

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

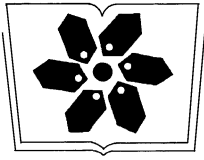
Acta Ecologica Sinica



第 31 卷 第 13 期 Vol.31 No.13 **2011**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 31 卷 第 13 期

2011 年 7 月 (半月刊)

目 次

我国东部北亚热带植物群落季相的时空变化	陈效速, 亓孝然, 阿 杉, 等 (3559)
华北低丘山地人工林蒸散的季节变化及环境影响要素	黄 辉, 孟 平, 张劲松, 等 (3569)
东北东部 14 个温带树种树干呼吸的种内种间变异	许 飞, 王传宽, 王兴昌 (3581)
RS 和 GIS 支持的洪河地区湿地生态健康评价	王一涵, 周德民, 孙永华 (3590)
应用光合色素研究广西钦州湾丰水期浮游植物群落结构	蓝文陆, 王晓辉, 黎明民 (3601)
基于不可替代性的青海省三江源地区保护区功能区划研究	曲 艺, 王秀磊, 栾晓峰, 等 (3609)
融雪时间对大卫马先蒿生长和繁殖特性的影响	陈文年, 吴 彦, 吴 宁, 等 (3621)
巴郎山刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 对海拔高度的响应	冯秋红, 程瑞梅, 史作民, 等 (3629)
宁南半干旱与半干旱偏旱区苜蓿草地土壤水分与养分特征	任晶晶, 李 军, 王学春, 等 (3638)
南岭小坑藜蒴栲群落地上部分生物量分配规律	李 根, 周光益, 王 旭, 等 (3650)
放牧对五台山高山、亚高山草甸牧草品质的影响	章异平, 江 源, 刘全儒, 等 (3659)
短期增温对贡嘎山峨眉冷杉幼苗生长及其 CNP 化学计量学特征的影响	羊留冬, 杨 燕, 王根绪, 等 (3668)
锰胁迫对垂序商陆叶片形态结构及叶绿体超微结构的影响	梁文斌, 薛生国, 沈吉红, 等 (3677)
土荆芥挥发油对蚕豆根尖细胞的化感潜力	胡琬君, 马丹炜, 王亚男, 等 (3684)
喀斯特城市杨树人工林微量元素的生物循环	王新凯, 田大伦, 闫文德, 等 (3691)
大兴安岭林区多孔菌的区系组成与种群结构	崔宝凯, 余长军 (3700)
铜绿微囊藻和斜生栅藻非稳态营养盐限制条件下的生长竞争特性	赵晓东, 潘 江, 李金页, 等 (3710)
陆地棉萌发至三叶期不同生育阶段耐盐特性	王俊娟, 王德龙, 樊伟莉, 等 (3720)
基于模式生物秀丽隐杆线虫的三丁基锡生态毒性评价	王 云, 杨亚楠, 简风雷, 等 (3728)
大庆油田石油开采对土壤线虫群落的影响	肖能文, 谢德燕, 王学霞, 等 (3736)
若尔盖高寒草甸退化对中小型土壤动物群落的影响	吴鹏飞, 杨大星 (3745)
洞庭湖湿地土壤环境及其对退田还湖方式的响应	刘 娜, 王克林, 谢永宏, 等 (3758)
渭北旱塬苹果园地产量和深层土壤水分效应模拟	张社红, 李 军, 王学春, 等 (3767)
黄土丘陵区不同土地利用下土壤释放 N_2O 潜力的影响因素	祁金花, 黄懿梅, 张 宏, 等 (3778)
东北中部地区水稻不同生育时期低温处理下生理变化及耐冷性比较	宋广树, 孙忠富, 孙 蕾, 等 (3788)
硫对成熟期烤烟叶绿素荧光参数的影响	朱英华, 屠乃美, 肖汉乾, 等 (3796)
高温强光对温州蜜柑叶绿素荧光、D1 蛋白和 Deg1 蛋白酶的影响及 SA 效应	邱翠花, 计玮玮, 郭延平 (3802)
覆膜对土壤-莴苣体系氮素分布和植物吸收的影响	李丽丽, 李非里, 刘秋亚, 等 (3811)
基于空间分带的崇明东滩水鸟适宜生境的时空动态分析	范学忠, 张利权, 袁 琳, 等 (3820)
驯鹿对苔藓植物的选择食用及其生境的物种多样性	冯 超, 白学良 (3830)
北京城市绿地调蓄雨水径流功能及其价值评估	张 彪, 谢高地, 薛 康, 等 (3839)
专论与综述	
冻土甲烷循环微生物群落及其对全球变化的响应	倪永清, 史学伟, 郑晓吉, 等 (3846)
哺乳动物毛被传热性能及其影响因素	郑 雷, 张 伟, 华 彦 (3856)
期刊基本参数: CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 304 * zh * P * ¥ 70.00 * 1510 * 33 * 2011-07	



封面图说: 滇金丝猴是我国特有的世界珍稀动物之一, 属国家一级重点保护物种。仅生活在滇藏交界处的高寒云冷杉林中, 是我国川、滇、黔三种金丝猴中唯一具有和人类一样美丽红唇的金丝猴。手中的松萝是它最喜爱的食物之一。

彩图提供: 陈建伟教授 国家林业局 E-mail: cites.chenjw@163.com

冯秋红, 程瑞梅, 史作民, 刘世荣, 刘兴良, 何飞, 曹慧明. 巴郎山刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 对海拔高度的响应. 生态学报, 2011, 31(13): 3629-3637.
Feng Q H, Cheng R M, Shi Z M, Liu S R, Liu X L, He F, Cao H M. Response of foliar $\delta^{13}\text{C}$ of *Quercus spinosa* to altitudinal gradients. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(13): 3629-3637.

巴郎山刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 对 海拔高度的响应

冯秋红^{1,2}, 程瑞梅¹, 史作民^{1,*}, 刘世荣¹, 刘兴良², 何 飞², 曹慧明¹

(1. 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;

2. 四川省林业科学研究院, 成都 610081)

摘要:在卧龙自然保护区,按海拔梯度选择了3个刺叶高山栎分布地点(2600、3050、3500m),对各研究地点刺叶高山栎进行了叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 、光合、 CO_2 扩散导度、养分以及形态等参数的测量,以期揭示刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随着海拔的变化规律及原因。结果表明:首先,随着海拔的升高,目标树种叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随之增加,且海拔每升高 1000m, $\delta^{13}\text{C}$ 增加 2.0‰;其次,随着海拔升高,大气压强降低,因而导致的叶片扩散导度(包括气孔导度(g_s)和叶肉细胞导度(g_m))的降低是叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随着海拔升高而升高的主要原因;同时,随着海拔升高而增加的比叶重(LMA)也在一定程度上促进了这种响应趋势;最后,叶片 N 含量随着海拔升高而更多被分配给非光合系统的趋势导致了羧化效率及光合速率的降低,进而抑制了刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随着海拔升高而升高的趋势;此外,与单位面积氮含量(N_{area})和单位重量氮含量(N_{mass})相比,光合氮利用效率(PNUE)可以更准确地反映植物叶片的氮含量与其吸收和固定大气 CO_2 能力之间的关系,并对 $\delta^{13}\text{C}$ 也有一定的指示作用。

关键词:叶片 $\delta^{13}\text{C}$; 海拔响应; 刺叶高山栎; 卧龙自然保护区

Response of foliar $\delta^{13}\text{C}$ of *Quercus spinosa* to altitudinal gradients

FENG QiuHong^{1,2}, CHENG Ruimei¹, SHI Zuomin^{1,*}, LIU Shirong¹, LIU Xingliang², HE Fei², CAO Huiming¹

1 Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory on Forest Ecology and Environmental Sciences of State Forestry Administration, Beijing 100091, China

2 Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, China

Abstract: Plant carbon isotope discrimination ($\delta^{13}\text{C}$) has been one of core issues in fields of plant ecology and global carbon cycle since ^{13}C of plant tissue was found to be more than that of atmosphere. Many researches have found that plant (especially C_3 plants) $\delta^{13}\text{C}$ increased with altitudes. Discrimination of photosynthesis to ^{13}C , which is a key process for causing the difference of ^{13}C content between plants and atmosphere, is influenced by environment, but it achieves through biological processes finally. So analysis of relationships between plant $\delta^{13}\text{C}$ and eco-physiological parameters (photosynthesis, diffusion, nutrient content, morphology etc.) is more meaningful and helpful to interpret the relationship between plant $\delta^{13}\text{C}$ and altitudinal gradients than those between plant $\delta^{13}\text{C}$ and environmental factors. Foliar traits on carbon isotope ratio, photosynthesis, diffusional conductance to CO_2 , nutrient content and morphology of *Quercus spinosa* in three sites with different altitudes from Wolong reserve were measured in order to understand and interpret how foliar $\delta^{13}\text{C}$ of *Quercus spinosa* responses to altitudinal gradients in this area. The relationships among foliar $\delta^{13}\text{C}$ and altitudinal gradients and eco-physiological parameters were analyzed by Pearson correlation analysis firstly. Some of them that correlated significantly with

基金项目:国家自然科学基金面上项目(30771718); 中国林业科学研究院中级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(CAFRIF200717); 林业公益性行业科研专项(200804001)资助

收稿日期:2010-11-19; 修订日期:2011-03-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shizm@forestry.ac.cn

each other were analyzed again by Standardised Major Axis (SMA). Foliar $\delta^{13}\text{C}$ of *Quercus spinosa* increased with altitude ($R^2=0.56$, $P<0.001$), and the altitudinal difference of $\delta^{13}\text{C}$ amount to 2.0‰ per 1000m. Theoretically, when mesophyll conductance (g_m) is considered as a limited factor for CO_2 diffusion, there should be a more significant correlation between $\delta^{13}\text{C}$ and the ratio of chloroplast partial pressure of CO_2 to ambient CO_2 partial pressure (P_c/P_a) than that between $\delta^{13}\text{C}$ and the ratio of intercellular to ambient partial pressure of CO_2 (P_i/P_a). So P_c/P_a should be better used for indicating $\delta^{13}\text{C}$ instead of P_i/P_a . We found that lower P_c/P_a at higher altitude caused by decreasing diffusional conductance (stomatal conductance (g_s) and g_m) was main reason why foliar $\delta^{13}\text{C}$ of *Quercus spinosa* increased with altitudes and g_s ($R^2=0.71$, $P<0.001$) was a more important factor to foliar $\delta^{13}\text{C}$ than g_m ($R^2=0.65$, $P=0.003$). Meanwhile, leaf mass per area (LMA) that increased with altitudes also had a positive effect on this trend ($R^2=0.35$, $P=0.017$). Nitrogen content per leaf area (N_{area}) increased with altitudes, but more nitrogen was allocated to non-photosynthetic system that caused the drop of carboxylation efficiency and photosynthetic rate at high altitudes, and then played a negative role on the changes of foliar $\delta^{13}\text{C}$ with altitudes in a certain extent. Additionally, photosynthetic nitrogen use efficiency ($PNUE$) was testified to be a better indicator for the relationship between leaf nitrogen content and foliar CO_2 fixing, also for foliar $\delta^{13}\text{C}$ than N_{area} and nitrogen content per leaf mass (N_{mass}).

Key Words: leaf carbon isotope discrimination; altitudinal response; *Quercus spinosa*; Wolong Natural Reserve

作为植物生态学和全球碳循环研究的核心之一,植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ (稳定碳同位素比值) 越来越受到大家的关注^[1-5]。且在不同地区、不同尺度下针对不同的研究对象已经展开了许多研究,例如 Körner 等^[6]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(km); Morecroft 等^[7]对苏格兰高地八个地区分布于不同海拔的 *Alchemilla alpina* 的研究表明,植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与海拔之间存在以下相关关系, $Y=-27.24\text{‰}+1.906X$, $r^2=0.31$, Y = 叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值(‰), X = 海拔高度(km), 植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值每升高 1000 m 大约增加 1.9‰; 史作民等^[4]对卧龙巴郎山大叶醉鱼草 (*Buddleja davidii*) 的研究也得到类似结论;然而,也有研究发现^[8-9],随着海拔的升高,植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值可能降低,或无规律。总之,由于海拔差异所导致的同一种植物对环境的形态和生理响应与适应差异如同一个天然实验室,通过植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 含量的海拔响应及生物学机理研究不仅可以解释叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 含量沿海拔梯度的变化规律,更重要的是可以揭示植物叶片生理生态过程对变化环境的响应与适应机理,在研究和评价全球气候变化对陆地生态系统的影响及陆地生态系统对气候变化的反馈和适应等方面具有重要科学意义^[5]。因此,海拔梯度所导致的植物叶片气体交换和稳定碳同位素比值($\delta^{13}\text{C}$) 差异也越来越引起大家的关注^[4,9-14]。

刺叶高山栎 (*Quercus spinosa*) 是川西高山栎组中的一种,主要分布于陕西、甘肃、四川、贵州、云南等西南山区省份。作为高山栎群落的重要组成成分,其适应多种生境,如山坡、山谷森林,也常生于岩石裸露的峭壁上。较强的适应能力导致其海拔分布的广泛性,通常最低可低于 1000m,而最高可高于 3500m。在本研究地区,刺叶高山栎主要分布于海拔 2000—3600m。通过本研究,试图回答:(1) 刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔之间存在怎样的关系?(2) 叶片光合生理、 CO_2 扩散导度、氮含量、光合氮利用效率 ($PNUE$) 和形态等参数可否解释叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔之间的关系?

1 研究地点和研究方法

1.1 研究地点

卧龙自然保护区位于横断山脉东部,青藏高原东南缘的邛崃山东坡 (102°52′—103°24′ E, 30°45′—31°25′ N), 为四川盆地向川西高原过渡地带,以高山峡谷为主要地貌特征。该区属于亚热带内陆山地气候,冬寒夏凉、降水丰富、干湿季节明显,在海拔 2700m 地带,年平均温度 8.4℃, 1 月平均气温 -1.7℃, 7 月平均气温

17.0℃, $\geq 0^\circ\text{C}$ 活动积温 4000℃; 年平均降水量 861.8 mm, 5—9 月降水量占全年降水量的 68.1%, 年平均相对湿度 80% 左右。土壤主要以山地棕壤为主。高山栎主要分布在海拔 2000—3600m 的阳坡, 但 2500m 以下, 其冠层优势明显下降。主要分布的高山栎类植物包括: 川滇高山栎、刺叶高山栎和巴东栎等。

1.2 研究方法

在研究地区按海拔梯度设置实验地点 3 个(均为阳坡), 分别为: 2600m、3050m 和 3500m。2009 年 7—8 月, 选择生长成熟且良好的刺叶高山栎 3—5 个植株, 每株 2—3 片成熟、向阳且生长良好的叶片进行光合参数及 CO_2 扩散参数的测定; 此外, 采集包括进行光合及 CO_2 扩散测定在内的共 10 株刺叶高山栎的叶片, 每株 10—15 个叶片混合为 1 个样本进行 $\delta^{13}\text{C}$ 和比叶重(LMA)的测定。首先对 $\delta^{13}\text{C}$ 与其他性状进行 Pearson 相关关系分析; 随后对其中相关关系显著者进行标准化主轴分析(SMA, standardised major axis; 此方法可以更好的诠释一对相关关系中, 自变量对因变量的贡献率), 在此之前, 对除 $\delta^{13}\text{C}$ 值以外的其他性状进行取对数处理^[15]。

1.2.1 叶片 LMA、N 含量和 $\delta^{13}\text{C}$ 的测定

将采集到的叶片样品进行叶面积和干重的测定。叶面积的测定使用 Li-3000A 叶面积仪(LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA)进行, 随后放入 75℃ 的烘箱中烘干 48h 后测定干重, $\text{LMA} = \text{叶片干重} / \text{叶面积}$; 随后将干样粉碎并过 80 目筛以用于氮含量和 $\delta^{13}\text{C}$ 的测定。氮含量通过凯氏定氮法测定; 碳同位素测定的样品将经过气化、纯化、结晶后用质谱仪(DELTAplus XP, Thermo Finnigan, Bremen, Germany)进行 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 比值的测定, 相对误差小于 0.1‰。 $\delta^{13}\text{C}$ 具体的计算公式为: $\delta^{13}\text{C} = [^{13}\text{C}/^{12}\text{C}(\text{sample}) / ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}(\text{PDB}) - 1] \times 1000$, 其中, $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}(\text{sample})$ 为样品中碳元素重轻同位素丰度之比; $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}(\text{PDB})$ 为标准物中碳元素重轻同位素丰度之比; PDB 为 Pee Dee Belemnite, 碳同位素的标准物(一种碳酸盐陨石)。

1.2.2 叶片光合指标的测定

每天的 9:00—15:00 使用 LI-6400 便携式光合作用测定系统(LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA)进行光合指标测定, 将叶片温度设定为 25℃, 光强设定为饱和光强。开始测定时将参照 CO_2 浓度(reference CO_2 concentration)调整在大气 CO_2 浓度(约 350 $\mu\text{mol}/\text{mol}$), 测量梯度依次为: 350、300、250、200、150、100、50、200、400、600、800、1000、1200、1400、1600、1800、2000 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 。每个浓度均在样本室与参比室达到平衡后适应 2—3 min 后记数, 每个梯度点重复记数 10 次以上。最大净光合速率(A_{max})、最大羧化速率(V_{cmax})和最大电子传递速率(J_{max})均通过 Farquhar 模型^[16]模拟 $A-C_i$ 曲线得到, 而该模型中的动力学参数则主要参考 Bernacchi 等^[17-19]和 Sharkey 等^[20]的参数。每个对象的上述测定完成后, 用锡箔封闭叶室 30min 以上, 待叶片完全适应后再进行光合测定, 每个叶片重复记数 10 次以上, 这时测定的光合速率即为暗呼吸(R_d)。测定完成后采集测定的叶片用于其他指标的分析。

1.2.3 叶片扩散指标的测定

每天 9:00—15:00 使用 LI-6400 便携式光合作用测定系统(LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA)进行叶片气体交换指标的测量, 主要包括: 光合速率(A)、气孔导度(g_s)、叶肉细胞导度(g_m)。其中, 前两者均可直接测得, 测定时将叶片温度设定为 25℃, 光强设定为饱和光强; 而 g_m 可通过测定叶片荧光产量($\Delta F / F_m$)及 A 、 R_d 等利用 Loreto 等^[21]提出的方法求算, 其中:

$$g_m = \frac{A}{\left\{ C_i - \left[\Gamma^* (J_f + 8(A + R_d)) / J_f - 4(A + R_d) \right] \right\}} \quad (1)$$

其中, J_f 与 Γ^* 的计算如下:

$$J_f = PAR \times \frac{\Delta F}{F_m} \times \text{Leafreflu} \times \text{PARDistPhotosys} \quad (2)$$

$$\Gamma^* = 42.75 + 1.88(T_{\text{leaf}} - 25) + 0.036 \times (T_{\text{leaf}} - 25)^2 \quad (3)$$

上述公式中, Leafreflu = 0.9, PARDistPhotosys = 0.5; A : 光合速率; C_i : 胞间 CO_2 浓度; T_{leaf} : 叶片温度; R_d : 暗呼吸; $\Delta F/F_m$: 荧光产量。

2 结果与分析

2.1 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的海拔差异

随着海拔的升高, 刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随之升高(表 1), 这与前人的研究结果类似^[4,6-7]。即, 3500m 与 3050m 间的 $\delta^{13}\text{C}$ 虽无显著差异, 但两者均极显著高于 2600m 处的 $\delta^{13}\text{C}$ 。整体来说, 刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔高度之间存在这样的关系: $Y = -33.0773\text{‰} + 2.0X$, $r^2 = 0.56$, Y = 叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值(‰), X = 海拔高度(km); 海拔每升高 1000m, 刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 升高 2.0‰。

2.2 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 LMA 和叶片氮含量间关系

叶片 LMA 与 $\delta^{13}\text{C}$ 之间存在显著的正相关关系(表 2)。即, 随着海拔的升高, 刺叶高山栎的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 增加的同时, 叶片也有所增厚(叶片单位面积的干物质投入有所增加); $\delta^{13}\text{C}$ 与单位面积氮含量(N_{area})间呈现显著正相关关系, 而与单位重量氮含量(N_{mass})无显著相关(表 2); 刺叶高山栎的 N_{area} 与 $\delta^{13}\text{C}$ 一样, 随着海拔的升高而增加, 而净光合速率则呈现相反趋势(如表 4 所示), 进而导致 PNUE 随着海拔的升高而降低, 且与 $\delta^{13}\text{C}$ 呈极显著负相关关系(表 2)。

表 1 不同海拔刺叶高山栎的叶片 $\delta^{13}\text{C}$

Table 1 leaf carbon isotope discrimination ($\delta^{13}\text{C}$) of *Quercus spinosa* from different altitudes

海拔/m	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$
3500	-26.23±0.85Aa
3050	-26.57±0.67Aa
2600	-28.04±0.08Bb

ABC; $P < 0.05$; abc; $P < 0.01$

表 2 刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 LMA、叶片 N 含量间关系

Table 2 The relationships between leaf carbon isotope discrimination ($\delta^{13}\text{C}$) and LMA, leaf nitrogen content

系数 Coefficient		log 比叶重 LMA	单位重量氮含量 N_{mass}	单位面积氮含量 N_{area}	光合氮利用效率 PNUE
		/(g/m ²)	/(g/mg)	/(g/m ²)	/(μmol mol ⁻¹ s ⁻¹)
稳定碳同位素	r	0.607*	-0.018	0.781**	-0.797**
比值 $\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$	P	0.013	0.953	0.003	0.001
	n	16	13	12	14

n 样本数 number of sample; P 显著性 significant level; r 相关系数 correlation coefficient; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

如图 1 所示, 随着刺叶高山栎 LMA 的增加, 其叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随之增加($R^2 = 0.35$, $P = 0.017$)。一般认为, 随着叶片厚度的增加(LMA 的增加), CO_2 的光合扩散途径(气孔到叶绿体)增长, 这会降低羧化位点 CO_2 的供应, 进而 $P_c(P_c/P_a)$ 降低, 最终导致 $\delta^{13}\text{C}$ 增加^[7,22-27]。

如图 2 所示, 随着 N_{area} 的增加、PNUE 的降低, 刺叶高山栎的 $\delta^{13}\text{C}$ 随之增加。相比之下, PNUE($R^2 = 0.63$, $P = 0.001$)较 N_{area} ($R^2 = 0.46$, $P = 0.010$)对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响程度更大。

2.3 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与光合参数间关系

随着海拔升高, 刺叶高山栎光合参数与 $\delta^{13}\text{C}$ 间均呈现负相关关系(表 3)。相比之下, J_{max} 与 $\delta^{13}\text{C}$ 间的负相关关系最密切, 其次为 A_{max} , 而 V_{cmax} 与 $\delta^{13}\text{C}$ 间关系不显著, 进而导致 $J_{\text{max}}/V_{\text{cmax}}$ 与 $\delta^{13}\text{C}$ 间仍为负相关关系。

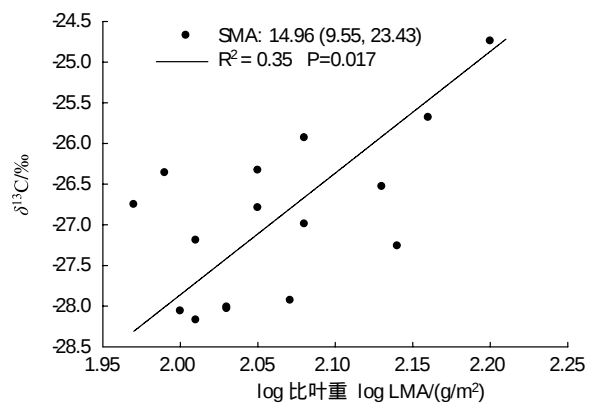


图 1 刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 LMA 之间关系

Fig. 1 The relationship between foliar $\delta^{13}\text{C}$ and LMA in *Quercus spinosa*

标准主轴法斜率(斜率波动范围) SMA: Slope for Standardised Major Axis (the range of slope)

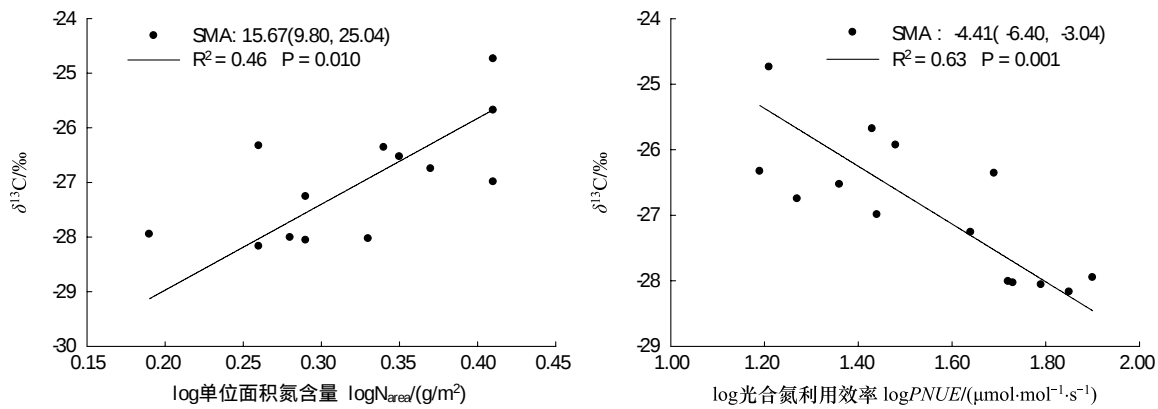


图 2 刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 PNUE 、 N_{area} 之间关系

Fig. 2 The relationships between foliar $\delta^{13}\text{C}$ and PNUE , N_{area} in *Quercus spinosa*

表 3 刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与光合参数间关系

Table 3 The relationships between foliar $\delta^{13}\text{C}$ and photosynthetic parameters in *Quercus spinosa*

系数 Coefficient		最大净光合速率 A_{max} $/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	最大羧化速率 V_{cmax} $/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	最大电子传递速率 J_{max} $/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	最大电子传递速率/ 最大羧化速率 $J_{\text{max}}/V_{\text{cmax}}$
稳定碳同位素 比值 $\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$	r	-0.571 *	-0.487	-0.689 **	-0.697 **
	P	0.026	0.066	0.004	0.004
	n	15	15	15	15

* $P<0.05$, ** $P<0.01$

2.4 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 CO_2 扩散参数间关系

随着海拔的升高,刺叶高山栎的 A 、 g_m 、 g_s 、 P_i/P_a (P_i :细胞间隙 CO_2 分压; P_a :外界大气 CO_2 分压) 和 P_c/P_a (P_c :叶绿体基质内的 CO_2 分压) 均与 $\delta^{13}\text{C}$ 呈负相关关系,且除 P_c/P_a 以外,所有扩散参数与 $\delta^{13}\text{C}$ 间的负相关关系均显著,其中以 g_s 和 $\delta^{13}\text{C}$ 间负相关的显著性最高, P_i/P_a 和 g_m 次之,最后为 A (表 4)。

表 4 刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与扩散参数间关系

Table 4 The relationships between foliar $\delta^{13}\text{C}$ and diffusional parameters in *Quercus spinosa*

系数 Coefficient		光合速率 A $/(\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	叶肉细胞导度 g_m $/(\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	气孔导度 g_s $/(\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	细胞间与 外界 CO_2 压强比 P_i/P_a	羧化位点与 外界 CO_2 压强比 P_c/P_a
稳定碳同位素 比值 $\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$	r	-0.580 *	-0.671 *	-0.798 **	-0.659 *	-0.553
	P	0.023	0.024	0.000	0.010	0.062
	N	15	11	15	14	12

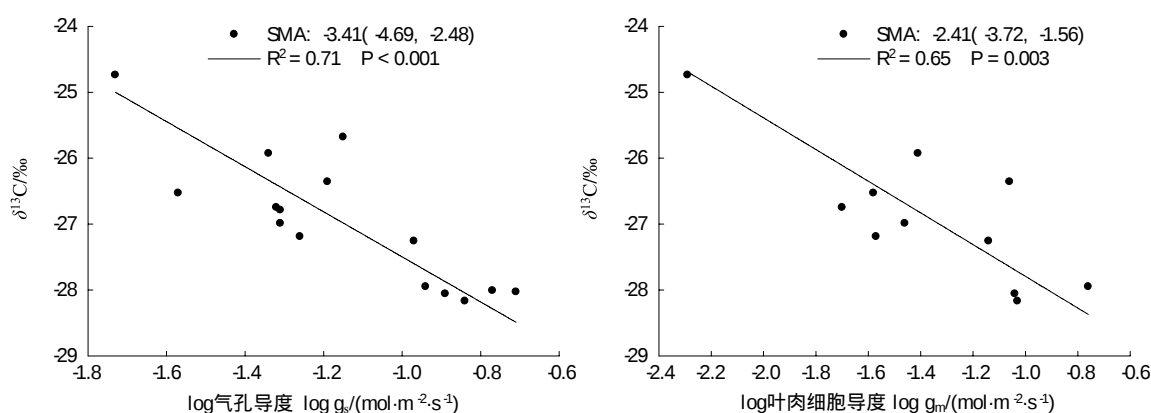
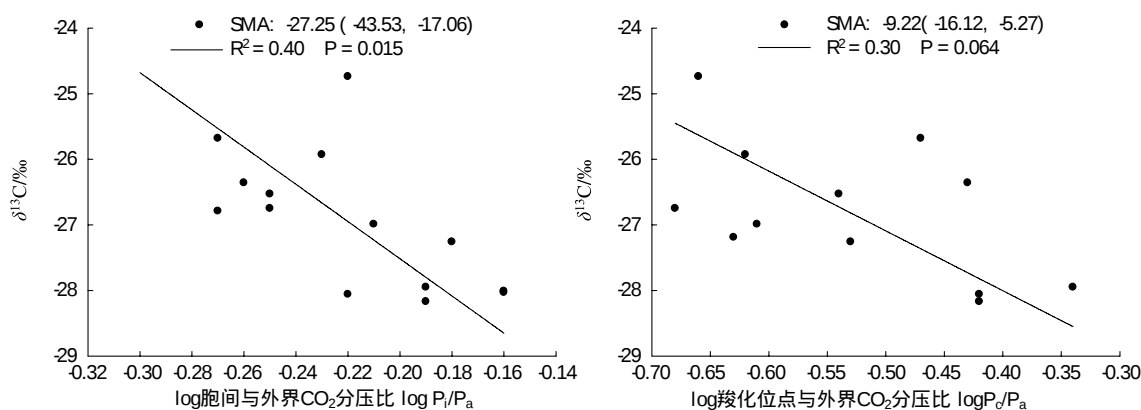
* $P<0.05$, ** $P<0.01$

如图 3 所示,随着 g_s 和 g_m 的增加,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 均呈现下降趋势。但与 g_m ($R^2=0.65$, $P=0.003$) 相比, g_s ($R^2=0.71$, $P<0.001$) 对于 $\delta^{13}\text{C}$ 的作用更大些。

如图 4 所示,随着 P_i/P_a 和 P_c/P_a 的增加,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 均呈现下降趋势。但与 P_c/P_a ($R^2=0.30$, $P=0.064$) 相比, P_i/P_a ($R^2=0.40$, $P=0.015$) 对于 $\delta^{13}\text{C}$ 的作用似乎更显著。

3 讨论

与前人的相关研究结果类似^[6-7,28],随着海拔的升高,刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值也随之增加 ($R^2=0.56$, $P<0.001$) (表 1),且海拔每升高 1000m, $\delta^{13}\text{C}$ 增加 2.0‰。植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与大气 $\delta^{13}\text{C}$ 值的区别来源于其自身

图3 刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 g_s 、 g_m 之间关系Fig. 3 The relationships between foliar $\delta^{13}\text{C}$ and g_s , g_m in *Quercus spinosa*图4 刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 P_i/P_a 、 P_c/P_a 之间关系Fig. 4 The relationships between foliar $\delta^{13}\text{C}$ and P_i/P_a , P_c/P_a in *Quercus spinosa*

光合作用过程中对 ^{13}C 的分辨作用,虽然这一作用过程受环境因子的影响,但最终都是通过生物学过程来实现的^[5]。所以,通过分析不同海拔刺叶高山栎叶片光合、扩散、养分、形态等生理生态参数与 $\delta^{13}\text{C}$ 值间关系,有利于对刺叶高山栎 $\delta^{13}\text{C}$ 值海拔响应原因进行更深层次的探究。早期, $\delta^{13}\text{C}$ 值被表达为^[16,29]:

$$\delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_a - a - (b - a) (P_i/P_a) \quad (4)$$

式中, $\delta^{13}\text{C}_a$ 为空气中 $\delta^{13}\text{C}$ 值; a :气相辨别参数,4.4‰; b :羧化辨别参数,27.0‰。所以, P_i/P_a 被认为与 $\delta^{13}\text{C}$ 呈负相关关系。但是,早期的表达基于这样一个假设,即 $P_i = P_c$,换言之,叶肉细胞导度无穷大或是叶肉细胞阻力近似于零。然而,近二十年来的新近研究表明,不但叶肉细胞导度是有限的,而且其大小也会随着诸多因素(温度、水分、养分等)的变化而变化^[30-33]。故 $\delta^{13}\text{C}$ 值应被表达为^[34]:

$$\delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_a - a - (b - a) (P_i/P_a) + b(P_i - P_c) / P_a \quad (5)$$

上式经分解后:

$$\delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_a - a + aP_i/P_a - bP_c/P_a \quad (6)$$

从公式(6)中可以看出,虽然当 P_c/P_a 一定时,随着 P_i/P_a 的增加, $\delta^{13}\text{C}$ 增加,而当 P_i/P_a 一定时,随着 P_c/P_a 增加, $\delta^{13}\text{C}$ 则降低,但就系数而言, P_c/P_a 的系数 b 为 P_i/P_a 的系数 a 的6倍以上,所以其对 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响更大。就影响因子而言,除 g_s 和1,5二磷酸核酮糖羧化氧化酶(Rubisco)^[35]以外, g_m 对于 P_c/P_a 的作用也不可小视。然而,本研究表明, $\delta^{13}\text{C}$ 无论与 P_i/P_a 还是 P_c/P_a 均存在负相关关系(如表4所示),且 P_i/P_a 对 $\delta^{13}\text{C}$ 的作用较

P_c/P_a 更大(图 4)。这其中的原因主要在于 P_c/P_a 与 P_i/P_a 间存在一定的相关性,通常两者呈正相关关系,所以当 P_i/P_a 降低时,由于它降低所导致的 $\delta^{13}\text{C}$ 减少会被 P_c/P_a 降低引起的 $\delta^{13}\text{C}$ 增加所覆盖。

随着叶片厚度(LMA)的增加, $\delta^{13}\text{C}$ 也随之增大($R^2=0.35$, $P=0.017$;表 2,图 1),即随着海拔的升高,大气温度和压强均降低,而辐射却增强,高山植物为了抵御外界恶劣环境会增加单位面积叶片所投入的干物质^[11,36-37]。一般认为,较厚叶片具有较长的光合扩散途径,这会降低羧化位点 CO_2 的供应,进而 $P_c(P_c/P_a)$ 降低^[4,11],这可能是导致最终 $\delta^{13}\text{C}$ 增加的原因之一。

先前研究已经表明,随着海拔的升高,一些植物叶片氮含量随之变化,且氮含量的增减也因研究地点、研究对象的不同而有所差异^[6-7,11,25,38-39]。Reich 和 Oleksyn^[40] 研究发现,在年均温度介于 $5-10^\circ\text{C}$ 的地区,植物叶片 N、P 含量会随着温度的升高而降低。前人研究也表明,随着海拔的升高,大气温度降低,辐射增加,不但高山植物的叶片单位面积干物质投入会随之增加,而且叶片的面积呈现缩小趋势,进而导致 N_{area} 随之增加,且与叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的海拔响应呈现明显正相关关系^[38-39,41](表 2,图 2);此外,N 素对于光合作用的重要作用也已成为大家所熟知,所以 N_{area} 随着海拔升高的趋势也被认为是一些植物的 A_{max} 随着海拔的升高而升高的主要原因^[42]。然而本研究发现,虽然与叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 类似,随着海拔的升高,刺叶高山栎叶片 N 含量(N_{area})有所上升,但其光合速率反而降低,最终导致 $PNUE$ 降低且与 $\delta^{13}\text{C}$ 之间呈现显著的负相关关系(表 2,图 2)。而导致该结果的主要原因可能在于叶片 N 素在光合系统和非光合系统间分配的差异。已有研究表明^[39,43-45],叶片 N 含量分配于光合系统的比例不仅在不同物种间相差较大,即使在同种间也会随着海拔的变化有所差异。在高海拔地区,虽然植物叶片通常具有更高的 N 含量,但刺叶高山栎会将更多的 N 素分配给非光合系统,从而减少参加光合作用的 N 素,使得最大光合速率降低,最终导致 $PNUE$ 降低。此外,叶片 N 含量以及 $PNUE$ 在影响光合作用的同时,也会间接影响到植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 。一般来说,较高的叶片 N 含量通常导致较高的羧化效率,进而降低 P_c/P_a ,从而促进 $\delta^{13}\text{C}$ 的升高^[4,11]。而在本研究中,随着海拔的升高,植物会将更多的 N 素分配给非光合系统,在促使 $PNUE$ 降低的同时,较低的光合系统 N 素分配率会使得 Rubisco 有所降低,进而 P_c/P_a 升高,在一定程度上导致了 $\delta^{13}\text{C}$ 的降低。

作为氮素分配差异的结果,刺叶高山栎光合参数(A_{max} 、 V_{cmax} 和 J_{max})与叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的海拔响应趋势呈负相关关系(表 3),即 A_{max} ($r=-0.571$, $P=0.026$)、 V_{cmax} ($r=-0.487$, $P=0.066$) 和 J_{max} ($r=-0.689$, $P=0.004$) 均随着海拔的升高而降低,这虽然在一定程度上降低了叶片 $\delta^{13}\text{C}$,但是,随着海拔升高而降低的扩散导度(包括 g_s 和 g_m)以及随着海拔升高而增加的叶片厚度(较高的 LMA)对 $\delta^{13}\text{C}$ 的促进作用则要略胜一筹($R^2=0.71$, $P<0.001$; $R^2=0.65$, $P=0.003$; $R^2=0.35$, $P=0.017$;图 1,图 4)。此外, J_{max} 和 V_{cmax} 的比值一直被认为是衡量 N 素在叶片光合系统内部分配格局的一个重要指标^[46]。该比值代表着光合作用内部电子传递和 Rubisco 能力(RUBP(1,5-二磷酸核酮糖)的再生和消耗)之间的一种功能平衡。本研究表明,不但 J_{max} 和 V_{cmax} 与 $\delta^{13}\text{C}$ 呈负相关关系, $J_{\text{max}}/V_{\text{cmax}}$ 也一样(表 3),即,随着海拔的升高, $J_{\text{max}}/V_{\text{cmax}}$ 降低,这就说明,随着海拔的升高,刺叶高山栎趋向于将光合系统中的更多的 N 素分配给用于羧化作用的 Rubisco,这在一定程度上缓解了由于 $PNUE$ 降低所导致的羧化能力下降。

当进行光合作用时,植物通过气孔来吸收外界的 CO_2 来进行同化作用。事实上,这一扩散过程主要包括 3 个部分,首先是 CO_2 由环境大气到叶片表面层,然后再由叶片表面层进入叶片气孔,最后由气孔进入光合作用的场所——叶绿体基质。而 CO_2 在这 3 个阶段的扩散能力分别称为^[47]:表层导度(boundary layer conductance)、 g_s 和 g_m 。相比之下,后两者对于光合扩散过程则显得更为重要。作为光合扩散途径的重要组成部分, g_s 和 g_m 对于 $\delta^{13}\text{C}$ 也有着重要的意义。不难理解,两者对 P_i/P_a 的影响存在着此消彼长的平衡关系。而对于 P_c/P_a 来说,两者的作用方向则是一致的,即 P_c/P_a 会随着 g_s 和 g_m 的增加而增加,所以 g_s 和 g_m 均与 $\delta^{13}\text{C}$ 间存在显著的负相关关系。本研究发现,与 g_m 相比, g_s 对 P_c/P_a ,乃至 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响更大(表 4,图 3)。

综上所述,随着海拔的升高,刺叶高山栎的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 亦会随之升高,且海拔每升高 1000m, $\delta^{13}\text{C}$ 增加

2.0‰。首先,随着海拔的升高,大气压强降低所导致的扩散导度(g_s 和 g_m)降低可能是导致目标种 $\delta^{13}\text{C}$ 海拔响应的主要原因;此外,随着海拔升高而增厚的叶片也促进了这一响应趋势;然而,虽然由于N素在光合系统与非光合系统间分配差异所导致的高海拔刺叶高山栎叶片光合羧化速率降低在一定程度上降低了其叶片 $\delta^{13}\text{C}$,但这并不足以改变目标种 $\delta^{13}\text{C}$ 随着海拔升高而增加的大趋势。最后,本研究发现,与 N_{area} 和 N_{mass} 相比, $PNUE$ 更适合用来反映植物叶片的氮含量与其吸收和固定大气 CO_2 的能力之间的关系^[39],而且对于叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 也具有一定的指示作用。

References:

- [1] Keeling C D. The concentration and isotopic abundances of carbon dioxide in the atmosphere. *Tellus*, 1960, 12: 200-203.
- [2] Mook W G. ^{13}C in atmospheric CO_2 . *Netherlands Journal of Sea Research*, 1986, 20: 211-223.
- [3] Côtéaux M M, Bottner P, Anderson J M, Berg B, Bolger T, Casals P, Romanya J, Thiery J M, Vallejo V R. 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.
- [4] Shi Z M, Liu S R, Liu X L, Centritto M. Altitudinal variation in photosynthetic capacity, diffusional conductance, and $\delta^{13}\text{C}$ of butterfly bush (*Buddleja davidii* Franch.) plants growing at high elevations. *Physiologia Plantarum*, 2006, 128(4): 722-731.
- [5] Shi Z M, Cheng R M, Liu S R. Response of leaf $\delta^{13}\text{C}$ to altitudinal gradients and its mechanism. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 12(24): 2901-2906.
- [6] Körner C, Farquhar G D, Roksandic Z. A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude. *Oecologia*, 1988, 74: 623-632.
- [7] 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.
- [8] Li C Y, Zhang X J, Liu X L, Luukkanen O, Berninger F. Leaf morphological and physiological response of *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient. *Silva Fennica*, 2006, 40(1): 5-13.
- [9] Körner C, Farquhar G D, Wong S C. Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends. *Oecologia*, 1991, 88: 30-40.
- [10] Gale J. Plants and altitude — revisited. *Annals of Botany*, 2004, 94: 199.
- [11] Kogami H, Hanba Y T, Kibe T, Terashima I, Masuzawa T. CO_2 transfer conductance, leaf structure and carbon isotope composition of *Polygonum cuspidatum* leaves from low and high altitudes. *Plant, Cell & Environment*, 2001, 24: 529-538.
- [12] Kumar N, Kumar S, Ahuja P S. Photosynthetic characteristics of *Hordeum*, *Triticum*, *Rumex*, and *Trifolium* species at contrasting altitudes. *Photosynthetica*, 2005, 43: 195-201.
- [13] 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 & Environment*, 2002, 25: 65-74.
- [14] Terashima I, Masuzawa T, Ohba H, Yokoi Y. Is photosynthesis suppressed at higher elevation because of low CO_2 pressure? *Ecology*, 1995, 76: 2663-2668.
- [15] Wright I J, Groom P K, Lamont B B, Poot P, Prior L D, Reich P B, Schulze E D, Veneklaas E J, Westoby M. Leaf traits relationships in Australian plant species. *Functional Plant Biology*, 2004, 31: 551-558.
- [16] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Planta*, 1980, 149: 78-90.
- [17] Bernacchi C J, Singsaas E L, Pimentel C, Portis A R Jr, Long S P. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 2001, 24: 253-259.
- [18] Bernacchi C J, Portis A R, Nakano H, von Caemmerer S and Long S P. Temperature response of mesophyll conductance. Implications for the determination of Rubisco enzyme kinetics and for limitations to photosynthesis in vivo. *Plant Physiology*, 2002, 130: 1992-1998.
- [19] Bernacchi C J, Pimentel C and Long S P. In vivo temperature response functions of parameters required to model RuBP-limited photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 2003, 26: 1419-1430.
- [20] Sharkey T D, Bernacchi C J, Farquhar G D, Singsaas E L. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C_3 leaves. *Plant, Cell & Environment*, 2007, 30: 1035-1040.
- [21] Loreto F, Harley P C, Di Marco G, Sharkey T D. Estimation of mesophyll conductance to CO_2 flux by three different methods. *Plant Physiology*, 1992, 98: 1437-1443.
- [22] Grubb P J. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains with specific reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1977, 8: 83-107.
- [23] Woodward F I. The significance of interspecific differences in specific leaf area to the growth of selected herbaceous species from different altitude. *New Phytologist*, 1983, 95: 313-323.
- [24] Körner C. The nutritional status of plants from high altitudes. A worldwide comparison. *Oecologia*, 1989, 81: 379-391.

- [25] Vitousek P M, Field C B, Matson P A. Variation in foliar $\delta^{13}\text{C}$ in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*: a case of internal resistance? *Oecologia*, 1990, 84:362-370.
- [26] Hanba Y T, Miyazawa 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.
- [27] Hassiotou F, Ludwig M, Renton M, Veneklaas E J, Evans J R. Influence of leaf dry mass per area, CO_2 , and irradiance on mesophyll conductance in sclerophylls. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(8):2303-2314.
- [28] 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, 41:1303-1308.
- [29] Lauer M J, Boyer J S. Internal CO_2 measured directly in leaves: abscisic acid and low leaf water potential cause opposing effects. *Plant Physiology*, 1992, 98:1310-1316.
- [30] Jones H G. Moderate-term water stresses and associated changes in some photosynthetic parameters in cotton. *New Phytologist*, 1973, 72:1095-1105.
- [31] Evans J R, Terashima I. Photosynthetic characteristics of spinach leaves grown with different nitrogen treatments. *Plant, and Cell Physiology*, 1988, 29:157-165.
- [32] Warren C R, Livingston N J, Turpin D H. Water stress decreases the transfer conductance of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) seedlings. *Tree Physiology*, 2004, 24:971-979.
- [33] Flexas J, Ribas-Carbó M, Bota J, Galmés J, Henkle M, Martínez-Cañellas S, Medrano H. Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO_2 concentration. *New Phytologist*, 2006, 172:73-82.
- [34] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1989, 40:503-537.
- [35] von Caemmerer S, Farquhar G D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and gas exchange of leaves. *Planta*, 1981, 153:376-387.
- [36] Chapin F S, Autumn K, Pugnaire F. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist*, 1993, 142:78-92.
- [37] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecology strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33:125-159.
- [38] Cordell S, Goldstein G, Meinzer F C, Handley L L. 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.
- [39] Hikosaka K, Nagamatsu D, Ishii H S, Hirose T. Photosynthesis-nitrogen relationships in species at different altitudes on Mount Kinabalu, Malaysia. *Ecological Research*, 2002, 17:305-313.
- [40] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101:11001-11006.
- [41] Friend A D, Woodward F I, Switsur V R. Field measurements of photosynthesis, stomatal conductance, leaf nitrogen and $\delta^{13}\text{C}$ along altitudinal gradients in Scotland. *Functional Ecology*, 1989, 3:117-122.
- [42] Shi P L, Körner C, Hoch G. End of season carbon supply status of woody species near the treeline in western China. *Basic and Applied Ecology*, 2006, 7:370-377.
- [43] Poorter H, Evans J R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*, 1998, 116:26-37.
- [44] Mediavilla S, Escudero A, Heilmeyer H. Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. *Tree Physiology*, 2001, 21:215-259.
- [45] Lloyd J, Syvertsen J P, Kriedemann P E, Farquhar G D. Low conductances for CO_2 diffusion from stomata to the sites of carboxylation in leaves of woody species. *Plant, Cell & Environment*, 1992, 15:873-899.
- [46] Wullschlegel S D. Biochemical limitations to carbon assimilation in C_3 plants—a retrospective analysis of the A/C_i curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany*, 1993, 44:907-920.
- [47] Flexas J, Ribas-carbo M, Diaz-espejo A, Galmés J, Medrano H. Mesophyll conductance to CO_2 current knowledge and future prospects. *Plant, Cell & Environment*, 2008, 31:602-621.

参考文献:

- [5] 史作民, 程瑞梅, 刘世荣. 高山植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的海拔响应及其机理. *生态学报*, 2004, 12(24):2901-2906.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 31, No. 13 July, 2011 (Semimonthly)

CONTENTS

Spatiotemporal variation of plant community aspections in the north-subtropical zone of eastern China	CHEN Xiaoqiu, QI Xiaoran, A Shan, et al (3559)
Seasonal variations and environmental control impacts of evapotranspiration in a hilly plantation in the mountain areas of North China	HUANG Hui, MENG Ping, ZHANG Jinsong, et al (3569)
Intra- and inter-specific variations in stem respiration for 14 temperate tree species in northeastern China	XU Fei, WANG Chuankuan, WANG Xingchang (3581)
Assessment of the ecological health of wetlands in Honghe supported by RS and GIS techniques	WANG Yihan, ZHOU Demin, SUN Yonghua (3590)
Phytoplankton community structure in Qinzhou Bay during flood season by analysis of HPLC photosynthetic pigment signatures	LAN Wenlu, WANG Xiaohui, LI Mingmin (3601)
Irreplaceability-based function zoning of nature reserves in the Three Rivers Headwater Region of Qinghai Province	QU Yi, WANG Xiulei, LUAN Xiaofeng, et al (3609)
Effects of snowmelt timing on individual growth and reproduction of <i>Pedicularis davidii</i> var. <i>pentodon</i> on the eastern Tibetan Plateau	CHEN Wennian, WU Yan, WU Ning, et al (3621)
Response of foliar $\delta^{13}\text{C}$ of <i>Quercus spinosa</i> to altitudinal gradients	FENG QiuHong, CHENG Ruimei, SHI Zuomin, et al (3629)
Soil water and nutrient characteristics of alfalfa grasslands at semi-arid and semi-arid prone to drought areas in southern Ningxia	REN Jingjing, LI Jun, WANG Xuechun, et al (3638)
Aboveground biomass of natural <i>Castanopsis fissa</i> community at the Xiaokeng of NanLing Mountain, Southern China	LI Gen, ZHOU Guangyi, WANG Xu, et al (3650)
Impacts of grazing on herbage quality of the alpine and subalpine meadows within Wutai Mountain	ZHANG Yiping, JIANG Yuan, LIU Quanru, et al (3659)
Short-term effects of warming on growth and stoichiometrical characteristics of <i>Abies fabii</i> (Mast.) Craib seedling in Gongga mountain	YANG Liudong, YANG Yan, WANG Genxu, et al (3668)
Manganese stress on morphological structures of leaf and ultrastructures of chloroplast of a manganese hyperaccumulator, <i>Phytolacca americana</i>	LIANG Wenbin, XUE Shengguo, SHEN Jihong, et al (3677)
Allelopathic potential of volatile oil from <i>Chenopodium ambrosioides</i> L. on root tip cells of <i>Vicia faba</i>	HU WanJun, MA Danwei, WANG Yanan, et al (3684)
Contents and cycling of microelements in Karst urban poplar plantations	WANG Xinkai, TIAN Dalun, YAN Wende, et al (3691)
Fungal flora and population structure of polypores in the Great Xingan Mountains	CUI Baokai, YU Changjun (3700)
Growth competition characteristics of <i>Microcystis aeruginosa</i> Kutz and <i>Scenedesmus obliquus</i> (Turp.) Kutz under non-steady-state nutrient limitation	ZHAO Xiaodong, PAN Jiang, LI Jinye, et al (3710)
The characters of salt-tolerance at different growth stages in cotton	WANG Junjuan, WANG Delong, FAN Weili, et al (3720)
Assessment of tributyltin ecotoxicity using a model animal nematode <i>Caenorhabditis elegans</i>	WANG Yun, YANG Yanan, JIAN Fenglei, et al (3728)
Effect of oil exploitation on soil nematode communities in Daqing Oilfield	XIAO Nengwen, XIE Deyan, WANG Xuexia, et al (3736)
Effect of habitat degradation on soil meso- and microfaunal communities in the Zoigê Alpine Meadow, Qinghai-Tibetan Plateau	WU Pengfei, YANG Daxing (3745)
Characteristics of the soil environment of Dongting Lake wetlands and its response to the converting farmland to lake project	LIU Na, WANG Kelin, XIE Yonghong, et al (3758)
Modeling the changes of yield and deep soil water in apple orchards in Weibei rainfed highland	ZHANG Shehong, LI Jun, WANG Xuechun, et al (3767)
Potential soil N_2O emissions and its controlling factors under different land use patterns on hilly-gully loess plateau	QI Jinhua, HUANG Yimei, ZHANG Hong, et al (3778)
Comparison between physiological properties and cold tolerance under low temperature treatment during different growing stages of rice in northeast central region of China	SONG Guangshu, SUN Zhongfu, SUN Lei, et al (3788)
Effect of sulfur on chlorophyll fluorescence of flue-cured tobacco at maturation stage	ZHU Yinghua, TU Naimei, XIAO Hanqian, et al (3796)
Effects of high temperature and strong light on chlorophyll fluorescence, the D1 protein, and Deg1 protease in Satsuma mandarin, and the protective role of salicylic acid	QIU Cuihua, JI Weiwei, GUO Yanping (3802)
Effect of plastic film mulching on the distribution and translocation of nitrogen in soil-lettuce system	LI Lili, LI Feili, LIU Qiuya, et al (3811)
An analysis on spatio-temporal dynamics of suitable habitats for waterbirds based on spatial zonation at Chongming Dongtan, Shanghai	FAN Xuezhong, ZHANG Liquan, YUAN Lin, et al (3820)
The bryophyte consumed by reindeers and species diversity of bryophyte in reindeer habitats	FENG Chao, BAI Xueliang (3830)
Evaluation of rainwater runoff storage by urban green spaces in Beijing	ZHANG Biao, XIE Gaodi, XUE Kang, et al (3839)
Review and Monograph	
Advances in methane-cycling microbial communities of permafrost and their response to global change	NI Yongqing, SHI Xuwei, ZHENG Xiaoji, et al (3846)
Heat transfer property of mammal pelage and its influencing factors	ZHENG Lei, ZHANG Wei, HUA Yan (3856)

2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊★

(源于 2010 年版 CSTPCD 数据库)

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	生态学报	11764	1	生态学报	1.812
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

★《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次,全国排名第 1;影响因子 1.812,全国排名第 14;第 1—9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊;中国精品科技期刊

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 31 卷 第 13 期 (2011 年 7 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 31 No. 13 2011

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@csppg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@csppg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元