



何茜 李吉跃 姜枫 ◎著

毛白杨无性系抗旱节水特性与评价



中国林业出版社

毛白杨无性系抗旱节水特性与评价

何茜 李吉跃 姜枫 著

中国林业出版社

图书在版编目(CIP)数据

毛白杨无性系抗旱节水特性与评价/何茜,李吉跃,姜枫著.—北京:中国林业出版社,2010.6

ISBN 978-7-5038-5856-7

I. ①毛… II. ①何… ②李… ③姜… III. ①毛白杨 - 无性系 - 抗旱性 - 研究 IV. ①S792.117.04

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2010)第 114843 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)

E-mail cfphz@public.bta.net.cn 电话 83224477

网址 www.cfph.com.cn

发行 新华书店北京发行所

印刷 北京地质印刷厂

版次 2010 年 7 月第 1 版

印次 2010 年 7 月第 1 次

开本 787mm × 1092mm 1/16

印张 12

字数 228 千字

印数 1 ~ 2000 册

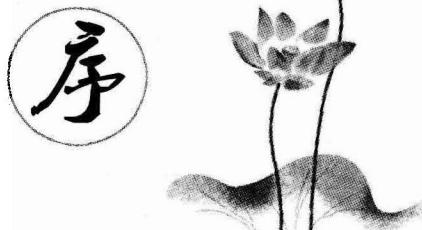
定价 32.00 元

前言

根据我国林业发展战略,2010年我国森林覆盖率达到19%以上,大江大河流域的水土流失和主要风沙区的沙漠化有所缓解,全国生态状况整体恶化的趋势得到初步遏制,林业产业结构趋于合理;到2020年,森林覆盖率将达到23%以上,重点地区的生态问题基本解决,全国的生态状况明显改善,林业产业实力显著增强;到2050年,森林覆盖率将达到并稳定在26%以上,基本实现山川秀美,生态状况步入良性循环,林产品供需矛盾得到缓解,建成比较完备的森林生态体系和比较发达的林业产业体系。因此,在今后相当长的时期内,林业将在我国生态建设中起着举足轻重的作用,以植树种草为核心的植被恢复建设将成为生态建设坚实的核心。

我国是世界上干旱缺水面积大、水资源严重不足的国家之一,干旱半干旱地区面积达565.86万km²,约占国土面积的58.6%,主要分布在广大的西北地区。干旱半干旱地区的最大特点就是降水量少,蒸发强烈,土壤水分严重亏缺。通常,干旱地区的年降水量不超过200mm,而半干旱地区的年降水量也只有200~400mm。干旱不仅影响造林成活率,而且使现有的人工林生长不良,出现大面积“小老树”现象,形成造林不成林的后果。干旱缺水已成为恢复森林植被、改善生态环境最为主要的限制因子。因此,对于我国这样一个水资源短缺、干旱灾害严重的国家,在植被恢复和林业发展的过程中,如何节约用水,合理用水,科学用水,以有效的水分消耗换取较大的经济、生态和社会效益,不仅是一个十分重要的理论问题与实践问题,更是一个发展战略问题。

植被恢复建设和林业发展过程中的水资源问题,归根结底就是如何解决在干旱下确保造林成活和林木正常生长,以及以有限的水资源换取较大的造林成效问题。而解决干旱条件下的苗木存活及林木生长问题,应主要从三个方面入手:一是抗旱节水植物材料的培育和筛选,即从植物本身的生理、生态、遗传特征上进行研究,选择抗旱性强、耗水少、水分利用效



序

“回眸大学时光，思考青春岁月，书写人生愿景”，北京理工大学的毕业生在离校前都要参加德育答辩，回顾与总结大学4年的学习生活、人生感悟、成功经验和失败教训。德育答辩是我校坚持“以智养德、以德养才、德育为首、全面发展”的育人方针，适应大学思想政治教育的新形势与新任务，在继承传统的基础上开创的一项特色工作，历经7年实践，现已形成了由新生入学时的德育开题、三年级的德育中期检查和毕业时的德育答辩组成的完整的大学德育体系。

德育答辩为毕业生献上“成人礼”。德育答辩要求每一名本科生在大学4年中通过德育开题、中期检查和答辩，从思想、道德、学业、人际交往、法纪等方面出发，以书面形式对大学生活和个人发展进行全面规划、实施、修正和总结，以班级为单位开展交流答辩，同时接受评价和指导。德育答辩为毕业生提供了一个多角度审视自我、展示自我的舞台，充分肯定了学生在教育中的主体作用。学生通过系统地梳理和认真地总结自己4年的大学生活，吸取成功的经验和失败的教训，获得心灵的体验、思想的升华，确立新的人生目标，以崭新的精神状态开始新的生活。

德育答辩打造毕业前“经典时刻”。学校通过多

目 录

前 言

第1章 树木抗旱节水生理研究进展

► 1.1 树木节水生理	(1)
1.1.1 从“生物节水”到“林业节水”	(1)
1.1.2 树木蒸腾耗水	(3)
1.1.3 水分利用效率与稳定性碳同位素	(7)
► 1.2 树木抗旱生理	(12)
1.2.1 生长	(14)
1.2.2 形态解剖构造	(14)
1.2.3 叶片水分生理	(16)
1.2.4 气体交换与光合特性	(18)
1.2.5 叶绿素荧光	(21)
1.2.6 渗透调节能力	(21)
1.2.7 抗氧化保护系统与膜脂过氧化	(22)
1.2.8 内源激素代谢	(23)
► 1.3 树木抗旱节水性的综合评价	(24)
1.3.1 树木抗旱节水性评价指标	(24)
1.3.2 树木抗旱节水性评价方法	(26)

第2章 毛白杨无性系形态及解剖构造特征

► 2.1 形态特性	(28)
2.1.1 树皮形态	(28)
2.1.2 树枝分枝角度	(31)
► 2.2 叶解剖构造特征	(32)
2.2.1 苗木叶解剖构造	(33)

2.2.2 林木叶解剖构造	(35)
► 2.3 比叶重	(40)

第3章 毛白杨无性系生长规律

► 3.1 苗期生长规律	(42)
3.1.1 苗高及地径生长	(42)
3.1.2 叶生长	(44)
► 3.2 林木生长规律	(46)
3.2.1 胸径和树高生长	(46)
3.2.2 树冠生长	(46)

第4章 毛白杨无性系水分生理特性

► 4.1 叶片含水量	(49)
► 4.2 叶保水力	(50)
► 4.3 叶水势	(54)
4.3.1 叶水势与土壤含水量的关系	(54)
4.3.2 叶水势对干旱胁迫及复水的响应	(57)

第5章 毛白杨无性系蒸腾耗水特性

► 5.1 不同无性系蒸腾耗水量及耗水速率比较	(61)
5.1.1 蒸腾耗水量及耗水速率比较	(61)
5.1.2 蒸腾耗水量及耗水速率日变化规律	(64)
► 5.2 干旱胁迫对蒸腾耗水特性的影响	(70)
5.2.1 对蒸腾耗水量及耗水速率日变化的影响	(70)
5.2.2 不同无性系的日耗水量及白天耗水速率对干旱 胁迫的响应	(79)

第6章 毛白杨无性系气体交换及光合生理特性

► 6.1 苗期气体交换特征	(84)
6.1.1 光响应曲线特征	(84)
6.1.2 净光合速率	(88)
6.1.3 蒸腾速率	(93)
6.1.4 气孔调节	(97)
6.1.5 叶绿素荧光动力学参数	(101)
6.1.6 叶片叶绿素含量	(102)
6.1.7 干旱胁迫对酶活性的影响	(108)
► 6.2 林木气体交换与气孔调节	(113)
6.2.1 净光合速率(Pn)	(114)
6.2.2 蒸腾速率(Tr)	(116)
6.2.3 气孔调节	(117)

第7章 毛白杨无性系碳同位素组成与水分利用效率

► 7.1 碳同位素特征	(120)
7.1.1 苗木不同无性系碳同位素组成比值($\delta^{13}\text{C}$)与碳同位素分辨率($\Delta^{13}\text{C}$)的比较	(121)
7.1.2 林木不同无性系碳同位素组成比值($\delta^{13}\text{C}$)与碳同位素分辨率($\Delta^{13}\text{C}\text{\%}$)的比较	(122)
► 7.2 水分利用效率	(124)
7.2.1 苗木不同无性系瞬时水分利用效率(WUE_i)的比较	(124)
7.2.2 干旱胁迫对瞬时水分利用效率(WUE_i)的影响	(125)
7.2.3 林木不同无性系瞬时水分利用效率(WUE_i)的比较	(129)
► 7.3 碳同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\Delta^{13}\text{C}$ 与水分利用效率的关系	(129)

第8章 毛白杨抗旱节水优良无性系评价与筛选

► 8.1 毛白杨无性系抗旱节水指标体系的建立 …	(132)
► 8.2 毛白杨抗旱节水优良无性系的综合评价与筛选 (139)
► 8.3 林木抗旱节水指标的定量化分析及检验 …	(150)
参考文献	(156)
后记	(157)
缩写词一览表	(178)
图版说明	(179)

树木抗旱节水生理研究进展

植物的节水性与抗旱性是密不可分又是相互区别的。节水性主要是指植物蒸腾耗水少、水分利用效率高、保持水分能力强，以最小的水分消耗获取最大的产量；抗旱性主要是指对植物干旱胁迫的适应能力和解除干旱后的恢复能力，在干旱生境下利用有限的水量保持光合生产力，获取最高生长量，从而维持生存的能力。干旱缺水已成为恢复森林植被、改善生态环境最主要的限制因子（朱俊凤，2000）。在以往的相关研究中往往将两者笼统地归为抗旱性。在林业上，所谓的抗旱造林技术更准确地说就是节水造林技术。刘春晖（2006）在林业节水对策探讨中就提出以抗旱节水永续林为建设方向，将短期抗旱和长期节水有机结合，构建复杂、稳定、节水、高效的生态系统。山仑（2003）也提出，干旱缺水并不总是降低产量，一定生育阶段适度水分亏缺可能对增产和节水都有利。其机理可初步解释为：干旱缺水对作物的影响有一个从“适应”到“伤害”的过程，不超过适应范围的缺水，往往在复水后可以产生生理、生长和产量形成上的补偿效应，在节约大量用水的同时，使最终产量不受影响。由此认为，在高效用水方面植物自身存在很大潜力。

1.1 树木节水生理

1.1.1 从“生物节水”到“林业节水”

“生物节水”概念的发展经历了作物生理节水、作物遗传节水、生物（包括植物、微生物）节水三个阶段。“生物节水”一词是山仑院士（1991）在《应用生态学报》上发表的《节水农业及其生理生态基础》一文中提出来的，他指出，“生物节水措施是按照作物需求规律采取对策。从长远来看，通过研究需水规律提高植物本身的水分利用效率，这是未来节水增产的最大潜力所在”。石元春院士（1999）对生物节水进行了更加详细的论述，明确指出：节水在学术上的提法就是指提高生产过程中的水分利用效率（water use efficiency, WUE），即提高单位耗水（蒸散量）的经济产量。所谓的生物性节水，是指利用和开发生物体自身的生理和基因

潜力，在同等水供应条件下能够获得更多的产出。张正斌(2003)对生物节水的概念进行了扩展，并指出：随着生物节水概念的发展，通过培育抗旱节水和水分高效利用的动植物和微生物品种，利用各种抗旱节水栽培和管理措施，提高生物链过程由微生物→植物→动物的不同能量级生物的水分利用效率，产生出更多的和质量更优良的食物，将成为未来农业研究的关键问题。

随着水资源的日趋短缺，生物节水在节水农业发展中的地位越来越受到重视。世界先进节水农业国家以色列科学家 Stanhill(1992)曾指出：只有提高生物自身的水分利用效率(water use efficiency，简称 WUE)，才能取得节水上的新突破。2005 年国际农业组织成立了作物抗旱性适应的物种挑战计划项目(The Generation Challenge Program)，其中就有对植物抗旱抗逆种质资源的搜集保护和利用(<http://www.generationcp.org/index.php>)。2005 年底，我国在北京举行了以“生物节水技术及其发展前景”为主题的香山科学会议第 267 次讨论会，会议围绕生物节水的生理和分子基础、耐旱及高 WUE 转基因技术研究现状及应用前景、节水生态与节水栽培、以耐旱和高 WUE 为目标的遗传育种四个方面进行了深入探讨(<http://www.xssc.ac.cn>)。2006 年 5 月 21~25 日第一届国际生物节水理论与实践会议在北京召开(<http://www.conference.ac.cn/ictpb.htm>)，张正斌在大会上对生物节水的范畴及未来发展方向作了深入探讨。2007 年 6 月，联合国粮农组织(Food and Agriculture Organization of the United Nations，简称 FAO)一国际原子能机构(International Atomic Energy Agency，简称 IAEA)第三届“应用碳同位素分辨率技术提高作物水分利用效率”国际研讨会在银川召开(http://www.nxkjt.gov.cn/detail.asp?n_id=8372)。可见，干旱已成为 21 世纪和未来的世界性难题，如何提高有限水资源的高效利用和植物自身的水分利用效率，已经受到国内外有远见的科学家们的高度重视，并成为当前和未来国际研究的热点。

综合来看，林业上的节水也应该包括以下三个层面：

(1)从耐旱节水植物的选育入手，通过配置低耗水植物，减少对土壤水分的消耗和灌溉用水的需求。

(2)从节水措施的应用出发，通过减少土壤表面蒸发、增强土壤蓄水保墒能力，达到节水的目的。

(3)提高水分利用效率，即实现干物质质量(同化量)/耗水量(蒸腾量)的最大化。提高水分利用效率存在两个研究方向：一是在不降低产量的情况下大幅度减少蒸腾量，二是在不相应增加蒸腾量的情况下显著增加产量。当前的“生物节水”就是水分利用效率概念的扩展(山仑，2007)。

水分利用效率(water use efficiency, WUE)与植物的抗旱性有关,但两者不是同一概念。有的植物是抗旱植物,且水分利用效率高,如景天酸代谢植物;而深根耗水型抗旱植物的水分利用效率并不高,其水分利用效率受到品种、栽培技术和环境条件等许多因素的影响。利用抗旱性强但不节水的树种造林其生态意义并不大,有时甚至对生态环境带来负面影响。例如我国西部大面积的胡杨,多年栽植造成地下水位降低,而这反过来又影响到胡杨的生长,造成其大面积死亡,生态环境恶化(赵秀莲等,2004)。近50年来的研究实践也证明,水分利用效率随作物产量增加而增加,但作物的抗旱性不一定增加,在正常供水条件下,抗旱品种全生育期耗水量一般不比水敏感品种少,但产量低,水分利用效率也低,在干旱条件下,抗旱品种产量比较稳定,与不抗旱品种比较,水分利用效率通常较高(刘友良,1992)。

可见,树木的抗旱性和节水性既有区别,又有联系。实际研究中已有学者提出节水生理的概念,并把植物耗水量和水分利用效率作为节水生理的两个重要指标(苏佩等,2007)。因此,我们在实际工作中不仅要弄清楚抗旱与节水各自的特点,还应将两者有效地结合起来,这样更具有现实意义。

1.1.2 树木蒸腾耗水

水分是影响树木生长的重要条件和基础,而蒸腾耗水则是树木水分散失的主要途径。因此,树木蒸腾耗水准确测算和深入研究对于提高林木水分利用率,调控林木合理密度,优化林木体系配置和稳定林木结构设计具有重大的理论和现实意义。

1.1.2.1 树木蒸腾耗水及其影响因素

树木对水分的消耗是通过蒸腾作用来完成的,蒸腾作用在植物水分代谢中起着很重要的调节支配作用,其蒸腾过程是土壤水分通过植物体并主要经叶片中的气孔向大气输送的过程。植物的生长过程中要消耗大量的水分,其中约有95%是由蒸腾作用消耗掉的(Larcher,1995)。植物的蒸腾一般可分为气孔蒸腾、角质层蒸腾和皮孔蒸腾。在有利的情况下,气孔蒸腾一般占总蒸腾量的80%~90%以上(Levitt,1972)。在土壤—植物—大气连续体(SPAC)中,植物体内的水分平衡由吸水速率和失水速率来控制,而失水速率主要决定于植物蒸腾作用的大小。

蒸腾作用的强弱,可以在一定程度上反映植物的水分代谢状况,主要通过蒸腾速率来表示。蒸腾速率是衡量植物水分平衡的一个重要生理指标和水分参数,可以反映树种调节自身水分损耗能力及适应干旱环境的不同能力。关于蒸腾作用与植物耐旱性的关系,现有研究表明,旱生植物在水分充足时同样表现出较强的

蒸腾量，在干旱胁迫条件下，蒸腾作用与气孔导度都随着水分胁迫的发展而降低（Lassoie 等, 1981; Schlte 等, 1982; Aussenaé 等, 1984; 李吉跃, 1990, 1991b; 张建国等, 2000），而气孔关闭则是引起树木蒸腾作用大幅度下降的主要原因(Kramer, 1983; Hsiao, 1973)。虽然蒸腾失水会产生水分亏缺，使植物生长停滞或死亡(Kramer, 1983)，但是蒸腾作用对于液流的上升、矿质和水分的吸收和运输，以及降低叶温的作用都是不可少的，因此保持一定的蒸腾量是树木控制失水，维持植物体内水分平衡的一个关键。

树木蒸腾作用的强弱受其自身生物学特性和环境因素的综合影响。研究树木的蒸腾速率及其与环境因子的关系，是了解林木水分需求和水分利用效率的基本内容和前提。对林木的蒸腾特性已进行了大量的研究(Kramer et al., 1979, 1983; Tyree et al., 1972, 1978; 李吉跃, 1990, 1991b; 1991e; 1993; 1994; 张建国, 1993; 董学军等, 1997; 1999; Liu, et al., 1997; 蒋高明等, 1999; 王孟本等, 1990; 贾志清等, 1999; 刘淑明等, 1999; 李吉跃等, 2002c; 周平等, 2002b; 何茜等, 2006, 2007)，对许多树木在不同水分状况下的蒸腾速率进行了测定和研究，分析了环境因子对蒸腾作用的影响，对比不同树种的蒸腾速率，树木对干旱胁迫在蒸腾作用上的反应等。这些研究表明，蒸腾速率与环境因子的相关性从大到小分别为：光照强度、气温、相对湿度和大气水势。光照是影响蒸腾作用的最主要的外界条件，主要是引起气孔的开放和关闭；大气湿度直接影响蒸腾作用的大小，在湿度增大时，蒸腾速率下降；温度则是在一定范围有促进蒸腾的作用，但温度过高也会使气孔关闭；而土壤水分含量则是直接关系到能够供应给植物进行蒸腾的水分的多少，在干旱半干旱地区对植物的蒸腾作用影响最大。李吉跃等(2002c)对9个北方主要造林树种苗木的研究表明，蒸腾耗水以白天为主，白天的耗水量占全天的比例，在充足供水的晴天，为89.8%，当受到干旱胁迫后，其比例下降，轻度胁迫时为86.5%，中度和严重胁迫下只有71.5%~75%；蒸腾作用随着干旱胁迫的发展而降低，当苗木受到轻度干旱胁迫后，日平均单株耗水量降为正常条件下的38%，中度胁迫下降为16%，严重胁迫下只有12.6%。而不同的树种下降的幅度有较大差异。

也有学者发现，蒸腾作用与外界环境的关系，特别是与土壤水分的关系的相关性并不明显。李洪建等(1996)对晋西北的人工刺槐林研究发现，刺槐的蒸腾季节变化与土壤水分季节变化的关系不显著，而水势季节变化受土壤水分变化的影响较大。王孟本等(1999)用快速称重法对半湿润区的4个树种在年生长季节中蒸腾速率的研究表明，月平均蒸腾速率与土壤含水率的相关性不显著，说明在自然降水条件下，树种蒸腾作用的季节变化趋势不仅受土壤水分变化的影响，还受其

自身生理调控、生理阈值和年生长节律的制约，并不都是土壤含水量越小蒸腾速率就越低，或者土壤含水量愈多蒸腾速率就愈高。因此，蒸腾作用受树种、环境、时间、空间等多种因素的控制，是一个复杂的生理过程和物理过程。

1.1.2.2 树木蒸腾耗水的测定方法

树木耗水量的测定和研究方法很多，但各有优缺点。不同阶段由于受学科技发展水平的限制，测定树木蒸腾耗水所采用的方法也不尽相同。从研究层次看，主要有枝叶水平、单木水平、林木水平和区域水平4种尺度。从研究林木蒸腾耗水的几个层次的测定方法看，在比较林地蒸散中，水文法适用性较强，可测定各种林分、森林小流域区域不同时段的蒸散耗水量，分析林分耗水随季节的变化及地区差异、森林经营状况与耗水量的关系，在任何天气条件下都可以应用，不受微气象学方法中许多条件的限制，但只能用于较长时段的总蒸散量，一般测定一周以上的水分运动。微气象法适用林相整齐，作用面均一，坡度变化不大的林分，可以测定每小时的蒸散变化率，并分析蒸散耗水与环境因子（太阳辐射、风速、空气湿度等）的关系。气候学方法适合估算一个地区潜在蒸散量和相对耗水量，用于比较不同地区蒸散耗水量。利用遥感资料结合气象观测数据可估算区域森林蒸散量。而从研究林木个体的蒸腾耗水特性、机理角度上看，单木水平上的测定方法是目前对树木耗水特性研究的主要方向和研究热点，主要包括整树容器法、茎流计法、热脉冲法等。这些方法从微观角度分析蒸散与植物个体、环境因子和水分供应的关系，可比较不同林种和树种个体蒸腾耗水量的差异，适用于树种个体耗水量测定，从植物生理作用与气象因子的关系中去研究水分利用与植物生长的关系。利用对单木测定获得的数据可以合理地进行尺度放大到林分的水平，具有实际应用的价值。

整树容器法由 Ladefoged (1960) 提出，Roberts (1977) 和 Knight 等 (1981) 分别进行过实际应用和测定。刘奉觉等 (1997) 在国内也应用该方法对 2 年生和 6 年生的杨树进行过耗水研究，具体为在凌晨时将树木从地面处锯断，移入盛有水的容器中，通过记录容器中水分减少的数量来测定整株林木的蒸腾耗水量。但由于破坏了树木，会对其正常的生理活动产生影响。李吉跃等 (2002) 和周平等 (2002) 通过用保鲜膜将盆栽的苗木密封覆盖的方法，每天定时应用精密电子天平对 9 个树种进行称重，通过计算每天的重量变化，得到任意时间之间整株苗木的蒸腾耗水量，可以认为是一种改进的整树容器法。招礼军等 (2003)、哈申格日乐等 (2005)、朱妍等 (2005)、何茜等 (2006a, 2006b, 2007, 2010) 应用相同的方法对油松、侧柏、樟子松、新疆杨、白蜡、国槐、火炬树、盐肤木、黄栌、紫穗槐、丁香、黄杨、沙柳、毛白杨等苗木的蒸腾耗水进行了定量研究得出：苗木蒸

腾耗水以白天为主，约占全天耗水量的 90%，耗水日变化呈明显的“单峰型”，峰值出现在 12: 00 ~ 14: 00 之间，该时段的耗水速率是白天耗水速率的 1.5 ~ 1.7 倍。这一稳定的比值对推算全天耗水量、减少野外工作量有重要的意义。

茎流计法和热脉冲法都是以在树干的上下固定距离放置探针到木材中，通过加热树液，测定液流速度和温度变化从而计算出树木的耗水量。但是如何实现单木到林木的转换，即空间尺度扩大，是目前面临的一个难点问题。前人利用液流量与树干基部面积之间的关系和叶面积估算林木耗水量，均未发现很强的相关性 (Cermak, 1987; Werk, 1988)。Hatton 等 (1990, 1995) 研究得出：边材面积和胸径均与蒸腾量存在线性关系，且相关性较高，为耗水尺度的扩展奠定了基础。在相同立地条件下，林木密度对耗水量的影响很明显，密度大的林木耗水量大。在国内，马李一等 (2001) 油松、刺槐的单木向林木转换进行了初步研究；孙鹏森等 (2002) 和王华田 (2004) 对栓皮栎水源林的耗水进行研究，筛选出胸高直径作为林木耗水尺度扩展的变量；翟洪波等 (2004) 通过标准比导率推算了油松、栓皮栎混交林的耗水量。张小由等 (2006) 通过对胡杨林实测标准地的胸径分布，推算出林地边材面积的分布，并结合热脉冲测定出的单木液流通量，推算出黑河下游胡杨林近熟林年生长期 (4 ~ 10 月) 耗水量为 $3172 \text{ m}^3 \cdot \text{hm}^{-2}$ 。朱仲元等 (2007) 采用双桶源能量守恒模型以小时为时段，模拟计算了浑善达天然杨树林的蒸散量，并用茎流计测定结果进行验证得出天然杨树林全生育期的总蒸散发量实测值 (562.1 mm) 与模拟计算值 (514.0 mm) 的日平均相对误差为 11.5%，进而提出：以天数代替小时为时段计算全年耗水量能有效避免一天中天气不稳定带来的误差，提高计算精度。杨锋伟等 (2007) 采用盆栽试验法对晋西黄土区主要造林树种油松、刺槐、苹果成熟单株树木的耗水量进行测算，发现贫水年和丰水年的降水量和林木耗水量均有失衡，贫水年降水量 (430.7 mm) < 耗水量 (430 ~ 470 mm)，丰水年降水量 (870.2 mm) > 耗水量 (450 ~ 510 mm)，且同一树种不同月耗水量差异较大。赵军达等 (2007) 将快速称重法得出的蒸腾速率进行理论推导，分析研究了小黑杨幼龄林对土壤水的实际消耗量。结果表明：嫩江流域中下游段小黑杨 10 年生幼龄林在生长季实际蒸散量为 330.1 mm，蒸散与降水比为 73.4%；在干旱的春季，水分亏缺比较严重，5 ~ 6 月亏缺 37.2 mm。何斌等 (2007) 对塔里木下游地区胡杨、柽柳液流变化进行研究得出：影响胡杨和柽柳液流流速的主导环境因子不同，胡杨液流主要受气温和风速的影响，而柽柳液流主要受气温、土壤湿度和总辐射的影响；环境因子的波动和植株自身调节是植株白天液流流速表现多峰、不平稳的主要原因。该研究所建立的胡杨和柽柳液流速率与环境因子变化的回归模型所解释的因变量变异占总变异的比例较低，说明还有其他因子会对液

流变化产生影响，这与张小由(2006)指出树木液流的变化除了受土壤水分状况、气象因子等外界环境因子的制约，也受到树木本身的冠层结构、气孔开度、树干水力结构和根系水力传导特性等生物学结构影响一致。

目前，对树干液流的测定方法得到了广泛的应用，但是仍然存在一些问题：

- (1) 探针的使用对树木木质部造成了一定的伤害；
- (2) 对树木个体的测定不连续，每次试验前都需使树木恢复初始的热平衡作为重复测量的预处理；
- (3) 数据记录系统的应用程序十分复杂。

在此基础上，Zhirenko(2003)提出了一种测量树木耗水量的新方法。它的原理是通过树液流动速度的变化使两个传感器产生温度差，进而出现电动势的差值来反映树液流动速度和树木耗水量大小。该数据记录系统十分连续，可以在任何时期进行周期性的连续测定，对树木也没有任何伤害。在2003年，Zhirenko首次应用自制的仪器对遭受食叶虫害的栓皮栎(对照为健康栓皮栎)进行了研究，得出了差异很大的两条日变化曲线。

总的来说，目前在林业上对林木蒸腾耗水量的测定，主要是通过测定树木的蒸腾速率来进行推算得到总的蒸腾耗水量，而蒸腾耗水量作为树木耗水量的指标，能反映林木耗水的生理生态学意义。然而，树木耗水方面的研究难点在于耗水评价指标体系的建立和观测尺度的扩大等问题上。这些问题的最终解决，主要依赖于对树木耗水机理，包括水分传输机理和树木生物学、生理学调节机理的研究和全面地了解，这些方面的突破无疑将极大地推动树木耗水领域的研究，从而尽早地揭示树木耗水的调节机制，为在干旱半干旱区进行植被恢复选择低耗水的树种以及优化配置良好的林木结构提供实践基础和指导理论。

1.1.3 水分利用效率与稳定性碳同位素

水分利用效率(water use efficiency, WUE)长期以来一直是人们比较关注的问题。了解植物的水分利用效率不仅可以掌握植物的生存应对策，同时还可以人为调控有限的水资源来获得最高的产量或经济效益。近年来，植物水分利用效率已经成为国内外干旱、半干旱和半湿润地区农业和生物学研究的一个热点问题。水分利用效率是对植物性能的一种测量，在农作物系统中，提高水分利用效率是面对有限的水供给时增加农作物产量的有效方法；在森林系统中，水分利用效率是树木生产和水分管理间的关键环节；在全球变化研究中，水分利用效率联系陆地植物碳、水循环，并被期望在将来高CO₂条件下能够提高。高WUE被认为是干旱和半干旱环境里植物能够成功或是良好地生长和生产的一个有贡献的特

征。水分利用效率作为衡量植物在一定条件下干物质积累与需水量关系的指标，是一个可遗传的性状，由于植物种间和种内存在水分利用效率的差异，因此，通过育种手段来提高栽培植物的水分利用效率存在很大潜力。

1.1.3.1 树木水分利用效率及其测定方法

一般来说，植物水分利用效率通常在四个层次上进行研究：

(1) 单叶水平上的 WUE：也称为水分的生理利用效率或蒸腾效率，指光合器官进行光合作用时的水分利用效率，即净光合速率与蒸腾速率之比：

$$WUE_i = Pn/Tr \quad (1)$$

这是水分利用率的理论值，反映了植物水分瞬时的生理学特征。

(2) 群体水平上的 WUE：作物群体 CO_2 净同化量与蒸腾量之比，它更接近于田间实际情况可表征田间或区域的水分利用率，表示

$$WUE_c = F_c/T \quad (2)$$

式中： F_c ——作物群体 CO_2 通量；

T ——作物蒸腾的水汽通量。

由于 F_c 及 T 的测定要采用复杂的波文比能量平衡法，这项表示方法在国内很少采用(李俊等，1997)。

(3) 产量水平上的水分利用率：消耗单位水分所收获的产量，表示为：

$$WUE_y = Y/WU$$

其中： Y ——净生产量或经济产量；

WU ——作物用水。

(4) 细胞水平和分子水平的水分利用率：用于分析品种间或作物种间 WUE 的差异，为利用分子生物学技术提高作物水分利用效率提供理论依据。

综合国内外近来研究的尺度，较多涉及叶片水平的 WUE，因为叶片水平上 WUE 的研究可以揭示植物内在的耗水机制，为植被的合理供水提供科学依据，这对极度缺水的干旱区植被恢复和保育十分有益。

过去测定植物水分利用效率途径有两种：一是测定植物在较长期生长过程中形成的干物质量和耗水量，称为长期水分利用效率(WUE_L)；另一种方法是短期测定净光合速率(Pn)和蒸腾速率(Tr)，以 Pn/Tr 表示水分利用效率，称为瞬时水分利用效率(WUE_i)。Midgley 等(1993)在研究南非多年生灌木的循环干旱胁迫试验时指出，随土壤干旱到中度水分含量过程中，WUE 提高，但当土壤含水量极低时，气孔导度最终变得稳定，WUE 又开始下降。这种响应机制可以延长生长季节和防御致命的水分胁迫。万雪琴等(2006)比较了杨树无性系之间叶片瞬时水分利用效率的差异，得出不同部位叶片的水分利用效率有明显的差异，表现为