文章编号: 1008-2786-(2010)6-712-06

青海云杉叶片稳定性碳同位素组成 对水分温度变化的响应

胡启武¹²³, 吴琴¹³, 郑林¹³, 张锋², 宋明华², 欧阳华²

(1江西师范大学地理与环境学院, 江西 南昌 330022 2 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; 3. 鄱阳湖湿地与流域研究教育部重点实验室, 江西 南昌 330022)

要:于 2005-07在祁连山北坡沿海拔梯度进行了青海云杉(Picen crassifolia)叶片稳定性碳同位素组成(³ C)的分析测定,以探讨青海云杉叶片 ⁸³C随海拔变化特征及对水分、温度变化的响应。结果表明,不同海拔青海 云杉叶片 ⁸³ C存在显著差异(F=3.94 p<0.01)。⁸³ C平均值-24.6%,随着水分、温度的变化,在海拔2550~ 3100m 青海云杉叶片 ³³C随海拔增加呈现降低趋势, 在海拔 3100~3350m ³³C值随海拔增加呈现升高趋势。 青海云杉叶片 &C与土壤水分在低海拔(2550~3100m)呈显著负相关,在高海拔没有关系,与土壤温度之间则 温度的控制。

关键词: 青海云杉; ^{8°} G; 海拔; 土壤水分; 土壤温度 中图分类号: Q948 S791 文献标识码, A

研究表明植物叶片稳定性碳同位素组成(δ^{3} **C**) 与水分之间呈现显著负相关关系,降水越多的地区, 叶片 ⁸℃值越低^[1-6]。因此, ⁸℃值通常被视为物 种甚至景观尺度上水分有效性的指标^[78]。但是利 用 ⁸C 值反映水分有效性只适用于干旱或水分条 件较差的地区^[8], Schube等在澳大利亚南部的研究 结果即表明,植物叶片 ⁸³C对降雨量的强烈响应仅 局限于 200~450 mm降雨量范围内, 当降雨量超过 450mm时,即使降雨量进一步增加,叶片 ⁸³C值变 化很小^[9]。温度与 ^{8°}C之间的关系,不同研究得出 的结论不一致, Troughton的研究表明温度的变化对 ⁸C没有显著影响^[10], Panek与 waring则认为低温 会造成高的 ⁸³C值^[11]。

在山地地区,随着海拔上升,水分和温度发生变 化,植物叶片 ⁸C也发生相应的变化。研究表明在 湿润地区, ⁸³C随着海拔的增加而增加^[12-17], 而在 干旱地区、 δ^3 C则随着海拔的增加而降低^[18]。青海 云杉 (Picea crassifolia) 是青藏高原东北部祁连山山 地森林的建群种,大致分布干海拔 2 500~3 300 m 地带,其分布区属高寒干旱、半干旱气候区^[19]。在 低海拔地带,水分是青海云杉生长的主要限制因子, 在高海拔地带低温则成为青海云杉生长的主要限制 因子^[20]。在这种随海拔上升水、热交替成为青海云 杉生长限制因子的环境下,青海云杉叶片稳定性碳 同位素组成对水分、温度的变化具有怎样的响应是 我们十分关注的问题。本研究通过在不同海拔进行 取样,分析青海云杉叶片稳定性碳同位素组成,探讨 以下两个问题: 1. 青海云杉叶片 ⁸³C随海拔变化特 征: 2. 青海云杉叶片 ⁸³C与水分、温度等环境因子 的关系。以期为进一步揭示青海云杉对于干旱、低 温环境的适应机制提供科学依据。

收稿日期(Received date): 2010-04-01; 改回日期(Accepted): 2010-08-20.

© 1994 En and Prices of Easternal Erection here ubrishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

基金项目 (Foundation item):国家科技支撑项目 (2007BAB23C03);国家重点基础研究发展计划项目 "青藏高原环境变化及其对全球变化的响 应与适应对策"(2005 CB422005)。 [Supported by National Science and Technology Ministry and National Key Basic Research Program (2007BAB23C03; 2005CB422005).]

作者简介(Biography):胡启武(1979一),男,博士,主要从事陆地生态系统格局与过程研究。[Hu Qiwu(1979一), male, Ph. D., specialized in

1 材料与方法

1.1 研究区概况

祁连山地理位置为 93°30′~103°E 36°30′~ 39°30 N 属大陆性高寒半干旱、半湿润的森林草原 气候。山脉由西北走向东南,起伏延绵千余公里,相 对高差悬殊,主峰祁连山素珠链峰高 5 564 m 导致 气候在水平、垂直方向都有明显的差异^[19]。研究区 设在祁连山中段西水林区排露沟流域,地理位置为 100°17′E, 38°24′N 海拔 2 100~3 800 m 年均气温 1.5°C,7月平均气温 10~14°C;年降水在 290.2~ 467.8 mm之间变化^[21]。祁连山北坡垂直带植被分 布主要有干性灌丛草原植被带 (2 100~2 500 m), 森林草原植被带 (2 500~3 300 m),亚高山灌丛草 甸植被带 (3 300~3 800 m)^[19–22]。

1.2 植物样品采集与分析

本实验于 2005-07在研究区内沿青海云杉分 布的海拔梯度设置了 7个采样点,其海拔分别为 2 550 m 2 750 m 2 950 m 3 100 m 3 200 m 3 280 m和 3 350 m。其中海拔 2 550 m是研究区青海云 杉的分布下限,海拔 3 280 m是青海云杉的树线,在 3 350 m海拔青海云杉只有零星分布。在每个采样 点,选择 3~5棵代表该海拔梯度的青海云杉平均生 长状况的云杉进行采样。所采叶片均来自于中部偏 上冠层,且无受光限制的阳部枝条的当年叶片,叶片 完全展开。在每个海拔梯度上的叶片样品采集都尽 可能确保采样部位及其他采样条件的一致。

所取叶片样品带回实验室 70℃下烘干 48 h 用 自动球磨机磨成粉末状待测叶片 ⁸ C。叶片稳定性 碳同位素组成在中国科学院地理科学与资源研究所 环境同位素实验室利用质谱仪测定 (Finnegan MAT 253)。其中, ⁸ C用下式表示: ⁸ C (‰) = (Rsample/Rstandard—1)×1000%,其中,R表示标准样品和测试样品中¹³C与¹²C的比率,标准样品是由 TAEA(International Atomic Energy Agency)提供的 PDB(Pee Dee Beilmenite)。

1.3 土壤温度、水分测定

1.4 数据处理与分析

不同海拔间 ³³C的平均值差异比较,采用 One -way ANOVA方法, ³³C与环境因子的关系利用线 性和非线性回归方法进行分析。所有统计分析采用 SPSS 10.0软件。数据制图采用 Signa Plot 9.0软 件。

2 结果与分析

2.1 叶片稳定性碳同位素组成随海拔的变化

不同海拔青海云杉叶片 ⁸C存在显著差异(F =3.94 p<0.01)。整个海拔分布带青海云杉叶片 ⁸C平均值为 -24.69%。 ⁸C最大值 -23.87%, 出现在青海云杉分布的最下限 2 550 m海拔; ⁸C 最小值 -25.23%,出现在 3 100 m海拔(图 1)。青 海云杉在整个海拔分布带内其叶片 ⁸C随海拔表现

Table 1 The location and characteristics of Picea crassifolia sampling sites along the altitude gradient						
海拔(m)	Ν	E	土壤温度 (℃)	土壤水分(%)	树高 (m)	胸径(m)
2 550	38° 35′27″	$100^{\circ}18'19''$	1. 45	19. 9	8. 2	16.6
2 750	38° 33′12″	$100^{\circ}17\ '8''$	0. 67	26. 6	12.7	19. 5
2 950	38° 32′35″	$100^{\circ}17'58''$	- 0. 47	30. 7	12.8	18.4
3 100	$38^\circ32'20''$	$100^{\circ}18'6''$	— 0. 70	49. 1	8.6	14. 9
3 200	$38^\circ32'15''$	$100^{\circ}18'7''$	— 1. 27	46. 6	9.3	18.9
3 280	38° 32′9″	$100^{\circ}18'15''$	— 1. 43	50. 9	7. 2	18.7
3 350	38° 32′7″	$100^{\circ}18'6''$	— 1. 67	49. 9	6. 3	21. 6

表 1 不同海拔青海云杉采样点信息

© 1994-2013 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

出不同的变化趋势:在2550~3100m海拔范围内, δ^{3} C值随海拔增加而降低($R^{2}=0.42$ p<0.01)降 低速率为海拔每上升1km δ^{3} C降低 2.47%。在 3100~3350m海拔范围内, δ^{3} C值随海拔增加而 增加($R^{2}=0.29$ p<0.05)平均增加速率为海拔 每增加1km δ^{3} C增加3.59%。 δ^{3} C在高海拔地带 的增加速率是低海拔地带降低速率的1.45倍。考 虑整个海拔梯度, δ^{3} C与海拔之间可以很好的拟合 成一条非线性的二次曲线:Y=7E-06X²-0.0412X +36.233($R^{2}=0.93$ p<0.01)。





在海拔变化模式上,大多数研究结果表明叶片 δ^{3} C随海拔的增加而增加^[12~17]。但是,正如 Van de Water所言,绝大多数沿海拔梯度所进行的碳同位 素研究集中在湿润地区,这些地区土壤水分有效性 对植物生长不起决定作用^[18]。Van de Water等在 美国西南部半干旱地区沿海拔梯度所进行的叶片稳 定性碳同位素研究结果显示, ⁸³C随海拔增加而降 低,与湿润地区相反^[18]。青海云杉沿海拔变化模式 不同于以往在湿润地区和干旱地区所发现的模式, 而是这两种模式的一种综合。我们从文献 [7, 17, 18 23-27] 收集了全球其他地区不同针叶树种叶 片 & C 其变化范围大致为 -28.50% ~-21.00% 与年降水之间存在显著负相关关系。同其他地区针 叶树种相比较,青海云杉叶片 [₺]C的平均值(一 24. 69‰)处于中间水平,与降水较少地区的 ⁸³C较 为一致 (图 2)。

2.2 叶片稳定性碳同位素组成与土壤水分之间的 关系





Fig 2 Relationship between leaf δ^3 C of various coniferous tree species and annual mean precipitation

(图中实心圆圈表示青海云杉,空心圆圈表示其他地区的针叶树种)

系不显著。但在 2 550~3 100 m海拔范围内, ⁸ C 与土壤水分呈现显著线性关系(R²=0.38 p< 0.01),在 3 100~3 350 m海拔范围内叶片 ⁸ C 与 土壤水分之间的关系不显著(图 3)。



(图中实心圆圈表示 2 550~3 100m海拔之间的叶片稳定性 碳同位素及土壤水分含量,空心圆圈表示 3 100m以上海拔 叶片稳定性碳同位素及土壤水分含量)

图 3 土壤水分与青海云杉叶片 d3C之间的关系



在低海拔地带,特别是在青海云杉分布的下限 地带,由于降水少,蒸发量大,土壤水分有效性较差。 我们的土壤水分监测结果显示,在云杉分布下限地 带生长季节土壤水分低于 20%。在 2 550~3 100 m 海拔范围内,土壤水分含量与叶片 ⁸³C呈现显著负 相关,表明了在这个海拔范围内,土壤水分是叶片

◎ 叶片 ³C在整个海拔梯度带内与土壤水分关 ³C变化的主要控制因子。在 3 100~3 350m海拔 ◎ 1994-2013 China Academic Fourna Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net 范围内,由于降水增加,蒸发量减少;同时,在这个海拔地带内,7月季节性冻土的融化也是土壤水分的一个重要来源。因此,土壤水分含量比低海拔地区有显著增加,水分不再成为云杉生长的限制因子,土壤水分与叶片 ⁸³C的关系不显著。

叶片 ^{8°}C与水分之间关系研究大多数是基于 大尺度上叶片 ^{8°}C与降水之间的关系研究,其结果 多数表明叶片 ^{8°}C与降水之间呈现显著负相关关 系^{[1-9},也有学者研究发现叶片 ^{8°}C与降水之间呈 现正相关^[30,31],或者没有关系^[32,33]。Leffler和 Enquist认为降水对 ^{8°}C的影响存在一个阈值,超过这 个阈值,降水对 ^{8°}C的影响就微乎其微^[6]。同样, 这种降水与 ^{8°}C之间存在某种阈值关系的结果在 其他地区也有发现,当降水量下降到某个水平时, ^{8°}C值开始显著增加^[45,9,18]。在大尺度上,降水可 以表征水分状况,而小尺度上土壤水分则更能代表 水分条件,青海云杉叶片 ^{8°}C在整个海拔分布带中 与土壤水分的关系和前人的研究结果一致,从局域 尺度上说明了水分对于叶片稳定性碳同位素的影响 局限于较低的水分状况。

2.3 叶片稳定性碳同位素组成与土壤温度之间的 关系

叶片 d³C在整个海拔区域与土壤温度之间存 在一种非线性关系,与土壤温度之间可以拟合成曲 线 Y=0.4651 X^2 +0.2254X-25.2262 (p<0.01)。 在海拔 2 550~3100m范围内, ⁸C随土壤温度降 低而降低;在海拔 3 100~3 350m范围内, ⁸³C随土 壤温度降低而增加(图 4)。在低海拔,较高的温度 进一步加剧水分的亏缺,从而影响到叶片稳定性碳 同位素组成。在高海拔地带,水分不再成为植物生 长的限制因子,但在这个海拔范围,低温成为植物生 长的重要限制因子。我们布设在青海云杉树线地带 (海拔3280m)的自动温度观测仪器的监测结果表 明,树线地带土壤 10 m深度年均温为 -1.43℃,即 使在 7月,其月均温也只有 6.1[°]C,比 Kömer与 Pauken报道的全球树线生长季节平均温度(6.7℃) 还要低^[34]。青海云杉林高海拔地带的土壤低温与 青海云杉分布在阴坡有关。另外,高海拔地带的冻 土可能也是土壤温度偏低的一个重要原因。因此, 低温成为高海拔地带叶片 ⁸³C变化的主要控制因 子。一方面低温会限制叶片气孔导度[11],另一方 面,低温使得叶片形态结构发生变化,如高海拔地带 的叶片比低海拔地带的叶片明显变厚,通过叶片形

态结构的改变也会对叶片 & C产生影响^[3 4],从而 使得高海拔地区的青海云杉叶片 & C值增加。



图 4 土壤温度与叶片 ³³C之间的关系 Fig 4 Relationship between soil temperature and Leaf ³³C of Picea crassfolia

3 结论

 1. 青海云杉叶片稳定性碳同位素组成(^{8°}C) 在不同海拔存在显著差异(F=3.94 p<0.01),在 海拔 2 550 ~3 100 m内,^{8°}C随海拔增加呈现降低 趋势,在海拔 3 100 ~3 350 m内,^{8°}C随海拔增加呈 现升高趋势,其海拔变化模式有别于湿润地区和干 旱地区的树种。

2. 青海云杉叶片 ♂C随海拔变化在低海拔主 要受土壤水分、温度的控制,在高海拔则主要受温度 的控制。

参考文献(References)

- Stewart G R, Turnbull MH, Schmidt S et al ¹³C natural abundance in plant communities along a rainfall gradient: a biological integrator of water availability [J]. Australian Journal of Plant Physicology 1995 22, 51~55
- [2] Anderson J E Williams J Kriedemann P E et al. Correlations between carbon isotope discrimination and climate of native habitats for diverse eucalypt taxa growing in a common garden [J]. Australian Journal of Plant Physiology 1996 23 311~320
- [3] Cordell S Goldstein G. Mueller Dombois D et al Physiological and morphological variation in Metrosideros polymorpha a dominant Havaiian tree species along an altitudinal gradient role of phenotypic plasticity[J]. Oecologia 1998 113, 188 ~ 196
- [4] Leffler A J Evans A S Variation in carbon isotope composition among years in the riparian tree Populus fremontii [J]. Oecologia 1999. 119, 311 ~ 319

© 1994-2013 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

- [5] Miller J.M. Williams R.J. Farquhar GD. Carbon isotope discrimination by a sequence of Eucalyptus species along a subcontinental rainfall gradient in Australia [J]. Functional Ecology 2001, 15, 222 ~232
- [6] Leffler AJ Enquist BJ Carbon isotope composition of tree leaves from Guanacaste Costa R ica comparison across tropical forests and tree life history J. Journal of Tropical Ecology 2002 18, 151 ~ 159
- [7] Warren C R Adam sM A Water availability and branch length determine ^{∂3} C in foliage of Pinus pinaster [J]. Tree Physiology 2000 20, 637 ~643
- [8] Wanen C R. McGrath JF, Adam sM A Water availability and carbon isotope discrimination in conifers[J]. O ecologia 2001 127: 476~486
- [9] Schulze E-D W illiamsG D FarquharG 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
- [10] Troughton J.H. Card KA Temperature effects on the carbon-isotope ratio of C3, C4 and caassulacean-acid-metabolism (CAM) plants[J]. Planta 1975 123; 185~190
- [11] Panek J A Waring R H. Stable carbon isotopes as indicators of limitations to forest growth imposed by climate stress [J]. Ecological Applications 1995 7: 854~863
- [12] Körner G Farquhar G D Roksandic Z A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude[J]. Oecologia 1988, 74, 623 ~ 632
- [13] Körner G Farquhar G D Wong SC Carbon isotope disorimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends J. Oecobgia 1991 88 30~40
- [14] Vitousek PM, Field C B Matson PA Variation in foliar ∂³C in Hawaiian Metrosideros polymorpha a case of internal resistance
 [J]. Oecologia 1990 84, 362 ~ 370
- [15] Marshall J.D. Zhang J. Carbon isotope discrimination and wateruse efficiency in native plants of the north-central Rockies (J. Ecology 1994, 75, 1887 ~ 1895
- [16] 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
- [17] Hultine K R Marshall JD. Altitude trends in conifer leafmorphology and stable carbon isotope composition [J]. Oecologia 2000 123; 32~40
- [18] Van de Water PK Leavitt SW, Betancourt JL Leaf ∂³C variability with elevation, slope aspect and precipitation in the southwest United States[J]. Oecologia 2002, 132, 332 ~ 343
- [19] Wang JY, Chang XX Ge SL et al Vertical distribution of the vegetation and water and heat conditions of Qilian Mountains[J]. Journal of Northwest Forestry University 2001, 16(Suppl): 1~3[王金叶,常学向,葛双兰,等.祁连山(比坡)水热状况与植被垂直分布[J.西北林学院学报, 2001, 16(增): 1~3]
- [20] Liu X C Qinghai Spruce [M]. Lanzhou University

Press 1991[刘兴聪. 青海云杉[M]. 兰州, 兰州大学出版社, 1991]

- [21] Wang JY, Wang YH, LiX etal Water situation and runoffproduction in the Pailugou Basin of Qilian Mountains[J]. Journal of Glaciobegy and Georyobegy 2006 28(1); 62~69[王金叶, 王 彦辉, 李新,等. 祁连山排露沟流域水分状况与径流形成[J]. 冰川冻土, 2006 28(1); 62~69]
- [22] Zhang H, Wen Y L, Ma L, et al. The climate features and regionalization of vertical climatic zones in the northern slope of Qilan Mountains[J. Journal of Mountain Science 2001, 19(6); 497~ 502[张虎,温娅丽,马力,等. 祁连山北坡中部气候特征及垂 直气候带的划分[J. 山地学报, 2001, 19(6); 497~502]
- [23] Ehleninger JR Field CB L in ZF et al Leaf carbon isotope and mineral composition in subtropical plants along an irradiance cline
 [J]. Oecologia 1986 70, 520 ~ 526
- [24] DeLucia E H, Schlesinger W H Resource-use efficiency and drought tolerance in adjacent Great Basin and Sierran plants[J]. Ecology 1991, 72, 51 ~ 58
- [25] Lajtha K Getz J Photosynthesis and water-use efficiency in pinyon-juniper communities along an elevation gradient in northern New Mexico [J]. Oecologia 1993 94, 95 ~ 101
- [26] Zhang JW, CreggBM. Variation in stable carbon isotope discrimiration among and within exotic conifer species grown in eastern Nebraska USA[J]. Forest Ecology and Management 1996 83, 181~187
- [27] KbeppelB Gower S Treichel IV, et al Foliar carbon isotope discrimination in Larix species and sympatric evergreen conifers a global comparison [J]. Oecologia 1998 114, 153~159
- [28] Sah S R Brumme 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
- [29] Chevillata V S Siegwolffor R TW, Pepina S et al Tissue-specific variation of ^{∂3} C in mature canopy trees in a temperate forest in central Europe[J]. Basic and Applied Ecology 2005 6, 519 ~ 534
- [30] Read J Farquhar GD. Comparative studies in Nothofagus(Gagace-ae). I Leaf carbon isotope discrimination [J]. Functional Ecology 1991 5, 684~695
- [31] Guo GM, Xie GD. The relationship between plant stable carbon is sotope composition precipitation and satellite data. Tibet Plateau China [J]. Quaternary International. 2006 144, 68 ~71
- [32] Schulze E—D Ellis R Schulze W. et al Diversity metabolic types and ∂³C carbon isotope ratios in the grass flora of Namibia in relation to growth form, precipitation and habitat conditions[J]. Oecologia 1996a, 106, 352 ~ 369
- [33] Schulze E--D. Mooney HA Sala O.E. et al. Water availability rooting depth and vegetation zones along an articlity gradient in Patagonia [J]. Oecologia 1996 b 108, 503 ~ 512
- [34] Kömer G Paulsen J A world wide study of high altitude treeline temperatures (J. Journal of Biogeography 2004 31: 713 ~ 732

© 1994-2013 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

Responses of Leaf ³C of Picea crassifolia to Moisture and Temperature Variations

HU Qiwu^{1 2 3}, WU Qin^{1 3}, ZHENG Lin^{1 3}, ZHANG Feng, SONG Minghua², Ouyang Hua² (1 School of Geography and Environment Jiangxi Normal University Nanchang 330022 Jiangxi China

2. Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research CAS Beijing 100101. China, 3. Key Laboratory of Poyang Lake Wetland and Watershed Research (Ministry of Education), Jiangxi Normal University Nandrang 330022. Jiangxi China)

A bstract Variation pattern of Picea crassifolia leaf δ^3 C along the altitude gradientwere investigated in the northern slope of Qilian Mountains in July 2005. Results showed that Picea crassifolia leaf δ^3 C differed significantly among elevations (F = 3. 94 p< 0.01), averaged by -24.69%. Moreover, with water and temperature variation, leaf δ^3 C declined with increasing altitude at lower elevation of 2.550 m to 3.100 m, whereas increased with altitude at higher elevation of 3.100 m to 3.350 m. Leaf δ^3 C was negatively related to soil water content at lower elevation of 2.550 m to 3.100 m, but not at higher elevation of 3.100 m to 3.350 m. Additionally, a nonlinear relation was observed between leaf δ^3 C and soil temperature. Shift pattern of Picea crassifolia leaf δ^3 C along the altitude gradient was linked to the local semiarid and cold climate at lower elevations, soil water availability and temperature were most responsible for the pattern, while at higher elevations low temperature accounted for the results

Keywords, Picea crassifolia δ^3 C; altitude, soilwater, soil temperature