三峡库区岸边共存松栎树种水分利用策略比较

孙双峰^{1,2} 黄建辉^{1*} 林光辉¹ 韩兴国¹

(1 中国科学院植被数量生态学重点实验室, 北京 100093)(2 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要 对三峡库区木鱼岛上马尾松(*Pinus massoniana*)、槲栎(*Quercus aliena*)和栓皮栎(*Q. variabilis*)组成的针阔混交林成林和幼林的光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、清晨和中午水势(ψ_{pd} 和 ψ_{md})以及叶片稳定碳同位素($\delta^{13}C$)进行了测定。实验结果表明:针叶树马尾松 P_n 、 G_s 均低于阔叶树槲栎和栓皮栎(差异达到极显著水平, $p < 0.001$),但马尾松内在水分利用效率(WUE_i , P_n/G_s)却高于槲栎($p = 0.003$)和栓皮栎($p = 0.025$)。反映了裸子植物和被子植物木质部不同的水力特性。针阔叶树幼树的 P_n 和 G_s 高于成年树,但 WUE_i 和 $\delta^{13}C$ 却低于成年树。表明水分利用效率与水分在树体内传输的距离有关。幼树属于挥霍型水分利用策略,成年树属保守型水分利用策略。三峡大坝的建设所造成的生态环境的改变可能会对三峡库区针阔混交林的演替产生一定的影响,但这需要长期的研究。

关键词 三峡 松栎混交林 水分利用效率 水势 稳定碳同位素

CONTRASTING WATER USE STRATEGY OF CO-OCCURRING PINUS- QUERCUS TREES IN THREE GORGES RESERVOIR

SUN Shuang-Feng^{1,2} HUANG Jian-Hui^{1*} LIN Guang-Hui¹ and HAN Xing-Guo¹

(1 Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

(2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract With the rise of water level, the construction of the Three-Gorges Dam may have significant impacts on plant carbon-water relation and ecosystem properties in this region. To understand how the plants in this region adapt to the changes in water environments, we measured gas exchange, water potential and $\delta^{13}C$ of sapling and mature trees of three co-occurring coniferous and deciduous species: *Pinus massoniana*, *Quercus variabilis* and *Q. aliena*, all are dominant tree species in this region. The two deciduous broad-leaf trees (*Q. variabilis* and *Q. aliena*) exhibited higher photosynthetic (P_n) and stomatal conductance (G_s) than the evergreen conifer species (*P. massoniana*). The predawn water potential (ψ_{pd}) of *P. massoniana* was lower than that of the two broad-leaf species. Intrinsic water use efficiency (WUE_i , P_n/G_s) of *P. massoniana* was higher than those of *Q. variabilis* and *Q. aliena*. However, the differences in carbon isotope ratio ($\delta^{13}C$) of leaves among species, which gives integrative information of WUE in growing season period, were not statistically significant. We also compared eco-physiological parameters between saplings and mature trees of these three species. The P_n and G_s values of the mature trees were significantly lower than those of the saplings. The mature trees showed lower ψ_{pd} value, but the difference between the mature trees and the saplings was not statistically significant. However, the WUE_i values of all mature trees were significantly higher than those of the saplings. The $\delta^{13}C$ values of mature trees showed more positive than those of corresponding saplings, indicating also higher WUE in the mature trees. From these results, we concluded that 1) *P. massoniana* showed different water use strategies from two *Quercus* trees species, and 2) the mature trees of these three dominant tree species showed lower photosynthetic rate but higher WUE than those of their corresponding saplings.

Key words Three Gorges, *Pinus-Quercus* community, Water use efficiency, Water potential, Carbon isotope ratio

三峡位于中国中部,中亚热带和北亚热带交界处,属亚热带湿润气候。然而在7、8月常有伏旱发生,对植被造成危害(陈伟烈等,1994)。许多研究

发现夏季高温干旱会造成植物光合效率降低,破坏植物正常生理过程(Damesin & Rambal, 1995; Llorens *et al.*, 2003)。

收稿日期: 2005-03-28 接受日期: 2005-09-29

基金项目: 中国科学院知识创新工程方向资助项目(KSCX2-SW-109)和中国科学院“百人计划”资助项目

在野外测定过程中得到了中国科学院研究生院曾雪琴同学和中南林学院研究生院罗勇同学的帮助,在此表示感谢

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: jhhuang@ibcas.ac.cn

同一环境中物种对于干旱的忍耐程度不同,可能与植物气孔对于干旱胁迫的不同反应有关(Castell *et al.*, 1994)。Levitt (1980)提出了植物对于干旱的两种适应策略:避旱(Drought avoidance)和耐旱(Drought tolerance)。通常,避旱植物气孔对于干旱具有高度敏感性,植物往往具有更高的植物水势;耐旱植物气孔导度和水势常常较低。同一树种不同的发育阶段对于干旱环境也有不同的反应策略,通常,幼树与成年树相比,根系较小较浅,对浅层土壤水分变化更加敏感,而成年树根系可以达到含水率较高的深层土壤,因此成年树比幼树具有高的气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和光合速率(P_n)(Cavender-Bares & Bazzaz, 2000)。然而,由于水分通过树干以及枝条从土壤传输到叶片,成年树比幼树具有较长距离的传输系统,树干高度和枝条长度会影响到导水率(Warren & Adams, 2000)。Walcroft 等(1996)报导 *Pinus radiata* 长枝条上的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值高于短枝条上的值,这种差异是由于长枝条对水分的传输阻力较大,导致气孔导度和 C_i/C_a 的降低。Mediavilla 和 Escudero(2003)也发现在水分状况良好情况下,幼苗却比成年树有着较高的气孔导度。

世界第一大坝——三峡大坝位于湖北宜昌,2003年6月,三峡水库蓄水水位达到海拔135 m。无疑,三峡大坝的兴建将会对本地区生态系统产生重要影响,生态系统水文循环、生物多样性格局和库区气候都可能发生改变。例如,蓄水后库区容量及蒸发面增大,夏季高温时,可能会增加空气中的水分,而冬季时可能会对降温起缓冲作用。这些环境的变化都会影响岸边植物的生理过程,因此对本地区生态系统长期监测,探讨生态系统对环境变化的反应是非常必要的(Wu *et al.*, 2003)。

马尾松(*Pinus massoniana*)-栎树(*Quercus*)混交林为三峡库区典型森林类型(陈伟烈等, 1994; 程瑞梅等, 2002),但由于人为影响,岸边海拔较低处只有很少的残存针阔混交林。在水肥充足自然条件下,经过长期演替,针叶树将会被阔叶树取代(Bond, 1989)。而三峡库区蓄水所引起的局部气候的变化也可能影响松栎混交林的演替过程。

叶片碳稳定同位素用来揭示植物长期水分利用效率(WUE)已被广泛接受, $\delta^{13}\text{C}$ 值与内在水分利用效率(WUE_i)相关,可以反映不同物种对环境的适应情况(Dawson *et al.*, 2002)。

在2004年7月高温干旱季节,我们对马尾松、榿栎(*Quercus aliena*)和栓皮栎(*Q. variabilis*)混交林成

林和幼林的气体交换、水分利用效率进行了研究,主要目的:1)比较松栎混交林不同物种间光合和水分关系,探讨它们对环境的适应机制。2)植物不同生长阶段(幼树和成年树)对水分的利用是否有差别。通过上述两个方面的研究,希望更好地了解库区蓄水对岸边松栎混交林植物生理特征的潜在影响。

1 实验材料与研究方法

1.1 样地概况

实验样地位于湖北省秭归县境内,秭归地处大巴山、巫山余脉和八面山拗会合地带。属中亚热带北缘的湿润季风气候,夏季多暴雨又常有伏旱。年均气温17.3℃,年均降雨1278 mm。样地选择在三峡大坝上游约2 km处一半岛(木鱼岛)上,地理位置为30°50'29" N, 110°58'36" E。木鱼岛最高处海拔约190 m,岛上残存自然植被基本为马尾松、栓皮栎和榿栎混交林,栽培树种有刺槐(*Sophora japonica*)、柑桔(*Citrus madurensis*)及部分农作物。基岩为花岗岩,土壤为黄壤。

样地靠近水边,海拔约为140~142 m(三峡库区水位高度为海拔135 m, 139 m以下植被已被清除),样地分为两类:1)松栎混交成林,乔木胸径约6~12 cm,高约5~8 m。由于乔木郁闭度较大,林下植被稀少,分布着榿栎和栓皮栎幼苗,零星分布有灌木马桑(*Coriaria sinica*)、莠花(*Wikstroemia canescens*)。2)松栎混交幼林,高度为1.3~2.3 m。两块样地紧紧相邻。

1.2 植物光合测定

2004年7月23和24日,天气晴朗。在9:00~16:00间隔两小时对马尾松、榿栎和栓皮栎的净光合速率、气孔导度进行测定。

分别在两类样地中选定马尾松、榿栎和栓皮栎成年树与幼树各3棵,选择冠层中上部完全展开的叶子,在天气晴朗情况下,用LI-6400便携式光合测定仪(Li-cor Inc., Lincoln, NE)测定光合作用。测定时,将所测枝条切割下来,立即直立于盛有清水的玻璃瓶中,马上进行测定。实验表明从树体上剪下枝条的光合速率与没剪时差别不显著,这种方法在其它研究中已经有了成功的运用(Kolb & Stone, 2000; Yang *et al.*, 2002)。所测定针叶为当年生松针。为使数据更具可比性,成年树和幼树用同样的方法进行测定。 WUE_i 由 P_n 与 G_s 之比求得。

1.3 植物水势测定

植物水势用压力水势仪(PMS, Instruments Mod-

el 1000, Corvallis, USA) 进行测定。所测植物物种为马尾松、榿栎、栓皮栎成树及其幼苗, 每个物种至少选取 3 株, 每株用枝剪剪下 1~2 个枝条立即进行测定。清晨水势(ψ_{pd}) 在 02:30~05:00 进行测定, 中午水势(ψ_{md}) 在 11:30~14:00 进行测定。

1.4 叶片 $\delta^{13}C$ 测定

将测定过光合的针叶及叶片进行采样, 每株植物采多个叶片混合构成一个样品。叶片采集后在 70℃ 烘 48 h, 粉碎, 过 80 目(孔径 0.2 mm)筛制成供试样品。所有样品在中国科学院植物研究所生态与环境科学稳定同位素实验室(SILEER), 用稳定同位素质谱仪(Finnigan MAT Delta^{plus} XP)进行碳稳定同位素测定。叶片稳定同位素比率用以下公式表示:

$$\delta^{13}C(‰) = \frac{(^{13}C/^{12}C)_{\text{sample}} - (^{13}C/^{12}C)_{\text{standard}}}{(^{13}C/^{12}C)_{\text{standard}}} \times 1000$$

1.5 数据分析

用 SPSS 统计软件(SPSS Inc., Chicago), 以物种和生长阶段(成年树和幼树)作为变量来源, 用双因素方差分析(Two-Way ANOVA)方法进行分析。

2 结果与分析

2.1 气体交换

两个不同生长阶段中, 马尾松的 P_n 都小于两种栎树; 3 个树种成年树的 P_n 均小于幼树(图 1)。由于数据方差非齐性, 先将光合速率数据进行自然对数转换再进行双因素方差分析。结果表明: 物种间差异非常显著($F = 23.197, p < 0.001$)。多重比较(最小显著差异法, LSD)结果表明: 马尾松光合速率明显小于两种阔叶树($p < 0.001$), 而两种栎树间差异不显著($p = 0.213$); 不同的生长阶段相比, 成年树光合速率小于幼树的($F = 5.634, p = 0.021$), 物种与生长阶段的交互作用不明显($F = 2.451, p = 0.095$)。

不同的生长阶段中, 马尾松的 G_s 都小于两种栎树; 不同树种成年树气孔导度都小于相应的幼树(图 1)。对 3 种植物的 G_s 数据(经过 $\ln(1/G_s)$ 转换)分析, 结果表明: 物种间差异非常显著($F = 25.305, p < 0.001$), 马尾松 G_s 明显小于两种栎树($p < 0.001$), 但两种栎树间差异不显著($p = 0.081$); 成年树 G_s 明显小于幼树($F = 11.374, p = 0.001$), 物种生长阶段的交互作用不明显($F = 0.298, p = 0.743$)。

成年树和幼树中, 马尾松的 WUE_i 都高于两种栎树; 3 个树种成年树的 WUE_i 都高于相应的幼树

(图 1)。对 WUE_i (经过自然对数转换)进行双因素方差分析后发现: 物种间差异显著($F = 5.078, p = 0.010$), 马尾松 WUE_i 显著高于榿栎($p = 0.003$)和栓皮栎($p = 0.025$), 而两种栎树之间差异不明显($p = 0.402$)。成年树 WUE_i 显著高于幼树($F = 4.651, p = 0.036$), 而物种与生长阶段的交互作用不明显($F = 0.525, p = 0.595$)。

图 1 3 种植物不同生长阶段的光合速率、气孔导度和内在水分利用效率(平均值 $\pm$ 标准误)

Fig.1 Photosynthesis, stomatal conductance and intrinsic water use efficiency of mature and sapling of the three species (Means $\pm$ SE)
大写字母用来表示成年树不同树种间的差异, 小写字母表示幼树不同树种间的差异, 字母相同表示差异不显著。* 表示同一树种成年与幼树间的差异水平($p < 0.05$) Different capitals indicate significant difference among mature trees, while different small letters show significant difference among saplings. * indicates the values between the same mature and sapling species is significant ($p < 0.05$)

2.2 植物水势

由表 1 可以看出: 不管在成年树还是幼树阶段, 马尾松的 ψ_{pd} 都低于两种栎树; 3 种植物成年树的

表 1 植物不同生长阶段的清晨水势(ψ_{pd} , MPa)和午间水势(ψ_{md} , MPa)
Table 1 Predawn leaf water potential values (ψ_{pd} , MPa) (Mean $\pm$ SE) and midday leaf water potentials (ψ_{md} , MPa) of the three species in different age classes (Mean $\pm$ SE)

生长阶段 Age class	物种 Species	清晨水势 ψ_{pd}	中午水势 ψ_{md}	$\psi_{pd} - \psi_{md}$
成年树 Mature	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	-0.39 ± 0.09^A	-1.11 ± 0.10^A	0.72
	槲栎 <i>Quercus aliena</i>	-0.24 ± 0.02^A	-2.34 ± 0.17^B	2.10
	栓皮栎 <i>Q. variabilis</i>	-0.23 ± 0.06^A	-2.49 ± 0.18^B	2.25
幼树 Sapling	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	-0.31 ± 0.01^a	-0.97 ± 0.08^a	0.67
	槲栎 <i>Quercus aliena</i>	-0.19 ± 0.03^b	$-1.52 \pm 0.17^{b*}$	1.33
	栓皮栎 <i>Q. variabilis</i>	-0.13 ± 0.04^b	-2.66 ± 0.08^c	2.53

大写字母用来表示成年树不同树种间的差异,小写字母表示幼树不同树种间的差异,字母相同表示差异不显著。*表示同一树种成年与幼树间的差异水平($p < 0.05$) Different capitals indicate significant difference among mature trees, while different small letters show significant difference among saplings. * indicates the values between the same mature and sapling species is significant ($p < 0.05$)

ψ_{pd} 都低于相应的幼树(表 1)。对 ψ_{pd} 用 Sqrt(Abs(ψ_{pd}))转换后进行双因素方差分析。结果表明:物种间差异显著($F = 7.011$, $p = 0.010$),其中,马尾松 ψ_{pd} 小于槲栎($p = 0.022$)和栓皮栎($p = 0.003$),两种栎树间 ψ_{pd} 差异不显著($p = 0.341$)。成年树与幼树差异不显著($F = 4.145$, $p = 0.064$),物种与生长阶段间交互作用不明显($F = 0.333$, $p = 0.723$)。

ψ_{md} 出现了与 ψ_{pd} 相反的情况:无论是成年树,还是幼树,马尾松的 ψ_{md} 都高于两种栎树(表 1)。对 ψ_{md} 值进行双因素方差分析表明,物种间差异极显著($F = 48.064$, $p < 0.001$),成年树 ψ_{md} 与幼树之间差异显著($F = 4.574$, $p = 0.045$),物种与生长阶段的交互作用也非常显著($F = 6.443$, $p = 0.007$)。物种间多重比较(LSD)结果显示:马尾松高于槲栎,槲栎又高于栓皮栎($p < 0.001$)。

清晨水势与午间水势的差值($\psi_{pd} - \psi_{md}$)比较,两种阔叶树都高于马尾松。槲栎成年树的差值大于幼树,而栓皮栎和马尾松两树种成年树与各自幼树接近。

2.3 叶片稳定碳同位素含量

分别对成年树和幼树 3 种树木叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值种间差别进行分析,发现 3 种植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异都不显著。从图 2 上看,成年树的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 高于相应的幼树。对植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 进行双因素方差表明,物种间 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异不显著($F = 1.204$, $p = 0.334$),成年树叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值高于幼树的值($F = 6.824$, $p = 0.023$),物种与生长阶段的交互作用不明显($F = 0.530$, $p = 0.602$)。

3 讨 论

3.1 针叶树与阔叶树水分利用效率比较

在松栎针阔混交林中,马尾松的光合速率、气孔

图 2 3 种树木不同生长阶段叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的比较 (平均值 $\pm$ 标准误)

Fig. 2 Foliar $\delta^{13}\text{C}$ of mature and saplings of the three species (Mean $\pm$ SE)

大写字母用来表示成年树叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值种间差异,小写字母表示幼树种间差异,字母相同表示差异不显著。*表示同一树种成年与幼树间的差异水平($p < 0.05$) Different capitals indicate significant difference among mature trees, while different small letters show significant difference among saplings. * indicates the values between the same mature and sapling species is significant ($p < 0.05$)

导度和蒸腾速率都显著低于两种阔叶树,但 WUE_i 却高于阔叶树,两种栎树之间的差异却不显著。通过长期适应进化,针叶常绿树木与落叶阔叶树这两种类型植物已经形成了明显不同的适应环境的特点和生物学的差别,如叶的形态、木质部水分传输能力等(Bond, 1989),而共存于同一环境中。木质部导水特征对植物的功能和组成多个方面有着很重要的影响(Andrade *et al.*, 1998)。被子植物中,水分在木质部中是通过导管来传输,而在裸子植物中,水分在木质部中通过管胞来传输。管胞的长度及直径都小于导管,使得裸子植物木质部导水性比被子植物要差,再加上厚的针叶结构,都限制了裸子植物叶片水平的光合及蒸腾速率。通常,常绿针叶树种通过降低光合能力来减少对养分的吸收,降低本身养分的周转率,或把碳水化合物贮存于较老的常绿针叶,延长叶的寿命等多种机制长期适应于干旱贫瘠环境。相

反,落叶植物往往通过落叶而减少水分和营养物质的消耗来逃避不良环境对自身的伤害,在外界环境适合生长时,通过快速获得水分和养分而产生高的生产力(Bloom *et al.*, 1985; Chapin *et al.*, 1990)。马尾松的清晨水势低于两种栎树,而中午水势却高于两种栎树。通常在土壤干旱情况下,较高的木质部导水率却容易发生栓塞化现象(Stout & Sala, 2003),因此木质部导水率降低,产生更低的水势,降低了水分的传输(Sperry *et al.*, 2002)。马尾松较低的气孔导度,降低了水分的消耗,节约贮存水分,有助于生长季的延长,并且有助于维持较高的叶片水势,而降低木质部栓塞化的危险(Bond & Kavanagh, 1999)。

叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 包含了碳同化过程中胞间 CO_2 与大气 CO_2 的比值(C_i/C_a)的综合情况,反映了同化速率与气孔导度的平衡(内在水分利用效率)(Farquhar *et al.*, 1982)。我们研究发现 3 种植物 $\delta^{13}\text{C}$ 之间差异不显著,阔叶树高的气孔导度没有对应更低的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。尽管 $\delta^{13}\text{C}$ 反映了植物水分利用情况,而植物各种水力特征的相互依赖性说明我们不能从一个简单的特征来预测植物利用水分变化情况,而要考虑多种互相依赖的特征的综合性(Martinez-Vilalta *et al.*, 2004)。我们采样是在 2004 年 7 月下旬,而 2004 年 5~6 月间,当地阴雨天气较多,降雨量比较充足,可能是环境水分条件充足使得针阔叶树叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 没有差异。

由于落叶阔叶植物具有更高的气孔导度、蒸腾速率和木质部导水率,而水分利用效率低于马尾松,将比马尾松更多更快地消耗土壤中水分。因此在干旱情况下,由于土壤供水不能满足栎树蒸腾所需的水分,可能会比马尾松更容易受到干旱胁迫的威胁。而在湿润情况下,栎树由于光合速率大于马尾松,因而会比马尾松有着高的生产力,在松栎混交林中竞争优势会大于马尾松。随着三峡工程的进展,三峡库区夏季伏旱的天气状况会有所改善,因而可能会更有利于栎树的生长,但这方面需要进行长期的研究。

3.2 不同生长阶段水分利用效率比较

许多物种都出现了气孔导度随植物年龄增加或个体增大而减小,这是由于水分通过木质部的距离增加而降低了导水率(Ryan & Yoder, 1997)。我们的研究也发现幼树的清晨水势略高于成年树(表 1),幼树比成年树有着高的气孔导度(图 1),但内在水分利用效率却低于成年树,表明比成年树有着更

挥霍性的水分利用策略(Spender water use strategy)。

然而 Becker 等(2000)还是对这种导水率限制假设提出了质疑。主要原因是如果导水率限制了气孔导度,则植物通过进化将会产生几种补偿机制来减小这种对叶片气体交换造成的与个体大小有关的限制(McDowell *et al.*, 2002)。尽管有研究证明了这种补偿机制的存在(Mencuccini *et al.*, 1997),但这些并不总能完全补偿由于水分传导距离增加而导致的导水率降低(Mencuccini & Grace, 1996)。一种有效的补偿反应就是增加叶片与土壤之间的水势差(McDowell *et al.*, 2002)或植物清晨水势与中午水势之差($\psi_{\text{pd}}-\psi_{\text{md}}$)(Mediavilla & Escudero, 2004)。我们的研究发现,只有榲栌成年树的清晨水势与中午水势之差大于幼树,而栓皮栎和马尾松却没有出现这种情况(表 1)。也可能存在其它的补偿机制,如成年树比幼树利用更多本身贮存的水分(Phillips *et al.*, 2003)。

低的气孔导度降低水分消耗,节约贮存水分,有助于生长季的延长(Bond & Kavanagh, 1999),因此,成年树气孔导度的降低补偿了导水率的降低,从而维持叶片正常水分状态。幼树相对于成年树具有挥霍性水分利用策略,在干旱时容易消耗掉土壤中保存的水分,因而更容易面临缺水死亡的威胁。而在水分充足时,则维持着高的气孔导度和光合速率,因此有着高的生长速率。Donovan 和 Ehleringer(1991)指出低 *WUE* 的幼苗如果伴随着高的生长速率和分配到根系更大比例的生物量,可能更适合植物的定居。

在成年树中,较高的 *WUE_i* 在环境干旱时可防止过分的水分损失,有助于保持碳的吸收。成年混交林内的马尾松、榲栌和栓皮栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值比其相应的幼树高,与通过交换测定的内在水分利用效率的结果一致。尽管 $\delta^{13}\text{C}$ 与环境变量有着较强的关系,近来却有更多证据表明:水分传导性在控制树木体内水分传输及对 ^{13}C 的分馏中起着关键作用(Hubbard *et al.*, 1999)。水分传导组织的长度和传导性影响着水分传导性及 $\delta^{13}\text{C}$,是因为 G_s 和 P_n 依赖于水分到光合组织的传输速率。一些研究发现叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与传输水分的枝条的长度成正相关,枝条长度会增加降低水分传导性,因此降低了气孔导度,增强了 ^{13}C 的吸收(Walcroft *et al.*, 1996; Warren & Adams, 2000)。

4 结 论

马尾松与栎树长期进化共存于同一环境中,植

物本身形成了包括形态、解剖和生物气候学等不同的适应环境的特点。我们的研究表明针叶树马尾松的光合、气孔导度和蒸腾都小于阔叶树栎树,但内在水分利用效率高于栎树,其主要原因可能是不同的木质部结构造成了传输水分的能力的差异,栎树木质部水分传导能力高于马尾松。马尾松更接近于耐旱型水分利用策略,而栎树更接近于避旱型水分利用策略。在水分充足的情况下,栎树的竞争优势会大于马尾松。

成年的马尾松和栎树的光合、气孔导度及蒸腾都低于相应的幼树,但内在水分利用效率和 $\delta^{13}\text{C}$ 都高于幼树,主要原因可能是与水分从土壤到冠层叶片的传输距离有关,水分在成年树体内传输的距离大于幼树,传输距离增加降低了水分的传导性。成年树更接近于保守型水分利用策略(Conservative water use strategy),而幼树则接近于挥霍型水分利用策略。在水分充足情况下,幼树的水分利用策略会使它们保持着高的生长速率。

水分充足条件下,更适合避旱型植物和挥霍型水分利用策略的植物生长,有助于它们保持高的生产力。随着三峡工程的进展,库区容量及蒸发面增大,可能会对库区伏旱的天气有所改善,因此,在自然条件下,有可能会加速栎树取代马尾松的速度,但我们的实验只是短期的结果,要获得更可靠的结果,必须要进行长期的研究。

参 考 文 献

Andrade JL, Meinzer FC, Goldstein G, Holbrook NM, Cavelier J, Jackson P, Silvera K (1998). Regulation of water flux through trunks, branches, and leaves in trees of a lowland tropical forest. *Oecologia*, 115, 463 – 471.

Becker P, Meinzer FC, Wullschlegler SD (2000). Hydraulic limitation of tree height: a critique. *Functional Ecology*, 14, 4 – 11.

Bloom AJ, Chapin FS III, Mooney HA (1985). Resource limitation in plants — an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 363 – 392.

Bond BJ, Kavanagh KL (1999). Stomatal behavior of four woody species in relation to leaf-specific hydraulic conductance and threshold water potential. *Tree Physiology*, 19, 503 – 510.

Bond WJ (1989). The tortoise and the hare: ecology of angiosperm dominance and gymnosperm persistence. *Biological Journal of the Linnean Society*, 36, 227 – 249.

Castell C, Terradas J, Tenhunen JD (1994). Water relations, gas exchange, and growth of resprouts and mature plant shoots of *Arbutus unedo* L. & *Quercus ilex* L. *Oecologia*, 98, 201 – 211.

Cavender-Bares J, Bazzaz FA (2000). Changes in drought response strategies with ontogeny in *Quercus rubra*: implications for scaling

from seedlings to mature trees. *Oecologia*, 124, 8 – 18.

Chapin FS III, Schulze ED, Mooney HA (1990). The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21, 423 – 447.

Chen WL(陈伟烈), Zhang XQ(张喜群), Liang SY(梁松筠), Jin YX(金义兴), Yang QX(杨启修) (1994). *Plants and Composite Agricultural Ecosystems of the Three Gorges Reservoir Region* (三峡库区的植物与复合农业生态系统). Science Press, Beijing. (in Chinese)

Cheng RM(程瑞梅), Xiao WF(肖文发), Li JW(李建文), Ma J(马娟), Han JJ(韩景军) (2002). Analysis on forest plant diversity in the Three Gorges Reservoir Area. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 13, 35 – 40 (in Chinese with English abstract)

Damesin C, Rambal S (1995). Field study of leaf photosynthetic performance by a Mediterranean deciduous oak tree (*Quercus pubescens*) during a severe summer drought. *New Phytologist*, 131, 159 – 167.

Dawson TE, Mambelli S, Plamboeck AH, Templer PH, Tu KP (2002). Stable isotopes in plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 507 – 559.

Donovan LA, Ehleringer JR (1991). Ecophysiological differences among juvenile and reproductive plants of several woody species. *Oecologia*, 86, 594 – 597.

Farquhar GD, O'Leary MH, Berry JA (1982). On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 9, 121 – 137.

Hubbard RM, Bond BJ, Ryan MG (1999). Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees. *Tree Physiology*, 19, 165 – 172.

Kolb TE, Stone JE (2000). Differences in leaf gas exchange and water relations among species and tree sizes in an Arizona pine-oak forest. *Tree Physiology*, 20, 1 – 12.

Levitt J (1980). *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Academic Press, NewYork.

Llorens L, Penuelas J, Filella I (2003). Diurnal and seasonal variations in the photosynthetic performance and water relations of two co-occurring Mediterranean shrubs, *Erica multiflora* and *Globularia alypum*. *Physiologia Plantarum*, 118, 84 – 95.

Martinez-Vilalta J, Sala A, Pinol J (2004). The hydraulic architecture of Pinaceae — a review. *Plant Ecology*, 171, 3 – 13.

McDowell NG, Phillips N, Lunch C, Bond BJ, Ryan MG (2002). An investigation of hydraulic limitation and compensation in large, old Douglas-fir trees. *Tree Physiology*, 22, 763 – 774.

Mediavilla S, Escudero A (2003). Mature trees versus seedlings: differences in leaf traits and gas exchange patterns in three co-occurring Mediterranean oaks. *Annals of Forest Science*, 60, 455 – 460.

Mediavilla S, Escudero A (2004). Stomatal responses to drought of mature trees and seedlings of two co-occurring Mediterranean

- oaks. *Forest Ecology and Management*, 187, 281 – 294.
- Mencuccini M, Grace J (1996). Developmental patterns of above-ground hydraulic conductance in a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) age sequence. *Plant, Cell and Environment*, 19, 939 – 948.
- Mencuccini M, Grace J, Fioravanti M (1997). Biomechanical and hydraulic determinants of tree structure in Scots pine: anatomical characteristics. *Tree Physiology*, 17, 105 – 13.
- Phillips NG, Ryan MG, Bond BJ, McDowell NG, Hinckley TM, Cermak J (2003). Reliance on stored water increases with tree size in three species in the Pacific Northwest. *Tree Physiology*, 23, 237 – 245.
- Ryan MG, Yoder BJ (1997). Hydraulic limits to tree height and tree growth. *BioScience*, 47, 235 – 242.
- Sperry JS, Hacke UG, Oren R, Comstock JP (2002). Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment*, 25, 251 – 263.
- Stout DH, Sala A (2003). Xylem vulnerability to cavitation in *Pseudotsuga menziesii* and *Pinus ponderosa* from contrasting habitats. *Tree Physiology*, 23, 43 – 50.
- Walcroft AS, Silvester WB, Grace JC, Carson SD, Waring RH (1996). Effects of branch length on carbon isotope discrimination in *Pinus radiata*. *Tree Physiology*, 16, 281 – 286.
- Warren CR, Adams AM (2000). Water availability and branch length determine $\delta^{13}\text{C}$ in foliage of *Pinus pinaster*. *Tree Physiology*, 20, 637 – 643.
- Wu JG, Huang JH, Han XG, Xie ZQ, Gao XM (2003). Three-Gorges Dam—experiment in habitat fragmentation? *Science*, 300, 1239 – 1240.
- Yang WQ, Murthy R, King P, Topa MA (2002). Diurnal changes in gas exchange and carbon partitioning in needles of fast- and slow-growing families of loblolly pine (*Pinus taeda*). *Tree Physiology*, 22, 489 – 498.

责任编辑：曹坤芳 责任编辑：姜联合