

高山植物稳定碳同位素沿海拔梯度响应机制的研究进展

刘小宁¹, 马剑英^{1*}, 孙伟², 崔永琴¹, 段争虎¹

(1. 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所 敦煌戈壁荒漠生态与环境研究站, 甘肃 兰州 730000)

2. 怀俄明大学可再生资源系, 拉勒米, 怀俄明, 82071 美国)

摘要: 简要介绍了国内外关于植物 $\delta^{13}\text{C}$ 对海拔梯度响应规律的研究情况, 叙述了植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 对海拔梯度响应的内在机理。重点介绍了随海拔变化的气压、温度、降水(湿度)、光照等环境因子和植物的叶片厚度、比叶重(LMA)、氮含量、气孔密度、气孔导度等生物因子对高山植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响作用。由于各因子的多变性以及之间的相互作用, 任何单一因子都不足以决定植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的最终变化, 也不能解释植物 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔的变化趋势, 这种趋势可能是众多因子综合作用的结果。最后对本领域取得的一些认识和结论进行了总结, 并对存在的一些问题以及今后的研究方向提出了一些见解。

关键词: $\delta^{13}\text{C}$; 海拔响应; 水分胁迫; 气孔导度; 含氮量

中图分类号: Q142 Q948

文献标识码: A

近年来, 稳定碳同位素在全球变化研究的多个领域都得到了广泛应用, 如碳循环、土壤-植物的碳转化、植物水分利用效率(WUE)等^[1-3]。植物稳定碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$)既由植物本身的生物学特性决定, 代表了长期一系列复杂的生理生化整合过程; 同时又受到其生境中各种环境因素的影响, 比如, C_3 植物在旱季的 $\delta^{13}\text{C}$ 组成较雨季明显偏重^[4], 生长在土壤湿度较高生境下的植物较干旱生境下的植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 要低些^[5,6]。通过分析植物叶片中的 $\delta^{13}\text{C}$, 可以反映叶片形成过程中周围的环境信息, 包括植物生长环境中的温度、降水量(湿度)、大气成分、土壤组成等^[7], 而分析植物 $\delta^{13}\text{C}$ 组成的时空变化可以反映自然环境的变化和空间特征。不同地区植物稳定碳同位素的组成状况携带了不同的环境气候信号, 因此可以通过分析不同区域的植物稳定同位素

的组成状况, 解释其区域分布所反映的地理环境空间差异^[8]。稳定碳同位素的一个主要应用还在于揭示历史时期地区种间 C_3 和 C_4 植物演替趋势, 重新构建古环境气候信息。利用树轮 $\delta^{13}\text{C}$ 一方面可以有效提取大气 CO_2 演变的信息; 另一方面还可以提取温度、降水等气候指标变化的信息^[9]。Hong等^[10]通过对我国东北金川泥炭有机质中纤维素 $\delta^{13}\text{C}$ 的分析, 结合纤维素的氧同位素结果, 重新构建了我国东北地区 6 000 年以来的气候变化, 其结果与历史文献资料有着很好的可比性; 通过提取沉积物有机质的 $\delta^{13}\text{C}$, Boom等^[11]分析安第斯山北部沿海海拔梯度植被种类演替的变化主要是由于大气 CO_2 分压的变化。

高山地区的环境特征是强光照、低温、低大气压、高风速以及较高的日温变化等, 这造成了高山植

收稿日期(Received date): 2009-09-13; 改回日期(Accepted): 2009-11-29。

基金项目(Foundation item): 国家自然科学基金(40671195, 40771004), 国家科技支撑计划林业项目(2006BAD26B08-03)和国家科技支撑计划项目(2007BAD46B08)。[National Sciences Foundation of China(40671195, 40771004); Forestry projects in the National Key Technology R & D Program(2006BAD26B08-03); Projects in the National Key Technology R & D Program(2007BAD46B08).]

作者简介(Biography): 刘小宁, 男(1984-), 河南安阳人, 在读研究生, 研究方向为植物生理生态及干旱环境变化。[Liu Xiaoning(1984-), male, Anyang Henan, master, mainly engaged in plant physiological ecology and climate change in arid regions.] Tel 13893631983 E-mail liuxn_60@126.com

* 通讯作者(Author for correspondence): 0931-4967537 E-mail jzm@lzb.ac.cn

物低光合速率、低生长速率和低生物量^[12]。在这种条件下对水分和矿物营养元素的摄取异常艰难,高山植物的生存环境要比低地植物恶劣的多。而高山植物往往通过在形态、生理上的调整逐渐适应于高山环境。海拔梯度造成了高山植物生存环境的差异,也为植物对环境的形态及生理响应研究提供了独特的野外实验条件^[13]。当前,国内外学者除了从外在的气候因子来解释高山植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值随海拔的变化外,还试图从叶片的一些生理形态特征来对这种响应机理进行解释。但高山气候的多样性以及地区差异性的存在,使得植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的空间变化规律及其机理的解释并没有得到一致的结论。

1 高山植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的海拔梯度效应

K^Lmer等^[14]对全球高山植物的研究发现,不同海拔、不同植物带中的植物 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔的升高而呈现变重的趋势。而对于特定物种而言, $\delta^{13}\text{C}$ 沿海拔梯度也有着同样的变重趋势。Morecroft等^[15]对苏格兰高地分布于不同海拔的 *Alchemilla alpina* 进行了研究,结果表明植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔之间存在显著的正相关关系,海拔每升高 1 000 m, 植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值大约增加 1.9‰。Vitousek等^[11]研究了夏威夷冒纳罗亚火山上的 *Metrosideros polymorpha*, 发现在湿润的火山东部,植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔升高而有变重趋势,而在干燥的西北部却没有这种趋势。Hultine等^[12]在美国落基山脉研究了 4 种常绿针叶物种(花旗松、冷杉、云杉和小干松)碳同位素与海拔的关系,结果显示四种植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 均随海拔的升高显著增加,冷杉的增加斜率最小,海拔每升高 1 000 m 增加 0.91‰,小干松的增加斜率最大,每 1 000 m 增加 2.68‰。Sah等^[16]对尼泊尔一针叶林带(*Pinus roxburghii*)的研究表明,从海拔 1 200 m 到 2 000 m,植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 由 -27.86‰ 上升到 -26.87‰。在国内,新疆乌鲁木齐河源区的 157 种高山草本植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔升高而增加^[17]; 旺罗等^[18]研究分析了青藏高原 4 种 C_3 禾本科植物,其叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔增加呈现变重的趋势,平均每增高 1 000 m 增加 1.37‰。朴河春等^[19]在贵州喀斯特地区的地带性采集和分析研究了 C_3 植物——小果蔷薇(*R. cymosa* Tratt),结果显示叶片中的 $\delta^{13}\text{C}$ 随着海拔的升高而增加,增幅为 2.4‰/(1 000 m)。但并不是所有地区的植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 都随海拔升

高而增加,Beerling等^[20]的研究结果表明, *Salix herbacea* 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔升高呈减小趋势。Li等^[21]以喜马拉雅山脉东坡分布在海拔 2 000 m 到 3 800 m 的川滇高山栎(*Quercus aquifolioides*)为研究对象,结果显示,海拔 2 800 m 以下,高山栎叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 随着海拔升高而减少;海拔 2 800 m 以上,叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随着海拔升高呈现增加趋势;在海拔 2 800 m 处,叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和叶片含氮量都显示最小值。针对国内其他一些地区的植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔之间关系的研究也得到了类似的结论^[22-23]。由此可见,高山植物 $\delta^{13}\text{C}$ 对海拔梯度的响应模式并不固定,但高山植物 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔升高而普遍呈现增加趋势达到了学者的普遍认可,尽管这种响应趋势因物种、生活型和分布地区不同而存在不同程度的差异。

2 植物碳同位素的分馏机制

植物在吸收同化 CO_2 的过程中会发生碳同位素的分馏:一个是大气 CO_2 通过叶片气孔向叶内扩散过程中的动力分馏,另一个是 CO_2 进入光合循环合成有机物过程中的动力分馏^[24]。 Δ 表示植物的碳同位素分辨能力, Δ 越大表示分辨能力越强,相应植物样品的 ^{13}C 丰度越低, $\delta^{13}\text{C}$ 值越小;植物光合产物的碳同位素组成与叶片内部的 CO_2 分压及大气 CO_2 分压之间的比率(P_i/P_a)之间的关系,是对影响叶片内部 CO_2 供应和消耗的环境因子变化的一种综合、长期的记录^[5]。叶片内部 CO_2 的分压主要受到酶活性和气孔导度的影响,而后者与一系列环境气候参数(土壤水分、光照、气压等)密切相关^[11]。植物本身生理作用造成的分馏一般具有确定的方向和一定的强度,这体现了植物生物化学分馏遵循特定的模式;而环境因子造成的稳定同位素分馏的方向和强度则是可变的,其变化范围现出环境气候因子的影响^[8]。一系列植物内部特性及环境因子的变化均通过改变 P_i/P_a 来影响叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的大小^[25],因此,植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化反映了叶片羧化位置平均 CO_2 分压的变化^[26]。

3 高山植物 $\delta^{13}\text{C}$ 沿海拔梯度对环境因子的响应

在任何区域,物种的生存和生长都要受到周围环境的制约和影响。而在高山地区的较短距离内,

植被即可发生明显的变化^[27],这种变化是对高山环境中环境因子的响应,如降水、温度、气压、光照强度等。在种内水平上,植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 对海拔梯度的响应趋势是一致的,即随着海拔的升高而普遍变重,但这种趋势背后的具体机理没有得到完全的解释。其实,海拔只是一个间接的环境梯度,还有一系列具有内在联系的气候因子和土壤因子随海拔的变化而变化。因此,植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔梯度的变化并不能简单归结于某单一因子,而是众多因子相互作用的结果^[28]。已有研究结果表明,高山植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 主要与以下一些环境和气象因子相关:大气湿度^[14]、土壤水分^[25,29]、温度^[30]、大气压^[14]、光照^[26]。除此之外,如土壤矿物含量、盐分胁迫、环境污染等也会间接影响植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 。不同纬度、坡向和季节植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 也会有不同程度的差异^[6]。总之,环境因子对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响极为复杂。

大气压随海拔升高而降低,同时, O_2 分压和 CO_2 分压也降低。在高山地区,低 CO_2 分压抑制光合作用的正常进行,由于较低的气压,导致海拔 4 000 m 处植物的光合作用只相当于海平面处的 80%^[31]。高山环境下低的 CO_2 分压使得植物对碳的需求常处于供不应求的状态,降低了叶肉组织对 CO_2 吸收的限制,造成植物内部 CO_2 分压降低,叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 增大^[13,32]。但 K^Lmer 等认为沿海拔梯度 CO_2 分压的降低并不能充分解释碳同位素分馏的变化^[33],同时,氧分压的降低也抑制着光合呼吸作用,这部分补偿了前者造成的光合速率的降低。因此,低气压造成的光合损失并不明显^[34],对高山植物 $\delta^{13}\text{C}$ 变化的影响很小。大气压对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响只占后者随海拔变化的小部分^[35]。总之,气压的变化并不是决定植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化模式的主要因素。

温度的降低也许是沿海拔梯度环境因子变化中最重要的特征^[36],已有研究结果表明,高山地区的低温是影响植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 变化的主要因子之一^[34,37,38]。低温环境下,植物叶片的厚度以及硬度增加,这增强了植物的抗冻性能,但同时也增大了对 CO_2 扩散的阻力^[39]。温度对碳同位素的分馏作用主要由叶片细胞间隙的 CO_2 分压决定,有学者观察到高山植物 $\delta^{13}\text{C}$ 变化中有 50% ~ 75% 可被温度变化所解释^[40]。低温使得叶片内部 CO_2 的扩散能力降低,从而减小了气孔的 CO_2 导度,叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 增加^[30]。温度对生化酶的影响也是碳同位素分馏效应的原因之一,光合作用中的几种关键酶,特别是磷

酸稀醇式丙酮酸羧化酶 (PEPCase) 和 1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶 (Rubisco) 对植物的 CO_2 吸收具有决定性的作用^[41]。高山地区的低温导致脱水酶活性的降低,减弱了植物对 $^{13}\text{CO}_2$ 的排斥,植物的碳同位素分辨能力降低^[37]。同时,低的大气和土壤温度还可能抑制茎流的流动,这将增加水势梯度,导致部分气孔的关闭,植物 $\delta^{13}\text{C}$ 增加^[42]。但是根据前人对树轮 $\delta^{13}\text{C}$ 的研究,大多数都表明温度和碳同位素组成之间为正的相关关系^[43,44]。这与前面所提到的高山地区随温度的降低植物 $\delta^{13}\text{C}$ 增加趋势并不一致,这种响应差异说明:温度与植物 $\delta^{13}\text{C}$ 之间的关系比较复杂,还有其他若干因子同时也在影响着植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 。

高山地区有着更加频繁的薄雾和雨水天气,另外,温度对饱和水汽压的降低作用要大于体积膨胀对水汽压的降低作用^[1,14],这使得叶片的相对湿度增加。K^Lmer 等^[14]认为这可能会削弱叶片表面的气体扩散,降低碳同位素的分辨率,增加植物 $\delta^{13}\text{C}$ 含量。但低的相对湿度会造成植物 CO_2 同化速率与蒸腾速率比例的增加^[43],使得气孔部分关闭,气孔导度减小,植物 $\delta^{13}\text{C}$ 增加,这也得到后来许多学者的认同^[13]。可见,学者们在湿度对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 影响机理上有着不同的见解。但不管怎样,湿度最终是通过影响植物的气孔来改变叶片气孔导度作用于植物 $\delta^{13}\text{C}$ 变化^[45]。不过也有人认为湿度的变化对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响非常小,因为高山植物的年固碳量主要依赖于时间很短暂的高强光辐射,而薄雾和降水等低光照期的贡献很小^[46]。相对湿度的变化对沿海拔梯度下维管植物光合作用时碳同位素的分馏似乎并无影响^[45]。

当前,高山地区降雨量与植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的关系的研究并不一致。当降水量不足时,植物通常通过调节气孔阻力以避免过多的水分蒸发,因而导致细胞内 CO_2 浓度降低,引起植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的增大^[8],这种降雨梯度的变化与叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 负相关^[47],而有的认为二者之间并无相关性^[48]。Vitousek 等^[11]认为降雨量随海拔并不是线性变化的,降水量可能在沿海拔梯度的某一区域内达到最大值,因此,叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 变化并不能反映降雨模式。Harrington 等^[49]发现洋槐 (Koa) 的 $\delta^{13}\text{C}$ 随降雨量的改变并没有明显变化,而是和一些林分特征有关,如叶面积指数、地上生物增量以及单位叶面积产量等。也有研究认为存在一个年降雨量的阈值,超过这个值的降雨量对植物叶

片 $\delta^{13}\text{C}$ 影响不大^[50]。Li等^[51]认为高山地区土壤含水量很高,且降水丰富,但植物还是可能会遭受由霜冻、不可利用土壤水或受损叶片导致的胁迫,如冬季强风和霜冻会对树皮的伤害,使得水分胁迫增加;低温甚至冰冻的环境使植物根系提水能力大大降低,并抑制了树干的液流,导致植物遭受水分胁迫的程度加重^[22]; Grace发现苏格兰高山地区的树木会遭受到高风速、冰粒吹打等,这将导致针叶表面的机械损失以及水分损失的增加,植物遭受水分胁迫的可能性增大^[52]。上述这些情形造成的水分胁迫的加重,使得土壤有效水分降低,水势梯度增加并导致气孔的部分关闭,这一方面通过气孔蒸腾使得损失的水分减少,另一方面使通过气孔进入叶片的 CO_2 减少,从而引起植物叶片细胞内 CO_2 浓度下降,叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 增加^[42, 51, 53]。

随着海拔的升高,紫外线辐射增强,光照强度增加,植物的光合同化速率增加,叶片细胞内部 CO_2 浓度逐渐降低,叶片的 P i/P a 降低,植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值增加^[45]。但 Farquhar等^[54]认为只有在很弱的光照条件下,光照强度变化才会导致植物体内叶子细胞内部和外部的压力或浓度的改变。而在光照强度大于 $50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \text{ s})$ 情况下,光强变化对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 影响不大。而高山地区的一般光照强度远大于这个值,因此光照的变化对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 影响很小,可以忽略光照差异对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响^[55]。

综上所述,我们认为温度和土壤水分是影响高山植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值最主要的两个因子。在不同的气候背景下,某一因子的变化可能会居于主导地位,但考虑到两个甚至多个因子的叠加作用,任何单一因子都不足以最终解释植物 $\delta^{13}\text{C}$ 对海拔梯度变化模式。总之,高山植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值对海拔梯度的响应是各种环境因子相互作用的综合体现^[37]。

4 高山植物 $\delta^{13}\text{C}$ 沿海拔梯度在生物学上的响应

叶片中 $\delta^{13}\text{C}$ 是植物吸收同化 CO_2 过程中经过一系列生化反应的分馏形成的。植物通过在生理、形态等方面的改变来适应高山环境,因此植物 $\delta^{13}\text{C}$ 对环境因子的响应最终是通过植物组织生理生态特征的变化来体现的。高海拔地区叶片形态和生理上的改变可能会影响对碳的获取,这将反映在植物 $\delta^{13}\text{C}$ 变化上^[2, 33]。主要包括比叶重 (IMA)^[11]、气孔密

度^[56]、气孔导度^[2]和叶片含氮量^[1, 13]等。

由 *Polygonum cuspidatum* 叶片横切面的光显微图片可看出:高山植物的叶片由更厚的叶肉细胞壁和更加稠密的叶肉细胞排列组成,这种特性使得植物的 IMA 增大^[26],在其他研究中也有植物 IMA 随海拔增加的报道^[1, 34, 56]。将叶片 IMA 和植物 $\delta^{13}\text{C}$ 相联系的机理之一是较厚叶片含有更多的光合酶和叶绿素,单位面积叶片上对 CO_2 有着更大的需求^[32]。Hultine等^[2]对北美落基山几种针叶林的观察结果显示,只有植物的 IMA 沿海拔的变化趋势与 $\delta^{13}\text{C}$ 的增加趋势相一致。植物的 IMA 被认为是依赖于控制 CO_2 供求平衡机制的一种中间产物,它和植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的普遍关系表明内部阻力在某种程度上限制着叶片羧化点上 CO_2 的扩散,这可能也是理解种内碳同位素对海拔梯度响应的关键^[2]。

大气 CO_2 浓度的变化通过影响细胞分裂以及生理上的新陈代谢来直接或间接作用于植物叶片气孔的形成,最终导致气孔密度的变化^[57]。K^Lmer等^[32]认为,植物 $\delta^{13}\text{C}$ 对海拔的响应趋势意味着高海拔地区的植物有着更低的 C i/C a 而后者与气孔导度有密切联系。Qiang等^[58]对祁连山云杉 (*Picea crassifolia*) 的研究表明,3 000 m 以下,随着海拔的升高, CO_2 浓度降低,气孔密度增加,而植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 也显著增加,气孔密度与植物 $\delta^{13}\text{C}$ 呈正相关,与 CO_2 浓度呈现显著的负相关;而在海拔 3 000 m 以上,它们之间的相关性不明显。许多学者试图建立植物叶片气孔密度与海拔之间的关系,但目前看来结论并不一致,有的发现气孔密度随着海拔的升高而增加^[59];有的结论是先增加而后又减少^[56];有的认为气孔密度随着海拔而减少^[2];有的认为气孔密度始终保持不变^[60]。气孔密度和供给到叶绿体内的 CO_2 有关,气孔密度沿海拔梯度的变化使得 P i/P a 发生变化,影响植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 。植物 $\delta^{13}\text{C}$ 和气孔密度多变的关系表明气孔密度可能并不是理解植物 $\delta^{13}\text{C}$ 沿海拔变化的关键^[2]。

植物气孔特性反映了两个重要的生理过程,即光合作用中 CO_2 的吸收和水的蒸腾作用,而环境因子的变化,如大气 CO_2 浓度、水分、光和温度等都可影响到气孔特性的变化^[58, 61]。因此,气孔导度 (gs) 也表现出对海拔梯度的响应模式,它控制着对叶片内部 CO_2 的扩散供应。Vitousek等^[1]对夏威夷 *Metrosideros polymorpha* 的研究发现,随着海拔升高,叶片气孔长度的增加,使得从气孔到叶绿体的内部

扩散通道变长,叶片 g_s 降低,减小了对羧化位置的 CO_2 的供应^[1], CO_2 对叶片的这种“供不应求”导致植物的碳同位素分辨率降低, $\delta^{13}C$ 增加。Meinzer 等^[62]对同一物种的研究结果表明 P_i/P_a 和植物 $\delta^{13}C$ 有很好的相关性,叶片 $\delta^{13}C$ 随海拔升高的增加是由于 g_s 的减少;Morecroft 的控制试验也表明,低温条件下气孔导度的降低是引起植物 $\delta^{13}C$ 值变化的原因^[36]。但 Friend 等^[27]对苏格兰地区的两种植物 *Vaccinium myrtillus* L. 和 *Nardus stricta* L. 的测定却表明气孔导度随着海拔的升高而增加。可见,气孔导度的海拔响应趋势并不一致,可能是野外条件下受到众多因子相互作用的结果。也有研究表明,植物 $\delta^{13}C$ 值对海拔的响应与气孔导度的关系并不明显, Li 根据试验得出植物的 $\delta^{13}C$ 和叶片比叶面积 (SLA) 显著相关,意味着植物 $\delta^{13}C$ 对海拔梯度的响应是由于叶肉导度的变化,而不是气孔导度^[51, 63]。

Vitousek 等^[1]认为,叶片内部的 CO_2 传导度 (g_i) 的不同才是植物 $\delta^{13}C$ 差异的主要原因,他们指出, $\delta^{13}C$ 对海拔梯度的响应模式由气孔下腔到叶绿体内部的 CO_2 扩散导度决定。Terashima 等^[31]也认为高山植物较高的 $\delta^{13}C$ 是由植物较低的 g_i 造成的。Kogami 等^[26]发现随着海拔的变化,植物的气孔导度变化很小,他们认为,高山植物较低的 P_i/P_a 主要是由于较低的 g_i 随着 LMA 的变化,叶片的解剖结构可能会发生变化,因此叶片的解剖结构可以显著影响 g_i 。除此之外,叶片的其他一些形态特征,如总叶绿体浓度和氮浓度也会影响 g_i ^[26]。 g_i 随海拔升高而显著降低,它对光合作用的限制在高海拔地区可能更加显著^[26]。

高山植物叶片在单位叶面积和单位质量上的氮含量较高^[27, 56]。因为氮是光合酶的重要组分,因此叶片氮含量是叶片光合能力大小的一个重要的决定因素^[30]。氮的增加可以增加叶片的叶绿素和羧基酶含量,增加羧化点 CO_2 的需求^[2, 64],还会影响叶片的气孔密度和叶片厚度,前者与给叶绿体输送 CO_2 有关,后者将增加叶片细胞内 CO_2 的扩散通道的长度^[11]。Williams 等^[65]认为氮的这种增加可能是全球性的,尤其是当低温和短的生长季节对地上部分的生长的限制大于对根部 N 的提取的限制时,浓缩了叶片中 N 的含量。Klummer 等^[32]认为阿尔卑斯高山植物 $\delta^{13}C$ 对海拔的响应模式与叶片厚度以及叶面积含氮量有关,后者的增加导致植物较高的羧化效率和光合能力,使得植物 $\delta^{13}C$ 增加。Sparks

和 Ehleringer 在对美国犹他州的落叶河滨植物的研究中也发现类似的关系^[64]。大多研究结果都表明单位面积的叶片含氮量会随着海拔的升高而增加,这被认为是生物的一种保持自我平衡的响应^[13],在高海拔地区,植物向叶中分配更多的氮,弥补由于低的光氮利用效率 (PNU E) 造成的叶片光合速率的降低。许多试验结论都表明,单位叶面积氮含量似乎才是控制植物 $\delta^{13}C$ 沿海拔梯度变化的主要因素,而不是和水的可获得性相关的 g_s ^[25]。

除此之外,土壤中营养状况和化学性质也可能会影响植物 $\delta^{13}C$ 的组成。高山地区较低的呼吸和分解速率造成叶片营养元素提取的减少,植物组织的营养状况降低^[56, 66]。矿质元素离子可以直接影响到气孔功能的变化,后者主要控制着植物的蒸腾和碳同化过程^[67]。已有研究结果认为:在一定范围内,土壤营养元素越多,植物光合速率越高,叶子细胞内部和外部的局部压力或浓度越低,植物 $\delta^{13}C$ 越大;反之,营养元素越贫,植物 $\delta^{13}C$ 越小^[68]。但 Morecroft 等^[36]的控制试验表明,在土壤中增加氮肥会导致叶片钾和磷浓度的降低,但对植物 $\delta^{13}C$ 组成却没有影响。梁银丽等^[69]的研究结果表明:磷水平的差异导致植物 $\delta^{13}C$ 值的明显变化,而且不同水分和养分变化使得土壤养分与碳同位素分馏值 (Δ) 之间的关系变得非常复杂。钾在调节气孔功能和提高植物水分利用效率方面有着重要的作用,同时还与光合作用有关;镁是叶绿素的组成之一,同时,它可以活化许多与呼吸作用有关的酶^[70];钙镁的缺乏将会降低山毛榉幼苗叶片的净 CO_2 同化速率,影响植物固碳能力^[67]。土壤组成以及化学性质也会影响植物 $\delta^{13}C$ 。年轻的粗质的冲积土使得水分可以过滤到更深的土层,植物叶片的 Δ 比细砂质土中的高^[71]。土壤媒介中的微小变化在水分和氮等限制因子的时空分布和利用方面起着重要的作用,从而影响到植物的 $\delta^{13}C$ 值^[71]。在瑞士中南部的山地上研究发现土壤中 $\delta^{13}C$ 和土壤有机质含量高度相关^[72],由此可见,土壤有机质也影响着地表植物的 $\delta^{13}C$ 。

植物生物因子的改变是对周围环境因子变化的一种响应。某一生物因子可能与植物 $\delta^{13}C$ 对海拔梯度响应的相关性最强,可解释该植物 $\delta^{13}C$ 沿海拔梯度变化的机理。但这一结论是否可适用于所有植物,仍然不是很清楚^[45]。植物 $\delta^{13}C$ 值及分馏结果可能受到多种气候环境因子的控制,并且这些因素

之间可能会相互影响,甚至有的起到相互抵消的作用。

5 结论与展望

5.1 结论

植物 $\delta^{13}\text{C}$ 沿海拔梯度有变重趋势,且这种趋势因物种、生活型和分布地区的不同而存在差异。为此,人们对这种响应机理展开了研究,期望能够辨析各环境因子对碳同位素的影响作用并建立具体的函数关系,同时,有助于通过分析植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 来反演历史时期环境植被演替规律以及气候信息。当前,除了直接从外部气候因子来分析植物 $\delta^{13}\text{C}$ 对海拔梯度的这种响应机理外,更多的尝试从植物叶片的生理、形态等方面来分析与植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的关系。

对于物种遗传适应对海拔梯度碳同位素分馏是否有影响以及这种影响有多大,至今并没有一个确切的结论。在控制试验条件下,有的认为植物的 Δ 与海拔有一定的相关关系^[73, 74];有的认为 Δ 对海拔的响应主要是环境对植物生长限制的作用,而不是遗传因素的作用^[35, 36]。通过分析气压(分压)、温度、湿度、降水以及光照等外界环境因子与高山植物 $\delta^{13}\text{C}$ 之间的关系,可以看出,温度以及由众多因素决定的土壤水分有效性可能才是导致植物 $\delta^{13}\text{C}$ 变化趋势的主要原因。温度的降低会影响 CO_2 的传导速率,还会影响叶片中各种酶的活性,进而影响叶片的光合作用,植物的生长速率和生物量大大降低;低温、降水、高风速、冰雹和光照等因素都有可能造成高山植物土壤水分有效性的降低,尤其是在干旱地区,降水是限制植物生长的主要因子之一。而在生理形态方面,学者们尝试从与气孔相关的几个方面出发来分析高山植物 $\delta^{13}\text{C}$ 对环境的响应,比如光合速率、水分利用效率、气孔导度以及气孔密度等。要进一步确定植物 $\delta^{13}\text{C}$ 与环境因子之间的具体函数关系以及反演环境中的气候信息,应结合其他方法进行对比研究分析(如沉积物有机质 $\delta^{13}\text{C}$ 、树轮、孢粉、烷烃类 $\delta^{13}\text{C}$ 等)。

5.2 展望

植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随海拔升高而普遍呈现变重趋势,这是众多非生物因子和生物因子综合作用的结果。但因区域、物种及生活型的不同,这种响应也存在一定的差异,表明生物可能采取多种策略以获取其受限制的资源^[2],以应对不同的环境胁迫。下面

就本领域的一些问题及进一步的研究方向做一些探讨。

1. 对于高山植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的海拔梯度响应机理至今没有一个令人说服的解释,主要是由于影响植物稳定碳同位素分馏的环境气候参数不仅存在时间尺度上的演化,还存在空间分布上的地域差异^[8]。环境因子的多变性,使得试验结果的随机性增大。如随着温度改变,一些其他的环境因子也会发生变化,因此很难单独分辨出温度对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的具体影响^[45]。另外,试验方法以及采样方法的差异也可能是原因之一。野外试验中的采集样本过程中,很可能出现植物本身生理及结构上的差异,造成实验结果的误差甚至引起结论的错误。如高山植物的光合作用随海拔的增加可能是由不同海拔处叶片叶龄的差异造成的,由于叶龄的不同,年际间叶片含氮量也会发生变化^[27],这可能也会影响植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与含氮量之间的关系。总之,只有在有效的控制试验条件下才能得到更为准确的研究结果。

2. 当前要解决的一个关键问题是: g_s 到底受到哪些环境因子限制?这在很大程度上将决定叶片内部的 CO_2 分压。水分和氮是限制植物生存和生长最重要的两个因子(尤其是在面临干旱胁迫时)^[71],它们的变化既可影响到植物的光合能力,又涉及到气孔的开闭程度。因此,我们认为关于高山植物 $\delta^{13}\text{C}$ 响应机理的解释,应重点从植物叶片的氮含量和土壤水分两个方面出发,进一步研究它们对高山植物 $\delta^{13}\text{C}$ 变化的作用。

3. 高山植物的研究区域更多集中于小的山体或巨大山系的一部分等单一的气候带内,而对于同种植物碳同位素在大区域复杂自然环境内(如青藏高原,安第斯山脉),这种响应规律以及机制还缺乏系统的研究^[18]。当前,我国对于这一领域的原理与理论基础的研究尚且不足,有限的研究大多集中于西部,尤其是青藏高原区域。我国拥有丰富的山地植物资源,可为植物稳定碳同位素与环境气候研究提供有利的自然条件,今后应给予更多关注与研究。

4. 当前,很少有研究是同时针对某一区域内种间及种内水平内植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的海拔梯度变化,这使得我们无法清晰地看出种间以及种内水平上 $\delta^{13}\text{C}$ 的海拔响应是否采用同样的响应机制^[23]。由于物种多样性受到海拔梯度、局部地形及其他生境条件变化的影响^[78],单一种内水平上研究植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的海拔梯度响应可能并不能充分反映该区域环境因子的

作用。我们还要考虑是否需要消除植物物种遗传性的影响,而对此需要做进一步的研究工作。

5. 可以尝试从营养状况角度来研究高山植物的稳定碳同位素变化,当前这方面的研究较少。国内的一些研究表明植物 $\delta^{13}\text{C}$ 以及一些形态和生理特征沿海拔梯度并不总是线性变化^[21-23]。已有的一些结论并不能给予有效的解释,这可能和高山植物营养状况的变化有关。因为生物地化进程速率将决定植物营养物的有效性,而地形变化是其决定因素^[71]。环境条件的变化可能会打破营养元素之间的平衡关系,通过测量某些营养元素以及它们之间的比例关系,将有助于理解不同环境下植物碳同位素的变化规律和机制。

参考文献 (References)

- [1] 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? [J]. *Oecologia*, 1990, 84: 362~370
- [2] Hultine K R, Marshall J D. Altitude trends in conifer leaf morphology and stable carbon isotope composition [J]. *Oecologia*, 2000, 123: 32~40
- [3] Yakir D, Stenberg L D S L. The use of stable isotopes to study ecosystem gas exchange [J]. *Oecologia*, 2000, 123: 297~311
- [4] Wang Guoan, Han Jianao. $\delta^{13}\text{C}$ Variations of C_3 plants in dry and rainy seasons [J]. *Marine Geology and Quaternary Geology*, 2001, 21(4): 43~47 [王国安, 韩家懋. C_3 植物碳同位素在旱季和雨季中的变化 [J]. 海洋地质与第四纪地质, 2001, 21(4): 43~47]
- [5] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1989, 40: 503~537
- [6] Yan Changrong, Han Xingguo, Chen Lingzhi, et al. Foliar $\delta^{13}\text{C}$ within temperate deciduous forest: its spatial change and interspecies variation [J]. *Acta Botanica Sinica*, 1998, 40(9): 853~859 [严昌荣, 韩兴国, 陈灵芝, 等. 暖温带落叶阔叶林主要植物叶片中 $\delta^{13}\text{C}$ 值的种间差异及时空变化 [J]. 植物学报, 1998, 40(9): 853~859]
- [7] McCarroll D, Loader N J. Stable isotopes in tree rings [J]. *Quaternary Science Reviews*, 2004, 23: 771~801
- [8] Wu Shaohong, Pan Tao, Dai Erfei. The progress and prospect of stable isotopes in plants [J]. *Progress in Geography*, 2006, 25(3): 1~11 [吴绍洪, 潘韬, 戴尔阜. 植物稳定碳同位素进展与展望 [J]. 地理科学进展, 2006, 25(3): 1~11]
- [9] Wang Guoan. Application of stable carbon isotope for pale-environmental research [J]. *Quaternary Sciences*, 2003, 23(5): 471~484 [王国安. 稳定碳同位素在第四纪古环境研究中的应用 [J]. 第四纪研究, 2003, 23(5): 471~484]
- [10] Hong Y T, Wang Z G, Jiang H B, et al. A 6000-year record of changes in drought and precipitation in northeastern China based on a $\delta^{13}\text{C}$ time series from peat cellulose [J]. *Earth and Planetary Science Letters*, 2001, 185: 111~119
- [11] Boom A, Mora G, Cleef A M, et al. High altitude C_4 grasslands in the northern Andes: relicts from glacial conditions [J]. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2001, 115: 147~160
- [12] Delillis M, Matteucci G, Valentini R. Carbon assimilation, nitrogen and photochemical efficiency of different Himalayan tree species along an altitudinal gradient [J]. *Photosynthesis*, 2004, 42(4): 597~605
- [13] Cordell S, Goldstein G, Meinzer F C, et al. Allocation of nitrogen and carbon in leaves of *Metrosideros polymorpha* regulates carboxylation capacity and $\delta^{13}\text{C}$ along an altitudinal gradient [J]. *Functional Ecology*, 1999, 13: 811~818
- [14] Kllmer G, Farquhar G D, Roksanic Z. A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude [J]. *Oecologia*, 1988, 74: 623~632
- [15] Morecroft M D, Woodward F I, Marris R H. Altitudinal trends in leaf nutrient contents, leaf size and $\delta^{13}\text{C}$ of *Alchemilla alpina* [J]. *Functional Ecology*, 1992, 6: 730~740
- [16] Sah S P, Brummel R. Altitudinal gradients of natural abundance of stable isotopes of nitrogen and carbon in the needles and soil of a pine forest in Nepal [J]. *Journal of Forest Science*, 2003, 49(1): 19~26
- [17] Xu Shijian, Chen Tuq, Feng Huyuan, et al. Environmental analysis on the space variation in foliar $\delta^{13}\text{C}$ of plants in the upstream region of Urumqi River [J]. *Progress in Natural Science*, 2002, 12(6): 617~620 [徐世健, 陈拓, 冯虎元, 等. 新疆乌鲁木齐河上游植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 空间分异的环境分析 [J]. 自然科学进展, 2002, 12(6): 617~620]
- [18] Wang Luq, L. Houyuan, Wu Naixin, et al. Altitudinal trends of stable carbon isotope composition for poaceae in Qinghai-Xizang Plateau [J]. *Quaternary Sciences*, 2003, 23(5): 573~580 [旺罗, 吕厚远, 吴乃琴, 等. 青藏高原原生禾本科植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔高度的关系 [J]. 第四纪研究, 2003, 23(5): 573~580]
- [19] Piao Hechun, Zhu Jianming, Zhu Shufu, et al. Altitudinal variations of nutrient concentrations and carbon isotope composition in a C_3 plant and the effects of nutrient interactions on carbon isotope discrimination in limestone areas of southwest China [J]. *Advances in Earth Sciences*, 2004, 19(Suppl.): 412~418 [朴河春, 朱建明, 朱书法, 等. 植物营养元素的含量和 $\delta^{13}\text{C}$ 值随海拔而变化的特征及营养元素相互作用对碳同位素分馏作用的影响 [J]. 地球科学进展, 2004, 19(增): 412~418]
- [20] Beerling D J, Matthey D P, Chabner W G. Shifts in the $\delta^{13}\text{C}$ composition of *Salix herbacea* L. leaves in response to spatial and temporal gradients of atmospheric CO_2 concentration [J]. *Proc. R. Soc. Lond.*, 1993, 253: 53~60
- [21] Li C, Zhang X, Liu X, et al. Leaf morphological and physiological responses of *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient [J]. *Silva Fennica*, 2006, 40(1): 5~13
- [22] Luo J, Zang R, Li C. Physiological and morphological variations of *Picea asperata* populations originating from different altitudes in the mountains of southwestern China [J]. *Forest Ecology and Management*

- ment, 2006, 22: 285~290
- [23] Song M, Duan D, Chen H, *et al*. Leaf $\delta^{13}\text{C}$ reflects ecosystem patterns and responses of alpine plants to the environments on the Tibetan Plateau [J]. *Ecography*, 2008, 31: 499~508
- [24] Farquhar G D, O'Leary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and intercellular carbon dioxide concentration in leaves [J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1982, 9: 121~137
- [25] Bai E, Boutton T W, Liu F, *et al*. Variation in woody plant $\delta^{13}\text{C}$ along a topographic gradient in a subtropical savanna parkland [J]. *Oecologia*, 2008, 156: 479~489
- [26] Kogan I H, Hanba Y T, Kibe T, *et al*. CO_2 transfer conductance, leaf structure and carbon isotope composition of *Polygonum cuspidatum* leaves from low and high altitudes [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2001, 24: 529~538
- [27] 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 [J]. *Functional Ecology*, 1989, 3: 117~122
- [28] Warren C R, McGrath J F, Adams M A. Water availability and carbon isotope discrimination in conifers [J]. *Oecologia*, 2001, 127: 476~486
- [29] Van de 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 [J]. *Oecologia*, 2002, 132: 332~343
- [30] Panek J A, Waring R H. Carbon isotope variation in Douglas-fir foliage: improving the $\delta^{13}\text{C}$ -climate relationship [J]. *Tree Physiology*, 1995, 15: 657~663
- [31] Terashima I, Masuzawa T, Ohba H, *et al*. Is photosynthesis suppressed at higher elevations due to low CO_2 pressure? [J]. *Ecology*, 1995, 76: 2663~2668
- [32] Klermer C, Diemer M. In situ photosynthetic responses to light temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude [J]. *Functional Ecology*, 1987, 1: 179~194
- [33] Klermer C, Farquhar G D, Wong S C. Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends [J]. *Oecologia*, 1991, 88: 30~40
- [34] Hosokawa K, Nagamatsu D, Ishii H S, *et al*. Photosynthesis-nitrogen relationships in species at different altitudes on Mount Kinabalu, Malaysia [J]. *Ecological Research*, 2002, 17: 305~313
- [35] Wang G, Han J, Falia A, *et al*. Experimental measurements of leaf carbon isotope discrimination and gas exchange in the progenies of *Plantago depressa* and *Setaria viridis* collected from a wide altitudinal range [J]. *Physiologia Plantarum*, 2008, 134: 64~73
- [36] Morecroft M D, Woodward F I. Experiments on the causes of altitudinal differences in the leaf nutrient contents, size and $\delta^{13}\text{C}$ of *Alchemilla alpina* [J]. *New Phytologist*, 1996, 134: 471~479
- [37] Morecroft M D, Woodward F I. Experimental investigations on the environmental determination of $\delta^{13}\text{C}$ at different altitudes [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1990, 41: 1303~1308
- [38] Edwards T W D, Graf W, Trimbom P, *et al*. $\delta^{13}\text{C}$ response surface resolves humidity and temperature signals in trees [J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2000, 64(2): 161~167
- [39] Taylor A O, Jepsen N M, Christeller J T. Plants under climatic stress: low temperature, high light effects on photosynthetic products [J]. *Plant Physiology*, 1972, 49: 798~802
- [40] Yi X F, Yang Y Q. Effect of initiated global warming on $\Delta^{13}\text{C}$ values in seven plant species growing in Tibet alpine meadows [J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2007, 54(6): 736~740
- [41] Li Mingcai, Yi Xianfeng, Li Lixing, *et al*. Seasonal variations of $\delta^{13}\text{C}$ values in leaves of typical alpine plants grown in the east of Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Acta Bot. Boreali*, 2005, 25(1): 77~81 [李明财, 易现峰, 李来兴, 等. 青藏高原东部典型高山植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的季节变化 [J]. 西北植物学报, 2005, 25(1): 77~81]
- [42] Smith W K, Young D R, Carter G A, *et al*. Autumn stomatal closure in six conifer species of the Central Rocky Mountains [J]. *Oecologia*, 1984, 63: 237~242
- [43] Stuiver M, Braziunas T F. Tree cellulose $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ isotope ratios and climatic change [J]. *Nature*, 1987, 328: 58~60
- [44] Saurer M, Siegenthaler U, Schweingruber F. The climate-carbon isotope relationship in tree rings and the significance of site conditions [J]. *Tellus B*, 1995, 47(3): 320~330
- [45] Mott G, Bums S J. Carbon isotopes in ombrogenic peat bog plants as climatic indicators: calibration from an altitudinal transect in Switzerland [J]. *Organic Geochemistry*, 2001, 32: 233~245
- [46] Klermer C. CO_2 exchange in alpine sedge *Carex curvula* as influenced by canopy structure, light and temperature [J]. *Oecologia*, 1982, 53: 98~104
- [47] Ferrio J P, Volas J. Carbon and oxygen isotope ratios in wood constituents of *Pinus halepensis* as indicators of precipitation, temperature and vapour pressure deficit [J]. *Tellus B*, 2005, 57: 164~173
- [48] Schulze E D, Williams R J, Farquhar G D, *et al*. Carbon and nitrogen isotope discrimination and nitrogen nutrition of trees along a rainfall gradient in northern Australia [J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1998, 25: 413~425
- [49] Harrington R A, Fownes J H, Meiner F C, *et al*. Forest growth along a rainfall gradient in Hawaii: *Acacia koa* stand structure, productivity, foliar nutrients and water- and nutrient-use efficiencies [J]. *Oecologia*, 1995, 102: 277~284
- [50] Leffler A J, Enquist B J. Carbon isotope composition of tree leaves from Guanacaste, Costa Rica: comparison across tropical forests and tree life history [J]. *Journal of Tropical Ecology*, 2002, 18: 151~159
- [51] Li C, Liu S, Bemerger F. *Picea* seedlings show apparent acclimation to drought with increasing altitude in the eastern Himalaya [J]. *Trees*, 2004, 18: 277~283
- [52] Grace J. Cuticular water loss is unlikely to explain tree-line in Scotland [J]. *Oecologia*, 1990, 84: 64~68
- [53] Zhao Xingyun, Wang Jian, Qian Junlong, *et al*. The climate change in autumn recorded in the $\delta^{13}\text{C}$ of tree rings in the past 300

- years at Tianmu Mountain [J]. *Journal of Mountain Science*, 2005, 23(5): 540~ 549 [赵兴云, 王建, 钱君龙, 等. 天目山地区树轮 $\delta^{13}\text{C}$ 记录的 300 多年的秋季气候变化 [J]. 山地学报, 2005, 23(5): 540~ 549]
- [54] Farquhar G D, Wong S C. An empirical model of stomatal conductance [J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1984, 11: 191~ 210
- [55] Wang M ou, Li Yong, Huang Runqiu, *et al*. The responses of foliar carbonate isotopic compositions of the central Qinghai-Tibet Plateau plants to environmental conditions [J]. *Journal of Mountain Science*, 2005, 23(3): 274~ 279 [王谋, 李勇, 黄润秋, 等. 青藏高原腹地植物碳同位素组成对环境条件的响应 [J]. 山地学报, 2005, 23(3): 274~ 279]
- [56] Klermer C. The nutritional status of plants from high altitudes [J]. *Oecologia*, 1989, 81: 379~ 391
- [57] Sun Q G, Chen L Q, Li C S. Effects of variation of atmospheric carbon dioxide in geological epoch on stomatal parameters of terrestrial canalicular plants [J]. *Chinese Science Bulletin*, 1998, 43: 2478~ 2482
- [58] Qiang W, Wang X, Chen T, *et al*. Variations of stomatal density and carbon isotope values of *Picea crassifolia* at different altitudes in the Qilian Mountains [J]. *Trees*, 2003, 17: 258~ 262
- [59] Klermer C, Cochran P M. Stomatal responses and water relations of *Eucalyptus pauciflora* in summer along an elevational gradient [J]. *Oecologia*, 1985, 66: 443~ 455
- [60] Woodward F I. Ecophysiological studies on the shrub *Vaccinium myrtillus* L. taken from a wide altitudinal range [J]. *Oecologia*, 1986, 70: 580~ 586
- [61] Li C, Puhakainen T, Welling A, *et al*. Cold acclimation in silver birch (*Betula pendula*). Development of freezing tolerance in different tissues and climatic ecotypes [J]. *Physiologia Plantarum*, 2002, 116: 478~ 488
- [62] Meinzer F C, Rundel P W, Goldstein G, *et al*. Carbon isotope composition in relation to leaf gas exchange and environmental conditions in Hawaiian *Metrosideros polymorpha* populations [J]. *Oecologia*, 1992, 91: 305~ 311
- [63] Syvertsen J P, Lloyd J, McConchie C, *et al*. On the relationship between leaf anatomy and CO_2 diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves [J]. *Plant Cell and Environment*, 1995, 18: 149~ 157
- [64] Sparks J P, Ehleringer J R. Leaf carbon isotope discrimination and nitrogen content for riparian trees along elevational transects [J]. *Oecologia*, 1997, 109: 362~ 367
- [65] Williams D G, Mack R N, Black R A. Ecophysiology of introduced *Pennisetum setaceum* on Hawaii: the role of phenotypic plasticity [J]. *Ecology*, 1995, 76: 1569~ 1580
- [66] Tanner E V J. Janacian montane forests: nutrient capital and cost of growth [J]. *Journal of Ecology*, 1985, 73: 553~ 568
- [67] Ridolfi M, Garrec J P. Consequences of an excess Al and a deficiency in Ca and Mg for stomatal functioning and net carbon assimilation of beech leaves [J]. *Annual for Sciences*, 2000, 57: 209~ 218
- [68] Francey R J, Farquhar G D. An explanation of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ variations in tree rings [J]. *Nature*, 1982, 297: 28~ 31
- [69] Liang Yinli, Kang Shaozhong, Shan Lun. The effects of soil moisture and nitrogen and phosphorus addition on carbon isotope discrimination and water use efficiency in wheat [J]. *Acta Phytocologia Sinica*, 2000, 24(3): 289~ 292 [梁银丽, 康绍忠, 山仑. 水分和氮磷水平对小麦碳同位素分辨率和水分利用效率的影响 [J]. 植物生态学报, 2000, 24(3): 289~ 292]
- [70] Zhu Lin, Liang Zongsuq, Xu Xing, *et al*. The effect of soil water conditions on carbon isotope discrimination and minerals contents in spring planted wheat [J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2008, 22(6): 839~ 845 [朱林, 梁宗锁, 许兴, 等. 土壤水分对春小麦碳同位素分馏与矿质元素 K、Ca 和 Mg 含量的影响 [J]. 核农学报, 2008, 22(6): 839~ 845]
- [71] Hamerlynck E P, Huxman T E, McAuliffe J R, *et al*. Carbon isotope discrimination and foliar nutrient status of *Larrea tridentata* (creosote bush) in contrasting Mojave Desert soils [J]. *Oecologia*, 2004, 138: 210~ 215
- [72] Schaub M, Alevell C. Stable carbon isotopes as an indicator for soil degradation in an alpine environment (Urseren Valley, Switzerland) [J]. *Rapid Communications In Mass Spectrometry*, 2009, 23: 1499~ 1507
- [73] Zhang J W, Marshall J D. Variation in carbon isotope discrimination and photosynthetic gas exchange among populations of *Pseudotsugamenziesii* and *Pinus ponderosa* in different environments [J]. *Functional Ecology*, 1995, 9: 402~ 412
- [74] Read J, Farquhar G. Comparative studies in *Nothofagus* (Fagaceae). Leaf carbon isotope discrimination [J]. *Functional Ecology*, 1991, 5: 684~ 695
- [75] Shen Zehao, Hu Zhiwei, Zhao Jun, *et al*. Altitudinal patterns of plant diversity on Mt. Gunijiang, Anhui, China—with a discussion on the ecological impacts of hilltop condition [J]. *Journal of Mountain Science*, 2007, 25(2): 160~ 168 [沈泽昊, 胡志伟, 赵俊, 等. 安徽牯牛降的植物多样性垂直分布特征 [J]. 山地学报, 2007, 25(2): 160~ 168]

Advances in Mechanisms Underlying the Responses of $\delta^{13}\text{C}$ in Alpine Plants to the Altitudinal Gradients

LU Xiaoning¹, MA Jianying¹, SUN Wei², CUI Yongqin¹, DUAN Zhenghu¹

(1 Dunhuang Gobi and Desert Ecology and Environment Research Station, Cold and Arid Regions Environmental and

Engineering Research Institute, CAS, Lanzhou 730000, China;

2 Department of Renewable Resources, University of Wyoming, Laramie, Wyoming, 82071, USA)

Abstract Spatial variability in leaf carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) provides an opportunity to evaluate plant-environment interactions and mechanisms of plant responses to different environmental factors and can be helpful to obtain the paleoclimate information. The variation of leaf $\delta^{13}\text{C}$ is not only determined by the genetic adaptation, but highly influenced by a series of factors in surrounding environments. Many studies have concluded that leaf $\delta^{13}\text{C}$ would have a definite varying model while an increase in leaf $\delta^{13}\text{C}$ with the altitude has been observed in many plant species. Alpine environmental conditions are characterized as low temperature, low air pressure, low humidity, high irradiation and high wind speed, which result in the corresponding variation in physiological and morphological traits of plants, such as increase in leaf thickness and leaf nitrogen content, and decrease in leaf height and biomass. This paper reviewed the recent research advances in the response of leaf $\delta^{13}\text{C}$ to altitudinal gradient and discussed the inherent mechanisms of this trend from both abiotic and biotic aspects. For the abiotic factors, we emphasized on the effects of air pressure, temperature, precipitation (humidity) and irradiation. For the biotic factors, we discussed mainly the effects of leaf thickness, leaf mass per area, nitrogen content, stomatal density and stomatal conductance. However, variation in $\delta^{13}\text{C}$ along altitudinal gradient can not be explained by any single factor; it rather may be a result of the interacting effects of many factors. Finally, we summarized the issues need to be solved in this field and presented several directions for further research.

Key words carbon isotope ratios; altitudinal response; water stress; stomatal conductance; nitrogen content