

干旱地区造林树种的水分生理生态的研究进展\*

涂 璟 , 王克勤

( 西南林学院 环境科学与工程系 ,云南 昆明 650224 )

摘 要 :从植物的光合作用与蒸腾作用、水分关系、水分利用效率、抗旱机制等方面 ,对近几十年来国内外一些试验结果进行了分析和探讨 ,并对水分关系、抗旱机制、水分利用效率等提出了新的观点。

关键词 水分胁迫 ;水分关系 ;水分利用效率 ;抗旱机理

中图分类号 S718.43 文献标识码 :A 文章编号 :1001-7461( 2003 )03-0026-05

A Review on the Progress of Physiological and Ecological Study of Afforestation Trees in Arid Areas

TU Jing , WANG Ke-qin

( Environmental Science and Technology Department ,Southwest Forestry College ,Kunming Yunnan 650224 ,China )

Abstract Some overseas and domestic experimental results for recent tens of years from the aspects of plant photosynthesis and transpiration ,water relationship ,water usage efficiency ,drought - resistance and so on are reviewed. The authors also put forward some of their own ideas about water relationship ,water usage efficiency ,drought - resistance and so on.

Key words :water stress ;water relationship ;water usage efficiency ;drought-resistant mechanism

植物对环境的适应取决于环境水分供应状况。植物本身对水分的需要与其所在环境的水分条件经常处于矛盾之中<sup>[1]</sup> ,而在干旱半干旱地区 ,水分不足及供需时间不一致的矛盾表现的尤为突出。水分不足不仅影响造林成活率和保存率 ,限制林木的生长<sup>[2]</sup> ,而且还对植物存活、生长和分布起着一定的限制作用。即使日后成活 ,也会对植物的形态建成和生理生化过程以及生长发育造成影响。因此 ,怎样解决这一系列的问题和矛盾 ,为干旱地区区域植被建设提供科学依据 ,树木的水分生理生态特性研究是着眼点之一。从近年来发表的文献来看 ,在树种水分生理生态的研究领域有一个明显的趋势 ,即研究工作越来越趋向于宏观和微观两个方面进行研究<sup>[4]</sup>。宏观是指从生理生态的角度来分析植物对水分胁迫的反应 ,如长期的干旱或一段时间( 数日、数周到几个月 )的干旱胁迫下气孔调节对于蒸腾和 CO<sub>2</sub> 同化的影响<sup>[5~10]</sup> ,水分蒸腾和光合作用与植物叶水势及土壤水势关系<sup>[10~14 41 51 52]</sup> ,研究植物水分

关系的季节性变化及植物的渗透调节等<sup>[3 20~28 34 40,42]</sup>。微观方面是指从细胞生物学生理生化等角度来研究 ,如光合作用的生化过程中酶活性与水分胁迫的关系<sup>[42]</sup> ,胁迫对于叶绿素的形成及对于电子传递链的影响<sup>[24 25 36]</sup> ,短期的水分胁迫对于植物水分参数的影响<sup>[29~36 38 43~45]</sup> ,对于叶片生长过程中某些细胞因子的分析( 如  $\psi_p$ 、 $E_g$  等 )<sup>[33~36 38]</sup>。

1 植物的光合作用与蒸腾作用

光强是影响光合作用与蒸腾作用变化的主导因素。植物因种间特性差异 ,使其对变化着的外界环境作出不同的反应。邓瑞文在研究 3 种相思的光合作用与蒸腾作用时指出 ,夏季午间光照强度虽然很高 ,但大叶相思的光合速率反而下降。对这一现象曾有过许多解释<sup>[16~19]</sup>。蒸腾作用不但受气孔阻力的影响 ,还显著地受叶温的影响 ,随着叶温的升高 ,蒸腾速率也不断增加 ,二者之间存在着显著的正相

\* 收稿日期 2002-10-15  
基金项目 :云南省自然科学基金项目( 1999D0062M )和云南省自然科学基金项目( 1999D0013G )  
作者简介 :涂璟( 1978- ) ,女 ,湖北十堰人 ,在读硕士 ,研究方向为生态林业工程

关。抗旱性不同的树种对环境缺水的反应差异很大。抗旱性强的树种表现比较稳定。

水分影响代谢,而且直接参与光合作用这一代谢。随着水分胁迫程度和时间不同,品种的净光合速率( $P_n$ )降低有着明显的变化,因此是评价抗旱能力的一个重要依据。刘建伟在对杨树的光合作用与抗旱能力进行研究时指出,在一定时间内,随胁迫增加,净光合速率出现负值,不再积累光合产物,反而呈消耗代谢,生长停滞。由此可知,不同品种都有净光合速率补偿点,即此时光合作用的积累与消耗相对平衡,若此补偿点出现在受胁迫强度大、时间长时,则该品种的抗旱能力强,反之,其抗旱能力就差<sup>[17]</sup>。经中度以上的胁迫,一定时间后相继衰亡,未完全恢复,说明各品种的抗水分逆境是有限度的。其原因可能是生理代谢功能失调所致,并非气孔关闭等造成,与王邦锡等<sup>[48]</sup>的冬小麦在胁迫叶片 $P_n$ 变化有相同之处。因此,对不同生长类型的生理代谢功能还需进一步研究。谷瑞升等<sup>[30]</sup>在对核桃水分指标的研究中指出,净光合速率与气孔扩散阻力间相关分析表明二者呈极显著负相关。对整个控水期间测得的叶片水势( $\Psi_L$ )与气孔导度( $g_s$ )分析,二者无线性关系。对 $\Psi_L < -1.15\text{MPa}$ 时的 $\Psi_L$ 及 $g_s$ 分析,二者呈极显著线性相关。此外,叶片含水量与净光合速率间无对应关系。

目前,同时考虑土壤水分变化、温度和大气 $\text{CO}_2$ 浓度3因子共同作用对林木影响的研究甚少,特别是在温度升高条件下,大气 $\text{CO}_2$ 浓度增加对干旱胁迫树种的影响,还缺乏足够的、有说服力的研究<sup>[46]</sup>。今后,在光合作用的研究中,应把水势因子与其它环境限制因子(如光照、温度)给予重视,并把影响光合作用的气孔导度、细胞间隙内的 $\text{CO}_2$ 浓度诸因子进行对比,这样光合速率会更具有可比性,尤其在水分逆境上,它能全面准确地评价其净光合作用的能力,并应用于植物抗旱生理的研究。

## 2 水分关系

树木的水分参数是能直接或间接地反映树木水分状况的指标,这些指标各自具有不同的生理生态意义,通过了解这些指标的变化规律及其相互关系,便可认识树木的水分生理生态特点,从而阐明树木的耐旱特性及其机理<sup>[21]</sup>。

关于植物的抗旱性研究历来受到人们的重视,P-V技术的发明(Scholander,1964)为进一步研究植物的水分关系开辟了新的途径。利用这项技术对

树木的抗旱性进行研究,国内已有诸多报道<sup>[19 20 27 28 32~34]</sup>。然而,这些研究多限于实验室及苗圃条件下,野外条件下的研究尚且不多<sup>[32]</sup>。下面仅对几个常见且具有代表性的水分参数加以评述。

用P-V法测得的各树种试验树的 $\pi_p$ 值均具有明显的变化规律性,对 $\varepsilon$ 的计算尚未得到规律性结果。但对与 $\pi_p$ 值对应的“初始质壁分离”时的整体相对含水量(RWC)和相对渗透水含量(ROWC)也具有明显的变化规律,并与 $\pi_p$ 值的变化相适应。由此认为,较大的 $\pi_p$ 值和与之对应的较低的RWC和ROWC值是植物耐旱性强的生理特征<sup>[19]</sup>。

关于 $\pi_p$ 的生态学意义,Tyree等<sup>[49]</sup>曾指出,植物的耐旱性特征表现在:组织的细胞出现质壁分离时具有一个大的整体渗透势( $\pi_p$ )和一个高的整体弹性模数( $\varepsilon$ )<sup>[20 21]</sup>。 $\pi_p$ 越低,表明植物维持膨压的能力越强,所以 $\pi_p$ 值的大小被认为是衡量植物耐旱性强弱的最佳指标之一。

此外Tyree等<sup>[50]</sup>也认为植物的耐旱性特征表现在其组织出现初始质壁分离时一个低渗透势值。它表示植物组织细胞内部忍耐高渗透压(低渗透势)的能力。 $\pi_p$ 值越低,说明植物的抗旱性越强。因为植物的一切生命活动都是在一定的渗透环境中进行的,当渗透势低于某一限度时,植物细胞的内部结构(主要是膜系统)将受到破坏,即发生质壁分离现象,植物生命活动就要受到影响甚至停止,所以 $\pi_p$ 值可以作为植物由生活向死亡转化的界限值。这个值是植物对环境条件长期适应而形成的,是由植物自身的遗传特性所决定的。

关于植物细胞的 $\pi_0$ 主要决定于两个方面:一是细胞中可溶性溶质的数量和种类;二是细胞体积的变化,主要是指细胞中共质体水(自由水)与非共质体水(束缚水)变化。一般把水分胁迫使溶质累积或共质体水与非共质体水之间的转化而引起的渗透势下降称之为渗透调节<sup>[4 21]</sup>。

细胞弹性模量( $\varepsilon$ )反映了细胞膨压随体积而变化的速率,由于 $\varepsilon$ 不是一个常数,因此一般分析中以最大体积弹性模量 $\varepsilon_{\max}$ 来表示细胞的物理性质。 $\varepsilon_{\max}$ 值越高表示细胞壁越坚硬,弹性越小,反之,则说明细胞越柔软,弹性越大。随着组织含水量和水势的下降,高弹性组织具有比低弹性组织更大的保持膨压能力。由于组织弹性可以决定相应压力势变化,因而 $\varepsilon$ 在评价树木耐旱性中占有重要的地位<sup>[27]</sup>。

诸多的水分生理参数分析得知,即便是抗旱性

较强的树种,并非在每一生理指标上都表现出优势,它们各自的抗旱机理是不同的。李吉跃等<sup>[36]</sup>利用 P-V 技术在油松侧柏苗木抗旱特性研究中的应用中指出,通过 P-V 曲线分析得出的油松、侧柏苗木的抗旱特性与其它方法获得的结论是一致的,应用 P-V 技术来研究植物水分关系及抗旱特点是可行的,值得进一步推广。这与许多试验结果是相同的<sup>[20,31~33]</sup>。

但是 P-V 技术也有某些不足,例如,采用一组 P-V 测定数据,以不同的方式标绘 P-V 曲线,所得到的  $\pi_p$ 、 $\pi_0$  等重要参数应当相同,但实际上有时计算结果有差异,另外,某些参数如  $\pi_0$  等迄今并无理论上的正确途径可以计算,因此,使用 P-V 技术获得的数必须慎重,而且应当结合其它方法加以比较,这样得出的结论才比较客观、真实。

### 3 水分利用效率

20 世纪 70 年代以来,水分利用效率(WUE)理论的形成,从消耗单位水量所生产的干物质来分析水分利用效率具有更深层次的意义,使人们对水资源的认识上升到从只注重江河及地下水的引流利用到包括天然降水在内的整体水资源的合理开发利用。但这一时期对植物体吸收水分之后如何运转这一微观系统的研究开展得很少。近 20 a 内,植物生理生态学逐渐向植物个体水平的研究,特别是对植物与水分关系的研究,从水分对植物的生长、蒸腾、光合及运输影响的各环节证明了水在植物生产中的作用以及如何更有效地利用水资源。

提高水分利用效率可通过两个方向来实现。一个是在不降低植物产量的情况下大幅度地减小植物的蒸腾量。即寻求增加植物阻力来阻止叶片内的水汽通过气孔、角质层和边界层小通道向自由大气扩散,当植物体内水分扩散通道明显受阻时,对于  $\text{CO}_2$  所增加的阻力比蒸腾小,增加了同化作用,因而将提高水分利用效率。但由于受植物自身组织结构的限制,这条途径有一定的限度。在实践中,增加气孔阻力的最有效方法是提供适度的水分亏缺<sup>[21]</sup>。接玉玲等<sup>[43]</sup>在研究土壤含水量与苹果叶片水分利用效率的关系中指出,土壤控水、适度干旱,是一项有效措施,因此通过技术的改进,能够使农作物的水分利用效率达到最高。廖建雄等<sup>[46]</sup>通过研究干旱、 $\text{CO}_2$  和温度升高对春小麦光合、蒸发蒸腾及水分利用效率的影响中发现:小麦叶片水平的水分利用效率与蒸腾速率和光合速率相关。在高水分和中水分条件

下,高温和高  $\text{CO}_2$  都促进光合,它们的共同作用使蒸腾速率变化很小,叶片水平的水分利用效率有显著提高。在低水分条件下,高温和高  $\text{CO}_2$  共同作用使蒸腾速率变化不显著,高温虽对光合有一定的抑制作用,由于高  $\text{CO}_2$  的存在,仍使光合速率有显著增加,使得叶片水平的水分利用效率呈显著提高。

提高水分利用效率的另一方向是在不增加植物响应蒸腾量的情况下大幅度地增加植物产量的途径。在这一研究领域,植物育种者通过在总产量中增加干物质比例的方法取得了较大进展。除了用传统的植物育种方法以外,现正在尝试用分子生物学的技术来有选择地转变不同光合作用。实现这种遗传工程的困难是很大的,在短时间内成功也不可能,但它是未来提高植物水分利用效率的最有效和潜力最大的途径<sup>[2]</sup>。

### 4 植物的耐旱机理

植物的耐旱机理可以分为 3 个基本类型,即:逃避干旱(短生植物)、高水势延迟脱水耐旱、低水势忍耐脱水耐旱<sup>[47]</sup>。对于逃避干旱的沙漠植物和生长在有明显干湿的 1 a 生植物,它们通常在严重的干旱胁迫发生之前就完成其生命的周期,是一种真正的逃避干旱。

对大多数生长在温带气候条件下的植物来说,无法避免永久性的或不定期的干旱,它们经过长期的自然选择和生存竞争,无论从外部形态、解剖构造,还是从内部生理生化特性等方面都形成了一套对干旱胁迫的适应,而这些适应主要反映在两个方面,即高水势下的延迟脱水和低水势下的忍耐脱水。

#### 4.1 高水势延迟脱水耐旱机理

植物在干旱胁迫条件下,或是通过限制水分丧失,或是保持水分吸收延迟脱水的发生,保持高的组织水势。

有的为了保持从土壤中吸收水分,植物必须具有深广而密的根系格局。有的植物通过减少体内水分损失,有 3 种方式:增加气孔及角质层的扩散阻力,减少叶片对太阳辐射的吸收,减少叶蒸发面积。

#### 4.2 低水势忍耐脱水耐旱机理

植物不但具有保持水分吸收和减少水分损失的能力,也具有忍耐脱水的能力,这种能力主要从两个方面来反映植物对干旱的适应:一是在较低的水势条件下仍然维持膨胀以提供植物在严重水分胁迫下生长的物理力量;二是原生质及其主要器官在严重脱水的情况下伤害很轻或基本不受到伤害。

4.2.1 保持膨压 当植物水势下降时,有两个过程在保持膨压方面发挥作用:一是由于自然的高溶质浓度或是溶质的积累而产生低的渗透势;二是具有高的组织弹性。

(1)渗透调节作用 由于渗透调节能保持膨压,使膨压在水势低的情况下调节某些生理过程,所以,渗透调节可能是使植物能够忍耐脱水的最重要的生理机制之一。在许多植物中已经观察到当水分胁迫发展时,渗透势是降低的。渗透调节的主要作用在于能在水分胁迫下保持细胞膨压,从而维持细胞继续伸长,推迟萎蔫和气孔关闭,维持一定的光合作用,维持根在干旱土壤中的生长,以便得到更多的水分,保持原生质免于干燥和凝固,避免或减小光合器官受到的光抑制作用。渗透调节可以通过细胞内水分减少、细胞体积变小和细胞内溶质增加等3条途径来实现。这3条途径是共存的,只是在一定条件下或对某种植物而言,其途径可能以某一种方式为主。但是,并非所有植物都具有渗透调节作用。植物的渗透调节能力是有一定限度的,并受到水分胁迫程度、发展速度和其它环境条件的影响。

(2)增加组织弹性 组织弹性的大小通常是由细胞弹性模量( $\varepsilon$ )来表示的,其含义是失去一部分水后细胞部分压力势的变化。 $\varepsilon$ 值越高,表示细胞壁越坚硬,弹性越小;反之,则说明细胞壁越柔软,弹性越大。通常认为,随着组织含水量和水势的下降,高弹性的组织具有比低弹性组织更大的保持膨压的能力。由于组织弹性可以决定相应的压力势变化,因而 $\varepsilon$ 在评价植物的耐旱性中占有重要地位。但是,现有的实验证据还没有清晰地表明 $\varepsilon$ 的变化与植物干旱反应之间的关系。

4.2.2 原生质耐脱水能力 植物忍受和适应极度干旱的能力是很强的,特别是一些低等植物。某些木本植物,尤其是干旱地区的树木也能忍耐极度的干旱而不伤害原生质。欧洲和苏联的研究者曾强调原生质耐脱水性在耐旱中的重要性。有人对这种耐旱机理提了种种假说,但都缺乏足够和确凿的证据。先后提出了3种学说,即机械损伤学说、亚细胞结构的破坏和修复学说与蛋白质聚合学说。当今流行的用于解释干旱伤害机理的生物自由基假说,日益受到人们的重视。

从上述讨论的植物耐旱机理可以看出,在植物遇到干旱胁迫时,它们首先通过保持水分吸收和减少水分丧失来维持体内的水分平衡,进而通过渗透调节和细胞壁的弹性变化来保持一定的膨压,以提

供植物在干旱条件下继续生长的物理力量。由于植物维持体内的水分平衡和保持膨压的能力总是有限的,因此,植物最终的耐旱能力还是决定于细胞原生质的耐脱水能力。所以,从更微观的角度去探讨植物的耐旱机理将是今后的方向。

## 5 结语

在干旱或半干旱地区,水分是限制植物生长的关键因子。如何选择耐旱品种对于本地的造林成活率有着极为重要的意义。在实际操作过程中,要适当扩大耐旱性树种的研究范围,研究树木不同生长发育阶段对水分胁迫的敏感性,以便选择更多的水分胁迫反应敏感期正好与旱区水分条件相耦合的树种;同时利用生物工程技术培育耐旱性树种。此外,如何确定耐旱综合指标是一项很复杂和重要的工作。要尽可能地选用多个指标综合,与抗旱理论联系起来,结合实际研究情况来评价植物的抗旱能力。

## 参考文献:

- [1] 曾小平,赵平,彭少麟. 鹤山人工马占相思林水分生态研究[J]. 植物生态学报, 2000, 24(1): 69-73.
- [2] 王克勤. 集水造林与水分生态[M]. 北京:中国林业出版社, 2002. 16-25.
- [3] 黄子琛. 荒漠植物的水分关系与抗旱性[J]. 甘肃林业科技, 1992(2): 1-7.
- [4] 武康生. 植物水分参数和耐寒性[J]. 北京林业大学学报, 1988, 10(增): 79-85.
- [5] 唐静,高建社,符军,等. 毛白杨优良无性系抗旱性研究[J]. 陕西林业科技, 1995(1): 6-11.
- [6] 杨敏生,裴保华,朱之梯. 水分胁迫下白杨派双交无性系主要生理过程研究[J]. 北京林业大学学报, 1997, 19(2): 50-56.
- [7] 胡新生,王世绩. 水分胁迫条件下4个杨树无性系气体交换特征比较[J]. 南京林业大学学报, 1996, 20(3): 19-25.
- [8] 何丽霞,江永清. 杨树速生丰产水分生理指标的研究[J]. 甘肃林业科技, 1992(4): 21-25.
- [9] 周晓阳,张辉. 不同耐旱性杨树气孔保卫细胞对水分胁迫的差异性反应[J]. 北京林业大学学报, 1999, 21(5): 1-6.
- [10] 李铭枢. 几种灌木抗旱生理特性的研究[J]. 辽宁林业科技, 1990(5): 9-15.
- [11] 杨跃军,孙向阳,王保平,等. 泡桐叶片的水分特征研究[J]. 北京林业大学学报, 1999, 21(6): 28-34.
- [12] 刘爱琴,冯丽贞. 干旱胁迫对杉木无性系光合特性的影响[J]. 福建林学院学报, 1998, 18(3): 238-241.
- [13] 刘琪璟. 辽西阜新地区主要树种抗旱性的研究[J]. 东北林业大学学报, 1989, 17(1): 93-98.
- [14] 刘建伟,刘雅荣,王世绩. 水分胁迫下不同杨树无性系苗期的光合作用[J]. 林业科学研究, 1993, 6(1): 65-69.
- [15] 周东雄. 沙黄松生理特性的初步研究[J]. 福建林学院学报, 1995, 15(4): 375-379.

[ 16 ] 杨文斌 ,任建民 姚建成. 柠条、沙柳人工林水分特性及其在固沙造林中的应用[ J ]. 内蒙古林业科技 ,1993 ( 2 ) 4-8.

[ 17 ] 刘建伟 ,刘雅荣 王世绩. 不同杨树无性系光合作用与其抗旱能力的初步研究[ J ]. 林业科学 ,1994 ,30( 1 ) 83-87.

[ 18 ] 任勇 王佑民. 渭北旱塬大官杨水分生理综合分析[ J ]. 西北林学院学报 ,1991 1( 3 ) 63-69.

[ 19 ] 邓瑞文 ,冯詠梅 陈天杏. 三种相思( *Acacia* )的光合作用与蒸腾作用的研究[ J ]. 生态学报 ,1989 9( 2 ) 128-131.

[ 20 ] 郭连生 ,田有亮. 对几种阔叶树种耐旱性生理指标的研究[ J ]. 林业科学 ,1989 25( 5 ) 389-394.

[ 21 ] 张建国 ,李吉跃 ,姜金璞. 京西地区人工林水分参数的研究( I ) [ J ]. 北京林业大学学报 ,1994 ,16( 1 ) 1-10.

[ 22 ] 高玉葆 ,任安芝 刘峰 ,等. 黑麦草叶内游离脯氨酸含量对于不同类型和强度的水分胁迫的生理生态响应[ J ]. 植物生态学报 ,1999 23( 3 ) 193-204.

[ 23 ] 何贵平 陈益泰. 不同抗旱杉木家系在水分胁迫下脯氨酸积累的差异[ J ]. 林业科技通讯 ,1990 ,11 15-17.

[ 24 ] 李昆 曾觉民 赵虹. 金沙江干热河谷造林树种游离脯氨酸含量与抗旱性关系[ J ]. 林业科学研究 ,1999 ,12( 1 ) 103-107.

[ 25 ] 王雅琴 ,赵翠仙. 水分胁迫对不同植物叶片游离脯氨酸含量及叶绿素含量的影响[ J ]. 甘肃林业科技 ,1991 ( 4 ) 1-6.

[ 26 ] 刘爱琴 ,马祥庆 冯丽贞. 不同杉木无性系对干旱胁迫的生理响应研究[ J ]. 福建林学院学报 ,1998 ,18( 1 ) 28-31.

[ 27 ] 宋露露 ,熊耀国 赵丹宁. 利用细胞膜透性测定 3 种阔叶树耐旱性的探讨[ J ]. 林业科技通讯 ,1993 4 19-25.

[ 28 ] 谢寅峰 沈惠娟 罗爱珍. 水分胁迫下南方 4 种针叶树幼苗水分参数的测定[ J ]. 南京林业大学学报 ,1999 23( 1 ) 41-44.

[ 29 ] 李吉跃. P - V 技术在油松侧柏苗木抗旱特性研究中的应用[ J ]. 北京林业大学学报 ,1989 ,11( 1 ) 3-9.

[ 30 ] 谷瑞升 ,郝荣庭 童本群. 早实核桃水分指标的研究[ J ]. 林业科学 ,1991 27( 4 ) 461-464.

[ 31 ] 顾振瑜 ,文建雷 胡景江 ,等. 应用 P - V 技术对元宝枫水分生理特点的研究[ J ]. 西北林学院学报 ,1999 ,14( 4 ) 17-22.

[ 32 ] 柴宝峰 ,王孟本 李洪建 ,等. 晋西人工防护林乡土树种抗旱性研究[ J ]. 水土保持学报 ,2000 ,14( 1 ) 28-32.

[ 33 ] 柴宝峰 ,王孟本 李洪建. 三树种 P - V 曲线水分参数的比较研究[ J ]. 水土保持通报 ,1996 ,16( 4 ) 35-42.

[ 34 ] 何梅. 27 种乔灌木水分生态生理及耐临时性干旱的多种途径初探[ J ]. 贵州林业科技 ,1998 26( 1 ) 17-24.

[ 35 ] 白志强. 陕林 3 号等杨树水分生理特性的研究[ J ]. 甘肃林业科技 ,1992 ( 3 ) 21-25.

[ 36 ] 李吉跃 ,张建国. 北方主要造林树种耐旱机理及其分类模型的研究 I [ J ]. 北京林业大学学报 ,1993 ,15( 3 ) 1-10.

[ 37 ] 郑希伟 赵荣慧 宋秀杰. 辽西地区主要造林树种抗旱性的研究[ J ]. 林业科学 ,1990 20( 4 ) 353-358.

[ 38 ] 丛日春 胡雅君 刘洪庆. 几种攀缘植物耐旱性研究[ J ]. 内蒙古林学院学报 ,1996 ,18( 3 ) 33-38.

[ 39 ] 徐世健 安黎哲 冯虎元 ,等. 两种沙生植物抗旱生理指标的比较研究[ J ]. 西北植物学报 2000 20( 2 ) 224-228.

[ 40 ] 李春阳 ,Kari Tuomela. 桉树的抗旱性研究进展[ J ]. 世界林业研究 ,1998 ( 3 ) 22-25.

[ 41 ] 张其水 ,李家和 陈雪娇. 天然赤桉林下几种植物的生理生态特性研究[ J ]. 福建林学院学报 ,1991 ,11( 1 ) 98-104.

[ 42 ] 李吉跃. 植物耐旱性及其机理[ J ]. 北京林业大学学报 ,1991 ,13( 3 ) 92-97.

[ 43 ] 接玉玲 杨洪强 崔明刚 ,等. 土壤含水量与苹果叶片水分利用效率的关系[ J ]. 应用生态学报 ,2001 ,12( 3 ) 387-390.

[ 44 ] Gross , Koch W. Water relations of *Picea abies* II . Determination of the apoplastic water content and other water relations parameters of needles by means of capillary microcryoscopy and the pressure - volume analysis[ J ]. Physiologia Plantarum ,1991 ,83 : 296-303.

[ 45 ] 渠春梅 韩兴国 苏波 ,等. 西双版纳片断化热带雨林常绿乔木幼树水分利用效率的边缘效应研究[ J ]. 植物生态学报 ,2001 25( 1 ) 1-5 .

[ 46 ] 廖建雄 王根轩. 干旱、CO<sub>2</sub> 和温度升高对春小麦光合、蒸发蒸腾及水分利用效率的影响[ J ]. 应用生态学报 ,2002 ,13 ( 5 ) 547-550.

[ 47 ] 胡新生 王世绩. 树木水分胁迫生理与耐旱性研究进展及展望[ J ]. 林业科学 ,1998 34( 2 ) 77-85.

[ 48 ] 王邦锡 ,何军贤 黄久常. 水分胁迫导致冬小麦叶片光合作用下降的非气孔因素[ J ]. 植物生理学报 ,1992 ,18( 1 ) 77-84.

[ 49 ] Tyree M T , Hammel H T. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure - bomb technique[ J ]. J. Exp. Bot. 1972 23 267-280.

[ 50 ] Tyree M T , Cheung Y N S. , Mac Gregor M E , et al. The characteristics of seasonal and ontogenetic changes in the disuse water relations of *Acer* , *Populus* , *Tsuga* and *Picea* [ J ]. Can. J. Bot , 1978 56 635-645 .

[ 51 ] 阮成江 李代琼 姜峻 ,等. 半干旱黄土丘陵区沙棘的水分生理生态及群落特性研究[ J ]. 林业科学研究 ,2002 ,20( 4 ) : 621-627 .

[ 52 ] 李洪建 ,柴宝峰 ,王孟本. 北京杨水分生理生态特性研究[ J ]. 生态学报 ,2000 20( 3 ) 417-422.