



黑龙江东部山区水源涵养林 树种水分适应性研究



王晶英 赵雨森 编著



东北林业大学出版社

黑龙江东部山区水源涵养林 树种水分适应性研究

王晶英 赵雨森 编著

东北林业大学出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

黑龙江东部山区水源涵养林树种水分适应性研究/王晶英, 赵雨森编著.
—哈尔滨: 东北林业大学出版社, 2008. 12

ISBN 978-7-81131-129-7

I. 黑… II. ①王…②赵… III. 水源涵养林—研究—黑龙江省
IV. S727.21

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2008) 第 213046 号

责任编辑: 刘文超

封面设计: 彭宇



NEFUP

黑龙江东部山区水源涵养林树种水分适应性研究

Heilongjiang Dongbushanqu Shuiyuanhanyanglin

Shuzhong Shuifen Shiyixing Yanjiu

王晶英 赵雨森 编著

东北林业大学出版社出版发行

(哈尔滨市和兴路 26 号)

黑龙江省教育厅印刷厂印装

开本 880 × 1230 1/32 印张 4.375 字数 120 千字

2008 年 12 月第 1 版 2008 年 12 月第 1 次印刷

印数 1—1 000 册

ISBN 978-7-81131-129-7

S · 505 定价: 15.00 元

目 录

1 绪论	(1)
1.1 水源涵养林的分类与营建	(2)
1.1.1 水源涵养林的分类与规划	(2)
1.1.2 水源涵养林的营建	(3)
1.1.3 水源涵养林树种的筛选	(5)
1.2 林木干旱适应性研究	(7)
1.2.1 干旱适应性树种的选择	(7)
1.2.2 干旱适应的形态学基础	(8)
1.2.3 叶片水势变化	(10)
1.2.4 光合作用与气孔反应	(11)
1.2.5 蒸腾作用与水分利用效率	(13)
1.2.6 叶绿素荧光参数	(15)
1.2.7 植物防御系统	(15)
1.2.8 渗透调节	(16)
1.2.9 林木抗旱性指标	(19)
1.3 林木的淹水适应性研究	(20)
1.3.1 耐水湿树种的选择	(20)
1.3.2 淹水适应性的形态学基础	(21)
1.3.3 淹水适应性的生理生化基础	(22)
2 水源涵养林树种光合及耗水特性研究	(24)
2.1 材料与方法	(25)
2.1.1 试验材料	(25)
2.1.2 林木光合气体交换参数测定	(25)
2.1.3 林木叶面积及耗水量测定	(25)
2.1.4 林木荧光参数的测定	(26)

2.2	结果与分析	(27)
2.2.1	环境因子的日变化与季节变化	(27)
2.2.2	林木光合参数日变化和季节变化	(28)
2.2.3	不同树种耗水量比较	(41)
2.2.4	林木的荧光参数日变化和季节变化	(42)
2.3	小结	(52)
3	林木干旱适应性研究	(54)
3.1	材料与方法	(54)
3.1.1	试验材料	(54)
3.1.2	试验设计与处理	(55)
3.1.3	水源涵养林树种萎蔫系数的测定	(55)
3.1.4	叶片气体交换参数的测定	(55)
3.1.5	生理生化指标测定	(56)
3.2	结果与分析	(57)
3.2.1	水源涵养林各树种萎蔫系数比较	(57)
3.2.2	干旱胁迫对银中杨光合气体交换和水分利用率的影响	(58)
3.2.3	干旱胁迫对银中杨生理生化特性的影响	(64)
3.3	小结	(72)
4	水源涵养林淹水适应性研究	(75)
4.1	材料与方法	(75)
4.1.1	试验材料	(75)
4.1.2	试验设计与处理	(75)
4.1.3	淹水后长势观察	(75)
4.1.4	叶片光合气体交换参数测定	(76)
4.1.5	荧光参数的测定	(76)
4.1.6	生理生化指标测定	(76)
4.2	结果与分析	(77)
4.2.1	淹水对林木生长的影响	(77)
4.2.2	淹水对林木光合气体交换的影响	(77)

4.2.3	淹水对林木荧光参数的影响	(84)
4.2.4	淹水对林木叶片含水率的影响	(94)
4.2.5	淹水对林木叶片水势的影响	(94)
4.2.6	淹水对林木叶绿素和类胡萝卜素含量的影响	(95)
4.2.7	淹水对林木叶片电导率的影响	(101)
4.2.8	淹水对林木渗透调节的影响	(104)
4.2.9	淹水对林木膜质过氧化的影响	(110)
4.3	小结	(112)
结 论		(116)
参考文献		(120)

1 绪论

水是生命的源泉,是生态系统不可缺少的重要因子,它同土地、能源等构成人类经济与社会发展的基本条件。东北松花江、嫩江和辽河水系的水源保护林体系所防护的地区是我国主要粮食生产基地的松辽平原。全区森林覆被率 28%,但三大水系水源涵养林、水源保护林不足 20 万 hm^2 ^[1]。黑龙江省有黑龙江、松花江、乌苏里江和绥芬河四大水系,兴凯湖、镜泊湖和莲花湖等几大湖以及星罗棋布的泡沼,水资源总量为 722.2 万 m^3 ,人均占有水资源量约 2 000 m^3 ,每公顷耕地占有水量约 33 m^3 ,均低于全国平均水平。干旱是一个长期存在的问题,全球干旱半干旱地区约占陆地面积的 35%,遍及世界 60 多个国家和地区。而其余的大部分地区也常常由于周期性或难以预期的干旱而在不同程度上降低了林木的生长量。20 世纪 90 年代以来,洪涝灾害范围逐年扩大,发生频率有不断升高的趋势。树种耐水湿筛选和水渍地造林是世界性难题。

随着现代社会的发展,人口和经济的增长,工业化进程的不断加深,全球水资源的需求量不断增加,水环境又不断恶化,水资源紧缺已成为世人共同关注的全球性问题。因此作为以涵养水源为主要目的的水源涵养林也越来越引起人们的重视。

如何配置这一体系中的林种和树种以及开发相应的培育技术,使其发挥出最大的生态、经济和社会效益是建立完善的水源涵养林体系的关键。植物对水的需求是有一定限度的,水分过多或过少,对植物生长都是不利的。因此,有必要研究水源涵养林的水分适应性,了解林木的抗水分胁迫机制,采取造林措施,提高造林成活率,促进水源涵养林建设,充分发挥水源涵养林的作用。

水源涵养林区是一个特殊的地域单元,在这个区域内主要是水源涵养林,但还有很大一部分是用材林。可以根据生产的需要,在

水源涵养林区内,发展一些速生的针、阔叶树种。水源涵养林生存的水分环境有多样性,生长在坡脊地带的树木经常受到干旱胁迫,生长在坡谷地带的树木则受到淹水胁迫,因此对水源涵养林进行水分适应性研究具有重要的意义。

本研究结果:①可以为黑龙江不同生境水源涵养林营建及树种选择提供依据;②将揭示树木抗水分胁迫的生理机理,确定林木抗水分胁迫的衡量因子,丰富林木水分生理内容;③能让水源涵养林既发挥涵养水源的功能,又兼顾生产的需要,使生态效益与经济效益有机结合,以促进水源涵养林功能的有效发挥。

1.1 水源涵养林的分类与营建

水源涵养林也叫水源保护林,是水土保持防护林的主要林种之一,泛指河川、水库、湖泊的上游集水区内大面积的原有林(包括原始森林和次生林)和人工林^[2]。如果这些森林具有良好的林分组成,在水源区占有一定的面积,就可以起到涵养水源、保持水土、调洪削峰、减少泥沙入库或淤积和净化水质的作用。水源涵养林的主要功能应当包括水源涵养、水土保持、水质改善三部分内容。水源涵养林体系应当是一种以水源涵养为核心,兼顾经济、用材林的综合防护林体系。

1.1.1 水源涵养林的分类与规划

水源涵养林分类规划,应以生态和经营的观点为原则,既要发挥森林涵养水源的功能,同时还要兼顾生产的需要。高甲荣(1999)将水源涵养林分为生态型、生态经济型和经济生态型三个林种^[3]。关于水源涵养林规划布局的研究,提出把水资源的永续利用与森林的生态效益结合起来,着眼综合效益,从整个水系出发,以水系流域为单元,根据水路的形状特征和性质划分地域单元,配以不同类型的森林结构,把整个水路网基地都置于林木的庇护之下,以发挥其主要的防护效益。根据此原则,可以把江河水系

划分为源头、沿岸、湖泊（含水库）3个地段和1个特殊区（水源涵养林区）。水系不同地段的森林相应的划分为护源防涸林带、护岸防蚀林带、护岸防淤林带和综合区（水源涵养林区）4个类型，从而构成宏观的水源涵养林经营体系。本课题研究区所涉及的林分类型如下。①护源防涸林带——源头对于水系流量至关重要，必须予以高度重视。应以分水岭为界，划出护源防涸林带。据调查，天然次生林和人工林虽不及原始林，但仍具有很强的涵养水源功能，因此，应对现有林进行保护，并加强人工林营造，这样才能起到很好的涵养水源效果。②水源涵养林区——在较大河流源头和集水区，应设立水源涵养林区。

1.1.2 水源涵养林的营建

在国内，关于水源涵养林与水土保持林营造技术的研究早已开始。“七五”、“八五”期间，太行山生态林业工程项目已建成多处实验示范基地，营造示范试验林数万亩。“八五”、“九五”期间，“北京密云水库水源涵养林的研究”对库区水源涵养林的结构与功能、树种的选择及其对水质的净化进行了全面系统的研究。“山西太原西山水源保护研究”主要针对城市大型水源地的开发利用和保护问题，从“三水”的转化规律入手进行了系统性、综合性多学科的研究；袁家庚在“乌江流域水源林、水保林营造技术成果简介”中介绍了乌江流域水源林、水保林营造技术研究的9个专题研究成果；骆建国（1991）在“浅谈三江流域水源林、水保林体系及营造特点”中，讨论了建立三江流域水源林、水保林体系的原则和依据，提出以护坡林、脊顶防护林、侵蚀沟防护林等9个林种组及所属31个林种构成的水源水保林体系以及树种选择、合理密度、整地方式、乔灌草结合、多林种多层次的复层混交等经营特点^[4]；冯秀兰等（1998）对密云水库水源保护林的水源涵养与防止土壤侵蚀效益进行了研究^[5]；宋晓华等（2001）对密云水库上游水源涵养林生态效益进行了研究^[6]。在“九五”国家攻关课题“华北土石山区水源保护林营造技术研究 with 示范”的研究中，以北

京水源保护林规划区的森林植被为研究对象,分析该地区水源保护林体系建设战略格局,并结合当地的生产实际,建立以水源涵养生态效益为主、兼顾经济和社会效益的多林种、多树种水源保护林体系的空间配置模式,使该地区具有稳定、高效的生态环境,并具备发展的可持续性,以满足北京市依靠森林植被涵养水源、改善水质的总体规划要求。本项目研究的出发点正基于此。

孙鹏森以密云、怀柔水库上游的水源保护林为研究对象,在不同层次精确研究的基础上提出了水源保护林规划区的林种、树种格局及水源保护体系的发展构想^[7],进行了水源保护林主要造林树种不同尺度下的耗水问题的研究,包括:①耗水性比较的理论方法;②无水分胁迫条件下各树种苗木的水分生理;③单木水平的液流时空动态及其影响机制;④林分水平的蒸散及其气象学特征;⑤林木耗水的时间和空间局限性及单木到林分空尺耦合模型。宋秀瑜于2006年结合密云水库流域水源涵养林的整体建设,重点研究了密云水库南岸不同经营技术措施的水源涵养林的防护功能^[8]。研究结果表明:油松纯林的林冠截流率最大,刺槐纯林的林冠截流率最小;针阔混交林地的持水量较高,针叶人工纯林地的持水量较低;阔叶林地土壤入渗率高于针阔混交林地;进行过生态抚育的林木生长量最大;大水平条整地的板栗林的保水、保土效果较好,又有较高的经济效益。因此,实施不同经营技术措施的水源涵养林的生态防护功能,应根据不同的经营目的、树种,具体的立地条件、林分结构及植被类型选择不同的水源涵养林经营模式。罗金旺通过对马尾松与山杜英、枫香、拟赤杨和光皮桦混交后水源涵养功能的研究,得到结果:地上部分持水量以马尾松纯林最大,其次是混交林,最小为阔叶树纯林;活地被物枯落物部分持水量以阔叶树纯林最大,其次为混交林,最小为马尾松纯林;土壤渗透能力和贮水能力以混交林最大,其次为阔叶林,最小为马尾松林^[9]。

国外在水源涵养林的研究方面,自1880年起,慕尼黑市就制定了长远考虑的地产政策,划定城市以南40 km处为取水区,从此,分布在阿尔卑斯山前部山地的曼格法尔山谷集水区能够长期确

保城市供水。20 世纪 70 年代以来,发达国家对水源保护林可持续发展经营有了比较系统的研究。日本森林综合研究所森林环境部在多个地区建立了示范流域和试验地,探讨不同配置的防护林水源涵养和水土保持功能。日本 1990 年各类防护林占国土面积的 20%,其中水源保护林占防护林的 68.77%。由此可以看出水源涵养林的重要性。

1.1.3 水源涵养林树种的筛选

树种选择是造林工作成败的关键因素之一。树种选择不当,造林不易成活或林分的生长状态不良,抗性差。由于不同林种生存环境及功能不同,对树种的要求也不同,因此树种选择是林业生态工程建设中很重要的问题,也是最基本的工作。水源涵养林规划布局应把水资源的永续利用与森林的生态效益、经济效益结合起来。可以根据生产的需要,在水源涵养林区内,发展一些速生的针、阔叶树种。这样水源涵养林既能涵养水源又能改善环境,同时还可以带来经济效益。

适地适树原则是多年对树种选择研究得出的结论,也是树种选择的依据。选择抗旱性强的乡土树种,同时引进一些适应生境条件的外来树种能改变小气候环境,使之更适宜林木生长。

美国 1935~1942 年通过对常用树种进行比较,筛选出了大平原防护林常用品种。原苏联研究人员在草原造林时,考虑乔木树种对土壤的适应性,并根据乔灌木根系发育及生长发育情况进行分类选择。在国内,早在 1962 年关君蔚教授就总结了我国 30 年防护林实践,提出了 4 个沙地防护林专用林种、7 个水土保持林专用林种、4 个环境保护及其他专用林种^[10]。林种的确定包括树种的选择。“八五”、“九五”期间“北京密云水库水源涵养林的研究”对库区水源保护林的林种配置、树种的耗水特性等问题进行了研究。包永平根据造林成活率、保存率、林木生长状况,通过调查对比的方法从在气候干旱、土层瘠薄的石质山区生长的树种中筛选出耐干旱的适宜造林树种^[11]。纪中华经广泛的资源调查,选择罗望

子 (*Tamarindus indica*) 作为治理退化坡地的先锋树种进行人工栽培试验, 获得了良好的生态、社会、经济效益^[12]。周蛟等人在金沙江干热河谷区引进 12 种树种, 以本地的山合欢、山黄麻做对照进行了造林实验, 以银合欢、念珠相思、黄豆树、加勒比松、山合欢为参试树种, 造林 5 年后, 进行树高、胸径及冠幅生长分析, 制定出研究地区抗旱耐热造林树种的选择标准^[13]。用此标准对参试树种进行反馈选择, 评选出银合欢、黄豆树、加勒比松为元谋干热河谷区的造林树种。李世东对干热河谷区树种的选择、配置和生态效益进行了研究, 提出了生态、经济、社会效益有机结合的退耕还林还草模式^[14]。沈有信等也对热河谷植被恢复的几种配置方式进行了比较研究^[15]。辽宁省是浑河、太子河等主要河流的发源地和集水区, 刘畅通过对影响落叶松生长的立地因子的研究把辽东山区划分为 12 个立地类型, 此立地类型的划分也适用于该区其他造林树种, 并对各立地类型进行多树种综合评价, 筛选出适合各立地类型的主要造林树种, 以改善该区树种单一、土壤酸化、水源涵养能力低下、生态功能脆弱的局面^[16]。

赵雨森采用定量和定性相结合的方法对内蒙古自治区赤峰市巴林右旗中南及东南部无林地进行了调查, 并通过各立地类型的宜林性和限制性分析, 根据当地自然条件特点和各树种生物学特性确定了各立地类型的造林类型和造林适宜林种^[17]。新中国成立以来, 西部干旱半干旱地区的植被建设取得了很大成绩, 但总体看森林植被的成活率和保存率不高, 林分生长不良, 稳定性不强, 森林经营粗放的情况仍相当普遍^[18]。由于树种、草种选择不当及植被配置结构不合理等原因, 致使林、水矛盾激化, 其结果不仅对植被本身的生存及其生态效益的发挥构成了威胁, 而且对将来植被建设的水分生态环境和水资源的优化利用造成了不同程度的负面影响。可见, 适地适树能使植被建设与水资源的配置更加科学合理, 从而发挥更大的生态效益。

1.2 林木干旱适应性研究

国外关于林木耐旱性的研究较早,早在 1973 年 Hsiao T. C. 比较系统地进行了关于植物对干旱胁迫的适应机制的研究,并为中生植物对水分胁迫划分梯度提出了具体的标准。Kramer 在其著作中指出,扁桃叶子能干燥到饱和水亏缺 70% 而不受伤害,油橄榄为 60%,无花果为 25%^[19]。可见树种间的差异是很大的。Mooney 等对沙生灌木的温度和水分胁迫条件下的光合生理反应进行了研究;Rhoderbaugh 对三种杨树品种的水分胁迫、光合作用和早期生长状况进行了研究^[20]。现在国外开始探讨利用组培技术在试管中进行树种耐旱性的鉴定。

我国对林木水分胁迫的研究在 20 世纪 80 年代初才开始逐渐受到重视,研究内容主要表现在 3 个方面:一是对于旱生境条件下林木受干旱危害的形态观察,为我们提供了林木耐旱能力大小最为直观的资料;二是从解剖构造方面探讨林木对于旱生境的适应特征;三是从水分生理的角度研究林木对于旱生境的反应和适应。以上的这些研究都从不同的层次和侧面研究了林木对于旱逆境的反应和适应,丰富了我们对于林木抗旱特性的认识。

1.2.1 干旱适应性树种的选择

近年来关于树种抗旱性比较的研究工作较多,为干旱半干旱地区提供了技术支撑。

谢寅峰等测定了在水分胁迫下各树种的光合速率:银杏 > 苦楝 > 刺楸 > 马尾松 > 火炬松 > 水杉^[21]。朱春云通过凋萎系数的测定将青海东部干旱半干旱地区常见的 14 种旱生树种的抗旱程度进行了初步划分,深入研究了多项水分生理指标,并据此进行了主成分二维排序,将参试树种按耐旱特征划分为五个不同的抗旱类型,供各种生态类型区选用,又综合多指标对 14 个树种的抗旱顺序进行了综合排序^[22]。顾振瑜通过抗旱生理指标测定得出:元宝枫的耐

旱性较强^[23]。沙棘表现出良好的抗旱、耐涝特性^[24]。张敦论对在水分胁迫下刺槐等 8 种沙质海岸主要造林树种盆栽苗的光合、呼吸和蒸腾速率的变化进行测定,通过分析对各树种的耐旱能力进行排序^[25],其由强到弱的顺序是:单叶蔓荆 > 火炬树 > 黑松 > 侧柏 > 紫穗槐 > 鲁刺 13 号 > 鲁刺 10 号。王森研究了不同土壤水分亏缺对不同树种生态反应和生物量的影响^[26],发现椴树和水曲柳叶相对密度随水分亏缺的加剧而显著降低,蒙古栎和胡桃楸叶相对密度在轻度水分亏缺时达到最高,生物量降低,生物量从大到小依次为水曲柳、椴树、胡桃楸、红松,而蒙古栎幼树生物量平均增加 4.8%,耐旱性比其他 4 个供试树种强。王华田以北京市水源保护林及其主要树种为研究对象,对油松、侧柏、刺槐、栓皮栎、元宝枫、火炬树、山桃为代表的 20 余个树种的蒸腾耗水特性和规律进行了较为系统的研究^[27]。刘建伟等研究了不同杨树无性系光合能力与抗旱性的关系^[28]。范杰英发现金链树、紫穗槐、香椿、木瓜抗旱能力较强;沙枣、杜仲、柠条、国槐次之;葛藤、合欢抗旱能力较差^[29]。李吉跃等的研究表明忍耐低水势的能力是小叶黄杨 > 女贞 > 国槐^[30]。韦小丽研究了喀斯特地区榆科树种对水分胁迫的反应和适应,发现榔榆幼苗的综合抗旱能力最强,青檀次之,朴树较差^[31]。宋丽华发现紫丁香、连翘、日本晚樱的抗旱性强于榆叶梅^[32]。廖声熙等通过对印度引种的 4 个种源印楝的生长和水分生理指标进行测定分析发现,印楝树种有一定的抗旱能力^[33]。李淑英等以在北京试种成功的 5 种常绿阔叶树为材料发现树种间抗旱性:莪荻 > 常春藤 > 大叶黄杨^[34]。

1.2.2 干旱适应的形态学基础

张继义等用有限面积法野外实地测定了科尔沁沙地几种常见乔灌木树种所能耐受的极端临界土壤含水率和极端干旱条件下的生存能力^[35]。植物在极端干旱条件下的生存能力表现为叶片枯黄、萎蔫、脱落和枝条从上到下逐渐干枯,但枝条基部和根系仍然存活,并保持较长时间的存活能力,在遇到适宜的降水后能继续萌发、生

长。这一特性具有蓄种、保种作用,对维持荒漠植物种群稳定具有重要意义。测定结果对评价物种的抗旱能力和维持人工林群落的稳定具有参考价值。

叶片是植物外部形态中对水分胁迫反应最敏感的器官,叶片的结构特征及在水分胁迫条件下运动形式对植物的抗旱性有极其重要的作用。旱生植物叶片的结构特征有利于减少水分损失,针叶树的水分损失量更少。在水分胁迫下叶片生长受到抑制^[36],蒸腾面积减少;叶片卷曲、萎蔫、角度和方向发生改变,以减少对光能的吸收;叶片气孔形态及解剖结构在水分胁迫条件下也有所改变,干旱能增加气孔和角质层阻力,减少水分蒸发。例如在水分胁迫条件下苹果叶片保卫细胞外覆盖了一层厚的角质层,并形成突起状角质唇形物,抗旱性强的品种气孔下陷凹入表皮以下,幼叶变厚,栅栏组织明显加厚,海绵细胞变小^[37]。成龄叶在水分胁迫条件下与幼叶相比,表现出叶变薄,栅栏组织的厚度不同程度减小,叶肉下表皮细胞大多数分解,幼叶可能比成龄叶对水分胁迫更敏感。关于气孔密度变化,不同研究者研究不同植物得出了不同结论,Zagdansha等人发现在水分胁迫条件下,大麦旗叶叶片变薄,气孔密度增加;Nautiyal等人指出桉树等林木气孔密度随水分胁迫加剧而减少^[38];马春兰发现苹果叶片气孔密度没有明显变化;Sankarapandian对不同高粱品种进行了研究,发现在水分胁迫条件下气孔数目基本保持不变^[39]。水分胁迫期间叶绿体膜受损,中度胁迫可使基粒类囊体膨胀间质片层空间增大;严重水分胁迫时,间质片层空间进一步加大,基粒类囊体进一步膨胀,囊内空间变大,类囊体排列产生扭曲现象^[40]。马成仓等对锦鸡儿属羽状叶类群的代表植物——小叶锦鸡儿和假掌状叶类群的代表植物——狭叶锦鸡儿的地理分布、生长发育、形态结构、渗透调节和水分代谢进行比较研究时发现:小叶锦鸡儿叶片平展、被绿色柔毛,有时上面近无毛,狭叶锦鸡儿叶片呈瓦状、被粉白色柔毛;狭叶锦鸡儿叶片厚度/面积值和长/宽值大于小叶锦鸡儿,叶片生物量小于小叶锦鸡儿。这些特性使狭叶锦鸡儿比小叶锦鸡儿保水能力强,更适宜干旱环境^[41]。

植物根系的生长特征是一个重要的抗旱性指标。干旱对根的影响是多方面的,包括根在水平或垂直方向的伸展、根长、密度、具有强吸收功能的细根数量、根冠比、根叶面积比、根内水流动的垂直和横向阻力的变化等。根系是植物吸水吸肥的器官,根系发育良好可以提高植物的耐旱性。耐旱性强的植物根系生长迅速,根系扩展范围既深又广。根系发育、根系分布以及不同水分环境下根系的变化一直得到研究者们的关注。一些研究认为:根大、深、密是耐旱植物的基本特征。Rhoderbaugh 等在研究三个杨树无性系扦插苗早期生长时指出,在水分胁迫或无水胁迫条件下,早期叶片、根系生长速率与杨树无性系生长潜能的相关性至关重要^[20]。又如生长在沙漠中的骆驼刺 (*Alhagi pseudathagi*) 地上部分只有几厘米,而地下部分却深达 1.5 m,扩展范围可达 6.23 m^[42]。中轻度水分胁迫会促进根的生长,严重水分胁迫会抑制根的生长,这与脱落酸含量及根对脱落酸的敏感性有关,低浓度的脱落酸促进根生长,高浓度的脱落酸抑制根生长^[43]。轻度水分胁迫诱导产生的脱落酸促进根生长,以增加根系的吸收面积,提高植物抗旱性;在严重水分胁迫下根系合成大量的脱落酸抑制根系生长^[44]。在水分胁迫下根系的显微结构发生明显的变化,中轻度胁迫使新根的中柱加粗,严重胁迫时又变扁,凯氏带越来越不明显,导管比正常供水时发达,导管分子直径加大,木质部向心分化速度加快^[37]。这些变化都是根系适应水分逆境增强抗性的主动响应。

1.2.3 叶片水势变化

过去人们常将叶水势的变化作为植物对水分胁迫反应的一个最直接指标,但大量研究发现茎水势比叶水势对水分胁迫更敏感^[45]。3年生苹果树在土壤干旱条件下叶片水势稍低于湿润土壤上的苹果树,一般仅相差 0.3 MPa,但两者的午间茎水势之间一直相差较大,浇水后的茎水势和叶水势都开始恢复,茎水势一直比叶水势高,在严重水分胁迫下存在茎水势低于叶水势的现象^[46]。冯玉龙等报道杨树在水分胁迫条件下可以通过渗透调节维持压力势,对水

分胁迫做出适应性反应^[47]。沙棘蒸腾速率随干旱胁迫程度加重而降低；轻、中度干旱胁迫下沙棘叶含水率、水势、渗透势、膨压下降幅度较小，光合速率、侧枝生长速率保持在较高水平，能维持基本的生长量，表现出耐旱植物的生理特征；重度干旱胁迫使上述指标下降较显著，且长时间胁迫后，33.3%沙棘幼苗死亡^[48]。

1.2.4 光合作用与气孔反应

水分胁迫对植物光合作用的抑制包括气孔抑制和非气孔抑制。气孔抑制是指气孔导度的改变影响 CO_2 从大气向叶片扩散的能力。水分胁迫使气孔阻力升高，升高幅度随水分胁迫强度的加剧而增大。水分胁迫导致光合作用的下降以气孔抑制为主，以能量转移和电子传递的生物物理过程为辅^[49]。非气孔抑制是光合器官的光合能力直接受到影响所致。在水分胁迫下光补偿点上升，光饱和点下降，表明叶肉细胞光合能力下降。光合速率的日变化由单峰曲线转变成双峰曲线，轻度水分胁迫与这两种因素有关，而中度严重水分胁迫主要与非气孔因素有关。水分胁迫不仅会降低植物的光合速率，还会抑制光反应中的原初光能转换、电子传递、光合磷酸化和光合作用暗反应的过程。若水合补偿点越低，表明林木在干旱条件下避免饥饿的能力越强，因而忍耐干旱的能力也就越强，不同的植物有不同的水合补偿点^[50]。光合参数常被用作植物体忍耐干旱胁迫强弱的指标，耐旱植物的光合参数比不耐旱的植物受水分胁迫的影响小。王晶英等以银中杨3年生苗木为试验材料，通过盆栽试验，研究土壤干旱程度、干旱持续时间和逐渐干旱对银中杨叶片气体交换参数的日变化和光响应过程的影响^[51]，结果表明：银中杨具有较强的抗旱性，适度干旱有利于光合作用。

冯玉龙等比较研究了不同水分条件下杨树2个无性系幼苗的光合特性，发现胁迫初期，光合作用受气孔限制；胁迫后期及复水后的恢复期，光合作用受非气孔限制^[41]。叶绿体结构被破坏，致使叶绿体光合活性下降，这也是水分胁迫下光合作用受到抑制的主要原因^[42]。在水分胁迫下叶片光合色素的质量分数降低，与 CO_2 同