



北方城市 抗旱节水树种的筛选与评价

王玉涛 李吉跃 著

BEIFANG CHENGSHI
KANGHAN JIESHUI SHUZHONG DE
SHAIXUAN YU PINGJIA



中国林业出版社

2496265



北方城市 抗旱节水树种的筛选与评价

王玉涛 李吉跃 著

BEIFANG CHENGSHI
KANGHAN JIESHUI SHUZHONG DE
SHAIXUAN YU PINGJIA

中国林业出版社

图书在版编目(CIP)数据

北方城市抗旱节水树种的筛选与评价/王玉涛 李吉跃 著. —北京:中国林业出版社, 2010. 12

ISBN 978-7-5038-6005-8

I. ①北… II. ①王… ②李… III. ①抗旱—树种—北方地区 IV. ①S79

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2010)第 232318 号

中国林业出版社·环境景观与园林园艺图书出版中心

责任编辑:于界芬

电话:83229512

传真:83227584

出版 中国林业出版社(100009 北京西城区刘海胡同7号)

电话 83224477

网址 lych. forestry. gov. cn

发行 新华书店北京发行所

印刷 北京顺诚彩色印刷有限公司印刷

版次 2011 年 1 月第 1 版

印次 2011 年 1 月第 1 次

开本 787mm × 1092mm 1/16

印张 12.5

字数 224 千字

印数 1 ~ 3000 册

定价 38.00 元

前言

中国是一个严重缺水的国家,人均水资源占有量只有世界平均水平的四分之一。目前,我国供水不足的城市约有 300 个,其中水源严重短缺的城市有 100 余个。城市水资源的短缺,不但直接影响工业产值和财政收入,而且制约生态文明城市的建设和发展,特别是严重影响到以乔灌木为主体的城市植被的营建和城市绿色景观的创造。

城市绿化以改善城市生态环境、提高生活质量和促进社会发展为主要目的,是现代化城市生活和生产不可缺少的组成部分。随着城市绿化水平的发展,绿地需水量不断增加与北方城市的水资源短缺形成了鲜明的对比,因此,城市绿地节水技术的研究越来越被人们重视,节水绿化的理念也应运而生。目前城市绿地节水技术主要集中在节水灌溉方面,但当灌溉技术达到比较现代化的水平后,挖掘绿化植物材料自身的节水潜力就显得更为重要。在园林绿化中,水分条件是限制植物分布、成活和配置形式的主要生态因子之一。植物对水分的适应性既受到植物的遗传特性、年龄大小和生理状况等方面的影响,又与植物的进化过程和内在解剖特征密不可分。因此,需要深入了解植物的生物学、生理生态学和遗传学等特性在水分胁迫下的适应机制,充分挖掘植物水分利用效率的潜力和抗旱能力,进而筛选出优良耐旱节水的乔、灌、草等类型的植物材料,科学合理地运用于城市绿化植物配置中,为减少城市绿地灌溉用水,构建抗旱节水型城市绿色景观提供重要的科学依据。

本书针对北京市近年来绿地规划建设的现状和城市水资源缺乏的实际状况,选取北京地区常见的不同生活型绿化植物,从植物的叶解剖结构特征、生理生态学特性、水分利用效率、耗水特性及苗期的抗水分胁迫能力入手,采用野外观测与人工模拟干旱胁迫相结合的方式,进行多角度、多植物下的综合选择,从而筛选出抗旱潜力大、观赏价值高、应用广泛的不同的生活型绿化植物,并在此基础上利用灰色关联分析法对绿化植物抗旱节水指标进行综合评价,根据各指标与抗旱节水能力

的关联程度确定出一些简便易操作、指示抗旱节水灵敏度高的抗旱能力鉴定指标，为今后科学合理地选择与配置抗旱节水绿化植物奠定理论和实践基础。

本书内容是长期研究的积累，试验资料量较大，涉及的内容较广，敬请专家、学者和广大读者批评指正。

作者
2010年6月

前 言

第1章 北方城市抗旱节水树种筛选的生理生态基础	(1)
1.1 树木抗旱节水的基本概念	(1)
1.1.1 树木抗旱性及其分类	(1)
1.1.2 树木抗旱性与节水性的关系	(3)
1.2 树木形态发育与抗旱节水的自我调控	(4)
1.2.1 根系与抗旱节水	(4)
1.2.2 叶片与抗旱节水	(5)
1.2.3 茎等其他器官与抗旱节水	(7)
1.3 树木气孔调节与抗旱节水	(8)
1.3.1 气孔分布和结构差异	(9)
1.3.2 气孔开闭调控	(10)
1.3.3 气孔振荡	(10)
1.3.4 光合作用午休	(10)
1.3.5 光合作用的气孔限制和非气孔限制	(11)
1.3.6 气孔的不均匀关闭	(11)
1.4 树木耗水特性与抗旱节水	(12)
1.4.1 树木耗水途径	(12)
1.4.2 树木耗水机理	(13)
1.4.3 树木耗水与抗旱节水	(18)
1.5 树木水分利用效率与抗旱节水	(18)
1.5.1 树木水分利用效率的概念	(18)
1.5.2 树木水分利用效率与抗旱节水的关系	(19)

1.5.3	影响树木水分利用效率因素	(21)
1.5.4	碳同位素与树木水分利用效率	(22)
1.5.5	树木抗旱节水研究的展望	(25)
第2章	北方城市绿化树种叶解剖结构特征	(27)
2.1	乔木树种叶解剖结构特征	(29)
2.1.1	常绿针叶乔木树种	(29)
2.1.2	落叶阔叶乔木树种	(33)
2.2	灌木树种叶片解剖结构特征	(41)
2.2.1	叶片解剖结构特征	(41)
2.2.2	叶片气孔特征	(44)
2.2.3	叶片解剖结构特征与抗旱节水	(47)
2.3	地被植物叶片解剖结构特征	(49)
2.3.1	叶片解剖结构特征	(49)
2.3.2	叶片气孔特征	(52)
2.3.3	叶片解剖结构特征与抗旱节水	(54)
2.4	攀援植物叶片解剖结构特征	(56)
2.4.1	叶片解剖结构特征	(56)
2.4.2	叶片气孔特征	(58)
2.4.3	叶片解剖结构特征与抗旱节水	(60)
2.5	不同类型绿化植物抗旱节水特性的比较	(61)
第3章	北方城市绿化树种的耗水特征	(64)
3.1	水分胁迫标准的制定及环境因子比较	(65)
3.1.1	水分胁迫标准的制定	(65)
3.1.2	各胁迫阶段环境因子比较	(66)
3.2	城市绿化树种苗木的耗水特征	(67)
3.2.1	乔木树种苗木的耗水特性	(67)
3.2.2	灌木树种苗木的耗水特性	(73)
3.2.3	地被植物苗木的耗水特性	(77)
3.2.4	攀援植物苗木的耗水特性	(81)
3.3	城市绿化树种树木的耗水特性	(85)

3.3.1	树干液流速率的变化规律	(85)
3.3.2	树干液流速率与气象因子的关系	(88)
3.3.3	树木耗水量与林木形态特征的关系	(91)
第4章	北方城市绿化树种生理生态特性及其对水分胁迫的响应	(93)
4.1	苗木光合响应曲线对水分胁迫的响应	(93)
4.1.1	乔木树种苗木光合响应曲线对水分胁迫的响应	(94)
4.1.2	灌木树种苗木光合响应曲线对水分胁迫的响应	(95)
4.1.3	地被植物苗木光合响应曲线对水分胁迫的响应	(97)
4.1.4	攀援植物苗木光合响应曲线对水分胁迫的响应	(99)
4.2	苗木荧光参数对水分胁迫的响应	(101)
4.2.1	乔木树种苗木荧光特性对水分胁迫的响应	(101)
4.2.2	灌木树种苗木荧光特性对水分胁迫的响应	(103)
4.2.3	地被植物苗木荧光特性对水分胁迫的响应	(104)
4.2.4	攀援植物苗木荧光特性对水分胁迫的响应	(105)
4.3	苗木碳同位素比率($\delta^{13}\text{C}$)对水分胁迫的响应	(106)
第5章	北方城市绿化树种的水分利用效率	(108)
5.1	城市绿化树种的瞬时水分利用效率	(109)
5.1.1	乔木树种光合特性及瞬时水分利用效率	(109)
5.1.2	灌木树种光合特性及瞬时水分利用效率	(110)
5.1.3	地被植物光合特性及瞬时水分利用效率	(111)
5.1.4	攀援植物光合特性及瞬时水分利用效率	(112)
5.2	城市绿化树种的长期水分利用效率	(113)
5.2.1	叶片碳同位素与长期水分利用效率的关系及其影响因素	(114)
5.2.2	乔木树种的长期水分利用效率	(124)
5.2.3	灌木树种的长期水分利用效率	(129)
5.2.4	地被植物的长期水分利用效率	(131)
5.2.5	攀援植物的长期水分利用效率	(134)
5.2.6	不同类型绿化树种的水分利用效率比较	(135)

第6章 北方城市绿化树种抗旱节水指标体系的建立与评价	(138)
6.1 树木抗旱节水的评价指标体系	(138)
6.1.1 树木抗旱节水性鉴定指标	(138)
6.1.2 树木抗旱能力的评价	(139)
6.2 不同类型城市绿化树种抗旱节水指标的关联分析	(141)
6.3 城市绿化树种抗旱节水性评价指标确定	(149)
6.4 城市绿化树种抗旱节水与观赏性评价	(150)
6.4.1 城市绿化树种观赏性评价	(150)
6.4.2 城市绿化树种抗旱节水性与观赏性综合评价	(153)
参考文献.....	(158)
附表 缩略字母的中英文名列表.....	(183)
附图	(185)
后记.....	(191)

第 1 章 北方城市抗旱节水树种筛选的生理生态基础

1.1 树木抗旱节水的基本概念

1.1.1 树木抗旱性及其分类

水分是树木赖以生存的必要因子之一,树木在干旱胁迫条件下,会产生一系列的生理生化反应,从而影响树木正常的生命活动。树木的抗旱性就是指树木在干旱环境条件中生长、繁殖或生存的能力,以及在干旱解除后迅速恢复的能力(黎祜琛,邱治军,2003)。

植物种类不同,抗旱节水机制也不同,表现在植物的形态结构、生长发育(如根系大小及活力)、生理生化代谢等方面存在差异。植物经过长期的自然选择,可通过不同途径、方式和机制来抵抗和适应干旱胁迫,而这种适应特性在很早就受到众多科学家的关注。国外许多学者对植物抗旱节水的生理调控机制进行了大量的研究,目前主要有如下几种观点,以 Levitt(1980)等人为代表,该学派将旱生植物划分为三种类型:逃避干旱型(短生植物)、避免干旱型(高水势避旱)和忍耐干旱型(低水势耐旱),并认为抗旱能力是一种避免干旱和忍耐脱水的结果;另一种是以 Turner(1979, 1986)、Kramer 和 Kozlowski(1979)等人为代表,该学派则认为植物在高水势下的耐旱机理是避免组织脱水,而不是避免干旱,是通过延迟脱水来适应干旱,并把植物适应干旱的能力区划成避旱、延迟脱水和忍耐脱水 3 种类型。另外, Larcher(2003)把植物的抗旱性定义为植物忍受干燥的能力,如果植物能够较好地生存于极端干旱的气候环境中,那么意味着该植物水势可以延迟降低(避免干旱),并且体内的原生质能够忍耐脱水而并未使之受到伤害(忍耐干旱)。我国学者应用 PV 技术及多种水分生理指标对我国北方主要造林树种的耐旱特性进行了系统深入的研究,也提出了树木耐旱性定量化研究模式,并对树木耐旱机理进行了分类,根据植物水势大小对北方引种的十几种主要树种

苗木叶水势进行聚类分析, 将它们划分为高水势延迟脱水耐旱树种、亚高水势延迟脱水耐旱树种、低水势忍耐脱水耐旱树种、亚低水势忍耐脱水耐旱树种四种类型(李吉跃, 1988, 1989, 1990, 1991a, 1993; 张建国, 1993, 1994a; 1994b)。

在维管束植物中, 由于对忍耐脱水的能力非常有限, 因此它们的抗旱性主要通过避免脱水来实现。Baquedano 和 Castilo(2006)对高水势的地中海白松(*Pinus halepensis* Mill.)和低水势的栎树(*Quercus coccifera* L. 和 *Quercus ilex* L.)研究表明, 当受到干旱时, 地中海白松主要调节措施是关闭气孔, 减少水分蒸腾, 但不影响碳的同化量, 而栎树则是通过降低水势, 以此来从土壤中获取水分补充, 碳同化量几乎完全受到限制, 说明避旱性植物和忍耐干旱的植物在对待干旱的适应策略不同。

逃避干旱型的植物实际不是真正的抗旱植物, 它只是在适当的时候产生抗旱的种子或多年生有机体(如根状茎, 球茎和块状茎等)来逃避干旱。避免干旱型植物的抗旱机制主要是植物以扩展根系、增加根茎比等方式从土壤中扩充吸收水分, 从而增加散失水分的阻力和降低蒸腾的表面积, 增加水分的运输能力(增加运输系统的面积和缩短运输距离)和储存能力(增加肉质程度)。而忍耐干旱型的植物则是以忍耐脱水为主, 能长期维持低水势状态, 原生质抗脱水能力强。因此, 该类型植物避免和忍耐干旱的能力大。总而言之, 这几种适应干旱的耐旱机理各有优点, 也许是同植物长期形成的生物学和生态学特性有关(Larcher, 2003)。

根据植物耐旱性理论, 通过对树种的水分生理特征进行研究, 并以植物的水势来探讨其耐旱机理、评价其抗旱性能, 已成为研究和选择抗旱树种的重要技术手段。目前, 测定植物水势主要以压力室为主。最早的压力室是由 Dixon(1914)设计制造的, 主要用来研究植物蒸腾和萎蔫时所能承受的水分胁迫, 后来, Scholander 等人(1964)进一步改进和发展了压力室技术, 能够对植物压力—容积曲线(简称 PV 曲线)等内容进行测定分析, PV 曲线在植物抗旱技术研究中具有里程碑式意义, Tyree 等人(1972)为 PV 曲线的应用研究奠定了理论基础, 从而得以使 PV 曲线获得广泛的应用(王万里, 1984)。通过 PV 曲线的分析可获得多种有价值的水分参数, 如水饱和状态总体渗透势、初始失膨点总体渗透势、初始失膨点总体相对含水量和相对渗透水含量、总体弹性模数最大值、膨压与水势总体量最大变化率以及总体水分活化能等, 这些指标都可以反映树木耐旱性的特征(李吉跃, 1989, 1990, 1991a; 李吉跃等, 1993; 张建国, 1993; 张建国等, 1994a; 1994b; 董学军, 1998)。另外, 压力室技术在其他方面也得到广泛的应

用(李吉跃, 1989; Maruyama *et al.*, 1997)。通过压力室也可以测定植物木质部栓塞脆弱性, 这一指标能够反映植物许多生理生态信息, 与植物的抗性存在一定的关系(安锋和张硕新, 2005)。

从20世纪80年代开始, 我国一些学者对国内主要造林树种的耐旱特性及其机理进行了大量研究并取得了很大进展, 已初步探明了一些重要的生理参数, 如低溶质势、渗透调节、保持膨压、细胞弹性调整、气孔反应、水分吸收和贮存能力等与树木耐旱性之间的关系。蒋进(1991)根据植物旱生结构和水分参数对8种荒漠珍稀濒危植物的抗旱性进行了分析; 郭连生和田有亮(1992)依据嫩枝生长初期初始失膨点总体渗透势对华北常见树种的耐旱性进行排序; Ma等(2000)对9种木本植物在干、湿季节的水势变化进行了研究。近年来, 随着基因克隆技术、组织胚胎学、信息技术等的快速发展, 植物的耐旱性逐渐向分子水平发展, 目前已经开始采用基因工程方法来检测、评价和培育耐旱性植物品种, 但是诸多研究主要集中在草本植物上, 如水稻(滕胜等, 2002)和玉米(高世斌等, 2003)等。

植物抗旱性机理研究充分表明, 生存于干旱半干旱地区的植物是长期自然选择的结果, 它们以一种或几种方式适应其生存环境。因此, 不同植物抗旱性的水分特征和生理反应的相关参数是今后重点研究的内容。随着研究的深入, 植物抗旱节水性状的代谢方式和遗传方式将被逐步揭示, 这些都将为植物抗旱节水性状的精准鉴定评价, 新品种选育, 以及发展基于生命需水信号和环境信息的作物高効用水生理调控技术建立和应用提供理论依据和物质基础(陈兆波, 2007)。

1.1.2 树木抗旱性与节水性的关系

树木抗旱性与节水性有着一致性, 但不是完全相同的概念。Levitt(1980)等人认为抗旱能力是一种避免干旱和忍耐脱水的结果; 避免干旱型植物的抗旱机制主要是植物以扩展根系、增加根茎比等方式主动从土壤中扩充吸收水分, 并不从积极降低地上部分的蒸腾来抵御干旱, 从这个意义上说, 抗旱植物并不节水, 然而根茎比增加, 茎叶表面着生绒毛等覆盖物, 气孔下陷, 又可增加散失水分的阻力和降低蒸腾的表面积, 增加水分的运输能力(增加运输系统的面积和缩短运输距离)和储存能力(增加肉质程度), 这些植物适应干旱的措施, 可以有效的降低蒸腾, 增加水分利用效率, 此时植物的抗旱性和节水性相一致。忍耐干旱型的植物则是以忍耐脱水为主, 能长期维持低水势状态, 原生质抗脱水能力强。因此, 该类型植物避免和忍耐干旱的能力大, 节水的能力也比较强。

1.2 树木形态发育与抗旱节水的自我调控

植物避免干旱的功能措施也反映在植物的形态上(Larcher, 2003)。形态结构与机能的统一是树木适应干旱环境的生物学基础。长期生活在干旱环境中的植物,在形态结构上都表现出一定的适应特征。有的植物表面密被绒毛和棘刺可使植物表面免受阳光的直射;有的植物体表具有厚厚的蜡质表皮或退化成刺状可减少水分的蒸发;也有些植物的气孔深陷在植物叶内,有助于减少失水;有的植物根系发达可吸收较深处地下水,在干旱瘠薄地区,具有发达根系的树种有明显的生存优势。

1.2.1 根系与抗旱节水

根系是陆生植物吸水的主要器官,通过蒸腾拉力和根压等动力作用,以质外体、跨膜途径和共质体途径等方式,从土壤中吸收大量水分来满足植物体生长发育的需求(潘瑞炽, 2004)。根系具有趋水性,根尖是其吸水的主要部位,根系吸水表面积越大,越容易从土壤中吸收水分。因而,通常生长在干旱环境下的植物根系发达而深扎,根冠比大,这样就能更有效地利用土壤水分,特别是土壤深处的水分,并能保持水分平衡。研究表明土壤逐渐干旱,植物的一部分根系可能枯萎死掉,而另一部分会继续生长,可长达数米,并分支茂密(Larcher, 2003),而灌溉次数多,灌水量大,会抑制作物根系对土壤贮水的利用能力,造成水资源的无效浪费(邓西平, 山仑, 1995)。根系与抗旱适应性的关系在农作物上研究的比较透彻,如咖啡(Hugo *et al.*, 2005),小麦(张正斌, 王德轩, 1992)。虽然林木根系存在极端复杂性并在研究方法上受到制约,但是,不少研究者也对树木根系与抗旱性之间的关系进行了大量的研究。赵忠等(2000)对渭北4个树种根系抗旱性研究发现根系活力是衡量林木根系抗御干旱能力大小的重要生理指标。在一定的土壤干旱范围内,苗木可以通过提高根系的呼吸强度,释放更多的能量来适应干旱环境,维持对水分和其他物质的吸收功能。当土壤干旱超过一定的阈值后,树木根系将逐步丧失其活力和功能,最终导致地上部分的枯死。并且指出根系活力除了受土壤干旱胁迫程度的影响之外,还受到干旱持续时间的影响。李鹏等(2002)对刺槐根系研究发现其细根的分布深度大于较粗根系的分布深度,有利于刺槐对深层土壤中水分吸收,适应干旱环境,促进地上部分的正常生长。刘志民等(2000)在20种植物幼苗根系研究中也发现在旱化的沙层中,干旱生境的植物

的根深趋向于增加,来自湿润生境的植物根系则减少。

在干旱环境下根系除了改变形态适应干旱以外,也会通过分泌物质或改变生理机制来适应。王华芳等人(1999 a, 1999b)研究了侧柏[*Platycladus orientalis* (L.) Franco]和大叶相思(*Acacia auriculiformis* A. Cunn. ex Benth.)根系及木质部汁液 ATP 和 ABA 对土壤干旱—复水的响应,发现在两个树种中根系 ATP 含量在土壤干旱时下降,复水后可以逐渐恢复,而根系中 ABA 的增加和运输两个树种明显不同。Henry 等(2007)也发现干旱胁迫可以增加冰草[*Agropyron cristatum* (L.) Gaertn]分泌物的量并且改变分泌物的成分,从而增加修复能力。

深根型植物具有明显的抗旱性,可以在水分不足的情况下保证植物的正常生长,保证作物的产量,但并不是植物本身节水,只是可以充分利用地下水,来达到减少灌溉,节约用水的目的,例如旱柳(*Salix matsudana* Koidz),从这个意义上说植物抗旱和节水是不同的概念,有其一致性,也有各自的特点。

1.2.2 叶片与抗旱节水

叶片作为植物暴露在环境中面积最大的器官,由于最易受到并体现环境因子变化所带来的影响。近年来,植物叶片形态结构对环境的生态适应性一直是研究的热点问题。叶片是植物进行同化作用与蒸腾作用的主要器官,受水分、温度、光照等环境因子的显著影响,与其周围环境有着密切联系(史刚荣等, 2007b),尤其是旱生植物叶片,其结构与生境有极显著的相关性。因此,植物对逆境条件的反映也较多地体现在叶的形态和构造上(崔秀萍等, 2006)。国内外的学者在这方面做了大量的研究工作,主要集中在优势种群及早生植物上(史刚荣等, 2007a; 刘全宏等, 2001; 方精云等, 2000; 崔秀萍等, 2006; 蔡永立等, 1999)。国内外许多学者对树木在干旱胁迫条件下叶片的生存策略进行了研究,认为叶片主要通过以下几种方式来适应干旱胁迫。一种是植物通过减小叶面积,降低蒸腾来适应干旱胁迫,这已在乔木树种苹果属(*Malus*)多个种(姚允聪等, 2001)、灌木沙棘(*Hippophae rhamnoides* L.) (王国富等, 2006)、金银花(*Lonicera japonica* Thunb) (王建伟, 周凌云, 2007)等树种上得到证实,然而,叶面积减少对光合作用不利,因此,有些旱生植物叶肉通常向提高光合效能方面发展,王建伟和周凌云(2007)研究发现金银花就是通过减少叶面积、增加叶绿素含量来适应干旱胁迫;第二种方式是叶片通过增加表皮的覆盖物来适应干旱环境的胁迫,如沙棘抗旱品种的表皮密被盾状表皮毛和角质层加厚(王国富等, 2006),尤其在植物受到干旱胁迫时,气孔关闭或部分关闭时,叶片表皮覆盖物厚,角质层蒸腾速

率小,植物则达到节水耐旱的效果;另外,叶片可以通过改变其组织结构来适应干旱胁迫,通常干旱可以使植物叶片上表皮、叶片栅栏组织和叶片厚度增加,栅栏组织细胞变小且变紧密(史刚荣等,2007b;姚允聪等,2001),叶脉发达(崔秀萍等,2006)。武则敏(2009)研究发现翅果油树(*Elaeagnus mollis* Diels)相对于同科植物沙枣、沙棘来说,其气孔少、角质层厚度比较薄、叶片栅栏组织与叶肉组织的比例也比较小,在叶片解剖结构方面存在一定程度上的缺失,导致抗旱性相对弱,认为这可能是其成为濒危物种的重要原因之一。但是,一些学者对叶片形态随环境条件变化的响应研究,结果与上述几种方式不同,太白红杉(*Larix chinensis* Beissn)叶片上下表皮的厚度则随年降水量的增加而增加,而叶厚度却有变薄的趋势(刘全宏等,2001),亮叶水青冈(*Fagus lucida* L.)叶片随降水量或水分指数的增加,叶片总厚度和各组织厚度均呈增加趋势(方精云等,2000)。另外,史刚荣等(2007b)指出在诸多生态因子中,土壤含水量是影响植物叶片厚度、表皮厚度和叶肉组织厚度的主导因子,风速则与气孔长度密切相关。

另外,多数研究认为,有较强旱生能力的植物,叶片具有许多适应旱生条件的结构,通常反映出两种适应形式,第一种适应形式反应在以下几点:①具有发达的角质层,能够防止植物体内水分的蒸发;②叶表面密被各种毛和鳞片,减少植物体在强光下的水分蒸腾并可反射强光;③具有发达的栅栏组织(Chartzoulakis *et al.*, 2002);④具有发达的维管束,维管束鞘和强化的机械组织,发达的维管束及维管束鞘具有良好输送水、养分功能和保水,贮水作用,强化的机械组织可以减少萎蔫时的损伤;⑤叶肉内有结晶体,它在水分充足时吸水溶解,而在水分缺乏时析出,在一定程度上缓解了水分的匮乏;⑥等面叶;⑦气孔的密度大,气孔器小,下陷。第二种适应形式表现在叶片肥厚,肉质,有发达的贮水组织,细胞液浓度高,保水能力强,如仙人掌。另外,孟庆杰等(2005)研究表明发达的海绵组织加上发达的栅栏组织,可使叶片增厚,从而提高了抗旱能力。同一株植物生长部位不同,对干旱的敏感性也不同,通常阴生叶比阳生叶对于干旱敏感。一些学者在欧洲水青冈(*Fagus sylvatica* L.)(Lemoine *et al.*, 2002)、北美短叶松(*Pinus banksiana* Lamb.)和北美的颤杨(*Populus tremuloides* Michx.)(Dang *et al.*, 1997)、挪威云杉[*Picea abies*(L.) Karst.](Sellin, Kupper, 2004)都发现阴生叶对干旱的敏感性。

水分是限制植物生长和分布的主要因子之一,在水分亏缺的情况下,如何降低水分的消耗对植物至关重要。研究表明,植物的抗旱性与植株的形态解剖构造呈一定的相关性(李吉跃,1991a;邓艳等,2004;史刚荣,2004)。植物叶片在

长期进化过程中,通过改变自身的结构特点对一些生理活动进行调节,以适应干旱的环境。叶与环境的关系最为密切,环境不仅影响到叶的外部形态,也影响到叶的内部构造和生理活动。

1.2.3 茎等其他器官与抗旱节水

干旱通常会抑制植物地上部分生长,降低茎叶干重(宋凤斌和戴俊英,2005)。缺水等逆境可促使植物机械组织发达(Fahn,1982),如沙生植物根和茎内维管柱周围普遍分布有厚壁组织,旱生植物通常会具有同化枝,或者具有发达的髓。黄振英(1997)通过研究30种新疆沙生植物对沙漠环境的适应性发现,多数旱生植物具有发达的髓,而且发达的髓具有储水功能,保护维管组织免受干旱,且具有同化枝的植物茎的皮层与中柱的比率较大,髓较窄(邓彦斌等,1998),利用同化枝来保水。大多数旱生植物茎和根内木质部管状分子孔径较小,分布的频率较高,这种结构既有利于防止栓塞破裂,促进地下部分的发展及疏导组织的完善和进化,又有利于植物减少液流量,降低蒸腾速率,达到节水抗旱的目的,可见该结构也是节水和抗旱相统一的特征。胡桃(*Juglans regia* L.)中的抗旱品种比不抗旱品种的导管直径和导度要大,而且纹孔膜的强度比后者要高,有利于防止膜的损坏,提高对空穴化的抵抗能力(Tyree *et al.*, 1993)。小叶樟 [*Deyeuxia angustifolia* (Kom.) Y. L. Chang] 茎在干旱的条件下能通过增强输导组织的输导功能保证水分的供应(王晓琦等,2006)。孙会忠等(2009)对山茱萸(*Cornus officinalis* Sieb. et Zucc.)茎结构进行解剖发现,山茱萸是一个极其耐旱的植物种类,其适应逆境的结构比较全面和发达。如山茱萸具有厚的角质层、较大的表皮细胞及其乳头状剧烈增厚的外壁、发达的皮层及皮层细胞中发达的厚角组织、排列致密的维管束及发达的髓部等。

上述是植物在长期进化过程中形成的相对稳定的抗旱节水特征。对于长时间、短时期或临时性的环境水分胁迫,植物也会作出一系列的适应性反应,如通过叶片的卷曲、萎蔫、着生角度或叶片取向的改变来减少叶面积受光,从而降低蒸腾(李吉跃,1990;李吉跃,1991a;Kadiglu, Terzi, 2007)。Saglam 等人(2008)研究表明银叶竹芋 [*Ctenanthe setosa* (Rosc.) Eichler] 受到干旱胁迫叶卷曲下垂可减少蒸腾面积,并且干旱停止后新发枝条上叶的面积减小,叶柄长度下降,再次给予干旱胁迫,叶面卷曲更严重,蒸腾面积下降幅度增大。

1.3 树木气孔调节与抗旱节水

气孔是植物与外界环境进行大气交换的重要器官,是植物细胞进行气体交换和调节生物圈生产力的阀门,在保证最大吸收 CO_2 的同时,控制水分的蒸腾达到最小,优化和调控植物的水分利用效率(张正斌, 2003; Dominique, Fred, 2007)。 CO_2 和水是光合作用不可缺少的两种主要物质,在不同植物中气孔对它们的调节作用是不同的。在水生植物中,水分不是光合作用的限制因子,气孔在吸收 CO_2 和通气方面的作用更突出,而在中生和旱生植物中,尤其在水分匮乏的条件下,光照和 CO_2 不是限制因子时,气孔调节水分蒸腾的功能显得更加重要。在干旱胁迫时,植物为了减少蒸腾,气孔保卫细胞水势下降,气孔会较小开度甚至关闭,这样同时减少了气孔对 CO_2 的吸收,抑制了植物的光合作用。干旱环境下,植物如何通过气孔的自动调节,减少无效水分蒸腾的同时,又可以保持一定的光合能力,是目前研究者比较关注的热点问题。对于大多数植物,在受到土壤和大气水分胁迫的前期主要是通过气孔调节来避免干旱的(Dawson 和 Ehleringer, 1993; Meinzer, 1993)。也可以根据气孔响应干旱的行为来把植物分为忍耐干旱型和避免干旱型(Tardieu, Simmoneau, 1998)。Anisohydric 植物的气孔控制植物水分的能力差,主要是忍耐干旱,正午叶水势较低,有明显的日变化;而 isohydric 植物气孔控制能力强,维持叶水势在一天内接近常数,因此, isohydric 植物为避免干旱型(Loewenstein, Palladry, 1998),并且躲避干旱植物是在湿季有最大化的气孔导度,在湿季完成整个生长。可见,气孔与植物的抗旱节水关系尤为密切,通过以下气孔特征变化阐明气孔在抗旱中的机能。

许多研究表明,单位面积气孔密度大且气孔小(马书荣等, 1999; 王国富等, 2006)、气孔在叶表面突出不明显或深陷(王国富等, 2006)和气孔腔有覆盖物等特征有利于抗旱节水。因此,当植物受到干旱等逆境胁迫后,气孔调节能力的高低已成为筛选植物抗旱性的重要指标。沙棘叶片表面形态特征与抗旱性的关系研究中发现抗旱性强的中国沙棘叶片小,气孔小,气孔密度大;抗旱性差的俄罗斯大果沙棘叶片大,气孔大,气孔密度小;两个杂交品种介于两者之间,更趋近于母本,这说明气孔大小、气孔密度等指标与沙棘抗旱性密切相关(王国富等, 2006)。另外,在模式植物拟南芥中转入 ERECTA 基因,发现该基因可以调节表皮和叶肉细胞形成、气孔密度和叶片孔隙,进而调节蒸腾效率,这也反映出气孔结构形态与节水有着直接的关系,并且气孔结构受基因调控(Masle *et al.*,