

色季拉山林线不同生活型植物稳定碳同位素组成特征

李明财^{1,2}, 罗天祥^{2,*}, 孔高强², 郭 军¹

(1. 天津市气候中心, 天津 300074; 2. 中国科学院青藏高原研究所, 北京 100085)

摘要:通过测定青藏高原东南部色季拉山林线处典型冷湿气候条件下植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值, 从物种、生活型(常绿乔木、常绿灌木、落叶灌木及草本)两个水平研究该地区植物的水分利用策略是否存在明显的分异, 进一步验证生活型能否用来划分林线地区极端环境条件下生理学特征(碳-水平衡)类似的不同植物类群。结果表明, 所测定的隶属于 18 科、28 属的 31 种植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值介于 -30.24‰ 和 -25.39‰ 之间, 平均值为 -27.68‰ , 表明色季拉山研究区内植物的碳固定均通过 C_3 光合作用途径实现, 没在 C_4 植物的分布。常绿灌木黄杯杜鹃与海绵杜鹃 $\delta^{13}\text{C}$ 值无显著性差异 ($P > 0.05$), 落叶灌木西南桦、山生柳以及冰川茶藨子也无显著性差异 ($P > 0.05$)。相反, 不同生活型植物之间叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异显著 ($P < 0.01$), 为常绿乔木(冷杉) (-27.27‰) $>$ 常绿灌木 (-27.56‰) $>$ 落叶灌木 (-27.93‰) = 草本 (-27.91‰)。本研究结果表明在色季拉山高山林线地带, 尽管水分相对充足, 但不同生活型植被之间存在明显不同的稳定碳同位素分馏。同一生活型的叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值无显著差异, 而不同生活型植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异显著, 说明植物水分利用策略的变化主要是由于生活型的变化引起的, 即不同生活型植物的叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值可综合反映不同功能类群植物的水分利用策略变化。

关键词:高山林线; 生活型; 功能群; 水分利用效率; 稳定碳同位素比值

文章编号: 1000-0933(2008)07-3160-08 中图分类号: Q948.1 文献标识码: A

Characteristics of stable carbon isotope compositions of different life form species growing at the timberline in Sergyemla Mountain

LI Ming-Cai^{1,2}, LUO Tian-Xiang^{2,*}, KONG Gao-Qiang², GUO Jun¹

1 Tianjin Climate Center, Tianjin 300074, China

2 Institute of Tibetan Plateau Research, CAS, Beijing 100085, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(7): 3160 ~ 3167.

Abstract: Water availability is not generally considered the most limiting resource at high elevations, especially at timberline area due to the higher soil water content and more abundant precipitation, which may result in no difference in leaf $\delta^{13}\text{C}$ among plants. Variations in leaf $\delta^{13}\text{C}$ in conifer, evergreen and deciduous shrubs and forbs were studied at the timberline in Sergyemla mountain, on the south-eastern edge of the Tibetan Plateau. We aimed at investigating the water use strategy at both plant species and life-form (tree, shrub or forb) levels to determine if life form could be used to group plants with similar physiological characteristics, e. g. the balance between CO_2 and water fluxes under extremely

基金项目:国家重点基础研究发展计划“973”资助项目(2005CB422005); 国家自然科学基金资助项目(40671069); 美国林业局国际合作资助项目(05-IC-11242343-064)

收稿日期:2007-12-13; **修订日期:**2008-04-22

作者简介:李明财(1976~), 男, 吉林抚松人, 博士, 主要从事同位素生态学研究. E-mail: Mingcai3394@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: luotx@itpcas.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by the National Key Projects for Basic Research of China (No. 2005CB422005), the National Natural Science Foundation of China (No. 40671069), and the International Cooperation Project of the USDA Forest Service Northern Global Change Program (No. 05-IC-112424-064)

Received date: 2007-12-13; **Accepted date:** 2008-04-22

Biography: LI Ming-Cai, Ph. D., mainly engaged in stable isotope ecology. E-mail: Mingcai3394@163.com

environmental conditions. The results suggested that the $\delta^{13}\text{C}$ values of 31 species belonging to 18 families and 28 genera ranged from -30.24‰ to -25.39‰ , with a mean of -27.68‰ , showing that all species perform photosynthesis through the C_3 pathway. At the species level, no significant differences in $\delta^{13}\text{C}$ values were found in evergreen shrubs (*Rhododendron wardii*, *R. pingianum*) or deciduous shrubs (*Sorbus rehderiana*, *Salix oritrepha* and *Ribes glaciale*) ($P > 0.05$). However, life form-specific difference in $\delta^{13}\text{C}$ values was highly significant ($P < 0.001$), with the sequence of evergreen trees (-27.27‰) $>$ evergreen shrubs (-27.56‰) $>$ deciduous shrubs (-27.93‰) and forbs (-27.91‰). The results indicated that although soil water availability is high at the timberline, significant differences in isotope fractionation occur in individuals, suggesting different water use efficiency (WUE). There is no difference in $\delta^{13}\text{C}$ in plants with the same life forms but a significant difference between different life forms, suggesting that the variation of WUE is dependent on life form. The $\delta^{13}\text{C}$ values of different life forms could be an integrated indicator of changes in water use strategy among functional groups at the timberline.

Key Words: alpine timberline; life form; functional group; WUE; $\delta^{13}\text{C}$

在当前全球变化的大背景下,植物对气候变化(温度、降水或 CO_2 浓度变化)的响应不是以群落或者生物群的形式做出集中的反应,相反,每个物种对温、湿度变化或外界的干扰存在不同的敏感性,因而做出不同的响应^[1,2]。然而在全球循环模型中(GCMs)不可能包含每个物种的详细信息,仅仅包含了比如生物群的分布等植被最基本信息。而另有一些模型根据植物个体生理特征及可利用资源成功预测种群组成,但是由于个体物种的复杂性限制了这些模型的应用尺度^[2]。为了把植物对全球变化的响应扩展到更高尺度,前人提出并应用了植物功能型的概念^[3,4],认为在全球变化研究中可以用功能型来代替具体的植物种^[5]。目前根据植物的生活型(比如乔、灌、草)来划分植物功能群是最直接的方法,已经被广泛接受和使用。因为生活型很易鉴别,同时相同生活型植被形态特征对外界环境变化及一些重要的生态学过程有类似的响应模式^[6~8],被用于区分全球的大部分生物群系^[3,4]。对于功能群分析的一个重要目标就是预测植被对未来气候变化的响应,而不是研究每个物种或个体的具体信息^[8,9]。比如,Buchmann 等^[10]应用 ^{15}N 标记证实在云杉林中,欧洲云杉林下层的草本植物在吸收氮元素时最有竞争力,灌木其次,乔木最低。在诸多生态系统中,应用不同生活型来划分的植物功能群能反映出植物的生理生态学特性,比如气孔导度,水分利用效率,而植物稳定碳同位素比值($\delta^{13}\text{C}$)被认为是反映植物生理生态学特性的很好的指标^[8,11~16]。

最近几十年来,利用植物稳定碳同位素组成来研究植物光合型及植物水分利用效率一直引起科学家的极大兴趣,在生态学和全球变化研究中得到广泛的应用^[8,17,18]。由于不同光合类型的存在,植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值存在明显差异, C_4 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值在 $-6\text{‰} \sim -19\text{‰}$ 之间,平均值 -12.5‰ ,而 C_3 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值介于 $-34\text{‰} \sim -22\text{‰}$ 之间,平均为 -27‰ ^[19,20],已被广泛用于植物光合型的鉴定^[11~13]。植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值包含了碳同化过程中胞间 CO_2 与大气 CO_2 浓度比率(C_i/C_a)的综合情况,反映了同化速率与气孔导度之间的平衡,可综合反映植物长期的水分利用效率以及光合有关的多种相关生理生态学特性^[14~16]。国外对不同生活型及功能型植物之间稳定碳同位素组成及水分利用效率进行了大量的研究^[21~24],而国内由于植物稳定碳同位素研究起步较晚,对不同生活型植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值研究还较少^[8,25,26]。色季拉山林线作为青藏高原上独特的自然景观,是世界上海拔最高的林线之一,对全球变化极为敏感,是研究植物对环境变化响应以及植物结构和功能适应性特征的理想区域。色季拉山地处高海拔,温度较低,而降水相对充足,形成典型的寒冷半湿润气候。在色季拉山林线最上方,树木突然在林线位置停止上升,取而代之的为灌丛或草甸,成为一条划分森林与灌丛或草地的明显界线,树线(Treeline)与林线(Timberline)几乎是一致的,从而为研究极端环境条件下不同生活型植物的生理生态学特性提供有利条件。本研究通过测定色季拉山林线处不同生活型常见种及建群种植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值,确定该区植物的光合型特征,另外在物种及生活型两个水平上研究该地区植物的水分利用策略是否存在明显的分异,检验依据生活型来划分的不同功能型植被对高山寒带林线地区外界环境是否存在类似的生理生态学响应。

1 材料与方法

1.1 研究地区概况

研究区设在青藏高原东南部林芝地区色齐拉山口(29°36'N, 94°36'E), 海拔 4 380 m。该区属高山寒带半湿润区, 年平均气温 -0.73 °C, 最高月(7 月)平均气温 9.23 °C, 最低月(1 月)平均气温 -13.98 °C, 近 10a 极端最低气温 -31.6 °C, 极端最高气温 24.0 °C。年均降水量 1 134.1 mm, 蒸发量 544.0 mm, 相对湿度 78.83%。6~9 月份为雨季, 占全年降水的 75%~82%, 其中 8 月降雨最多, 平均为 294.2 mm。土壤为酸性棕壤(pH = 5.5), 土壤含水率为 39.1%。土壤氮、磷和碳含量分别为 6.5、0.8 和 63.3 mg·g⁻¹。研究区内乔木建群种为急尖长苞冷杉(*Abies georgei*), 常绿灌木主要为海绵杜鹃(*Rhododendron pingianum*)、黄杯杜鹃(*Rhododendron wardii*), 落叶灌木主要为山生柳(*Salix oritrepha*)、冰川茶藨子(*Ribes glaciale*)和西南花楸(*Sorbus rehderiana*)。

1.2 样品的采集

于 2005 年 8 月初植物新生叶片充分展开后, 对色齐拉山口阴坡冷杉林线处的不同植物种进行调查取样。设 3 个取样点, 海拔分别为 4 170、4 280 m 和 4 370 m。在每个取样点内, 分不同物种进行取样, 包括: 乔木急尖长苞冷杉, 常绿灌木黄杯杜鹃、海绵杜鹃, 落叶灌木山生柳、西南花楸和冰川茶藨子, 草本植物包括隶属于 13 科、23 属的 25 种高山草甸植物(表 1)。常绿乔木分冠层上、中、下 3 层取样, 灌木分上、下两层取样, 草本取地上部分叶片。冷杉收集不同冠层高度的 0~5a 叶, 常绿灌木收集上、下层的 0~2a 叶, 而落叶灌木收集当年完全展开的叶片。在每个样点, 乔木取 3 株样木, 保证每个样品有 3 个重复, 灌木取 2~3 个样株, 而草本按物种采集尽可能多的样品。样品采集后于当日放到微波炉中杀青 1min, 之后在实验室中于 70°C 恒温箱中烘 24~48h 至恒重, 用粉碎机粉碎, 过 80 目筛装入密封袋中备用。

1.3 样品的稳定碳同位素分析

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用质谱仪(Finnigan MAT Delta^{PLUS} XP, USA)测定植物样品的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。以 PDB(Pee Dee Belemnite)^[27] 为标准, 根据下面公式进行计算:

$$\delta^{13}\text{C} = [({}^{13}\text{C} / {}^{12}\text{C})_{\text{s}} / ({}^{13}\text{C} / {}^{12}\text{C})_{\text{sta}} - 1] \times 1000$$

(${}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$)_s 和 (${}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$)_{sta} 分别是测试植物样品和 PDB 标样的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。系统误差不超过 $\pm 0.2\text{‰}$ 。

1.4 数据分析

数据以 SPSS10.0 进行统计分析, 以 Mean $\pm$ SD 表示。不同物种之间 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异用独立样本 *T* 检验(Independent-Samples *T* test)或单因素方差分析(One-way ANOVA)进行检验, 而不同生活型植物叶片之间差异用单因素方差分析(One-way ANOVA)进行检验。

2 结果

2.1 叶片稳定碳同位素比值及光合途径

表 1 所列是研究区所采集的隶属于 18 科、28 属的 31 种植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。结果表明, 所测定的 31 种植物所有叶片样品的 $\delta^{13}\text{C}$ 值介于 -30.24‰ 和 -25.39‰ 之间, 平均值为 -27.68‰, 处于 C₃ 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值分布范围之内, 说明在色齐拉山林线附近主要建群种和常见种碳固定是通过 C₃ 光合作用途径来实现, 没有发现 CAM 和 C₄ 植物。

2.2 同一生活型不同物种间的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异

由于树高及叶龄对 $\delta^{13}\text{C}$ 值有明显影响, 为了排除植物高度及叶龄对 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响, 本研究中对常绿植物只分析当年叶, 而且将不同取样高度叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值放到一起分析。首先对同一生活型不同植物种 $\delta^{13}\text{C}$ 值进行了对比分析, 结果表明: 常绿灌木不同物种黄杯杜鹃与海绵杜鹃 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间没有显著性差异($P > 0.05$)(图 1A), 而且落叶灌木西南花楸、山生柳以及冰川茶藨子 $\delta^{13}\text{C}$ 值也没有显著性差异($P > 0.05$)(图 1B)。所采集的 25 种草本植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化较大, 分布范围为 -30.24‰ ~ -26.37‰(图 1C)。

表 1 青藏高原东南部色季拉山林线物种的稳定碳同位素比值

Table 1 Stable carbon isotope values of plant species growing at timberline in Sergyemla mountain, south-eastern Tibetan Plateau

科名 Family	种名 Species	生活型 Life forms	$\delta^{13}\text{C}$ 值 $\delta^{13}\text{C}$ value	样本数 Sample size	光合型 Photosynthetic pathways
松科 Pinaceae	急尖长苞冷杉 <i>Abies georgei</i>	Evergreen tree	-27.27 ± 1.08	27	C_3
石南科 Ericaceae	黄杯杜鹃 <i>Rhododendron wardii</i>	Evergreen shrub	-27.51 ± 0.63	18	C_3
石南科 Ericaceae	海绵杜鹃 <i>Rhododendron pingianum</i>	Evergreen shrub	-27.60 ± 1.31	18	C_3
蔷薇科 Rosaceae	西南花楸 <i>Sorbus rehderiana</i>	Deciduous shrub	-27.92 ± 0.69	9	C_3
杨柳科 Salicaceae	山生柳 <i>Salix oritrepha</i>	Deciduous shrub	-27.82 ± 0.43	6	C_3
虎耳草科 Saxifragaceae	冰川茶藨子 <i>Ribes glaciale</i>	Deciduous shrub	-27.99 ± 0.50	6	C_3
菊科 Compositae	乳白香青 <i>Anaphalis lactea</i>	Perennial forb	-28.96 ± 0.05	3	C_3
菊科 Compositae	萎软紫菀 <i>Aster flaccidus</i>	Perennial forb	-28.59 ± 0.33	2	C_3
菊科 Compositae	喜马拉雅垂头菊 <i>Cremanthodium decaisnei</i>	Perennial forb	-27.14	1	C_3
菊科 Compositae	矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	Perennial forb	-27.90 ± 0.28	2	C_3
菊科 Compositae	蹄叶橐吾 <i>Ligularia fischeri</i>	Perennial forb	-27.82 ± 0.81	3	C_3
菊科 Compositae	青藏风毛菊 <i>Saussurea haoi</i>	Perennial forb	-26.99	1	C_3
菊科 Compositae	藏蒲公英 <i>Taraxacum tibetanum</i>	Perennial forb	-27.86 ± 0.58	3	C_3
景天科 Crassulaceae	云南红景天 <i>Rhodiola yunnanensis</i>	Perennial forb	-26.71	1	C_3
莎草科 Cyperaceae	青藏薹草 <i>Carex moorcroftii</i>	Perennial sedge	-29.25 ± 0.26	2	C_3
莎草科 Cyperaceae	高山嵩草 <i>Kobresia pygmaea</i>	Perennial sedge	-28.37	1	C_3
川续断科 Dipsacaceae	白花刺参 <i>Morina nepalensis</i>	Perennial forb	-30.19	1	C_3
牻牛儿苗科 Geraniaceae	甘青老鹳草 <i>Geranium pylzowianum</i>	Perennial forb	-27.27	1	C_3
禾本科 Gramineae	紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	Perennial grass	-26.81 ± 0.25	2	C_3
罂粟科 Papaveraceae	全缘叶绿绒蒿 <i>Meconopsis integrifolia</i>	Annual forb	-28.09	1	C_3
蓼科 Polygonaceae	珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	Perennial forb	-26.87 ± 0.47	3	C_3
报春花科 Primulaceae	昌都点地梅 <i>Androsace bisulca</i>	Perennial forb	-27.71	1	C_3
毛茛科 Ranunculaceae	堆拉翠雀花 <i>Delphinium wardii</i>	Perennial forb	-28.15	1	C_3
蔷薇科 Rosaceae	西藏草莓 <i>Fragaria nubicola</i>	Perennial forb	-27.61 ± 0.54	3	C_3
蔷薇科 Rosaceae	西藏委陵菜 <i>illa xizangensis</i>	Perennial forb	-27.19 ± 0.13	2	C_3
蔷薇科 Rosaceae	粉枝莓 <i>Rubus biflorus</i>	Perennial forb	-28.03 ± 0.58	3	C_3
玄参科 Scrophulariaceae	毛盔马先蒿 <i>Pedicularis trichoglossa</i>	Perennial forb	-27.33 ± 0.43	2	C_3
玄参科 Scrophulariaceae	青藏马先蒿 <i>Pedicularis przewalskii</i>	Perennial forb	-29.14 ± 0.33	1	C_3
玄参科 Scrophulariaceae	头花马先蒿 <i>Pedicularis cephalantha</i>	Perennial forb	-27.89	1	C_3
玄参科 Scrophulariaceae	长果婆婆纳 <i>Veronica ciliata</i>	Perennial forb	-30.24	2	C_3
伞形科 Umbelliferae	青藏棱子芹 <i>Pleurospermum pulszkyi</i>	Perennial forb	-27.08	1	C_3

2.3 不同生活型之间的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异

方差分析结果表明,不同生活型之间叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值有明显的差异($P < 0.001$),排列顺序为:常绿乔木(-27.27‰) > 常绿灌木(-27.56‰) > 落叶灌木(-27.93‰) = 草本(-27.91‰)(图 2),基本上呈现出 $\delta^{13}\text{C}$ 值随乔、灌、草递减的趋势。急尖长苞冷杉显著高于常绿灌木($P < 0.05$)及落叶灌木和草本植物($P < 0.01$)。常绿灌木要显著高于落叶灌木和草本植物($P < 0.01$),而落叶灌木与草本植物之间没有显著性差异($P > 0.05$)。

3 讨论

3.1 研究区植物的光合特性

所测定的 31 种植物叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值表明,研究区采集到的植物种均为 C_3 植物,没有 C_4 和 CAM 植物分布,可能与青藏高原特殊的生长环境有关,尤其与极端低温有直接关系^[23]。 C_4 循环最大的特点就是能够有效地收集、利用 CO_2 和保持水分,特别是当 CO_2 浓度降低到 C_3 植物光合作用无法进行的时候, C_4 植物仍可有很高的光合

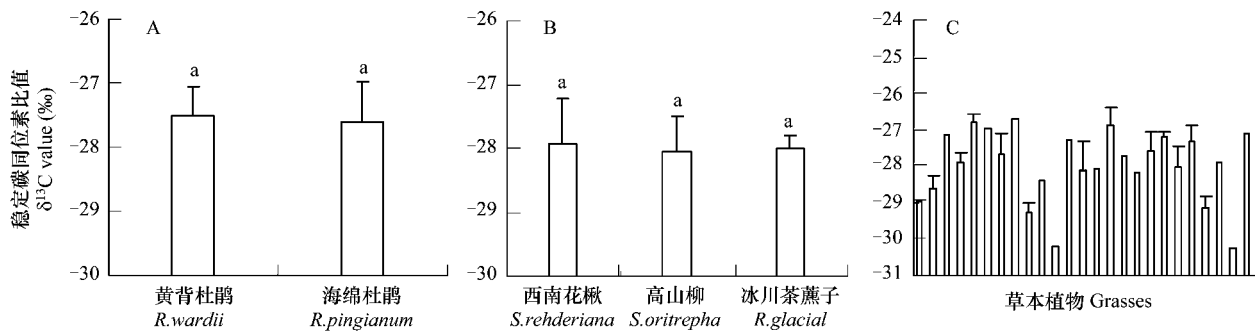


图1 常绿灌木 (A), 落叶灌木 (B) 和草本植物 (C) 物种水平上的稳定碳同位素比值差异

Fig. 1 Differences of $\delta^{13}\text{C}$ values at species level in evergreen shrubs (A), deciduous shrubs (B) and grasses (C)

不同小写字母表示有显著性差异; 由于样品数量限制没有对草本进行方差分析 Different letters indicate significant differences between species; One-way ANOVA analysis is not made in grasses due to rather limited samples

速率。 C_4 植物对高温有一定的适应性, C_4 植物光呼吸效率很低,植物光合呼吸所产生 CO_2 还可以部分的被 C_4 植物的羧化作用系统捕获和再利用,不会因光呼吸而损失大量的 CO_2 ,能适应高温及干旱环境。与 C_4 植物不同, C_3 植物光呼吸速率随温度升高成比例的增加,当温度升高到一定程度时,其速度高于光合速率,已固定的碳会通过光呼吸而大量损失,难以适应较高温环境。低温环境条件下, C_4 循环的优越性便显现不出来,特别是在极端低温环境条件下 C_4 循环将无法正常运转,而 C_3 植物则可以正常进行光合及呼吸作用。已有的大量研究表明温度决定 C_4 植物分布的关键性因子^[23,28,29]。唐海萍^[30]在研究东北样带 C_4 植物分布时发现 C_4 植物分布与温度正相关。本研究区内位于青藏高原东南部色齐拉山口,海拔超过 4 100 m,年平均气温 $-0.73\text{ }^\circ\text{C}$,最低月(1月份)平均气温 $-13.98\text{ }^\circ\text{C}$,最高月(7月份)平均气温 $9.23\text{ }^\circ\text{C}$,近 10a 极端最低气温 $-31.6\text{ }^\circ\text{C}$,不利于 C_4 植物生长。本研究区内没有 C_4 植物与本地的特定气候有关,是植物对青藏高原高寒地区长期低温的一种适应,极端的环境低温是限制该地区 C_4 植物分布的主要因素。

3.2 不同生活型植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与水分利用策略的变化

Kloppel 等^[11]曾认为,在高海拔地区由于水分相对充足,水分已经不是植物光合作用的主要限制因子,而较低的 CO_2 浓度及低温是限制植物生长和生存的主要瓶颈,所以高海拔地区不同植物(包括常绿及落叶植物)叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值应该没有显著性差异。本研究结果表明,尽管色齐拉山高山林线地带降雨量相对较多(年平均降雨量超过 1 000 mm),属于寒冷半湿润气候,不同植物之间表现出明显的 $\delta^{13}\text{C}$ 值分异,尤其在不同生活型之间差异显著,从常绿乔木、常绿灌木、落叶灌木到草本植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值是逐渐降低的。同一生活型的叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值无显著差异,而不同生活型植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异显著,说明植物水分利用策略的变化主要是由于生活型的变化引起的。本研究中 $\delta^{13}\text{C}$ 值的明显分异表明,在水分相对充足的高海拔林线地区不同生活型植物之间水分利用策略明显不同。James 等^[31]研究认为在高海拔林线地区是存在水分胁迫的。尽管在许多高山地区,降水似乎不会成为限制植物生长和生存的主要因子,但由于其所处的低温环境,限制了根系对土壤水分的吸收^[32~33]以及

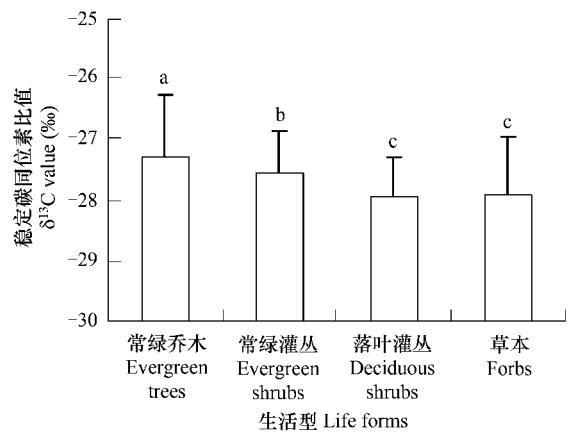


图2 不同生活型植物叶片的稳定碳同位素比值差异

Fig. 2 Differences of $\delta^{13}\text{C}$ values in plants with different life forms
不同小写字母表示有显著性差异 Different letters indicate significant differences between life forms

在树干的水分转输速率^[34],而且较低的蒸腾作用也降低了水分拉力,使叶片存在水分胁迫^[33],导致不同植物 $\delta^{13}\text{C}$ 之间存在差异。近年来,水分胁迫在林线地区对植物种,尤其是乔木物种的影响已经受到广泛关注,同时也得到了大量研究的证实^[33, 35~37]。林线地区乔木由于树高加上生长季低温使叶片水分供应受到影响,从而使乔木叶片气孔导度下降或者关闭以减少水分的散失,提高水分利用效率,从而使叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值明显高于其他生活型。相对于乔木,灌木及草本由于高度的下降降低了水分传输路径,使灌木及草本在水分的供应方面有相对的优势,可能是在林线以上地带灌木及草本植物能够很好地生长和繁殖,而乔木生长受限的一方面原因。对于不同生活型植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值及水分利用效率的比较研究已经有了许多报道,但多局限于不同叶寿命植物之间的比较。Ehleringer 和 Cooper^[38]发现不同寿命的植物水分利用效率不同,短寿命植物水分利用效率低于长寿命植物。Ehleringer^[39]研究表明,多年生植物与 1 年生植物相比具有较低的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,因此具有较高的水分利用效率。Lloyd 和 Farquhar^[40]应用模型预测了不同生活型植物之间存在显著的同位素分馏差异。Chen 等^[8]研究了内蒙古地区不同群落多种生活型植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值发现,不同生活型之间有显著性差异,与干旱草原研究结果一致^[41]。Li 等^[23]通过研究青海 3 个不同区域的植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值发现,多年生植物相对 1 年生植物具有较高的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,指示多年生植物具有更高的水分利用效率。本研究证实,在降水被认为不是植物生长限制因子的高山林线地带,不同生活型植物之间“碳-水”关系发生了明显的变化。从乔木、灌木、草本之间形态的变化,反应出植物群生理过程的分异,说明在寒冷半湿润地带不同生活型之间 $\delta^{13}\text{C}$ 值亦有明显的不同,指示了不同的水分利用策略。

另外,常绿灌木叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著高于落叶灌木,说明在相同或相似的生境条件下,常绿植物与落叶植物表现出不同的生理过程,具有不同的水分利用策略。将实验中所测定的植物分为两大类,即常绿植物与落叶植物, $\delta^{13}\text{C}$ 值与水分利用策略的变化则更为明显(不同小写字母表示有显著性差异 T 不同小写字母表示有显著性差异-test, $P = 0.00$)。研究区常绿植物与落叶植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著性差异与不同植物的生存策略有关。对常绿植物来说,叶片长时间暴露在空气当中,常绿灌木叶片最大年龄为 3a,而急尖长苞冷杉最大年龄超过 12a,尽管研究区内降雨相对较多,但多集中于夏季,强烈的太阳辐射以及大风使树木的干燥程度加剧,而冬季由于土壤冻结,使叶片长年处于水分胁迫之中。当气温开始回升,叶片气孔已经开始张开,但是由于土壤低温或季节性冻土的影响,使通过气孔散失的水分不能及时地得到补充^[34]。所有这些使得常绿植物叶片要经历严重的水分胁迫,需要采取策略提高其水分利用效率,比如降低气孔导度或关闭气孔,以降低水分的散失。常绿植物叶片相对于落叶植物有更高的固有水分利用效率,低气孔导度以及较低的光合效率^[6, 13]。Marshall and Zhang^[12]研究了落基山分布在相似海拔高度的常绿植物与落叶植物叶片稳定碳同位素组成,发现常绿植物比落叶植物有较低的碳同位素分馏。Brooks 等^[7]发现在不同的生态系统中,常绿植物叶片的稳定碳同位素分馏都低于落叶植物。本研究也表明在青藏高原高寒地带相同的生境条件下,常绿植物叶片保持了比落叶植物更低的碳同位素分馏,即较低的 Ci/Ca 。Garten and Taylor^[13]通过研究美国不同地区常绿针叶树种与落叶阔叶树的 $\delta^{13}\text{C}$ 值发现二者明显不同,常绿针叶树种要明显高于落叶阔叶树种。Lloyd and Farquhar^[41]认为在全球尺度上植物类型对植物的稳定碳同位素分馏具有重要影响。Ohte 等比较了内蒙古地区常绿针叶与落叶阔叶植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,发现常绿植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值比阔叶植物高 3‰左右^[42]。

3.3 高山林线地区植物功能群的划分

本文研究表明,在高寒地区同一生活型植物有类似的生理学特性,支持了生活型可以作为划分植物功能型的观点^[7],即不同生活型构成的生物群可用于研究在生理生态水平上的植物群对外界环境的响应。尽管不同生活型植物是根据外部形态及结构特征划分,但可以反映出不同植物群之间的生理生态学特征差异,叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间的明显差异表明不同生活型之间不同的碳-水平衡过程,因此应用生活型反映高寒地区不同的植物功能群是可行的。生活型是联系植物生理学特征与生态系统或者全球生态学过程的关键环节,因为同一生活型物种有相似的生理学特征^[3]。草本植物种间 $\delta^{13}\text{C}$ 值分异较大,一方面与草本植物所处的微环境有关,因为草本植物个体较小,容易受到微环境的影响,另一方面,草本植物个体形态差异较大,也直接影响到其 $\delta^{13}\text{C}$

值的分异,但总体上其 $\delta^{13}\text{C}$ 值仍明显地低于乔木及常绿灌木,与落叶灌木接近。Brooks 等^[7]研究表明,生活型之间的差异在很大程度上会受到树高及叶片年龄的影响,他们在排除高度的影响后,发现生活型依然可以在很大程度上解释同位素的变化。Chen 等^[8]研究认为,以生活型划分的植物功能群不但可以用于形态上区分植被,而且也可以代表具有不同生理过程(比如水分利用效率)的类群。Smedley 等^[42]发现在干旱的草原群落中生活型之间的稳定碳同位素分馏也明显不同。本研究进一步证实即使在寒温带森林区,应用生活型来划分植物功能型也是可行的,表明生活型可用于综合植物在生理、生态以及地球物理水平上的响应,而且可用于全球大部分区域。

4 结论

在藏东南高山林线地带,所收集的植物种均为 C_3 植物,没有 C_4 植物的分布,极端环境低温是该地区缺少 C_4 植物分布的主要因素,也是该地区植物对青藏高原高寒地区长期低温的一种适应。

与前人认为高海拔地区由于水分相对充足,不同植物叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值应该没有显著性差异的结论不同,该研究区内尽管水分相对充足,但不同生活型植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值存在明显差异,基本上呈现出随乔、灌、草递减的趋势,反应了在冷湿气候条件下的高海拔林线地区不同生活型植物明显不同的水分利用效率,即不同生活型植物的叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值可综合反映不同功能类群植物的水分利用策略变化。另外,不同生活型植物之间 $\delta^{13}\text{C}$ 值的明显分异支持了生活型可以作为划分植物功能型的观点,表明在寒温带森林区应用生活型反映不同的植物功能群是可行的。

References:

- [1] Körner C, Farquhar G D, Roksandik Z. A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude. *Oecologia*, 1988, 74: 623—632.
- [2] Shugart H. Using ecosystem models to assess potential consequences of global climate change. *Trends in Ecology & Evolution*, 1990, 5: 303—307.
- [3] Chapin F S. Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. In: Ehleringer J R, Fields C B eds. *Scaling physiological processes; leaf to globe*. San Diego: Academic Press, 1993. 287—312.
- [4] Box E O. Factors determining distribution of tree species and plant functional types. *Vegetatio*, 1995, 121: 101—116.
- [5] Tang H P, Jiang G M. Plant functional type and its significance in ecological research. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11(3): 461—464.
- [6] Schulze E D. Plant life forms and their carbon, water, and nutrient relations. In: Lange O L, Nobel P S, Osmond C B & Ziegler H eds. *Plant physiological ecology II. Water relations and carbon assimilation*. Berlin: Springer-Verlag, 1982. 615—676.
- [7] Brooks J R, Flanagan L B, Buchmann N, *et al.* Carbon isotope composition of boreal plants: functional grouping of life forms. *Oecologia*, 1997, 110: 301—311.
- [8] Chen S P, Bai Y F, Lin G H, *et al.* Variations in life form composition and foliar carbon isotope discrimination among the eight plant communities under different soil moisture conditions in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. *Ecological Research*, 2005, 20: 167—176.
- [9] Dyer A R, Goldberg D E, Turkington R, *et al.* Effects of growing conditions and source habitat on plant traits and functional group definition. *Functional Ecology*, 2001, 15: 85—95.
- [10] Buchmann N, Gebauer G, Schulze E D. Partitioning of ^{15}N labeled ammonium and nitrate among soil, litter, below-and above-ground biomass of trees and understory in a 15-year-old *Picea abies* plantation. *Biogeochemistry*, 1996, 33: 1—23.
- [11] Ehleringer J R, Lin Z F, Field C B. Leaf carbon isotope ratios of plants from a subtropical monsoon forest. *Oecologia*, 1987, 72: 109—114.
- [12] Yan C R, Han X G, Chen L Z, *et al.* Foliar $\delta^{13}\text{C}$ within temperate deciduous forest: its spatial change and interspecies variation. *Acta Botanica Sinica*, 1998, 40(9): 853—859.
- [13] Li M C, Liu H Y, Yi X F, *et al.* Characterization of photosynthetic pathway of plant species growing in the eastern Tibetan Plateau using stable carbon isotope composition. *Photosynthetica*, 2006, 44: 102—108.
- [14] Farquhar G D, O'Leary M H, Beffy 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.
- [15] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Plant Molecular Biology*, 1989, 40: 503—537.
- [16] Francey R J. Tasmanian tree ring belie suggested anthropogenic $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ trends. *Nature*, 1981, 290: 232—235.
- [17] Damesin C, Lelarge C. Carbon isotope composition of current-year shoots from *Fagus sylvatica* in relation to growth, respiration and use of reserves. *Plant Cell and Environment*, 2003, 26: 207—219.

- [18] Scartazza A, Mata C, Matteucci G, *et al.* Comparisons of $\delta^{13}\text{C}$ photosynthetic products and ecosystem respiratory CO_2 and their responses to seasonal climate variability. *Oecologia*, 2004, 140: 340—351.
- [19] Bender M M. Variation in the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios of plants in relation to the pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation. *Phytochemistry*, 1971, 10: 1239—1244.
- [20] Smith B N, Epstein S. Two categories of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios for higher plants. *Plant Physiology*, 1971, 47: 380—384.
- [21] Kloeppel B D, Gower S T, Treichel I W, *et al.* Foliar carbon isotope discrimination in *Larix* species and sympatric evergreen conifers: a global comparison. *Oecologia*, 1998, 114: 153—159.
- [22] Marshall J D, Zhang J W. Carbon isotope discrimination and water use efficiency in native plants of the North-Central Rockies. *Ecology*, 1994, 75: 1887—1895.
- [23] Garten C T, Taylor G E. Foliar ^{13}C within a temperate deciduous forest: spatial temporal, and species sources of variation. *Oecologia*, 1992, 90: 1—7.
- [24] Schulze E D, Williams R J, Farquhar G D, *et al.* Carbon and nitrogen isotope discrimination and nitrogen nutrition of trees along a rainfall gradient in northern Australia. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1998, 25: 413—425.
- [25] Chen S P, Bai Y F, Han X G. Variation of water-use efficiency of *Leymus chinensis* and *Cleistogenes squarrosa* in different plant communities in Xilin River Basin, Inner Mongolia. *Acta Botanica Sinica*, 2002, 44: 1484—1490.
- [26] Chen S P, Bai Y F, Han X G. Variations in Composition and Water Use Efficiency of Plant Functional Groups in the Xilin River Basin, Inner Mongolia: based on water ecological groups. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45: 1251—1260.
- [27] Craig H. Isotope standards for carbon and oxygen and correlation factors for mass spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochimica Cosmochimica Acta*, 1957, 12: 133—149.
- [28] Takeda T, Tankikawa T, Agata W. Studies on the ecology and geographical distribution of C_3 and C_4 grasses I. taxonomic and geographical distribution of C_3 and C_4 grasses in Japan with special reference to climatic conditions. *Japanese Journal of Crop Science*, 1985, 54: 54—64.
- [29] Cavagnaro J B. Distribution of C_3 and C_4 grasses at different altitudes in a temperate arid region of Argentina. *Oecologia*, 1988, 76: 273—277.
- [30] Tang H P. Distribution of C_4 plants along the North east China Transect (NECT), and its correlation to the environmental factors. *Chinese Science Bulletin*, 1999, 44(4): 416—421.
- [31] James J, Grace J, Hoard S. Growth and photosynthesis of *Pinus sylvestris* at its altitudinal limit in Scotland. *Journal of Ecology*, 1994, 82: 297—306.
- [32] Magnani F, Borghetti M. Interpretation of seasonal changes of xylem embolism and plant hydraulic resistance in *Fagus sylvatica*. *Plant Cell and Environment*, 1995, 18: 689—696.
- [33] Li C, Liu S, Berninger F. *Picea* seedlings show apparent acclimation to drought with increasing altitude in the eastern Himalaya. *Trees*, 2004, 18: 277—283.
- [34] Smith W K, Young D R, Carter G A, *et al.* Autumn stomatal closure in six conifer species of the Central Rocky Mountains. *Oecologia*, 1984, 63: 237—242.
- [35] Körner C. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 1998, 115: 445—459.
- [36] Sveinbjörnsson B. North American and European treelines: external forces and internal processes controlling position. *Ambio*, 2000, 29: 388—395.
- [37] Grace J, Berninger F, Nagy L. Impacts of climate change at the treeline. *Annals of Botany*, 2002, 90: 537—554.
- [38] Ehleringer J R, Cooper T A. Correlations between carbon isotope ratio and microhabitat in desert plants. *Oecologia*, 1988, 76: 562—566.
- [39] Ehleringer J R. Variation in gas exchange characteristics among desert plants. In: Schulze E D, Caldwell M M eds. *Ecophysiology of photosynthesis* (Ecological Studies 100). Berlin: Springer-Verlag, 1994, 361—392.
- [40] Lloyd J, Farquhar G D. ^{13}C discrimination during CO_2 assimilation by the terrestrial biosphere. *Oecologia*, 1994, 99: 201—215.
- [41] Smedley M P, Dawson T E, Comstock J P, *et al.* Seasonal carbon isotope discrimination in a grassland community. *Oecologia*, 1991, 85: 314—320.
- [42] Ohte N, Koba K, Yoshikawa K, *et al.* Water utilization of natural and planted trees in the semiarid desert of inner Mongolia, China. *Ecological Applications*, 2003, 13: 337—351.

参考文献:

- [5] 唐海萍, 蒋高明. 植物功能型及其生态学意义. *应用生态学报*, 2000, 11(3): 461~464.
- [22] 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. *植物学报*, 1998, 40(9): 853~859.
- [30] 唐海萍. 中国东北样带(NECT)的 C_4 植物分布及其与环境因子的相关性. *科学通报*, 1999, 44(4): 416~421.