

张友焱 周泽福 ◎ 著



RESEARCH ON

半干旱区 主要树种水分生理特性研究

THE WATER ECO-PHYSIOLOGY CHARACTER
OF MAJOR ARBOR SPECIES AND SHRUB SPECIES
IN SEMI-ARID REGION



中国林业出版社

半干旱区主要树种水分生理特性研究

张友焱 周泽福 著

中国林业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

半干旱区主要树种水分生理特性研究 / 张友焱, 周泽福著. — 北京: 中国林业出版社, 2010. 8

ISBN 978 - 7 - 5038 - 5895 - 6

I. ①半… II. ①张… ②周… III. ①干旱区 - 树种 - 土壤水 - 生理现象 - 研究 IV. ①S79②S152. 7

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2010) 第 160826 号

出版 中国林业出版社 (100009 北京西城区刘海胡同 7 号)

网址 www.cfph.com.cn

E-mail: cfphz@public.bta.net.cn 电话: 010 - 83228353

发行 新华书店北京发行所

印刷 北京地质印刷厂

版次 2010 年 8 月第 1 版

印次 2010 年 8 月第 1 次

开本 787mm × 960mm 1/16

印张 10

字数 170 千字

定价 35.00 元

前 言

毛乌素沙地是我国四大沙地之一，面积为 3.98 万 km²，该地区不仅具有固定-半固定沙丘向黄土丘陵过渡的地貌特征，还兼具风蚀、风积与水土流失的特点，植被类型和分布也相应发生变化，在日益增加的人口压力和气候变迁的作用下，生态系统变得日益脆弱。毛乌素是蒙语“寸草不生的地方”，经过多年坚持不懈的努力，尤其 2000 年以来，实行西部大开发，把生态环境保护与建设作为切入点，实施了天然林资源保护、退耕还林（草）、禁牧休牧轮牧、三北防护林四期工程、速生丰产林基地建设等重大生态建设工程，毛乌素沙地的生态环境有了很大的改善，拓宽了人们的生存和发展空间。但是，毛乌素沙地属于我国北方半干旱-干旱气候带过渡的农牧交错过渡区，由于自然条件、地理区位所限，干旱少雨，风大沙多，生态系统十分脆弱。

在半干旱地区，植被建设与水密切联系，水是这一地区的制约性因子。为改善该区的生态环境，必须建设与该区气候相适应的植被，植物种的水分生理特性成为关键点。了解植物水分利用与环境因子的响应关系，从机理上了解植物的水分生理特性，才能合理地选择和配置植被模式。著者有幸参加“863”节水课题“西北半干旱生态植被建设区节水综合技术体系集成与示范”，于 2003~2006 年在毛乌素沙地的乌审旗开展植物水分生理方面的研究，对当地的主要灌木和乔木的水分生理特性进行了较深入的研究，并探讨了当地不同植被条件下土壤水分的动态变化，形成了本书的部分内容，作为研究的延续，著者参加了“十一五”科技支撑课题“京津风沙源区南部退化植被修复技术与沙区产业开发技术与试验示范”，并主持了其中的专题“农牧交错带沙地农牧业开发与产业化技术示范”，在张北县开展了当地树种水分生理特性的研究。张北县地处半干旱区，是环京津风沙源的治理点，也是风沙入京的重要通道。虽然张北县和毛乌素沙地的地理和气候环境不尽相同，但两地同属于半干旱区，水分同样是生态建设的限制因子。随着全球气候变暖，极端气候的出现，给半干旱区植被建设带来了更大的挑战。了解植物的水分生理特性及对气候的响应对植被建设有着关键的作用，本研

究旨在提供初步探索成果。

毛乌素沙地上分布最广的就是油蒿、沙地柏和柠条，是当地的乡土树种，千百年来在与风沙抗争的过程中对于恶劣环境形成了其他植物所不能代替的、特有的适应，它们在毛乌素沙地的治理过程中脱颖而出，成为治理这片“寸草不生的地方”的主力。本书研究对象充分考虑了当地的乡土树种和非乡土树种，以期在当地植被建设树种选择提供理论支持。经过人们的努力，毛乌素沙地很多地方的流动沙丘移动速度开始减慢，成为半流动甚至是固定的沙丘，因为人们给它们穿上了绿色的外衣。

由于作者水平有限，书中难免有谬误之处，敬请读者批评指正。

著者

2010年8月

目 录

前言

1 引言	(1)
1.1 研究的目的是与意义	(1)
1.2 植物水分生理研究进展	(2)
1.3 植物水分生理研究方法及其技术手段	(10)
1.4 植被水分生理研究趋势	(16)
2 研究思路及研究区概况	(18)
2.1 研究思路	(18)
2.2 研究区概况	(19)
3 不同灌木地土壤水分动态变化	(21)
3.1 研究方法	(21)
3.2 土壤水分的一般特征	(23)
3.3 裸沙地土壤水分变化	(25)
3.4 不同植被下土壤水分季节动态变化	(25)
3.5 不同立地地下灌木地土壤水分动态变化	(27)
3.6 灌木地不同土层水分季节动态变化	(30)
3.7 不同灌木地土壤水分消退过程	(34)
3.8 张北试验区土壤水分动态研究	(35)
3.9 小结	(36)
4 灌木水分生理特性及环境因子影响	(37)
4.1 试验研究材料与方法	(37)
4.2 5种灌木叶片光合速率变化动态	(38)
4.3 蒸腾速率动态变化	(52)
4.4 水分利用效率动态变化	(64)
4.5 不同立地条件下油蒿生理因子的变化	(72)
4.6 植物水势变化	(77)
4.7 张北县主要灌木光合蒸腾特性	(86)
4.8 小结	(87)

5 灌木生理因子对干旱和 CO₂ 浓度的响应	(89)
5.1 研究方法与材料	(89)
5.2 5 种灌木生理因子对干旱胁迫的响应	(90)
5.3 5 种灌木生理因子对 CO ₂ 浓度升高的响应	(94)
5.4 CO ₂ 浓度升高对灌木干旱胁迫的影响	(100)
5.5 小结	(103)
6 灌木对水分的适应性	(105)
6.1 试验材料与方法	(105)
6.2 5 种灌木 $P-V$ 曲线及其参数分析	(108)
6.3 5 种灌木树种耐旱能力的综合评价	(111)
6.4 5 种灌木树种保持膨压能力	(113)
6.5 不同水分处理下灌木水势响应	(113)
6.6 小结	(117)
7 主要乔木蒸腾耗水特征与水分供求关系	(119)
7.1 试验研究材料及方法	(119)
7.2 樟子松蒸腾耗水特征与水分供求关系	(121)
7.3 新疆杨蒸腾耗水特征与水分供求关系	(129)
7.4 旱柳蒸腾耗水变化规律	(135)
7.5 张北榆树耗水特征与水分供求关系	(138)
7.6 张北杨树耗水特征与水分供求关系	(141)
7.7 小结	(142)
参考文献	(145)
后 记	(153)

引 言

良好的生态系统是土地资源有效利用的前提,是人类赖以生存的环境基础,但在日益增加的人口压力和气候变迁的双重作用下,生态系统变得日益脆弱,特别是在我国的干旱半干旱地区,这一现象更为严重。由于生态系统的退化,土地失去保护并逐步退化,最后失去生产力,成为很难利用的荒漠之地,使环境、资源、人口形成恶性循环,人类的生存条件变得越来越差。调查表明,我国已发生荒漠化的面积达 263.62 万 km^2 , 占国土总面积的 27.46%, 涉及 18 个省(自治区)、498 个县,威胁着 11 亿人口。由多年的遥感资料统计,全国具有明显沙化趋势的土地面积为 31.86 万 km^2 , 占国土面积的 3.32%, 大量的农田牧场正处于退化边缘,周边的生态环境趋于恶化,这将长期制约我国中西部生态环境建设及社会经济发展。

自然植被长期破坏和丧失是导致我国荒漠化形成的主要原因,地表植被使土地避免直接暴露在风吹日晒下,防止地表土壤的丧失,保护土地生产力。地表植被是土地资源的天然保护伞,合理的植被建设能改善该地区的气候特征,增强其抵抗自然灾害的能力,能恢复荒漠化地区(特别是沙化地区)生态,使其朝良性循环发展。在干旱和半干旱地区,植被建设与水密切联系在一起,水是这一地区的制约性因子。为改善该区的生态环境,必须建设与该区气候相适应的植被,植物种的耗水特性和水分利用效率成为关键点。了解植物水分利用与环境因子的响应关系,从机理上了解植物的水分生理特性,才能合理地选择和配置植被模式。

1.1 研究的目的是与意义

毛乌素沙地地处西北干旱半干旱生态过渡区,是我国沙漠化最严重的地区之一。近年来毛乌素沙地沙漠化过程导致耕地和草场被风蚀粗化或为流沙所侵占,居民点、交通、水利工程及其他农牧业设施遭受风沙危害,土地生产量降低,生产潜力衰退,并导致可利用土地资源的丧失。这些同时也使生

态平衡遭受破坏, 自然环境趋于恶化, 对该地区的经济发展和人民生活造成严重后果。

为防治沙漠化, 必须加强该区植被建设, 为该区农牧业生产提供天然屏障。本书以毛乌素沙地的主要灌木和乔木为研究对象, 研究几种主要灌木的水分生理特性, 并探讨乔木的水分平衡。其研究目的为分析几种主要树种的水分生理特性, 了解其机制, 为该区造林中植物种的选择、植物配置、植被建设提供理论基础, 这将有利于荒漠化地区水资源的持续利用, 对于我国荒漠化地区生态环境建设有着重要意义。

1.2 植物水分生理研究进展

水分生理生态特性作为植物特性之一, 涉及光合作用、蒸腾作用等生理过程及其与生态环境因子之间的相互关系, 其特征是植物对环境长期适应的结果。植物水分生理生态特性的研究内容主要包括光合作用、蒸腾作用、植物水势和耐旱性等。

1.2.1 光合作用

光合作用已有 200 多年的研究历史, 研究成果十分丰硕, 全世界每年有上千篇关于光合作用的论文发表, 每 3 年召开一次国际光合作用会议。当前光合作用的研究动向大致可分为 3 个方面: ①深入探讨光合作用反应机理、结构功能, 特别是关于从水分子释放出氧气的过程和腺三磷的合成机理; ②了解光合机构的组装、运转与调节, 包括叶绿体有关组分的生物合成与组装、光合作用各部分反应间的弹性衔接和协调, 光合机构的运转与植物其它生命活动的配合及对环境变动的适应, 在分子水平上进行生理研究等; ③研究与光合作用有关的生产实践上的重大问题, 如农业生产和生态环境的保护等(沈允钢等, 1999)。

20 世纪 20 ~ 50 年代研究以各种环境因子与个体或单叶片的光合作用之间的关系为主, 侧重室内离体或盆栽的材料。虽然已经认识到室内测定的离体或单个叶的结果不能说明群体的情形, 但由于仪器及方法、观点的限制, 真正从群体角度出发所做的研究很少。然而在早期的研究中已经把树木个体发育、环境对树木的影响、森林生产力与光合作用联系起来, 这对于后来的研究和发展有重要的意义(朱春全, 1991)。Kramer P. J. 等(Kramer P. J., 1985)对影响树木光合作用的环境因子如光照、温度、土壤含水量、养分含量、 CO_2 浓度等的研究进行了综述。从他的文章中我们可以了解早期树木光合生态学研究的概貌。Bormann W. D. (Bormann, 1994)首次把树木

个体发育及对特定生境的适应与光合作用联系起来,虽然只以火炬松幼苗为对象进行了研究,但对于树木光合生理生态学来说是一个重要的贡献。Helms J. A. (Helms, 1976) 从生态学的观点出发,对影响树木净光合作用的因子进行了综合评述。Majkin 等 (Majkin, 1981) 将世界有关树木光合作用的文献分成三组,对成年树冠的光合作用进行了综述,并根据树种特性的差异、测定时间和季节的不同以及划分树冠层次的方法有别,解释了个别研究结论不一致的可能原因等。Linder S. (Linder, 1980) 综述了 1891 ~ 1977 年间有关 85 个针叶树种的光合作用和呼吸作用的 410 篇文章,文献数量之大是惊人的。

近些年来,对光合作用与污染物质之间的关系进行了大量的研究。Smith W. H. (Smith, 1981) 评述了污染物质对树木光合作用和呼吸作用的影响,并论述了大气污染物质对幼苗、幼树和高大树木的光合作用的限制。Landsberg J. J. (Landsberg, 1986) 在 *Physiological Ecology of Forest Production* 中对叶片的碳平衡和树冠的碳平衡进行了详细的评述,并大量地使用了数学模型。20 世纪 90 年代至今,全球变化问题已成为光合作用研究的热点,大气 CO_2 浓度增加对树木生理和生长的影响引起广泛关注,涌现出大量文献。许大全 (许大全, 1994) 简要评述了植物光合作用及有关过程对长期高 CO_2 浓度的响应,以及影响这种响应的因素及光合适应的可能机理。蒋高明等 (蒋高明, 1997) 通过对国外 100 多篇文献研究成果的分析,对国外近几十年来在 CO_2 浓度升高对植物的直接影响方面所展开的生理生态学研究方法、动态、基本结论、存在问题等内容做了介绍。林伟宏 (林伟宏, 1998) 从长期高 CO_2 处理、短期高 CO_2 处理以及 CO_2 浓度升高伴随的温度、光、土壤养分等几方面论述了植物光合作用对大气 CO_2 浓度升高的反应。张小全、徐德应等 (张小全, 2000) 通过对 17 年生杉木 *Cunninghamia lanceolata* 人工林小枝的活体测定,研究了大气 CO_2 浓度增长对杉木净光合、呼吸、气孔导度和水分利用效率等生理生态特性的影响。

1.2.1.1 植物光合作用的一般特性

由于光照长度周期性变化,导致温度、湿度等生态因子的相应变化,树木的光合速率表现出一定的日变化和季节变化规律,有的为双峰曲线,有的为单峰曲线 (金洁, 2001; 王孟本, 1999), 并受叶龄和叶片所处的林冠部位的影响,如在 13 年生杉木林的林冠上层,当年生针叶的光合速率日变化为双峰曲线,第 1 峰值出现在 9:00 ~ 11:00,第 2 峰值出现在 13:00 ~ 15:00,中间存在“午休”现象;林冠中、下层为单峰曲线 (肖文发, 2002)。安徽长江滩地不同年龄和高程的杨树光合速率日变化也表现出双峰曲线的规

律(高健, 2000), 香椿 *Toona sinensis* var. *sinensis* 幼树晴天的日变化为双峰曲线, 第1峰值出现 9:30, 第2峰值出现 16:30; 而阴天的日变化为单峰曲线(张玉洁, 2002)。大山云杉 *Picea asperata*、高山桦 *Betula delavayi* 和欧洲山杨 *Populus tremula* 幼树的净光合速率日变化均呈双峰曲线(高健等, 2000)。由于树木对环境因子的反应, 光合作用有一定的季节变化规律。如香椿幼树一年中净光合速率的季节变化为双峰曲线, 6月中下旬、8月底9月初分别出现2次峰值(肖文发, 2002)。

光合“午休”是植物在长期进化过程中适应干旱环境而产生的一种生理现象, 它对植物的节水与生存是有利的(Farquhar, 1982)。然而“午休”不能使植物充分利用光能进行光合生产, 其造成的损失可达光合生产的 30% ~ 50%, 甚至更多(Zelitch, 1982)。虽然 Thoday 在 1910 年, Kostychene 在 1926 年就已报道了关于光合“午休”现象, 但是由于植物种类和生理状态及环境条件的千差万别, 目前对光合“午休”的形成机理尚不能做出明确的结论。

1.2.1.2 植物光合作用与环境因子的相互关系

除了受树种、叶龄和叶片所在林冠部位的影响外, 光合作用还受外界环境因子的影响, 包括光照、CO₂浓度、温度、水分和养分等。研究较多的是自然条件下净光合速率的变化与环境因子、植物水分状况及产物积累等的关系(王孟本, 1999; 林伟宏, 1998; 任海, 1995; 刘淑明, 1999; 高健, 2000)。在高光强下, 光合作用存在光抑制现象(Greer, 1993), 生长环境的光照越弱, 这种抑制就越明显(李承森, 1999), 但这种抑制作用受到叶温(Mulkey, 1992)和林木体内水分状况的影响(Lovelock, 1994)。

树木的光合作用存在一个最适空气温度和湿度, 如枫香 *Liquidambar formosana* 净光合速率与空气温度之间为二次曲线关系, 空气湿度在 60% ~ 85% 的幅度内, 净光合速率较高(葛莹, 1998)。气孔导度与光合速率存在着高度的正相关关系, 但光合速率的变化并不只是由气孔导度引起的(沈允钢, 1985), 不同森林类型的气孔对光合速率日变化的影响不同, 这与森林生态系统特有小气候以及各物种生理生态因子的时空变化有关(Doley, 1988; Koch, 1994; Pearcy, 1990; Zott, 1993)。气孔导度对树种光合的影响还表现在植物的叶面积上(Dennia, 1996), 当土壤水分减少时, 气孔导度明显减少, 这时植物的叶面积也发生了明显的变化, 而单位叶面积上光合速率的变化并不明显(Meinzer, 1992)。一般来说, 干旱条件下树种的气孔导度和光合速率比湿润条件要小, 但气孔导度一定时, 干旱条件下的最大光合速率比湿润条件要大(Turnbull, 1993), 气孔导度对植物光合作用的调节与

植物叶龄、叶片水分状况或耐荫性关系不大,主要决定于蒸腾面积与根系面积的比值(Meinzer, 1990)。

近年来,研究已经深入到光合能力(自然或特定 CO_2 浓度水平和最适温度条件下的光饱和光合速率)、羧化效率、量子产量、叶绿素荧光及某些生化指标在日进程中的变化规律等(陈志辉, 1994; 崔晓勇, 2000; 侯凤莲, 1995; 吕建林, 1998)。关于植物光合速率日变化机理的解释有同化物累积(Grammatikoulos, 1990; Kalt - Torres, 1987)、内生生理节奏(户刘义次, 1985)以及气孔和非气孔限制等(Farquhar, 1982)多种假说,并涉及多种生态环境、生理生化因子等。然而,由于植物的基因型、环境条件和生长状态等不同而呈现出不同的日变化,迄今尚无公认的解释(张木清, 1998)。

1.2.2 蒸腾耗水作用

蒸腾作用是植物叶片(或茎叶)上的气孔向外界扩散水分的过程。不同树种具有不同的蒸腾耗水特性,树种蒸腾的差异是外界环境因子和内在生理遗传综合作用的结果,在同一条件下,不同树种蒸腾的差异反映了树种间遗传特性的差异,树种蒸腾耗水量的意义在于为自然条件下尤其是降水量不同的地区选择适宜耗水量的树种提供了条件。

1.2.2.1 蒸腾作用的一般特性

树木长期适应环境变化,在蒸腾等生理上形成了对环境的适应机制。在整个生长季,植物蒸腾速率既有日变化,又有季节变化。一天中树木蒸腾速率变化曲线呈单峰型或双峰型,即早晨和傍晚低,中午前后达高峰;季节变化也呈单峰型或呈双峰型,平均蒸腾速率树种间不同,且阔叶树大于针叶树。蒸腾速率日进程受环境因子的影响呈现不同的表现,如沙枣 *Elaeagnus angustifolia* 在水分较好条件下呈单峰曲线,在较干旱条件下呈双峰曲线(杨喆, 1999),杜仲 *Eucommia ulmoides* 叶片则在晴朗和晴—多云天日呈双峰型,在阴天呈单峰型。山杨等 10 多种树木在长白山则表现出与常规不同的日进程模式,即清晨和傍晚树木蒸腾速率有回升现象,这种现象可能和保卫细胞内某种代谢途径或代谢方式的开启与关闭需要克服的阻力有关。不同树种蒸腾速率日变化和季节变化规律既有相同处,又有与生物学特性和所处环境相适应的特性。

1.2.2.2 蒸腾速率与环境因子关系

植物蒸腾作用是植物调节体内水分平衡的主要环节,是对变化环境的适应,与环境因子关系密切。为了探明树木蒸腾与环境因子的关系,余清珠等人研究得出,刺槐 *Robinia pseudoacacia* 等树种蒸腾速率与环境因子的偏相关

系数表明:光照强度>气温>风速>空气相对湿度,光照强度和气温是影响蒸腾的主要环境因子,与许多人研究油松 *Pinus tabulaeformis* var. *tabulaeformis*、沙棘 *Hippophae rhamnoides*、枣树 *Zizyphus jujuba*、杉木所得的结果一致,而与刘淑明研究油松所得结果稍有差异(刘淑明,1999)。郭连生等人(郭连生,1994)研究樟子松等4种树苗得出,土壤供水充足时,影响蒸腾强弱的环境因子主要是气象因子,不同树种受各因子影响程度不同,但太阳生理辐射对所有树种的影响都显著,在土壤供水不足出现水分胁迫时,蒸腾速率与土壤含水量和叶水势关系密切,极端干旱条件下,北京杨 *Populus beijingsis*、河北杨 *Populus hopeiensis* 等树种蒸腾速率与环境因子相关性较差。申登峰等人(申登峰,2003)还分别把刺槐、沙蒿 *Artemisia desertorum*、花棒 *Hedysarum scoparium*、柠条 *Caragana korshinskii*、油蒿等蒸腾强度与气温、有效光辐射、大气相对湿度及风速的关系进行了模拟,各自指出了影响蒸腾的关键环境因子,各有异同,即使同一树种在不同环境下关键因子也不尽相同,进一步说明植物蒸腾是一个复杂的过程,受多种环境因子综合影响。另外研究条件和手段及其所处地域等方面的差异,决定了建立一种通用的树木蒸腾速率与环境因子的关系式是不大可能的。按最小限制因子定律,一定条件下树种蒸腾速率可能和最小限制因子关系最密切,这还需今后的研究予以证实。

1.2.2.3 蒸腾速率与气孔关系

气孔是蒸腾作用的主要控制系统和关键控制因素,植物80%~90%的水分通常由气孔散失,气孔关闭、开张、收缩和气孔阻力的变化影响植物蒸腾作用。气孔运动及其阻力大小决定于植物本身,也受环境因子影响。张劲松等(张劲松,2002)发现杜仲气孔导度日变化趋势与蒸腾强度基本一致,阮成江等(阮成江,2002)在沙棘上也发现与之十分相似的现象,即气孔导度增大,沙棘蒸腾强度增大,反之则减少。陶汉之等(陶汉之,1995)发现夏秋季茶叶气孔和蒸腾增大或减小是同步的。而马书荣(马书荣,2004)发现裂叶沙参 *Adenophora capillaris* 气孔行为与蒸腾缺乏相关性,并指出裂叶沙参的气孔控制不显著。王雷存等(王雷存,1999)在半干旱地区自然干旱条件下研究苹果 *Malus pumila* 时,发现了与典型不同的气孔变化模式,即一天中气孔在早晨迅速开放后,即逐渐关闭,没有重新开放现象,并推论这可能是苹果适应干旱环境的主要机理之一。另外,张利平等(张利平,1996)研究发现花棒在沙漠地区典型高温低湿条件下叶片气孔导度日变化曲线呈现周期波动,与之对应,蒸腾速率也同步呈现周期波动,但蒸腾速率周期波动起始时间滞后于气孔导度的起始时间。植物对环境的适应使得水分利用效率

达到最高,即气孔的开度对植物失去水分的调节中符合最优控制原理。

在干旱黄土高原和北方沙(荒)漠地区,一些主要树种的蒸腾耗水特性尤其受到了重视,研究表明人工油松、刺槐林在晋西黄土区蒸腾占总耗水量的 57.7%~60.2%,4~6 月水分供需矛盾突出,雨季供水量大于耗水量。在宁夏西吉县蒸腾耗水量,灌木占同期降水量的 61.7%~66.1%,乔木一般占 107.9%~119.5%。在宁夏固原沙棘、柠条林年蒸腾耗水量分别是 264.88、121.33 mm,占同期降水量 76.1%、40.1%,在延安沙棘蒸腾耗水量是 257.6 mm,占降水量的 63%,可以正常生长。油蒿等乡土灌木在甘肃荒漠地区蒸腾量为 159~171.5 mm,占降水量的 86.0%~91.6%;新疆杨等培育品种蒸腾量为 269.3~314.2 mm,高于同期平均降水量,要维持正常生长必需灌溉。在内蒙古毛乌素沙地,黑沙蒿 *Artemisia ordosica* 等灌木生长季节蒸腾耗水量是 106.28~434.788 mm,树种间差异很大(苏建平,2004)。杨文斌等(杨文斌,1995)通过对内蒙古伊盟达拉特旗境内的柠条、沙柳 *Salix psammophila* 人工林的土壤水分、叶水势、蒸腾速率及其环境因子进行了定期观测,结果表明:柠条具有较强的水分调节能力,当土壤、叶片间的水分关系紧张系数低于 1.0 后,蒸腾速率降低 60%以上。

1.2.3 植物水势和耐旱性研究

1.2.3.1 水势

水势是植物水分亏缺或表示水分状况的一个直接指标,它与土壤植物大气循环系统(简称 SPAC)中的水分运动规律密切相关。

我国著名植物生理学家汤佩松教授和著名热力学专家王竹溪教授最初用热力学原理去考察植物细胞水分关系。汤佩松与王竹溪提出,用水的化学势标志细胞的水分状态,用细胞与其环境之间水的化学势差标志细胞吸水或失水,用水的蒸气压差测定细胞与其环境之间水的化学势差。1947 年 Boyer 建议,植物的水分移动也用同一方法解释,但是植物学家当时对于根据热力学来解释尚不易接受,直到 1960 年 Slatyer 和 Taylor 的论文出现后水势这一概念才开始被人采用(廖光瑶,1999)。1966 年 Kramer 进一步讨论了水势这一热力学概念后(Kramer,1969),植物生理学界才普遍承认并广泛采用植物水势的概念。

按照土壤植物大气连续体理论,植物位于这个连续体的中部,它既受土壤水相也受大气气象的影响。因此,国内外许多学者在研究植物水势时,都主要从土壤和大气两方面着手,分析在不同的土壤供水条件或不同的土壤盐分下各种植物水势日变化特征,比较不同植物所具有的抗盐、耐旱特性,以

图有助于制定有效的灌溉与施肥方案；此外，通过探讨光照、气温、相对湿度及可见光强度等气候因子对植物水势的影响，可以了解植物适应环境的生理变化特征。

在植物的叶、茎水势对于干旱胁迫的变化研究方面，Morte 等认为将沙漠菌引进干旱环境可能会成为开发荒地的一条有利途径 (Morte, 2000)。Zhu 等人 (Zhu, 2003) 对经过 Paclobutrazol (一种植物生长抑制剂) 处理的苹果幼树和未接受处理的苹果幼树在受到干旱胁迫时，叶水势的变化情况进行了比较分析。结果发现在受到干旱胁迫时，叶水势均下降，但经 Paclobutrazol 处理后叶水势会有所回升。在植物叶水势能否有效地反映土壤水分亏缺状况的讨论方面，Donovan 等人于 1999 年不仅研究了叶片含盐量分别为 0mmol/L 与 100mmol/L 的耐盐灌木 *Sarcobatus* 和叶片含盐量分别为 0mmol/L、100mmol/L、300mmol/L 以及 600mmol/L 的非耐盐灌木在不同土壤水势下茎、叶水势变化状况，还探讨了这些叶片含盐量不同的灌木黎明前茎、叶水势与土壤水势的不平衡机理，发现在不同叶片含盐量下，黎明前的叶、茎水势与土壤水势均表现出了一定的不平衡状况。然而，最近研究发现与叶水势相比气孔导度能更好地反映土壤水分状况 (Davies, 1991)。

与国外学者研究水势的状况相比，国内学者更侧重于植物水势的基础性研究，大量的文章都着重反映植物的耐旱机理以及植物不同部位水势尤其是叶水势的日变化特征及其与环境因子的关系。20 世纪 90 年代初，郭连生和田有亮 (郭连生, 1992) 研究了 9 种针阔叶幼树耐旱性生理指标和叶水势与土壤含水量的关系，发现在田间栽培，土壤充分供水条件下，这些树种的蒸腾速率仍然受自身叶片水分状况的调节。水势和蒸腾的相关直线斜率最大的树种其耐旱力最弱，其叶水势随其蒸腾速率的增强而迅速下降，很快会降到临界值以下而使其正常生理活动受到抑制。这种方法可以作为比较不同树种的叶水势对蒸腾调节控制能力的度量。当有土壤水分胁迫时，其蒸腾速率与土壤含水量和叶水势的关系最为密切。研究证明，幼树的清晨叶水势与其土壤含水量之间有互为指数的关系式，可利用其关系式中“临界值”的大小来比较不同树种耐旱性的强弱，即临界值越小，其耐旱性越强。另外，油菜 *Brassica napus* 叶水势也随土水势的降低而降低，但降低的比值随土水势的降低而逐渐降低，即叶水势的降低有滞后性 (张明炷, 1992)。

在不同植物水势的日变化特征研究方面，发现大多数植物叶水势拥有大致相同的日变化趋势 (刘玉燕, 2003；白瑞琴, 2000；杨丽涛, 2002)，即清晨植物叶片水势较高，越到中午随着气温的升高，蒸腾强度的加大，叶水势呈下降趋势，到午后 3:00 时左右达到最低点，这以后随着光照强度的减

弱,蒸腾速率减小,叶片水分损失减少,叶水势又开始回升,到夜间达到最大,如桑树 *Morus alba* 叶片水势的日变化趋势就符合这样的变化特征(李卫国, 2003)。对茎水势来说,目前研究较少。

1.2.3.2 耐旱性

为探索树木的耐旱机理,人们通过各种途径来研究植物各种生理生化特性与耐旱性的关系,国内外学者在水分生理、光合特性与呼吸作用、酶活性以及渗透调节等方面进行了大量研究。

国外关于树木耐旱性的研究较早,20 世纪七、八十年代就开始进行针对性研究。Lassoie (Lassoie, 1982)对北美黄杉 *Pseudotsuga menziesii* 研究了自然和减少土壤水分亏缺的树木生理反应;Schlte 和 Morshall (Schlte, 1982)研究了刺槐和松树幼苗在控制水分胁迫条件下的生长和水分的关系;Aussenae 和 Levy (Aussenae, 1984)研究了土壤干旱对欧洲松和白蜡树 *Fraxinus bungeana* 的水分关系与生长的影响;Bowman 和 Roberts (Bowman, 1985)研究了三种常绿灌木的季节水分关系的调节;Rhoderbaugh (Rhoderbaugh, 1995)对三种杨树品种的水分胁迫、光合作用和早期生长情况进行了研究;Correia (Correia, 1995)对美国白松开展了随水分亏缺的严重程度降低时,由 ABA 浓度控制的叶导性的研究。

我国树木耐旱性研究开始于 70 年末 80 年代初。最早对树木耐旱性的研究多采用对林木生态环境因子及对林木生态学特性进行综合调查与分析,以及在不同干旱立地条件下进行造林试验等。许多研究者开始从树木形态特征、生长及水分状况,旱生结构与耐旱性的关系,以及光合作用、蒸腾作用与生长的关系等方面进行研究,使树木耐旱性研究逐步走向形态解剖和生理生态学领域中。近年来 $P-V$ 技术的广泛运用,促进了植物水分关系的研究,特别是干旱半干旱区植物水分参数的研究获得了长足的发展,取得许多重要指标如束缚水含量、保水力和弹性模数最大值等均可作为鉴定植物耐旱性指标,被广泛应用于植物耐旱性的评价,为该地区人工林树种选择提供了可靠的理论依据。李吉跃、张建国(李吉跃, 1993)对北方引种主要树种苗木叶水势进行聚类分析,将树木的耐旱性分为:①高水势延迟脱水耐旱树种和亚高水势延迟脱水耐旱树种;②低水势忍耐脱水耐旱树种和亚低水势忍耐脱水耐旱树种。另外,郭连生,田有亮(郭连生, 1998)对华北常见的 17 种树种耐旱性进行了评价;董学军和陈仲新等(董学军, 1999)对毛乌素沙地柏和油松的水分生态进行了研究;王世绩等(王世绩, 1991)和刘奉觉(刘奉觉, 1992)对杨树水分关系进行了研究;随着人们对树木耐旱机理认识的深入,郭连生等(郭连生, 1994)开展了针叶幼树光合速率、蒸腾速率与土壤

含水量的关系及其耐旱性的研究等;裴保华等(裴保华, 1993)和刘建伟等(刘建伟, 1993)对水分胁迫下树木光合特性等生理指标开展了研究。这类探索以多指标综合评价树木抗旱性。再如蒋进等(蒋进, 1991a; 蒋进, 1991b)采用叶片水分状况、蒸腾速率、叶片解剖构造等指标,对西北主要旱生树种耐旱性进行了排序;张建国(张建国, 1994)采用叶片保水力、渗透调节能力、耐干化能力等综合指标体系对我国北方主要造林树种耐旱机理进行了分类,并对其耐旱能力进行了排序,提出了在树木耐旱能力最弱的时期应用水分参数准确评价树木耐旱能力强弱的新方法。这些研究从不同角度和层次探索了我国主要造林树种对干旱的反应和适应,极大丰富了我们树木耐旱性的认识。

1.3 植物水分生理研究方法及其技术手段

1.3.1 光合作用研究方法

在树木的光合生理生态学研究中,形成了一直沿用至今的3条主要研究途径:①以实验室内离体或盆栽的植物为材料,在控制的环境条件下进行研究;②野外自然条件下的单叶或整株植物或一个群体的同化箱研究;③干重法和收获量法。

Catsky(Catsky, 1985)指出:测定光合作用的方法中只有三种方法无论是在实验室还是在野外测定都是常用的。它们是:①确定干物质的积累量-干重法;②确定 CO_2 的释放量;③确定 CO_2 的吸收量。

干重法也称半叶法,最早由德国科学家 Sachs 提出,由于这种方法在测定过程中光合产物向叶片外运输的问题,往往使测定结果偏低,后人对其进行了多次改进。干重法适合于测定在自然条件下叶片的实际光合速率,但由于只能得到长时间的平均值,不能够测得短时间的动态光合速率,限制了该方法的应用。在光合的反应过程中有 O_2 浓度的变化,所以测氧技术在光合的有关测定中得到了广泛应用,但是因为被测定的叶片是处于液相条件下,所测定的光合速率比在大气条件下测定的要低得多,目前只限于实验室内特殊目的的应用。

利用 CO_2 气体交换来测定光合作用是最常用的一种方法,如pH值法、比色法、电导法、 CO_2 放射计量法和红外线分析法等(朱春全, 1991),其中红外线分析法无论在实验室内还是在野外都越来越多地被采用。这种方法具有灵敏度高,快速连续测定且不破坏植物活体等优点。20世纪60年代以后,红外线法已成为植物生理、栽培育种、生理生态和环保研究等各方面广