

氢同位素组成及光合特征对梵净山珙桐水源的解析

刘莹¹, 吴沿友^{1,*}, 沈志君², 刘海², 吴明开³,
邱阳⁴, 何汝恣⁴, 杨妮⁴, 杨宁⁴

(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 生命科学学院, 贵阳 550002; 3. 贵州省现代中药材研究所 贵州省农业生物技术重点实验室, 贵阳 550006;
4. 贵州梵净山国家级自然保护区管理局, 贵州 铜仁 555207)

摘要:珙桐(*Davidia involucrata*)系我国特有的单科单属植物,为第三纪孑遗种,被列为我国一级珍稀濒危植物。贵州省梵净山地区气候常年温凉湿润,在梵净山国家级自然保护区内,选取人工种植及天然分布的珙桐为研究对象,通过测定珙桐的光合参数,比较阴天和晴天珙桐光合日变化,分析生长地大气降水、土壤水分、地下水以及珙桐树枝水分氢同位素组成,研究了梵净山珙桐的水分利用状况和不同水源利用份额。结果表明,珙桐幼树为阳生植物,蒸腾速率较低,适宜在阴凉的环境生长,且温度不宜超过 30℃。人工林种植和天然生长的珙桐利用大气降水分别为 76%和 58%。低蒸腾速率导致根部对土壤水的拉力小,因此,利用土壤深层水分的份额小。阴凉、多雨、云雾缭绕的环境为梵净山的珙桐生存提供良好的水分条件。

关键词:珙桐;光合作用;氢同位素;梵净山

中图分类号:P592;X142 **文献标识码:**A **文章编号:**1672-9250(2014)06-0726-07

珙桐(*Davidia involucrate* Baill)是我国特有单型属植物,1869年法国传教士和植物学家 Abbe Armand David 在川西穆平(今宝兴县境内)首次发现珙桐^[1],将其列为珙桐科^[2],是我国八大国宝植物之一。

珙桐分布在我国云贵高原北缘,横断山脉,秦巴山地及长江中游的中山地带。珙桐多生长在地貌类型复杂,相对高差大(200 m 以上),深切切割,侵蚀强烈的峡谷,或地势起伏平缓,相对高差小的浑圆中山山地的阴坡^[3]。土壤含水量也对珙桐群落物种多样性有较大的影响^[4]。由于珙桐的自然分布区呈现一较连续的马蹄形和两个远离马蹄形的孤立种群,珙桐适应性较差,自然更新困难^[3]。目前,已被国家列为一类保护树种^[5]。此外众多的研究也表明,珙桐濒危除了珙桐自然更新困难(种子发芽率低)原因外^[6-8],另一重要的原因是生境破碎化,随着人为干扰加大,生境面积越来越小^[9-12]。

前人对珙桐的研究已经累积到相当数量,解剖学与生物学特征及珙桐在系统发育中的归属问题研究^[13,14];生态学特性与珙桐自然分布区生态条件的研究^[8];珙桐的种群生态学与群落生态学研究^[15,16];珙桐的繁殖与人工引种研究^[17]以及次生物质代谢研究等^[18],但缺乏对珙桐用水策略的研究。早在上世纪 80 年代,氢同位素就开始用于示踪植物的水源。研究表明从土壤吸收的水分进入茎木质部,其水中氢同位素比值不发生变化^[19-21],这为研究植物水分来源奠定了基础。White 等(1985)^[19]用白松(*Pinus strobus*)木质部水分区别出不同季节对各种水分的利用状况。本文拟采用珙桐枝条水分探讨其水分利用的策略,并结合珙桐光合特征参数,从机理上探讨珙桐对生长环境的要求,为更好地保护珙桐开辟新的思路和方向。

1 自然区域概况

梵净山坐落于贵州省铜仁市,介于 27°47'N~

收稿日期:2013-10-09;改回日期:2014-07-10

基金项目:贵州省科学技术基金资助项目(黔科合 J 字[2011]2351 号);梵净山国家级自然保护区管理局、贵州科学院、中国科学院昆明分院合作项目。

第一作者简介:刘莹(1984—),女,副研究员,从事环境地球化学研究。E-mail: liuying@vip.gyig.ac.cn.

* 通讯作者:吴沿友(1966—),男,博士,研究员,从事植物生理生态研究。E-mail: wuyanyou@vip.skleg.cn.

28°10'N, 108°36'E~108°48'E, 是珙桐主要分布地之一。梵净山多雨、多云雾、少日照, 年均气温为 5~17℃, 年均降水量为 1100~2600 mm, 年均相对湿度 80% 以上, 为贵州的两大降雨中心之一。在第三纪初期至第四纪末期, 由于气候变迁, 导致许多地区的植物灭绝, 但在中国的西南地区, 由于地形地貌复杂, 使该区域气候保持温暖湿润, 为植物的生长提供了良好的庇护所。时至今日, 该地区的植物种类十分丰富, 且存在着多种孑遗植物。近年来, 由于经济的发展及人类活动的扩大, 许多地区的植被遭到严重破坏, 但在梵净山地区, 由于当地政府采取的保护措施, 自然植被保存完整^[22,23]。

2 样品的采集与植物光合作用的测定

选取的两个采样点分别为珙桐的人工林和天然林, 其中天然林中的珙桐为成年树, 胸径达到 11.2 cm, 而人工林中的珙桐, 均为人工移植的 2 年的幼树, 采样地点的具体概况见表 1。

2.1 水分的采集

2012 年 4 月 9 日梵净山地区降水, 用容器收集整场降水, 取适当水量于取样瓶中, 待测量其氢氧同位素比值。2012 年 4 月 10 日在选取的 2 个采样点进行样品采集, 早上 8:00 点采取珙桐新生长的枝条, 去除韧皮部, 保留木质部, 装入取样瓶中, 用封口膜密封, 冷藏保存。同时采集采样点旁边的溪水, 密封并冷藏保存。在珙桐的旁边用土钻采取土壤样品, 每 10 cm 深度作为一个土壤样品, 即 0~10 cm、10~20 cm、20~30 cm、30~40 cm、40~50 cm、50~60 cm 分别收集放入取样瓶中, 用封口膜密封, 冷藏保存。

2.2 光合参数的测定

分别选取阴天(4 月 10 日)和晴天(5 月 19 日), 利用便携式光合测定仪 LI-6400(LI-COR, Lincoln, NE, USA) 测量珙桐的光合日变化。4 月 11 日测

量了人工林珙桐的光响应曲线, 采用经典的 Farquhar 模型进行拟合^[24]:

$$A = \frac{PAR \times Q + A_{max} - \sqrt{(Q \times PAR + A_{max})^2 - 4 \times Q \times A_{max} \times PAR \times k}}{2k - RD}$$

式中, A 为净光合速率, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; PAR 为光照强度, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; A_{max} 为最大净光合速率, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; Q 为表观量子效率, $\text{mol CO}_2/\text{mol Photons}$; k 为曲角; RD 为光下呼吸速率。

3 结果与讨论

3.1 光响应曲线

在晴朗无风无云的上午 8:00~12:00, 温度为 $23.08 \pm 0.09^\circ\text{C}$, 选取叶片舒展, 长势相近的珙桐幼苗进行测量。设定 CO_2 浓度为 $400 \mu\text{mol}/\text{mol}$, 光强由强至弱依次设置为 2000、1500、1200、1000、800、600、400、200、100、50、0 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 测定净光合速率(Pn, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)如图 1。由于光强在 0~200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 内 PAR 与 Pn 有较好的线性关系, 采用线性回归计算得到 LCP(光补偿点)。

由图 1 可知, 当光照强度小于 1000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 净光合速率随光照增强而迅速增大; 当光照强度大于 1000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 净光合速率趋于一个平缓增长状态, 甚至不增长。因此可以认为珙桐幼树的光饱和点为 1000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。将光响应参数用 Farquhar 模型模拟得到 Q 为 0.06 ($\text{mol CO}_2/\text{mol Photons}$)。Q 越高, 表明该植物对光的利用能力越强, 反之则弱。珙桐的 Q 偏低, 说明对光能利用率低, 因此珙桐生长缓慢^[25]。选取光响应曲线中光强在 0~200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 范围内 Pn 值, 与 PAR 线性回归得到 LCP 为 13 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 通常 LCP 在 0~10 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 为阴生植物, 在 10 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 以上为阳生植物^[26]。由此可见, 珙桐幼树属于阳生植物。

表 1 采样点概况

Table 1 The overview of the sample sites

样地	经纬度	海拔 (m)	树高 (m)	胸径 (cm)	郁闭度 (%)	土壤 类型	岩石裸露 率 (%)	优势植物
天然林	27°52'88"N, 108°43'37"E	1073	20	11.2	80	黄棕壤	35	珙桐(<i>Davidia involucrata</i>)、 枫香(<i>Liquidambar formosana</i>)、 茶树(<i>Camellia sinensis</i>)
人工林	27°49'797"N, 108°45'013"E	692	1.5	2	30	黄棕壤	0	珙桐(<i>Davidia involucrata</i>)

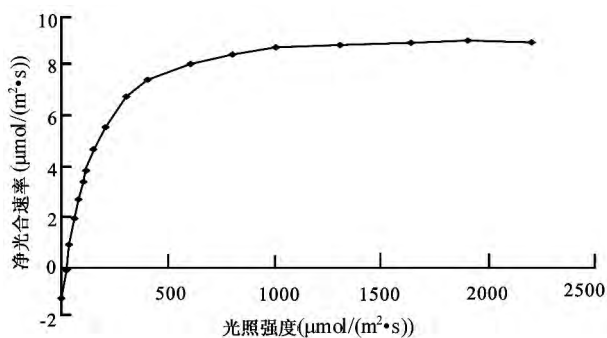


图1 珙桐幼树光响应曲线

Fig 1 Photoresponse curve of the sapling *Davidia involucre*

3.2 人工林珙桐在阴天和晴天的光合日变化

选择阴天(4月10日)和晴天(5月19日)分别测量人工林的珙桐光合作用的日变化。选择叶片舒展,长势相近的珙桐幼苗进行实验,测量其净光合速率(P_n , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),气孔导度(Cond , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),胞间 CO_2 浓度(C_i , mmol),蒸腾速率(T_r , mmol),光照强度(PAR , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),水分利用效率(WUE),环境温度(T , $^\circ\text{C}$),相对湿度(RH, %),其结果见表2。

3.2.1 阴天珙桐的光合速率和水分利用效率

由表2可知,阴天光照强度最大不超过 810.82

$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,珙桐的净光合速率(P_n)随着光照强度的增加逐渐增大,范围为 $0.39 \sim 9.53 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,均值为 $5.58 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,符合珙桐幼树喜阳的特征。

水分利用效率(WUE)是指净光合速率和蒸腾速率(T_r)的比值($\text{WUE} = P_n/T_r$),即消耗水分的量与所吸收 CO_2 量的比值。阴天珙桐的水分利用效率普遍偏高,范围为 $0.52 \sim 7.62$,均值为 4.59 。只有在光照较弱的早上 9:00 和下午 18:00 水分利用效率偏低。

3.2.2 晴天珙桐的光合速率和水分利用效率

由表2可知,晴天光照强度普遍大于 $1000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,但珙桐的净光合速率反而降低,且维持在 $3 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右,均值为 $3.53 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。水分利用效率也偏低,维持在 2 左右,均值为 2.41 。仅在清晨 7:00 时较高,并随光照增强而降低。

3.2.3 阴天与晴天对比分析

由图1可知,光强超过 $1000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,珙桐的光合速率增速降低,但并没有发生抑制现象。因此,作者比较环境温度(T)、净光合速率和光照强度三者间的关系发现,在阴天环境温度为 $20.27 \sim 26.82 \text{ } ^\circ\text{C}$,均值为 $23.57 \text{ } ^\circ\text{C}$,将 P_n 和 T 进行相关性

表2 阴天和晴天珙桐叶片光合速率的日变化

Table 2 Diurnal variations in photosynthetic rate of *Davidia involucre* in cloudy and sunny days

天气	时间	P_n ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)	Cond ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)	C_i (mmol)	T_r (mmol)	PAR ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)	WUE	T ($^\circ\text{C}$)	相对湿度 (%)
阴天	9:00	0.39 ± 0.19	0.13 ± 0.08	491 ± 1	0.87 ± 0.53	31 ± 4	0.52 ± 0.13	20.3 ± 1.0	72 ± 2
	10:00	1.83 ± 0.07	0.10 ± 0.02	437 ± 1	0.68 ± 0.11	86 ± 3	2.72 ± 0.35	20.7 ± 0.2	72 ± 0
	11:00	5.67 ± 0.22	0.12 ± 0.03	351 ± 15	1.04 ± 0.13	217 ± 6	5.49 ± 0.59	22.7 ± 0.3	68 ± 3
	12:00	9.53 ± 0.06	0.15 ± 0.01	280 ± 5	1.83 ± 0.10	811 ± 46	5.23 ± 0.24	25.2 ± 0.1	64 ± 0
	13:00	7.84 ± 0.07	0.14 ± 0.01	292 ± 4	1.81 ± 0.04	412 ± 13	4.34 ± 0.14	26.8 ± 0.1	65 ± 1
	14:00	7.69 ± 0.13	0.12 ± 0.02	280 ± 16	1.25 ± 0.14	351 ± 6	6.21 ± 0.64	25.2 ± 0.1	70 ± 1
	15:00	7.88 ± 0.73	0.13 ± 0.01	282 ± 7	1.35 ± 0.06	345 ± 20	5.84 ± 0.29	25.7 ± 0.1	70 ± 0
	16:00	7.49 ± 0.07	0.13 ± 0.00	290 ± 2	1.10 ± 0.00	288 ± 6	6.80 ± 0.09	24.0 ± 0.0	73 ± 0
	17:00	6.43 ± 0.30	0.12 ± 0.00	300 ± 4	0.84 ± 0.01	250 ± 4	7.62 ± 0.41	22.9 ± 0.1	76 ± 1
	18:00	1.05 ± 0.13	0.15 ± 0.01	388 ± 1	0.94 ± 0.03	56 ± 2	1.12 ± 0.11	22.3 ± 0.0	78 ± 1
晴天	7:00	1.50 ± 0.09	0.06 ± 0.02	386 ± 14	0.38 ± 0.11	166 ± 10	4.32 ± 1.06	20.9 ± 0.1	76 ± 1
	8:00	5.90 ± 1.44	0.15 ± 0.07	308 ± 13	2.90 ± 0.90	693 ± 47	2.08 ± 0.15	30.2 ± 0.8	56 ± 5
	9:00	6.35 ± 0.04	0.10 ± 0.00	269 ± 2	2.26 ± 0.09	1017 ± 23	2.84 ± 0.09	30.3 ± 0.3	51 ± 1
	10:00	3.49 ± 0.87	0.05 ± 0.01	253 ± 13	1.88 ± 0.32	1315 ± 59	1.83 ± 0.19	34.7 ± 0.2	35 ± 1
	11:00	3.59 ± 0.12	0.07 ± 0.00	286 ± 5	1.90 ± 0.08	1602 ± 43	1.89 ± 0.10	31.9 ± 0.3	44 ± 1
	12:00	3.65 ± 0.07	0.06 ± 0.01	271 ± 13	1.89 ± 0.15	1552 ± 34	1.94 ± 0.14	34.2 ± 0.6	44 ± 3
	13:00	4.18 ± 0.73	0.06 ± 0.00	251 ± 24	1.84 ± 0.07	1498 ± 38	2.26 ± 0.33	34.5 ± 0.6	45 ± 2
	14:00	4.00 ± 0.31	0.05 ± 0.00	251 ± 10	1.74 ± 0.05	1346 ± 75	2.31 ± 0.20	34.7 ± 0.4	46 ± 1
	15:00	5.16 ± 0.61	0.08 ± 0.01	277 ± 20	1.83 ± 0.37	1126 ± 81	2.96 ± 0.61	31.5 ± 0.8	56 ± 2
	16:00	3.31 ± 0.12	0.08 ± 0.02	316 ± 20	1.17 ± 0.15	284 ± 9	2.91 ± 0.52	28.2 ± 0.2	62 ± 2
17:00	0.80 ± 0.56	0.03 ± 0.01	358 ± 30	0.34 ± 0.11	161 ± 9	2.72 ± 1.83	26.4 ± 0.5	68 ± 2	
18:00	0.49 ± 0.22	0.04 ± 0.00	387 ± 8	0.55 ± 0.05	152 ± 1	0.87 ± 0.32	27.3 ± 0.1	65 ± 1	

分析,得到相关系数 $r=0.87(p<0.001, n=10)$ 。在晴天环境温度为 $20.88\sim 34.72\text{ }^{\circ}\text{C}$,均值为 $27.29\text{ }^{\circ}\text{C}$,同样将 P_n 和 T 进行相关性分析并无得到显著相关,说明温度会影响珙桐的光合速率。一般来说 C3 植物的最佳生存温度在 $20\sim 25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。本次实验光响应曲线测定时环境温度为 $23.08\pm 0.09\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,当光强大于 $1000\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时,并未出现光合速率降低的现象。实验中的阴天环境,环境温度最高为 $26.82\text{ }^{\circ}\text{C}$,其余温度均在 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 以下,生长的温度适宜,因此 P_n 随着光照增强而增大。而在晴天环境下,环境温度基本维持在 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ 左右, P_n 与 T 无相关性,均值为 $4.50\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。对照图 1,当光照为 $1000\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,温度 $23.08\pm 0.09\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时, P_n 值超过 $8.0\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。由此可见温度较高时,珙桐幼树光合作用受到了抑制,不利于珙桐的生长。

梵净山年均气温为 $5\sim 17\text{ }^{\circ}\text{C}$,由于山体较高年平均气温的垂直递减率为 $0.50\sim 0.56\text{ }^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$,因此梵净山垂向上气候差异较大。珙桐分布上限为海拔 1800 m ,下限为 1000 m ,分布较为集中区的海拔为 $1300\sim 1400\text{ m}$ 。这一地带夏季(6~8月)平均温度在 $21.0\text{ }^{\circ}\text{C}$,比山底温度低 $5\text{ }^{\circ}\text{C}$,年均气温为 $12\text{ }^{\circ}\text{C}$,较山底温度低 $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ ^[27],适宜珙桐生长。海拔过高(超过 2000 m),夏季温度低于 $16.0\text{ }^{\circ}\text{C}$,年均温度为 $6\text{ }^{\circ}\text{C}$ ^[27],无珙桐分布,说明温度过低也不利于珙桐的生长。实验表明温度不宜超过 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$,此外还有研究表明,珙桐不能忍受 $38\text{ }^{\circ}\text{C}$ 以上的气温^[28]。综上所述,梵净山珙桐分布特点也验证了珙桐对温度有一定的要求。此外还对阴天和晴天的 P_n 和环境的 RH 进行相关性分析,并无显著的相关性。

较晴天,珙桐在阴天有较高的光合速率和水分利用效率。阴天,气孔导度为 $0.10\sim 0.15$,均值为 0.13 ,蒸腾速率为 $0.68\sim 1.83$,均值为 1.17 ,水分利用效率均值为 4.59 。晴天光照强,气孔导度为 $0.03\sim 0.15$,均值为 0.07 ,蒸腾速率为 $0.38\sim 2.90$,均值为 1.55 ,水分利用效率均值为 2.41 。即在利用等量水分时阴天有更高的效率。气孔导度的大小是植物能否顺利进行蒸腾作用的关键。随着光强的升高,蒸腾速率加快,植物的自身水分散失过快,植物通过自身调节,关闭气孔,植物水分运输受到阻碍,蒸腾速率会降低,从而降低净光合速率^[25]。从而阴天有更高的水分利用效率。此外珙桐荧光实验表明,光照强度大,珙桐的光抑制明显,这表明珙桐在强光的

照射下,光能转换效率不高,会出现光抑制现象^[25]。

3.3 水的氢同位素组成以及珙桐的水分利用策略

采集的样品在真空线上进行冷冻抽提,将珙桐枝条和土壤的水分完全转入玻璃管中,密封低温保存。待样品处理后,用 MAT253 测定水中稳定氢、氧同位素比值,结果见表 3。

表 3 各种水分氢氧同位素比值

Table 3 Hydrogen and oxygen isotopic ratios of various waters

指标	幼树林		成年树	
	$\delta\text{D}(\text{‰})$	$\delta^{18}\text{O}(\text{‰})$	$\delta\text{D}(\text{‰})$	$\delta^{18}\text{O}(\text{‰})$
新枝条	-11.0	-2.6	-21.4	-2.6
降水	+0.5	-2.8	+0.5	-2.8
溪水	-48.0	-8.1	-52.0	-9.0
土壤 0~10 cm	-2.4	-1.6		
土壤 10~20 cm	-4.8	-1.7	-13.2	-3.4
土壤 20~30 cm	-4.5	-2.2	-28.2	-5.2
土壤 30~40 cm	-5.8	-2.3	-34.4	-6.3
土壤 40~50 cm	-18.2	-3.7	-30.5	-5.7
土壤 50~60 cm	-16.4	-3.3	-38.3	-6.4

由于两个采样点旁边均有小溪流经,均属于山涧的地下水,为了更加准确的示踪珙桐水分的来源,测量两个采样地溪水的氢同位素比值,分别为 -48‰ 、 -52‰ 。根据表 3 可知,降水的氢同位素值偏正,而地下水的氢同位素值偏负,两个样地土壤水氢氧同位素比值随着土壤深度而逐渐偏负,表明土壤表层含降水较多,而随着深度的增加,地下水的比重增大。比较两个样地土壤水氢同位素比值,人工林土壤水氢同位素比值较天然林的偏正,表明人工林土壤水更多混合降水,这有可能是由于人工林珙桐植株较小,郁闭度较低,对雨水的截留较少,并且地势平坦,易于集结雨水下渗混合,因此造成人工林土壤水氢同位素值偏正。而天然林珙桐植株较大,郁闭度较大,对雨水的截留较多,地势坡度较大,有利于降水的排泄,导致雨水下渗较少,因而土壤水分更多的来源于山涧的地下水,因而较之偏负。

植物由根部吸收水分,植物根系吸收水分在通过茎木质部运输到未栓化的幼嫩枝条或者叶片之前,水中的氢同位素一般不发生同位素分馏^[21],由此通过珙桐枝条水分的氢同位素可以追踪到植物水分的来源。由表 3 可知,降水与溪水的同位素比值差异较大,分别作为珙桐水分的两个来源,较易于分辨珙桐利用水源的比例。利用二端元模型 $\delta_T = (1-f_B)\delta_A + f_B\delta_B$,式中 δ_A 、 δ_B 为同位素的两个端元的同位素比值, f 为使用某一源的比例^[29]。

两个采样地点土壤水的氢同位素比值可知,土壤水分是由降水和地下水(溪水)混合,因而珙桐所吸收的水分主要来源于降水和地下水,前人的研究也是类似的结论^[20,30]。由表3得知人工林的降水和地下水 δD 值分别为+0.5‰和-48.0‰,而珙桐枝条 δD 值为-11.0‰,由二端元模型计算得到降水对珙桐水源的贡献为76%。天然林的降水和地下水 δD 值分别为+0.5‰和-52.0‰,而珙桐枝条 δD 值为-21.4‰,由二端元模型计算得到降水对珙桐水源的贡献为58%。因此无论是人工林还是天然林,珙桐吸收的水分大部分来自降水。

珙桐枝条水分的氢同位素比值接近土壤表层水分氢同位素比值,珙桐主要吸收了土壤表层水。珙桐属于浅根性树种,无明显的主根,侧根发达,毛细根特别多,形成了庞大的侧根系^[31],成年的珙桐根系主要分布在30~70 cm的土层中,根幅10~15 cm左右^[15]。由表2可知,珙桐在阴天的蒸腾速率为 $1.17 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,较晴天的 $0.55 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 高,但是与其他植物相比^[32-34],珙桐的蒸腾速率较低,因此根部的蒸腾拉力较小,加之珙桐侧根系发达,因而表层土壤水分更易被提升供植物使用。珙桐主要生长在湿润云雾环境,一方面相对湿度大,减少了土壤表层水分的蒸发;另一方面,湿度较大,降低了植物的蒸腾作用,使得蒸腾拉力减小,从而使

得表层土壤水成为珙桐的重要水源。这一结论揭示了珙桐适宜于分布在相对湿度多在80%以上,年降雨量不小于1400 mm的地区^[1]。因而梵净山多雨、多云雾的气候特点成为珙桐生存和繁衍的理想场所。

4 结 论

1) 珙桐幼树属于阳生植物,但是珙桐幼树在强光和高温下,光合作用受到抑制。实验表明,当温度低于 30°C ,光强小于 $1000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的环境下,适宜珙桐幼树生长。此外珙桐表观量子效率较低,说明珙桐幼树对光能的利用率较低,生长缓慢。

2) 分析珙桐幼树阴天和晴天光合速率、水分利用效率、气孔导度、表观量子效率等光合参数发现在阴天条件下,珙桐幼树的光合速率高和水分利用率高,说明珙桐更适宜生长在荫凉的环境,而梵净山少日照的特点也为珙桐的生长提供有利的环境。

3) 根据珙桐枝条、降水、地下水分的氢同位素比值可知,无论人工林和天然林,降水是珙桐生长的主要水源,贡献分别为76%和58%。珙桐的蒸腾速率较低,因此根部的蒸腾拉力小,加之珙桐属于浅根系植物,易于吸收表层土壤水,梵净山多雨、多云雾的气候特点降低了表层土壤水的蒸发,成为珙桐生存的理想场所。

参 考 文 献

- [1] 司继跃,雷妮娅,司培燕,等. 珙桐(*Davidia involucrate* Baill)研究综述[J]. 农业科学, 2009, 9(13): 3713-3725.
- [2] 冯春莲,张家来. 我国特有珍稀书中珙桐的保护对策[J]. 林业科技开发, 2007, 21(3): 8-11.
- [3] 贺金生,林洁,陈伟烈. 我国珍稀特有植物珙桐的现状及其保护[J]. 生物多样性, 1995, 3(4): 213-221.
- [4] 肖开煌,苏智先,张素兰,等. 不同海拔珙桐群落乔木物种多样性与土壤因子关系研究[J]. 云南大学学报, 2007, 29(4): 408-413.
- [5] 宋丛文,包满珠. 珙桐种质资源保存样本策略的研究[J]. 植物生态学报, 2005, 29(3): 422-428.
- [6] 齐刚,苏智先,李劲涛,等. 休眠期珙桐种子cDNA文库构建及EST分析[J]. 林业科学, 2009, 45(10): 69-73.
- [7] 杨伟,叶其刚,李作洲,等. 中华水韭残存居群的数量性状分化和地方适应性及其对保育遗传复壮策略的提示[J]. 植物生态学报, 2008, 32(1): 143-151.
- [8] 吴建国,吕佳佳. 气候变化对珙桐分布的潜在影响[J]. 环境科学研究, 2009, 22(12): 1371-1381.
- [9] 陈艳,苏智先. 中国珍稀濒危子遗植物珙桐种群的保护[J]. 生态学报, 2011, 31(19): 5466-5474.
- [10] 戴应金,吴代坤. 珙桐迁地保护现状及技术策略探讨[J]. 湖北林业科技, 2009, 160: 46-48.
- [11] 张家勋,李俊清,周宝顺. 珙桐的天然分布和人工引种分析[J]. 北京林业大学学报, 1995, 17(1): 25-30.
- [12] 范川,李贤伟. 珙桐的研究现状及展望[J]. 林业科技, 2004, 29(6): 55-58.
- [13] Li Y X. Cloning, sequence analysis, and prokaryotic expression of cDNA encoding a putative non-specific lipid-transfer protein from the bracts of dovetree (*Davidia involucreta*) [J]. Journal of Plant Biology, 2003, 46(3): 167-172.
- [14] Li Y X, Chen L, Juan L, et al. Suppression subtractive hybridization cloning of cDNA of differentially expressed genes in dovetree (*Davidia involucreta*) bracts [J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2002, 20(3): 231-238.

- [15] 陈迎辉, 彭春良, 李迪友, 等. 珙桐的生物生态特征和人工引种促花研究[J]. 中南林业科技大学学报, 2010, 30(8): 64-67.
- [16] 王宁宁, 沈应柏. 珙桐生理生态学研究进展[J]. 现代农业科技, 2010, 7: 218-220.
- [17] 郭林文, 李福来, 汪宁军. 珙桐引种育苗技术初探[J]. 陕西林业科技, 2009, (3): 72-74.
- [18] Ouyang M A, Zhou J N, Wang S B. New caffeoyl derivatives from the leaves of *Davidia involucrate*[J]. *Natural Product Research*, 2008, 22(6): 471-476.
- [19] White J W C, Cook E R, Lawrence J R, *et al.* The D/H ratios of sap in trees: Implications for water sources and tree-ring D/H ratios[J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1985, 49(1): 237-246.
- [20] Dawson T E, Ehleringer J R. Streamside trees that do not use stream water[J]. *Nature*, 1991, 350: 335-337.
- [21] Ehleringer J R, Dawson T E. Water uptake by plants—perspectives from stable isotope composition[J]. *Plant Cell and Environment*, 1992, 15(9): 1073-1082.
- [22] 吉占和. 梵净山兰科植物的分类和区系特点[J]. 植物研究, 1993, 13(4): 313-329.
- [23] 杨海龙, 李迪强, 朵海瑞, 等. 梵净山国家级自然保护区植被分布与黔金丝猴生境选择[J]. 林业科学研究, 2010, 23(3): 393-398.
- [24] Farquhar G D, Berry J A, Caemmerer S. Models of photosynthesis[J]. *Plant Physiology*, 2001, 125: 42-45.
- [25] 姚毅. 珙桐幼苗光合特性的研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2012.
- [26] 曹军胜, 刘广全. 刺槐光合特性的研究[J]. 西北农业学报, 2005, 14(3): 118-122, 136.
- [27] 钟有萍, 舒国勇, 晏理华. 梵净山对局地气候的影响分析[J]. 贵州气象, 2011, 6(35): 25-28.
- [28] 占玉燕, 刘艳红, 熊文娟. 珙桐濒危原因研究现状及展望[J]. 湖北林业科技, 2010, 1: 41-56.
- [29] Phillips D L, Gregg J W. Source partitioning using stable isotopes: Coping with too many sources[J]. *Oecologia*, 2003, 136: 261-269.
- [30] Durand J L, Bariac T G, Richard P B P, *et al.* Ranking of the depth of water extraction by individual grass plants, using natural ^{18}O isotope abundance[J]. *Environment and Experimental Botany*, 2007, 60: 137-144.
- [31] 张清华, 宋朝枢. 珙桐天然分布的调查研究[M]. 北京: 中国林业出版社, 1992.
- [32] 谢田玲, 沈禹颖, 邵新庆, 等. 黄土高原4种豆科牧草的净光合速率和蒸腾速率日动态及水分利用效率[J]. 生态学报, 2004, 8(24): 1679-1686.
- [33] 鲍玉海, 杨吉华, 李红云, 等. 不同灌木树种蒸腾速率时空变异特征及其影响因子的研究[J]. 水土保持学报, 2005, 3(19): 184-187.
- [34] 佟长福, 郭克贞, 史海滨, 等. 环境因素对紫花苜蓿叶水势与蒸腾速率影响的初步研究[J]. 农业工程学报, 2005, 12(21): 152-155.

Interpretation of the Water Recourse of *Davidia involucrate* in the Fanjing Mountain via the Characteristics of Hydrogen Isotopic Composition and Photosynthesis

LIU Ying¹, WU Yan-you^{1,*}, SHEN Zhi-jun², LIU Hai², WU Ming-kai³,
QIU Yang⁴, HE Ru-tai⁴, YANG Ni⁴, YANG Ning⁴

(1. State Key Laboratory of Environment Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550002, China; 2. School of Life Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550002, China; 3. Modern Chinese Medical Materials Development of Guizhou Province, Key Lab of Agricultural Biotechnology of Guizhou Province, Guizhou Academy of Agricultural Sciences, Guiyang 550006, China; 4. Fanjing Mountain National Nature Reserve Administration, Tongren 555207, China)

Abstract: *Davidia involucrate*, which is the only one relict species from the Tertiary in the genus *Davidia*, is classified as a national level to protect plants in China. The climate of the Fanjing Mountain in Guizhou Province is perennially cool and humid.

Man-made forest of *Davidia involucrata* was the research object. The photosynthetic traits of *Davidia involucrata* were measured in sunny days and cloudy days, respectively, by comparing the results and analyzing the water hydrogen isotopic compositions of atmospheric precipitation, soil water, groundwater and its branches in the growth area. The results showed that the *Davidia involucrata* seedling was a kind of heliophyte plant with a lower transpiration rate. And it is suitable for growing in a cool environment where the temperature should not exceed 30°C. The proportion of atmospheric precipitation of *Davidia involucrata* in both man-made forest and natural forest were 76% and 58%, respectively. The lower proportion of deep soil water was because of the lower tension in the root caused by the lower transpiration rate. The cool, rainy, and misty environment in the Fanjing Mountain would provide a favorable condition for the growth of *Davidia involucrata*.

Key words: *Davidia*; photosynthesis; hydrogen isotope; Fanjing Mountain