

西双版纳绞杀植物斜叶榕的水分利用策略^{*}

王平元^{1,*} 刘文杰¹ 李金涛^{1,2}

(¹ 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐仑 666303; ² 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要 以斜叶榕为研究对象, 通过测定其不同生长阶段木质部与各潜在水源的稳定氢、氧同位素组成, 以及土壤水分含量、土壤水势、叶片水势等参数, 揭示西双版纳地区不同生长阶段的绞杀榕(斜叶榕)在不同季节的水分利用策略。结果表明: 浅层土壤(10~50 cm)的水势在干热季与雾凉季变化较大, 较深土壤(51~120 cm)的水势在各季节无明显变化; 雾凉季与干热季的土壤含水量之间无显著差异($P=0.64$); 植物黎明前叶片水势与中午叶片水势随不同生长阶段而异; 根据木质部水与各潜在水源的稳定氧同位素以及植物水势等其他参数判定, 浅层土壤水是斜叶榕全年最主要的水分来源, 不同生长阶段的斜叶榕在不同季节采取了不同的水分利用策略来应对环境的变化。

关键词 稳定同位素 水分利用策略 土壤水势 叶片水势 斜叶榕 西双版纳

文章编号 1001-9332(2010)04-0836-07 中图分类号 Q948 文献标识码 A

Water use strategy of *Ficus tinctoria* in tropical rainforest region of Xishuangbanna, Southwestern China. WANG Ping-yuan¹, LIU Wen-jie¹, LI Jin-tao^{1,2} (¹Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Menglun 666303, Yunnan, China; ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). -Chin. J. Appl. Ecol. 2010 21(4): 836–842.

Abstract: Based on the measurement of the stable isotope ratios of hydrogen and oxygen in soil, fog, rain, and plant non-photosynthetic tissues, as well as the gravimetric soil water content, soil water potential, and leaf water potential, this paper studied the water use strategy of *F. tinctoria* at its different life stages in Xishuangbanna of Southwestern China. The water potential in shallow soil layer (10–50 cm) had a greater change between hot-dry season and foggy season, whereas that in deeper soil layer (51–120 cm) had less change during the seasons. No significant difference was observed in the soil water content between foggy season and hot-dry season. The leaf water potential at predawn and midday varied with life stage. From the measurement of the stable isotope ratios and other parameters, it was found that shallow soil water was the main water source for *F. tinctoria*, and *F. tinctoria* had different water use strategy at its different life stages.

Key words: stable isotope; water use strategy; soil water potential; leaf water potential; *Ficus tinctoria*; Xishuangbanna.

稳定同位素技术作为生态学研究的一种重要手段, 近年来在生态学的诸多领域得到了广泛的应用。由于同位素分馏过程的存在, 自然界中的不同水源具有不同的同位素组成^[1]。而在植物体内, 除了一些排盐植物外^[2], 在植物根系对土壤水分的吸收过程中, 稳定氢氧同位素一般不发生分馏; 水分在被植物根系吸收后沿木质部向上运输是通过液流方式进

行的, 不存在汽化现象, 一般在植物体内不存在稳定氢氧同位素分馏现象^[3-5]。因此, 植物木质部水分的同位素组成能反映出植物利用不同水源的稳定同位素信息。如果不同来源的同位素组成差异显著, 就可以通过对比植物木质部水分与各种水源的同位素组成确定植物究竟利用哪些来源的水分^[6]。日趋成熟的稳定同位素示踪技术为植物在不同季节从不同深度土壤获取水分的研究提供了捷径, 国内外有许多学者利用稳定同位素技术对不同生态系统的植物水分利用策略进行了研究, 如 Valentini 等^[7]对不同生

* 中国科学院“西部之光”人才计划项目和国家自然科学基金项目(30770368)资助。

** 通讯作者。E-mail: pingyuan0920@163.com

2009-06-05 收稿 2010-02-04 接受。

活型的植物研究发现,常绿地中海树种趋于利用雨水(浅层土壤中的水),而落叶树种则几乎毫无例外地依赖于地下水;Field 等^[8]对半附生植物 *Didymopanax pittieri* 进行研究发现,该植物在其不同生长阶段采取了不同的水分获取策略,即:完全附生阶段从雾水和附生苔藓层中获取水分,乔木阶段从土壤中获取水分,而半附生阶段则同时采取以上两种方式。

榕树是桑科 (Moraceae) 榕属 (*Ficus*) 植物的总称,主要分布在热带地区,尤以热带雨林最为集中^[9],在维持热带雨林的生物多样性甚至整个生态系统的平衡中都起着十分重要的作用,是国内外公认的热带雨林中的一类关键类群^[10-12]。榕树物种的减少或灭绝将直接影响或改变整个热带雨林的物种多样性,没有榕树就形成不了热带雨林生态系统^[9]。榕树的一些种类是热带雨林中的绞杀植物,如高山榕 (*F. altissima*)、垂叶榕 (*F. benjamina*)、丛毛垂叶榕 (*F. benjamina* var. *nuda*)、钝叶榕 (*F. curtipes*) 和斜叶榕 (*F. tinctoria*) 等。它们的种子通过鸟类的传播在热带雨林中的多种树木上发芽、生长,成为绞杀植物,有的种类还绞杀同种其他树木或另一种榕树。绞杀现象是热带雨林的一个重要特征,也是热带雨林中物种间复杂关系的体现,具有重要的生态学意义^[13]。

被绞杀掉的树木死后,绞杀榕由于缺少支柱,很容易倒掉死亡,在它生长的地方就形成了一个林窗,有利于种子的萌发,使群落树种组成得以更新。同时,异质性环境也有利于森林中物种多样性的维持。另外,被榕树绞杀的多为多病的老树,所以,绞杀榕的存在有利于森林中树种的更新和森林生态系统的健康发展^[14]。榕树中的对叶榕、斜叶榕等是热带雨林中的先锋树种,多出现在受到一定破坏的林段、林窗与路旁。它们的种子主要靠动物传播,能够传很远的距离,且萌发力强,在光照充足的环境中生长迅速,很快就能长满林窗或被破坏的林段,在热带雨林的恢复中起到重要作用^[9]。

绞杀榕的绞杀过程可分为 3 个明显的阶段:附生阶段、半附生阶段、乔木阶段。其中,我们根据缠绕在宿主树上与扎入土壤中树根的相对多少,将半附生阶段分为前期与后期。西双版纳地区具有特殊的气候条件,一年可以分为雨季、雾凉季与干热季,其中雾凉季降雨较少,而林下有大量滴落雾水补充土壤水,因此雾凉季的雾水有可能是绞杀榕的重要水分来源。本研究将以斜叶榕为研究对象,通过测定其木质部与各种潜在水源的氢氧同位素组成,以及不

同生长阶段的叶片碳同位素组成,揭示西双版纳地区不同生长阶段的绞杀榕在不同季节的水分利用策略和生存机理,从而对热带雨林的保护提供参考。

1 研究地区与研究方法

1.1 自然概况

西双版纳 (21°09'—22°33' N, 99°58'—101°50' E), 受西南季风的影响,一年中有明显的雾凉季(11月—次年2月)、干热季(3—4月)和雨季(5—10月)之分,干热季与雾凉季又合称为干季。该地区年平均降雨量约 1400 mm,从图 1 可以看出,在雾凉季与干热季降水稀少,不足全年的 13%,月均气温都在 16℃ 以上,温度较高,白天植物蒸散强烈,植物需水量增大,易受水分胁迫;雨季降雨占全年降雨量的 87% 以上。但干季几乎每日早晚都有浓雾出现(出现率 > 90%),且其总持续时间占干季时间的 40% 以上^[15]。

本文以西双版纳勐仑地区中国科学院西双版纳热带植物园内不同生长阶段的斜叶榕为研究对象,定期测定不同深度土壤水势、叶片黎明水势与中午水势、土壤含水量,并定期收集雨水、林下滴落雾水、不同深度土壤水、木质部水分(用于测定其稳定性同位素比率 δD 、 $\delta^{18}O$) 以及不同生长阶段斜叶榕的叶片(用于测定其稳定性同位素比率 $\delta^{13}C$)。

1.2 研究方法

1.2.1 土壤水势的测定 将土壤水势张力计 (UIT, Germany) 探头分不同层次 (30、50、70 cm) 插入林下土壤中,测量土壤水势,3 次重复,并在 2007 年 8 月、2007 年 12 月与 2008 年 2 月、2008 年 4 月分别测定雨季、雾凉季与干热季的土壤水势。土壤含水量

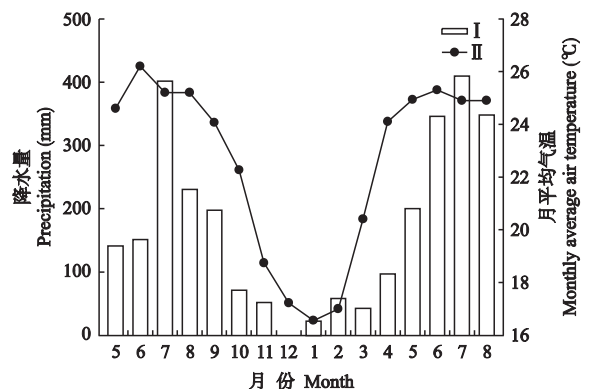


图 1 西双版纳地区月均降水量 (I) 与月均气温 (II)

Fig. 1 Monthly precipitation (I) and monthly average air temperature (II) in Xishuangbanna (2007-05—2008-08).

的测定、土壤水分与木质部水分以及叶片的取样时间均同土壤水势的测定时间。

1.2.2 叶片水势的测定 在黎明前(5:00—6:00)和中午(12:00—14:00)用枝剪剪取不同生长阶段样树的叶片,用 Pump-Up 无气瓶植物压力室测定叶片水势^[16]。测定 3 片叶子,取平均值。于 2007 年 10 月与 2008 年 3 月分别测定雨季与干季的叶片水势。

1.2.3 土壤质量含水量的测定 用钻孔法钻取不同深度土壤样品(5、15、20、30、40、50、60、80、100、120 cm),实验室 105 °C 烘干,求取土壤的质量含水量。

1.2.4 大气降水的收集 定期采集雾水样品,采集时间是干季 9:00—10:00 雾滴消失时,10 d 左右收集一次当日雾水水样并收集每次降雨水样。降雨水样采用中国科学院西双版纳热带雨林生态系统研究站采集的降水样品。

1.2.5 土壤水的取样 用钻孔法钻取不同深度的土壤(5、15、20、30、40、50、60、80、100、120 cm),同时取附生阶段与半附生阶段样树树干腐殖土。实验室内采用低温真空蒸馏法^[17-18]提取土壤水。在数据处理时,我们认定表层土至 50 cm 处为浅层土壤,50 cm 以下为深层土壤。

1.2.6 植物木质部水分的取样 8:00—9:00(干季为雾较浓重时),用枝剪剪取不同生长阶段样树的小枝样品(3~5 个),实验室内采用低温真空蒸馏法^[17-18]提取木质部水分。每个季节取样 1~2 次。

1.2.7 叶片采集及 $\delta^{13}\text{C}$ 的测定 12:00—14:00,采摘不同生长阶段绞杀榕以及其宿主油棕(*Elaeis guineensis*)林冠上的当年向阳叶片,分别在烘箱内 60 °C 烘干并研磨,过 40 目筛,用于叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的测定。

1.2.8 雾水贡献比例的确定 采用 Brunel 等^[19]建立的同位素质量平衡模型计算植物利用不同来源水(雾水、雨水、地下水)的比例(P)。模型假设植物获得的水分来自两部分:雾水或土壤水(雨水)以及地下水,对植物利用来说,雾水和土壤水具有同等可利用性。例如:模型计算的雾水利用比例(P_f)值不是雾水或雨水对地下水的简单比值,而是一个加权的比值。模型如下:

当存在两个水分来源时:

$$\delta D_1 x_1 + \delta D_2 x_2 = \delta D \quad (1)$$

$$\delta^{18}\text{O}_1 x_1 + \delta^{18}\text{O}_2 x_2 = \delta^{18}\text{O} \quad (2)$$

$$x_1 + x_2 = 1 \quad (3)$$

如果存在 3 个水分来源,则:

$$\delta^{18}\text{O}_1 x_1 + \delta^{18}\text{O}_2 x_2 + \delta^{18}\text{O}_3 x_3 = \delta^{18}\text{O} \quad (4)$$

$$\delta D_1 x_1 + \delta D_2 x_2 + \delta D_3 x_3 = \delta D \quad (5)$$

$$x_1 + x_2 + x_3 = 1 \quad (6)$$

式中: $\delta^{18}\text{O}$ 与 δD 分别指植物木质部水分的氧与氢的稳定同位素值; δD_1 ($\delta^{18}\text{O}_1$)、 δD_2 ($\delta^{18}\text{O}_2$)、 δD_3 ($\delta^{18}\text{O}_3$) 分别指可能利用的水源 1、2、3 的稳定氢(氧)同位素组成; x_1 、 x_2 、 x_3 指植物利用水源 1、2、3 的比例。

所有水样与树叶样品寄送中国科学院兰州分院测试中心地球化学部采用稳定性同位素气体质谱仪测定其稳定同位素值。2007 年 8 月—2008 年 5 月期间,共收集雨水样品 11 个,雾水样品 5 个,土壤水样品 113 个,木质部水样品 27 个,树叶样品 31 个。水样品的稳定性氢氧同位素比率采用同位素质谱仪(氢的测定用 Finnigan MAT-251,氧的测定用 Finnigan MAT-252,USA)测定。氢氧稳定性同位素比率的值是以相对于 V-SMOW (Vienna Standard Mean Ocean Water) 的千分率(‰)给出,分别以 δD 和 $\delta^{18}\text{O}$ 表示,精度分别为 $\pm 2.5\text{‰}$ 和 $\pm 0.5\text{‰}$ 。树叶样品采用同位素质谱仪(Finnigan MAT-252,USA)测定,碳稳定性同位素比率的值是以相对于 PDB (Pee Dee Belemnite,一种出自美国南卡罗来那州的碳酸盐陨石)的千分率(‰)给出,以 $\delta^{13}\text{C}$ 表示,精度为 $\pm 0.5\text{‰}$ 。

质谱分析的方程表达式为:

$$\delta\text{‰} = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000 \quad (7)$$

其中 R_{sample} 与 R_{standard} 分别表示样品与标准物的 D 与 H、 ^{18}O 与 ^{16}O 、 ^{13}C 与 ^{12}C 的丰度之比。

对不同季节的土壤水势、土壤含水量、叶片水势进行方差分析,数据的处理分析采用统计软件 SPSS 13.0。采用绘图软件 SigmaPlot 10.0 对文中各图进行绘制。

2 结果与分析

2.1 土壤水势的季节变化

从图 2 可以看出,干热季的 30 cm 土壤处水势最低值达到 -0.0305 MPa ,此时土壤含水状况最差,随着深度的增加,土壤水势逐渐增大;最大水势出现在雾凉季时 30 cm 深度土壤处,为 -0.0145 MPa 。对数据进行差异显著性比较可知,雨季与干热季之间不同深度土壤的水势差异不显著,与雾凉季之间差异显著,雾凉季与干热季之间差异也显著。在雨季,随着土壤深度的增加,土壤水势逐渐变大。在 30 cm 处,不同季节之间土壤水势变化较大,而随着土壤深度的增加,不同季节的土壤水势逐渐趋向一致,到 70 cm 处,在各个季节的土壤水势几乎没有差异。

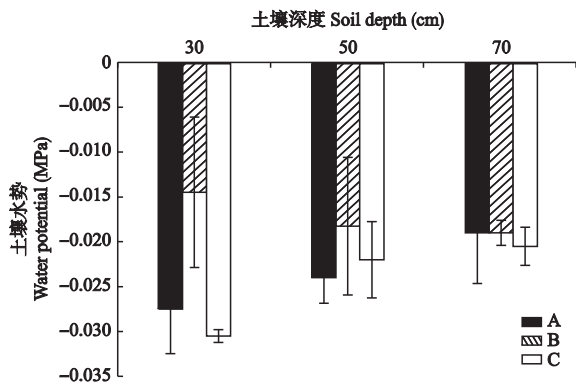


图2 不同土壤深度的土壤水势季节变化

Fig. 2 Comparisons of soil water potential at different depths among different seasons (mean \pm SD).

A: 雨季 Rainy season; B: 雾凉季 Foggy season; C: 干热季 Dry hot season. 下同 The same below.

2.2 叶片水势的季节变化

研究期间叶片黎明前、中午水势的季节变化如图3所示,在不同的生长阶段,雨季的叶片水势(包括黎明前与中午叶片水势)要明显大于干季的叶片水势,而干季时不同生长阶段叶片水势差异也较大。黎明前最低水势出现在干季时乔木阶段,为 -0.35 MPa,最高水势出现在雨季时半附生阶段前期,为 -0.02 MPa;中午最低水势出现在干季时附生阶段,为 -0.4 MPa;最高水势出现在雨季时半附生阶段后期,为 -0.08 MPa。

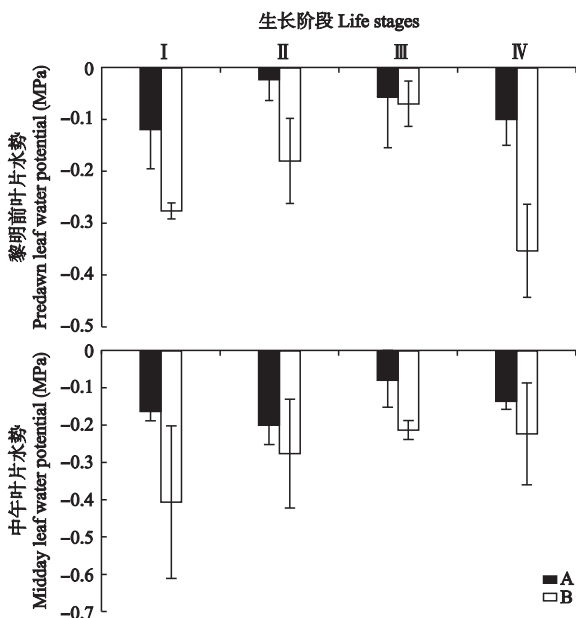


图3 雨季(A)与干季(B)叶片水势的季节变化

Fig. 3 Comparisons of leaf water potential between rainy season (A) and dry season (B) (mean \pm SD).

I: 附生阶段 Epiphytic; II: 半附生阶段前期 Early stage of hemiepiphytic; III: 半附生阶段后期 Late stage of hemiepiphytic; IV: 乔木阶段 Arborescent. 下同 The same below.

2.3 土壤含水量的季节变化

雨季的土壤水分含量为 $(19.05 \pm 2.14)\%$,雾凉季为 $(14.93 \pm 4.96)\%$,干热季为 $(14.53 \pm 2.16)\%$ (图4)。雨季的土壤含水量极显著高于雾凉季与干热季($P < 0.001$),而雾凉季与干热季的土壤含水量则比较接近,差异不显著($P = 0.64$)。

2.4 不同生长阶段斜叶榕的水分利用来源

2.4.1 雨季不同生长阶段斜叶榕的水分利用 在雨季,雨水的稳定氧同位素值为 $(-9.37 \pm 3.09)\text{‰}$,浅层土壤水为 $(-7.76 \pm 3.07)\text{‰}$,深层土壤水为 $(-8.47 \pm 1.7)\text{‰}$,树干腐殖土水为 $(-8.9 \pm 0.76)\text{‰}$ 。根据 Brunel 等^[19]建立的同位素质量平衡模型,我们可以用图中不同水源与木质部水分 $\delta^{18}\text{O}$ 值之间的距离比较来表示各水源与木质部水分 $\delta^{18}\text{O}$ 值的接近程度,从而揭示利用各种水分的相对比例,与木质部水分 $\delta^{18}\text{O}$ 值距离越小,则该水源被利用的比例越大。只要木质部水分与某种潜在可利用水源的稳定同位素值大致处于同一区域或者有部分交叉,我们就可以认为植物利用该水源。但从图5A可以看出,不同生长阶段木质部水分的 $\delta^{18}\text{O}$ 值普遍低于各潜在水源,主要是在蒸馏时未能将木质部中的水分提取充分,从而导致同位素发生分馏,使所得数值偏低。但根据斜叶榕的生态与生理习性可知,附生阶段由于整个植株都在宿主树上,因此只能利用雨水与树干腐殖土水;半附生阶段(包括前期与后期)则可以利用雨水、树干腐殖土水以及浅层土壤水(根系较浅不能扎入深层土壤);而乔木阶段则主要利用雨水与土壤水,由于斜叶榕的根系主要分布在土壤上层,加之浅层土壤水分含量较高,因此主要利用浅层土壤的水分。

2.4.2 雾凉季不同生长阶段斜叶榕的水分利用

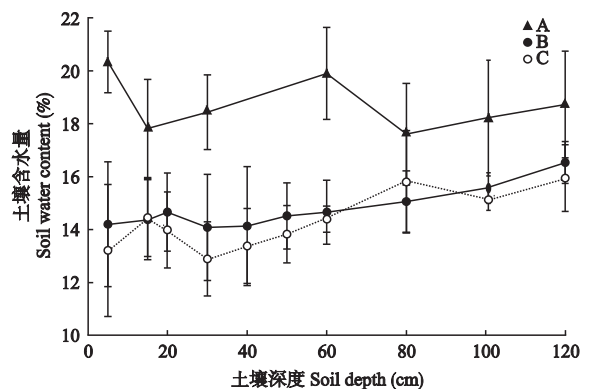


图4 不同深度土壤含水量的季节变化

Fig. 4 Soil water content at different depths among foggy, dry hot and rainy seasons (mean \pm SD).

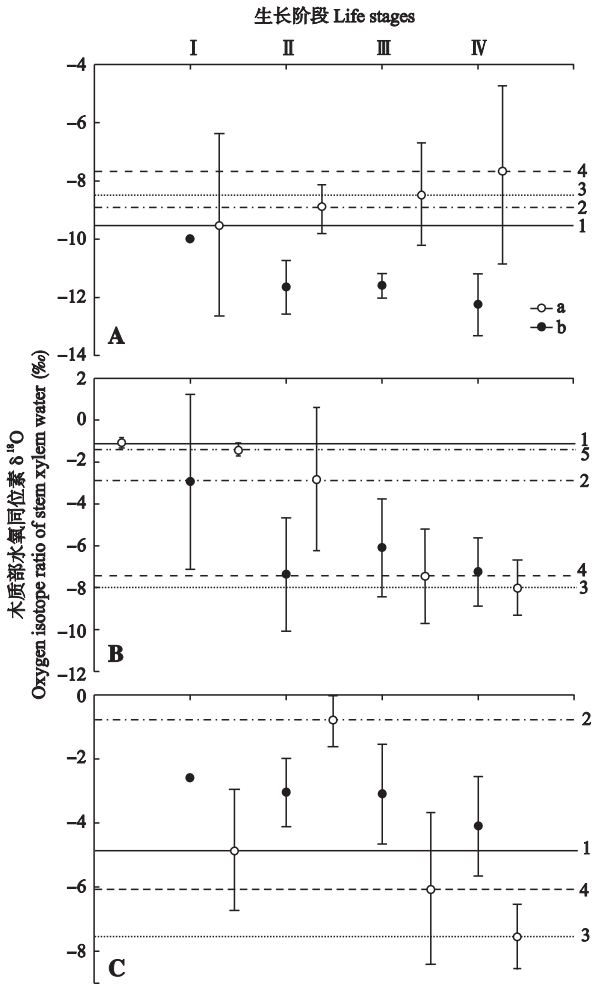


图5 不同生长阶段植物木质部水分与各潜在水源 $\delta^{18}\text{O}$ 关系

Fig. 5 Relationship of $\delta^{18}\text{O}$ between stem xylem water and the available water sources in (mean \pm SD).

a) 可利用水源 指斜叶榕在不同生长阶段可以利用的水分来源,即图中的雨水(1)、树干腐殖土水(2)、深层土壤水(3)、浅层土壤水(4)、雾水(5) The available water sources, meant the water sources used by *F. tinctoria* at different life stages, such as rain water (1), stem humus water (2), deep soil water (3), shallow soil water (4) and fog drip (5); b) 木质部水 Stem xylem water.

水的稳定氧同位素值为 $(-1.1 \pm 0.14)\text{‰}$, 雾水为 $(-1.24 \pm 0.15)\text{‰}$, 浅层土壤水为 $(-7.44 \pm 2.18)\text{‰}$, 深层土壤水为 $(-8.02 \pm 1.35)\text{‰}$, 树干腐殖土水为 $(-2.78 \pm 3.34)\text{‰}$. 从图 5B 可以看出, 附生阶段木质部 $\delta^{18}\text{O}$ 值与雨水、雾水以及树干腐殖土水最为接近; 半附生阶段木质部 $\delta^{18}\text{O}$ 值与树干腐殖土水、浅层土壤水、深层土壤水最为接近; 而乔木阶段木质部 $\delta^{18}\text{O}$ 值与浅层土壤水以及深层土壤水最接近.

2.4.3 干热季不同生长阶段斜叶榕的水分利用 雨水的稳定氧同位素值为 $(-4.87 \pm 1.81)\text{‰}$, 浅层土壤水为 $(-6.01 \pm 2.37)\text{‰}$, 深层土壤水为 $(-7.55$

$\pm 0.99)\text{‰}$ 树干腐殖土水为 $(-0.8 \pm 0.79)\text{‰}$. 从图 5C

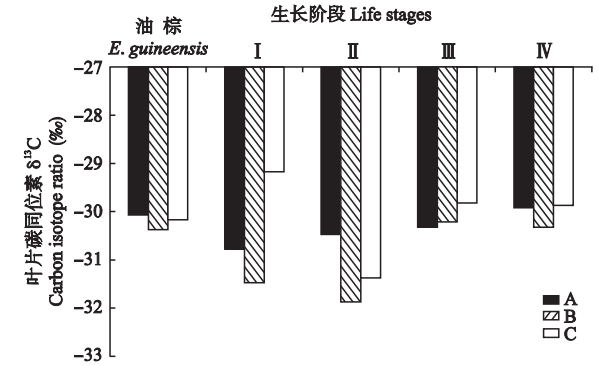


图6 油棕与不同生长阶段绞杀榕叶片碳同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 比较
Fig. 6 Comparisons of $\delta^{13}\text{C}$ of leaf between oil palm and strangler fig at different life stages.

可以看出, 附生阶段木质部 $\delta^{18}\text{O}$ 值与雨水最为接近; 半附生阶段木质部 $\delta^{18}\text{O}$ 值与雨水、树干腐殖土水以及浅层土壤水最为接近; 而乔木阶段木质部 $\delta^{18}\text{O}$ 值与浅层土壤水最接近.

2.5 油棕以及不同生长阶段的绞杀榕叶片碳同位素 $\delta^{13}\text{C}$

从图 6 可以看出, 在不同季节, 油棕的 $\delta^{13}\text{C}$ 值比较稳定, 各季节变化不大; 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的最大值出现在干热季时附生阶段, 最小值则出现在雾凉季时半附生阶段; 半附生阶段后期与乔木阶段斜叶榕叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值普遍较大, 且变化不大, 而在附生与半附生阶段前期, 雾凉季叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值明显比另外两个季节要小; 在雨季, 各个生长阶段的斜叶榕的 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间差异不显著.

2.6 雾凉季雾水的贡献比例

在雾凉季时常有滴落雾水存在, 雾水的存在对附生阶段斜叶榕的生长起着极其重要的作用. 而对于半附生阶段的斜叶榕, 雾水仍可作为其水分来源的一部分. 经三元混合模型计算可知, 在雾凉季, 半附生阶段前期的斜叶榕利用的水分大约有 7% 来源于雾水, 其他的绝大部分依赖于浅层土壤水 (大约 90%); 而半附生阶段后期的斜叶榕几乎不利用雾水.

3 讨论

西双版纳地区具有特殊的气候条件, 降雨主要集中在雨季, 干季时降雨极其稀少, 但干季常有雾水出现, 因此干季植物怎样获取水分以及利用哪种水分从而获得生存显得尤为重要. 同时, 由于斜叶榕具

有特殊的生态习性,其生活史可以分为3个明显的生长阶段,各阶段潜在可利用水源不同,因此斜叶榕在不同季节不同生长阶段所利用的水源也可能存在不同。

斜叶榕土壤最低水势出现在干热季较浅土壤30 cm深度处,表明在干热季30 cm深度处的土壤水分含量极低,植物受水分胁迫严重。这可能是因为干热季降雨极其稀少,没有或很少有雾水补给,且气温较高,土壤蒸发与植物蒸腾非常大,导致浅层土壤水势较低。最高水势出现在雾凉季土壤30 cm深度处,表明此时该处的土壤水分状况良好。这可能是因为雾凉季气温较低,植物蒸腾与土壤蒸发都较小,且浅层土壤有滴落雾水补给。在70 cm深度处,各个季节的水势较高且趋向一致,说明在较深的土壤层水分含量较高并且变化较小,即斜叶榕很少利用深层土壤水。

与土壤水势相比,叶片黎明前水势与中午水势明显偏低,显然这有利于植物从土壤中吸收水分。在各个生长阶段,雨季比干季的黎明前叶片水势要高,这可能是由于雨季多为阴雨天气,土壤含水量与空气相对湿度较高,叶片蒸腾较低,因而叶片水势较高。不同生长阶段的植物雨季与干季黎明前叶片水势的差异较大,说明不同生长阶段的绞杀榕对不同的水分状况表现不同的反应。黎明前叶片水势实际反映植物本身的吸水能力^[20],在不同季节,植物的黎明前叶片水势随不同生长阶段而异,说明不同生长阶段的绞杀榕在不同季节具有不同的吸水能力,最低水势出现在干季乔木阶段,说明此阶段其吸水能力最强。中午时的叶片水势反映叶片水分的亏缺情况^[20],最低水势出现在干季附生阶段,说明此时的叶片受水分胁迫最严重,这可能与干季时降水量较少以及气温较高有关。雨季中午叶片水势较高且差异不大,说明雨季时不同生长阶段的绞杀榕可利用水分状况良好且差异不大。

由于在植物根系对土壤水分的吸收过程以及吸收后沿木质部向上运输过程中不存在稳定氢氧同位素分馏现象,各生长阶段斜叶榕木质部的稳定氧同位素值要普遍小于其各潜在水源,这可能是在取样过程或处理样品过程中出现同位素分馏现象造成的。在雨季,对于不同生长阶段的斜叶榕,雨水均为其主要水源;树干腐殖土水分也是附生阶段与半附生阶段的补充水源(树干腐殖土水分来源于雨水,同位素值与雨水接近);浅层土壤水是半附生阶段与乔木阶段的主要水源之一,这可能是因为雨季降

雨充足,植物易于直接从雨水或浅层土壤中获取所需水分。

在雾凉季,斜叶榕附生阶段的主要水源是雨水、雾水、树干腐殖土水;在半附生阶段前期,由于斜叶榕的根未能延伸足够长从而吸收深层土壤的水分,因此,半附生阶段前期的斜叶榕只能吸收树干腐殖土水、雾水以及浅层土壤水,而浅层土壤水与树干腐殖土水是其主要水源;而在半附生阶段后期与乔木阶段,土壤水(包括浅层与深层土壤水)是其主要水源;由于雾凉季降水很少,树干腐殖土水分含量低,因此树干腐殖土水分是半附生阶段的补充水源而非主要水源;雾水也是半附生阶段的补充水源。对于半附生阶段前期,大约有7%的水分来源于雾水,这是因为半附生阶段前期时裸露在地表上的根较多,而在半附生阶段后期,由于大部分根扎入地下,因此几乎不利用雾水。根据刘文杰等^[21]对西双版纳地区的雾水与土壤水的稳定同位素研究发现,浅层土壤水主要来自于雨水与雾水的补给,但干季浅层土壤水中包含更多的雾水^[21]。同样,在本研究中,由于雾凉季降雨极其稀少,雾水成为浅层土壤水的主要补给水源,而浅层土壤水又是雾凉季斜叶榕半附生阶段以及乔木阶段的主要水分来源,因此,雾水虽然不会作为雾凉季斜叶榕最主要的直接水分来源,但由于其对浅层土壤水的补给作用,对雾凉季斜叶榕的生长也起着非常重要的作用。

在干热季,由于附生阶段斜叶榕只有雨水与树干腐殖土水两个潜在可利用水源,且雨水与附生阶段木质部水的稳定同位素值接近,因此雨水是该阶段斜叶榕的主要水源;浅层土壤水是半附生阶段与乔木阶段的主要水源;由于干热季时降雨极少,树干腐殖质水分含量也极低,因此,雨水与树干腐殖土水是半附生阶段的补充水源;由于各生长阶段木质部同位素值与深层土壤水的同位素值相差较远,因此,各生长阶段几乎不利用深层土壤水,这是因为即使是乔木阶段斜叶榕的根也很浅,延伸不到深层土壤层。

$\delta^{13}\text{C}$ 值与植物水分利用效率(WUE)呈正相关,与土壤水分含量呈负相关,油棕的 $\delta^{13}\text{C}$ 比较稳定,说明油棕的水分来源也是稳定的水源,如深层土壤水,即使是在干季,受水分胁迫程度也较轻;半附生阶段后期与乔木阶段斜叶榕叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值普遍较大,且变化不大,说明这两个阶段植物需水量较大,且主要利用较稳定的水源,如土壤水;最大值出现在干热季的附生阶段,说明此时水分状况极差, WUE

最大;雨季的各个生长阶段斜叶榕的 $\delta^{13}\text{C}$ 变化不大,说明雨季时各生长阶段受水分胁迫较轻, WUE 较低. 由于半附生阶段斜叶榕开始利用土壤水,乔木阶段的斜叶榕与油棕都主要利用土壤水,二者形成竞争,因此斜叶榕生长到乔木阶段以后,根系逐渐发育完全,在与油棕的水分竞争中占据优势,油棕将逐渐死亡.

综上所述,由于斜叶榕在不同季节内各生长阶段都具有不同的潜在水源,且各水源稳定同位素值存在差异,因此根据稳定氧同位素以及植物水势等参数判定,斜叶榕不同生长阶段的植株在不同季节具有不同的水分利用来源,即在不同生长阶段采取不同的水分利用策略来应对环境的变化.

参考文献

- [1] Hobson KA, Wasenaar LI. Stable isotope ecology: An introduction. *Oecologia*, 1999, **120**: 312–313
- [2] Lin GH, Sternberg L. Hydrogen isotopic fractionation by plant roots during water uptake in coastal wetland plants// Ehleringer J, Hall A, Farquhar G, eds. *Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations*. San Diego, California: Academic Press, 1993: 497–510
- [3] Wershaw RL, Friedman I, Heller SJ. Hydrogen isotope fractionation of water passing through trees// Hobson F, Speers M, eds. *Advances in Organic Geochemistry*. New York: Pergamon Press, 1966: 55–67
- [4] Zimmermann V, Ehleringer J, Munnich KO. Soil-water movement and evapotranspiration: Changes in the isotopic composition of water. *Proceedings of the Symposium of Isotopes in Hydrology*. Vienna, International Atomic Energy Agency, 1966: 567–585
- [5] White JW, Cook ER, Lawrence JR. The D/H ratios of sap in trees: Implications of water sources and tree ring D/H ratios. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1985, **49**: 237–246
- [6] Du D-Y (段德玉), Ouyang H (欧阳华). Application of hydrogen and oxygen isotope in analyzing plant water use sources. *Ecology and Environment* (生态环境), 2007, **16**(2): 655–660 (in Chinese)
- [7] Valentini R, Scarascia Mugnozza GE, Ehleringer JR. Hydrogen and carbon isotope ratios of selected species of a Mediterranean macchia ecosystem. *Functional Ecology*, 1992, **6**: 627–631
- [8] Field TS, Dawson TE. Water sources used by *Didymopanax pittieri* at different life stages in a tropical cloud forest. *Ecology*, 1998, **79**: 1448–1452
- [9] XU Z-F (许再富), Zhu H (朱 华), Yang D-R (杨大荣), et al. Species diversity and ecological significance of fig trees in tropical rainforests of southern Yunnan// Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy Sciences, ed. *Collected Research Papers on the Tropical Botany*, Kunming: Yunnan University Press, 1996, **4**: 1–15 (in Chinese)
- [10] O'Brien TG, Kinnaird MF, Dierenfeld NL, et al. What's so special about figs? *Nature*, 1998, **392**: 668
- [11] Zhang G-M (张光明), Gu H-Y (谷海燕), Song Q-S (宋启示), et al. Comparison of habitats and seasonally differentiated distribution patterns of fig wasp populations associated with *Ficus racemosa* in Xishuangbanna. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2004, **15**(4): 627–633 (in Chinese)
- [12] Yang D-R (杨大荣), Peng Y-Q (彭艳琼), Zhang G-M (张光明), et al. Structure and biodiversity of insect community on syconia fruits of *Ficus racemosa* in tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2003, **14**(10): 1710–1714 (in Chinese)
- [13] Xu Z-F (许再富). Fig trees: A key species in tropical rainforests of southern Yunnan. *Biodiversity Science* (生物多样性), 1994, **2**(1): 21–23 (in Chinese)
- [14] Wei Z-D (魏作东), Yang D-R (杨大荣), Peng Y-Q (彭艳琼), et al. Function of *Ficus* in the tropical rainforest ecosystem in Xishuangbanna. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2005, **24**(3): 233–237 (in Chinese)
- [15] Liu W-J (刘文杰), Zhang Y-P (张一平), Liu Y-H (刘玉洪), et al. Fog throughfall at a seasonal rain forest in Xishuangbanna, southwest China. *Acta Phytocologia Sinica* (植物生态学报), 2003, **27**(6): 749–755 (in Chinese)
- [16] Dawson TE, Ehleringer JR. Isotopic enrichment of water in 'woody' tissues of plants: Implications for plant-water source, water uptake and other studies which use stable isotopic composition of cellulose. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1993, **57**: 3487–3492
- [17] Dawson TE. Fog in the California redwood forest: Ecosystem inputs and use by plants. *Oecologia*, 1998, **117**: 476–485
- [18] Stratton LC, Goldstein G, Meinzer FC. Temporal and spatial partitioning of water resources among eight woody species in a Hawaiian dry forest. *Oecologia*, 2000, **124**: 309–317
- [19] Brunel JP, Walker GR, Kennett-Smith AK. Field validation of isotopic procedures for determining source water used by plants in a semi-arid environment. *Journal of Hydrology*, 1995, **167**: 351–368
- [20] Lin Z-F (林植芳), Sun G-C (孙谷畴), Lin G-Z (林桂珠), et al. Changes of leaf water potential in plants from different sites at Dinghushan Biosphere Reserve// Sun H-L (孙鸿烈), ed. *Papers on Tropical and Subtropical Forest Ecosystem*. Beijing: China Meteorological Press, 1998: 110–118 (in Chinese)
- [21] Liu W-J (刘文杰), Li P-J (李鹏菊), Li H-M (李红梅), et al. Fog interception and its relation with to soil water in the tropical seasonal rain forest of Xishuangbanna, Southwest China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2006, **26**(1): 9–15 (in Chinese)

作者简介 王平元 男, 1985 年生, 硕士. 主要从事植物水分利用研究与植物专类园区管理工作. E-mail: pingyuan0920@163.com

责任编辑 肖 红