

DOI: 10.20103/j.stxb.202304020648

张莉莉, 叶志成, 廖凯华, 朱青, 赖晓明, 郭长强. 模拟增温对植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响: 全球 Meta 分析. 生态学报, 2024, 44(12): 5412-5421.

Zhang L L, Ye Z C, Liao K H, Zhu Q, Lai X M, Guo C Q. Effects of simulated warming on foliar $\delta^{13}\text{C}$: a global Meta-analysis. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(12): 5412-5421.

模拟增温对植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响: 全球 Meta 分析

张莉莉^{1,2}, 叶志成^{1,2}, 廖凯华^{1,2,*}, 朱 青^{1,2,3}, 赖晓明^{1,2}, 郭长强^{1,2}

1 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 中国科学院流域地理学重点实验室, 南京 210008

2 中国科学院大学南京学院, 南京 211135

3 中国科学院南京地理与湖泊研究所鄱阳湖湖泊湿地综合研究站, 九江 332899

摘要: 温室气体大量排放导致的全球变暖是最为关注的环境问题之一, 这会直接影响植物的生长与发育进而影响群落组成乃至生态系统的结构和功能。水分利用效率作为植物叶片通过光合作用调节水分生理过程的指标, 是联系生态系统碳循环与水循环关系的关键, 反映了植被生态系统对立地环境快速调整和资源变化的适应策略, 是当前全球变化研究中的重点。植物叶片碳稳定同位素比值 ($\delta^{13}\text{C}$) 是反映植物长期水分利用效率的关键指标, 但全球气候变暖对植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响仍存在较大争议。该研究利用 Meta 分析整合全球范围内 51 份相关研究文献中的 371 组数据, 较为系统地评估模拟增温对植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 及其生理生态指标的影响。结果表明, 模拟增温能够使叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著升高 0.6% ($P < 0.001$), 同时对叶片呼吸速率 R_d 、气孔导度 G_s 、净光合作用速率 P_n 、碳 C 的效应值分别为 0.237、0.062、-0.140、-0.019 ($P < 0.05$)。模拟增温处理在增强植物光合作用的同时提高了叶片呼吸速率 (R_d), 导致光合产物不断被消耗、叶片碳 (C) 降低, 最终使叶片 P_n 降低并且叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 产生富集现象。通过进一步对影响因素分析发现, 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值对增温的响应主要受增温时间、高程和年均气温等控制 (相对重要性指数分别为 1.00、0.97 和 0.92)。另外, 模拟增温时选用不同的增温模式对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值也具有显著不同的影响, 采用红外线加热、土柱置换和电缆增温等方法对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值具有正向促进作用 (效应值分别为 0.70、0.44 和 0.35), 而采用遮阳屏与开顶箱增温等方法具有负向作用 (效应值分别为 -0.17 和 -0.09)。研究结论对于深入理解全球变化背景下植物水分利用的响应特征具有重要的理论意义, 以期今后该领域的植物生长研究提供理论依据和有效支撑。

关键词: 模拟增温; 叶片 $\delta^{13}\text{C}$; Meta 分析; 气孔导度; 呼吸速率; 植物水分利用效率

Effects of simulated warming on foliar $\delta^{13}\text{C}$: a global Meta-analysis

ZHANG Lili^{1,2}, YE Zhicheng^{1,2}, LIAO Kaihua^{1,2,*}, ZHU Qing^{1,2,3}, LAI Xiaoming^{1,2}, GUO Changqiang^{1,2}

1 Key Laboratory of Watershed Geographic Sciences, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

2 College of Nanjing, University of Chinese Academy of Sciences, Nanjing 211135, China

3 Poyang Lake Wetland Research Station, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Jiujiang 332899, China

Abstract: Global warming caused by massive greenhouse gas emissions is one of the most concerned environmental problems, which will directly affect the growth and development of plants, and then affect the community composition and even the structure ecosystem. Water use efficiency, as an important indicator of plant foliar regulation of water physiological process in virtue of photosynthesis, is the key to the relationship between carbon and water cycle of ecosystem, reflecting the adaptation strategies of vegetation ecosystem to the rapid adjustment of environment and the change of resources, and also is the focus of current global change research. Foliar $\delta^{13}\text{C}$ can be used as a key indicator to reflect long-term water use efficiency of plant, but the effect of global warming on foliar $\delta^{13}\text{C}$ value is still controversial. Due to the obvious limitations

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (42171077); 江苏省碳达峰碳中和科技创新专项资金项目 (BK20220042); 中国科学院青年创新促进会基金 (2020317)

收稿日期: 2023-04-02; **网络出版日期:** 2024-04-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: khliao@niglas.ac.cn

of previous point-scale studies, the global meta-analysis was used to integrate 371 groups of data from 51 literature worldwide to evaluate the effects of the simulated warming treatment on the foliar $\delta^{13}\text{C}$ value systematically in this study. The results showed that the simulated warming treatment could significantly increase the foliar $\delta^{13}\text{C}$ by 0.6% ($P < 0.001$) comparing with the conventional treatment group, and the effect sizes of foliar respiration rate (R_d), stomatal conductivity (G_s), net photosynthesis rate (P_n) and carbon (C) were 0.237, 0.062, -0.140, and -0.019 ($P < 0.05$), respectively. The simulated warming treatment enhanced photosynthesis and increased foliar respiration rate (R_d), which led to the continuous consumption of photosynthetic products and the decrease of foliar carbon (C), and finally the decrease of foliar P_n and the enrichment of $\delta^{13}\text{C}$. Through further analysis of the affecting factors, it was found that the response of foliar $\delta^{13}\text{C}$ to the simulated warming treatment was mainly controlled by warming duration, elevation and average annual temperature (relative importance index was 1.00, 0.97 and 0.92, respectively). In addition, different warming patterns had significantly different effects on the foliar $\delta^{13}\text{C}$. The infrared radiators, heating wires and soil-core relocation treatment had positive effects on the foliar $\delta^{13}\text{C}$ (effect sizes were 0.70, 0.44 and 0.35, respectively), but the shading screens and open-top chamber treatment had negative effects on it (effect sizes were -0.17 and -0.09, respectively). The conclusion of this study has important theoretical significance for further understanding the response characteristics of plant water use under the background of global change, in order to provide theoretical basis and effective support for future research of plant growth in this field.

Key Words: simulated warming; foliar $\delta^{13}\text{C}$; Meta-analysis; stomatal conductance; respiration rate; water use efficiency of plant

作为 21 世纪全球最为关注的问题之一,温室气体大量排放导致的全球变暖已成为人们不争的事实,严重威胁到生态系统的稳定性并制约区域生态可持续发展^[1]。全球变暖会直接影响植物的生长与发育、种间关系,进而影响群落组成乃至生态系统的结构和功能。因此,作为联系生态系统碳水循环的关键生理参数,植物水分利用效率(Water use efficiency, WUE)成为了人们比较关注的问题。WUE 表征植物在光合过程固定碳时所消耗的水分,是揭示陆地植被生态系统对全球变化响应和适应对策的重要手段^[2]。然而,利用传统方法直接测定植物 WUE 费时、费力,仍有一定的难度与误差^[3],且主要局限于植物个体甚至以下水平,把植物 WUE 研究机制扩展到群落或者生态系统尺度上困难较大。因此,选用更为准确与便捷的方法测定植物叶片 WUE,用于指示和评估植物体内营养元素与水分利用效率显得尤为重要。

植物叶片的稳定碳同位素比值($\delta^{13}\text{C}$)作为间接评估植物长期 WUE 的最优指标^[4],它为植物长期水分利用效率的研究提供了新的方法和途径,现已成为国际上常用的植物 WUE 测量方法^[5]。迄今为止,国内外很多学者对植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与温度的响应关系做了大量研究,一些学者^[6-7]认为叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与温度具有显著的负相关关系,但也有研究^[8-10]发现两者之间呈显著的正相关关系,导致研究结论出现分歧的关键原因在于叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 对温度的响应模式受局地环境因子的影响较大,在不同的立地条件下会得出不同甚至截然相反的论断。为此,国内外学者们进一步通过模拟增温实验探讨植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 、温度与其他环境因子之间的协同关系,例如 Jia 等^[11]研究发现高温胁迫可以导致干旱诱导杨树叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{18}\text{O}$ 含量增加;刘贤赵等^[12]的研究结果表明 6 种 C3、C4 草本植物的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随温度变化具有显著差异;Michelsen 等^[13]通过施肥与增温交互处理发现叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值增加而遮荫处理会降低叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值。目前有关模拟增温对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的研究多基于站点或小尺度的独立观测实验,研究结果往往受不同因素的调控而导致差异,因此亟待通过整合分析得出总体趋势和模式的综合结论来反映模拟增温对植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响。

Meta 分析(Meta analysis)作为一种依据统计学原则客观分析的新方法得到越来越多的关注与应用^[14],该方法能够针对研究目的相同、相互独立的多个研究结果进行全面、客观地分析并获得综合性的结论,已被逐渐应用于生态学领域中^[15]。基于当前植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与温度之间关系仍不明晰的问题,本文通过收集全球所

有相关学术文献并进行严格评估,利用 Meta 分析系统地研究全球植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值对模拟增温的响应特征及其影响因素,这对于揭示全球气候变化下植物水分利用策略具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 数据收集

本研究基于中国知网 (CNKI) 与 Web of Science 等数据库,以“增温”、“植物水分利用效率”、“光合作用”、“气孔导度”和“叶片 $\delta^{13}\text{C}$ ”为关键词检索 1996 年至今发表的所有关于模拟增温影响植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的文献。为降低筛选文献带来的偏差,本研究所收集的文献至少满足以下条件:1) 研究对象包括植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$;2) 实验处理包括增温组与对照组;3) 文献直接提供植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 数据或者通过间接计算得到;4) 实验重复次数不小于 3。根据上述条件,最终筛选出符合标准的 51 篇文献,可分析数据共计 371 组,所涉及的全球实验分布站点共 47 个 (图 1)。从文献中提取的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 对增温响应的影响因素包括:年均降水量 (mm)、年均气温 ($^{\circ}\text{C}$)、增温模式、增温幅度 ($^{\circ}\text{C}$)、高程 (m)、土壤质地、植物类型 (详细分类信息如表 1 所示)。植物生理生态指标包括:叶片碳、氮 (C、N) 及其稳定同位素比值 ($\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$)、氧稳定同位素比值 ($\delta^{18}\text{O}$)、C/N 比值、比叶面积 (SLA)、净光合作用速率 (P_n)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)、胞间 CO_2 浓度与环境 CO_2 浓度比值 (C_i/C_a)、蒸腾速率 (T_r)、呼吸速率 (R_d)、气孔导度 (G_s) 和植物水分利用效率 (WUE) 包括瞬时水分利用效率 (WUE_i) 和内在水分利用效率 (WUE_i)。

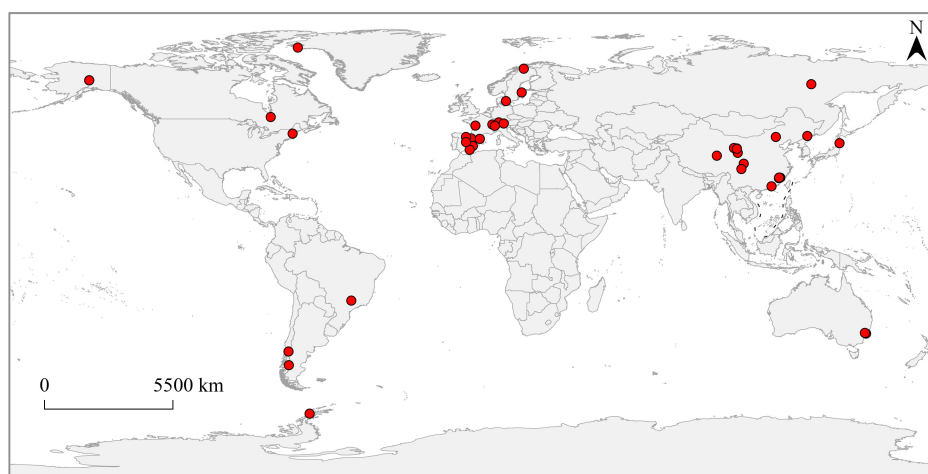


图 1 全球叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 分布站点图

Fig.1 Global site distribution of foliar $\delta^{13}\text{C}$

1.2 数据分析

1.2.1 Meta 分析

本研究基于选择随机效应模型 (Random effects model, REM) 对进行亚组分析以评估增温对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响。将增温处理下叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 均值 (X_t) 与不增温处理下叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 均值 (X_c) 的比值作为响应比 (R)。其自然对数 ($\ln R$) 为效应值 (Effect size), 用于指示增温处理相比于不增温处理叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的相对变化 (增加或下降的百分比, %), 利用公式 (1) 计算^[16]:

$$\ln R = \ln \left(\frac{X_t}{X_c} \right) = \ln(X_t) - \ln(X_c) \quad (1)$$

式中, R 为响应比, $\ln R$ 为效应值, X_t 、 X_c 分别为增温与不增温处理下叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的均值。利用公式 (2) 计算每一组效应值的方差 (v):

$$v = \frac{SD_t^2}{n_t X_t^2} + \frac{SD_c^2}{n_c X_c^2} \quad (2)$$

式中, SD_t 、 n_t 分别为增温处理下的标准差和样本量, SD_c 、 n_c 分别为不增温处理下的标准差和样本量。加权平均效应值 ($\ln R_{++}$)、95% 置信区间 (95% CI) 等由公式 (3—5) 计算,,

$$\ln R_{++} = \frac{\sum (\ln R_i \times w_i)}{\sum w_i}, w = \frac{1}{v} \quad (3)$$

$$S_{\ln R_{++}} = \sqrt{\frac{1}{\sum w_i}} \quad (4)$$

$$95\% CI = \ln R_{++} \pm 1.96 \times S_{\ln R_{++}} \quad (5)$$

式中, $S_{\ln R_{++}}$ 为加权平均效应值 ($\ln R_{++}$) 的方差。若置信区间包含 0, 则说明增温处理对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 无显著影响 ($P > 0.05$); 若置信区间全部大于 0 或全部小于 0, 则说明增温对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 具有显著正效应或显著负效应 ($P < 0.05$)。相对变化 (RC) 的显著性用 95% 置信区间表示, 通过公式 (6) 计算:

$$RC = (e^{\ln R_{++}} - 1) \times 100\% \quad (6)$$

对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 效应值的质量与可变性进行频率分布估计, 利用高斯函数 (Gaussian function) 拟合正态分布 (Normal distribution), 由公式 (7) 计算:

$$y = a \times \exp \left(-\frac{(x - x_0)^2}{2b^2} \right) \quad (7)$$

式中, x 、 y 分别为每个区间中 $\ln R$ 的平均值与其对应频率, a 是当 $x = x_0$ 时加权平均效应值 ($\ln R_{++}$) 的期望值, b 是频率分布的方差。

表 1 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响因素分类表

Table 1 Divided categories of affecting factors of foliar $\delta^{13}\text{C}$

分类变量 Categorical variables	亚组 Subgroups						组间异 质性 Q_b Between- group heterogeneity	P		
年均气温/℃ Mean Annual Temperature	<8	8—16	>16				1.91	0.38		
年均降水量/mm Mean Annual Precipitation	<300	300—800	>800				1.68	0.64		
高程 Elevation/m	<1000	1000—2000	>2000				1.52	0.47		
增温时间/a Duration	<1	1—4	4—7	7—10	>10		3.34	0.50		
增温幅度/℃ Magnitude	<1	1—2	>2				1.01	0.60		
植物类型 Vegetation type	草本 C3	草本 C4	木本				1.19	0.55		
土壤质地 Soil texture	细质地	中等质地	粗质地				3.33	0.19		
增温模式 Warming pattern	电缆增温	开顶箱	开顶箱+ 防雪栅栏	遮阳屏	红外线加热	土柱置换	防雪栅栏	室内气候箱	70.09	0.00001

1.2.2 统计分析

Meta 分析作为一种有效的数据分析方法, 其模型应用于研究不同预测因子的相对重要性^[17]。基于同样方法, 利用 R 软件中的“glmulti”与“metafor”程序包, 通过混合效应元回归模型 (Mixed-effects meta-regression

model)分析8个影响因素间的不同组合,基于赤池信息准则(Akaike information criterion, AIC)得到各影响因素对最佳模型的贡献值,即相对重要性指数(Relative importance index),设阈值为0.8^[18]以判断其相对重要性并进行制图。RevMan(Review Manager)软件可对计数资料和计量资料进行Meta分析,简单易学^[19],因此,本文使用RevMan 5.4计算各影响因素的效应值(Effect size)。利用公式(1)对所有植物生理生态指标的效应值($\ln R$)进行比较与评估。对增温条件下叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的升高与否进行划分,定量分析叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与植物生理生态指标对增温响应结果的一致性与差异性,并利用独立样本t检验进行显著差异性分析。此外,采用Pearson相关系数(Pearson correlation coefficient)对增温条件下所有植物生理生态指标的效应值进行线性相关分析(显著性水平 $\alpha = 0.05$),使用Origin2021与R软件绘制相关图像。

2 结果与分析

2.1 增温处理下植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和生理生态指标的效应值变化

在371组观测数据中,增温处理下叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的效应值范围为 -0.350 — 0.230 (图2),符合高斯正态分布($R^2 = 0.990$, $P < 0.001$),加权总效应值($\ln R_{++}$)为0.006,这表明与对照组相比,增温处理使叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 显著升高了0.6%($P < 0.001$)。如图3所示,在增温处理下叶片C/N、 $\delta^{15}\text{N}$ 、 C_i 、 G_s 、 C_i/C_a 、 T_r 和 R_d 的平均效应值分别为0.030、0.004、0.006、0.062、0.037、0.078、0.237,这表明增温对其具有显著增加作用($P < 0.05$),而叶片C、 P_n 的平均效应值为负值(分别为 -0.019 、 -0.140),这表明与对照组相比,增温能够使叶片C、 P_n 显著降低($P < 0.05$)。通过进一步分析来看,植物生理生态指标对模拟增温的

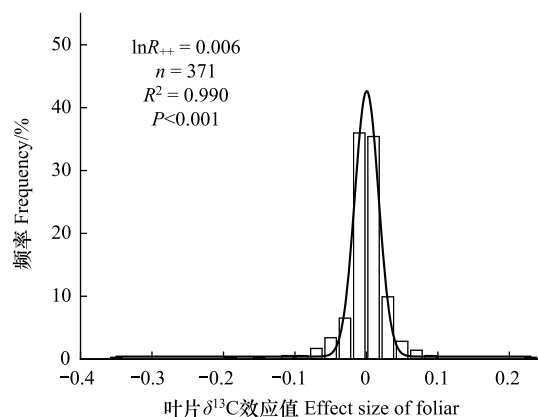


图2 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 效应值频率分布图

Fig.2 Frequency distribution and the overall effects for $\ln R_s$ of foliar $\delta^{13}\text{C}$

$\delta^{13}\text{C}$:碳稳定同位素比值

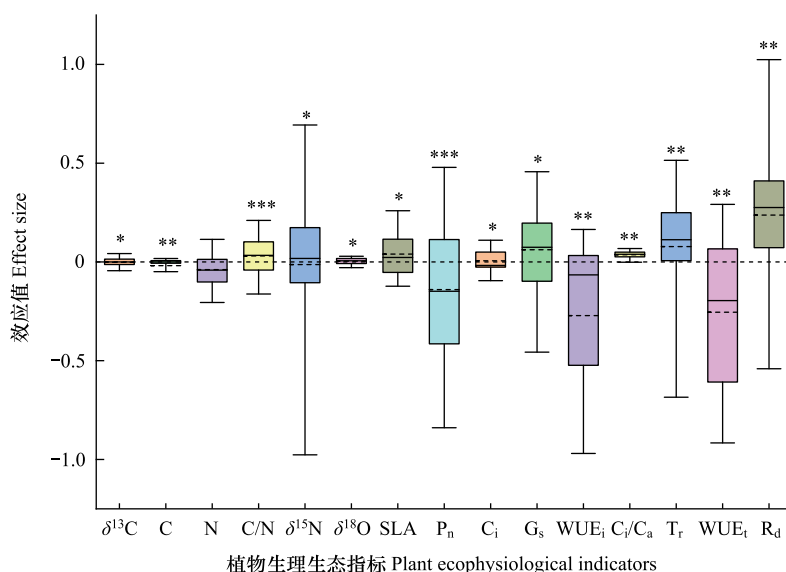


图3 植物生理生态指标效应值箱线图

Fig.3 Box-plot for relative changes in each plant ecophysiological indicators

C:碳;N:氮;C/N:碳氮比值; $\delta^{15}\text{N}$:氮稳定同位素比值; $\delta^{18}\text{O}$:氧稳定同位素比值;SLA:比叶面积; P_n :净光合作用速率; C_i :胞间 CO_2 浓度; G_s :气孔导度;WUE_i:内在水分利用效率; C_i/C_a :胞间 CO_2 浓度与环境 CO_2 浓度比值; T_r :蒸腾速率;WUE_t:瞬时水分利用效率; R_d :呼吸速率;虚线为平均值;实线为中值;*表示 $P < 0.05$;**表示 $P < 0.01$;***表示 $P < 0.001$

响应情况具有显著差异。据图 4 所示,叶片 G_s 随叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的升高其平均效应值降为最低(-5.39%),但当叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值降低时其效应值变为正值(10.28%)。同样地,叶片 T_r 效应值随叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的升高而降为-13.16%,当叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值降低时又增至 19.79%。此外, C_i 与 WUE_i 对模拟增温的响应呈显著负相关关系($r = -0.88, P < 0.01$, 图 5), 而 G_s 与 T_r 效应值具有显著正相关关系($r = 0.84, P < 0.001$)。

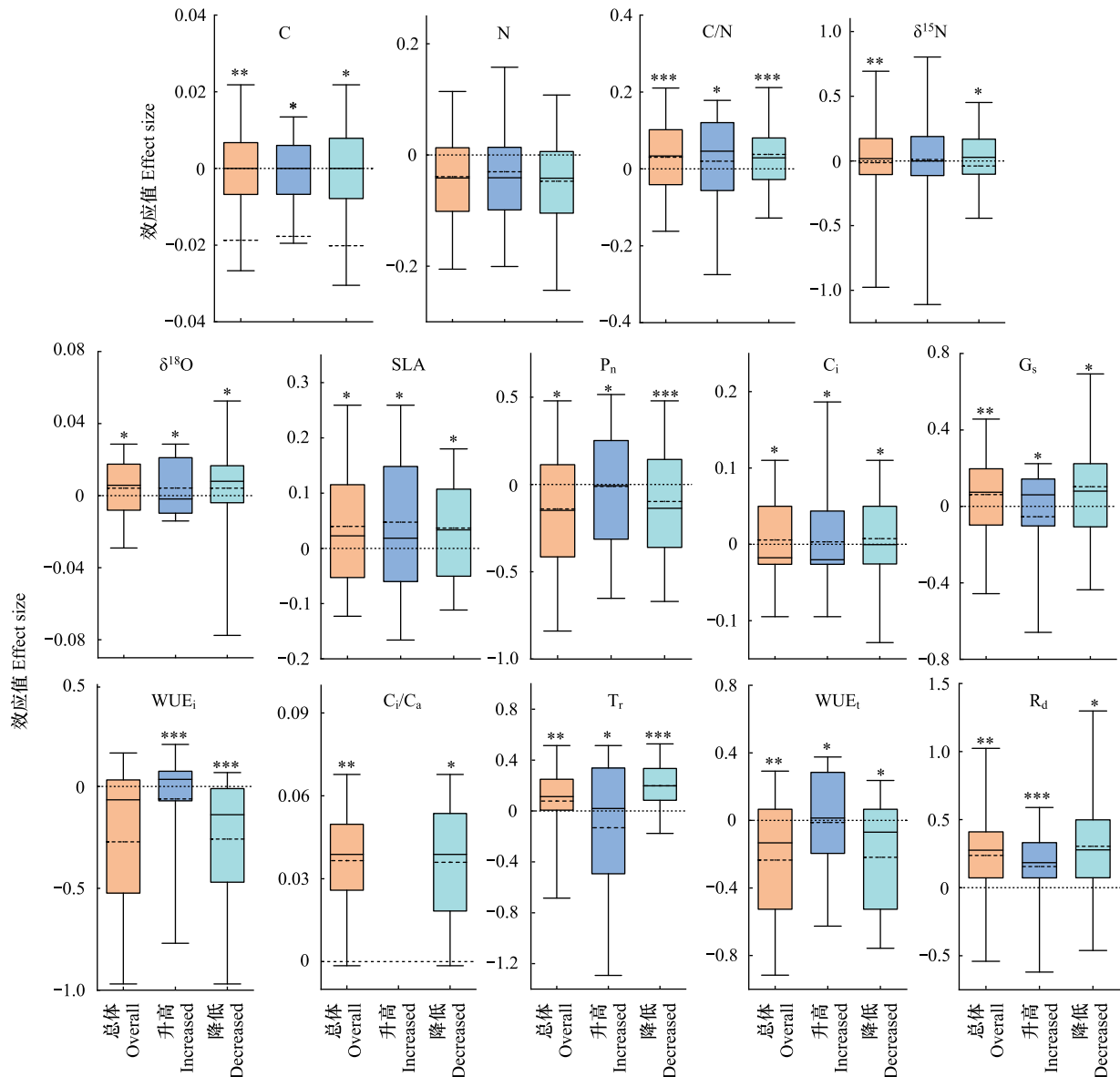


图 4 植物生理生态指标效应值随叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 变化的箱线图

Fig. 4 Box-plot for relative changes with foliar $\delta^{13}\text{C}$ in effect sizes of plant physiological and ecological indicators

虚线为平均值;实线为中值; * 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$; *** 表示 $P < 0.001$

2.2 不同环境条件下叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值对增温响应的差异

通过对增温处理下叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值响应的影响因素进行贡献分析,发现增温时间、高程和年均气温的相对重要性指数均已超过阈值 0.8(分别为 1.00、0.97 和 0.92,图 6)。其中,增温时间为 7—10 年时,模拟增温对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的提高幅度最大(48%,图 7)。随着研究区高程的增加,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 对模拟增温的响应值由 5% 逐渐升高到 14%,而超过 3500 m 后,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值则降低至 6%。而随年均气温的增加,增温条件下叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值也在逐渐增加(由低到高分别为 4%、8%),但超过 15℃ 后,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值降低了 7%。据表 1 可知,增温模式的亚组间异

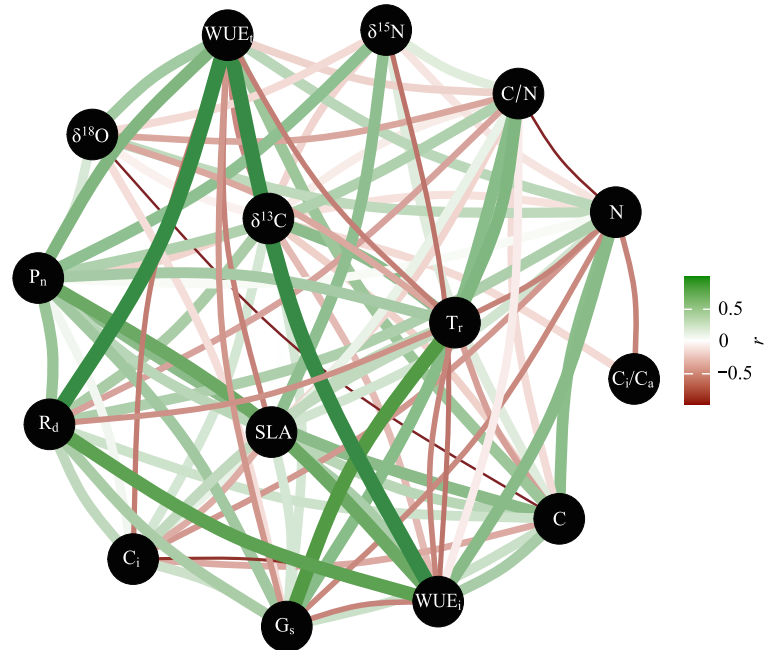


图 5 植物生理生态指标效应值的相关图

Fig.5 Correlation analysis among effect sizes of plant physiological and ecological indicators
r 为相关系数值,线的粗细与颜色均表示数值大小

质性最高 ($Q_b = 70.09, P < 0.001$)。与对照组相比,红外线加热、土柱置换和电缆增温能够使叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值发生显著升高变化(分别为 70%、44% 和 35%, $P < 0.05$),而遮阳屏与开顶箱增温分别使叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著降低 17% 和 9% ($P < 0.05$),这表明增温模式的选择对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 效应值也会具有显著不同的影响。

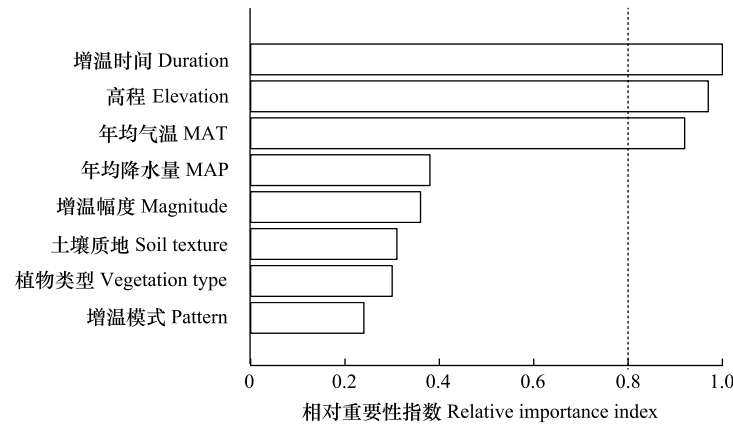


图 6 影响因素的相对重要性指数

Fig.6 Relative importance index of affecting factors
MAT: Mean Annual Temperature; MAP: Mean Annual Precipitation

3 讨论

3.1 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值对模拟增温的响应特征

通过定量分析叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值对模拟增温的响应情况,增温能够使叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著升高(图 2),这与大多数结果^[20–22]较为一致,虽然升高幅度偏小,但其生长状况仍值得重视。植物光合作用是自然界碳同位素分馏的重

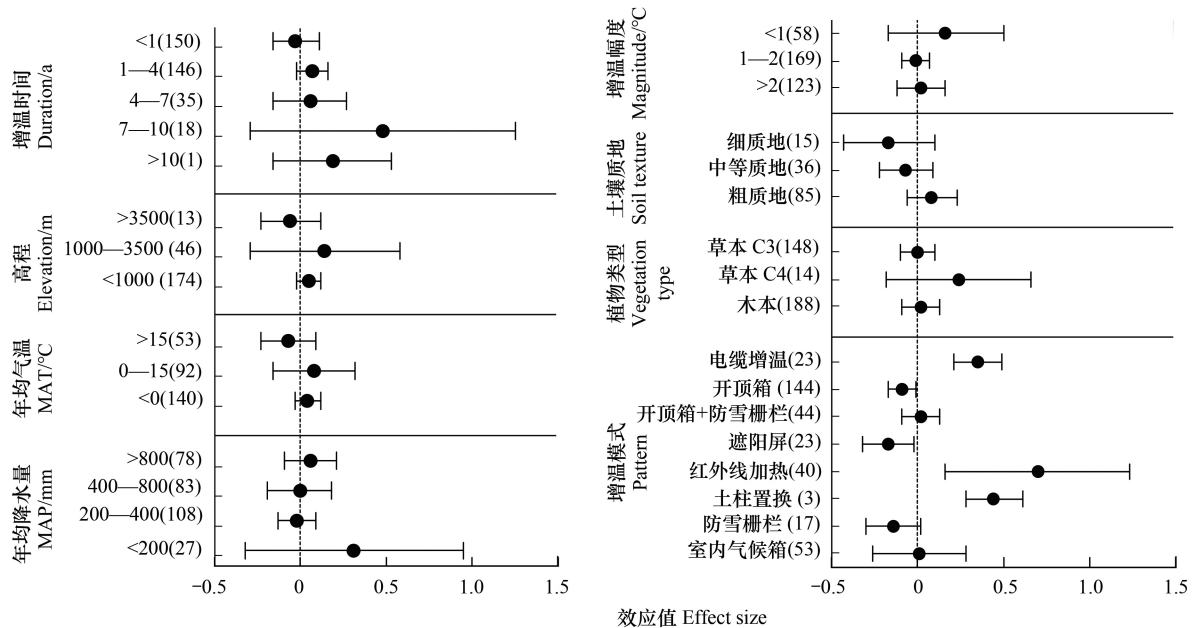


图7 影响因素的效应值

Fig.7 Effect sizes of affecting factors

括号内为样本数量

要过程,在光合过程中叶片趋向于同化更多的 $^{12}\text{CO}_2$ 而排斥 $^{13}\text{CO}_2$ 。气孔作为重要的物质交换通道,在增温条件下会通过控制 CO_2 进入细胞而间接作用于叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 。本研究结果发现(图4),叶片 G_s 效应值随叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的升高而降低,当叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值降低时其效应值则又升高,这与前人的研究结果一致^[23]。当 G_s 降低时,植物可吸收的 $^{12}\text{CO}_2$ 相对减少进而造成 $\delta^{13}\text{C}$ 相对增大。但随高温胁迫加剧 G_s 也会出现增大的现象^[24],这可能是因为气孔表皮细胞失水较严重导致气孔被动打开^[5],降低气孔限制,因此 G_s 增加导致 C_i 增大,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 降低。植物在增温条件下其温度与空气温度之间会产生温度差,植物为维持自身生长会以蒸发的方式进行降温,此时叶片内较轻的水分子会优先逃逸出叶片从而使 $\delta^{18}\text{O}$ 富集,气孔被动打开, T_r 与 G_s 均显著增加(图5),因此两者呈显著正相关。而有研究^[25]认为 G_s 降低的同时会使 T_r 升高,这可能是高温引起叶室温度增加,叶片内外蒸气压差随之增加导致的,此外由于增温机理、环境条件与植被类型等差异也会产生不同的研究结果。

增温影响植物的光合固碳能力和呼吸速率,二者权衡则决定了叶片碳的获取能力^[26]。植物叶片C/N在植物生长发育方面起指示作用^[27],一定程度上可以反映植物同化碳的能力。本研究发现增温使植物叶片C/N值显著增加,这表明增温加强了植物的光合性能,这与赵艳艳等人^[28—29]的研究结果较为一致。另外,本研究发现增温对叶片 R_d 具有显著增加作用,这表明光合产物不断被消耗,植物叶片中的有机物(例如非结构性碳水化合物(NSC^[30]))累积减少,叶片 P_n 显著降低从而导致 WUE_i 和 WUE_t 随之降低。而这一研究结果与前人^[31]有所不同,前人认为增温通过提高酶的活性而促进植物进行光合作用,最终致使叶片光合作用大于呼吸作用,因而使 P_n 升高。而在本研究结果中,增温促进叶片进行光合作用,但同时也提高了叶片的呼吸速率,进而造成叶片光合固碳程度低于呼吸作用所消耗碳的程度, $\delta^{13}\text{C}$ 相对增大,因而使 P_n 降低,从而降低 WUE_i 和 WUE_t ,造成研究结果不同的原因可能与环境因子、作物种类以及实验方法等因素有关,例如 CO_2 浓度升高。此外,前人研究^[32—33]认为植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随 C_i 增大而降低,这与本研究中两者对增温的响应趋势并不一致,主要原因可能是该观点的研究对象主要为C3植物,而C4植物与木本植物等的生理生态特征与之并不相同;另一方面植物的呼吸作用值得重点考虑,光合产物被消耗过程中的碳同位素分馏机理尚不清晰^[34],此外植物的不同类型、部位及内在基因控制的差异性也可能导致研究结果的不同。

3.2 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值对增温响应的主控因子

本研究发现叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随增温时间的增加也呈现增加趋势(图7)。增温在短期情况下能够增强植物的光合作用,导致叶片从大气中吸收较多的 CO_2 ,致使叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 处于贫化状态。但随着增温时间的延长植物会产生适应性,其光合速率逐渐减弱甚至消失,部分研究^[21]也证实了植物这一现象的存在,当环境温度较长时间偏离植物生长的最适温度时,植物光合作用和呼吸作用都会对温度的变化产生适应,从而改变了植物的光合最适温度^[35]。此外,长期增温还会改变植物内部的碳分配情况^[36],其中更大比例的 ^{12}C 被用于呼吸而非生长,因此导致叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 产生富集现象。高程的变化会引起温度、大气压、降雨等环境因素的变化进而影响植物叶片的形态特征、生理特性和气体交换,从而间接作用于叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 。国内外关于模拟增温处理下叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔梯度的响应研究较多,结论却不尽相同,大多数研究认为叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随着海拔升高会呈现增加趋势^[37-38],本研究结果与之一致,通常大气压是影响叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔趋势变化的重要驱动因素之一^[39],增温条件下叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与大气压为负相关,这是因为大气压随着海拔升高而降低,从而引起叶片扩散导度以及叶肉细胞导度降低并导致 $\delta^{13}\text{C}$ 含量增加。但超过3500 m后植物受低温限制较大,气孔部分关闭导致 C_i 下降,由于此时细胞呼吸作用仍在进行,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 因此降低。温度对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响非常复杂,它能直接影响光合作用酶活性、 G_s 、 CO_2 同化和 C_i/C_a 从而改变植物碳同位素分馏^[40]。本研究发现植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值由于自身因素(例如光合最适温度)在不同环境下具有较大差异。植物所处环境温度在光合最适温度范围内升高时, P_n 增加幅度大于比 T_r 增加幅度,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随温度的升高而升高,反之则相反。而本研究所收集的数据多来源于年均气温较低的国家或地区,增温会促进植物进行光合作用并导致生物量和净初级生产力的增加,因此叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值总体呈现增加趋势。

除上述结论外,本研究还发现不同增温模式对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响具有明显差异。气候变暖主要是由于温室气体反射的长波辐射(主要是红外线)增强导致的^[41],而红外线加热恰好能模拟这种增强的红外辐射^[42],对土壤无物理干扰且不影响小气候状况,因此可在较大程度上增加叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值(图7)。电缆增温和土柱置换属于对土壤增温,而开顶箱与遮阳屏则属于对空气增温,本研究发现叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 对两者的响应特征具有明显差异:前者对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响为正反馈而后者则相反,主要原因可能是土壤增温会提高土壤水分和养分有效性,从而促进植物从土壤中吸收碳^[43]。其中,电缆增温的效应值比土柱置换低,可能是因为电缆增温会对土壤凋落物造成物理干扰^[42],影响土壤微生物的分解与酶的活性从而导致土壤养分有效性降低。空气增温则直接作用于植物叶片,通过抑制气孔的开放进而降低叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值。总之,不同的增温模式具有不同增温机理与效果,在控制实验中需慎重考虑增温模式之间的差异性,并依据研究站点环境因素与实验周期性等选择适宜的方案。

4 结论

本研究结果表明,与对照组相比,模拟增温能够使叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著升高。植物生理生态指标对模拟增温的响应情况具有显著差异,模拟增温增加叶片 C/N 、 G_s 和 C_i 效应值的同时,也将导致植物光合固碳程度低于呼吸作用消耗碳的程度、光合产物总体减少(主要表现为叶片 R_d 显著增加,而 P_n 和 C 显著降低),因此叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 产生富集现象。研究进一步发现增温时间、高程和年均气温是叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 对增温响应的主要驱动因子。值得指出的是,本研究所收集实验数据的数量可能会影响效应值的大小,未来工作将进一步补充更多的数据(尤其是热带地区)以减小Meta分析结果的不确定性。

参考文献(References):

- [1] 冯起,常宗强,席海洋,苏永红,温小虎,朱猛,张举涛,张成琦. 基于碳氮循环的中蒙荒漠生态脆弱区生态系统对全球变化响应研究. 地球科学进展, 2022, 37(11): 1101-1114.
- [2] 王庆伟,于大炮,代力民,周莉,周旺明,齐光,齐麟,叶雨静. 全球气候变化下植物水分利用效率研究进展. 应用生态学报, 2010, 21(12): 3255-3265.
- [3] 李荣生,许煌灿,尹光天,杨锦昌,李双忠. 植物水分利用效率的研究进展. 林业科学研究, 2003, 16(3): 366-371.
- [4] Donovan L A, Dudley S A, Rosenthal D M, Ludwig F. Phenotypic selection on leaf water use efficiency and related ecophysiological traits for

- natural populations of desert sunflowers. *Oecologia*, 2007, 152(1): 13-25.
- [5] 周春丽, 李以康, 曹广民, 朋措吉, 宋明华, 徐兴良, 周华坤, 林丽. 碳氮稳定同位素技术在青藏高原高寒草甸生态系统研究中的应用: 进展与展望. *应用生态学报*, 2020, 31(10): 3568-3578.
- [6] Diao H Y, Wang A Z, Yuan F H, Guan D X, Wu J B. Changes in tree leaf $\delta^{13}\text{C}$ along climatic and geographical gradients in China. *Trees*, 2023, 37(3): 671-682.
- [7] 张容. 增温对杨树雌雄植株生长和防御能力的影响[D]. 南充: 西华师范大学, 2019.
- [8] 林清. 温度和无机碳浓度对龙须眼子菜(*Potamogeton pectinatus*)碳同位素分馏的影响. *生态学报*, 2008, 28(2): 570-576.
- [9] Shakhmatov R, Hashiguchi S, Maximov T C, Sugimoto A. Effects of snow manipulation on larch trees in the taiga forest ecosystem in northeastern Siberia. *Progress in Earth and Planetary Science*, 2022, 9(1): 1-16.
- [10] Chen M, Shi Z M, Liu S, Xu G X, Cao X W, Chen J, Zhang M M, Feng Q H, Centritto M, Cao J H. Leaf functional traits have more contributions than climate to the variations of leaf stable carbon isotope of different plant functional types on the eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Science of the Total Environment*, 2023, 871: 162036.
- [11] Jia J B, Li S J, Cao X, Li H, Shi W G, Polle A, Liu T X, Peng C H, Luo Z B. Physiological and transcriptional regulation in poplar roots and leaves during acclimation to high temperature and drought. *Physiologia Plantarum*, 2016, 157(1): 38-53.
- [12] 刘贤赵, 宿庆, 李嘉竹, 全斌, 李朝奎, 张勇, 王志强, 王国安. 控温条件下 C3、C4 草本植物碳同位素组成对温度的响应. *生态学报*, 2015, 35(10): 3278-3287.
- [13] Michelsen A, Jonasson S, Sleep D, Havström M, Terry V, Callaghan T V. Shoot biomass, $\delta^{13}\text{C}$, nitrogen and chlorophyll responses of two Arctic dwarf shrubs to in situ shading, nutrient application and warming simulating climatic change. *Oecologia*, 1996, 105(1): 1-12.
- [14] 彭少麟, 唐小焱. Meta 分析及其在生态学上的应用. *生态学杂志*, 1998, 17(5): 74-79.
- [15] 李婉书, 赵劲松. 土壤磷含量与有效性对 N_2O 排放量的影响元分析. *生态学报*, 2023, 43(11): 4712-4721.
- [16] Hedges L V, Gurevitch J, Curtis P S. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology*, 1999, 80(4): 1150-1156.
- [17] Chen J, Luo Y Q, van Groenigen K J, Hungate B A, Cao J J, Zhou X H, Wang R W. A keystone microbial enzyme for nitrogen control of soil carbon storage. *Science Advances*, 2018, 4(8): eaq1689.
- [18] Zhao X, He C, Liu W S, Liu W X, Liu Q Y, Bai W, Li L J, Lai R, Zhang H L. Responses of soil pH to no-till and the factors affecting it: A global meta-analysis. *Global Change Biology*, 2022, 28(1): 154-166.
- [19] Thomaz E L. Effects of fire on the aggregate stability of clayey soils: A meta-analysis. *Earth-Science Reviews*, 2021, 221: 103802.
- [20] Xu X, Yang F, Xiao X, Xiao X W, Zhang S, Korpelainen H, Li C Y. Sex-specific responses of *Populus cathayana* to drought and elevated temperatures. *Plant, Cell & Environment*, 2008, 31(6): 850-860.
- [21] 叶旺敏. 模拟增温对杉木光合特性及产物分配的影响[D]. 福州: 福建师范大学, 2019.
- [22] Natali S M, Schuur E A G, Rubin R L. Increased plant productivity in Alaskan tundra as a result of experimental warming of soil and permafrost. *Journal of Ecology*, 2012, 100(2): 488-498.
- [23] Martin B, Thorstenson Y R. Stable carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$), water use efficiency, and biomass productivity of *Lycopersicon esculentum*, *Lycopersicon pennellii*, and the F₁ Hybrid. *Plant Physiology*, 1988, 88(1): 213-217.
- [24] 高聚林, 赵涛, 王志刚, 郭改玲, 范磊. 高丹草水分利用效率与叶片生理特性的关系. *作物学报*, 2007, 33(3): 455-460.
- [25] 吴冰洁, 刘玉军, 姜闯道, 石雷. 叶片生长进程中气孔发育对叶温调节的影响. *植物生理学报*, 2015, 51(1): 119-126.
- [26] 许振柱, 周广胜. 全球变化下植物的碳氮关系及其环境调节研究进展—从分子到生态系统. *植物生态学报*, 2007, 31(4): 738-747.
- [27] 薛利红, 杨林章, 范小晖. 基于碳氮代谢的水稻氮含量及碳氮比光谱估测. *作物学报*, 2006, 32(3): 430-435.
- [28] 赵艳艳, 徐隆华, 姚步青, 马真, 张春辉, 王芳萍, 周华坤. 模拟增温对高寒草甸植物叶片碳氮及其同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 含量的影响. *西北植物学报*, 2016, 36(4): 777-783.
- [29] Peng A H, Klanderud K, Wang G X, Zhang L, Xiao Y. Plant community responses to warming modified by soil moisture in the Tibetan Plateau. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2020, 52(1): 60-69.
- [30] 吴晨, 熊德成, 张丽, 时应贵, 吴帆, 刘小飞, 杨智杰. 增温对杉木幼树不同季节叶片非结构性碳水化合物及碳氮同位素的影响. *应用与环境生物学报*, 2022, 28(6): 1564-1570.
- [31] 刘亮, 郝立华, 李菲, 郭丽丽, 张茜茜, 何春霖, 郑云普. CO_2 浓度和温度对玉米光合性能及水分利用效率的影响. *农业工程学报*, 2020, 36(5): 122-129.
- [32] 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(1): 503-537.
- [33] 陈世苹, 白永飞, 韩兴国. 稳定性碳同位素技术在生态学研究中的应用. *植物生态学报*, 2002, 26(5): 549-560.
- [34] 柴华, 钟尚志, 崔海莹, 李杰, 孙伟. 植物呼吸释放 CO_2 碳同位素变化研究进展. *生态学报*, 2018, 38(8): 2616-2624.
- [35] Battaglia M, Beadle C, Loughhead S. Photosynthetic temperature responses of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*. *Tree physiology*, 1996, 16(1/2): 81-89.
- [36] 余欣超, 姚步青, 周华坤, 金艳霞, 杨月娟, 王文颖, 董世魁, 赵新全. 青藏高原两种高寒草甸地下生物量及其碳分配对长期增温的响应差异. *科学通报*, 2015, 60(4): 379-388.
- [37] 贺玲威, 杨君珑, 李小伟. 沙棘属植物叶片碳稳定同位素含量与气候的关系. *应用生态学报*, 2021, 32(3): 819-824.
- [38] 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*) plants growing at high elevations. *Physiologia Plantarum*, 2006, 128(4): 722-731.
- [39] Saurer M, Siegenthaler U, Schweingruber F. The climate-carbon isotope relationship in tree rings and the significance of site conditions. *Tellus B*, 1995, 47(3): 320-330.
- [40] Francey R J, Gifford R M, Sharkey T D, Weir B. Physiological influences on carbon isotope discrimination in Huon pine (*Lagarostrobos franklinii*). *Oecologia*, 1985, 66(2): 211-218.
- [41] 孙宝玉, 韩广轩. 模拟增温对土壤呼吸影响机制的研究进展与展望. *应用生态学报*, 2016, 27(10): 3394-3402.
- [42] 牛书丽, 韩兴国, 马克平, 万师强. 全球变暖与陆地生态系统研究中的野外增温装置. *植物生态学报*, 2007, 31(2): 262-271.
- [43] Salmon V G, Soucy P, Mauritz M, Celis G, Natali S M, Mack M C, Schuur E A G. Nitrogen availability increases in a tundra ecosystem during five years of experimental permafrost thaw. *Global Change Biology*, 2016, 22(5): 1927-1941.