

喀斯特峡谷区常见植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与环境因子的关系研究

容丽^{1,2}, 王世杰^{1*}, 杜雪莲^{1,3}

(1. 中国科学院地球化学研究所环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550002; 2. 贵州师范大学地理与生物科学学院, 贵阳 550001; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要:通过对贵州花江峡谷喀斯特石漠化区 4 种典型石漠化植物群落中 11 种常见植物种叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值测定, 研究了各植物种对影响植物碳同位素分馏的主要环境因子(土壤储水量、大气相对湿度、光照强度、土壤厚度)的响应, 分析了石漠化梯度中不同土层土壤储水量、大气相对湿度、土壤有机质、年均气温、光照强度等环境因子梯度变化与植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的关系. 结果表明, 大部分物种的 $\delta^{13}\text{C}$ 值对环境因子的变化趋势表现为随环境水分好转呈下降趋势, 即水分利用效率下降; 也有部分物种呈稳定不变或逆势上升趋势. 相关性分析表明, 清香木(*Pistacia weinmannifolia*)、石岩枫(*Mallotus repandus*)、红背山麻杆(*Alchornea trewioides*)的主导因子是土层储水量; 肾蕨(*Nephrolepis cordifolia*)、野桐(*Mallotus japonicus* var. *floccosus*)的主导因子是土壤厚度; 肾蕨、八角枫(*Alangium chinense*)、构树(*Broussonetia papyrifera*)的主导因子是光照强度; 而广西密花树(*Rapanea kwangsiensis*)、圆叶乌柏(*Sapium rotundifolium*)和灰毛浆果楝(*Cipadessa cinerascens*)则分辨不出主导因子, 即环境影响因素更为综合. 总体而言, 叶片高 $\delta^{13}\text{C}$ 值是对低水分、高光、低资源环境的适应.

关键词: $\delta^{13}\text{C}$ 值; 喀斯特石漠化; 土壤储水量; 大气相对湿度; 光照强度; 土壤厚度; 主导因子

中图分类号: X171 文献标识码: A 文章编号: 0250-3301(2008)10-2885-09

Responses of $\delta^{13}\text{C}$ Values of Plant Leaves to Environmental Gradients Along Environmental Gradient Factors in Rocky Desertified Area of a Typical Karst Gorge

RONG Li^{1,2}, WANG Shi-jie¹, DU Xue-lian^{1,3}

(1. State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550002, China; 2. School of Geography and Biology Science, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China; 3. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: We analyzed the responses of $\delta^{13}\text{C}$ values of plant leaves to environmental factors (namely, soil water storage, air relative humidity, light intensity, depths of soil, soil organic content, average temperature and soil water content) and the correlations between them, by measuring $\delta^{13}\text{C}$ values of leaves for 11 plants species from 4 typical communities with different karst rocky desertification backgrounds in a typical karst catchments basin, Huajiang Gorge. It is revealed that, the $\delta^{13}\text{C}$ values and water use efficient of most species decrease with the increasing of water supply; but a few species exhibit an opposite trend and several others exhibit no change in $\delta^{13}\text{C}$ values or water use efficiency when these environmental factors varied. Moreover, the correlation analysis indicates that the soil water storage is the leading factor for *Pistacia weinmannifolia*, *Mallotus repandus* and *Alchornea trewioides*, while the depths of soil is essential factor for *Nephrolepis cordifolia* and *Mallotus japonicus* var. *floccosus*, and the light intensity is leading factor for *N. cordifolia*, *Alangium chinense*, *Broussonetia papyrifera*. However, the leading factor for some species like *Rapanea kwangsiensis*, *Sapium rotundifolium* and *Cipadessa cinerascens* are yet not clear, which mean their $\delta^{13}\text{C}$ values are affected by more comprehensive factors. Hence it could be concluded that high $\delta^{13}\text{C}$ values of leaves could indicate the adaptability of plants for low water regime, high light and low resource environments.

Key words: $\delta^{13}\text{C}$ values; karst rocky desertification; soil water storage; air relative humidity; light intensity; depths of soil; leading factor

植物稳定碳同位素指示着植物在水分利用效率上的差异, 其组成会受多种气候环境因子的影响^[1,2]. 在高资源可利用性条件下的植物具有较小的 $\delta^{13}\text{C}$ 值, 即较低的 WUE^[3,4]. 影响植物气体交换代谢过程的环境因子对许多植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值也产生影响, 包括降雨量^[5~8]、土壤水分含量^[4,5,9,10]、湿度^[11,12]、环境中的温度和湿度^[13~16]等都可能影响植物水分利用

效率.

收稿日期: 2007-09-28; 修订日期: 2007-12-17

基金项目: 国家重点基础研究发展规划(973)项目(2006CB403200); 中国科学院创新团队国际合作伙伴计划项目; 中国科学院知识创新前沿领域项目(IG-04-01); 国家自然科学基金项目(40672112)

作者简介: 容丽(1973~), 女, 博士, 副教授, 主要研究方向为岩溶生态和地球化学, E-mail: rongli@163.com

* 通讯联系人, E-mail: wangshijie@vip.skleg.cn

在亚热带脆弱的喀斯特环境背景下,由于基岩裸露面积、土被面积、坡度、植被加土被面积、平均土厚的不同,石漠化强度分为无明显石漠化、潜在石漠化、轻度石漠化、中度石漠化、强度石漠化和极强度石漠化^[17].荒漠化后环境物理特征及辐射状况的改变,诱导着各种生态因子发生变化,并形成一定的环境梯度.相同物种在不同的环境梯度中表现出不同的生理适应特征;不同植物种的水分利用状况对环境梯度变化的响应不同,不同物种具有不同的适应环境变化的策略.而在一系列的环境因子中,影响不同物种的主导因子存在差异.喀斯特石漠化梯度系统中水分可利用性的变化使得植物水分利用机制呈现一定的差异.

鉴于植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值可以作为长期水分利用效率的指示值^[2,4,18],且水分因子是喀斯特地区植物生长的限制因子,本研究通过分析典型石漠化区常见物种叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值沿石漠化程度差异,探究环境变化引起植物生理变化及气体交换特征变化所导致植物叶片碳同位素的差异,以此研究植物长期水分利用效率变化规律和主导因子的关系,以期退化喀斯特环境植被恢复物种选择提供科学依据.

1 材料与方法

1.1 研究区概况及样地描述

研究区位于贵州西南部,关岭县以南、贞丰县以北的北盘江花江河段峡谷两岸,属于贵州喀斯特石山区的峡谷地貌,岩石为纯质石灰岩及白云岩构成,是喀斯特发育极强烈的地区,也是典型低热河谷的喀斯特植被退化区.石漠化程度高,强度、极强度石漠化所占比例高达 22.76%^[17],土壤呈零星分布,有一些面积较小的微型台地,植被多生长于石缝、石沟、小土坑、微台地上.岩石裸露率 > 70%.本区是中亚热带低热河谷地带,属于比较典型的亚热带河谷气候,冬春温暖干旱,夏秋湿热,热量资源丰富.年均温 18.4℃,年均极端最高气温为 32.4℃,年均极端最低气温为 6.6℃,≥ 10℃ 积温 6 542℃,年均降水量 1 100 mm,年均降雨量时空分布不均,5~10 月降雨量占全年总降雨量的 83%.

花江峡谷区不同石漠化强度可分为强度石漠化、中度石漠化、轻度石漠化、潜在石漠化 4 种类型,在约 1.12 km² 小流域的上、中、下游控制性选择了不同石漠化等级代表性样地各 3 个,有关样地概况及植被类型见文献[19,20].

1.2 研究方法

2005 年 8 月,采集小流域中不同石漠化等级典型植物群落中 11 种常见植物的叶片样品.乔木、灌木和草本分别采集冠层中上部叶片,分 4 个方位采集成熟叶片后混合.各样方每个植物种根据叶片的多少采集 3~5 个重复,之后混合成 1 个样品,作为该样方该物种的样本.所取的常见植物主要为本区分布广泛,且在样地频繁出现的植物.采集的植物主要有:构树(*Broussonetia papyrifera*);清香木(*Pistacia weinmannifolia*);圆叶乌桕(*Sapium rotundifolium*);八角枫(*Alangium chinense*);广西密花树(*Rapanea kwangsiensis*);石岩枫(*Mallotus repandus*);粗糠柴(*Mallotus philippinensis*);灰毛浆果楝(*Cipadessa cinerascens*);红背山麻杆(*Alchornea trewioides*);野桐(*Mallotus japonicus* var. *floccosus*);肾蕨(*Nephrolepis cordifolia*).

采集的样品冻干后用 MAT-251 型气体质谱仪进行稳定同位素分析,以 PDB(pee dee belemnite)为标准,根据公式(1)进行计算.

$$\delta^{13}\text{C} = \frac{[(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{sample}} - (^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{standard}}]}{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{standard}}} \times 1\,000\text{‰} \quad (1)$$

式中, $(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{sample}}$ 和 $(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{standard}}$ 分别为植物和标准 PDB 化石中的 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$.测量误差 < 0.1‰.

环境因子的选择参考石漠化等级的划分依据及影响植物生境水分状况的生境因子.其中小气候监测方法见文献[19],大气相对湿度采用日最低值(15:00)的测定值,光照强度采用典型天气植物能充分进行光合作用时(10:00)的测定值;土壤水分样品取样于 2004 年 8 月~2005 年 8 月,每隔 10 d 在各个取样点用土钻钻取不同土层(0~10、10~20、20~30、30~40、40~50)的土壤(土厚 < 50 cm 取至基岩),放入已知重量铝盒中,每个取样点每层土样 3 个重复.采用称重法测定土壤质量含水量 SWC(soil water content).同时计算包含土壤物理性质信息的土层储水量(soil water storage, SWS),其公式为: $\text{SWS} = 0.1 h m \rho$, 式中, h 为土层厚度(10 cm), m 为质量含水率(%), ρ 为该土层土壤容重(g/cm³).

测定与土壤水分供应密切相关的各样地土壤有机质含量,采用重铬酸钾氧化-外加热法(GB 7857-87).样地土壤厚度的测定为 5 点平均.

统计分析采用单因子方差分析比较不同等级石漠化样地所有植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间的差异,采用 LSD 和 TUKEY-HSD 检验法进行两两比较;采用相关分析,对植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与环境因子进行相关分

析;并进行显著性检验.

2 结果与分析

2.1 4 种等级石漠化样地环境因子的差异

研究地点由于受地形、海拔、植被盖度、下垫面性质、样地所处的坡向等因子影响,表现出一定的环境差异(表 1).对各样地环境因子调查并对各样地环境因子方差分析表明,不同石漠化等级各环境

表 1 研究区不同等级石漠化样地情况

Table 1 Condition of the different grades of karst rock desertification in the study area

等级	样地号	海拔 /m	0~30 cm 土层储水量 /mm		正午大气相对湿度 /%		土壤厚 度/cm	土壤有 机质/%	年均温 /℃	光照强度 (10:00) × 10 ³ /lx	坡度 /(°)	坡向	微地形
			旱季(4月)	雨季(8月)	旱季(4月)	雨季(8月)							
潜在石漠化	005	823	98.00	100.54	83	87	60	20.27	23.7	13.10	35	NE	坡面
	028	890	80.74	152.24	88	92	41	10.23	21.9	16.20	38	EN	坡面
	053	1 038	68.05	97.40	87	89	80	12.29	20.4	14.04	40	NE	坡面
轻度石漠化	051	1 029	84.08	148.39	82	85	78	7.75	20.4	28.20	27	NW	坡面
	062	831	79.44	95.23	82	86	15	28.71	24.8	21.80	10	N	谷地
	042	926	109.73	125.95	54	72	48	29.31	22.3	35.80	10	NW	坡面
中度石漠化	052	1 022	62.94	123.71	63	68	38	7.49	20.9	44.10	34	NW	坡面
	061	850	54.69	82.99	64	81	32	20.57	25.3	46.20	10	NW	谷地
	040	950	64.68	149.61	47	86	38	21.19	22.3	46.70	10	NE	坡面
强度石漠化	050	1 036	71.61	134.28	48	77	22	9.09	20.9	72.60	30	NW	坡面
	041	955	67.07	140.93	53	82	20	18.60	22.7	63.50	35	SE	坡面
	060	865	55.85	151.62	59	68	15	21.36	25.3	67.10	15	NW	谷地

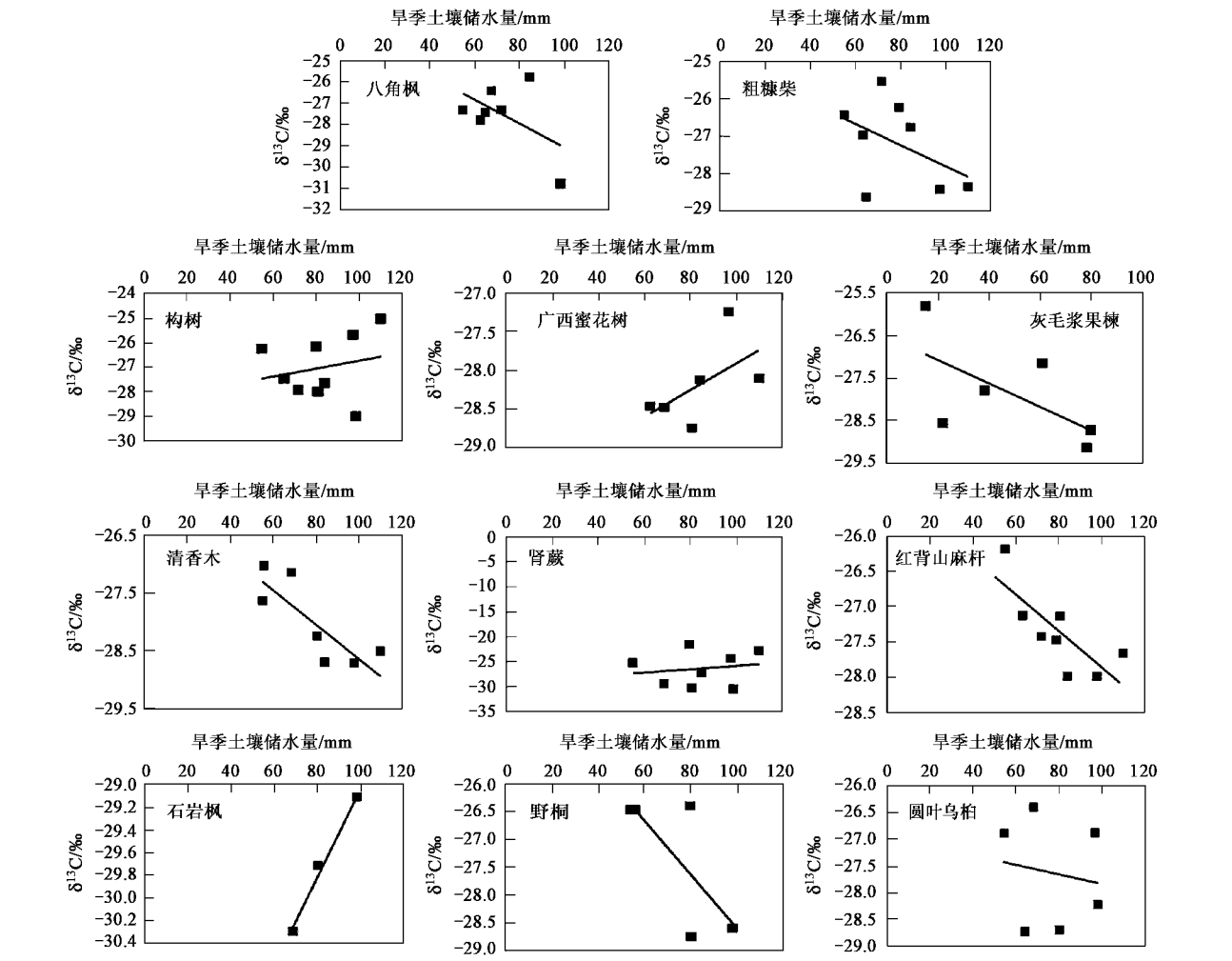


图 1 不同植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值和旱季土壤储水量(0~30 cm)的关系

Fig.1 Relationship between the foliar $\delta^{13}\text{C}$ value and soil water storage(0-30cm)in dry season

因子间在光照强度 ($F_{(3,8)0.005} = 9.596 < F, p < 0.001$)、土壤深度 ($F_{(3,8)0.05} = 4.066 < F, p < 0.05$)、旱季大气相对湿度 ($F_{(3,8)0.05} = 4.066 < F, p < 0.05$) 及反映土壤水分含量的 0~30 cm 旱季土壤储水量 (根系主要分布区) ($F_{(3,8)0.05} = 4.066 < F, p < 0.05$) 上存在显著差异;而其他环境因子(海拔、年均温、土壤有机质、雨季大气相对湿度、0~30 cm 雨季土层储水量)在各地间未显示显著差异,认为各种植物样品叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的分异主要由差异显著的环境因子控制。

2.2 沿石漠化等级植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与旱季土壤储水量的关系

从图 1 看出,不同植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随土壤储水量的变化趋势表现不同.在 11 种植物中,对旱季土

壤储水量变化的响应可分为 3 个模式:①随旱季土壤储水量的增加而增加(更正)的模式,如广西密花树、构树、石岩枫;②随旱季土壤储水量的增加而变化不大的模式,如肾蕨、圆叶乌柏;③随旱季土壤储水量的增加而下降(更负)的模式,如八角枫、粗糠柴、灰毛浆果楝、清香木、红背山麻杆、野桐.其中,第 3 种模式是主要趋势。

2.3 沿石漠化等级植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与旱季大气相对湿度的关系

从图 2 看出,不同植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随旱季大气相对湿度的变化趋势也有差异.11 种植物中,对旱季大气相对湿度的响应具体可划分为 3 种模式:①随旱季大气相对湿度的增加而增加(更正)的模式,如粗糠柴、灰毛浆果楝;②随旱季大气相对湿度的增加而变化不大的模式,如清香木、红背山麻杆、圆叶乌柏;

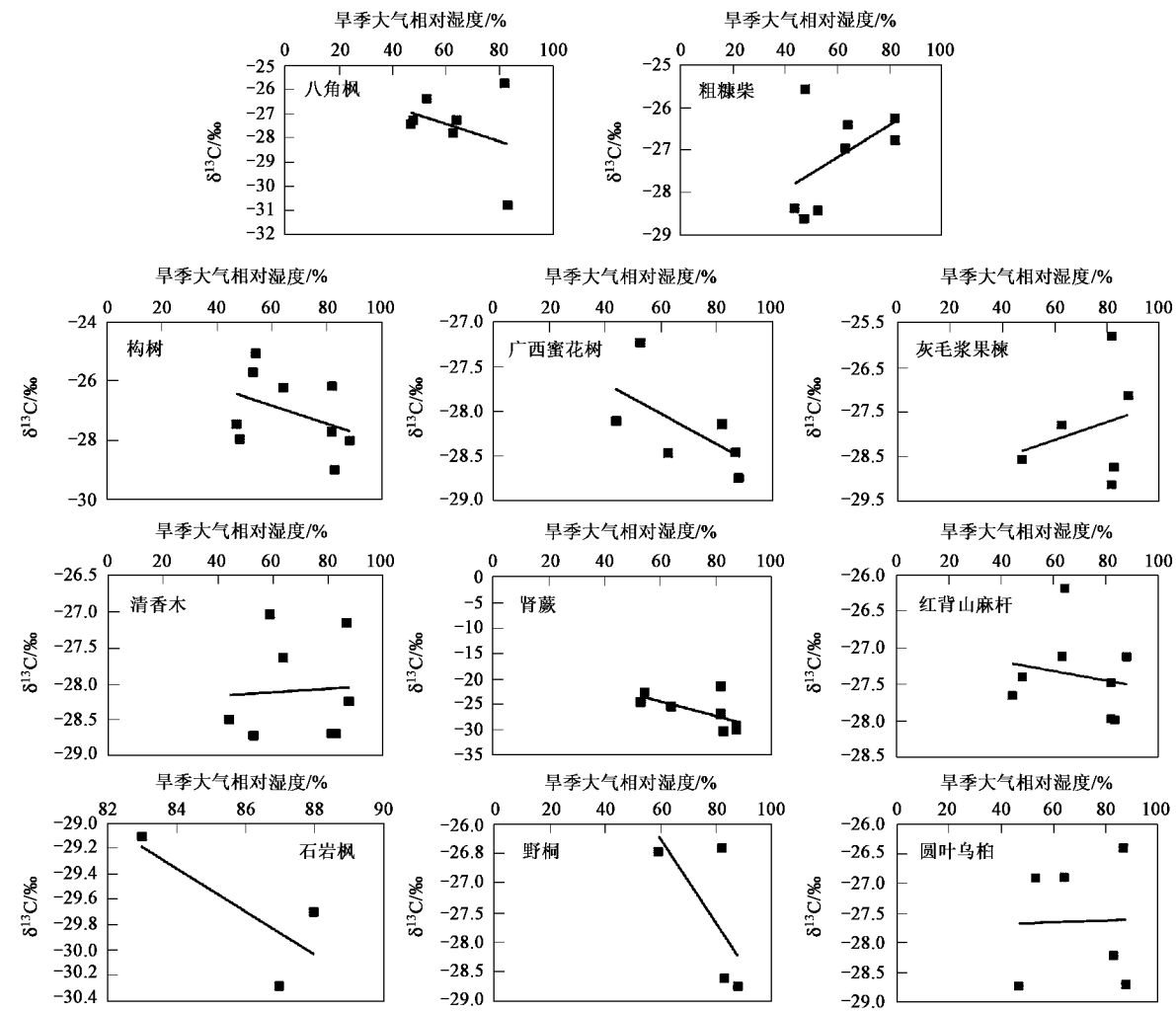


图 2 不同植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值和旱季大气相对湿度的关系

Fig.2 Relationship between the foliar $\delta^{13}\text{C}$ value and air relative humidity in dry season

叶乌柏;③ 随旱季大气相对湿度的增加而下降(更负)的模式,如八角枫、构树、广西密花树、肾蕨、野桐、石岩枫.其中,第3种模式是主要趋势.

2.4 沿石漠化等级植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与光照强度(10:00)的关系

从图3看出,不同植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随光照强度

(10:00)的变化趋势也有不同.11种植物中,对光照强度的响应具体可划分为2种模式:① 随光照强度的增加而增加(更正)的模式,如八角枫、构树、广西密花树、肾蕨、野桐、红背山麻杆;② 随光照强度的增加而变化不大的模式,如粗糠柴、灰毛浆果楸、清香木、石岩枫、圆叶乌柏;其中,第1种模式是主要趋势.

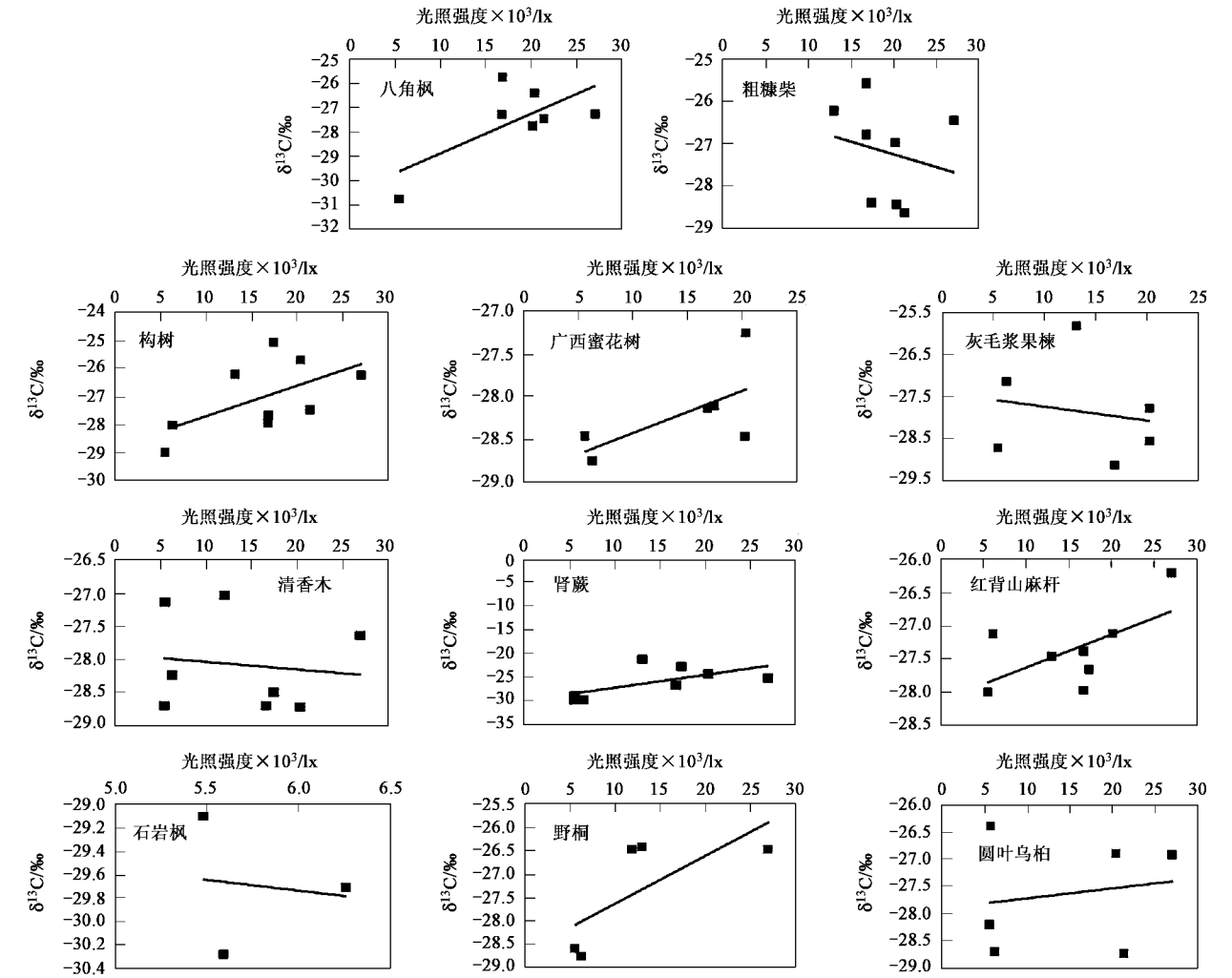


图3 不同植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值和光照强度(10:00)的关系

Fig.3 Relationship between the foliar $\delta^{13}\text{C}$ value and light intensity(10:00) in dry season

2.5 沿石漠等级植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与土壤厚度的关系

从图4看出,不同植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随土壤厚度的变化趋势也有不同.11种植物中,对土壤厚度的响应具体可划分为2种模式:① 随土壤厚度的增加而变化不大的模式,如八角枫、石岩枫、圆叶乌柏;② 随土壤厚度的增加而下降(更负)的模式,如粗糠柴、清香木、构树、广西密花树、灰毛浆果楸、肾蕨、野桐、红背山麻杆.其中,第2种模式是主要趋势.

2.6 影响植物碳稳定同位素的主导因子

通过相关性分析(表2),在石漠化梯度中影响叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化的主导因子有所不同,其中清香木、石岩枫、红背山麻杆 $\delta^{13}\text{C}$ 主要受到土层储水量控制,随储水量增加清香木、红背山麻杆 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈下降趋势,而石岩枫的变化趋势不同可能与该物种适应环境,调节自身生理功能的能力较差有关,也可能其具有其他特殊的适应水分亏缺的机制;而野外调查也表明,该种仅分布于潜在石漠化和少部分轻度石漠化样地.受土壤厚度(与土壤水分、土壤资源因子关系密切)控制的主要有肾蕨和野桐,一致呈现

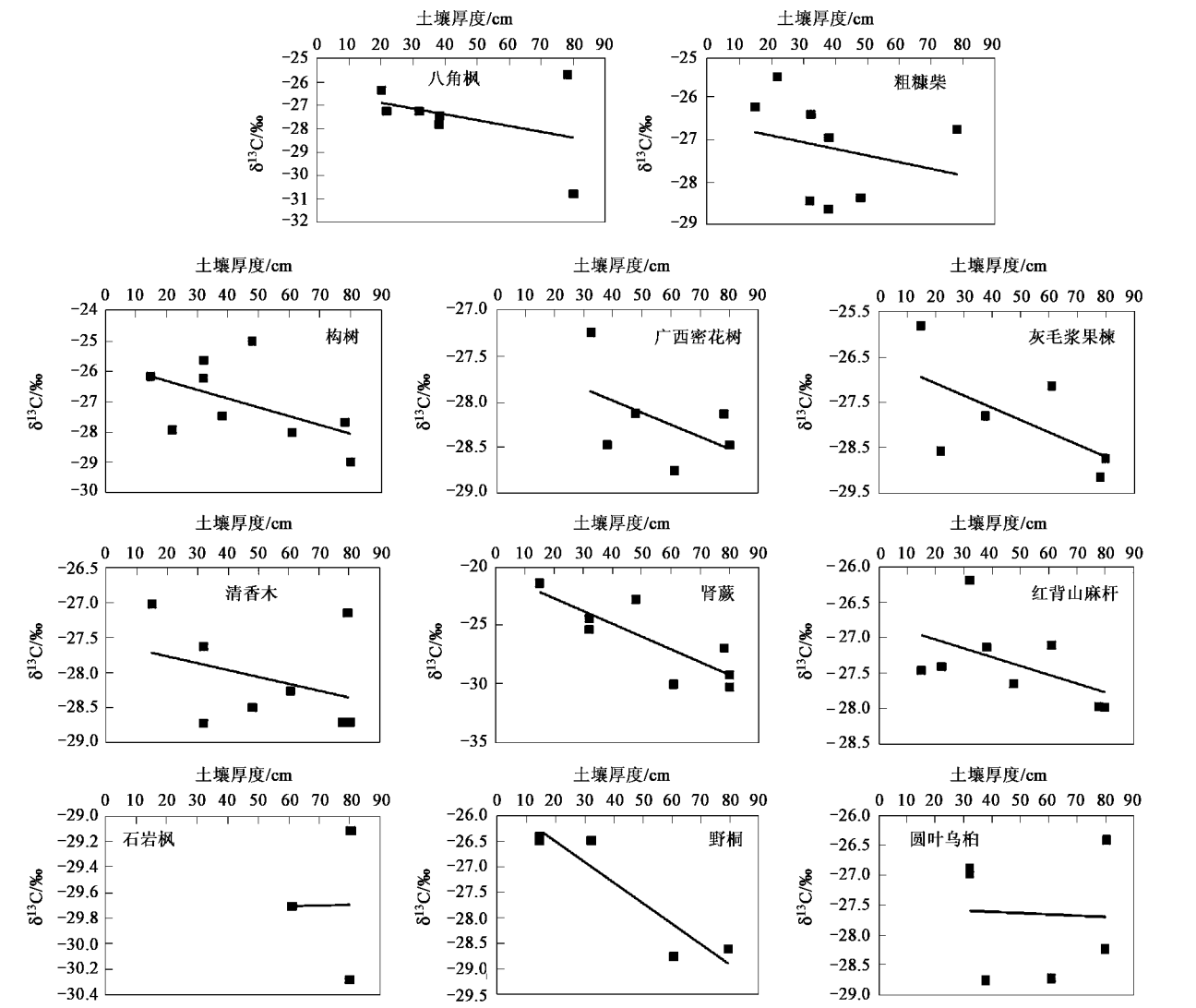


图 4 不同植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值和土壤厚度的关系

Fig.4 Relationship between the foliar $\delta^{13}\text{C}$ value and soil deep in dry season

表 2 物种碳稳定同位素组成与主控环境因子的回归关系¹⁾

物种名称	主控环境因子	<i>a</i>	<i>b</i>	相关系数	<i>p</i>
清香木(<i>Pistacia weinmannifolia</i>)	土壤储水量	-0.030	-25.683	0.841	0.009
石岩枫(<i>Mallotus repandus</i>)	土壤储水量	-0.039	-32.897	0.997	0.047
广西密花树(<i>Rapanea kwangsiensis</i>)	—	—	—	—	—
肾蕨(<i>Nephrolepis cordifolia</i>)	土壤厚度	-0.108	-20.569	0.829	0.003
	光照强度	-0.000 2	-30.026	0.648	0.043
圆叶乌柏(<i>Sapium rotundifolm</i>)	—	—	—	—	—
构树(<i>Broussonetia papyrifera</i>)	光照强度	0.000 1	-28.797	0.591	0.049
八角枫(<i>Alangium chinense</i>)	光照强度	0.000 2	-30.518	0.680	0.050
灰毛浆果楝(<i>Cipadessa cinerascens</i>)	—	—	—	—	—
红背山麻杆(<i>Alchornea treuioides</i>)	土壤储水量	-0.032	-24.702	0.707	0.033
野桐(<i>Mallotus japonicus</i> var. <i>floccosus</i>)	土壤厚度	-0.04	-25.739	0.934	0.020
粗糠柴 (<i>Mallotus hilippinensis</i>)	—	—	—	—	—

1) $y = ax + b$, y 为 $\delta^{13}\text{C}$ (‰), x 为主控环境因子

出随土厚的增加而下降;肾蕨、构树、八角枫主要受到光照条件(高光强可造成水分胁迫)的控制,随光强的增加而增加.而各影响水分条件的环境因子对广西密花树、圆叶乌桕、灰毛浆果楝的控制可能综合性更强,分辨不出相关性显著的主导因子.综合而言,可以认为高 $\delta^{13}\text{C}$ 值是植物对低水分、高光、低资源环境的适应.

3 讨论

3.1 植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值对各环境因子的响应

很多研究表明,植物 $\delta^{13}\text{C}$ 随水分的增加而降低,植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的变化不仅包含了降水因素的影响,也包含了影响水分条件的其它环境因子的影响,它们的影响可能会叠加在直接的水分影响之上^[8, 21~23].如果充分理解其它因素的影响,更有助于进一步解释植物 $\delta^{13}\text{C}$ 对环境的反映及环境因子对植物生理特别是植物水分利用效率的影响.

不同物种叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随水分状况(旱季土壤水和大气湿度)的变化趋势可以划分为 3 种模式:第 1 种是随水分增加,植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随之增大,说明这些植物种能充分利用水分资源,在水源充足时尽量吸收利用;第 2 种模式是植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值对水分状况反应不敏感,说明这些植物在不同的水分条件下都能保持大致不变的水分利用效率,这表明,在叶片生长期间,这些植物的同化速率与气孔导度之比没有大变化;第 3 种模式是植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随水分状况的好转而显著降低,这是所测物种的主要模式,这种情况与大多数研究者的观点一致^[10, 16, 21, 24~28],湿度状况被认为是影响植物 $\delta^{13}\text{C}$ 变化的最重要因素之一^[21, 24, 25, 29],因为水分胁迫可诱导叶子气孔关闭、气孔导度(g)降低,从而引起植物光合作用所固定碳的 $\delta^{13}\text{C}$ 值增大^[24, 25, 29],因此,土壤含水量、空气湿度及降雨量等湿度状况的变化都可记录在植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值中,低的土壤含水量、低的空气湿度以及降雨量的不足都会引起 $\delta^{13}\text{C}$ 值的增大.

相比水分因子直接对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响,光照强度的影响更为单一,主要表现为 2 种趋势,即植物 $\delta^{13}\text{C}$ 随光强的增加而增加和对光强的变化不敏感.光照条件的变化可影响植物叶子的气孔导度(g)、光合速率(A)及叶内 CO_2 分压 p_i .研究表明^[30]:不论是阴地植物还是阳地植物,随光照的增强,气孔导度(g)和光合速率(A)几乎是平行变化的,二者随光照的增强而增大,在一定范围内与光照强度是呈正相关,当光照达到一定强度(光饱和点)时,二者都不再

增加. p_i 在弱光下总是比较高的,随着光照强度的增大会逐渐降低,达到光饱和点时降到最低值,之后随光照强度的增大几乎保持不变.本研究中 $\delta^{13}\text{C}$ 值随光强增大是主要趋势,而对光强变化不敏感类型的植物可能光饱和点比较低,同化速率容易受到光饱和点的影响.

相对于降水量和光照强度而言,土壤厚度的影响则更为综合.一般来说,土壤厚度增加,植物可利用资源(水分及养分)增加,在高资源可利用性条件下的植物具有较小的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,即较低的 $\text{WUE}^{[3, 9]}$.由于碳酸盐岩特殊地质背景下成土速度缓慢、土层浅薄,土壤厚度的增加不仅可以提高土壤储存水分、养分能力,同时加强了土壤对其他环境因子的缓冲能力,缓和了植物生长的下垫面性质.本实验中的 11 种植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值对土壤厚度增加也表现出反映不灵敏和随土壤厚度增加而降低两种模式,显示植物根系类型可能分属浅根系和深根系.

3.2 主导因子的影响

由于影响植物叶片碳同位素分馏的因素众多,喀斯特石漠化地区属于退化生态系统,而退化生态系统的明显特征是小气候等各项环境指标变幅大,尽管本实验中的植物样本在大环境背景较一致的小流域范围内采集,但喀斯特地区独特的复杂地形地貌及石漠化等级差异带来环境因子复杂多变.表 1 结果表明,研究区域众多环境因子都发生一定的变化,吸收根主要分布区域的 0~30 cm 土深的储水量(旱季)、大气相对湿度(旱季)、土壤厚度、日均光照强度的变化差异显著($p < 0.05$),因此,可以认为植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间的差异主要由这 4 个环境因素影响.

Farquhar 等^[29]认为,光照和水分的可利用性是控制植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的主要环境因子.影响上述 2 个因子的其他环境因素则会对植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值产生间接影响.因而,各样地的自然条件如地形、方位、植被盖度等可能会通过影响光照和水分条件来影响植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值.物种的 $\delta^{13}\text{C}$ 值所表现出的对环境因子的适应是多样的.从图 1~4 中看出环境因子对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的控制在不同的物种中还是呈现出不一样的相关关系,即影响不同物种碳同位素分馏的主要控制因素是不同的环境因子(表 2).通过表 2 的统计,可以看出广西密花树、圆叶乌桕、灰毛浆果楝和各环境因子都不呈显著相关,显示其对环境因子变化的反应不灵敏,环境变化对它们的影响不大;其余物种除肾蕨有 2 个主导因子外,大多数物

种的主导因子都只有一个.研究表明,水分状况(土壤水/土层厚度)成为该区物种碳稳定同位素分馏最为主要的控制因子,占到所研究物种的 50% 以上;其次为光照强度,约占所研究物种的 1/3,而实际上光照强度也同样间接对植物水分利用产生影响,冠层中阳面叶比阴面叶具有高的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,是由于阳面叶蒸发加强导致水分消耗增多,气孔限制比阴面叶要快^[31];冠层上部叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值高于冠层下部,说明上层叶片可能受到比下层叶片要大的水分胁迫^[14,32].不同植物种具有不同的适应环境变化的策略.严昌荣等^[23]在北京东灵山的研究结果也表明,生境条件,特别是土壤水分含量和土层厚度对植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值的高低有较大的影响,生长在干旱生境中的植物具有较高的 $\delta^{13}\text{C}$ 值.

4 结论

(1)受植物种的生活型、水分生态类型、根系特征以及植物叶片解剖结构及生理生化机制的控制,面对不同的环境因子表现出不同的水分利用效率;即使对相同的环境因子,不同物种的适应策略也是多样的,但主要趋势都是随着资源可利用性的降低,表现出更正的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,即更高的水分利用效率.

(2)土壤储水量、大气相对湿度、光照强度和土壤厚度是影响喀斯特石漠化地区植物碳同位素分馏的主要环境因子,除广西密花树、灰毛浆果楸和粗糠柴外,其余大多数物种各自有不同的主导因子,其中受直接水分因子主控的物种最多.

(3)石漠化等级差异导致的环境因子的变化对物种稳定碳同位素分馏的影响显著,笔者推断,随着石漠化程度加剧,可利用资源降低,有相当一部分植物种能够不同程度地通过降低叶片气孔导度等途径来提高水分利用效率以适应环境变化;而另一部分植物种的水分利用效率非但不能随水分条件的下降而提高,反而呈降低趋势;还有一部分则对环境因子的变化不敏感,水分变化对它们的影响不大.显然,第 1 类植物种在环境恶劣程度增加的情况下通过调整适应策略而游刃有余地适应,相反,第 2 类植物则很可能难以适应环境变化而在一定区域内灭绝;第 3 类植物则无论环境如何变化都能应对,即该类植物具有较广泛的生态幅.在未来石漠化治理的物种选择上,第 1 类和第 3 类植物可以成为备选物种.

参考文献:

[1] Smith B N, Oliver J, McMillan C. Influence of carbon source,

oxygen concentration, light intensity and temperature on $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in plant tissues [J]. *Botanical Gazette*, 1976, **137**: 99-104.

[2] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1989, **40**: 503-537.

[3] Schuster W S F, Sandquist D R, Philips S L, *et al.* Comparisons of carbon isotope discrimination in populations of arid land plant species differing in lifespan [J]. *Oecologia*, 1992, **91**: 332-337.

[4] Ehleringer J R. Carbon and water relations in desert plants: an isotopic perspective [A]. In: Ehleringer J R, Hall A E, Farquhar G D, *et al.* Stable isotopes and plant carbon water relations [C]. San Diego: Academic Press, 1993. 155-172.

[5] Stewart G R, Turnbull M H, Schmidt S, *et al.* ^{13}C natural abundance in plant communities along a rainfall gradient: a biological integrator of water availability [J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1995, **22**: 51-55.

[6] Anderson J E, Kriedemann P E, Austin M P, *et al.* Eucalypts forming a canopy functional type in dry sclerophyll forests respond differentially to environment [J]. *Australian Journal of Botany*, 2000, **48**: 759-775.

[7] 王国安,韩家懋. C3 植物碳同位素在旱季和雨季中的变化 [J]. *海洋地质与第四纪地质*, 2001, **21**(4): 43-47.

[8] 苏波,韩兴国,李凌浩,等. 中国东北样带草原区植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值及水分利用效率对环境梯度的响应 [J]. *植物生态学报*, 2000, **24**(6): 648-655.

[9] Ehleringer J R. Gas-exchange implications of isotopic variation in arid-land plants [A]. In: Smith J A C, Griffiths H. Water deficits-plant responses from cell to community [C]. Oxford: Bios Scientific Publishers, 1993. 265-284.

[10] Korol R L, Kirschbaum M U F, Farquhar G D, *et al.* Effects of water status and soil fertility on the C-isotope signature in *Pinus radiata* [J]. *Tree Physiology*, 1999, **19**: 551-562.

[11] Madhavan D, Treichel I, O'Leary M H. Effects of relative humidity on carbon isotope fractionation in plants [J]. *Botanica Acta*, 1991, **104**: 292-294.

[12] Panek J A, Waring R H. Stable carbon isotopes as indicators of limitations to forest growth imposed by climate stress [J]. *Ecological Applications*, 1997, **7**: 854-863.

[13] Ehleringer J R, Cooper T A. Correlations between carbon isotope ratio and microhabitat in desert plants [J]. *Oecologia*, 1988, **76**: 562-566.

[14] Garten C T, Tynlor G E. Foliar delta C-13 within a temperature deciduous forest-spatial, temporal, and species sources of variation [J]. *Oecologia*, 1992, **90**: 1-7.

[15] Rodelli M R, Gearing N J, Gearing P J, *et al.* Stable isotope ratios as a tracer of mangrove carbon in Malaysian ecosystem [J]. *Oecologia*, 1984, **61**: 326-333.

[16] Li H T, Xia J, Xiang L, *et al.* Seasonal variation of $\delta^{13}\text{C}$ of four tree species: A Biological Integrator of Environment Variables [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2005, **47**(12): 1459-1469.

[17] 熊康宁,黎平,周忠发,等.喀斯特石漠化的遥感-GIS 典型研究——以贵州省为例 [M]. 北京:地质出版社, 2002.

[18] O’Leary M H. Carbon isotope in photosynthesis [J]. Bioscience, 1988, **38**(5): 497-502.

[19] 容丽,王世杰,杜雪莲. 喀斯特低热河谷石漠化区环境梯度的小气候效应——以贵州花江峡谷区小流域为例[J]. 生态学杂志, 2006, **25**(9): 1038-1043.

[20] 容丽,王世杰,杜雪莲. 花江峡谷区常见乔灌木植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值对喀斯特石漠化梯度的响应[J]. 林业科学, 2007, **43**(6): 38-44.

[21] Stuiver M, Braziunas T F. Tree cellulose $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ isotope ratios and climatic change [J]. Nature, 1987, **328**: 58-60.

[22] 李相博,陈践发. 植物碳同位素分馏作用与环境变化研究进展[J]. 地球科学进展, 1998, **13**(3): 285-290.

[23] 严昌荣,韩兴国,陈灵芝,等. 暖温带落叶阔叶林主要植物叶片中 $\delta^{13}\text{C}$ 值的种间差异及时空变化[J]. 植物学报, 1998, **40**(9): 853-859.

[24] Saurer M, Siegenthaler U, Schweingruber F. The climate-carbon isotope relationship in tree rings and the significance of site conditions [J]. Tellus, 1995, **46b**: 320-330.

[25] Francey R J, Farquhar G D. An explanation of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ variations in tree rings[J]. Nature, 1982, **295**: 28-31.

[26] Morecroft M D, Woodward F I. Experimental investigation on the environmental determination of ^{13}C at different altitudes [J]. Journal of Experimental Botany, 1990, **41**: 1303-1308.

[27] Damesin C S, Rambal S, Joffre R. Between tree variations in leaf $\delta^{13}\text{C}$ of *Quercus ilex* among Mediterranean habitats with different water availability[J]. Oecologia, 1997, **111**: 26-35.

[28] Damesin C S, Rambal S, Joffre R. Seasonal and annual changes in leaf $\delta^{13}\text{C}$ in two co-occurring Mediterranean oaks: relations to leaf growth and drought progression[J]. Functional Ecology, 1998, **12**: 778-785.

[29] Farquhar G D, O’Leary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves [J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1982, **9**: 121-137.

[30] Farquhar G D, Wong S C. An empirical model of stomatal conductance[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1984, **11**: 191-210.

[31] Waring R H, Silvester W B. Variation in foliar $\delta^{13}\text{C}$ values within tree crowns of *Pinus radiata*[J]. Tree Physiology, 1994, **14**: 1203-1213.

[32] Niinemets U, Sonninen E, Tobias M. Canopy gradients in leaf intercellular CO_2 mole fractions revisited: interactions between leaf irradiance and water stress need consideration[J]. Plant Cell and Environment, 2004, **27**: 569-583.