

高山植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的海拔响应及其机理

史作民, 程瑞梅, 刘世荣

(中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所; 国家林业局森林生态环境重点实验室, 北京 100091)

摘要:植物 ^{13}C 的分辨研究已成为植物生态学和全球碳循环研究的核心问题之一。植物 ^{13}C 的分辨是环境和生物因子共同作用的综合结果, 海拔梯度变化不仅可以造成植物生存环境的变化, 而且还可以造成植物形态和生理特征的变化, 因此, 高山植物 ^{13}C 分辨随海拔的变化为深入揭示植物 ^{13}C 分辨的环境和生物因子的作用机理提供了非常理想的研究条件。在简单介绍植物 ^{13}C 分辨基本理论的基础上, 对目前国际上高山植物 ^{13}C 分辨的海拔响应研究进行了述评。重点介绍了随海拔变化的大气 ^{13}C 组成、温度、气压、水分等环境因子和植物叶片的气孔导度、羧化效率、氮含量和叶肉细胞导度等生物因子对高山 C_3 植物 ^{13}C 分辨的影响, 指出高山植物 ^{13}C 分辨的海拔响应机理仍存在一些不确定性, 为国内相关研究的开展提供了一定参考。

关键词:高山植物; 碳同位素比例; 海拔响应; 叶肉细胞导度; 机理

Response of leaf $\delta^{13}\text{C}$ to altitudinal gradients and its mechanism

SHI Zuo-Min, CHENG Rui-Mei, LIU Shi-Rong (Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry; Key Lab. on Forest Ecology and Environment of State Forestry Administration, Beijing 100091). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(12): 2901~2906.

Abstract: Study on ^{13}C discrimination by plants has been becoming one of the core issues in plant ecology and global carbon cycling. The plant ^{13}C discrimination is an integrative result of the interactions of environmental and biological factors. Environmental conditions of alpine plants change with altitude and this may result in morphological and physiological changes of alpine plants as well. So, changes of alpine plant ^{13}C discrimination along with altitude provide an ideal indication for examining the interacting effects of environmental and biological factors on the ^{13}C discrimination by the plants. Based on brief introduction about the basic theory of plant ^{13}C discrimination, the paper systematically reviewed international relevant studies on the response of alpine plant ^{13}C discrimination to altitudinal gradients and its mechanism. Effects of environmental factors along with altitudinal gradient on alpine plant ^{13}C discrimination were discussed, such as carbon isotope composition of the atmosphere, atmospheric temperature, air pressure and water relations. At the same time, effects of some biological factors were covered as well, such as leaf stomatal conductance (g_s), carboxylation efficiency (CE), N content, and mesophyll conductance (g_m). Although many environmental and biological factors have effects on the alpine plant ^{13}C discrimination, the response of the discrimination to altitudinal gradients can not be solely interpreted by each of their effects. So, there still are some uncertainties on the interpretation of mechanisms of the interacting effects of environmental and biological factors on alpine plant ^{13}C discrimination. The review provides a good knowledge for directing the relevant studies in China.

Key words: alpine plant; carbon isotope ratio; altitudinal response; mesophyll conductance; mechanism

文章编号: 1000-0933(2004)12-2901-06 中图分类号: Q143 文献标识码: A

基金项目:国家重点基础研究发展规划资助项目(G2002CB111505); 国家自然科学基金面上资助项目(30271071); 国家“十五”攻关资助项目(2001BA510B06); 国家林业局森林生态环境重点实验室基金; 中国林业科学研究院基金

收稿日期: 2004-05-14; **修订日期:** 2004-11-02

作者简介: 史作民(1968~), 男, 山东郓城人, 博士, 副研究员, 主要从事森林生态研究。E-mail: shizm@forestry.ac.cn

Foundation item: Project of the China National Major Fundamental Science Program (No. G2002CB111505), National Natural Science Foundation of China (No. 30271071), National Key Project for Tenth Five-year Plan (No. 2001BA510B06), Foundation of the Key Lab. on Forest Ecology and Environment of State Forestry Administration, and Foundation of Chinese Academy of Forestry

Received date: 2004-05-14; **Accepted date:** 2004-11-02

Biography: SHI Zuo-Min, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in forest ecology. E-mail: shizm@forestry.ac.cn

自从人们知道植物组织的 ^{13}C 含量低于大气中的 ^{13}C 含量以来,植物 ^{13}C 的分辨(discrimination)研究已成为植物生态学和全球碳循环研究的核心问题之一^[1~4]。植物 ^{13}C 分辨与环境因子和生物因子之间存在着十分复杂的关系,虽然植物 ^{13}C 分辨最终取决于生物学因子,但生物学因子又受到多种环境因子的影响,因此,植物组织 ^{13}C 含量是环境因子和生物因子综合作用的结果。海拔变化造成了植物生存环境的差异,它为植物对环境的形态和生理响应研究提供了独特的野外实验条件^[5],而且在一定程度还可以用来解释未来气候变化造成的环境差异对植物的影响。基于上述原因,植物组织 ^{13}C 含量的海拔响应及其机理已越来越受到相关研究人员的重视,并在不同地区、不同尺度下以 C_3 植物为研究对象开展了许多研究工作^[5~17],得到一些非常有意义的结论。由于受到各种条件的限制,目前国内开展的相关研究还非常少。本文对目前国际上在该领域的研究进行了综合介绍,为国内相关研究的开展提供一定的参考,以期促进和推动我国相关研究工作的开展。

1 植物碳同位素分辨的基本原理

由于 $^{13}\text{CO}_2$ 的质量大于 $^{12}\text{CO}_2$,大气中的 $^{13}\text{CO}_2$ 进入植物叶片的扩散速率低于 $^{12}\text{CO}_2$,而且表现出相对较低的与核酮糖 1,5 二磷酸羧化氧化酶(Rubisco)的结合能力,因此植物碳水化合物的 $^{13}\text{CO}_2$ 与 $^{12}\text{CO}_2$ 的比值低于大气中 $^{13}\text{CO}_2$ 与 $^{12}\text{CO}_2$ 的比值^[18],也就是说,植物对大气中的 $^{13}\text{CO}_2$ 具有一定的分辨能力。

目前,国际上有关植物碳水化合物 ^{13}C 的表达方式有以下两种:

$$\delta^{13}\text{C} = (R_{\text{samples}}/R_{\text{standard}} - 1) \times 1000 \quad (1)$$

式中, R_{samples} 指植物样品的 $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$; R_{standard} 指通用的 $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ 标准^[19]。由于植物样品的 $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ 值低于标准的 $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ 值,因此上式计算的 $\delta^{13}\text{C}$ 为负值,结果越负,表示 ^{13}C 丰度越低^[20]。研究表明,绝大多数 C_3 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 在 $-30\text{‰} \sim -22\text{‰}$ 之间^[21]。

$$\Delta = (\delta_{\text{air}} - \delta_{\text{plant}})/(1 + \delta_{\text{air}}) \quad (2)$$

该式的前提是首先计算大气和植物样品的 $\delta^{13}\text{C}$,然后计算 Δ 。 Δ 称为植物的 ^{13}C 分辨能力,结果越大表示分辨能力越强,相应植物样品的 ^{13}C 丰度越低, $\delta^{13}\text{C}$ 的值越小^[20]。

2 高山植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的海拔响应

虽然高山植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 对海拔变化的响应因物种、生活型和分布地区不同而有程度不同的变化,但已有的研究结果表明,大多数生长在高海拔的植物种群的叶片具有较高的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,而且一般表现为随着海拔高度的增加,植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值持续增加的特征。Körner等^[10]收集测定了分布于全球不同地区不同海拔的147种(属) C_3 植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,结果表明叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与海拔高度之间存在一定的线性相关关系, $Y = -28.95\text{‰} + 0.702X$, $r^2 = 0.59$, Y = 叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值(‰), X = 海拔高度(1000 m)。分布于0~900 m(主要大约300m)和2500~5600 m的两个组的比较分析表明,对所有物种而言,高海拔植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值大约增加2.6‰,其中乔木叶片约增加2.0‰,草本植物大约增加3.0‰。对12种植物分布于不同海拔的种群的测定数据的进一步分析表明,其中10种植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随海拔的升高而增加,每升高1000 m大约增加1.2‰,其它2种植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随海拔的升高而降低。Morecroft等^[14]对苏格兰高地八个地区分布于不同海拔的*Alchemilla alpina*单一物种的相关研究表明,植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与海拔之间存在以下相关关系, $Y = -27.24\text{‰} + 1.906(X)$, $r^2 = 0.31$, Y = 叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值(‰), X = 海拔高度(1000 m),植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值每升高1000 m大约增加1.9‰。Kogami等^[9]对日本富士山区*Polygonum cuspidatum*的研究和Vitousek等^[16]对美国夏威夷岛Mauna Loa山区*Metrosideros polymorpha*的研究也得到相似结论。

3 高山植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 海拔响应的环境机理

随海拔变化的许多环境因子都有可能在一定程度上直接,如大气 ^{13}C 含量,或间接影响高山植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。间接影响因素主要是通过影响高山植物叶片的生理生态过程来实现,如大气温度、气压以及水分等。

3.1 大气碳同位素组成

大气中的碳同位素组成不是一个常数,与大气中的 CO_2 浓度一样,它随时间和空间而发生变化。通常情况下, CO_2 浓度较高的大气具有较低的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。如果不考虑城市和工业区,海拔、纬度和季节导致的大气中 CO_2 摩尔分数的变化不超过 $8 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ^[22,23]。Levin^[24]的研究表明,在冬季和夏季,由于 CO_2 浓度的降低,欧洲中部从海拔1200 m到3500 m大气的 $\delta^{13}\text{C}$ 值约增加0.2‰。海拔、纬度和季节在其它地区对大气 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响也在相似的范围内。然而,植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随海拔变化的研究表明,决大多数分布海拔相差2000 m以上的高海拔植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值比低海拔植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值大2.0‰以上^[10]。由此可见,大气 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变异程度仅仅是植物组织内 $\delta^{13}\text{C}$ 值变异程度的十分之一左右,也就是说前者的变化不足以解释后者的变化程度。

3.2 大气温度和气压

大气温度和气压是随海拔变化的最重要的环境因子,因此两者,特别是其综合作用对高山植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值都存在一定影响。低温将导致 CO_2 扩散能力的降低从而降低叶片气孔的 CO_2 导度^[25],进而使叶片的 ^{13}C 分辨能力降低, $\delta^{13}\text{C}$ 值增加。但Morecroft和Woodward^[13]认为该影响比较弱,并不适合用来解释不同海拔植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变异程度。与低温的影响相反,

较低的大气压将增加气体分子的扩散能力^[25],而且还有可能增加气孔密度^[26],从而增加叶片气孔的 CO_2 导度。此外,相同气孔密度下,生活在 CO_2 摩尔分数较低大气条件下(高海拔区)的植物具有相对高的气孔导度^[13]。可见,高海拔区的低气压和 CO_2 摩尔分数较低的大气条件将导致叶片对 ^{13}C 的分辨能力增强, $\delta^{13}\text{C}$ 值降低。Morecroft 和 Woodward^[13]的研究结果认为随海拔升高而降低的温度变化导致 $\delta^{13}\text{C}$ 值的增加幅度为每公里 0.7‰,而气压变化导致 $\delta^{13}\text{C}$ 值的降低幅度为每公里 0.4‰,但 Körner 等^[11]认为随海拔变化的温度和气压对植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响作用大致相当。温度和气压对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值综合影响的机理与大气湿度及饱和蒸汽压亏缺(VPD)的变化有关,一般情况下,海拔每升高 1000 m,气压约下降 10 kPa,水蒸汽的分压也随之降低。如果温度保持不变,上述结果将导致空气湿度相对降低,大气趋于干旱,水分的饱和蒸汽压和 VPD 随之增加。然而,大气温度随海拔的升高而降低,而且低温对水分饱和蒸汽压增加的影响远大于气压降低对水分饱和蒸汽压减少的影响^[16]。因此,综合影响的结果将使高海拔区空气的相对湿度增加,VPD 随之降低,从而增加叶片气孔的 CO_2 导度^[27, 28],导致其 $\delta^{13}\text{C}$ 值的降低。由此可见,温度和气压变化对高山植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响比较复杂,有待进一步的深入研究。

3.3 水分

随着海拔的变化,植物生存环境的水分条件,包括降雨、雾、土壤水分可获得性等,也发生相应的变化。一般而言,高海拔区降雨的频度和总量大于低海拔区,而且薄雾天气相对较多。上述现象都将增加植物叶片自身的湿度,从而削弱叶片表面气体的扩散速率,降低叶片对 ^{13}C 的分辨能力,增加叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。这一现象对植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响被认为非常小,因为有研究表明高海拔植物年固碳量主要依赖于接受高辐射的时间,雨雾条件下低光照的贡献非常小^[10, 29]。土壤水分可获得性对高山植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响与温度有关,高海拔区出现短期的冰冻低温现象较多,此时植物不能利用土壤中的水分。即使在稍大于冰冻临界点的低温条件下,由于粘性的增加,植物获得土壤水分的能力也较低^[30]。因此,上述现象将导致高山植物不定期地生活在相对干旱的条件下,从而降低其叶片的气孔导度,增加其 $\delta^{13}\text{C}$ 值^[13]。

4 高山植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 海拔响应的生物学机理

植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与大气的区别来源于其自身光合作用过程中对 ^{13}C 的分辨作用,虽然该作用过程受到环境因子的影响,但最终都是通过生物学过程来进行。因此,高山植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 海拔响应的生物学机理,特别是叶片气孔导度(stomatal conductance g_s)、氮含量、羧化效率(carboxylation efficiency CE)、叶肉细胞导度(mesophyll conductance g_m)等的影响一直是研究者关注的重点,并对此提出了相关解释。

4.1 叶片气孔导度

植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与胞间二氧化碳分压(p_i)和大气二氧化碳分压(p_a)的比值之间(p_i/p_a)之间存在着密切的相关关系,二者之间的数量关系可用下式表示:

$$\delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_a - a - (b - a)(p_i/p_a) \quad (3)$$

式中, $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{13}\text{C}_a$ 分别指植物和大气中的 $\delta^{13}\text{C}$ 值; a 和 b 分别为由于 $^{13}\text{CO}_2$ 和 $^{12}\text{CO}_2$ 的气相扩散速率不同和与 Rubisco 的结合能力不同而分别导致的 ^{13}C 分辨参数,对 C_3 植物而言, a 和 b 的值分别为 4.4‰和 27.0‰^[31]。

由公式(3)可见,植物叶片的 p_i/p_a 越大, $\delta^{13}\text{C}$ 值越小。 p_i/p_a 是气孔导度和作用于光合作用的 Rubisco 等两种限制因素的相对测度^[32]。因为 CO_2 的质量大于空气质量,其扩散速率相对小于大气的扩散速率,所以如果仅考虑气孔导度对 p_i/p_a 的影响,那么气孔导度越大, CO_2 和大气扩散速率的差异越小,胞间 CO_2 浓度与大气 CO_2 浓度的差异也随之减小, p_i/p_a 越大;反之,气孔导度越小,则 p_i/p_a 越小。也就是说,叶片气孔导度与 p_i/p_a 之间存在正相关关系,由公式(3)可知,气孔导度与 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间存在负相关关系。

由于海拔变化导致了多种对气孔导度有影响的环境因子的变化,因此,气孔导度也表现出随海拔变化而变化的特征。Vitousek 等^[16]在夏威夷对 *Metrosideros polymorpha* 的研究发现野外条件下气孔导度随海拔的升高而降低。但 Friend 等^[6]在苏格兰对 *Vaccinium myrtillus* 和 *Nardus stricta* 两种植物两年的野外测定却表明野外条件下气孔导度随海拔的升高而增加。由此可见,野外条件下气孔导度的海拔响应受多种环境因子的综合影响,与具体研究地点的环境条件密切相关,没有统一的变化规律。因此,气孔导度虽然是影响高山植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 海拔响应的主要因素,但不是唯一的因素,它的影响效果因具体的研究地点而异。

4.2 叶片羧化效率

由于 p_i/p_a 受气孔导度和 Rubisco 的双重影响^[32],因此与受 Rubisco 活性及活化 Rubisco 量限制的羧化效率(以光合 CO_2 响应曲线的初始斜率表示)具有密切的相关关系。在气孔导度随海拔变化不大的情况下^[33],植物叶片羧化效率高则导致较低的 p_i/p_a ,从而导致其具有较高的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。

植物叶片羧化效率的海拔响应已有许多研究,Körner 和 Diemer^[33]比较了分布于不同海拔高度的 8 科 13 属 27 种草本植物野外条件下的光合 CO_2 响应曲线,结果表明集中分布于高海拔植物的羧化效率明显大于集中分布于低海拔植物,*Ranunculus* 属

高海拔种群的初始斜率甚至大于低海拔种群 40% 以上。而分布于高海拔的随遇植物(ubiquists)(指在低海拔也有分布的植物)的响应曲线没有表现出大于同属的其它集中分布于低海拔的植物的初始斜率,也就是说二者之间羧化效率没有明显差异。Körner 和 Diemer^[34]进一步的研究还表明即使在长期高浓度的 CO₂ 条件下,典型的高海拔植物仍然保持较大的羧化效率。这一结果被作为解释高海拔植物叶片具有较高 $\delta^{13}\text{C}$ 值的因子之一^[10]。与羧化速率相比,由于野外测定时受诸多因素的瞬时影响,短期测定的光合速率并不能完全反映植物本身长期吸收和固定大气 CO₂ 的特征,这一原因在一定程度上造成了野外条件下测定的光合速率随海拔变化的趋势更为多样化。虽然有结果表明光合速率随海拔的升高而增加^[6],但也有结果表明光合速率没有明显的变化^[5],或者是高海拔种群的光合速率低于低海拔种群^[9]。综上所述,一般情况下植物叶片的羧化效率比野外条件下测定的光合速率能更好地用于解释高山植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的海拔响应机理。尽管如此,由于也有研究表明高海拔植物具有较高的气孔导度^[6],此时即使高海拔植物具有较大的羧化速率也未必能够导致 p_i/p_a 的降低,在这种情况下,就不能用羧化效率对高山植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的海拔响应进行合理的解释,可见羧化效率并不是影响这一响应的唯一因素。

4.3 叶片氮含量

植物叶片的氮含量通过影响叶片吸收和固定大气 CO₂ 的能力,进而影响 p_i/p_a ,最终对其 $\delta^{13}\text{C}$ 值产生作用。对 C₃ 植物而言,一般情况下叶片中的大多数氮存在于 Rubisco、叶绿体及其他与碳同化有关的生物化学结构中^[35,36],因此,叶片的氮含量与羧化效率和光合能力(饱和光和大气环境 CO₂ 浓度条件下的最大净光合速率)之间存在正相关关系,从而与植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值也存在正相关关系。但也有研究表明,与大多数植物不同,有些植物,如 *Citrus limon* 和 *C. paradisi* 等叶片中用于碳同化过程的氮占叶片总氮的比例较小,而大部分氮存在于其他蛋白和结构组分当中^[37,38],也就是说这部分植物具有较小的光合氮利用效率(photosynthetic nitrogen-use efficiency PNUE,单位叶片氮的光合能力)。由此可见,同时考虑植物叶片氮含量及其光合氮利用效率才能比较准确地反映植物叶片的氮含量与吸收和固定大气 CO₂ 的能力之间的关系^[39],从而更能准确地反映植物叶片氮含量与其 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间的相互关系。

植物叶片氮含量的海拔响应有两种表示方式,一种为单位面积的氮含量的海拔响应,另一种为单位干重的氮含量的海拔响应。已有的研究结果表明,虽然高海拔区由于环境条件的影响致使土壤氮的可获得性较低,但树木、灌木和草本等多种生活型植物的基于面积的叶片氮含量几乎都随着海拔的升高而增加,并且与其叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随海拔的变化趋势呈现出明显的正相关关系^[5,6,8~10,14,16,40]。虽然上述现象在个别地区可部分归因于高海拔区来自大气的氮沉降较多^[40],但它不足以解释在世界许多地区都存在的相似现象。这种现象的解释目前主要存在以下观点,一种为单个叶片的氮含量不随海拔的变化而变化,只是因为单个植物叶片的面积随海拔的升高而降低,所以单位面积的氮含量随海拔的升高而增加^[41];另一种观点是高海拔植物对其生存环境的进化适应而使更多的氮分配到叶片的光合器官内,所以叶片氮含量相对较大^[17]。基于叶片干重的氮含量的海拔响应趋势不尽一致,有些研究对象的氮含量随海拔的升高而明显降低^[5,16];有些变化不明显^[9];有些是随海拔的升高先降低然后又升高^[8,14]。Morecroft 等^[14]将基于叶片干重的氮含量随海拔升高而增加归因于高海拔植物叶片受低温和生长季较短的影响而导致的生物量的降低。植物叶片光合氮利用效率的海拔响应一般表现为随着海拔升高而减小的特征^[8,16,33],但也有个别研究表明受海拔变化的影响不大^[42]。综上所述,在考虑植物叶片氮含量对其 $\delta^{13}\text{C}$ 值海拔响应的影响时,应分析不同海拔植物叶片的氮含量和光合氮利用率的相对大小。有些植物叶片虽然氮含量高,但如果光合氮利用率较低,则其吸收和固定大气 CO₂ 的能力也不一定高,从而有可能降低其 $\delta^{13}\text{C}$ 值。由于高海拔植物基于面积的氮含量一般远大于低海拔植物,其对植物吸收和固定大气 CO₂ 能力的相对影响超过了相对较低的光合氮利用效率,所以多数情况下,如果仅考虑基于面积的叶片氮含量与 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间的关系,则高海拔植物单位叶片应该具有较高的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,也就是说两者之间存在一定的正相关关系。

4.4 叶片叶肉细胞导度

植物叶片的叶肉细胞导度指叶片内部的 CO₂ 扩散能力,即 CO₂ 由气孔下腔到 Rubisco 羧化位点之间的扩散能力,主要包括由气孔下腔到叶肉细胞壁的气相扩散导度和由叶肉细胞壁到羧化位点的液相扩散导度^[37]。

植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与胞间 CO₂ 分压和大气 CO₂ 分压比值(p_i/p_a)关系的简单理论模型,即公式(3),基于 Rubisco 羧化位点的 CO₂ 分压(p_c)等于胞间 CO₂ 分压(p_i)的假设^[31],即该模型没有考虑叶肉细胞导度,而是假设叶肉细胞导度为无穷大^[43]。然而,已有的一些研究表明,上述假设是不合适的,特别是对于气孔下生的(hypostomatous)植物而言^[37,43~46]。Epron 等^[49]针对一些乔木物种的研究结果表明,羧化位点的 CO₂ 分压能够降到胞间 CO₂ 分压的 60%。因此,有研究认为 p_c/p_a 代替 p_i/p_a 更能精确地表示两者之间的关系^[9]。

在对高山植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值海拔响应机理的解释中,虽然大多数可以利用公式 3 得到比较好的效果,但也有研究认为该公式并不完全适合,从而认为叶肉细胞导度的变化是导致植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值海拔响应的主要影响因素^[16]。Kogami 等^[9]对不同海拔 *Polygonum cuspidatum* 的叶片结构、 $\delta^{13}\text{C}$ 和 CO₂ 传输导度的研究显示,生长在海拔 2500 m 的植物叶片的叶肉细胞导度明显小于生长在海拔 10 m 的植物(前者仅为后者的 40%左右),可以比较理想地用以解释高海拔植物叶片较大的 $\delta^{13}\text{C}$ 值(前者为

-26.24‰,后者为-29.91‰)。相关研究将高海拔植物叶片较小的叶肉细胞导度主要归因于其单位面积的质量(LMA)较大,即叶片厚度较大,所以其叶肉细胞导度较小,从而导致 p_c/p_a 较低, $\delta^{13}\text{C}$ 值较高^[9,16]。事实上,对于大多数植物物种而言,分布于高海拔的种群确实具有相对较厚的叶片,但较厚的叶片未必具有较小的叶肉细胞导度。Syvertsen 等^[47]对葡萄、柠檬、桃树等植物叶肉细胞导度的测定表明较厚的叶片具有较小的叶肉细胞导度,Evans 等^[48]对烟草的研究则显示叶肉细胞导度的减少与叶片厚度没有相关性,而 Lauteri 等^[49]对生活在不同环境条件下栗树的研究结果更是显示较厚的叶片反而具有较高的叶肉细胞导度。由此可见,叶肉细胞导度除了受叶片厚度影响外,还可能与叶片的内部结构及其生存环境等因素有关。

由于影响叶肉细胞导度的因素较多,因此它的海拔变化也会因研究物种和地区的不同而有所不同,也就是说两者之间没有完全统一的关系。此外,虽然理论上叶肉细胞导度与叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间存在负相关关系,但也有研究表明^[7],生活在相似海拔条件下的同一功能类型(常绿、落叶、一年生等)的植物,叶肉细胞导度较大的物种却具有较高的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值。综上可见,虽然叶肉细胞导度是影响叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的重要因子,但它并不足以单独用来解释高山植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的海拔响应机理。

5 结论

虽然不同生活型的高山植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随海拔的变异程度不同,但一般都表现出随海拔升高而增加的特征。高山植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的海拔响应特征是随海拔变化而变化的众多环境因子和生物因子的综合作用的结果。主要环境因子中,除不同海拔大气碳同位素的组成是直接影响外,其他环境因子,如大气温度、气压、湿度和土壤水分可获得性等都是通过影响叶片的生理生态特征,特别是气孔导度,而间接影响叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。虽然间接环境因子,特别是大气温度和气压,随海拔的变化规律比较明确,但其对植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的作用机制比较复杂,目前还存在一定的不确定性。主要生物因子中,虽然气孔导度和叶肉细胞导度与 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间存在负相关关系,羧化效率与 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间存在正相关关系,但由于各生物因子的海拔响应没有统一的规律,因此任何单一因子的变化都不足以阐明高山植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的海拔响应机理。虽然多数情况下高山植物叶片基于面积的氮含量的海拔响应规律比较一致,但基于重量的氮含量的海拔响应没有统一的规律,而且其光合氮利用效率的海拔变异也比较复杂,因此,叶片氮含量也不能完全解释高山植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的海拔响应机理。

综上所述,虽然高山植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值存在相对一致的海拔响应特征,但其受环境因子和生物因子影响的机理仍然存在一定的不确定性,需要进一步开展深入的研究工作。

References:

- [1] Couëteux M M, Bottner P, Anderson J M, et al. Decomposition of ^{13}C -labelled standard plant material in a latitudinal transect of European coniferous forests: Differential impact of climate on the decomposition of soil organic matter compartments. *Biogeochemistry*, 2001, **54**:147~170.
- [2] Keeling C D. The concentration and isotopic abundances of carbon dioxide in the atmosphere. *Tellus*, 1960, **12**:200~203.
- [3] Keeling C D. A mechanism for cyclic enrichment of carbon-12 by terrestrial plants. *Geochimica Cosmochim Acta*, 1961, **24**:299~313.
- [4] Mook W G. ^{13}C in atmospheric CO_2 . *Netherlands Journal of Sea Research*, 1986, **20**:211~223.
- [5] Cordell S, Goldstein G, Meinzer F C, et al. Allocation of nitrogen and carbon in leaves of *Metrosideros polymorpha* regulates carboxylation capacity and ^{13}C along an altitudinal gradient. *Functional Ecology*, 1999, **13**:811~818.
- [6] Friend A D, Woodward F I, Switsur V R. Field measurements of photosynthesis, stomatal conductance, leaf nitrogen and ^{13}C along altitudinal gradients in Scotland. *Functional Ecology*, 1989, **3**:117~122.
- [7] Hanba Y T, Miyazama S I, Terashima I. The influence of leaf thickness on the CO_2 transfer conductance and leaf stable carbon isotope ratio for some evergreen tree species in Japanese warm temperate forests. *Functional Ecology*, 1999, **13**:632~639.
- [8] Hikosaka K, Nagamatsu D, Ishii H S, et al. Photosynthesis-nitrogen relationships in species at different altitudes on Mount Kinabalu, Malaysia. *Ecological Research*, 2002, **17**:305~313.
- [9] Kogami H, Hanba Y T, Kibe T, et al. CO_2 transfer conductance, leaf structure and carbon isotope composition of *Polygonum cuspidatum* leaves from low and high altitudes. *Plant, Cell and Environment*, 2001, **24**:529~538.
- [10] Körner C, Farquhar G D, Roksandic Z. A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude. *Oecologia*, 1988, **74**:623~632.
- [11] Körner C, Farquhar G D, Wong S C. Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends. *Oecologia*, 1991, **88**:30~40.
- [12] Meinzer F C, Rundel P W, Goldstein G, et al. Carbon isotope composition in relation to leaf gas exchange and environmental conditions in Hawaiian *Metrosideros polymorpha* populations. *Oecologia*, 1992, **91**:305~311.
- [13] Morecroft M D, Woodward F I. Experimental investigation on the environmental determination of ^{13}C at different altitudes. *Journal of Experimental Botany*, 1990, **41**:1303~1308.
- [14] Morecroft M D, Woodward F I, Marrs R H. Altitudinal trends in leaf nutrient contents, leaf size and ^{13}C of *Alchemilla alpina*. *Functional Ecology*, 1992, **6**:730~740.
- [15] Sakata T, Yokoi Y. Analysis of the O_2 dependency in leaf-level photosynthesis of two *Reynoutria japonica* populations growing at different altitudes. *Plant, Cell and Environment*, 2002, **25**:65~74.
- [16] Vitousek P M, Field C B, Matson P A. Variation in foliar ^{13}C in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*: A case of internal resistance? *Oecologia*, 1990, **84**:362~370.
- [17] Woodward F I. Ecophysiological studies on the shrub *Vaccinium myrtillus* L. taken from a wide altitudinal range. *Oecologia*, 1986, **70**:

580~586.

- [18] Friend A D, Woodward F I. Evolutionary and ecophysiological responses of mountain plants to the growing season environment. *Advances in Ecological Research*, 1990, **20**:59~124.
- [19] Craig H. Isotopic standards for carbon and oxygen correlation factors for mass spectrometric analysis of carbon dioxide. *Deochimica et Cosmochimica Acta*, 1957, **12**:133~149.
- [20] Kelly C K, Woodward F I. Ecological correlates of carbon isotope composition of leaves: A comparative analysis testing for the effects of temperature, CO₂ and O₂ partial pressures and taxonomic relatedness on ¹³C. *Journal of Ecology*, 1995, **83**:509~515.
- [21] Troughton J H, Card K A, Hendy C H. Photosynthetic pathways and carbon isotope discrimination by plants. *Carnegie Institute Washington Yearbook*, 1974, **73**:768~780.
- [22] Fraser P J, Pearman G I, Hydson P. The global distribution of atmospheric carbon dioxide; 2. A review of provisional background observations. 1978~1980. *Journal of Geophysics Research*, 1983, **88**:3591~3598.
- [23] Mook W G, Koopmans M, Carter A F, *et al.* Seasonal, latitudinal and secular variation in the abundance and isotopic ratios of atmospheric carbon dioxide 1. Results from land stations. *Journal of Geophysics Research*, 1983, **88**:10915~10933.
- [24] Levin I. *Atmosphärisches CO₂. Quellen und Senken auf dem europäischen Kontinent*. Ph.D Theses, Heidelberg, 1984.
- [25] Gale J. Availability of carbon dioxide for photosynthesis at high altitudes: theoretical considerations. *Ecology*, 1973, **53**:594~597.
- [26] Woodward F I, Bazzaz F A. The response of stomatal density to CO₂ partial pressure. *Journal of Experimental Botany*, 1988, **39**:1771~178.
- [27] Farquhar G D, Sharley T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, **33**:317~345.
- [28] Wong S C, Dunin F X. Photosynthesis and transpiration of trees in a Eucalypt forest stand; CO₂, light and humidity responses. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1987, **14**:619~632.
- [29] Körner C. CO₂ exchange in alpine sedge *Carex curvula* as influenced by canopy structure, light and temperature. *Oecologia*, 1982, **53**:98~104.
- [30] Milburn J A. *Water flow in plants*. London: Logman, 1979.
- [31] 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. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1982, **9**:121~137.
- [32] von Caemmerer S, Farquhar G D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and gas exchange of leaves. *Planta*, 1981, **153**:376~387.
- [33] Körner C, Diemer M. *In situ* photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. *Functional Ecology*, 1987, **1**:179~194.
- [34] Körner C, Diemer M. Evidence that plants from high altitudes retain their greater photosynthetic efficiency under elevated CO₂. *Functional Ecology*, 1994, **8**:58~68.
- [35] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. Leaf life-span as a determinant of leaf structure and function among 23 tree species in Amazonian forest communities. *Oecologia*, 1991, **86**:16~24.
- [36] Reich P B, Kloeppel B D, Ellsworth D S, *et al.* Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. *Oecologia*, 1995, **104**:24~30.
- [37] Llyod J, Syvertsen J P, Kriedemann P E, *et al.* Low conductances for CO₂ diffusion from stomata to the sites of carboxylation in leaves of woody species. *Plant, Cell and Environment*, 1992, **15**:873~899.
- [38] Poorter H, Evans J R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*, 1998, **166**:26~37.
- [39] Kouki H, Dai N, Hiroshi S I, *et al.* Photosynthesis-nitrogen relationship in species at different altitudes on Mount Kinabalu, Malaysia. *Ecological Research*, 2002, **17**:305~313.
- [40] Körner C. The nutritional status of plants from high altitudes; A worldwide comparison. *Oecologia*, 1989, **81**:379~391.
- [41] Cordell S, Goldstein G, Mueller-Dombois D, *et al.* Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient; the role of phenotypic plasticity. *Oecologia*, 1998, **113**:118~196.
- [42] Terashima I, Masuzawa T, Ohba H. Photosynthetic characteristics of a giant alpine plant, *Rheum nobile* Hook. F. et Thomas. and of some other alpine species measured at 4300 m, in the Eastern Himalaya, Nepal. *Oecologia*, 1993, **95**:194~201.
- [43] Epron D, Godard D, Cornic G, *et al.* Limitation of net CO₂ assimilation rate by internal resistances to CO₂ transfer in the leaves of two tree species (*Fagus sylvatica* L. & *Castanea sativa* Mill). *Plant, Cell and Environment*, 1995, **18**:43~51.
- [44] Harley PC, Loreto F, Di Marco G, *et al.* Theoretical considerations when estimating the mesophyll conductance to CO₂ flux by analysis of the response of photosynthesis to CO₂. *Plant Physiology*, 1992, **98**:1429~1436.
- [45] Loreto F, Harley P C, Di Marco G, *et al.* Estimation of mesophyll conductance to CO₂ flux by three different methods. *Plant Physiology*, 1992, **98**:1437~1443.
- [46] von Caemmerer S, Evans J R. Determination of the average partial pressure of CO₂ in chloroplasts from leaves of several CO₂ plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1991, **18**:287~305.
- [47] Syvertsen J P, Lloyd J, McConchie C, *et al.* On the relationship between leaf anatomy and CO₂ diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves. *Plant, Cell and Environment*, 1995, **18**:149~157.
- [48] Evans J R, von Caemmerer S, Setchell B A, *et al.* The relationship between CO₂ transfer conductance and leaf anatomy in transgenic tobacco with reduced content of Rubisco. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1994, **21**:475~495.
- [49] Lauteri M, Scartazza A, Ouido M C, *et al.* Genetic variation in photosynthetic capacity, carbon isotope discrimination and mesophyll conductance in provenances of *Castanea sativa* adapted to different environments. *Functional Ecology*, 1997, **11**:675~683.