



论文

青藏高原草地群落植物碳同位素组成与海拔梯度的关系

周咏春^{①②}, 樊江文^{①*}, 钟华平^①, 张文彦^①^① 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101;^② 中国科学院研究生院, 北京 100049

* 联系人, E-mail: fanjw@igsrr.ac.cn

收稿日期: 2012-01-06; 接受日期: 2012-06-16

国家重点基础研究发展计划(编号: 2010CB950902)、国家自然科学基金(批准号: 31070427)和国家“十二五”科技支撑课题(编号: 2009BAC61B01)资助

摘要 采用生物量加权法和直接测定法获得群落水平叶片和根系碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$), 进而探讨群落水平叶片和根系 $\delta^{13}\text{C}$ 特征以及它们的海拔趋势, 并调查叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 对随海拔变化的环境因子的响应, 以确定影响叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 海拔趋势的主要驱动因子. 研究发现, 高寒草原植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 显著高于高寒草甸和温性草原; 高寒草甸植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 显著低于根系; 整体上, 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 以 0.60‰ km^{-1} 的变化率随海拔升高而增大, 这低于在物种水平上得到的变化率, 而根系 $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔无相关关系. 大气压强是引起叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔变化的主要驱动因素, 降水和温度的影响较小.

关键词青藏高原
群落水平
碳同位素组成
海拔趋势
影响因素

植物碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$)与 C_i/C_a (C_i 细胞内 CO_2 浓度; C_a 细胞外 CO_2 浓度)密切相关^[1], 而 C_i/C_a 受植物光合效率(A)和植物气孔导度(g)的影响^[2]. 也就是说, 凡是能够影响植物光合效率或是气孔导度的因素均能对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 产生影响. 因此, 植物碳同位素组成在其形成过程中能可靠记录植物所处环境和气候信息, 它提供了植物生理生态特征和外界环境条件的综合测定, 被越来越广泛的用于植物生理生态以及全球气候变化研究中.

海拔梯度的变化会引起温度、大气压、降雨等环境因素的变化, 而这些因素的变化会影响叶片形态、生理特性(例如, 叶片厚度以及叶片 N 含量)以及光合气体交换, 进而改变 C_i/C_a 的值, 最终对 $\delta^{13}\text{C}$ 产生影

响. 因此, 海拔对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响是多个因素综合作用的结果, 同时, 海拔梯度为探讨植物 $\delta^{13}\text{C}$ 对环境因子的响应提供了理想的实验条件. 已有很多学者探讨了海拔梯度对植物物种水平 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响规律和机制^[3-8]. 在不存在干旱胁迫条件下, 植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔的升高而增大已被认为是普遍规律^[3-7]. 然而, 何种因素是引起植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔的升高而增大的决定性因素的结论却并不一致. 例如, Körner 等^[4] 在利用选择性采样的方法排除了水分和光照影响的条件下, 得到的结论是: 温度和大气压强共同作用引起了植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔的升高而增大. 李嘉竹等^[7] 研究发现在贡嘎山东坡海拔 2000 m 以上湿润地区, 温度是影响 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔变化的主要环境因子, 降水

中文引用格式: 周咏春, 樊江文, 钟华平, 等. 青藏高原草地群落植物碳同位素组成与海拔梯度的关系. 中国科学: 地球科学, 2013, 43: 120–130

英文引用格式: Zhou Y C, Fan J W, Zhong H P, et al. Relationships between altitudinal gradient and plant carbon isotope composition of grassland communities on the Qinghai-Tibet Plateau, China. Science China: Earth Sciences, 2013, 56: 311–320, doi: 10.1007/s11430-012-4498-9

和大气压的影响较小. 而 Zhu 等^[6]却认为植物 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔的升高而增大主要是由于大气压降低而导致的, 而不是由于温度的降低. van de Water 等^[8]却研究发现高海拔地区植物 $\delta^{13}\text{C}$ 显著低于低海拔地区植物的, 这是由于低海拔地区的水分有效性低于高海拔地区. 可见, 在干旱条件下, 水分对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响要强于随着海拔变化植物进行相应的生理生态调节对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 产生的影响, 而在湿润条件下, 情况正好相反.

综上所述, 在水分是植物生长的限制因子(存在干旱胁迫)的条件下, 水分能够改变植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的海拔趋势, 而降水随海拔梯度的变化却具有区域特异性, 沿着海拔梯度降水有可能增加、有可能降低也有可能先增加后降低等^[9]. 因此, 在研究植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的海拔趋势时, 必须考虑水分有效性以及水分有效性随海拔的变化趋势, 同时, 来自不受水分干扰的海拔梯度的数据对于证明与海拔相关的生态理论更加有价值^[9]. 例如, Körner 等^[4]、李嘉竹等^[7]和 Zhu 等^[6]分别在全球高山地区、贡嘎山东坡和欧洲中南部进行的研究. 此外, 现有的关于植物 $\delta^{13}\text{C}$ 对海拔、温度、降水等因素响应的研究多是在物种水平上进行的^[10-12], 而在群落水平上进行的相关研究还鲜有报道. 尽管已有研究也有利用一个样地的所有物种或是优势种的 $\delta^{13}\text{C}$ 的平均值代表群落水平叶片的 $\delta^{13}\text{C}$, 但由于这种方法没有考虑到不同物种在整个群落所占的权重不同, 所以仍然不能准确表达群落水平的 $\delta^{13}\text{C}$ ^[13].

本文利用生物量加权法和直接测定法获得群落水平植物叶片和根系 $\delta^{13}\text{C}$, 调查青藏高原草地生态系统群落水平植物叶片和根系 $\delta^{13}\text{C}$ 的海拔趋势, 探讨叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 对温度、水分有效性和大气压强的响应, 确定引起青藏高原草地生态系统群落水平植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔变化的决定因素. 在群落水平研究草地生态系统植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 对海拔、温度、降水等因素的响应, 可以更准确地预测未来气候变化对草地生

态系统植物生理生态的影响^[14,15], 为更加深入地理解草地生态系统的变化规律提供科学依据.

1 材料与方法

1.1 采样区概况

青藏高原位于我国西南部, 平均海拔约 4500 m, 是全球海拔最高的高原, 素有“世界屋脊”之称. 本研究区域主要在青海和西藏, 是青藏高原的主体部分, 该地区属于高原气候, 气候特征是夏季温暖湿润, 冬季寒冷干燥以及西北严寒干燥、东南温暖湿润, 年均温度范围主要为 $-5.8\sim 3.7^\circ\text{C}$, 年均降雨量范围大约为 100~800 mm, 降雨量随海拔升高而减少, 温度与降雨量间无相关关系(表 1). 主要的草地植被类型是高寒草甸和高寒草原. 主要群落类型有小嵩草群落(Form. *Kobresia pygmaea*)、藏嵩草群落(Form. *Kobresia tibetica*)、矮嵩草群落(Form. *Kobresia humilis*)、紫花针茅群落(Form. *Stipa purpurea*)、金露梅群落(Form. *Dassiphora fruticosa*). 土壤类型简单, 地带性土壤有高山寒漠土、高山草原土和草甸土, 零星分布的还有盐土、碱土、沙土和龟裂土等.

1.2 样品采集与测定

1.2.1 样品采集

于 2004~2007 年, 在草地生物量最高的 8 月, 沿着穿越青藏高原的东北-西南方向进行样品的系统采集, 大致每 50 km 选取一个非固定样地, 共选择地形开阔、远离居民点、有围栏保护且当年未被采食、具有代表性的草地样地 82 个(图 1). 每个样地随机取三个样方, 每个样方面积为 $0.5\text{ m}\times 0.5\text{ m}$. 采用收割法获得地上生物量, 每一个样方的每一种优势种都单独装进一个信封中, 除优势种外的其他地上活体部

表 1 青藏高原海拔、大气压强以及气候因素之间的关系^{a)}

	海拔(m)	年均降雨量(mm)	生长季降雨量(mm)	干燥度	年均温度($^\circ\text{C}$)	生长季温度($^\circ\text{C}$)
海拔(m)						
年均降雨量(mm)	-0.23 [*]					
生长季降雨量(mm)	-0.22 [*]	0.97 ^{***}				
干燥度	0.01 ^{ns}	-0.61 ^{***}	-0.58 ^{***}			
年均温度($^\circ\text{C}$)	-0.26 [*]	-0.07 ^{ns}	0.05 ^{ns}	0.75 ^{***}		
生长季温度($^\circ\text{C}$)	-0.39 ^{***}	-0.17 ^{ns}	-0.14 ^{ns}	0.71 ^{***}	0.87 ^{***}	
大气压强(kPa)	-0.996 ^{***}	0.20 ^{ns}	0.19 ^{ns}	0.05 ^{ns}	0.28 [*]	0.46 ^{***}

a) * $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$; ns, 不显著

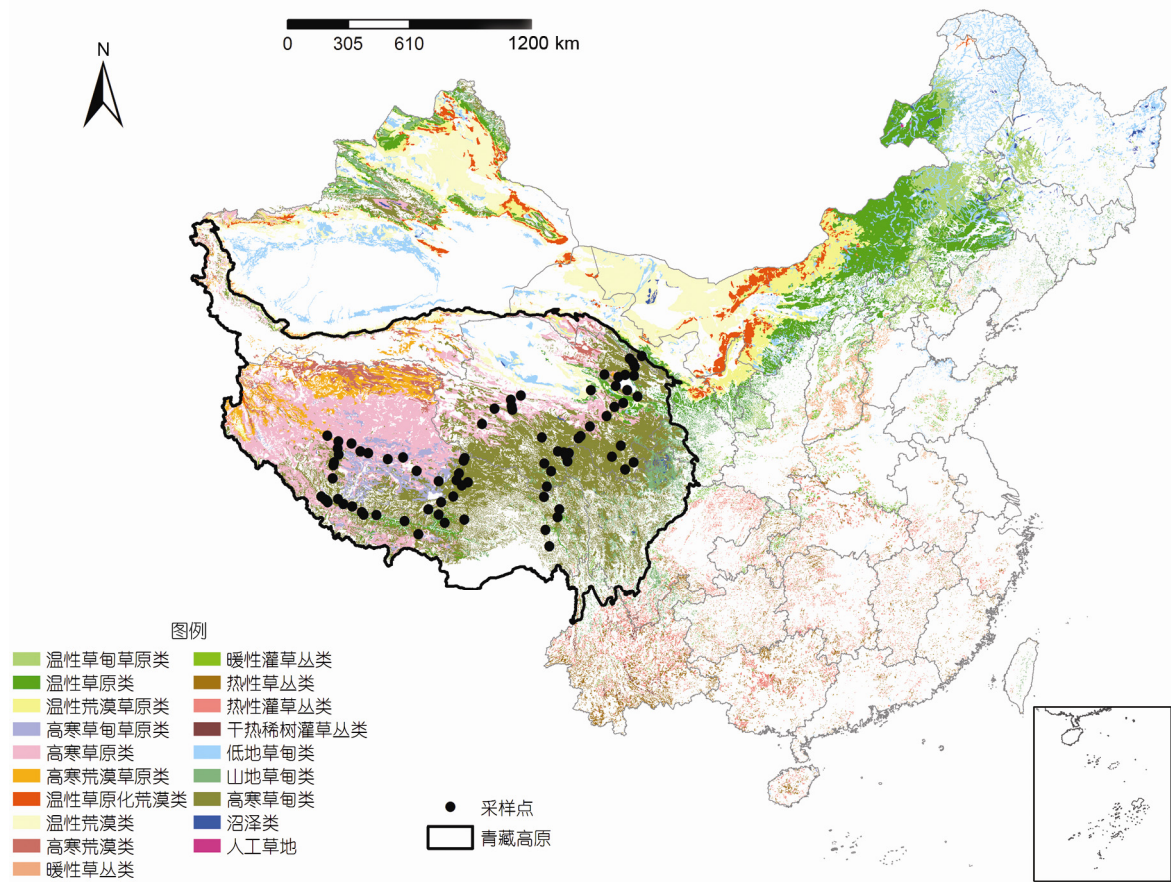


图1 青藏高原采样点分布图

分以及立枯部分也分别装入信封中。采用土钻法获得地下生物量,土钻采用33 mm内径规格,每个样方分3层取样(0~10, 10~20, 20~30 cm),每一层取3钻,同一个样方同一层地下生物量放入一个自封袋中,随后装入60目网袋,用水冲洗掉土壤和杂质,并用60目网筛精洗,获得根系生物量。

1.2.2 样品测定

在实验室内,将地上生物量分为叶、茎和花/实,然后将所有植物样品(包括地上和地下生物量)用蒸馏水洗净、风干,然后置于80℃烘箱中48 h烘干至恒重,随后用0.0001 g电子天平称其干重,最终获得样地的地下(根系)生物量以及每个优势种、其他活体部分的地上(叶、茎和花/实)生物量。称重后的地上叶片和地下根系样品则用植物粉碎机粉碎成粉末,用来测定植物叶片和根系的碳同位素组成。

在中国科学院地理科学与资源研究所中心理化

分析实验室用同位素质谱仪(Thermo, MAT-253)分析碳同位素组成。碳同位素的表达式为

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = [(R_{\text{样品}} - R_{\text{标准}})/R_{\text{标准}}] \times 1000, \quad (1)$$

式中 $R_{\text{样品}}$ 和 $R_{\text{标准}}$ 分别表示测试样品和标准样品的碳同位素比值,同位素结果采用的是PDB标准。

1.3 气候数据获取

各样点的年均温度、月均温度、年均降雨量、月均降雨量和大于0℃积温从中国科学院生态系统研究网络综合中心构建的全国陆地生态信息气象栅格数据库(1970~2000,分辨率1 km×1 km)中提取得到^[16]。生长季温度(GST)和生长季降雨量(GSP)分别用公式(2)和(3)计算获得:

$$GST = \sum_{i=5}^9 MMT_i / 5, \quad (2)$$

$$GSP = \sum_{i=5}^9 MMP_i, \quad (3)$$

式中的 MMT_i 和 MMP_i 分别是第 i 月的月均温度和月均降雨量.

采样点干燥度指数(DI)用公式(4)^[17]计算获得

$$DI = \frac{0.1 \sum \theta}{MAP}, \quad (4)$$

式中 $\sum \theta$ 是大于 0°C 积温, MAP 是年均降雨量. 大气压强通过公式(5)^[18]计算得到

$$p = 101.325 / e^{[(z/29.3)/T_k]}, \quad (5)$$

式中 p 是大气压强, 单位是 kPa ; z 是海拔; T_k 是大气温度, 在本研究中, 采用生长季温度作为大气温度.

1.4 数据分析

一共采集了 82 个样地的植物样品, 其中有 10 个样地含有 C_4 植物, 而 C_4 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 显著高于 C_3 植物. 一般, C_4 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 在 -15‰ ~ -7‰ 之间, 平均值为 -12‰ ; C_3 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 在 -35‰ ~ -20‰ 之间, 平均值为 -26‰ ^[19]. 为了去除不同碳代谢途径对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响, 在分析时, 去掉了这 10 个样地, 最后只保留了 72 个样地. 72 个样地一共涵盖了 6 种草地类型, 分别为: 高寒草甸、高寒草原、高寒草甸草原、温性草原、山地草甸以及高寒荒漠草原(草地类型的划分依据《中国草地资源》^[20]), 但由于山地草甸和高寒荒漠草原都分别只有一个样点, 所以在进行不同草地类型植物同一器官间以及同一种草地类型植物不同器官间的比较分析时, 没有包括这两种草地类型.

群落水平根系的 $\delta^{13}\text{C}$ 可以通过(1)式直接获得, 群落水平叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 通过生物量加权法获得, 即由下面公式计算得到:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{leaf}}(\text{‰}) = \frac{\sum_{i=1}^n \delta^{13}\text{C}_{\text{leaf}(i)} \times M_{\text{leaf}(i)} + \delta^{13}\text{C}_{\text{other}} \times M_{\text{other}}}{\sum_{i=1}^n \delta^{13} M_{\text{leaf}(i)} + M_{\text{other}}}, \quad (6)$$

式中, $\delta^{13}\text{C}_{\text{leaf}}$ 代表群落水平叶片的 $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{leaf}(i)}$ 代表第 i 个优势种的叶片的 $\delta^{13}\text{C}$; $M_{\text{leaf}(i)}$ 代表第 i 个优势种的叶片的干重, n 代表样地优势种数量; $\delta^{13}\text{C}_{\text{other}}$ 和 M_{other} 分别代表其他地上活体的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和叶片干重.

采用 SPSS 18.0 软件进行数据统计分析. 采用方差分析法研究不同草地类型植物叶片或根系 $\delta^{13}\text{C}$ 的差异; 采用独立样本 T 检验研究同一草地类型植物叶片和根系的 $\delta^{13}\text{C}$ 间的差异; 采用回归分析方法分析

群落水平植物叶片和根系 $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔的关系, 以及叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与温度、降水、大气压强的关系.

2 结果

2.1 群落水平植物叶片和根系 $\delta^{13}\text{C}$ 的特征

从表 2 可以看出, 高寒草原植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 显著大于高寒草甸和温性草原, 而与高寒草甸草原相近; 高寒草甸植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与温性草原差异不显著. 不同草地类型间植物根系 $\delta^{13}\text{C}$ 均无显著差异. 只有高寒草甸植物叶片与根系 $\delta^{13}\text{C}$ 显著差异, 且叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 小于根系 $\delta^{13}\text{C}$.

2.2 群落水平植物叶片以及根系 $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔的关系

青藏高原整个草地生态系统以及高寒草甸植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔显著正相关. 海拔每升高 1000 m, 整个草地生态系统的植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 增加 0.60‰ , 高寒草甸增加 0.62‰ (图 2(a)和 2(b)), 海拔可以分别解释整个草地生态系统和高寒草甸植物 $\delta^{13}\text{C}$ 变异的 25%和 24%. 虽然高寒草原叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 也随海拔的升高而增大, 但未达显著水平(图 2(c)).

无论是整个草地生态系统, 还是具体到高寒草甸或是高寒草原, 虽然植物根系 $\delta^{13}\text{C}$ 也随海拔的升高而增大, 但是均未达到显著水平(图 2).

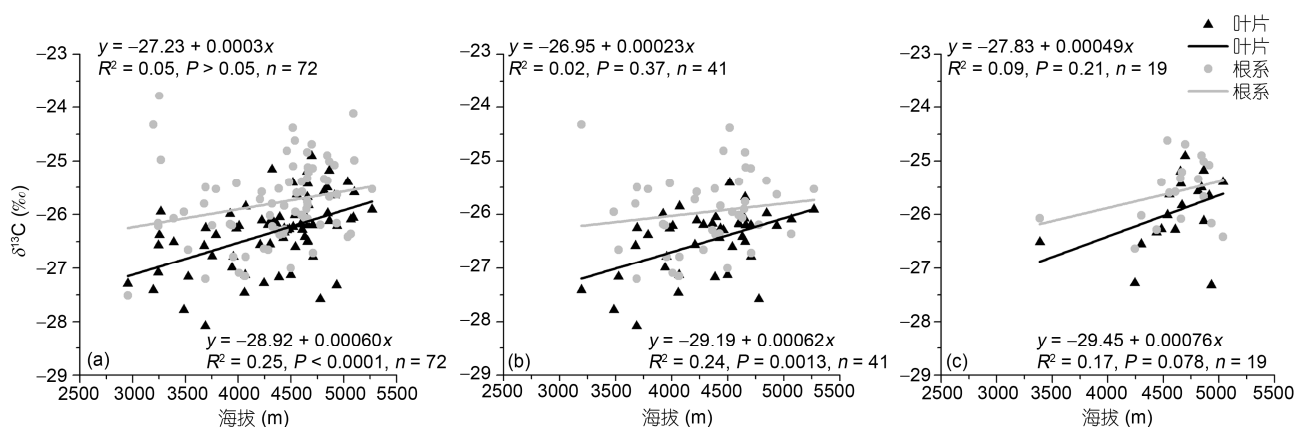
2.3 群落水平植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与水分有效性的关系

青藏高原整个草地生态系统植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与年均降雨量以及生长季降雨量显著负相关(图 3(a)和 3(b)), 与干燥度没有相关关系(图 3(c)). 高寒草甸叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 虽然与年均降雨量和生长季降雨量均显著负相关(图 3(d)和 3(e)), 但与干燥度却没有显著的相关关系(图 3(f)). 而高寒草原叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与年均降雨量以及生长季降雨量没有显著相关关系(图 3(g)和 3(h)),

表 2 青藏高原群落水平植物叶片和根系的 $\delta^{13}\text{C}$ 特征

草地类型	叶片 $\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$	根系 $\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$
高寒草甸(41)	$(-26.50 \pm 0.59)\text{Cb}$	$(-25.96 \pm 0.74)\text{Aa}$
高寒草原(19)	$(-25.95 \pm 0.70)\text{Aa}$	$(-25.58 \pm 0.59)\text{Aa}$
高寒草甸草原(5)	$(-25.88 \pm 0.51)\text{ABa}$	$(-25.39 \pm 0.84)\text{Aa}$
温性草原(5)	$(-26.55 \pm 0.42)\text{BCa}$	$(-25.47 \pm 1.08)\text{Aa}$

a) 草地类型后面括号内数字代表不同草地类型的样本数; 不同的大写字母表示不同草地类型间植物叶片或根系的 $\delta^{13}\text{C}$ 差异显著($P < 0.05$), 不同的小写字母表示同一个草地类型内的植物根系与叶片间的 $\delta^{13}\text{C}$ 差异显著($P < 0.05$)

图2 青藏高原群落水平植物叶片以及根系 $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔的关系

(a) 整个草地生态系统; (b) 高寒草甸; (c) 高寒草原

但是却与干燥度显著正相关(图 3(i)).

2.4 群落水平植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与温度的关系

整体上看, 温度对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 没有显著影响(图 4(a) 和 4(b)). 但是当具体到高寒草甸或高寒草原时, 温度对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 有显著影响, 并且生长季温度对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响要强于年均温度, 但是温度对高寒草甸和高寒草原的影响不同, 随着温度的升高, 高寒草甸植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 降低, 而高寒草原植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 增大(图 4(c)~(f)).

2.5 群落水平植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与大气压的关系

青藏高原整个草体生态系统以及高寒草甸植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与大气压强显著负相关, 大气压强分别能够解释整个草地生态系统以及高寒草甸植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 变异的 24% 和 26%(图 5(a) 和 5(b)). 与植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔之间的关系相对应, 高寒草原植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 虽然也有随大气压强升高而降低的趋势, 但是这个趋势没有达显著水平(图 5(c)).

3 讨论

3.1 群落水平植物叶片、根系的 $\delta^{13}\text{C}$ 特征

高寒草原群落水平植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 高于高寒草甸(表 2), 这可能是由于这两种草地类型的植物物种组成不同. 在本研究区高寒草甸主要以莎草科嵩草属植物为优势种, 而高寒草原主要以禾本科针茅属植物为优势种, 我们在物种水平上的研究发现禾本科

植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 显著高于莎草科植物^[21]. 虽然高寒草原和温性草原都是以禾本科针茅属植物为主要优势种, 但二者植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 也存在显著差异(表 2), 则可能是由于它们分布的海拔高度不同. 在本研究中, 温性草原分布的海拔范围是 3242~3753 m, 高寒草原分布的海拔范围是 3389~5038 m, 高寒草原分布的海拔高度显著高于温性草原($P < 0.0001$), 而植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 海拔的升高增大(图 2), 因此, 最终导致高寒草原叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 显著高于温性草原.

高寒草甸群落水平植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 低于根系, 这与在物种水平上进行的研究得到的结果是一致的^[11, 22~24]. 植物叶片和根系 $\delta^{13}\text{C}$ 值的差异可能来自两个方面, 一是, 植物叶片和根系的生物化学成分不同, 而不同的化学成分的 $\delta^{13}\text{C}$ 不同^[25]. 光合作用器官(叶片)的主要化学成分是木质素和脂质, 根系等非光合作用器官的主要化学成分是纤维素和半纤维素, 而木质素和脂质的 $\delta^{13}\text{C}$ 值低于纤维素和半纤维素的^[26], 这可能是由于, $\delta^{13}\text{C}$ 值低于光合作用最初产物的碳被用于合成木质素和脂质, 而剩下的明显富集 ^{13}C 的碳则被用于合成纤维素并向叶片外部转移^[27]. 二是, 不同器官的呼吸特性具有很大差异, 从理论上讲, 植物器官在呼吸时优先利用含 ^{12}C 的物质而使 ^{13}C 在组织中富集^[28]. 根据对北京山区几种植物非光合器官呼吸速率的测定, 不同种或同一种的不同器官具有不同的呼吸速率, 这也从另一个侧面表明不同器官存在不同 $\delta^{13}\text{C}$ 的原因^[29]. 然而, 也有研究发现一些物种的叶片和根系的 $\delta^{13}\text{C}$ 差异并不显著^[29], 这说明植物器官的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与物种的特性有很大关系, 并

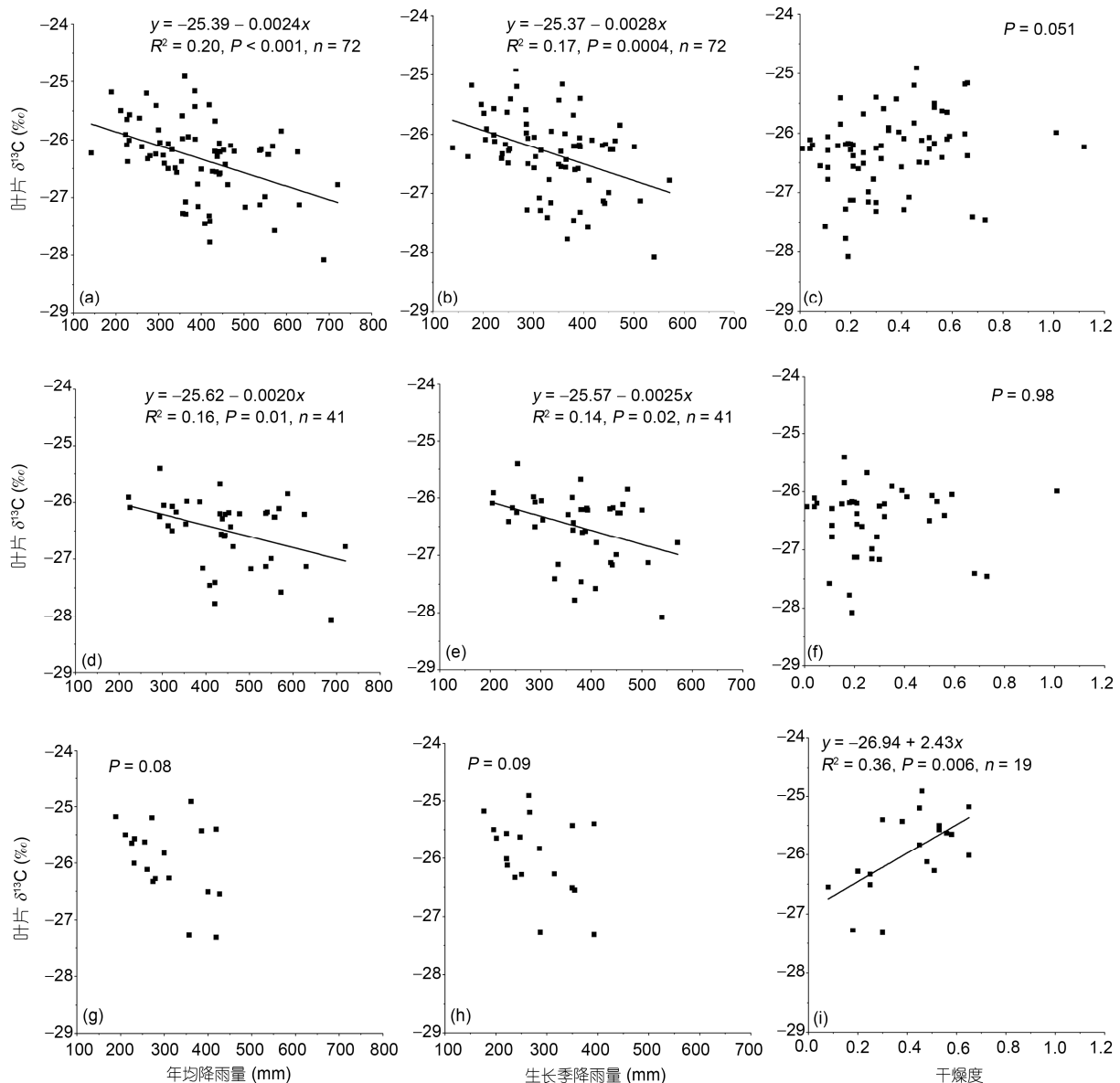


图 3 青藏高原群落水平植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与年均降雨量、生长季降雨量和干燥度的关系

(a)~(c) 整个草地生态系统; (d)~(f) 高寒草甸; (g)~(h) 高寒草原

非所有物种的不同器官的 $\delta^{13}\text{C}$ 均有差异, 而高寒草原、温性草原甚至是高寒草甸草原的优势种与高寒草甸的不同, 这可能正是高寒草甸群落水平叶片与根系 $\delta^{13}\text{C}$ 差异显著, 而其余 3 种草地类型却没有显著差异的主要原因。

3.2 群落水平植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔的关系

青藏高原草地生态系统群落水平植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$

与海拔显著正相关(图 2(a)), 这与在青藏高原以及其他地区物种水平上得到的结果相同^[4-7,10,11,30-32]。然而, 群落水平植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔的变化率要低于物种水平。青藏高原群落水平的变化率是 0.60‰ km^{-1} (图 2(a)), 而物种水平的变化率是 0.78‰ km^{-1} ^[21]; 由于研究尺度较小和包含的物种较少, Guo 和 Xie^[3]以及旺罗等^[10]在青藏高原得到的物种水平叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔的变化率更高, 达 1.37‰ km^{-1} 。

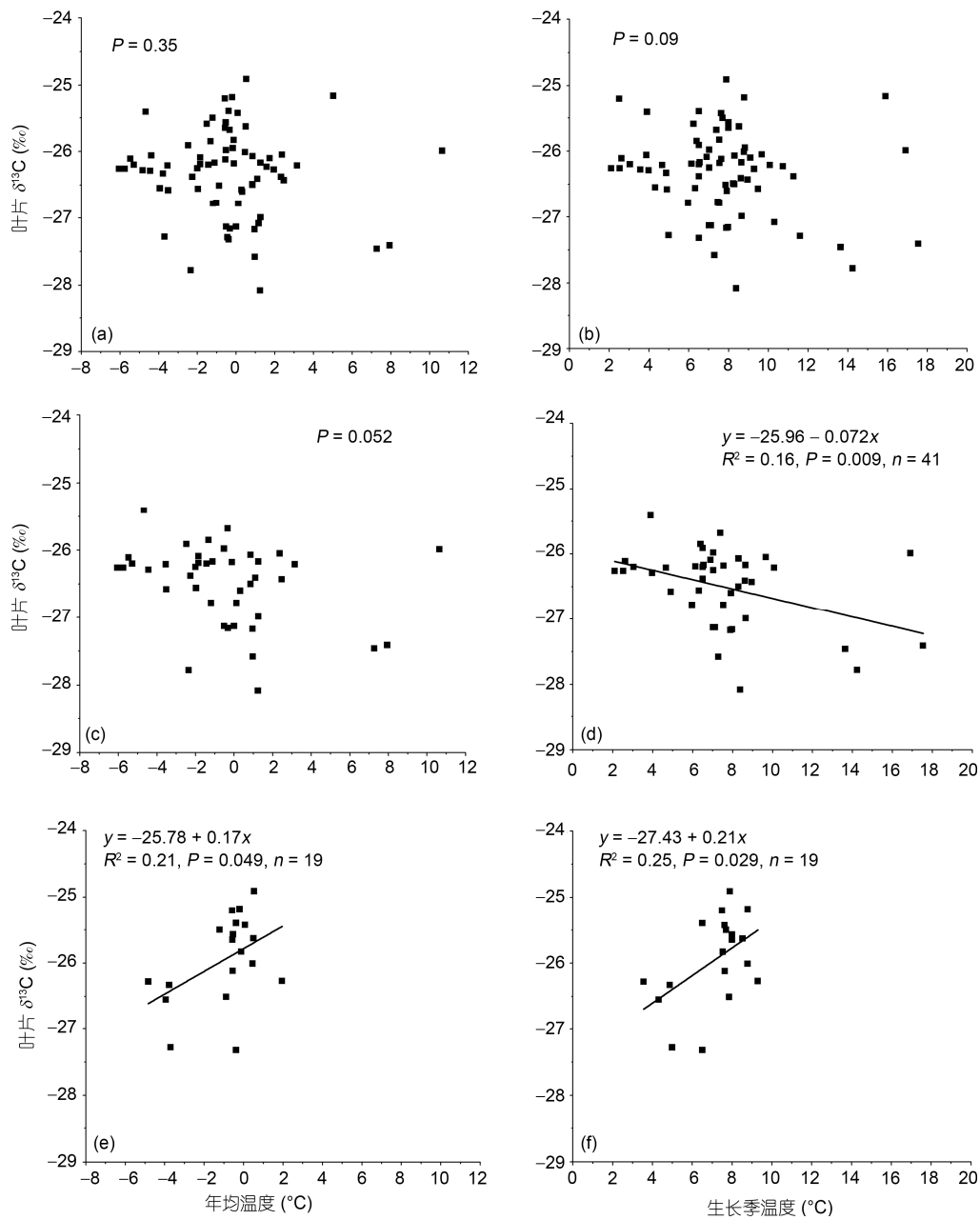


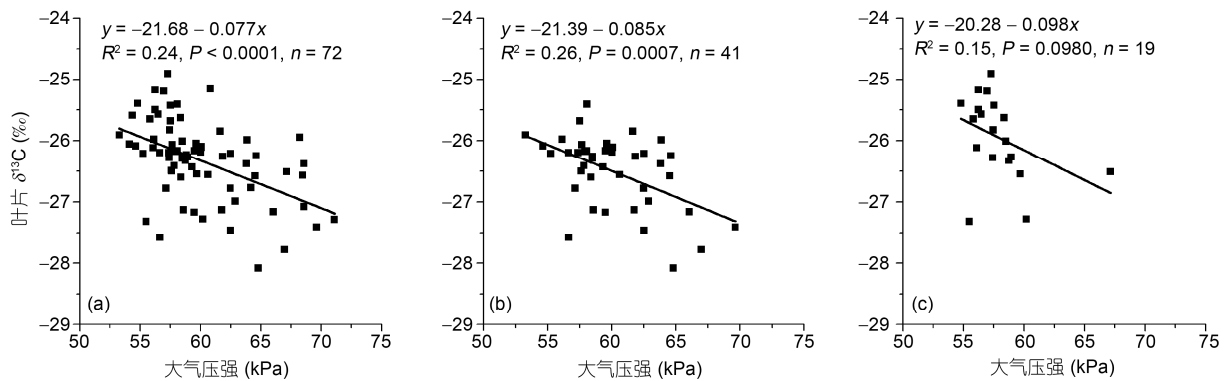
图4 青藏高原群落水平植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与年均温度、生长季温度的关系

(a), (b) 整个草地生态系统; (c), (d) 高寒草甸; (e), (f) 高寒草原

李嘉竹等^[7]在贡嘎山东坡得到的变化率是 1.3‰ km^{-1} ; Zhu 等^[6]在欧洲中南部研究发现虎耳草属、委陵菜属和苔草属3个属的植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔的变化率是 1.4‰ km^{-1} 。

群落水平的物种多样性以及植物叶片对海拔的响应程度具有物种特异性, 可能是导致群落水平叶

片 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔的变化率低于物种水平的主要原因。大量研究已经证实了植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔的变化率具有物种特异性。例如, Hultine 和 Marshall^[33]研究发现洛杉矶冷杉(*Abies lasiocarpa*)的变化率是 0.9‰ km^{-1} , 而小干松(*Pinus contorta*)的是 2.68‰ km^{-1} 。Zhu 等^[6]报道委陵菜属和苔草属植物的变化率大概是

图 5 青藏高原群落水平植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与大气压强的关系

(a) 整个草地生态系统; (b) 高寒草甸; (c) 高寒草原

1.2‰ km^{-1} , 而虎耳草属的变化率是 1.8‰ km^{-1} . 刘光琇等^[11]在青藏高原研究发现火绒草(*Leontopodium nanum*)叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔的变化率是 0.7‰ km^{-1} , 而黄芪(*Astragalus tolycladus*)的变化率是 3.2‰ km^{-1} . 一个样地植物群落由多种物种组成, 不同物种具有不同的变化率, 最后导致群落水平上, 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随环境条件变化相对稳定. 这也突显出了群落结构的物种多样性在生态系统稳定中的重要作用.

3.3 群落水平植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与水分有效性的关系

高寒草原植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与干燥度正相关(图 3(i)), 可能是由于高寒草原发育于相对干旱的气候环境中^[20], 其水分是植物生长的限制因子, 随着干燥度增大, 水分胁迫加重, 植物为了减少水分的蒸发, 提高水分利用效率(WUE), 就会关闭部分气孔, 气孔导度降低, 同时由于叶面气孔是大气 CO_2 进入叶内的通道, 气孔部分关闭将引起植物叶内 CO_2 浓度(C_i)下降, 导致叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 升高^[34]. 整个草地生态系统以及高寒草甸植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与干燥度无相关关系(图 3(c)和 3(f)), 则可能是由于高寒草甸生长于寒冷而又湿润的气候条件下^[20], 水分相对充足, 同时, 高寒草甸又是青藏高原草地生态系统的主体植被类型, 所以, 与温度相比, 水分一般不会成为高寒草甸甚至青藏高原大部分地区植物生长的最主要的限制因素. 现有研究已经证明: 如果水分不是植物生长的限制因子, 水分将不会对植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 产生影响^[7,12].

整个草地生态系统以及高寒草甸植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$

与降水显著负相关(图 3(a), (b), (d)和(e)). 我们认为这是由于在本研究中, 降水与海拔显著负相关(表 1), 而海拔又与植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 显著正相关(图 2)所造成的一种统计假象. 这主要基于以下两点理由: (1) 青藏高原整个草地生态系统, 尤其是高寒草甸生态系统水分不是限制植物生长的最主要因子, 所以水分不会对植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 产生显著影响, 且在本研究中干燥度(其比仅仅使用降水量或蒸发量能更确切地反映某地区水分的干湿状况)与植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 不相关(图 3(c)和(f)). (2) 其他研究者在青藏高原进行的研究发现, 植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与降雨量没有相关关系^[10,35].

3.4 群落水平植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与温度的关系

整个草地生态系统, 温度与植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 没有显著相关关系(图 4(a)和(b)), 这说明在青藏高原草温度并不是引起群落水平植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔升高而增大的主要因素. 然而, 温度对高寒草甸和高寒草原群落水平植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 具有不同影响, 高寒草甸植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与温度负相关(图 4(d)), 而高寒草原植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与温度正相关(图 4(e)和(f)). 这可能是由于不同的草地生态系统的物种组成不同, 而不同物种又具有不同的光合最适宜温度. 现有研究已经证明由于不同物种具有不同的光合最适宜温度, 植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与温度之间的关系非常复杂^[36]. 有的研究发现植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值与温度正相关^[37-39], 有的研究发现植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值与温度负相关^[40,41], 当然也有研究发现二者间没有相关性^[42].

高寒草甸和高寒草原植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与生长季温度的相关性要强于年均温度(图 4(c)~(f)). 青藏高原的冬季温度很低, 在冬季植物停止生长, 不再进行光合气体交换, 所以, 冬季的温度并不会对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 产生影响. 然而, 冬季温度却会对年均温度产生很大的影响. 因此, 植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与年均温度之间的只有很微弱的相关关系甚至没有相关关系(图 4(c)和(e)).

3.5 群落水平植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与大气压强的关系

CO_2 是植物光合作用的原料, 低浓度的 CO_2 是植物光合作用的限制因子^[19]. 研究区的海拔跨度是 2954 到 5269 m, 相应的大气压强分别是标准大气压强的 70.19%和 52.57%, 因此, 在本研究区大气压强(大气 CO_2 浓度)是植物生长的主要限制因子, 而植物生长的限制因子通常也是控制植物 $\delta^{13}\text{C}$ 变化的关键因子^[7]. 我们发现在青藏高原, 整个草地生态系统群落水平植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与大气压强显著负相关(图 5(a)).

群落水平植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与大气压强之间的负相关关系与在物种水平上得到的结果一致^[21,35,37]. 随着海拔的升高, 大气压强、大气 CO_2 和大气 O_2 分压降低, 也导致了较低的大气 CO_2 浓度. Llorens 等^[43]报道说尽管与高的 CO_2 浓度条件相比, 在低 CO_2 浓度条件下气孔导度要高一些, 但是通过叶片气体交换测定

得到的 C_i/C_a 仍然是在低 CO_2 浓度条件下的要低于在高 CO_2 浓度条件下. 这可能正是叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与大气压强之间存在负相关关系的原因. 然而, Körner 等^[4]却认为是大气 O_2 分压降低而不是大气 CO_2 分压降低导致了叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随大气压强的变化, 这是因为尽管 $P_i/P_a(\text{C}_i/\text{C}_a)$ 随大气压强的降低而降低, 但是当仅仅 CO_2 分压变化, 而 O_2 分压不变时, P_i/P_a 却保持恒定不变. 在本研究中, 由于目前尚缺乏植被的碳结构测定和生理过程分析, 难以确定 CO_2 分压还是大气 O_2 分压的变化抑或光合作用的适应形式改变引起了叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔的变化. 但是可以肯定的是大气压强是决定叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 海拔趋势的重要的驱动因素之一.

4 结论

综上所述, 在青藏高原大气压强是引起叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔增大的主要驱动因素, 降水和温度的影响较小. Zhu 等^[6]也认为在不受水分和光照影响的条件下, 植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔增大的主导因素是大气压强而不温度. 这是因为他们发现分别生长于北极地区和欧洲南部低海拔地区(温度差异显著, 大气压强相似)的同一个属的植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 没有显著差异, 而分别生长于北极地区和欧洲南部高海拔地区(温度相似, 大气压强差异显著)的同一个属的植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 显著差异.

致谢 在气象数据获取过程中, 中国科学院地理科学与资源研究所生态网络综合中心何洪林副研究员给予很大帮助; 审稿专家提出了宝贵的意见和建议; 在此一并深表谢意.

参考文献

- 1 Farquhar G D, Richards R A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Funct Plant Biol*, 1984, 11: 539–552
- 2 Condon A G, Richards R A, Rebetzke G J, et al. Improving intrinsic water-use efficiency and crop yield. *Crop Sci*, 2002, 42: 122–131
- 3 Guo G, Xie G. The relationship between plant stable carbon isotope composition, precipitation and satellite data, Tibet Plateau, China. *Quat Int*, 2006, 144: 68–71
- 4 Körner C, Farquhar G, Wong S. Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends. *Oecologia*, 1991, 88: 30–40
- 5 Kogami H, Hanba Y, Kibe T, et al. CO_2 transfer conductance, leaf structure and carbon isotope composition of *Polygonum cuspidatum* leaves from low and high altitudes. *Plant Cell Environ*, 2001, 24: 529–538
- 6 Zhu Y, Siegwolf R T W, Durka W, et al. Phylogenetically balanced evidence for structural and carbon isotope responses in plants along

- elevational gradients. *Oecologia*, 2010, 162: 853–863
- 7 李嘉竹, 王国安, 刘贤赵, 等. 贡嘎山东坡 C_3 植物碳同位素组成及 C_4 植物分布沿海拔高度的变化. *中国科学 D 辑: 地球科学*, 2009, 39: 1387–1396
 - 8 van de Water P K, Leavitt S W, Betancourt J L. Leaf $\delta^{13}C$ variability with elevation, slope aspect, and precipitation in the southwest United States. *Oecologia*, 2002, 132: 332–343
 - 9 Körner C. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends Ecol Evol*, 2007, 22: 569–574
 - 10 旺罗, 吕厚远, 吴乃琴, 等. 青藏高原原生禾本科植物的 $\delta^{13}C$ 与海拔高度的关系. *第四纪研究*, 2003, 23: 573–580
 - 11 刘光琇, 陈拓, 安黎哲, 等. 青藏高原北部植物叶片碳同位素组成特征的环境意义. *地球科学进展*, 2004, 19: 749–753
 - 12 冯虎元, 安黎哲, 陈拓, 等. 马先蒿属(*Pedicularis* L.)植物稳定碳同位素组成与环境因子之间的关系. *冰川冻土*, 2003, 25: 88–93
 - 13 陈芃娜, 王国安, 韩家懋, 等. 贡嘎山东坡植物和土壤有机质的 $\delta^{13}C$ 差异. *科学通报*, 2009, 54: 3512–3520
 - 14 Schulze E, Turner N, Nicolle D, et al. Leaf and wood carbon isotope ratios, specific leaf areas and wood growth of *Eucalyptus* species across a rainfall gradient in Australia. *Tree Physiol*, 2006, 26: 479–492
 - 15 Berry S L, Roderick M L. Gross primary productivity and transpiration flux of the Australian vegetation from 1788 to 1988 AD: Effects of CO_2 and land use change. *Global Change Biol*, 2004, 10: 1884–1898
 - 16 于贵瑞, 何洪林, 刘新安. 中国陆地生态系统空间化信息研究图集气候要素分卷. 北京: 气象出版社, 2004
 - 17 任继周, 胡自治, 牟新待. 我国草原类型第一级分类的生物气候指标. *甘肃农业大学学报*, 1965, (2): 48–64
 - 18 Jones H G. *Plants and Microclimate*. Cambridge: Cambridge University Press, 1983
 - 19 O'Leary M. Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry*, 1981, 20: 553–567
 - 20 廖国藩, 贾幼玲. 中国草地资源. 北京: 中国科学技术出版社, 1996
 - 21 Zhou Y, Fan J, Zhang W, et al. Factors influencing altitudinal patterns of C_3 plant foliar carbon isotope composition of grasslands on the Qinghai-Tibet Plateau, China. *Alp Botany*, 2011, 121: 79–90
 - 22 方晓娟, 李吉跃, 聂立水, 等. 毛白杨杂种无性系稳定碳同位素值的特征及其水分利用效率. *生态环境学报*, 2009, 18: 2267–2271
 - 23 冯虎元, 陈拓, 徐世健, 等. UV-B 辐射对大豆生长、产量和稳定碳同位素组成的影响. *植物学报*, 2001, 43: 709–713
 - 24 Zhao B, Kondo M, Maeda M, et al. Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in two cultivars of upland rice during different developmental stages under three water regimes. *Plant Soil*, 2004, 261: 61–75
 - 25 Dungait J A J, Docherty G, Straker V, et al. Interspecific variation in bulk tissue, fatty acid and monosaccharide $\delta^{13}C$ values of leaves from a mesotrophic grassland plant community. *Phytochemistry*, 2008, 69: 2041–2051
 - 26 Winkler F, Wirth E, Latzko E, et al. Influence of growth conditions and development on $\delta^{13}C$ values in different organs and constituents of wheat, oat and maize. *J Plant Physiol*, 1978, 87: 255–263
 - 27 Hobbie E A. Intramolecular, compound-specific, and bulk carbon isotope patterns in C_3 and C_4 plants: A review and synthesis. *New Phytol*, 2004, 161: 371–385
 - 28 Leavitt S, Long A. Stable carbon isotope variability in tree foliage and wood. *Ecology*, 1986, 67: 1002–1010
 - 29 韩兴国, 严昌荣, 陈灵芝, 等. 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: 497–500
 - 30 Cao S K, Feng Q, Si J H, et al. Relationships between foliar carbon isotope discrimination with potassium concentration and ash content of the riparian plants in the extreme arid region of China. *Photosynthetica*, 2009, 47: 499–509
 - 31 Körner C, Farquhar G D, Roksandic Z. A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high-altitude. *Oecologia*, 1988, 74: 623–632
 - 32 Li C Y, Wu C C, Duan B L, et al. Age-related nutrient content and carbon isotope composition in the leaves and branches of *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient. *Trees-Struct Funct*, 2009, 23: 1109–1121
 - 33 Hultine K R, Marshall J D. Altitude trends in conifer leaf morphology and stable carbon isotope composition. *Oecologia*, 2000, 123: 32–40
 - 34 Morecroft M D, Woodward F I. Experimental investigations on the environmental determination of $\delta^{13}C$ at different altitudes. *J Exp Bot*, 1990, 41: 1303–1308
 - 35 Li M C, Liu H Y, Li L X, et al. Carbon isotope composition of plants along altitudinal gradient and its relationship to environmental factors on the Qinghai-Tibet Plateau. *Pol J Ecol*, 2007, 55: 67–78
 - 36 Schleser G, Helle G, Lucke A, et al. Isotope signals as climate proxies: The role of transfer functions in the study of terrestrial archives. *Quat Sci Rev*, 1999, 18: 927–943
 - 37 Li Y B, Chen T, Zhang Y F, et al. The relation of seasonal pattern in stable carbon compositions to meteorological variables in the leaves of

- Sabina przewalskii* Kom. And *Sabina chinensis* (Lin.) Ant Environ Geol, 2007, 51: 1279–1284
- 38 Loader N J, Hemming D L. Spatial variation in pollen $\delta^{13}\text{C}$ correlates with temperature and seasonal development timing. Holocene, 2001, 11: 587–592
- 39 Saurer M, Siegenthaler U, Schweingruber F. The climate carbon isotope relationship in tree rings and the significance of site conditions. Tell Ser B-Chem Phys Meteorol, 1995, 47: 320–330
- 40 Zheng S, Shangguan Z. Spatial patterns of foliar stable carbon isotope compositions of C_3 plant species in the Loess Plateau of China. Ecol Res, 2007, 22: 342–353
- 41 Sheu D, Chiu C. Evaluation of cellulose extraction procedures for stable carbon isotope measurement in tree ring research. Int J Environ Anal Chem, 1995, 59: 59–67
- 42 Morecroft M D, Woodward F I, Marrs R H. Altitudinal trends in leaf nutrient contents, leaf size and $\delta^{13}\text{C}$ of *Alchemilla alpina*. Funct Ecol, 1992, 6: 730–740
- 43 Llorens L, Osborne C P, Beerling D J. Water-use responses of ‘living fossil’ conifers to CO_2 enrichment in a simulated Cretaceous polar environment. Ann Bot, 2009, 104: 179–188