计算机处理及其在树木水份关系研究中的应用. 生态学杂志, **13**(1): 60-63.
- 马瑞昆,蹇家利, Richter H. 1990. PV 曲线压力室技术的改进. 植物生理学通讯, **26**(4): 65-67.
- 沈繁宜,李吉跃. 1994. 植物叶组织弹性模量新的计算方法. 北京林业大学学报, **16**(1): 35-39.
- 沈繁宜,康惠宁,李吉跃. 1995. 对 PV 曲线分析方法的进一步探讨. 植物生理学通讯, **31**(4): 286-289.
- 施积炎,丁贵杰,袁小凤. 2004. 不同家系马尾松苗木水分参数的研究. 林业科学, **40**(3): 51-55.
- 孙志虎,王庆成. 2003. 应用 PV 技术对北方 4 种阔叶树抗旱性的研究. 林业科学, **39**(2): 33-38.
- 王万里. 1984. 压力室(Pressure Chamber)在植物水分状况研究中的应用. 植物生理学通讯, **20**(3): 52-57.
- 温国胜,张国盛,吉川贤. 2004. 干旱胁迫对臭柏水分特性的影响. 林业科学, **40**(5): 84-87.
- 张文辉,孙海芹,赵则海,等. 2001. 北京东灵山辽东栎林优势植物水分适应特性. 植物生态学报, **25**(4): 438-443.
- 周健华,王迎春,石松利. 2009. 长叶红砂主要水分参数随季节和生境的变化. 应用生态学报, **20**(11): 2624-2631.
- Baltzer JL, Davies SJ, Bunyavejchewin S, et al. 2008. The role of desiccation tolerance in determining tree species distributions along the Malay-Thai Peninsula. *Functional Ecology*, **22**: 221-231.
- Bartlett MK, Scoffoni C, Sack L. 2012. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis. *Ecology Letters*, **15**: 393-405.
- Beckett RP. 1997. Pressure-volume analysis of a range of poikilohydric plants implies the existence of negative turgor in vegetative cells. *Annals of Botany*, **79**: 145-152.
- Bowman WD, Roberts SW. 1985a. Seasonal and diurnal water relations adjustments in three evergreen chaparral shrubs. *Ecology*, **66**: 738-742.
- Bowman WD, Roberts SW. 1985b. Seasonal changes in tissue elasticity in chaparral shrubs. *Physiologia Plantarum*, **65**: 233-236.
- Callister AN, Arndt SK, Adams MA. 2006. Comparison of four methods for measuring osmotic potential of tree leaves. *Physiologia Plantarum*, **127**: 383-392.
- Cheung YNS, Tyree MT, Dainty J. 1975. Water relations parameters on single leaves obtained in a pressure bomb and some ecological interpretations. *Canadian Journal of Botany*, **53**: 1342-1346.
- Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, et al. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, **491**: 752-755.
- Clayton-Greene KA. 1983. The tissue water relationships of *Callitris columellaris*, *Eucalyptus melliodora* and *Eucalyptus microcarpa* investigated using the pressure-volume technique. *Oecologia*, **57**: 368-373.
- Colombo SJ. 1987. Changes in osmotic potential, cell elasticity, and turgor relationships of 2nd-year black spruce container seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, **17**: 365-369.
- Creus CM, Sueldo RJ, Barassi CA. 2004. Water relations and yield in *Azospirillum*-inoculated wheat exposed to drought in the field. *Canadian Journal of Botany*, **82**: 273-281.
- Dichio B, Xiloyannis C, Angelopoulos K, et al. 2003. Drought-induced variations of water relations parameters in *Olea europaea*. *Plant and Soil*, **257**: 381-389.
- Eamus D, Narayan A. 1990. A pressure-volume analysis of *Solanum melongena* leaves. *Journal of Experimental Botany*, **41**: 661-668.
- Evans RD, Black RA, Link SO. 1990. Rehydration-induced changes in pressure-volume relationships of *Artemisia tridentata* Nutt. ssp. *tridentata*. *Plant, Cell & Environment*, **13**: 455-461.
- Gross K, Koch W. 1991. Water relations of *Picea abies*. I. Comparison of water relations parameters of spruce shoots examined at the end of the vegetation period and in winter. *Physiologia Plantarum*, **83**: 290-295.
- Gross K, Pliant-Nguyen T. 1987. Pressure-volume analyses on shoots of *Picea abies* and leaves of *Coffea liberica* at various temperatures. *Physiologia Plantarum*, **70**: 189-195.
- Gucci R, Lombardini L, Tattini M. 1997. Analysis of leaf water

- relations in leaves of two olive (*Olea europaea*) cultivars differing in tolerance to salinity. *Tree Physiology*, **17**: 13–21.
- Jane GT, Green TGA. 1983. Utilisation of pressure-volume techniques and non-linear least squares analysis to investigate site induced stress in evergreen trees. *Oecologia*, **57**: 380–390.
- Karlic H, Richter H. 1979. Storage of detached leaves and twigs without changes in water potential. *New Phytologist*, **83**: 379–384.
- Karlic H, Richter H. 1983. Developmental effects on leaf water relations of two evergreen shrubs (*Prunus laurocerasus* L. and *Ilex aquifolium* L.). *Flora*, **173**: 143–150.
- Kikuta SB, Kyriakopoulos E, Richter H. 1985. Leaf hygrometer *v.* pressure chamber: A comparison of pressure-volume curve data obtained on single leaves by alternating measurements. *Plant, Cell & Environment*, **8**: 363–367.
- Kubiske ME, Abrams MD. 1991a. Rehydration effects on pressure-volume relationships in four temperate woody species: Variability with site, time of season and drought conditions. *Oecologia*, **85**: 537–542.
- Kubiske ME, Abrams MD. 1991b. Seasonal, diurnal and rehydration-induced variation of pressure-volume relationships in *Pseudotsuga menziesii*. *Physiologia Plantarum*, **83**: 107–116.
- Meinzer FC, Rundel PW, Sharifi MR, *et al.* 1986. Turgor and osmotic relations of the desert shrub *Larrea tridentata*. *Plant, Cell & Environment*, **9**: 467–475.
- Mitchell PJ, Veneklaas EJ, Lambers H, *et al.* 2008. Leaf water relations during summer water deficit: Differential responses in turgor maintenance and variation in leaf structure among different plant communities in southwestern Australia. *Plant, Cell & Environment*, **31**: 1791–1802.
- Neufeld HS, Teskey RO. 1986. Variation in the amount of foliage on woody shoots and its effects on water relations parameters derived from pressure-volume curves. *Canadian Journal of Forest Research*, **16**: 239–243.
- Otieno DO, Kurz-Besson C, Liu J, *et al.* 2006. Seasonal variations in soil and plant water status in a *Quercus suber* L. stand: Roots as determinants of tree productivity and survival in the Mediterranean-type ecosystem. *Plant and Soil*, **283**: 119–135.
- Pardossi A, Malorgio F, Oriolo D, *et al.* 1998. Water relations and osmotic adjustment in *Apium graveolens* during long-term NaCl stress and subsequent relief. *Physiologia Plantarum*, **102**: 369–376.
- Parker WC, Pallardy SG. 1987. The influence of resaturation method and tissue type on pressure-volume analysis of *Quercus alba* L. seedlings. *Journal of Experimental Botany*, **38**: 535–549.
- Ritchie GA, Hinckley TM. 1975. The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Advances in Ecological Research*, **9**: 165–254.
- Ritchie GA, Roden JR. 1985. Comparison between two methods of generating pressure-volume curves. *Plant, Cell & Environment*, **8**: 49–53.
- Ritchie GA, Shula RG. 1984. Seasonal changes of tissue-water relations in shoots and root systems of Douglas-fir seedlings. *Forest Science*, **30**: 538–548.
- Schulte PJ, Hinckley TM. 1985. A comparison of pressure-volume curve data analysis techniques. *Journal of Experimental Botany*, **36**: 1590–1602.
- Sinclair R, Venables WN. 1983. An alternative method for analyzing pressure-volume curves produced with the pressure chamber. *Plant, Cell & Environment*, **6**: 211–217.
- Suárez N, Sobrado MA. 2000. Adjustments in leaf water relations of mangrove (*Avicennia germinans*) seedlings grown in a salinity gradient. *Tree Physiology*, **20**: 277–282.
- Talbot AJB, Tyree MT, Dainty J. 1975. Some notes concerning the measurement of water potentials of leaf tissue with specific reference to *Tsuga canadensis* and *Picea abies*. *Canadian Journal of Botany*, **53**: 784–788.
- Torreillas A, Alarcón JJ, Domingo R, *et al.* 1996. Strategies for drought resistance in leaves of two almond cultivars. *Plant Science*, **118**: 135–143.
- Tyree MT, MacGregor ME, Petrov A, *et al.* 1978. A comparison of systematic errors between the Richards and Hammel methods of measuring tissue water relations parameters. *Canadian Journal of Botany*, **56**: 2153–2161.
- Tyree MT, Richter H. 1981. Alternative methods of analyzing water potential isotherms: Some cautions and clarifications. I. The impact of non-ideality and of some experimental errors. *Journal of Experimental Botany*, **32**: 643–653.
- Tyree MT, Hammel HT. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *Journal of Experimental Botany*, **23**: 267–282.
- Willigen VC, Farrant JM, Pammenter NW. 2001. Anomalous pressure volume curves of resurrection plants do not suggest negative turgor. *Annals of Botany*, **88**: 537–543.
- Yan MJ, Yamamoto M, Yamanaka N, *et al.* 2013. A comparison of pressure-volume curves with and without rehydration pretreatment in eight woody species of the semiarid Loess Plateau. *Acta Physiologiae Plantarum*, **35**: 1051–1060.
- Zobel DB. 1996. Variation of water relations parameters with extended rehydration time, leaf form, season, and proportion of leaf. *Canadian Journal of Forest Research*, **26**: 175–185.

作者简介 杨柳,女,1986年生,硕士研究生,研究方向为植物水分生理生态学。E-mail: yl21800@126.com

责任编辑 张敏