

树木叶片稳定碳同位素分馏对环境梯度的响应

何春霞^{1,3}, 李吉跃^{2,3,*}, 孟平¹, 张燕香⁴

(1. 中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091; 2. 华南农业大学, 广州 510642;
3. 北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083; 4. 清华大学航天航空学院力学系, 北京 100084)

摘要:除了自身的遗传因素外,植物对稳定碳同位素的分馏还受温度、水分状况、光照等多种环境因素的影响。通过对生长在中国北热带、亚热带和温带的 13 个气候区树木的稳定碳同位素分馏与环境要素的关系的研究得出,不同气候条件下树木叶片稳定碳同位素比率($\delta^{13}\text{C}$)和稳定碳同位素分辨率(Δ)差异明显,分别在 -23.759‰ — -33.914‰ 和 14.581‰ — 24.354‰ 的范围内。且由南向北, $\delta^{13}\text{C}$ 值呈现逐渐加重的趋势、而 Δ 值逐渐减小。年均温度、相对湿度、降雨量及无霜期等与 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈显著负相关、与 Δ 值显著正相关;年均日照时数、气温年较差、蒸发量、纬度及海拔等与 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈显著正相关、而与 Δ 值显著负相关;而经度、年极端最高气温等与 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值的相关性较弱。 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值的变化幅度和趋势在年均温度、年较差、无霜期、活动积温分别达到约 19°C 、 23°C 、 309d 、 6000°C 出现转折,这些指标在此基础上继续增加反而使叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值增大、 Δ 值减小。而当年均降雨量和相对湿度分别超过 1105mm 、 75% 以及蒸发量小于约 1700mm 后, $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值随之变化的幅度也变小。结果表明在亚热带和温带的分界线以南,水热条件均能满足植物正常生理活动的需要,环境条件的相对改变对植物生理活动及叶片稳定碳同位素分馏的影响较小;而在北方,干旱、低温等极端的外界环境条件加剧了对植物生长和生理指标的影响、造成了不同环境梯度下叶片稳定碳同位素分馏的差异。

关键词:叶片; $\delta^{13}\text{C}$;环境;温度;降雨量;湿度

Changes in leaf stable carbon isotope fractionation of trees across climatic gradients

HE Chunxia^{1,3}, LI Jiyue^{2,3,*}, MENG Ping¹, ZHANG Yanxiang⁴

1 Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Research Institute of Forest, Chinese Academy of Forest, Beijing 100091, China

2 South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

3 The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

4 Department of Engineering Mechanics, Tsinghua University, Beijing 100084, China

Abstract: Stable carbon isotope discrimination occurs in photosynthetic carbon assimilation process. Stable carbon isotope fractionation (Δ) in plants is determined by genetic characteristics and photosynthetic styles, while also greatly influenced by many environmental elements such as temperature, water status, irradiance condition, and atmospheric CO_2 concentration. The relationship between leaf stable carbon isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$) and temperature or rainfall continues to be a controversial and unresolved problem in the field of plant eco-physiology. In this study, we determined the correlations of leaf $\delta^{13}\text{C}$ and Δ of tree species with environmental factors across different climate gradients in China using Mass Spectrometry Methods and statistical analysis. The one-way ANOVA results showed that there was a significant difference in the leaf $\delta^{13}\text{C}$ and Δ values between the different climate zones. Both leaf $\delta^{13}\text{C}$ and Δ value had strong correlations with the most climatic and other environmental factors. In each sample place, annual average temperature, including annual lowest temperature and annual highest temperature, annual relative humidity, annual rainfall and annual frostless periods were all significantly

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30671675 和 10772100);中国林科院林业所所长基金资助项目(RIF2008-04)

收稿日期:2009-11-03; **修订日期:**2010-04-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ljyymy@vip.sina.com

negatively correlated with leaf $\delta^{13}\text{C}$ values, whereas, the climatic factors were significantly positively correlated with leaf Δ values. $\delta^{13}\text{C}$ values had significantly positive relationships with annual sunshine hours, annual sunshine percentage, annual temperature range, annual evaporation, altitude and elevation, whereas Δ value had significantly negative relationships with annual sunshine hours, annual sunshine percentage, annual temperature range, annual evaporation, altitude and elevation. Change trend of leaf $\delta^{13}\text{C}$ and Δ values in each site did not significantly vary until annual temperature, temperature range, annual frostless periods and annual $\geq 10^\circ\text{C}$ accumulated temperature respectively reached to 19°C , 23°C , 309d, 6000°C , and then the Leaf $\delta^{13}\text{C}$ values increased and Δ values decreased with the increase of the above temperature indices. When annual rainfall, annual relative humidity and annual evaporation were more than 1105mm, 75% and less than 1700mm, changes in leaf $\delta^{13}\text{C}$ and Δ values at different places were slowing down with the changing of water status. The influences of topographic factors such as latitude, longitude, elevation on leaf Δ values are indirect, as the topographic factors are mainly correlated with the climatic factors including water, temperature and irradiance conditions, and they together affect leaf Δ values. There was no significant relationship between leaf $\delta^{13}\text{C}$ and Δ values with longitude, or annual extreme maximum temperature. The above results suggested that the water and caloric requirement of plants was basically satisfied in sub-tropical and tropical area, therefore relatively environmental change in these areas had to a less degree influence on tree physiological behaviors and leaf stable carbon isotope fractionation. However, in northern part, the exterior environmental factors, such as lower moisture and lower temperature, all significantly limited plant growth and physiological performance, and these extreme climatic factors caused the variation in leaf carbon isotope fractionation in the 13 sampling places across different climatic gradients.

Key Words: Leaf; $\delta^{13}\text{C}$; environment; temperature; rainfall; humidity

植物生长需要吸收大气中的 CO_2 进行光合作用形成有机质^[1], 在该过程中碳同位素发生分馏。分馏的大小除了受植物的光合作用类型、遗传特性等的影响外, 还直接或间接地受到生长环境等的影响^[2]。稳定碳同位素分馏与光合速率(A)和气孔导度(g_s)的比值呈正相关、受气孔开闭的影响^[3-4]。而水分、温度、光照等环境条件的变化会影响叶片气孔的开闭, 如缺水使气孔关闭, 光照增强和温度升高有利于气孔开放, 而强光和高温反而会使气孔关闭, 引起叶片稳定碳同位素分馏的改变。目前对于水分、光照、温度等环境因子对树木稳定碳同位素比值($\delta^{13}\text{C}$)和稳定碳同位素分辨率(Δ)的影响是正还是负一直没有得出一致的结论。

我国幅员辽阔, 南北水热条件、地形状况等气候因子都存在较大差异, 而生长在不同气候带上的树木会改变自身的生理特性去适应其生长地的环境条件。而目前国内有关环境条件对植物稳定碳同位素分馏的影响的研究大多是局限在某一气候带内或小区域范围内^[5-13], 对全国较大范围内环境因子对稳定碳同位素分馏的影响的研究还较少见。而对树木稳定碳同位素分馏随大梯度范围内环境的变化变化的研究, 包括温度、降雨、光照、经纬度、海拔等^[12], 可提供一种全面评价植物对环境变化响应机制的方法。为此, 本文研究了南北 13 个不同环境条件下的 142 种木本植物叶片稳定碳同位素分馏的差异, 以便更好的了解植物的生长、生理等对外界环境要素的响应机制。

1 实验材料与方法

1.1 取样地概况

于 2007、2008 年生长季从南向北分别对位于季风半湿润型北热带雨林气候的西双版纳望天树自然保护区(补蚌)(BN)、亚热带季风气候的广州华南农业大学树木园(GZ)、凭祥大青山(DQS)、南宁广西大学林学院树木园(NN)、桂林燕山植物园(GL)、武汉狮子山(WH)、温带季风气候的信阳鸡公山自然保护区(JGS)、河南林科院树木园(ZZ)、北京植物园(BJ)和大陆性气候区的银川中山公园(YC)、呼和浩特树木园(HHT)、贺兰山苏裕口森林公园(HLS)及宁夏盐池的毛乌素沙地(MWS)等 13 个取样地的共 54 科、107 属、142 种木本植物进行了取样研究。取样南北跨度约 2100km、东西跨度约 1200km, 年均降雨量从 1921mm 到 186mm, 年均

相对大气湿度从 87% 到 50%, 年均温度从南部的 22.2℃ 到北部的 6.8℃, 各取样地的概况见表 1 和图 1。

表 1 取样地概况

Table 1 General situation of sampling sites

取样地点 Sampling site	气候类型 Climatic type	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔/m Elevation
西双版纳望天树自然保护区 (BN) Xishuangbanna Wangtian tree nature reserve	北热带季风半湿润型热带雨林气候	101°34'	21°29'	750
凭祥大青山 (DQS) Daqingshan, Pinxiang	南亚热带季风气候, 北热带北缘	106°45'	22°05'	240—395
广西大学树木园 (NN) Guangxi University Arboretum	北回归线南侧湿润的南亚热带季风气候	107°19'	22°12'	77
广州华南农业大学树木园 (GZ) South China Agricultural University arboretum	湿润的南亚热带季风气候	113°2'	23°1'	43.4
桂林燕山植物园 (GL) Yanshan arboretum, Guilin	中亚热带季风性常绿阔叶林气候	109°45'	24°18'	150
武汉狮子山 (WH) Shizishan mountain, Wuhan	北亚热带季风性落叶、常绿阔叶林气候	114°19'	30°33'	<50
鸡公山自然保护区 (JGS) Jigongshan nature reserve	亚热带向暖温带过渡区, 暖温带季风性落叶阔叶林气候	114°05'	31°50'	400—800
河南林科院树木园 (ZZ) Henan forestry academy arboretum	暖温带季风性落叶阔叶林气候	113°42'	34°16'	75
北京植物园 (BJ) Beijing arboretum	暖温带季风性落叶阔叶林气候	116°19'	39°46'	50
银川中山公园 (YC) Zhongshan park, Yinchuan	中温带大陆性荒漠草原气候	106°53'	37°29'	1100
呼和浩特树木园 (HHT) Hohhot arboretum	中温带大陆性草原气候	111°42'	40°48'	1056
贺兰山苏峪口国家森林公园 (HLS) Suyukou national forestry park, Helanshan	中温带大陆性荒漠草原气候	105°44'	38°21'	2000—3000
宁夏盐池北部毛乌素沙地西南边缘 (MWS) Maowusu desert, Yanchi, Ningxia	中温带大陆性荒漠草原气候	107°45'	37°47'	1100—1300

1.2 实验方法

由于南北气候带跨度较大、树种差异也较大, 在各取样地, 在选择当地优势种的同时, 尽量选取分布较广的树种, 以减少树木自身遗传因子的差异。为避免树木年龄、叶片成熟度及人为因素等的影响, 尽量在无人工干扰的区域里选取生长状况一致的树木, 对同一树种选择 3—5 株冠幅和树高相似的植株, 选取树冠中部南向的成熟叶片取样以避免取样部位和光照的影响。为消除取样地大气 CO₂ 的 δ¹³C 差异的影响, 在各取样地取样树种附近用气体采样袋取空气样品 (3 个重复) 以测定空气 δ¹³C 值, 用于计算树种的 Δ 值。由于在西双版纳的取样树木都比较高, 所取的树冠中部叶片基本都达到 15m 左右, 所以空气样品也取自 15m 高度。而其他取样地空气的取样高度均为 0.5m。

将采回的叶片 105℃ 杀青, 置于 60℃ 恒温干燥箱中连续烘干 48h, 粉碎过 80 目筛制成备用样品。每树种 2—3 重复, 各重复为 3—5 片叶的混合样。在中国科学院植物研究所质谱仪分析室进行稳定碳同位素分析 (测定精度为 0.1‰), 取处理好的样品 3—5mg 封入真空燃烧管, 加入催化剂和氧化剂, 燃烧产生的 CO₂ 经结晶纯化后, 用质谱仪测定 δ¹³C, 以 V-PDB (V-Pee Dee

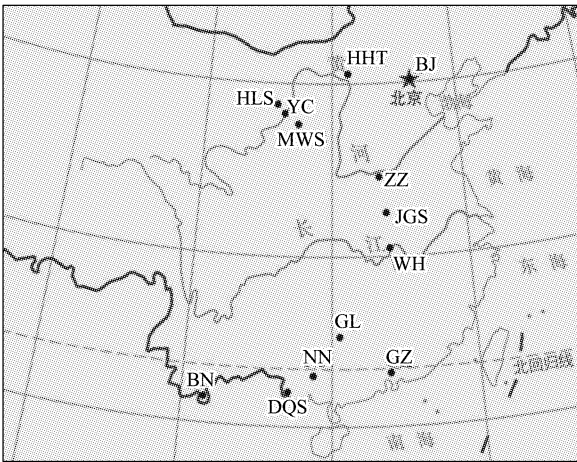


图 1 采样点示意图

Fig. 1 Location of the sampling sites

Belemnite) 为标准, 根据下面公式进行计算^[3]:

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = \frac{(\text{}^{13}\text{C}/\text{}^{12}\text{C})_{\text{sample}} - (\text{}^{13}\text{C}/\text{}^{12}\text{C})_{\text{V-PDB}}}{(\text{}^{13}\text{C}/\text{}^{12}\text{C})_{\text{V-PDB}}}$$

空气 $\delta^{13}\text{C}$ 值(δa)也在中国科学院植物研究所质谱仪分析室采用高温燃烧法测定。根据测定出的植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值(δp)通过下面公式来计算出叶片的 Δ 值^[3]:

$$\Delta (\text{‰}) = (\delta\text{a} - \delta\text{p}) / (1 + \delta\text{p})$$

1.3 数据处理

用 Excell 和 SPSS 13.0 软件对数据进行统计分析和作图。用 one-way ANOVA 方差分析法分析取样地间叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 的差异, 并用最小差异显著法 (LSD) 法检验。用 Pearson correlation 对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 与各气候指标进行相关分析。以 1‰ 为组距, 将数据分为 12 组, 分别计算各取样地树种的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 在各组内分布的数目, 作出频数分布直方图。

2 结果分析

2.1 各取样地树种的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值分布特征

取样树种叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值分别在 -23.759‰—-33.914‰和 14.581‰—24.354‰的范围内, 表明均为 C_3 植物。且从南向北、从水热条件良好的北热带雨林到西北干旱区, 树木叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值逐渐加重、 Δ 逐渐减小 (表 2, 图 2)。其中西双版纳树木的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最低 (均值 -30‰), 而贺兰山树木的最高 (均值 -25.647‰)。相反 Δ 值以西双版纳、大青山、桂林的较大, 均大于 20‰; 而贺兰山的最小 (16.786‰)。方差分析和多重比较结果显示 (表 2) 取样地间树木叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值差异明显。 $\delta^{13}\text{C}$ 值以 BN 和 GL, DQS、GL 和 JGS, NN、GL、WH 和 JGS, NN、GZ、WH、JGS、ZZ 和 BJ, YC 和 MWS, 以及 HHT、HLS 和 MWS 的树种分别差异不显著。而 Δ 值则以 GL、DQS、BN, BN 和 JGS, NN、WH、ZZ、BJ、YC, GZ、WH、ZZ、BJ、YC 和 MWS、以及 GZ、HHT、HLS 和 MWS 的树种分别差异不显著。其中广州、南宁、武汉树种的 Δ 值稍偏小, 而银川的则偏大。

表 2 各地叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值的方差分析和多重比较表
Table 2 One-way ANOVA and LSD test of leaf $\delta^{13}\text{C}$ and Δ value from each sampling site

取样地 Sampling sites	取样树种数 Species number	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$ 平均值 $\pm$ 标准误 mean $\pm$ SE	$\Delta/\text{‰}$ 平均值 $\pm$ 标准误 mean $\pm$ SE
BN	31	-29.845 $\pm$ 0.385 a	20.018 $\pm$ 0.401 ab
DQS	46	-29.328 $\pm$ 0.214 b	20.472 $\pm$ 0.216 a
GZ	12	-28.524 $\pm$ 0.459 d	17.375 $\pm$ 0.465 de
NN	46	-28.432 $\pm$ 0.170 cd	18.474 $\pm$ 0.172 c
GL	23	-29.126 $\pm$ 0.170 abc	20.501 $\pm$ 0.181 a
WH	45	-28.088 $\pm$ 0.214 cd	18.310 $\pm$ 0.216 cd
JGS	34	-28.739 $\pm$ 0.232 bed	19.315 $\pm$ 0.234 b
ZZ	55	-27.827 $\pm$ 0.187 d	17.951 $\pm$ 0.189 cd
BJ	71	-27.469 $\pm$ 0.172 d	17.788 $\pm$ 0.174 cd
HHT	35	-26.038 $\pm$ 0.208 e	17.351 $\pm$ 0.210 e
YC	35	-26.783 $\pm$ 0.240 f	17.932 $\pm$ 0.242 cd
HLS	32	-25.647 $\pm$ 0.188 e	16.786 $\pm$ 0.190 e
MWS	8	-26.077 $\pm$ 0.275 ef	17.218 $\pm$ 0.278 de
sig.	-	0.000	0.000

全部取样树种及各取样地树木 (除贺兰山的呈双峰分布外) 的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值均呈单峰分布 (图 2), 整体分布峰值约为 -28‰和 19‰, $\delta^{13}\text{C}$ 平均值 -27.793‰比全球 C_3 植物平均值 -27‰稍偏负^[13]。由南向北, 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的分布峰值大致逐渐偏正, Δ 值则相反 (图 2)。其中西北干旱半干旱区叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值 -26.136‰与中亚干旱半干旱区的 -26.81‰^[5] 基本一致; 北京树木 $\delta^{13}\text{C}$ 值 (平均 -27.469‰) 比严昌

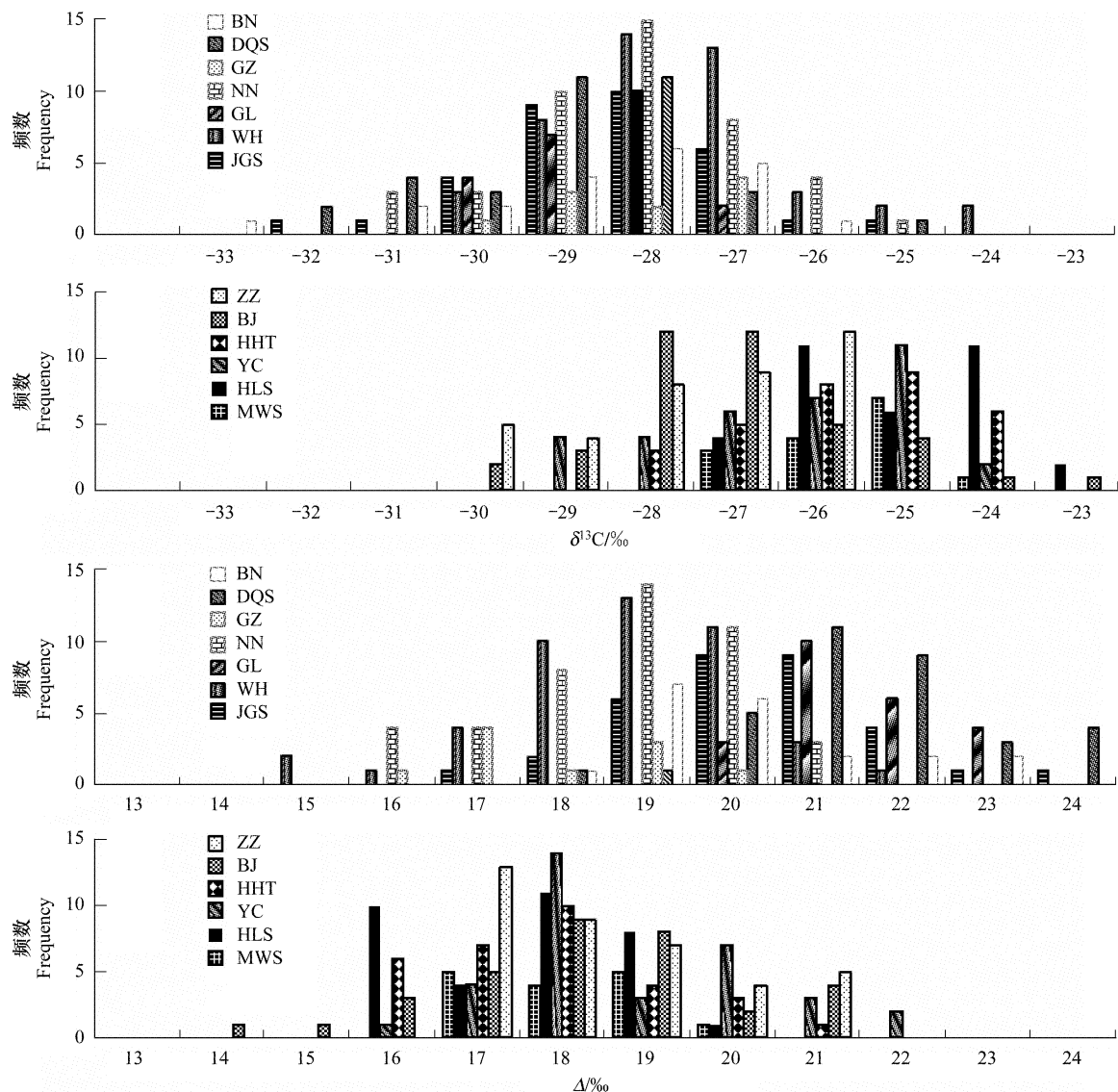


图2 各采样地叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值的分布频率

Fig. 2 Distribution frequency of leaf $\delta^{13}\text{C}$ and Δ value in different sampling sites

$\delta^{13}\text{C}$: 碳稳定同位素比率; Δ : 碳稳定同位素分辨率

荣^[7]等测定的同地区 (-26.24‰) 的偏负, 可能是由于本研究地的水分状况要较林分木好; 亚热带几地叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 平均为 -28.351‰ , 与其他类似地区的 (-28.04‰) 相当^[8]; 而西双版纳树木叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 平均 -29.845‰ , 比渠春梅等^[9]研究的 -33.01‰ 要偏正, 可能是由于本研究取样均为高大乔木树冠中部样品, $\delta^{13}\text{C}$ 值比幼树、下层乔灌木叶片的偏正。总之, 取样树种、数量、年龄和取样的部位、季节等差异都会造成 Δ 值的差异。

2.2 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值对温度的响应

13 个取样地叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与年均温、年均最高气温、年均最低气温、年均无霜期和年均 $\geq 10^\circ\text{C}$ 活动积温呈显著负相关, 而 Δ 与这些指标呈正相关 (图 3, 图 4, 表 3)。而年均年较差与 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈显著正相关、与 Δ 值呈显著负相关 (图 3, 图 4, 表 3)。分别随着年均温、年均最高、最低温度和年均 $\geq 10^\circ\text{C}$ 活动积温每降低 1°C 、年均无霜期每减少 1d 和年较差每增加 1°C , 全部取样地及桂林以南和以北的几取样地的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值分别增加 0.202‰ 、 0.276‰ 和 -0.215‰ , 0.215‰ 、 0.331‰ 和 -0.246‰ , 0.154‰ 、 0.201‰ 和 -0.311‰ , 0.0006‰ 、 0.001‰ 和 -0.0003‰ , 0.013‰ 、 0.026‰ 和 0.004‰ , 和 0.128‰ 、 0.302‰ 和 0.053‰ , 叶片 Δ 值分别减小

0.127‰、0.228‰和-0.687‰, 0.027‰、0.268‰和-0.576‰, 0.093‰、0.166‰和-0.539‰, 0.0003‰、0.0009‰和-0.0012‰, 0.0083‰、0.019‰和0.0018‰, 和0.075‰、0.199‰和0.020‰。

图2可以看出,以桂林为分界点,在此以北,随着温度的升高,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值逐渐减小、而 Δ 值则逐渐增大;而在此以南随着年均温和活动积温的增加, $\delta^{13}\text{C}$ 值反而略有上升、 Δ 值则减小;且随着无霜期的变长和年较差的减少 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值变幅均变缓。王丽霞等^[8]也得出 C_3 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 与年均温度不存在线性相关。而王国安等^[10]则认为中国北方干旱半干旱区 C_3 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与温度呈正相关,可能与其采样地东西向分布、受到降雨影响要大于温度影响的缘故。

2.3 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值对水分的响应

年均大气湿度(RH)和年均降雨量(RF)与叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值均呈显著负相关、与 Δ 呈显著正相关(图3,图4,表3)。随着 RH 和 RF 分别减少1%和100 mm,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值分别增加0.095‰和0.19‰、 Δ 值分别减少0.059‰和0.13‰。以鸡公山($RH75\%$ 、 $RF1100\text{mm}$)为分界点,往南随着 RH 和 RF 的增加,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 Δ 值的变幅较小(分别为 -0.092 、 $0.055\text{‰} \cdot 1\%^{-1}$ 和 0.04 、 $-0.04\text{‰} \cdot 100\text{mm}^{-1}$);而往北,随着 RH 和 RF 的递减,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 Δ 值则变幅较大(分别为 0.115 、 $-0.075\text{‰} \cdot 1\%^{-1}$ 和 0.31 、 $-0.24\text{‰} \cdot 100\text{mm}^{-1}$)。Wang等^[14]也得出从半湿润到干旱区,中国西北部的9种 C_3 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值逐渐增加。所有环境因子中,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 均与 RH 的回归关系最强,建立的回归方程为: $\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = -20.230 - 0.110RH$ ($R^2 = 0.856$, $P = 0.000$)和 $\Delta(\text{‰}) = 0.059RH + 14.377$ ($R^2 = 0.329$, $P = 0.000$)。

表3 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 与各环境因子之间的相关性分析

Table 3 Pearson correlation of $\delta^{13}\text{C}$ and Δ value with each environmental factor

指标/相关性 indices/correlation		$T/^\circ\text{C}$	$RH/\%$	RF/mm	SH/h	$TH/^\circ\text{C}$	$TL/^\circ\text{C}$
$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$	r	-0.558 **	-0.583 **	-0.549 **	-0.482 **	0.551 **	-0.497 **
	P	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
$\Delta/\text{‰}$	r	0.346 **	0.313 **	0.351 **	0.256 **	-0.322 **	0.283 **
	P	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
指标/相关性 indices/correlation		$TR/^\circ\text{C}$	E/mm	$AT/^\circ\text{C}$	FL/d	LA/N	EL/m
$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$	r	0.500 **	-0.527 **	0.416 **	-0.561 **	0.390 **	0.523 **
	P	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
$\Delta/\text{‰}$	r	-0.276 **	0.316 **	-0.359 **	0.359 **	-0.292 **	-0.290 **
	P	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

** 相关分析在0.01水平上显著; * 相关分析在0.05水平上显著; T :年均温度; RH :年均相对湿度; RF :年均降雨量; SH :年均日照时数; TH :年均最高气温; TL :年均最低气温; TR :年均气温年较差; E :年均蒸发量; AT :年均 $\geq 10^\circ\text{C}$ 积温; FL :年均无霜期; LA :纬度; EV :海拔

2.4 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值对光照时数和年均蒸发量的响应

与温度、水分等的影响相反,13个取样地树种叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值与光照时数(SH)和年均蒸发量(E)分别呈显著正相关和负相关(图3,图4,表3)。随 SH 每增加10h和 E 增加10mm,总体叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值和鸡公山以北、以南分别增大0.022‰、0.026‰、-0.006‰和0.048‰、0.031‰、0.004‰, Δ 值则分别减小0.013‰、0.016‰、0.004‰和0.004‰、0.023‰、0.047‰。光照时数1974h和年均蒸发量1373mm是一个分界点,大于该值时,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值随之变幅较大,而小于该值时, $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值变化较小甚至与总体变化趋势相反。

2.5 各取样地叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值对经纬度、海拔的响应

纬度和海拔与叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈显著正相关、与 Δ 值呈显著负相关,经度与 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值的相关性较差(图3,图4,表3)。鸡公山以南叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值随纬度增加的变幅要小于北部的;而随着海拔的升高,南部叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值变小、 Δ 值变大,而北部则相反。且纬度、海拔分别每增大 1° 和100m,总体(及北部和南部)叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值分别增大0.148‰(0.276‰和0.059‰)、0.12‰(0.1‰和-0.2‰), Δ 值分别减小0.092‰(0.135‰和0.051‰)、0.08‰(0.09‰和-0.25‰)。陈拓等^[15]也得出随着海拔的升高和经、纬度的降低,青藏高原北部

草本植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈现加重趋势。

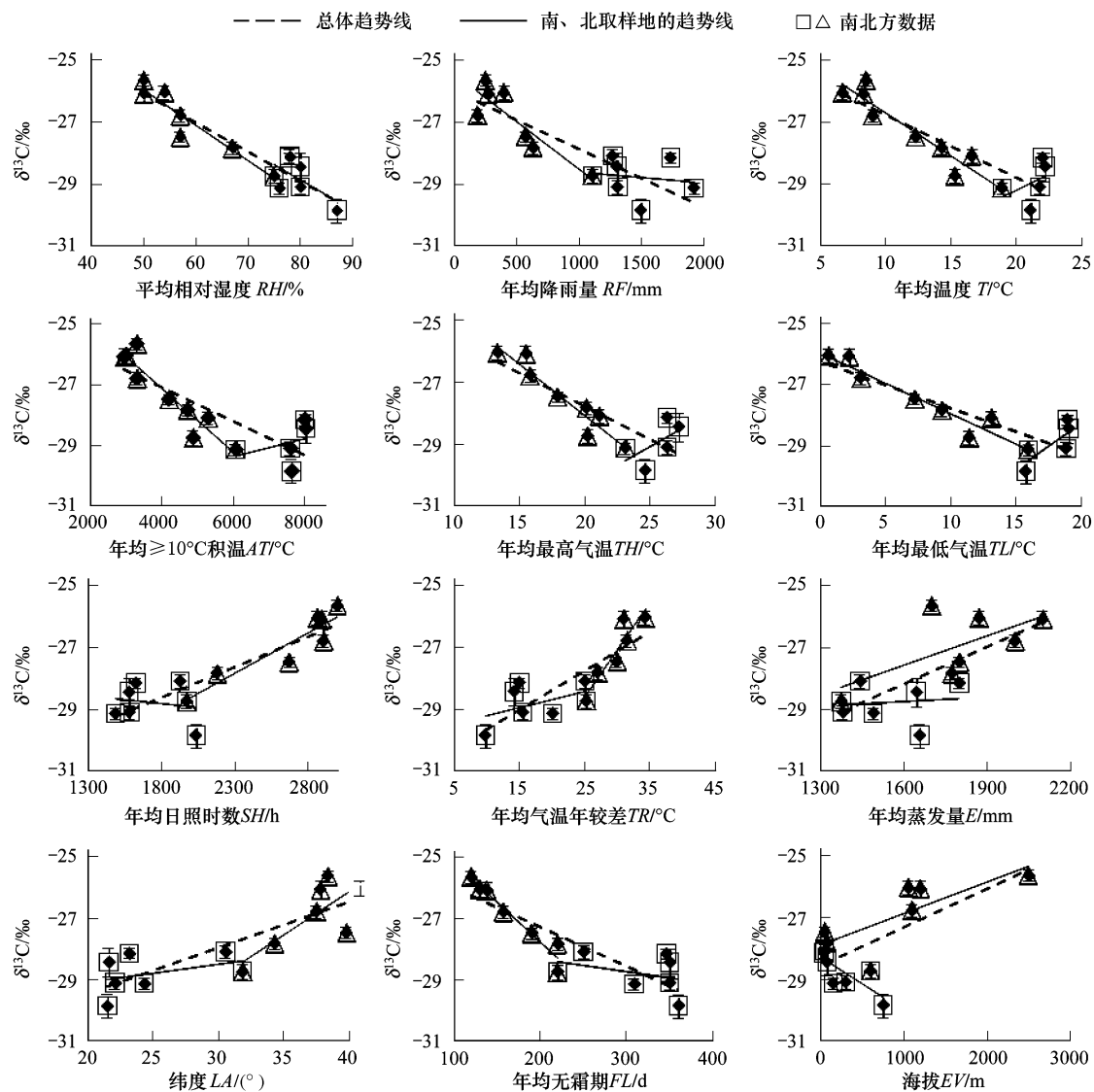


图3 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值对环境梯度的响应

Fig. 3 Responses of leaf $\delta^{13}\text{C}$ value (means $\pm$ SE) to environmental gradients

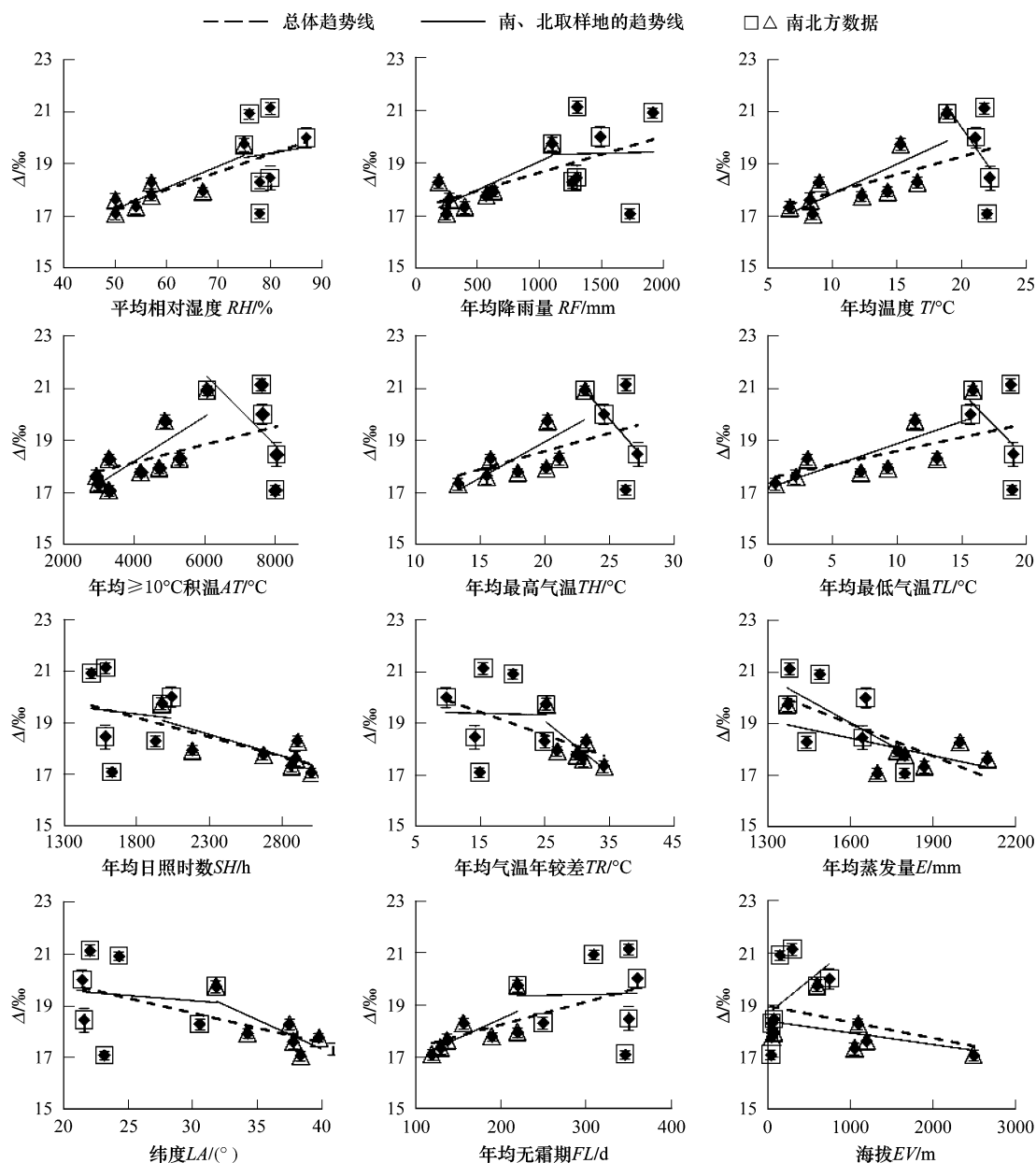
虚线表示总体趋势线,实线为南、北取样地的趋势线,其中□、△内数值分别表示南北方数据

3 讨论

3.1 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值对温度的响应

植物光合作用普遍富集轻碳同位素(^{12}C),同时对 ^{13}C 的分馏受气候环境因子的影响,气候信号将通过生理生化反应转移到 $\delta^{13}\text{C}$ 序列中^[16]。温度是影响植物碳同位素分馏的重要气候因子^[3]。它可直接影响光合酶的活性;又能通过影响叶片的气孔导度、 CO_2 的吸收率等进而影响植物的 Δ 值。但植物碳稳定同位素分馏与温度的关系还没有定论^[17-19],这可能与树木光合作用及气孔调控所需的最适温度有关。

年均温度、无霜期和 $\geq 10^\circ\text{C}$ 活动积温与 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著负相关、而与 Δ 值显著正相关,总的来说环境温度越高,植物对 ^{13}C 的分辨率越强。Schleser等^[16]总结,不论正相关还是负相关,植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化一般小于 $0.3\text{‰} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$,本研究的变幅 $0.202\text{‰} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$ 在此范围内。而叶片稳定碳同位素分馏与年极端高温的相关性不显著。表明在树木的生长过程中,影响 $\delta^{13}\text{C}$ 值的关键是温度的下限值而非上限值。因为温度过低和长期的霜冻危害会使树木结冰、对其生长和生理活动造成严重的影响,从而影响其光合作用和对稳定碳同位素的

图 4 叶片 Δ 值对环境梯度的响应Fig. 4 Responses of leaf Δ value (means $\pm$ SE) to environmental gradients

虚线表示总体趋势线, 实线为南、北取样地分别的趋势线, 其中 $\square$ 、 $\triangle$ 内数值为分别表示南北方数据

分馏。

$\delta^{13}\text{C}$ 与 Δ 值的变幅和趋势在年均温度 (最高、最低)、年较差、无霜期、活动积温分别达到约 19°C (20°C、16°C)、23°C、309d、6000°C 出现转折。表明在适当的温度和热量范围内, 温度升高使光合羧化酶的活性增强、叶片的气孔导度变大、对 ^{13}C 的分馏增强; 而高温和过多的热量可能反而会抑制光合羧化酶的活性或气孔张开, 使 Δ 值变小。各环境因子是相互作用的, 比如强光和高温会使叶片周围的水汽压亏缺增大, 叶片蒸腾加速, 促使气孔关闭, 造成 Δ 值减小。王丽霞等^[5]认为降水量和干燥度是影响 C_3 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的决定气候因子, 而年均温是次要因子。因此, 研究温度对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响机制时需要剔除其他因素的影响, 这还需要更深入的研究。

3.2 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值对水分的响应

很多研究^[7,20-21]表明,水分供应不足时,植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值会增大。而水分是干旱区植物生长的最主要限制因子之一,长期处于缺水状态的干旱区植物能最大限度的通过关闭气孔、降低气孔导度使蒸腾水分散失减至最少,但同时也使得进入叶内的 CO_2 减少,如植物仍要维持正常的光合作用,其对 CO_2 的识别能力势必降低、对 ^{13}C 的分辨率减小, $\delta^{13}\text{C}$ 值也相对较高^[3,22-23]。植物对稳定碳同位素的分馏与 RH 的回归关系最强,可能是空气湿度小时,叶内外水汽压差变大,影响气体交换特性,对 ^{13}C 的分辨率也减小。

以降雨量和相对湿度分别为 1105mm 和 75% 为分界点,水分状况差于该值时,水分成为影响植物生理活动的主要限制因子。而水分好于该分界点值的区域,水分对叶片 ^{13}C 的分馏的影响变小。银川是引黄河水灌溉区,水分条件相对较好,所以对 ^{13}C 的分辨率相对较高。而刘晓宏等^[24]也得出东非大裂谷埃塞俄比亚段的降水量在 550—1019.2mm 之间时, $\delta^{13}\text{C}$ 值与之呈负相关,但降水量超过 1019.2mm 时, $\delta^{13}\text{C}$ 值与之呈正相关。Miller 等^[25]研究的澳大利亚 13 个桉树种中,分布在降雨量小于 800mm 的地区的 5 个树种的叶片 Δ 值随降雨量的减小迅速减小、1 种增大,而分布在降雨量高于约 800mm 的地区的 7 个树种的 Δ 值随降雨量变化趋势不明显。上述结果均表明年降雨量达到一定程度后(并且具体数值因地域而异),树木受到水分的影响开始减小,而其他环境因子对树木稳定碳同位素分馏等生理过程的影响开始增大。

3.3 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值对光照时数和年均蒸发量的响应

光照可影响植物叶片光合羧化酶的活性等与光合相关的过程,因而影响植物碳同位素分馏^[3]。光照条件好的地方,光合作用时间相对较长,光合同化的 CO_2 增多,致使 C_i 相对降低, $\delta^{13}\text{C}$ 值也就较高^[26]。而在南部光照时数约小于 2000h 时, $\delta^{13}\text{C}$ 值则与光照时数呈负相关,这应该是受到光强的影响。因为南方虽光照时间短、但强度大,北方则相反。而光强过强会抑制叶片光合作用、加速蒸腾,当水分供应不上时,气孔会关闭以减少水分散失,因此造成对 ^{13}C 的分馏减弱。林植芳等^[27]和 Zimmerman 等^[28]均报道,随光强减弱、叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值降低,而光照时间长短和强度对其的影响是相反的并且是相互作用的。

树木稳定碳同位素分馏受年均蒸发量的影响应该与受光照和水分的影响共同作用的,因为光照时间越长、蒸发量越大、空气湿度会越低,造成 $\delta^{13}\text{C}$ 值偏重。且年均蒸发量小于约 1700mm 时,叶片稳定碳同位素分馏随之的变化并不明显,因为蒸发量很小的地方降雨量都较多,对树木的影响较小。总的来说,南方几取样地蒸发量小、水分状况较好,对叶片 Δ 值的影响也小。

3.4 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值对经纬度、海拔的响应

树木稳定碳同位素分馏随经、纬度和海拔的变化应该主要受到与其相联系的气象因素,如水、温、光等的差异造成的^[12]。随着纬度和海拔的增加,温度降低、植物可利用的水分也逐渐减少,植物生理活动受到影响。海拔与叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈正相关、 Δ 值呈负相关,可能是因为高海拔植物受到的光强较强、而温度较低,导致植物叶片对 ^{13}C 的分馏减弱。马剑英等^[29]研究得出红砂的 $\delta^{13}\text{C}$ 值由东向西没有明显的变化趋势,而由南向北逐渐偏重,与本研究趋势一致。而王国安等^[9]研究发现中国北方黄土区 C_3 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值由东往西逐渐增重、并认为年降雨量是东西差异的主要原因,其取样的纬度差异较小,主要显示了经度对 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响。

因此,与经纬度、海拔相联系的气候因素是控制植物 Δ 值的决定性因素,这种经纬度效应可能主要受到植物可利用水分变化的影响^[30]。因为在 13 个取样地中,随着纬度的升高,年均温等降低、降雨量和大气湿度也逐渐减少,都会造成高纬度地区树木 Δ 值较小。在北方几个取样地随着经度的减小,树木的水分状况变差,造成叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈现出东低西高;而南方几个取样地,则随着经度的增加水分条件变差,使得叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值表现出东高西低。总之,不同地形条件下水热条件的变化引起了叶片稳定碳同位素分馏的差异。

大气 CO_2 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值(δa)也会对树木叶片稳定碳同位素分馏产生影响。但 Mook 等^[31]研究表明,在远离工业区的自由大气环境下, δa 的年际、空间变化很小、季节变化甚至更小。而城市 δa 值要较野外的偏负,因此,广州、武汉、郑州等取样城市的 δa 与其他取样地存在差异,而通过测定 δa 计算出的 Δ 值消除了该差异。本研究得出各取样地 Δ 值与 $\delta^{13}\text{C}$ 值随气候因子的变化趋势一致,表明取样地间 δa 的差异对植物稳定碳同位

素分馏的影响要小于气候要素的影响。广州、南宁、武汉等南方城市取样树种的 Δ 值比类似气候条件下的野外样品的偏小应该是由所取多为孤立木, 相比林分木, 枝叶所处的小环境光照较强、蒸发量大、湿度较小、叶片内外大气压亏缺较大等, 这些微气象条件都造成叶片 Δ 值偏小。

综上, 不同气候条件下的植物叶片对 ^{13}C 的分馏受到了各个气候要素的影响、且水分是最重要的影响因素, 特别是在干旱区。在降水量大于 1105mm 时, 水分对叶片 Δ 值的影响较小, 光、温胁迫等的影响相对增强。且在一定的温度范围内(年均温 $< 20^{\circ}\text{C}$), 温度升高使叶片对稳定碳同位素的分辨率增强, 而温度过高反而使叶片 Δ 值减小, 表明年均温度 $19\text{--}20^{\circ}\text{C}$ 左右是最适合植物生长的。上述都说明在鸡公山以南, 即亚热带和温带的分界线以南, 水热条件都能满足植物生理活动的需要, 所以南方气候条件的相对差异对叶片稳定碳同位素分馏的影响较小; 而在北方, 气象要素的影响要较大, 如干旱、低温等极端的外界环境条件都会影响植物的生长和生理活动、造成了不同环境梯度下叶片稳定碳同位素分馏值的较大差异。

致谢: 万贤崇研究员对写作给予帮助, 特此致谢。

References:

- [1] O'Leary M H. Carbon isotope fractionation in plants. *Phyto-chemistry*, 1981, 20(4):553-567.
- [2] Han X G, Yan C R, Chen L Z. Stable carbon isotope characteristics of some woody plants in warm temperate zone. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11(4): 497-500.
- [3] 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(2):121-137.
- [4] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1989, 40(6): 503-537.
- [5] Wang L X, Li X Q, Guo L L. The distribution of $\delta^{13}\text{C}$ value of C_3 plant and its response to climate in arid and semiarid central east Asia. *Quaternary Sciences*, 2006, 26(6):955-961.
- [6] Wang G A, Han J M, Liu D S. The carbon isotope composition of C_3 herbaceous plants in loess area of Northern China. *Science in China (Series D)*, 2003, 33(6): 550-556.
- [7] Yan C R, Han X G, Chen L Z, Huang J H, Su B. Foliar $\delta^{13}\text{C}$ within temperate deciduous forest: its spatial change and interspecies variation. *Acta Botanica Sinica*, 1998, 40(9): 853-859.
- [8] Rong L, Wang S J, Du X L. Responses of foliar $\delta^{13}\text{C}$ values of woody plants to different Karst rocky desertification degrees in Huajiang gorge, Guizhou. *Scientia Silvae Sinicae*, 2007, 43(6): 38-44.
- [9] Qu C M, Han X G, Su B, Huang J H, Jiang G M. The characteristics of foliar $\delta^{13}\text{C}$ values of plants and plant water use efficiency indicated by $\delta^{13}\text{C}$ values in two fragmented rainforests in Xishuangbanna, Yunnan. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43(2):186-192.
- [10] Wang G A, Han J M, Zhou L P. The annual average temperature in northern China. *Geology in China*, 2002, 29(1):55-57.
- [11] Wang G A, Han J M. Relations between $\delta^{13}\text{C}$ values of C_3 plants in northwestern China and annual precipitation. *Chinese Journal of Ecology*, 2001, 36(4):494-499.
- [12] Vande Water P K, Leavitt S W, Betancourt J L. Leaf $\delta^{13}\text{C}$ variability with elevation, slope aspect, and precipitation in the southwest United States. *Oecologia*, 2002, 132(3): 332-343.
- [13] Deines P. The isotopic composition of reduced organic carbon//Fritz P, Fontes J C eds. *Handbook of Environmental Isotope Geochemistry I: The Terrestrial Environment*. Amsterdam: Elsevier, 1980: 329-406.
- [14] Wang G A, Han J M, Liu T S. The carbon isotope composition of C_3 herbaceous plants in loess area of Northern China. *Science in China (Series D)*, 2003, 46(10): 1069-1076.
- [15] Chen T, Yang M X, Feng H Y, Xu S J, Qiang W Y, He Y Q, An L Z. Spatial distribution of stable carbon isotope compositions of plant leaves in the north of the Tibetan plateau. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2003, 25(1):83-87.
- [16] Schleser G H, Gerhard H, Lucke A, Vos H. Isotope signals as climate proxies: the role of transfer functions in the study of terrestrial archives. *Quaternary Science Reviews*, 1999, 18(9):927-943.
- [17] Korner C H, Farquhar G D, Wang S C. Carbon isotope discriminate by plants follows latitudinal and altitudinal trends. *Oecologia*, 1991, 88(1): 30-40.
- [18] Farmer J G. Problems in interpreting tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ records. *Nature*, 1979, 279:229-231.

- [19] Leavitt S W, Long A. Evidence for $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ fractionation between tree leaves and wood. *Nature*, 1982, 298: 742-743.
- [20] Winter K, Holtum J A M, Edwards G E, O'Leary M H. Effect of low relative humidity on $\delta^{13}\text{C}$ value in two C_3 grasses and in *Panicum milioides*, a C_3 - C_4 intermediates species. *Journal of Experimental Botany*, 1982, 33(1): 88-91.
- [21] Su B, Han X G, Li L H, Huang J H, Bai Y F, Qu C M. Response of $\delta^{13}\text{C}$ value and water use efficiency of plant species to environmental gradients along the grassland zone of northeast China transect. *Journal of Plant Ecology*, 2000, 24(6): 648-655.
- [22] Morecroft M D, Woodward F I. Experimental investigations on the environmental determination of $\delta^{13}\text{C}$ at different altitudes. *Journal of Experimental Botany*, 1990, 41(10): 1303-1308.
- [23] Brugnoli E, Scartazza A, Lauteri M. Carbon isotope discrimination in structural and non-structural carbohydrates in relation to productivity and adaptation to unfavourable conditions//Griffiths H, ed. *Stable isotopes integration of biological, ecological, and geochemical processes*. Oxford: Bios Scientific Publishers Ltd., 1998: 133-146.
- [24] Liu X H, Zhao L J, Gasaw M, Gao D Y, Qin D H, Ren J W. Leaf $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in C_3 plants in the great rift at the Ethiopia section in east Africa and their environmental indications. *Chinese Science Bulletin*, 2007, 52(2): 199-207.
- [25] Miller J M, Williams R J, Farquhar G D. Carbon isotope discrimination by a sequence of *Eucalyptus* species along a subcontinental rainfall gradient in Australia. *Functional Ecology*, 2001, 15(2): 222-232.
- [26] Francey R J, Gifford R M, Sharkey T D, Weir B. Physiological influences on carbon isotope discrimination in huonpine. *Oecologia*, 1985, 44(2): 241-247.
- [27] Lin Z F, Lin G Z, Kong G H, Zhang H B. Effect of growth irradiance and stable carbon isotope ratio, intercellular CO_2 concentration and water-use efficiency of two woody plant in subtropical natural forest. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 1995, 3(2): 77-82.
- [28] Zimmerman J K, Ehleringer J R. Carbon isotope ratios are correlated with irradiance levels in the Panamanian orchid *Catasetum viridiflavum*. *Oecologia*, 1990, 83(2): 247-249.
- [29] Ma J Y, Chen F H, Xia D S, Jin M, Zhao H. Spatial distribution characteristics of stable carbon isotope compositions in desert plant *Reaumuria soongorica*. *Quaternary Sciences*, 2006, 26(6): 947-954.
- [30] Ma J Y, Chen T, Qiang W Y, Wang G. Correlations between foliar stable carbon isotope composition and environmental factors in desert plant *Reaumuria soongorica* (Pall.) Maxim. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2005, 47(9): 1065-1073.
- [31] Mook W G, Koopmans M, Carter A F. 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(3): 10915-10933.

参考文献:

- [2] 韩兴国, 严昌荣, 陈灵芝. 暖温带地区几种木本植物碳稳定同位素的特点. *应用生态学报*, 2000, 11(4): 497-500.
- [5] 王丽霞, 李心清, 郭兰兰. 中东干旱半干旱区 C_3 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的分布及其对气候的响应. *第四纪研究*, 2006, 26(6): 955-961.
- [6] 王国安, 韩家懋, 刘东生. 中国北方黄土区 C_3 草本植物碳同位素组成研究. *中国科学(D辑): 地球科学*, 2003, 33(6): 550-556.
- [7] 严昌荣, 韩兴国, 陈灵芝, 黄建辉, 苏波. 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.
- [8] 容丽, 王世杰, 杜雪莲. 贵州花江峡谷区常见乔灌木叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值对喀斯特石漠化程度的响应. *林业科学*, 2007, 43(6): 38-44.
- [9] 渠春梅, 韩兴国, 苏波, 黄建辉, 蒋高明. 云南西双版纳片断化热带雨林植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的特点及其对水分利用效率的指示. *植物学报*, 2001, 43(2): 186-192.
- [10] 王国安, 韩家懋, 周力平. 中国北方 C_3 植物碳同位素组成与年均温度关系. *中国地质*, 2002, 29(1): 55-57.
- [11] 王国安, 韩家懋. 中国西北 C_3 植物的碳同位素组成与年降雨量关系初探. *地质科学*, 2001, 36(4): 494-499.
- [15] 陈拓, 杨梅学, 冯虎元, 徐世健, 强维亚, 何元庆, 安黎哲. 青藏高原北部植物叶片碳同位素组成的空间特征. *冰川冻土*, 2003, 25(1): 83-87.
- [21] 苏波, 韩兴国, 李凌浩, 黄建辉, 白永飞, 渠春梅. 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. *植物生态学报*, 2000, 24(6): 648-655.
- [24] 刘晓宏, 赵良菊, Menassie Gasaw, 高登义, 秦大河, 任贾文. 东非大裂谷埃塞俄比亚段内 C_3 植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 及其环境指示意义. *科学通报*, 2007, 52(2): 199-207.
- [27] 林植芳, 林桂珠, 孔国辉, 张鸿彬. 生长光强对亚热带自然林两种木本植物 $\delta^{13}\text{C}$ 和 WUE 的影响. *热带亚热带植物学报*, 1995, 3(2): 77-82.
- [29] 马剑英, 陈发虎, 夏敦胜, 金明, 赵晖. 荒漠植物红砂稳定碳同位素组成的空间分布特征. *第四纪研究*, 2006, 26(6): 947-954.