

分类号\_\_\_\_\_

密级\_\_\_\_\_

UDC \_\_\_\_\_

编号\_\_\_\_\_

# 中国科学院研究生院

## 博士学位论文

藏东南高山林线不同生活型植物  $\delta^{13}\text{C}$  值及相关  
生理生态学特性研究

李明财

指导教师 罗天祥 研究员 (中国科学院青藏高原研究所)

申请学位级别 博士 学科专业名称 自然地理学

论文提交日期 2007年5月 论文答辩日期 2007年6月

培养单位 中国科学院青藏高原研究所

学位授予单位 中国科学院研究生院

答辩委员会主席\_\_\_\_\_



Classification NO. \_\_\_\_\_

Confidential \_\_\_\_\_

UDC \_\_\_\_\_

NO. \_\_\_\_\_

# Graduate University of Chinese Academy of Sciences

## Ph.D Thesis

Leaf  $\delta^{13}\text{C}$  and related physio-ecological characteristics  
across different plant life forms at alpine timberline,  
Southeastern Tibetan Plateau

Mingcai Li

Advisor Tianxiang LUO, Professor in Ecology and Biogeography

Institute of Tibetan Plateau Research, CAS

Application Degree Ph.D Major Physical Geography

Submitted Date May 2007 Defence Date July 2007

Education Unit Institute of Tibetan Plateau Research, CAS

Degree Awarding Unit Graduate University of Chinese Academy of

Sciences

Chairman of committee \_\_\_\_\_



## 独创性声明

本人声明所呈交的论文是我个人在导师指导下进行的研究工作及取得的研究成果。尽我所知，除了文中特别加以标注和致谢的地方外，论文中不包含其他人已经发表或撰写过的研究成果，也不包含为获得中国科学院或其它教育机构的学位或证书而使用过的材料。与我一同工作的同志对本研究所做的任何贡献均已在论文中作了明确的说明并表示了谢意。

研究生签名：

时间： 年 月 日

## 关于论文使用授权的声明

本人完全了解中国科学院有关保留、使用学位论文的规定，即：中国科学院有权保留送交论文的复印件和磁盘，允许论文被查阅和借阅，可以采用影印、缩印或扫描等复制手段保存、汇编学位论文。同意中国科学院可以用不同方式在不同媒体上发表、传播学位论文的全部或部分内容。

(保密的学位论文在解密后应遵守此协议)

研究生签名：

时间： 年 月 日

导师签名：

时间： 年 月 日



## 中文摘要

通常认为在高海拔地区，尤其是林线地区，由于土壤含水量以及降水明显增加，水分不是最重要的限制因子，相反较低的  $\text{CO}_2$  浓度及极端的寒冷限制了植物的生长和繁殖，限制了植物在特定区域的分布。最近几年林线地区水分胁迫对植物生长以及分布的影响已经受到了广泛的注意，并得到相关野外实验数据的支持。通过研究林线不同植物种是否存在水分胁迫，有可能为林线植物生长及物种分布的限制因素提供新的解释。植物的稳定碳同位素组成 ( $\delta^{13}\text{C}$  值) 包含了大量的环境信息，反映植物长期的水分利用效率，为研究植物与环境之间的相互作用关系以及植物对极端环境的生物学适应提供了一个行之有效的手段，已经广泛地应用于全球变化、植物生态学及相关领域。被称为世界“第三极”的青藏高原因其海拔高而形成独特的气候环境，形成极其脆弱而且对全球变化非常敏感的生态系统，是研究生态系统结构和功能及其对全球变化响应的理想区域。在藏东南地区，由方枝柏和急尖长苞冷杉构成的高山林线是全球海拔最高的林线之一，相对较多的降水以及高海拔的低温环境形成了该地区典型的冷湿气候特征，为揭示植物与环境之间的关系以及植物对全球变化的响应机理提供了理想的天然实验室。本论文拟在色齐拉山口高山林线展开研究，通过测定不同生活型植物的  $\delta^{13}\text{C}$  值、叶性状及淀粉、非结构性碳含量在海拔、冠层高度以及叶龄间的分布特征，试图从水分利用的角度阐明冷湿气候下高山林线植物的相关生理生态学特性。比较研究不同生活型植物水分利用状况，揭示低温可能导致的水分胁迫在多大程度上解释林线植物叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化，探讨沿树高变化的水力限制假说 (Hydraulic limitation hypothesis) 能否部分解释林线交错带乔木物种被低矮的灌木及草本植物所替代的生物地理现象。研究结果总结如下：

- 1、通过对色齐拉山阴坡冷杉林线植物叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的测定，从物种、生活型（常绿乔木、常绿灌木、落叶灌木及草本）两个水平研究该地区植物的水分利用策略是否存在明显的分异。所测定的隶属于 18 科、28 属的 31 种植物叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值介于 -30.24‰ 和 -25.39‰ 之间，平均值为 -27.68‰。常绿灌木的黄杯杜鹃与海绵杜鹃叶  $\delta^{13}\text{C}$  值无显著性差异，落叶灌木的山生柳、西南华楸以及冰

川茶藨子等也无显著性差异。相反,不同生活型植物之间叶  $\delta^{13}\text{C}$  值普遍差异显著 ( $P < 0.001$ ),其排列顺序为:常绿乔木(冷杉)( $-27.27\%$ ) > 常绿灌木( $-27.56\%$ ) > 落叶灌木( $-27.93\%$ ) = 草本( $-27.91\%$ )。本研究结果表明在色齐拉山高山林线地带,尽管水分相对充足,但不同生活型之间存在明显不同的碳同位素分馏。对于同一坡向的灌木类型,同一生活型的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值无显著差异,而不同生活型植物  $\delta^{13}\text{C}$  值差异显著,说明植物水分利用策略的变化主要是由于生活型的变化引起的,即不同生活型植物的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值可综合反映不同功能类群植物的水分利用策略变化。

- 2、测定了色齐拉山阴坡冷杉林线不同海拔高度植物当年叶和一年叶  $\delta^{13}\text{C}$  值、相关叶性状及淀粉、非结构性碳含量,在物种及生活型二个层次上研究植物叶  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔的分布模式以及叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与相关叶性状及淀粉、非结构性碳含量的关系。冷杉(乔木)和常绿灌木的  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔上升表现出显著增加趋势,其当年叶和一年叶的变化趋势相同;落叶灌木和草本没有显著的海拔变化。冷杉  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化幅度最大,每上升 100m 增加 0.61‰,常绿灌木、落叶灌木及草本植物分别为 0.30‰/100m、0.03‰/100m 和 0.12‰/100m,说明不同生活型植物对相同的环境变化表现出不同的响应程度,冷杉对环境的变化更为敏感。另一方面,常绿灌木比叶面积随海拔升高而显著降低;冷杉比叶面积表现出与常绿灌木相似的海拔变化趋势,但没有达到显著性水平;落叶灌木及草本叶性状特征没有明显的海拔变化;所有植物叶片淀粉及非结构性碳含量均无显著性海拔差异(即光合产物的转移和分配没有海拔变化)。一系列回归分析表明,冷杉和灌木叶  $\delta^{13}\text{C}$  值均与比叶面积呈负相关,但与单位重量或面积氮、磷含量相关关系没有一致性,表明比叶面积的海拔变化对叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值的影响主要是通过增加叶片厚度,从而使大气  $\text{CO}_2$  在叶片内部的传输距离增加,进入叶片内部的  $\text{CO}_2$  含量下降,导致对  $^{13}\text{C}$  的分馏减少;所有植物叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化与淀粉及非结构性碳含量无相关性(即光合产物的转移和分配对叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的影响很小)。上述研究结果表明,植物叶稳定碳同位素比值的海拔变化主要受环境因子的控制,尤其是较低的大气温度及土壤低温:一方面低气温限制了植物叶片内外的  $\text{CO}_2$  浓度差(即低水汽压差),另一方面土壤低温限制了水分在植物体内的输送而导致水分胁迫,植物通过增加叶厚(即低比叶面积)来提高其对水分资源的利用效率(即高  $\delta^{13}\text{C}$  值)。



- 乔木物种由于树高及生长季低温限制了水分的吸收及传输，使其对水分胁迫的敏感性高于灌木及草本，导致  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔的变幅明显高于其它生活型。
- 3、通过分析乔木（急尖长苞冷杉）及常绿灌木（海绵杜鹃和黄杯杜鹃）不同年龄叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值、比叶面积、单位重量及单位面积氮、磷含量 ( $N_{\text{mass}}$ ,  $N_{\text{area}}$ ,  $P_{\text{mass}}$ ,  $P_{\text{area}}$ )、淀粉及非结构性碳含量随取样高度的分布，研究冠层高度及叶龄对稳定碳同位素组成及相关叶性状和淀粉、非结构性碳含量的相对影响，检验是否能用水力限制假说 (Hydraulic limitation hypothesis) 来解释叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值随冠层高度的变化特征。随着取样高度的增加，三个物种的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值均显著增加，不同叶龄  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化趋势相同，而且在不同海拔地带三个物种的变化趋势也相同，单位高度的叶  $\delta^{13}\text{C}$  变化率相似（冷杉 0.18-0.20‰/m vs 杜鹃灌木 0.16-0.17‰/m），表明存在水力限制的物理过程。同时，单位重量叶氮、磷含量及其淀粉及非结构性碳含量沿树高均没有显著变化，表明光合作用的分馏过程不能解释叶  $\delta^{13}\text{C}$  沿树高的垂直变化。受叶龄的影响， $\delta^{13}\text{C}$  值与比叶面积呈负相关，而与叶氮、磷含量呈正相关，与淀粉及非结构性碳含量无明显相关关系。因此，叶气孔导度和光合能力随冠层高度和叶龄的耦合变化决定了  $\delta^{13}\text{C}$  的变化，其中沿冠层高度的水力变化所形成的水势梯度是  $\delta^{13}\text{C}$  值变化的主要控制因子，说明在冷湿气候下的林线地区植物叶片很可能普遍存在水分胁迫，尤其是中上部的叶片。另外，在较高海拔处即林线上限，三个物种的  $\delta^{13}\text{C}$  变化率最大，表明高海拔处低温对水分胁迫的影响尤为明显。
- 4、上述研究结果指出，在一定土壤低温阈值下，高大乔木物种被低矮的灌木及草本植物所替代，不但有利于改善土壤温度及提高植物根系对水分的吸收能力，而且减少植物体内的水分传输路径，进而增加冠层叶片的光合能力。

**关键词：**色齐拉山；高山林线；稳定碳同位素比值；叶性状；水分利用效率；水分胁迫；生活型；生理生态学特性



**ABSTRACT**

It is generally considered that water availability is not the most limiting resource at high elevations, especially at timberline area because at the upper timberline locations soil water content is high and precipitation is often abundant where the low partial pressure of CO<sub>2</sub> and extreme cold may limit the growth, development and distribution of plant species. Recently, the effect of water stress on plant growth and distribution at the timberline has received varying attention and has been supported by some field experiments. By comparing the extent of water stress of different plants at timberline area, it may help us to further explain limiting factors for plant growth and distribution. Stable carbon isotope composition, emerged as one of the more powerful tools for studying the interactions between plants and their environments, as well as for understanding adaptations of plants to natural environments, has been widely used in plant ecology, global change and related research fields. The stable isotope compositions of plant organic matters contain an integrated record of environmental changes and could be used as an index for assessing long term water-use efficiency (WUE) of plants. The Tibetan Plateau, the third pole of the world, is the ideal and important place for the research of structure and function of nature ecosystems and its response to climate change due to the fragility and sensitivity of ecosystems under the extreme environmental conditions driven by high-altitude climates. On the south-east edge of the Tibetan Plateau where is characterized by a cold and humid climate because of high elevation and relatively abundant precipitation, the alpine timberline dominated by *Sabina saltuaria* or *Abies george* is one of the highest altitude timberline in the world and will play an important role in studying plant responses to global climate change. In this thesis, we measured the variations in leaf  $\delta^{13}\text{C}$  and related leaf traits (specific leaf area, SLA; mass- and area-based nitrogen concentration,  $N_{\text{mass}}$  and  $N_{\text{area}}$ ) and biochemical compositions (starch; non-structural carbohydrates, NSC) associated with altitude, canopy height, and leaf age across different plant species and life forms growing at the north-facing *Abies* timberline of the Sergyemla Mts, southeastern Tibet Plateau. We focused on the understanding of differences in the eco-physiological characteristics related to water use strategy across plant species and life forms. By comparing the water use efficiency of different plant species and life forms, we tried to determine if water stress induced by low air or soil

temperature at the timberline could explain altitudinal variations in leaf  $\delta^{13}\text{C}$ . We further examined whether the canopy height-induced hydraulic limitation previously suggested in the literature might exist in the timberline plants and then could be used to partly explain the vegetation changes from tree species to shrub or grass species. The main results indicated as follows:

- 1、Variations in leaf  $\delta^{13}\text{C}$  across evergreen trees, evergreen shrubs, deciduous shrubs and forbs at the timberline were examined at both species and life-form levels to understand the differences in water use strategy of plants. The  $\delta^{13}\text{C}$  values of 31 species belonging to 18 families and 28 genera ranged from -30.24‰ to -25.39‰, with an average of -27.68‰. At the species level, no significant differences in  $\delta^{13}\text{C}$  values were found in evergreen shrubs (*R. wardii*, *R. pingianum*) or in deciduous shrubs (*S. oritrepha*, *R. glaciale* and *S. rehderiana*). However, significant differences in  $\delta^{13}\text{C}$  were found among life forms ( $P < 0.001$ ): evergreen trees (-27.27‰) > evergreen shrubs (-27.56‰) > deciduous shrubs (-27.93‰) and forbs (-27.91‰). The results indicated that although soil water availability was high at the timberline, the significant difference in isotope discrimination occurred among life forms, suggesting different water use efficiency of plants. There was no difference in  $\delta^{13}\text{C}$  of plants within the same life form plants but a significant difference between different life forms, indicating that the variation of water use efficiency was dependent on life form identities. The  $\delta^{13}\text{C}$  values of different life-form plants would be an integrated indicator of changes in water use strategy among functional groups at the timberline.
- 2、By measuring the  $\delta^{13}\text{C}$  values and related leaf traits of current year and 1-yr leaves across species and life forms along an altitudinal transect, we examined the altitudinal patterns of  $\delta^{13}\text{C}$  values at the species and life form levels and the relationships of  $\delta^{13}\text{C}$  values to environmental factors and leaf traits. With increasing altitude, the  $\delta^{13}\text{C}$  values of current and 1-yr old leaves significantly increased in *Abies* trees and evergreen shrubs but varied little in deciduous shrubs and grasses. The increased rates of  $\delta^{13}\text{C}$  with altitude were: 0.61‰/100m for *Abies* trees, 0.30‰/100m for evergreen shrubs, 0.12‰/100m, 0.03‰/100m for grasses and deciduous shrubs. The results suggested that plants with different life forms showed different responses to the similar increase in altitude, and *Abies* trees were more sensitive to altitudinal changes. The significant increase in SLA

was found in evergreen shrubs, and *Abies* trees showed the similar trend though no significant difference existed in current or 1-yr old leaves. In contrast, deciduous shrubs and grasses did not show significantly altitudinal variations in leaf traits. The starch and non-structural carbon concentrations of leaves across species and life forms varied little with altitude. Regression analyses indicated that the  $\delta^{13}\text{C}$  in *Abies* or evergreen shrubs was negatively correlated with SLA but showed inconsistently relationships with area or mass-based N and P concentrations, suggesting that the effect of SLA on  $\delta^{13}\text{C}$  values was a result of the increased pathway of  $\text{CO}_2$  from air to leaf and then decreased intercellular  $\text{CO}_2$  because of increased leaf thickness (lower SLA). For any life form species, no significant relationship was found between  $\delta^{13}\text{C}$  values and starch or non-structural carbon contents, suggesting no post-photosynthetic discrimination at the timberline. Our data indicated that the  $\delta^{13}\text{C}$  values of plant leaves were mainly controlled by environmental factors, especially low air and soil temperatures that determined leaf  $\delta^{13}\text{C}$ . The low soil-temperature enhanced hydraulic limitation might contribute to the increase of  $\delta^{13}\text{C}$  values with altitude. In this case, plants would improve their use efficiency of water resource (high  $\delta^{13}\text{C}$  values) by increasing leaf thickness (low SLA). For tree species, the high canopy stature and accompanied low air- and soil-temperature at the timberline limited the water uptake by roots and its transportation rate in the soil and plant, leading to a higher sensitivity to water stress in trees than in shrubs and grasses as indicated by the highest altitudinal variations in  $\delta^{13}\text{C}$  of tree leaves.

- 3、  $\delta^{13}\text{C}$  values and related leaf traits of different aged leaves collected from different canopy positions for *Abies* trees and two evergreen shrub species were used to determine the relative effects of sampled canopy height and leaf age on  $\delta^{13}\text{C}$  and related leaf traits, and to examine if hydraulic limitation hypothesis could be used to explain canopy-vertical patterns in  $\delta^{13}\text{C}$ . With increased canopy heights,  $\delta^{13}\text{C}$  values increased significantly both for *Abies* and two evergreen shrubs. The increasing trends of  $\delta^{13}\text{C}$  were similar for different aged leaves. The rate of  $\delta^{13}\text{C}$  increase per unit height was similar between *Abies* trees and two shrub species (0.18-0.20‰/m vs 0.16-0.17‰/m) across different altitudes, suggesting that the water stress would be a physical process, not a biological phenomenon. No significant variations in  $N_{\text{mass}}$ ,  $P_{\text{mass}}$ , starch and NSC contents with canopy heights were found across *Abies* trees and evergreen shrubs, indicating little

discrimination during photosynthetic process. Because of leaf age effects, leaf  $\delta^{13}\text{C}$  was negatively correlated with SLA but positively correlated with mass or area-based N or P concentrations. Therefore, the combination of variations in stomatal conductance and photosynthetic capacity determined the differences of  $\delta^{13}\text{C}$  values. The height-induced hydraulic limitation would be the limited factor influencing the variations of  $\delta^{13}\text{C}$  values along canopy gradients, suggesting that water stress of plant leaves, especially for leaves lived in middle or high canopy positions might occur even under the cold and humid environment at the timberline. In addition, the variation extent of  $\delta^{13}\text{C}$  values along canopy gradients was higher at the high altitude (i.e. upper timberline), suggesting that the water stress induced by low temperature was more pronounced at high altitude.

- 4、 Given a threshold of low soil temperature at the timberline, tree species with high canopy stature would be replaced by low shrubs and/or grasses, which not only improve soil temperature and enhance the uptake of water or other nutrients by roots, but also decrease the pathway of water transportation in the plant. In this case, whole-canopy carbon gain would be improved accordingly.

**Key words:** Sergyemla mountain; Alpine timberline;  $\delta^{13}\text{C}$ ; Leaf traits; Water use efficiency; Water stress; Life form; Physio-ecological characteristics

## 目录

中文摘要.....	I
ABSTRACT.....	V
目录.....	IX
第一章 前言.....	1
第二章 研究综述.....	5
第一节 高山林线研究进展.....	5
1.1 高山林线定义及其类型.....	5
1.2 高山林线研究的几个阶段.....	6
1.3 有关林线形成的假说.....	7
1.4 高山林线植物的生理生态学特性.....	9
1.4 我国林线研究概况.....	12
第二节 稳定碳同位素技术在植物生理生态学中的应用.....	12
2.1 光合作用稳定碳同位素分馏及其影响因素.....	13
2.2 稳定碳同位素技术在植物生理生态学中的应用.....	16
第三节 我国稳定碳同位素生理生态学研究状况.....	20
第三章 研究地区的自然概况.....	23
第一节 色齐拉山自然概况.....	23
1.1 地理位置.....	23
1.2 地质地貌.....	23
1.3 水文特征.....	23
1.4 气候特征.....	24
1.5 土壤.....	24
1.6 植被类型.....	25
第二节 研究区域概况.....	26
2.1 研究区域植被组成.....	27
2.2 研究区域土壤理化性质.....	29
2.3 研究区域气候特征.....	29

第四章 叶稳定碳同位素组成随物种及生活型的变化特征.....	31
1 引言.....	31
2 材料与方.....	33
2.1 样品的采集.....	33
2.2 样品的稳定碳同位素分析.....	33
2.3 统计分析.....	34
3 结果.....	34
3.1 叶稳定碳同位素值指示研究区植物属于 $\text{C}_3$ 光合途径.....	34
3.2 同一生活型不同物种间的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异.....	37
3.3 不同生活型之间的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异.....	39
4 讨论.....	39
4.1 不同生活型植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与水分利用策略的变化.....	39
4.2 高山林线地区植物功能群的划分.....	41
第五章 不同生活型植物叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值及其相关叶性状海拔分异.....	43
1 引言.....	43
2.1 样品的采集.....	46
2.2 样品的分析.....	46
2.3 统计分析.....	47
3 结果与分析.....	47
3.1 在物种及生活型水平上 $\delta^{13}\text{C}$ 值的海拔分异.....	47
3.2 相关叶性状、淀粉及非结构性碳含量的海拔分异.....	50
3.3 叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值与相关叶性状、淀粉及非结构性碳含量的相关关系.....	53
4 讨论.....	56
4.1 不同生活型植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的海拔分异及其生态学意义.....	56
4.2 叶性状的海拔分异.....	59
4.3 植物叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值随海拔变化的因素分析.....	60
第六章 冠层高度和叶龄对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值及其相关叶性状的影响.....	65
1 引言.....	65
2 材料与方.....	67
2.1 样品的采集.....	67



2.2 样品的分析.....	67
2.3 统计分析.....	67
3 结果.....	67
3.1 $\delta^{13}\text{C}$ 值、叶性状、淀粉及非结构性碳含量随取样高度的变化规律.....	67
3.2 $\delta^{13}\text{C}$ 值、叶性状、淀粉及非结构性碳含量随叶片年龄的变化.....	68
3.3 $\delta^{13}\text{C}$ 值与相关叶性状、淀粉及非结构性碳含量的关系.....	73
4 讨论.....	75
4.1 $\delta^{13}\text{C}$ 值随取样高度的变化及影响因素分析.....	75
4.2 叶龄对 $\delta^{13}\text{C}$ 值、叶性状、淀粉及非结构性碳含量的影响.....	77
4.3 $\delta^{13}\text{C}$ 值与淀粉及非结构性碳含量的关系.....	79
第七章 结论与展望.....	81
参考文献.....	85
附录.....	105
致谢.....	109



## 第一章 前言

当今科学社会所面临的重大问题之一是探索地球系统的动态变化及其对全球变化的适应与响应机制 (GAIM Task Force 2002)。生态过渡带作为不同生态系统的过渡地带, 具有许多独特性, 被认为是对气候变化反映最敏感的地区之一 (Peter 2002), 成为全球变化监测的重要区域。高山林线 (alpine timberline) 是森林和高山冻原带之间包括树岛和矮曲林的生态过渡带, 是极端的环境条件下树木生存的界限。高山林线区域的突出特征是具有非常有限的植物初级生产, 植物器官发育受限, 不稳定的气候条件, 这些都会阻挡植物沿海拔高度的爬升, 并最终导致在一定海拔高度乔木树种的完全消失。高山地带控制植物生长的气候因子变化大, 一方面气候的变化可能引起植被生理生态学特性的变化, 另一方面植物的变化又影响局地的小气候以及大范围的气候变化, 容易捕捉到气候变化的“强信号” (崔海亭等 2005)。大量研究结果表明, 高山林线被认为对气候变化十分敏感 (Theurillat and Guisan 2001, Peter 2002), 林线作为全球气候变化理想的监测器, 在全球变化研究中得到了广泛的关注 (Kullman 1995, Kufper and Gaimas 1996)。另外在高山地区由于山地的阻隔, 林线物种很少受到人为的干扰, 是研究植被—气候关系很好的场所。受低温限制的高山植物生长对气候变化的响应更为敏感, 因为处于极端环境下的高山植物必须具有良好的适应机制并保持有敏感的生命形式以响应各种持续的或突变的环境变化 (Becker and Bugmann 2001)。

为了更好地理解高山林线对外界环境的响应以及未来气候变化条件下对林线物种的生理生态过程及种群的动态变迁做出准确地预测, 首要问题是研究林线形成的机理, 即林线地区环境因子如何影响植物种的生长及生存。为什么在林线以上地带灌木及草本植物能够很好地生长和繁殖, 而乔木则被排除在之外, 灌木和草本植物与乔木相比有哪些生存的优势, 从乔木到灌木及草本等生活型的转变, 发生哪些生理生态学的变化使植物更适于在林线以上生存, 这是从事林线研究人员所普遍关注的问题, 也是解释林线形成机理的关键所在。尽管从乔木到灌木及草本植物的转变在每种林线形成的假说中都给了很好的诠释, 作为森林和高山苔原带界限的高山林线, 它的形成、林线处主要物种生长的限制因子以及它的生理生态学适应机理迄今为止并没有完全弄清楚 (Höch *et al.* 2002)。高山林线

的产生及其形成机理的解释已经被争论了将近一个世纪 (Hättenschwiler *et al.* 2002), 提出了众多假说, 包括霜冻胁迫, 干扰, 繁殖受阻, 碳受限, 生长受限等。其中碳受限 (Source limit) 及生长受限 (Sink limit) 在全球尺度上给出了林线形成的较为合理的解释。 “碳受限”假说源于“负碳平衡”(insufficient carbon balance)假说。一方面, 由于树木的长高, 不断地将光合作用产物用于支撑植物体粗大的树干及根部, 所以植物体中投资于光合作用部分的比例逐渐下降。另一方面, 在林线附近低温致使植物光合效率下降, 所以植物每年的光合作用碳固定量不能平衡因呼吸导致的碳损失。相对于乔木物种, 林线以上的低矮生长型灌木及草本植物光合作用部分所占比例较大, 可以更好地完成光合作用, 在干物质生产器官与非物质生产器官之间存在对植物生长和繁殖更有利的比例关系, 使植物的碳收获远高于由于呼吸作用等导致的碳消耗, 以此来解释林线以上灌木或草本植物成为主导的原因。对于“生长受限”假说, Körner及其研究小组的最新研究结果表明, 高寒植物冠层叶片在零下5°C时仍可进行正常的光合作用, 高山植物普遍存在高光合生产能力 (如具有较高的叶氮含量和低光呼吸速率), 提出了生长受限假说来解释林线形成机理, 认为在林线地区主要由于植物生长受到低温胁迫, 限制了植物组织器官的形成过程, 如细胞的分裂及生长, 以及器官的成熟发育。植物光合作用生产的碳源分配不出去而显得碳过剩 (sink limit), 从而高山植物应该是“碳过剩”而不是“碳饥饿” (高海拔植物可溶性淀粉含量比低海拔植物高) (Körner 2003)。另外, 土壤低温限制了根系的生长以及根系对养分 (N、P、K等) 的吸收 (Schulze *et al.* 1994, Sveinbjörnsson *et al.* 1995), 在一定海拔高度成为乔木生长和繁殖的瓶颈。在高寒地区相对乔木来说, 低矮的灌木、草本植物一般比高大而郁闭的乔木更有利于提高植物叶面温度和表层土壤温度, 因为降低的植株高度和冠层叶面积指数明显地影响着地表积雪厚度及地面/大气的长波辐射的增温效应, 而且低矮植被能更有效地抵御风寒和雪压, 更少地受到风霜冻伤及损伤胁迫 (Körner 1999)。因此, 林线地区生活型的改变影响了土壤温度及太阳辐射, 促进了植物细胞的分裂和生长, 改善了植物根部对养分及水分的吸收 (Körner 1999)。

总之, 碳受限及生长受限假说都是基于温度限制了林线乔木的生长, 生长季的低温阈值是高山林线形成的主要限制因子, 尽管内在的限制机理存在很大的争议。Körner (1998) 通过文献资料及气象台站资料得出全球高山林线分布区生长

季的平均气温为5.5~7.5℃。这充分说明全球林线形成是受热量限制的,温度是限制高山植物,尤其是林线树种的关键因子。经过标准化的年平均温度和季节性温度变幅可解释全球79%的林线海拔高度变化 (Jobbagy and Jackson 2000)。受温度限制的高山区域在气候变化背景下被认为是非常敏感和脆弱的 (Theurillat and Guisan 2001),但是当前高山植物分布及其生理生态学过程对气候变化,尤其是温度升高响应并没有得出统一的结论,这就为全球变暖的大背景下预测和模拟林线树种的生物地理与生态学过程及动态变迁带来困难。理论上受温度控制的高山植物对于气候变暖的反应是植物生长表现出增加趋势 (Paulsen *et al.* 2000),而且分布向高海拔或高纬度迁移,林线也将存在更为敏感的动态变迁 (Motta and Nola 2001)。但是,有大量研究发现随温度的升高,林线的植物种却不敏感,没有显著的反应 (Mielikäinen and Timonen 1996, Mäkinen *et al.* 2000, Diemer 2002)。这说明温度对林线地区物种分布及生存不是单纯通过影响光合作用或者细胞的分裂及生长,而且林线对全球变化的不同反应说明其反应的复杂性,有可能存在其他生理生态学过程,比如水分及养分的吸收利用等。对林线地区其他过程比如碳-水平衡过程及其相关生理生态学特性的研究可能为林线形成机理提供更为全面的解释,有助于更好地理解高山林线物种对未来全球变化的响应。

在高海拔地区,降雨量通常是随着海拔的升高而增加,而且土壤湿度在高海拔地区很高 (Körner 1999),同时高山地区由于气温及土壤温度较低,蒸发量小,植物蒸腾速率相对较低,从而使植物在夏季水分平衡很少出现紧张状态,所以高山植物在生理上并不缺水,尤其是对草本植物。但是在林线地区存在另一种情况,尽管土壤湿度很高,但是由于低温使根系很难吸收水分,从而使植物体处于水分缺乏状态 (Körner 1999)。另外,对于高大乔木来说,树高变化使植物水分的传输可能会受到限制 (Ryan *et al.* 2006)。尽管在许多高山地区,降水似乎不会成为限制植物生长和生存的主要因子,但由于其所处的低温环境,限制了土壤对水分的吸收 (Magnani and Borghetti 1995, Li *et al.* 2004)以及在树干的水分转输 (Smith *et al.* 1984),而且较低的蒸腾作用也降低了水分拉力,使叶片存在水分胁迫 (Li *et al.* 2004)。水分胁迫对林线形成的重要性受到了越来越多的关注,并且得到了野外数据的支持 (Körner 1998, Sveinbjörsson 2000, Grace *et al.* 2002, Morales *et al.* 2004, Li *et al.* 2004)。Wilmking and Juday (2005)在研究中指出,尽管北方林线通常受到热量的限制,但是最近几年,越来越多的研究已经证实水分胁迫是北方

林线地区植物生长的另外一种限制因子。通过研究林线地区植物的水分利用状况有望为林线植物的生理受限提供新的解释 (Li *et al.* 2004, Wilmking and Juday 2005)。

青藏高原素称为地球的第三极,是全球独特的自然地理单元。高原的隆升形成并加强了南亚季风,在纬度和海拔变化的综合影响下,形成了独特而多样的光照、温度、降水组合的气候环境梯度,在很小的地理区域内具有广泛纬度地带性和明显边界特征的生态系统分布格局,对本区及其毗邻地区的生物区系和生态系统的形成及演化产生深刻的影响。在当前全球变化研究中,青藏高原作为一个敏感的和具有驱动作用的地区,其生态系统对这一变化的影响与响应具有特殊重要的地位 (孙鸿烈和郑度 1998)。同时,青藏高原独特的环境因子及其动态过程,在生物的发生发展及其适应特性方面形成了特有的规律,从而它能为人类揭示生物与环境相互作用的奥秘提供新的研究方程 (李文华和周兴民 1998)。主要由冷杉和方枝柏等树种组成的色齐拉山高山林线是雪域高原之上的一个特色景观 (李文华 1985),作为全球最高的林线之一,在生物的发生发展及其适应特性方面形成了特有的规律,为人类揭示植物与环境之间的关系以及植物对全球变化响应提供便利条件,必将受到普遍的关注。遗憾的是国内有关高山林线的研究还不系统,对青藏高原色齐拉山这一独特地区植物生理生态学研究还没有涉及,深入地研究高山林线植物生理生态学特征及其与气候之间的关系有助于更准确地理解高山林线对未来气候变化的响应。

本论文通过测定色齐拉山口高山林线不同生活型植物的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值、叶性状及淀粉、非结构性碳含量在海拔、冠层高度以及叶龄间的分异特征,围绕该地区林线是否存在水分胁迫问题,比较研究不同生活型植物水分利用状况,揭示低温可能导致的水分胁迫在多大程度上解释林线植物叶  $\delta^{13}\text{C}$  的变化,探讨沿树高变化的水力限制假说 (Hydraulic limitation hypothesis) 能否部分解释林线交错带乔木物种被低矮的灌木及草本植物所替代的生物地理现象。

## 第二章 研究综述

### 第一节 高山林线研究进展

高山植物对环境的适应与响应是基因控制和环境影响共同作用的结果。在长期的自然选择和进化过程中，形成具有高山特色的生理生态学特性，以适应高山地区的恶劣环境。有证据表明高山植物适应高山环境的性状得以进化，比如，增加固氮能力，有效地利用高辐射，在低温环境下进行光合作用和生长（Körner 1991）。高山林线被认为是对气候变化反映最敏感的地区之一，成为全球变化监测的重要区域。对林线的研究多集中于林线形成机理、林线地区植物的独特生理生态学特性及对外界环境变化的敏感响应，从而为预测未来气候变化背景下的植物动态变化提供科学依据。下面就高山林线国内外研究进展及高山植物生理生态学特性作一综述。

#### 1.1 高山林线定义及其类型

生态过渡带指的是不同植物群落之间的界限。生态过渡带的定义来自于十九世纪早期，并且经过了数次的修改。Clements（1905）第一次使用了生态过渡带（ecotone）这个术语，将生态过渡带定义为两个不同群落的结合地带。高山林线(alpine timberline)是森林和高山冻原带之间包括树岛和矮曲林的生态过渡带，是极端环境条件下树木生存的界限。一般意义上的高山林线是指介于郁闭森林与树线之间的过渡地带，此处所指的郁闭森林是以长势良好，树高超过2m，树冠对称的树木为界（Holtmeier 1994）。由于各地山体高山带的环境因子不同，也出现了不同的高山林线形。Tranquillini（1979）将高山林线分为两种类型。一种为渐变型（gradual），即一般意义上的林线，另一种为急变型（abrupt）林线，即林木突然间在林线位置停止上升，取而代之的为灌丛或草甸，成为一条划分树林与灌丛或草地的界线。尽管不同林线地带分布的物种有所差异，但从森林到低矮灌丛、草地的转变在所有寒带林线很普遍。后来经过进一步细化，最终确定为四个类型：（1）急变型林线；（2）渐变型林线；（3）矮曲林林线；（4）同树种树木从

正常长势到非正常生长所构成的渐变型高山林线（见崔海亭等 2005）。

## 1.2 高山林线研究的几个阶段

高山林线树木随着时间的推移所出现的不断更新形成了树线位置的动态变化，林线位置的这种变化与气候变化直接相关（MacDonald *et al.* 1998），并且林线位置的明显变化主要是在大的时间尺度上才显现出来。近100年来对高山林线的研究历程可大致主要分为三个阶段，早期（1900~1940年）重点是在林线植物群落和区系组成的描述（Holm 1927, Daubenmire 1954）。中期（1940~1980年）重点研究高山林线植被与环境间的相互关系。以Pisek为首的研究组，对林线地区高山植物的生态功能群进行了大量研究。奥地利生态学家Tranquillini（1979）的《高山林线的生理生态》一书在高山林线的生理生态研究中起着开拓性的作用。这一时期还进一步探讨了林线的位置及植被分布的成因。最近20年来，高山林线的研究与当前全球气候变化相联系。当前全球变化的大背景下，二氧化碳浓度不断增加，气温随之升高，自然会影响到全球生态系统的各个方面，高山林线也不例外。崔海亭等（2005）总结了这一时期的主要研究工作包括以下几个方面：1）高山林线对气候变化响应的具体方式。Lloyd and Fastie（2002）从植被格局和林线上下界线位置的变化两方面进行了研究。2）全新世期间林线对气候变化的响应。Kullman（1988）探讨了整个全新世期间林线对气候的响应情况。3）高山林线过渡带格局与动态研究。Slatyer and Noble（1992）研究了高山树线和林线过渡带的动态情况，并明确指出这种特殊的过渡带对于研究植被与气候的关系有重要作用。Körner（1998）认为：全球尺度上林线高度随纬度呈现出马鞍形的变化格局，即30°N以北和20°S以南林线高度随纬度升高而下降，而在30°N和20°S之间林线高度没有明显变化。这一时期景观生态学的一些方法正逐渐被引入林线研究，如景观格局分析、空间分析、空间统计学、遥感和GIS等技术手段的应用等。最近，对林线新的兴趣集中表现在林线形成机理及森林在全球变化中的作用，大气二氧化碳的浓度已呈现稳定增加，全球气候模型预测气温将会上升5°C，树木生长和对碳吸收的增加能缓解大气中二氧化碳浓度上升的速度，但在纬度树线上由于森林扩展导致地面反照率的变化可能产生较强的促进进一步变暖的反馈效应。如何理解林线的形成，研究植物生理生态学特性，阐明现存树线边界树木表现的



控制因子显然才是预测将来变化的关键所在。

### 1.3 有关林线形成的假说

尽管关于林线的形成机理已经研究了近百年,但是它的形成、林线处主要树种生长胁迫的限制因子以及它的生理生态学机理迄今为止并没有完全弄清楚 (Hösch *et al.* 2002)。过去几十年的研究表明多种环境因子(包括大气温度、土壤温度、土壤湿度、土壤养分、风力、积雪、火灾,泥湿流,雪崩等外界干扰),单独或相互结合被用于解释林线的形成以及树种的生存和生长的胁迫 (Körner 1998)。由于高山林线环境复杂,国际上有关林线形成机理至今仍存在诸多争议 (Hättenschwiler *et al.* 2002),提出了众多假说。Körner (1999) 将林线形成的众多假说具体概况为以下几个方面:霜冻胁迫,由于频繁的冰冻和霜冻带来的干旱以及强光等造成的伤害会影响树木的生长及分布;干扰,外界干扰,比如火灾,泥石流或雪崩是高山树线很少的极端事件,但是都会强烈地影响林线的位置;繁殖受阻,林线处物种的传粉、种子发育、种子传播由于林线地区极端的环境条件而受阻;碳受限,植物在特定环境条件下的生长及分布取决于植物的碳收获与碳损失之间平衡能否满足植物生长的最低需求,而林线地区乔木物种已经接近生长的负平衡;生长受限,林线处较低的生长季土壤低温限制了植物组织形成过程中的某些生理生化过程,限制了植物细胞的分裂及生长,使植物光合作用形成的产物分配不出去,阻止了林线植物的生长。Körner (1998) 总结全球多个地区林线形成的调查资料认为热量或温度指标是驱动林线形成的主导因素。早期的研究曾用夏季最热月 10°C 日平均温度来指示高山林线的位置,但这一粗略的估计仅适用于 40~70°的纬度范围内 (Körner 1998)。Jobbagy and Jackson (2000) 对全球 115 个山地林线资料(不包括热带地区)进行了统计分析中发现经过标准化的年平均温度和季节性温度变幅可共同解释全球 79%的林线海拔高度变化,但该研究未能给予合理的生态学解释。Körner (1998) 研究认为生长季的土壤低温最可能是林线形成的驱动因子。从热带到极地地区,植物根系生长(根尖细胞分裂)在零上 3~10°C (一般为 5~7°C) 下时则会停止活动,即多数植物根尖细胞分裂活动普遍存在相同或相似的低温阈值,而且根系生长同时制约着树木地上部分的代谢水平 (Körner 1998, 1999, 2003a, 2003b)。最近, Körner and Paulsen (2004) 基

于 1996—2003 年期间对全球（北纬  $68^\circ$ ~南纬  $42^\circ$ ）46 个不同海拔地区林线土壤温度的观测数据进一步揭示，生长季内高海拔林线地下 10cm 的平均土壤温度为  $6.7\pm 0.8^\circ\text{C}$ ，并可用  $3.2^\circ\text{C}$  的土壤温度阈值来界定春季林线树木开始生长和秋季停止生长的时期。因此，生长季的土壤低温胁迫与林线形成密切相关，温度成为林线形成的主导因子，低温限制了林线树种的生存及生长。但是，低温限制了碳的吸收（source limit）还是限制了碳的分配（sink limit）现在并没有一个统一的结论，国际上仍然存在很大争议。低温对碳胁迫的影响当前主要存在两种假设。一种是“碳受限”(Source limit)假说。一方面，由于树木的长高，不断地将光合作用产物用于支撑植物体粗大的树干及根部，所以植物体中投资于光合作用部分的比例逐渐下降。（Kramer and Kozlowski 1979）。另一方面，在林线附近低温致使植物光合效率下降，所以植物每年的光合作用碳固定量不能平衡由呼吸导致的碳损失。而且随着海拔的升高， $\text{CO}_2$  浓度降低，温度下降使得光合作用效率明显下降，加上相对较短的生长季长度也限制了碳的吸收，使得树木处于不利的生长条件下（Tranquillini 1979），这些都使高海拔地区乔木植物将处于长期的“碳饥饿”状态，限制了其生长。“碳饥饿”假设曾一度被认为林线形成及树木生长在林线以上减弱的原因。但支持的证据却很少（Sveinbjörnsson 2000）。研究表明基于单位叶面积或叶量基础之上的最大净光合速率对温度并不敏感，不同海拔之间的最大净光合速率没有明显的差异（Grace et al. 2002）。另一种假说是“生长受限”。Körner 及其研究小组的最新研究结果表明，高寒植物冠层叶片在零下  $5^\circ\text{C}$  时仍可进行正常的光合作用，高山植物普遍存在高光合生产能力（如具有较高的叶氮含量和低光合呼吸率），从而高山植物应该是“碳过剩”而不是“碳饥饿”（高海拔植物可溶性淀粉含量比低海拔植物高）（Körner 2003），说明从低海拔到高海拔应该是碳积累过程。所以他们认为低温对高海拔地区植物生长的限制不是对光合作用能力即碳吸收的限制，而是对光合作用产物的分配能力的限制（sink limit），使植物组织形成过程中的某些生理生化过程以及细胞的分裂及生长受到影响。

但是，最近几年来科学家通过  $\text{CO}_2$  浓度增加实验研究了  $\text{CO}_2$  对林线树木生长的影响，对生长受限假说提出了新的挑战，并为碳受限假说提供了新的证据。Hattenschwiler et al. (2002) 研究了 *Larix deciduas* 和 *Pinus uncinata* 两个林线树种在  $\text{CO}_2$  浓度增加条件下的生长及光合特性，结果表明净光合速率增加，气孔导度下降，而非结构碳水化合物积累增加。在一年的实验中，两个物种对二氧化

碳增加做出了相似的反应，似乎表明高海拔地区植物存在碳限制。而 Zotz et al (2005) 继续在以上的研究基础上进行了连续三年的观察表明，CO<sub>2</sub> 增加提高了光合作用能力，同时也增加了非结构碳水化合物含量，但两种植物的生长却表现出不同的趋势：落叶松生长增加，而常绿松类的生长并没有出现类似于第一年观察到的增加趋势，与对照组相比并没有显著变化。尽管 *Pinus uncinata* 不存在碳限制，但是 *Larix deciduas* 很有可能存在碳限制。Zotz et al (2005) 的研究说明，对于是否存在碳限制机理，可能存在种间差异，而且三年的研究数据是否能代表植物对长期二氧化碳增加的反应模式还需要进一步研究。

## 1.4 高山林线植物的生理生态学特性

### 一、光合特性

Körner (1999) 研究表明，高山植物单位叶面积的最大光合速率并不比低海拔地区植物低，而且单位面积叶片的固碳效率比低海拔地区植物还要高。尽管在高海拔地区大气 CO<sub>2</sub> 浓度减少，但是高海拔地区植物有较高的 CO<sub>2</sub> 同化能力，这也就补偿了 CO<sub>2</sub> 浓度的下降，使高山植物的光合效率持续在很高的水平上。这可能一方面与高山植物叶肉细胞的厚度有关，另一方面叶氮的含量在高海拔地区增加，而至少一半的氮投入到与光合作用有关的器官当中。较厚的叶肉细胞加上较高的叶氮含量能够很好地解释高山植物即使在较低的 CO<sub>2</sub> 浓度下具有较高的光合效率 (Körner 1999)。尽管高山地区气温很低，但高山植物抗寒能力强，光合最适温度及光合临界温度较低，高山植物光合作用对温度的要求不高，在生长季空气温度不是植物光合作用的主要限制因子。很多科学家对林线地区植物的光合作用进行了大量的研究，结果表明在植物的生长季期间，植物叶片的净光合速率并没有受到生长季低温环境的影响而显著下降 (James et al. 1994)。这与 C<sub>3</sub> 植物光合作用对温度的响应有关，温带的乔木物种在环境温度 20℃ 左右时光合效率最高，而环境温度降到 10℃ 时光合速率有微弱下降，在环境温度为 5℃ 时仍保持很有效的净光合速率 (Körner 1999)。Körner (1999) 认为以下 5 个方面使高山植物对低温不敏感：一、高山植物在高光照充足时通过调整光合最适温度与叶片温度保持一致，因此保持最大碳收获；二、光合温度响应曲线宽，所以在温度一定的变化幅度内光合作用都可以保持最大光合速率的 95%；三、最适光合作

用温度随着光照的变化而发生变化,当光照低时最适温度也变低,而光照充足时最适温度也变高;四、最适温度调整到占据主导温度的速度是很快的;五、高山地区夜间在零度以下时 ( $-3^{\circ}\text{C}\sim-6^{\circ}\text{C}$ ) 不会影响叶片光合速率。低温对于光合作用的限制作用主要在光照不足的情况下,实际上此时光照已经成为限制因子(刘鸿雁 2002)。高山植物光合作用对光照的变化比较敏感,对光照要求相对比较高,有较高的光补偿点和饱和点(Körner 1999),限制光合作用的主要因素是光子通量密度。光合作用对光照的要求从适应遮阴环境植物的  $500\ \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  到最高  $>2000\ \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Körner and Diemer 1987)。甚至有的高山植物在中午光照充足,光强达到  $3000\ \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  时,光合速率还是继续上升,而且没有达到光饱和点(Körner and Diemer 1987)。高山植物对高光照强度的充分利用能力可以帮助植物免受光损伤,对保护植物是有利的。

## 二、生长状况

高山植物随着海拔的升高,生长速率显著下降,尤其是乔木物种。径向生长和树高在高海拔地区表现出下降趋势,但径向生长的减少幅度要小于高度变化的幅度。在林线地区乔木生长减慢尤为明显,而且存在种间差异。色齐拉山口林线物种急尖长苞冷杉和方枝柏,树高和胸径从海拔 4170m 到 4370m 均有降低趋势,但是急尖长苞冷杉降幅很微弱,而方枝柏变化非常显著,而且是非线性的,海拔越高降低的幅度越大,在最上线方枝柏已经接近 2m。限制高山地区乔木生长的原因一直是研究的热点问题。温度限制了植物的生长一直以来得到了广泛的支持,但是温度对树木生长的内在机理引起了科学界兴趣。早先的研究认为由于光合作用受到温度的影响,尤其是在高山林线地区,限制了碳收获。最近几年  $\text{CO}_2$  浓度增加实验研究了对林线树木生长的影响可能存在碳受限(Hattenschwiler *et al.* 2002, Zotz *et al.* 2005)。但是, Körner 及其研究小组的最新研究结果表明,高寒植物冠层叶片在零下  $5^{\circ}\text{C}$  时仍可进行正常的光合作用,高山植物普遍存在高光合生产能力(如具有较高的叶氮含量和低光合呼吸率),从而高山植物应该是“碳过剩”而不是“碳饥饿”(高海拔植物可溶性淀粉含量比低海拔植物高)(Körner 2003)。

## 三、养分利用状况

高海拔地区植物生长受限的原因有可能受到土壤养分供给的限制,特别是氮的供应,土壤有效养分的分布能够影响林线的分布(Malanson and Butler 1994)。

Malanson and Butler (1994) 沿一个海拔梯度检验了土壤养分对树木-苔原带分布的影响, 发现从森林内部到相邻的苔原带, 总体上土壤有效养分 ( $N, P, K$ ) 呈现出梯度下降趋势, 但是在有些情况下出现苔原带土壤养分最高。Malanson and Butler (1994) 认为, 理论上林线应分布在土壤养分较高的地区。阿拉斯加林线附近林木组织氮含量很低 (Schulze *et al.* 1994), 并且高山白桦在瑞典林线处也受到氮限制 (Sveinbjörnsson *et al.* 1995)。另外, Timoney (1995) 研究发现加拿大极地林线分布与地质因素有关, 比如林线倾向于向磷素富集的地方发展。事实上, 林线的分布一方面与土壤养分的含量可能有直接的关系, 另一方面即使在养分含量很高的地区, 植物能否充分利用才是关键问题, 如果植物占据了养分充足的地域, 但养分吸收或运输受阻同样也会使植物存在养分限制 (Schulze *et al.* 1994, Sveinbjörnsson *et al.* 1995)。比如, 许多情况下高海拔地区较低的土壤温度限制了根系的活性, 使根系对养分的吸收受阻, 所以即使林线地区土壤养分含量很高, 但是由于根系吸收受到影响, 也会限制植物的生长 (Schulze *et al.* 1994, Sveinbjörnsson *et al.* 1995)。

#### 四、水分利用状况

崔海亭等 (2005) 总结前人的研究结果, 认为尽管高山林线地区在大多数情况下多大风, 强辐射, 但高山植物在生理上并不缺水。其中有以下几个方面的原因: 一、高山地区由于气温及土壤平均温度低, 因而蒸发量小, 且林线地区植物蒸腾速率相对较低, 从而使植物在夏季水分平衡很少出现紧张状态; 二、秋季土壤温度的下降, 阻碍了植物对水分的吸收, 但是冬季雪的覆盖使雪下的空气完全被水蒸汽所饱和, 因而没有蒸腾丧失水分 (Tranquillini 1979, Körner 1999, 崔海亭等 2005)。三、通常降雨随着海拔的增加是增加的, 而且土壤湿度在高海拔地区很高 (Körner 1999)。但是 Körner (1999) 在报道中也同时指出, 尽管土壤湿度很高, 但是由于低温使根系很难吸收水分, 从而使植物体处于水分缺乏的状态。早在 1903 年, Schimper 也曾指出在湿度很高但温度很低的土壤条件下生长的植物有可能存在生理干旱 (Schimper 1903)。由于低温降低水分活性, 进而降低根系吸水力以及水分在土壤和植物体内的流动速率, 导致高山林线地区乔木物种有可能存在水分胁迫 (James *et al.* 1994), 并得到了大量研究的证实 (Körner 1998, Sveinbjörsoon 2000, Grace *et al.* 2002)。

## 1.4 我国林线研究概况

我国专门研究高山林线的报道很少。早期国内研究多涉及森林上限的结构与气候的关系,以及全球变化对物种的影响等(戴君虎和崔海亭 1999)。李文华等(1983)从植被与气候关系的角度定量地研究了森林上限与有关气候因子关系,确定了森林上限处各种植被类型上下界的海拔高度。李文华(1985)从植被与气候关系的角度建立了森林上限与气候因子的统计关系。此外,童国榜等(1996)借助孢粉分析手段,对秦岭太白山地区林线以上高山带千年以来的气候变化进行了比较细致而系统的研究。进入 21 世纪以来,国内高山林线研究也取得了较快的进展,主要集中在林线动态及其与气候变化之间的关系方面。于澎涛等(2002)分析暖温带北部的植被特征以及这一地区植被对气候变化的响应。张芸等(2004)运用孢粉作为证据推断了乌鲁木齐河源区 3600 年来的植被动态。石培礼和李文华(2000)探讨了林线性状与禾本植物向高山带入侵的关系。在林线植物生理生态、种群生态方面,刘鸿雁等(2002)对我国东部暖温带高山林线乔木的光合作用及其与环境因子的关系进行了初步研究。邹春静等(2001)研究了长白山高山林线种群的生态特征。在林线景观方面,刘鸿雁等(2003)分析了五台山高山林线内部景观的差异性,证实海拔高度是高山林线附近草本植物群落空间分异的决定性因素。气候重建方面,戴君虎等(2003)分别利用树木年轮资料,进行太白山高山林线过去近 300 年生态气候要素的恢复和重建工作,证明该山地气候变化可能具有区域和全球意义。总体上,对于林线地区物种的生理生态学研究还十分缺乏,而深入地研究高山林线植被生理生态学特征及其与气候之间的关系有助于更准确地理解高山林线对未来气候变化的响应。

### 第二节 稳定碳同位素技术在植物生理生态学中的应用

植物生理生态学研究的重点内容就是关注植物与环境之间的关系,即植物的各种形态、生理及解剖学特性如何适应各种限制性的环境资源,比如光照、水分、 $\text{CO}_2$  以及各种养分。稳定碳同位素技术已经被广泛应用到生态学的各个领域,为从新的角度探讨生物与环境之间的相互关系提供了可靠的指标和手段。自然界中碳有 7 种同位素 ( $^{10}\text{C}$ 、 $^{11}\text{C}$ 、 $^{12}\text{C}$ 、 $^{13}\text{C}$ 、 $^{14}\text{C}$ 、 $^{15}\text{C}$ 、 $^{16}\text{C}$ ), 其中是  $^{12}\text{C}$  和  $^{13}\text{C}$  是稳定性的,是两种质子数相同而中子数不同的稳定性同位素。稳定同位素没有明显

的化学性质差别,但是在许多物理、化学及生物化学过程中因其质量上的不同常有微小的差异,导致了物质反应前后在同位素组成上存在明显的差异,即具有明显的同位素分馏(Isotope fractionation)(Melander and Saunders 1980)。影响植物稳定碳同位素组成的主要因素是 CO<sub>2</sub> 吸收过程中的同位素分馏,集中在 CO<sub>2</sub> 吸收的物理(气孔及介质中的扩散)和化学过程(光合酶反应),因为在叶片吸收、同化 CO<sub>2</sub> 的过程中总是首先选择碳的轻同位素 <sup>12</sup>C,从而导致光合产物的稳定碳同位素比值低于其大气组成(大气 CO<sub>2</sub> 中, <sup>12</sup>C 约占 99%,而 <sup>13</sup>C 约为 1%)(Melander and Saunders 1980)。下面就稳定碳同位素分馏及其在植物生理生态学中的应用作一概括。

## 2.1 光合作用稳定碳同位素分馏及其影响因素

早在 1939 年, Neir and Gulbransen (1939) 首次发现植物在光合作用过程中普遍优先利用碳的轻同位素 (<sup>12</sup>C),使植物光合作用产物 <sup>13</sup>C 含量明显低于大气。对于不同光合作用类型的植物,叶片最初的羧化反应对 <sup>13</sup>C 分馏有明显的不同, C<sub>4</sub> 植物与 CAM 植物较 C<sub>3</sub> 植物对 <sup>13</sup>C 有相对比较弱的排斥力,从而使得 C<sub>4</sub> 植物和 CAM 植物的 δ<sup>13</sup>C 值偏高。典型 C<sub>3</sub> 植物的 δ<sup>13</sup>C 值在 -34‰~-22‰ 之间,平均值为 -27‰,而 C<sub>4</sub> 植物的 δ<sup>13</sup>C 值介于 -17‰~-11‰ 之间(Bender 1971, Smith and Epstein 1971),而 CAM 植物介于二者之间,主要是生长于干旱地沙漠或沙滩的景天酸代谢植物。由于不同光合作用类型植物 δ<sup>13</sup>C 值的显著性差异,使稳定碳同位素技术成为鉴定植物光合型的有效手段之一,取得了大量的研究成果(Waller and Lewis 1979, Ehleringer *et al.* 1987, 林植芳等 1995, 孙谷畴等 1993, 严昌荣等 1998)。对于 C<sub>3</sub> 植物来说,光合作用过程中稳定碳同位素分馏主要取决于 CO<sub>2</sub> 的扩散速度(叶片内部及羧化部位)以及核酮糖 1,5-二磷酸羧化酶及磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶在固定二氧化碳时优先吸收 <sup>12</sup>CO<sub>2</sub>,使植物光合作用产物的 <sup>13</sup>C 含量偏低。叶片水平上碳同位素的分馏与叶片光合作用中对 CO<sub>2</sub> 的需求和供给直接相关,植物叶片 δ<sup>13</sup>C 值反映了叶片 CO<sub>2</sub> 需求和供给之间的平衡。CO<sub>2</sub> 需求和供给之间的动态平衡影响叶片内部 CO<sub>2</sub> 浓度,从而影响碳同位素分馏。CO<sub>2</sub> 需求反映植物光合能力的强弱,而 CO<sub>2</sub> 供给反映植物叶片气孔导度的变化。在气孔导度不变的情况下,植物光合能力增加,对 CO<sub>2</sub> 的需求增加,叶片内部

$\text{CO}_2$  浓度降低, 那么对  $^{13}\text{C}$  的分馏降低, 则光合产物的  $\delta^{13}\text{C}$  值升高, 反之则降低。如果在植物光合能力保持不变的情况下, 气孔导度增加, 叶片内部  $\text{CO}_2$  浓度增加, 对  $^{13}\text{C}$  的分馏增加, 光合产物的  $\delta^{13}\text{C}$  值降低, 同样如果气孔导下降, 则光合产物的  $\delta^{13}\text{C}$  值升高。植物叶片光合作用过程中受到外界环境因子的影响, 外界环境通过影响植物叶片的气孔导度或者是光合能力而影响稳定碳同位素分馏。影响植物光合作用稳定碳同位素分馏的因素主要包括: 温度 (Edwards *et al.* 2000, Guillemette and Stephen 2001), 土壤湿度 (Sun *et al.* 1996), 大气  $\text{CO}_2$  浓度及大气  $\text{CO}_2$  同位素比值 (Marshall and Zhang 1994, Marshall and Monserud 1996), 光照强度 (Zimmermann and Ehleringer 1990, Le Roux *et al.* 2001) 以及土壤养分 (Francey and Farquhar 1982) 等几个方面。

温度: 大气温度是影响植物稳定碳同位素分馏的一个重要因素。科学家通过设置纬度或海拔样带形成一定的温度差异来研究温度与植物  $\delta^{13}\text{C}$  值的关系 (Sparks and Ehleringer 1997, Cordell *et al.* 1998)。另外, 植物  $\delta^{13}\text{C}$  值能够记录温度的变化, 在这方面, 科学家们以树轮为研究对象做了大量的工作, 一直在探索  $\delta^{13}\text{C}$  值与温度之间的关系 (Francey and Farquhar 1982, Francey and Hubick 1988)。前人的研究表明温度主要通过两个方面来影响植物叶片的碳同素分馏, 一方面, 温度可以影响植物的气孔导度, 在一定范围内, 低温可以诱使叶片气孔导度降低, 甚至是使气孔关闭, 从而使叶片内部由于  $\text{CO}_2$  供应减少而降低, 使植物的  $\delta^{13}\text{C}$  值升高; 另一方面, 温度对碳同位素分馏的影响主要是温度可以影响光合作用有关的生化作用酶的活性, 从而影响叶片光合作用能力, 也即影响  $\text{CO}_2$  的需求。光合作用中磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶 (PEPCase) 和核酮糖 1,5-二磷酸羧化酶 (RuBPCase) 对大气中  $\text{CO}_2$  进入叶片内部的量具有决定性的作用。低温使光合作用酶的活性降低, 使叶片光合作用  $\text{CO}_2$  需求下降, 增强了对  $^{13}\text{C}$  的排拆, 从而使植物体  $\delta^{13}\text{C}$  值升高。但是在高山地区植物由于其高氮、磷含量补偿了酶活性的下降, 而且高山植物对温度不敏感, 低温对叶片稳定碳同位素的影响总体上是升高的。另外, 温度还可能影响溶雪和土壤解冻, 从而影响植物的水分供应而影响植物光合作用, 这在高山地区, 尤其是林线研究非常重要的一个方面。

土壤温度: 土壤温度可以影响植物叶片气孔的蒸散, 尤其是在高山地区影响尤为显著。另外土壤温度可以影响土壤的水分供应, 因为植物根部不可能从冰冻的土壤中获得水分。而且土壤温度还可以改变植物根系对水分及养分的吸收,



从而影响植物的气孔导度及光合能力，影响光合产物的  $\delta^{13}\text{C}$  值。

大气  $\text{CO}_2$  浓度及大气  $\text{CO}_2$  碳同位素比值： $\text{CO}_2$  是植物光合作用的原料，是光合作用的主要限制因子。 $\text{CO}_2$  浓度变低时，进入叶片内部的  $\text{CO}_2$  减少，降低了叶片内部的  $\text{CO}_2$  浓度，因而植物叶片细胞因  $\text{CO}_2$  供应不足而来不及分馏碳的重同位素 ( $^{13}\text{C}$ )，从而使叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值增大。另外，即使在相同的  $\text{CO}_2$  浓度下，不同来源的  $\text{CO}_2$  的  $\delta^{13}\text{C}$  值也是不同的，因此在植物体中固定的稳定碳同位素比值也不相同 (Farquhar *et al.* 1989)。大气  $\text{CO}_2$  平均  $\delta^{13}\text{C}$  值为-7.8‰，煤碳燃烧产生的  $\text{CO}_2$  的  $\delta^{13}\text{C}$  值为-22.4‰，石油天然气燃烧产生的  $\text{CO}_2$  的  $\delta^{13}\text{C}$  值介于-28‰ ~ -32‰之间 (Farquhar *et al.* 1989)。土壤呼吸放出的  $\text{CO}_2$  的  $\delta^{13}\text{C}$  值大约为-19‰ (Vogel 1978)。很显然，植物光合作用中吸收的  $\text{CO}_2$  的  $\delta^{13}\text{C}$  值会直接影响到光合产物的稳定碳同位素组成。由于土壤呼吸产生的  $\text{CO}_2$  的同位素比值的不同曾用来解释稳定碳同位素在不同树冠层间的变化，因为冠层下部植物叶片可能吸收较低  $\delta^{13}\text{C}$  值的  $\text{CO}_2$  将直接导致冠层下部叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值偏负。但是，最近大量的观测数据表明，在叶面积指数<2.5 的稀疏群落或离地面 1 米以上郁闭林冠中，土壤呼吸产生的  $\text{CO}_2$  对冠层叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的影响可以忽略不计 (Buchmann *et al.* 2002)。

水分状况：稳定碳同位素技术在植物生理生态学中最广泛的应用就是用来研究和指示植物的水分利用效率。前人的研究表明植物 WUE 与植物  $\delta^{13}\text{C}$  值正相关 (Farquhar *et al.* 1989, O'leary 1988)。因为  $\text{WUE} = (\text{Pa} - \text{Pi}) / 1.6\Delta\text{W}$ ，其中  $\Delta\text{W}$  是叶片与空气的水蒸汽浓度差，1.6 是气孔对水蒸汽的导度与对  $\text{CO}_2$  导度的转换系数。结合稳定碳同位素分馏模型： $\delta^{13}\text{C}_{\text{plant}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{air}} - a - (b-a) \text{Pi}/\text{Pa}$ ，就可得到： $\delta^{13}\text{C}_{\text{plant}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{air}} - a - (b-a) (1 - 1.6\Delta\text{W} \times \text{WUE}/\text{Pa})$ ，从该式可明显的看出 WUE 与植物叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值呈现明显的正相关关系。环境的水分状况，包括空气湿度以及土壤湿度通过影响植物叶片的气孔导度而影响叶片内部的  $\text{CO}_2$  供应，从而影响稳定碳同位素分馏。当空气或土壤湿度下降，植物处于水分胁迫时，叶片气孔下降，叶片内部的  $\text{CO}_2$  浓度降低，从而减弱对  $^{13}\text{C}$  的分馏，导致光合产物  $\delta^{13}\text{C}$  值升高。

光照强度：光照条件的变化可能影响植物叶片的气孔导度以及光合作用羧化酶活性，所以从两方面影响植物叶片的稳定碳同位素分馏。Le Roux *et al.* (2001) 发现随着光照的加强叶片内部的  $\text{CO}_2$  浓度 ( $\text{C}_i$ ) 下降，从而导致植物叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  比值增加。许多科学家发现  $\text{C}_i$  与  $\delta^{13}\text{C}$  值有很好的相关关系从而用来解释同位素

比值与光照通量的关系。但是大量的研究发现对于一个特定的叶片光合光量子通量密度 (PPFD) 变化时,  $C_i$  是不变化的 (Leuning 1995)。Le Roux *et al.* (2001) 模拟了  $C_i$  与光照强度之间的关系, 表明  $C_i$  随着光照的增强而降低, 但他们的结果仅仅是基于一个气孔导度模型, 与实验数据有一定的差异。所以光照水平对  $C_i$ , 进而对  $\delta^{13}\text{C}$  值的影响在自然条件下是否存在还不是很清楚。另外, 光照强度可以通过影响光合作用酶的活性而影响叶片光合速率, 通过影响光合作用的  $\text{CO}_2$  需求而影响碳同位素分馏。事实上, 光照也可能影响叶片的叶性状而影响叶片的光合能力, 尤其是在一个林冠层内部, 随着冠层高度的变化, 叶性状, 比如比叶面积, 单位面积的氮、磷含量都会发生显著性变化 (Niinemets *et al.* 2004a, b, Rozendaal *et al.* 2006), 从而使不同冠层叶片的光合能力有所差异, 而影响稳定碳同位素分馏。林植芳等 (1995) 报道了光照强度与植物稳定碳同位素组成的关系, 随着光照强度减弱, 叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值是逐渐降低的。Ehleringer *et al.* (1986) 也认为不同冠层中叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值变化与森林郁闭度不同导致光照水平的差异有直接的关系。但是光照强度对植物稳定碳同位素分馏的影响有一定的范围, 在弱光的条件下,  $\delta^{13}\text{C}$  值较低, 随着光照的增强,  $\delta^{13}\text{C}$  值是逐渐增加的, 但是当光照强度达到植物叶片的光饱和点时, 气孔导度与光合速率都不在发生显著性变化, 所以在高光照条件下,  $\delta^{13}\text{C}$  值与光照强度没有很好的线性关系。

土壤养分: 土壤养分也间接地影响植物叶片的稳定碳同位素分馏。比如氮、磷、镁、锰是构成光合作用器官的必需元素, 而且钾、磷等参与碳水化合物的代谢, 间接的影响光合作用, 从而影响叶片的光合作用碳同位素分馏。在一定范围内, 土壤营养元素含量越高, 光合速率越高, 叶片内  $\text{CO}_2$  浓度降低, 碳同位素分馏降低 (Francey and Farquhar 1982)。O'Leary (1981) 发现梯牧草在  $N$ 、 $P$  充足的环境中生长时  $\delta^{13}\text{C}$  值明显偏高。Ehleringer *et al.* (1986) 也发现在热带季雨林土壤养分与  $\delta^{13}\text{C}$  值有很好的正相关关系。

## 2.2 稳定碳同位素技术在植物生理生态学中的应用

在植物生长发育过程中由于其生理生化过程都会影响植物的碳同位素组成, 反过来我们就可以利用这种同位素的微小变化研究植物的生理生态学特性。由于植物稳定碳同位素组成反映了对植物生长期间的多种生理生态学特征的综合响

应,所以可用来评估与气体交换、碳收获以及水分平衡关系有关的生理生态学过程(Dawson *et al.* 2002),包括植物水分利用效率(WUE)(Henderson *et al.* 1998),光合能力(Virgona and Farquhar 1996),气孔导度(Ehleringer *et al.* 1990),植物的生长率(Poorter and Farquhar 1994),植物的功能型(Brooks *et al.* 1997, Flanagan *et al.* 1997)。稳定碳同位素在植物生理生态学上的应用主要包括以下几个方面。

### 一、 $\delta^{13}\text{C}$ 值与光合途径的判别

稳定碳同位素比值( $\delta^{13}\text{C}$  或  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ )是测定植物光合途径的有效手段之一(Bender 1971, Smith and Epstein 1971)。由于不同途径的光合作用最初的羧化反应对  $^{13}\text{C}$  有不同的排斥反应,从而使得植物组织中碳同位素组成成为确定光合途径的有效手段。 $\text{C}_4$ 植物及CAM植物较 $\text{C}_3$ 植物对 $^{13}\text{C}$ 有较弱的排斥力,从而使得 $\text{C}_4$ 植物及CAM植物较 $\text{C}_3$ 植物有大的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。典型的 $\text{C}_4$ 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值介于-17‰~-11‰之间,取平均值约为-13‰。而 $\text{C}_3$ 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在-34‰~-25‰之间,取平均值约为-27‰。CAM植物则介于二者之间,但CAM植物主要是生长于干旱沙漠或沙滩的植物(Bender 1971, Smith and Epstein 1971)。

### 二、指示植物的水分利用效率(WUE)

稳定碳同位素技术在植物生理生态学中最广泛的应用就是用来研究和指示植物的水分利用效率。植物水分利用效率反映了植物碳固定过程中 $\text{CO}_2$ 吸收与水分散失之间的平衡关系,传统水分利用效率的测定是用气体交换的方法测定光合速率和蒸腾速率,但是这种方法仅反映瞬间的水分利用效率,而且随着环境条件的变化有较大的变化,不能反映植物长期的水分利用策略。自稳定碳同位素技术引入生态学以来,为研究植物长期的水分利用策略提供一种行之有效的指标和方法。与传统方法相比,一方面同位素比值能够反映较长时期内(如一个生长季)的水分利用效率,具有很好的代表性;另一方面,该方法只是通过采集植物样品进行测定,受时间和季节的影响较小,而且样品采集烘干后,同位素比值不再发生变化,为测试带来方便,而且可以很好的进行重复测试。Farquhar *et al.* (1989)认为稳定碳同位素应用到水分利用效率研究的理论基础是:高WUE的基因型具有较低的 $\text{C}_i/\text{C}_a$ 。如前所述, $\delta^{13}\text{C}$ 值与WUE存有如下关系: $\delta^{13}\text{C}_{\text{plant}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{air}} - a - (b-a)(1 - 1.6\Delta W \times \text{WUE}/\text{Pa})$ ,从该式可明显的看出WUE与植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈现明显的正相关关系。可以通过稳定性同位素质谱仪测得植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}_{\text{plant}}$ 值,便可间接估算植物的水分利用效率。而且大量的实验数据表明,由

$\delta^{13}\text{C}_{\text{plant}}$  计算出的 WUE 与实际测得的 WUE 几乎无明显差别 (Farquhar *et al.* 1982),  $\delta^{13}\text{C}$  技术可以作为判别植物 WUE 的有效手段。已有大量研究报道了植物稳定碳同位素组成与水分利用效率之间的关系 (Henderson *et al.* 1998, Kloeppel *et al.* 1998, 孙谷畴等 1993, 严昌荣等 2001, 孙双峰 2006)。

### 三、 $\delta^{13}\text{C}$ 与植物功能型

植物功能群 (Plant functional groups) 是指对外界环境条件变化做出相同或相似生理生态学响应的一类植物, 它的基础是植物在与环境之间相互作用的过程中产生一致的反应模式 (Shugart 1997)。对于功能群分析的一个重要目标就是预测植被对未来环境气候变化的响应, 而不是研究每个物种或者每个个体的具体信息 (Dyer *et al.* 2001, Chen *et al.* 2005)。应用植物生活型划分的植物功能型的生态学方法已经被广泛的接受和使用, 因为生活型很易鉴别, 而且被用于区分全球的大部分生物群系 (Chapin 1993, Box 1995)。而且, 根据生活型划分功能群可以估测在全球变化模拟中所需的一些生理生态学变量 (Chapin 1993)。在植物生态研究中, 稳定碳同位素技术的引入为研究一个复杂的生态系统功能群多样性和区分不同功能群植物种提供一个理想的途径 (Garten and Taylor 1992, Brooks *et al.* 1997)。Buchmann *et al.* (1996) 应用  $^{15}\text{N}$  标记证实在一个云杉林中, 欧洲云杉林下层的草本植物在吸收氮元素时最有竞争力, 灌木其次, 乔木最低, 反映了不同植物类群具有不同的功能特征。Ehleringer and Cooper (1988) 利用同位素研究发现, 不同寿命的植物水分利用效率也有不同, 短寿命的植物水分利用效率低于长寿命的植物。Li *et al.* (2006) 通过研究青海三个不同区域的植物  $\delta^{13}\text{C}$  值发现, 多年生植物相对一年生植物具有较高的  $\delta^{13}\text{C}$  值, 指示多年生植物具有更好的水分利用效率。Chen *et al.* (2005) 研究了内蒙古地区不同群落多种生活型植物的稳定碳同位素组成发现, 不同生活型之间有显著性差异。Chen *et al.* (2005) 研究认为, 以生活型划分的植物功能群不但可以用于形态上区分植被, 而且也可以代表具有不同生理过程 (比如水分利用效率) 的类群, 证实生活型可用于综合植物在生理、生态以及生物地理水平上的响应, 而且可用于全球大部分区域。

### 四、 $\delta^{13}\text{C}$ 与全球碳平衡

通过叶片气体交换及根系的水分及养分吸收, 植物成为生态系统能量流动与物质循环的中间环节。稳定同位素技术 (主要包括 C、N) 在生态系统能量流动、物质循环 (Flanagan and Ehleringer 1991, 1998) 以及全球碳平衡 (Tans *et al.* 1993,

Battle *et al.* 2000, Yi *et al.* 2006) 研究中被认为是一个非常有效的指标。在全球碳平衡的研究中, 可定量研究海洋与陆地植物在大气圈碳迁移中的贡献 (Francey *et al.* 1995, 陈世莘 2002), 以及不同生态系统的碳源及汇的关系问题 (Battle *et al.* 2000, Yi *et al.* 2006)。作为示踪物, 碳同位素可用来研究 CO<sub>2</sub> 在植物、土壤及大气中的流动 (Flanagan and Ehleringer 1991, 1998)。Yi *et al.* (2006) 通过分析海北高寒草甸生态系统实验站植被及大气 CO<sub>2</sub> 的稳定碳同位素组成, 计算出草甸生态系统是 CO<sub>2</sub> 的碳源而不是碳汇。通过测定整个生态系统的呼吸产生的 CO<sub>2</sub> 同位素组成可以研究生态系统的碳同位素分馏, 而生态系统碳同位素分馏是评估生态系统对环境变化的一个非常有效的工具 (Pataki *et al.* 2002)。

### 五、 $\delta^{13}\text{C}$ 与种间竞争

最近少量的研究表明, 稳定碳同位素组成可以用来研究物种间的竞争关系 (Dawson *et al.* 2002)。Polley *et al.* (1992) 通过分析植物根部与叶片的碳同位素比值, 研究了草本与灌木共生群落的竞争关系。Williams *et al.* (1991) 应用同位素分析了共生的两种草本植物的竞争关系。Rice *et al.* (1993) 利用稳定碳同位素技术指示乔木、草本共生群落中不同植物的水分利用效率来解释植物的竞争机制。另外, 外界环境条件以及土壤养分的动态变化会引起植物群落的变化, 因为不同植物对外界环境的适应以及资源的竞争是不同的。Archer (1995) 通过分析热带草原土壤稳定碳同位素比值测定表明, 100-200 年以前曾经被 C<sub>4</sub> 本植物占据主导的草场已经被 C<sub>3</sub> 灌木所替代, 这种光合型变化与土壤养分的变化有直接的关系, 而由于不同的植物对不同养分条件所表现出不同的适应性与竞争力, 最终导致了植物的更替。

### 六、 $\delta^{13}\text{C}$ 与叶性状

植物的稳定碳同位素组成与叶片的形态及化学组成特征共同反映了植物光合特性, 水分利用及养分利用等植物生理生态学特征及其对环境的适应。叶性状反映了叶片的结构, 而  $\delta^{13}\text{C}$  值则反映了植物长期与水分利用有关的功能。由于  $\delta^{13}\text{C}$  值与叶性状与植物叶片的光合作用以及水分利用状况之间有直接的关系, 使  $\delta^{13}\text{C}$  值与叶性状之间有很好的相关性。最近几年, 植物稳定碳同位素比值与叶性状 (主要包括比叶面积, 叶氮、磷含量, 气孔导度等) 之间关系的研究取得了很大的进展。大量的叶氮是以 RuBP 酶, 叶绿素以及构建其它与光合作用有关的生化结构的形式存在, 这些酶、叶绿素以及生化结构都是与植物的碳吸收有关系,

叶氮含量与羧化效率之间关系是普遍存在的 (Field and Mooney 1986)。磷是叶绿体膜、NADP 和 ATP 的必需元素, 磷的缺乏将直接导致植物叶片光合速率的降低 (Ciereszko *et al.* 2002)。氮、磷含量的提高使叶片光合能力增强, 提高了光合作用对  $\text{CO}_2$  的需求, 使叶内部的  $\text{CO}_2$  含量降低, 从而对  $^{13}\text{C}$  的分馏降低, 光合作用产物  $\delta^{13}\text{C}$  值升高。比叶面积对  $\delta^{13}\text{C}$  值的影响表现在两个方面: 一、比叶面积较低的叶片厚度增加, 从而增加了大气  $\text{CO}_2$  进入叶片内部的距离 ( $\text{CO}_2$  运输距离增加), 从而使进入叶片内部的  $\text{CO}_2$  含量下降, 也即叶片内部的  $\text{CO}_2$  分压差降低, 最终导致对  $^{13}\text{C}$  的分馏下降, 叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值升高。二、较厚的叶片通常包含单位面积的光合作用所需的氮、磷含量, 因此增加了 A/g 比率, 减弱了对  $^{13}\text{C}$  的分馏, 从而使叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值升高 (Hultine and Marshall 2000)。 $\delta^{13}\text{C}$  主要是受气孔和叶肉导度的相对大小来决定的, 并且因此受光合作用期间  $\text{CO}_2$  细胞内部的分压 ( $P_i$ ) 决定 (Farquhar *et al.* 1982)。当叶肉导度增加 (或者是气孔导度下降时)  $C_i$  (叶片内部的  $\text{CO}_2$  含量) 将会变低, 从而植物稳定碳同位素比值  $\delta^{13}\text{C}$  将会升高。Körner *et al.* (1988) 研究表明, 高海拔地区的高  $\delta^{13}\text{C}$  值与高碳羧化效率之间有直接的联系。Friend and Woodward (1990) 和 Vitousek *et al.* (1990) 已经怀疑这种解释, 并且认为随着叶厚增加,  $\text{CO}_2$  从叶片外部进入叶内的路径加长,  $\text{CO}_2$  扩散受到抵制是导致  $\delta^{13}\text{C}$  随海拔升高的决定性因子。

### 第三节 我国稳定碳同位素生理生态学研究状况

我国利用质谱同位素技术开展植物生理生态学研究工作起步较晚, 始于二十世纪 90 年代。但是到目前为止, 国内对于植物同位素比值的研究已经取得了大量的研究成果 (林植芳 1988, 殷立娟和祝玲 1990, 孙谷畴等 1993, 林植芳等 1995, 殷立娟和王萍 1997, 严昌荣等 1998, 苏波等 2000, 徐世健等 2002, 渠春梅等 2001, 孙双峰等 2006)。在干旱草原地区, 植物所生态中心研究人员对内蒙古草原同位素生理生态学进行了非常全面的研究, 在国内外刊物上发了一系列文章。分别探讨了植物光合型 (Wang 2004a,b) 稳定碳同位素组成与土壤水分及养分的关系 (陈世莘等 2004, Chen *et al.* 2005, Chen *et al.* 2005)、不同群落植物水分利用效率的变化 (Chen *et al.* 2002, 2007) 及植物功能群水分利用效率的变化 (Chen *et al.* 2003)。在高山地区, 李春阳等分别研究了喜马拉雅东部和四川卧

龙保护区植物叶片的稳定碳同位素组成的海拔分异及叶性状关系,但他们的研究主要是在控制条件下对人工栽培的树木幼苗(Li et al. 2004)或者是常绿灌木(Li et al. 2006)进行研究。青藏高原作为生态学研究的热点地区,植物生理生态的研究相对较少,而且多数是涉及研究光合型及植物同位素组成与环境之间的关系(李相博等 1999, 旺罗等 2003, 2004, 李明财等 2005, Li et al. 2007)。对青藏高原高山林线这样极端环境条件下植物稳定碳同位素分布特征及其与环境、叶性状之间关系的研究还未见报道。





## 第三章 研究地区的自然概况

### 第一节 色齐拉山自然概况

#### 1.1 地理位置

色齐拉山位于藏东南雅鲁藏布江大拐弯西北侧，属念青唐古拉山余脉，位于西藏东南部念青唐古拉山与喜马拉雅山接合部林芝县境内， $E92^{\circ}12' \sim 95^{\circ}35'$ ， $N29^{\circ}10' \sim 30^{\circ}15'$ 。山体位置大体为  $E94^{\circ}25' \sim 94^{\circ}45'$ ， $N29^{\circ}35' \sim 29^{\circ}57'$ ，山脉走向主要为西北至东南方向，形成较大范围的的东西坡面。两坡的生态环境与森林景观差异显著。西坡总朝向西南，下至林芝河谷海拔 3000~2900m 地带。东坡总朝向东北，沿鲁朗河下切，为陡坡峡谷地带，海拔低至 2100m（通麦）。色齐拉山四周的邻界为：东有横断山脉，三江水系依傍；南界雅鲁藏布江中游半干旱阶地及喜马拉雅山东侧突兀高峰；其西侧及北面逐步上升至高原面，与半干旱森林、高寒草甸交错接壤。属于藏东南林区的腹心地带，也是自然环境极为特殊，生物多样性极为丰富的地区。

#### 1.2 地质地貌

位于喜马拉雅构造带，念青唐古拉山构造带东端和横断山脉构造带的交汇处，地质时代年轻，内外应力活动强烈，构造甚为复杂，地形起伏切割幅度大，地貌类型丰富。地貌特征从宏观来看，属于高原夷平面下切和高山坡面起伏的沟谷湖盆相间的区域。其西由藏中拉萨河谷高原面越米拉山下切，其北为念青唐古拉山南侧各支系余脉延伸，东面受三江流域纵贯，南面有雅鲁藏布江大断裂，使区域地貌特别复杂，地形甚为破碎。在色齐拉山主体山系的东坡，虽然岩石主要为花岗岩，但在山体的不同部位，构造裂度的差异，变质程度和岩石露头的种类是有区别的。

#### 1.3 水文特征

冰川高悬、河流纵横、径流活跃、湖泊星布是色齐拉山总的水文特征。是西

藏乃至我国冰川最集中的地区，大小冰川数千条，面积数千平方公里。冰斗冰川、山谷冰川等广泛分布在山体的上、中部，形成各大小水系的上源，通过季节性消融，提供了河流 50% 以上的水源补给。另外，色齐拉山水文还有另一种形式，即不同地带的浅水沼泽，是草甸植被发育的基础。

#### 1.4 气候特征

色齐拉山气候类型丰富，由西向东，以色齐拉山脊为大体分界线，西侧宽谷地带的偏南段为半干旱区与半湿润区的交汇地带，窄谷和支沟为半湿润区。东坡主要为半湿润区，而峡谷急流下段有半湿润区向湿润区地带过渡。色齐拉山山体海拔由 2100 至 4500~5000m 以上，并在印度洋气流影响下，垂直气候带区明显（徐风翔等 1995）。各山体的森林分布线 4300~4500m 以上，为高山（高原）寒带，其上段为冰漠区，下段为苔原区。2800（3000）~4000m（4300）为亚高山（高原）寒温半湿润区。色齐拉山西坡 2800~3000m 河谷为山地温带半干旱半湿润区。色齐拉山东坡 2500~3000m 及西坡 3000m 以下湿润支沟为山地湿带半湿润区。在东坡下段沟谷 2100~2500m 段属于山地暖温带~半湿润区，此带出现亚热带植物，并适宜茶树等生长。

#### 1.5 土壤

色齐拉山土壤随垂直带而有明显的变化。土壤类型，在不同的海拔带和地域，主要有高山荒漠土、高山草甸土、酸性棕壤、漂灰土、山地棕壤、山地灌木草甸土、沼泽土和砂土等（徐风翔等 1995，高以信等 1985）。高山荒漠土分布在各山体的顶部、海拔 4300m 以上及与高山草甸土交错地段，主要由融冻风化作用的岩块、岩屑和缝隙薄层土组成，属原始初级发育的土壤，植被为地衣、苔藓和零星矮灌木。高山草甸分布在海拔 4000m 以上缓坡和积水洼地，在低温湿润季节性融冻作用下，土壤的腐殖质化和生草化过程明显，表土层厚约 10~15cm。酸性棕壤分布于海拔 3300~4000m 范围的土壤，植被主要是亚高山暗针叶林，以急尖长苞冷杉为主，并有林芝云杉林、云冷杉混交林及部分冷杉、方枝柏混交林，气候冷湿凉润（任青山 2002）。山地棕壤主要分布于海拔 2500~3300m 的针阔混交林和云杉林下，以微酸到中性为主。山地灌木草甸土分布于 2800~3300m 的宽

谷和半阳坡、阳坡灌木、草甸地带，是山地中较干旱灌木草坡地段和河谷地下水位较高的草甸地段分布的土壤，多中性微碱。沼泽土零星分布在不同海拔高度的洼地常年积水地区，呈垫状小土丘，表层为根系盘结的泥炭腐殖土。砂土局限分布于河谷滩地和固定沙丘的表层，属半成土阶段，由中、早生疏草的固土生草过程和砂粒交混而成。

## 1.6 植被类型

由于地理位置、地质地貌的特殊性，在中纬度亚热带的基带上，山体抬升造成的垂直地带性差异，又加之峡谷、河谷地貌并存，湿润区至半湿润区交汇及向半干旱区的过渡等生态环境特点，因此植物种既有地史上的孑遗古老成分，又有与山地各气候带区相适应的植物区系成分，物种的交汇、镶嵌与延伸性或间断性联系等特点在此范围内均有反映。据初步统计，色齐拉山区约有种子植物 1091 种和变种，占西藏种数的 20%。它们分属于 103 科，475 属，其中裸子植物 2 科 7 属 13 种，被子植物 101 科 468 属 1078 种（徐风翔等 1995）。这些物种规律性地或交错地分布于山体各植被类型中。植被类型及其分布范围、生长状况随坡向、海拔构成的综合生态环境变化而有明显的差异。

主要植被类型按其分布带有（徐风翔等 1995, 柴勇等 2004）：

山地暖温带湿润针阔混交林带，分布于东坡 2100—2700（2800）m 地带，林分主要建群种针叶树有华山松（*Pinus armandi*），藏柏（*Cupressus torulosa*），高山松（*Pinus densata*），乔松（*Pinus griffithii*），铁杉（*Tsuga dumosa*），藏柏（*Cupressus torulosa*）等，常绿阔叶有川滇高山栎（*Quercus aquifolioides*），通麦栎（*Quercus tungmaiensis*），察隅润楠（*Machilus chayuensis*），落叶阔叶有尼泊尔椴木（*Alnus nepalensis*），杨属和柳属植物。该地段的下段 2100~2500m 范围内，阔叶的组分较占优势，且有一定的亚热带区系成分。

山地温带凉润暗针叶林带，分布于色齐拉山东坡、波密林区及西坡支沟的海拔 2700（2800）~3300（3400）地带。建群种以林芝云杉（*Picea likiangensis* var. *linzhiensis*），急尖长苞冷杉（*Abies georgei*），西藏红杉（*Larix griffithiana*），西藏落叶松（*Larix griffithiana*），华山松（*Pinus armandi*），川滇高山栎（*Quercus aquifolioides*）为主。下段 2700~3100m 多针叶为主的针阔混交林。3100~3400m

主要为云冷杉暗针叶林。

亚高山寒温带冷湿暗针叶林带，分布于山体海拔 3400m~4200 (4300) m。林分组成主要是急尖长苞冷杉，间有落叶松、云杉。此带的上缘 4200 (4300) ~4400 (4500) m 还分布有方枝柏 (*Sabina saltuaria*) 疏林。此外，色齐拉山口处阳坡为方枝柏所占据。

亚高山、高山冷湿灌木草甸植被，主要分布于海拔 4200 (4300)~4500 (4600) m 地带，以多种杜鹃，高山柳类、大黄属、景天属等组成。

徐凤翔等 (1995) 统计了色齐拉山植物区系组成，温带分布的区系成分为属数的 65.1%，其中北温带分布及变型占总属数的 33.5%。显然，色齐拉山温带植物区系占据了其中的主体。而其区系成分的联系性北至北欧、北美，中接中亚，西及地中海，东联朝鲜、日本。反映出地史上海退和造陆过程中古欧亚大陆以至北美部分的整体性，以及喜马拉雅强烈的造山运动和大陆漂移分离的近代地貌在植物区系上的显现。属于热带分布的属占总属数的 19.2%，而且未分布有典型的热带分布属，只是热带亚热带的印度—马来西亚区系，亚热带分布的如含笑属、润楠属、新木姜子属等在色齐拉山东坡 2100~2500m 湿润地带分布，是印度板块向北推移接合的反映。这里属于中国和青藏高原特有分布的有 8 属，其中 7 属是中国—喜马拉雅区系特有属，而且其特有种统计有 135 种，反映了独特的地史条件在形成中国—喜马拉雅植物区系的进程及其特色。种的区系成分以中国特有种占比例最大 (573 种，占总种数的 41.49%)，它们多是构成色季拉山优势植被类型的建群种和优势种的主要成分。色季拉山种子植物区系与纬度偏北的太白山、中条山、太行山和太岳山植物区系比较接近，与纬度相近的庐山、木林子、神农架等植物区系差异较大 (柴勇等 2003)。在色季拉山高山寒带地区地理成分简单，但特有现象明显，在种类是缺乏古老、原始的类型，基本上都是温带成分，反映出典型的温带区系特征和区系的年青性，因而具有高寒区系的显著特色。在区系成分中存在较多中国-喜马拉雅成分，说明有明显的高原及高植物区系特色 (罗建等 2006)。

## 第二节 研究区域概况

本文研究区域设置在色齐拉山口 (图 1, N29°36', E94°36'), 海拔超过 4100m,

年平均气温 $-0.73^{\circ}\text{C}$ ，最热月（7月）平均气温 $9.23^{\circ}\text{C}$ ，最冷月（1月）平均气温 $-13.98^{\circ}\text{C}$ ，近10年极端最低气温 $-31.6^{\circ}\text{C}$ ，极端最高气温 $24.0^{\circ}\text{C}$ 。多年均降水量 $1134.1\text{mm}$ ，蒸发量 $544.0\text{mm}$ ，年均相对湿度 $78.83\%$ 。6~9月为雨季，占全年降水的 $75\%\sim 82\%$ ，其中8月降雨最多，平均为 $294.2\text{mm}$ 。2005年，中国科学院青藏高原研究所藏东南高山环境站建立，并在林芝地区八一公路段113道班附近的色齐拉山口林线地带（海拔 $4300\sim 4500\text{m}$ ）处设置高林线观测场，分别在阴坡急尖长苞冷杉林线和阳坡方枝柏林线设置两块永久观测样地（约 $0.3\sim 0.5\text{hm}^2$ ），动态监测树木径向生长（Dendrometer）及其相关的气象要素。本研究在113道班附近的阴坡急尖长苞冷杉林线设置垂直梯度，展开研究。

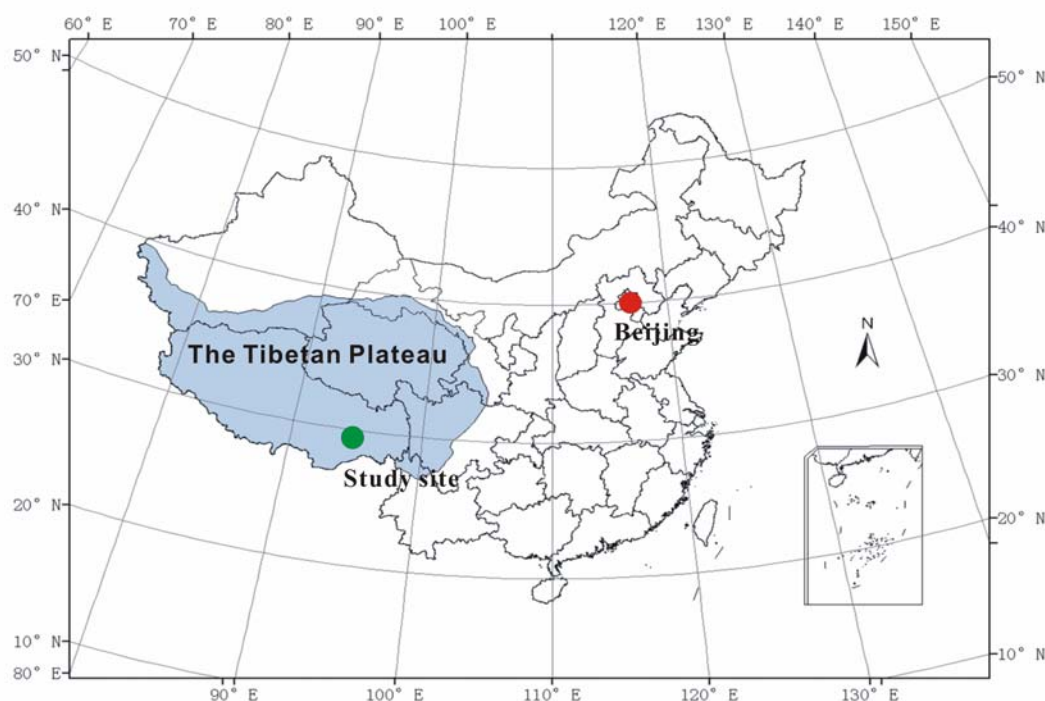


图 3-1 研究地点在青藏高原的位置

Fig. 3-1 The location of study site on the Tibetan Plateau

## 2.1 研究区域植被组成

### 一、植被调查方法

由于青藏高原独特的高寒气候和山体海拔的差异性，这里形成了具有典型高寒特性的植被。在阴坡冷杉林线及阳坡方枝柏林线分别设置调查样地，进行植被

组成初步调查。对乔木分别在每一个海拔梯度水平平行方向设置三块样地，而对不同海拔梯度的灌木及草本分别设置样方 10 个，乔木样地水平间距 50 米，而灌木及草本分别间隔 10 米，样地大小：乔木为  $10 \times 10\text{m}^2$  方格，而灌木层和草本层分别为  $4 \times 4\text{m}^2$  和草本层为  $10 \times 10\text{m}^2$ 。对乔木样方进行每木检尺调查，对树木的位置进行标定，记录树高，胸径。对灌木样方，记录每个植物的基径、盖度、高度，以及每个灌木植物种的数量。对草本样方，记录样方内植物名称（未知物种进行标记，同时采集植物标本，进行植物鉴定）、种类组成、盖度。根据野外调查以及采集到的样地植物标本，进行植物物种鉴定。

## 二、植被组成特征

研究区内，乔木主要分布有急尖长苞冷杉 (*Abies georgei* var. *smithii*) 和方枝柏 (*Sabina saltuaria*)，由 318 国道（海拔 4160m 处）分开，阴坡主要为急尖长苞冷杉，而阳坡主要为方枝柏所占据。急尖长苞冷杉树木分布最上限为 4375m，而方枝柏树木分布最上限超过 4500m。灌木物种主要包括常绿的黄杯杜鹃 (*Rhododendron wardii*)、海绵杜鹃 (*Rhododendron pingianum*)、雪层杜鹃 (*Rhododendron nivale* Hook.) 和林芝杜鹃 (*Rhododendron nyingchiense*) 以及落叶的山生柳 (*Salix oritrepha*)、冰川茶藨子 (*Ribes glaciale*)、西南花楸 (*Sorbus rehderiana*)，不同海拔的灌木基径及高度有所不同。乔木下层的小灌木主要为粉枝莓 (*Rubus biflorus*)，而草本主要为高寒草甸植被，主要有蹄叶橐吾 (*Ligularia fischeri*)，甘青老鹳草 (*Geranium pylzowianum* Maxim.)，毛盔马先蒿 (*Pedicularis trichoglossa* Maxim.)，西藏草莓 (*Fragaria nubicola*)，白花刺参 (*Morina nepalensis*)，理塘忍冬 (*Lonicera litangensis*)，青藏垫柳 (*Salix Lindleyana*)，乳白香青 (*Anaphalis lactea*)，云南红景天 (*Rhodiola yunnanensis*)，珠芽蓼 (*Polygonum viviparum*)，长果婆婆纳 (*Veronica ciliata*)，西藏委陵菜 (*Illaxizangensis*)，青藏棱子芹 (*Pleurospermum pulszkyi*)，紫花针茅 (*Stipa purpurea*)，昌都点地梅 (*Androsace bisulca*)，青藏薹草 (*Carex moorcroftii*)，青藏马先蒿 (*Pedicularis przewalskii*)，矮火绒草 (*Leontopodium nanum*)，萎软紫菀 (*Aster flaccidus*)，青藏风毛菊 (*Saussurea haoi*)，喜马拉雅垂头菊 (*Cremanthodium decaisnei*)，头花马先蒿 (*Pedicularis cephalantha*)，全缘叶绿绒蒿 (*Meconopsis integrifolia*)，高山嵩草 (*Kobresia pygmaea*)，堆拉翠雀花 (*Delphinium wardii*)

等。

## 2.2 研究区域土壤理化性质

研究区域土壤类型主要有高山荒漠土和高山草甸土（方江平 1997）。对林线附近采样点土壤 0-10 cm 进行采集，测定了含水率、全氮、全磷、有机碳、速效氮和速效磷。全碳采用 TOC 仪进行测定，全氮用凯氏定氮法，全磷采用钒钼黄比色法，速效氮用碱解扩散法，速效磷用 0.5M NaHCO<sub>3</sub> 浸提，锑钼抗比色法。所测定区域土壤含水率、全碳、全氮、全磷、速效氮、速效磷分别为 39.1±6.4%、67.3±25.7mg/g、4.5±1.1mg/g、0.34±0.09 mg/g、0.03±0.02 mg/g、0.003±0.001 mg/g。

## 2.3 研究区域气候特征

本论文研究是色齐拉山海拔 4100m 以上区域，即在林线附近的高寒地带，这一地带气温低，昼夜温差大，常常受到大风和风暴影响，降雨量和空气相对湿度较大，属于寒冷半湿润气候。根据中国科学院青藏高原研究所藏东南高山环境站高山林线观测场的主要气象监测数据，统计 2005 年 7 月~2006 年 8 月，全年平均气温为 1.1℃，全年最低和最高温度为-16.5℃和 20.9℃。全年平均相对湿度为 75.3%，全年降水总量为 1010mm（详见图 3-2）。从初步统计来看，从海拔 4170 到 4370m，土壤温度及土壤湿度有明显变化，生长季平均温度 4370m 较 4170m 高 1℃以上，而生长季土壤温度在海拔 4370m 处较 4170m 处偏高大约 10%左右。而从海拔 4370m 到 4410m，虽然海拔是升高的，但是由于离开了冷杉的遮阴环境，光照增加，改善了土壤的温度，4410m 处的生长季土壤温度较 4370 冷杉林内要高 1℃。

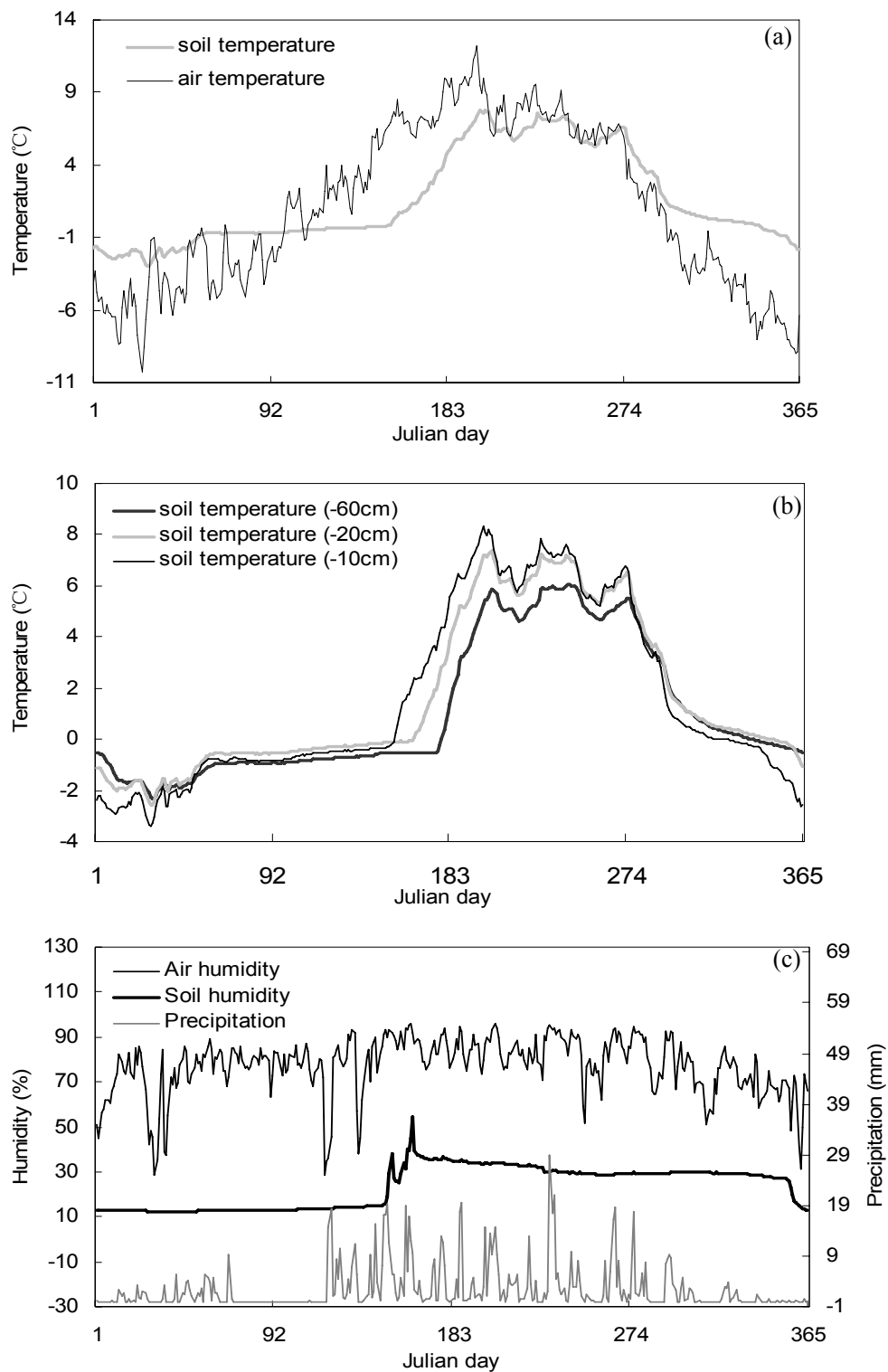


图 3-2 研究区域一年中主要气候因子变化. (a)大气和土壤温度, (b) 土壤不同深度的温度, (c) 土壤和空气湿度及降水.

Fig. 3-2 Daily changes in air and soil temperatures (a), soil temperatures for different depths (b), soil, air humidity and precipitation (c) in one year in the study area.



## 第四章 叶稳定碳同位素组成随物种及生活型的变化特征

**摘要:** 为什么在林线以上地带灌木及草本植物能够很好地生长和繁殖, 而乔木则被排除在之外, 灌木和草本植物与乔木相比有哪些生存的优势, 从乔木到灌木及草本等生活型的转变, 发生哪些生理生态学的变化使植物更适于在林线以上生存, 这是从事林线研究人员所普遍关注的问题, 也是解释林线形成机理的关键所在。通过对色齐拉山阴坡冷杉林线植物叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的测定, 从物种、生活型 (常绿乔木、常绿灌木、落叶灌木及草本) 两个水平研究该地区植物的水分利用策略是否存在明显的分异。所测定的隶属于 18 科、28 属的 31 种植物叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值介于 -30.34‰ 和 -25.39‰ 之间, 平均值为 -27.68‰。常绿灌木的黄杯杜鹃与海绵杜鹃无显著性差异, 落叶灌木的山生柳、西南华楸以及冰川茶藨子等也无显著性差异。相反, 不同生活型植物之间叶  $\delta^{13}\text{C}$  值普遍差异显著, 其排列顺序为: 常绿乔木 (冷杉) (-27.27‰) > 常绿灌木 (-27.56‰) > 落叶灌木 (-27.93) = 草本 (-27.91‰)。本研究结果表明在色齐拉山高山林线地带, 尽管水分相对充足, 但不同生活型之间存在明显不同的碳同位素分馏。对于同一坡向的灌木类型, 同一生活型的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值无显著差异, 而不同生活型植物  $\delta^{13}\text{C}$  值差异显著, 说明植物水分利用策略的变化主要是由于生活型的变化引起的, 即不同生活型植物的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值可综合反映不同功能类群植物的水分利用策略变化。

### 1 引言

在当前全球变化的大背景下, 植物对气候变化 (温度、降水或  $\text{CO}_2$  浓度变化) 的响应不是以群落或者生物群的形式做出集中的反应, 相反, 每个物种对温、湿度变化或外界的干扰存在不同的敏感性, 因而做出不同的响应 (Schulze and Mooney 1994)。然而在全球循环模型中 (GCMs) 不可能包含每个物种的详细信息, 仅仅包含了植被最基本信息, 比如生物群的分布。而另有一些模型根据植物个体生理特征以及可利用资源成功预测种群组成, 但是由于个体物种的复杂性限制了这些模型的应用尺度 (Shugart 1990)。为了把植物对全球变化的响应扩展到更高尺度, 提出了植物功能型的概念 (Chapin 1993, Körner 1994, Box 1995)。Box (1995) 提出了三种方法可以将植物划分成不同的功能型: 一种是植物结构特征

的生态学方法, 另一种基于植物内部功能的生理学方法, 第三种是基于植物与大气间相互作用的地球物理学方法。第一种方法就是依赖于植物的不同生活型, 根据植物的不同生活型可以将植物划分成为不同的功能类群 (Plant functioning groups, PFG) (Brooks *et al.* 1997), 同一功能群内的不同植物体对外界环境条件变化应该表现出类似的响应模式, 对一些重要的生态学过程有类似的效应 (Brooks *et al.* 1997, Chen *et al.* 2005)。目前根据植物的生活型 (比如乔、灌、草) 来划分植物功能群是最为直接和通用的方法, 已经被广泛的接受和使用。因为生活型很易鉴别, 同时不同生活型植被形态特征对环境变化有相似或者相同的响应 (Schulze 1982), 被用于区分全球的大部分生物群系 (Chapin 1993, Box 1995)。对于功能群分析的一个重要目标就是预测植被对未来环境气候变化的响应, 而不是研究每个物种或者是每个个体的具体信息 (Dyer *et al.* 2001, Chen *et al.* 2005)。Buchmann *et al.* (1996) 应用  $^{15}\text{N}$  标记证实在云杉林中, 欧洲云杉林下层的草本植物在吸收氮元素时最有竞争力, 灌木其次, 乔木最低。应用不同生活型植物来划分的植物功能型能否反映出植物的生理生态学特性, 比如气孔导度, 水分利用效率, 植物稳定碳同位素比值是一个很好指标。

最近几十年来, 利用植物稳定碳同位素组成特征来研究植物与光合作用有关的水分利用效率一直引起科学家的极大兴趣, 并且在生态学和全球变化研究中得到广泛的应用 (Damesin and Lelarge 2003, Scartazza *et al.* 2004)。植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值包含了碳同化过程中胞间  $\text{CO}_2$  与大气  $\text{CO}_2$  浓度的比率 ( $\text{C}_i/\text{C}_a$ ) 的综合情况, 反映了同化速率与气孔导度的平衡 (即植物内在水分利用效率) (Farquhar *et al.* 1982, 1989), 包含了植物在碳吸收过程中如何调整叶片气孔导度来控制  $\text{CO}_2$  和水汽流量的信息, 可以综合反映植物很长时期内的光合特性及多种生理生态学特性, 能够很好地指示植物长期的水分利用策略 (Francey 1981, Farquhar *et al.* 1982, 1989)。国外对不同生活型及功能型植物之间稳定碳同位素组成及水分利用效率进行了大量的研究 (Kloppel *et al.* 1998, Marshall and Zhang 1994, Garten and Taylor 1992, Schulze *et al.* 1998)。而国内由于植物稳定碳同位素研究起步较晚, 对于不同生活型  $\delta^{13}\text{C}$  值研究还较少 (Chen *et al.* 2002, 2005, 2007)。色齐拉山林线作为青藏高原上独特的自然景观, 是世界上海拔最高的林线之一, 其对全球变化将更为敏感, 是研究植物对环境变化响应以及植物结构和功能适应性特征的理想区域。由于色齐拉山地处高海拔, 温度较低, 而降水相对充足, 形成典型的寒

冷半湿润气候。在色齐拉山林线最上方，树木突然间在林线位置停止上升，取而代之的为灌丛或草甸，成为一条划分森林与灌丛或草地的明显界线，树线（Treeline）与林线（Timberline）几乎是一致的，从而为在极端环境条件下研究不同生活型植物之间的生理生态学特性提供有利条件。本研究通过测定阴坡冷杉林线常见种及建群种植物叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值，在物种及生活型两个水平上研究该地区植物的水分利用策略是否存在明显的分异，为解释林线附近从森林到灌草群落的功能演变特征提供部分依据。

## 2 材料与方 法

### 2.1 样品的采集

我们在 2005 年 8 月初在植物的新生叶片充分展开后，对色齐拉山口阴坡冷杉林线的不同物种进行调查取样。三个取样点的海拔分别为 4170m、4280m 和 4370m。在每个取样点内，分别物种取样，包括：乔木急尖长苞冷杉，常绿灌木的黄杯杜鹃、海绵杜鹃，落叶灌木的山生柳、西南桦楸和冰川茶藨子，草本植物包括隶属于 13 科、23 属的 25 种高山草甸植物，详见表 4-1。常绿乔木分冠层上、中、下三层取样，高大灌木分上下两层取样，草本取地上部分。对于急尖长苞冷杉，在不同的冠层高度上分不同叶龄取样（0-5 年叶）。常绿灌木也在上层及下层分不同叶龄取样（0-2 年叶），而落叶灌木取当年完全伸展开的叶片。在每个样点，乔木取 3 株样木分别取样，保证每个样品有 3 个重复，灌木取 2-3 个样株取样，而草本按种采集尽可能多的样品。样品采集后于当日下午放到微波炉中杀青 1 分钟，之后在实验室中于 70℃ 恒温箱中烘 48 小时至恒重，用粉碎机粉碎，过 80 目筛装入密封袋中备用。

### 2.2 样品的稳定碳同位素分析

在中国科学院植物研究所生态与环境科学稳定同位素实验室用质谱仪（Finnigan MAT Delta<sup>PLUS</sup>XP, USA）测定植物样品的稳定性碳同位素比值。以 PDB（Pee Dee Belemnite）（Craig, 1957）为标准，根据下面公式进行计算：

$$\delta^{13}\text{C} = \left[ \left( \frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \right)_s / \left( \frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \right)_{\text{sta}} - 1 \right] \times 1000$$

$(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_s$  和  $(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{sta}}$  分别是测试植物样品和 PDB 标样的稳定性同位素比值。系统误差不超过  $\pm 0.2\%$ 。

### 2.3 统计分析

数据以 SPSS10.0 进行统计分析，以  $\text{Mean} \pm \text{SD}$  表示。不同物种之间稳定碳同位素比值差异用独立样本 T 检验 (Independent-Samples T test) 或单因素方差分析 (One-way ANOVA) 进行检验，而不同生活型植物叶片之间差异用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 进行检验。

## 3 结果

### 3.1 叶稳定碳同位素值指示研究区植物属于 $\text{C}_3$ 光合途径

表 4-1 所列是研究区所采集的隶属于 18 科、28 属的 31 种植物叶片的稳定碳同位素比值。结果表明，所测定的 31 种植物所有叶片样品的  $\delta^{13}\text{C}$  值介于  $-30.24\%$  和  $-25.39\%$  之间，平均值为  $-27.68\%$ ，处于  $\text{C}_3$  植物的稳定碳同位素组成分布范围之内，说明在色齐拉山林线附近主要建群种和常见植物种碳固定是通过  $\text{C}_3$  光合作用途径来实现，没有发现 CAM 和  $\text{C}_4$  植物。这可能与林线地区极端环境条件，尤其是低温有关。

表 4-1 青藏高原东南部色齐拉山林线物种的稳定碳同位素值

Table 4-1 Stable carbon isotope compositions of plant species growing at timberline in Sergyemla mountain, south-eastern Tibet Plateau

科名	种名	生活型	$\delta^{13}\text{C}$ 值	样本数	光合型
Family	Species	Life forms	$\delta^{13}\text{C}$ values	Sample size	Photosynthetic pathways
松科 Pinaceae	急尖长苞冷杉 <i>Abies georgei</i>	Evergreen tree	-27.27±1.08	27	C <sub>3</sub>
石南科 Ericaceae	黄背杜鹃 <i>Rhododendron wardii</i>	Evergreen shrub	-27.51±0.63	18	C <sub>3</sub>
石南科 Ericaceae	海绵杜鹃 <i>Rhododendron pingianum</i>	Evergreen shrub	-27.60±1.31	18	C <sub>3</sub>
蔷薇科 Rosaceae	西南花楸 <i>Sorbus rehderiana</i>	Deciduous shrub	-27.92±0.69	9	C <sub>3</sub>
杨柳科 Salicaceae	山生柳 <i>Salix oritrepha</i>	Deciduous shrub	-27.82±0.43	6	C <sub>3</sub>
虎耳草科 Saxifragaceae	冰川茶藨子 <i>Ribes glaciale</i>	Deciduous shrub	-27.99±0.50	6	C <sub>3</sub>
菊科 Compositae	乳白香青 <i>Anaphalis lactea</i>	Perennial forb	-28.96±0.05	3	C <sub>3</sub>
菊科 Compositae	萎软紫菀 <i>Aster flaccidus</i>	Perennial forb	-28.59±0.33	2	C <sub>3</sub>
菊科 Compositae	喜马拉雅垂头菊 <i>Cremanthodium decaisnei</i>	Perennial forb	-27.14	1	C <sub>3</sub>
菊科 Compositae	矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	Perennial forb	-27.90±0.28	2	C <sub>3</sub>
菊科 Compositae	蹄叶橐吾 <i>Ligularia fischeri</i>	Perennial forb	-27.82±0.81	3	C <sub>3</sub>
菊科 Compositae	青藏风毛菊 <i>Saussurea haoi</i>	Perennial forb	-26.99	1	C <sub>3</sub>
菊科 Compositae	藏蒲公英 <i>Taraxacum tibetanum</i>	Perennial forb	-27.86±0.58	3	C <sub>3</sub>
景天科 Crassulaceae	云南红景天 <i>Rhodiola yunnanensis</i>	Perennial forb	-26.71	1	C <sub>3</sub>
莎草科 Cyperaceae	青藏薹草 <i>Carex moorcroftii</i>	Perennial sedge	-29.25±0.26	2	C <sub>3</sub>
莎草科 Cyperaceae	高山嵩草 <i>Kobresia pygmaea</i>	Perennial sedge	-28.37	1	C <sub>3</sub>
川续断科 Dipsacaceae	白花刺参 <i>Morina nepalensis</i>	Perennial forb	-30.19	1	C <sub>3</sub>

续表 4-1 Table 4-1 (Continued)

牻牛儿苗科 Geraniaceae	甘青老鹳草 <i>Geranium pylzowianum</i>	Perennial forb	-27.27	1	C <sub>3</sub>
禾本科 Gramineae	紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	Perennial grass	-26.81±0.25	2	C <sub>3</sub>
罂粟科 Papaveraceae	全缘叶绿绒蒿 <i>Meconopsis integrifolia</i>	Annual forb	-28.09	1	C <sub>3</sub>
蓼科 Polygonaceae	珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	Perennial forb	-26.87±0.47	3	C <sub>3</sub>
报春花科 Primulaceae	昌都点地梅 <i>Androsace bisulca</i>	Perennial forb	-27.71	1	C <sub>3</sub>
毛茛科 Ranunculaceae	堆拉翠雀花 <i>Delphinium wardii</i>	Perennial forb	-28.15	1	C <sub>3</sub>
蔷薇科 Rosaceae	西藏草莓 <i>Fragaria nubicola</i>	Perennial forb	-27.61±0.54	3	C <sub>3</sub>
蔷薇科 Rosaceae	西藏委陵菜 <i>illa xizangensis</i>	Perennial forb	-27.19±0.13	2	C <sub>3</sub>
蔷薇科 Rosaceae	粉枝莓 <i>Rubus biflorus</i>	Perennial forb	-28.03±0.58	3	C <sub>3</sub>
玄参科 Scrophulariaceae	毛盔马先蒿 <i>Pedicularis trichoglossa</i>	Perennial forb	-27.33±0.43	2	C <sub>3</sub>
玄参科 Scrophulariaceae	青藏马先蒿 <i>Pedicularis przewalskii</i>	Perennial forb	-29.14±0.33	1	C <sub>3</sub>
玄参科 Scrophulariaceae	头花马先蒿 <i>Pedicularis cephalantha</i>	Perennial forb	-27.89	1	C <sub>3</sub>
玄参科 Scrophulariaceae	长果婆婆纳 <i>Veronica ciliata</i>	Perennial forb	-30.24	2	C <sub>3</sub>
伞形科 Umbelliferae	青藏棱子芹 <i>Pleurospermum pulszkyi</i>	Perennial forb	-27.08	1	C <sub>3</sub>

### 3.2 同一生活型不同物种间的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异

由于树高及叶龄对  $\delta^{13}\text{C}$  值有明显影响（取样高度及叶龄对  $\delta^{13}\text{C}$  值的影响将在第六章做详细讨论），为了排除植物高度及叶龄对稳定碳同位素比值的影响，本研究中对常绿植物只分析当年叶，而且将不同取样高度叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值放到一起分析。我们首先对同一生活型不同植物种  $\delta^{13}\text{C}$  值进行了对比分析，结果表明：常绿灌木不同物种黄背杜鹃与海绵杜鹃  $\delta^{13}\text{C}$  值之间没有显著性差异（ $P > 0.05$ ）（图 4-1A），而且落叶灌木西南花楸、山生柳以及冰川茶藨子  $\delta^{13}\text{C}$  值也没有显著性差异（ $P > 0.05$ ）（图 4-1B）。所采集的 24 种草本植物  $\delta^{13}\text{C}$  值变化较大，分布范围为  $-30.24\% \sim -26.37\%$ （图 4-1C）。

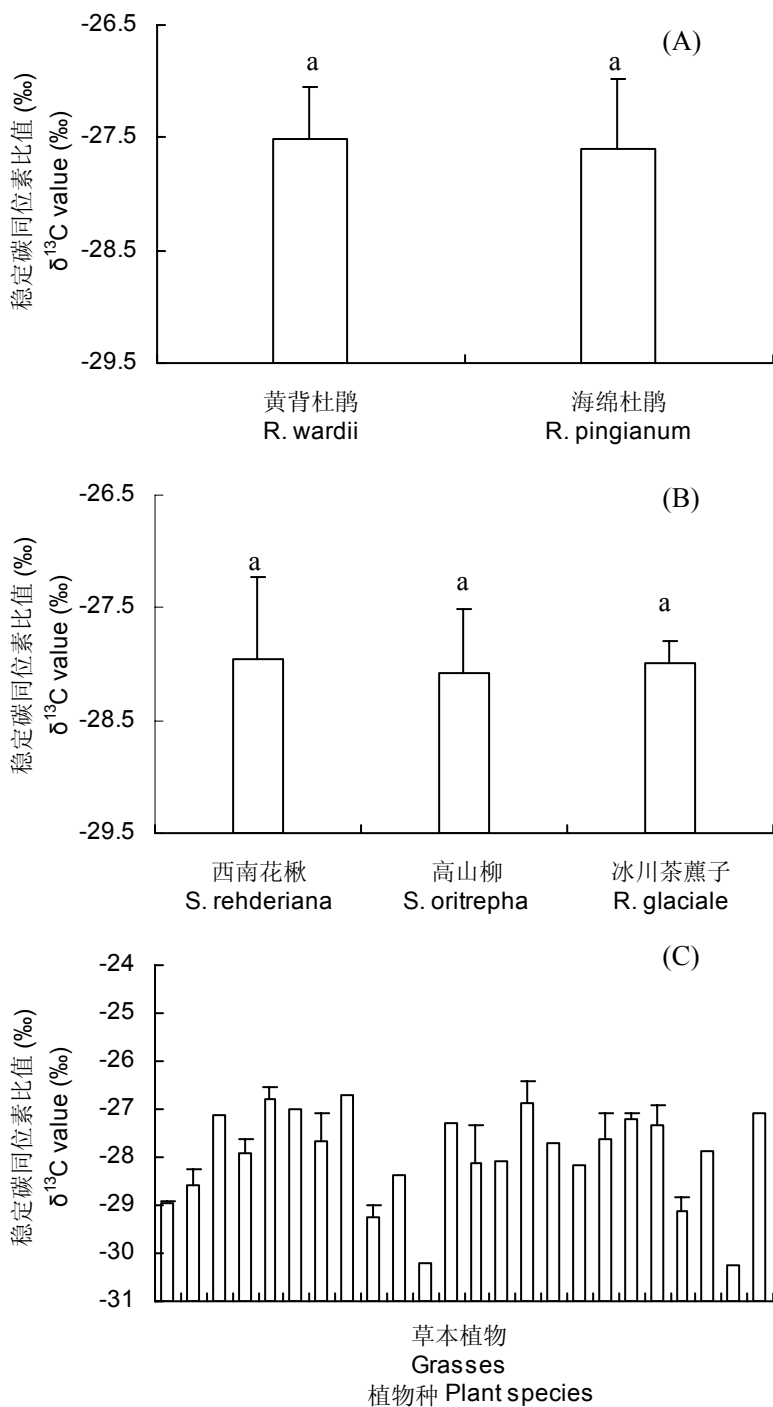


图 4-1常绿灌木 (A), 落叶灌木 (B)和草本植物 (C)物种水平上的稳定碳同位素组成差异. 不同小写字母表示有显著性差异. 由于样品数量限制没有对草本进行方差分析.

Fig. 4-1 Differences of  $\delta^{13}\text{C}$  values at species level evergreen shrubs (A), deciduous shrubs (B) and grasses (C). Different letters indicate significant differences between life forms. One-way ANOVA analysis was not made in grasses due to rather limited samples.



### 3.3 不同生活型之间的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异

方差分析结果表明，生活型之间叶片稳定碳同位素有明显的差异 ( $P < 0.001$ )，排列顺序为：常绿乔木 > 常绿灌木 > 落叶灌木 = 草本 (图 4-2)。基本上呈现出  $\delta^{13}\text{C}$  值随乔、灌、草递减的趋势。急尖长苞冷杉显著高于常绿灌木 ( $P < 0.05$ ) 及落叶灌木和草本植物 ( $P < 0.01$ )。常绿灌木要显著高于落叶灌木 ( $P < 0.01$ )，而落叶灌木与草本植物之间没有显著性差异 ( $P > 0.05$ )。

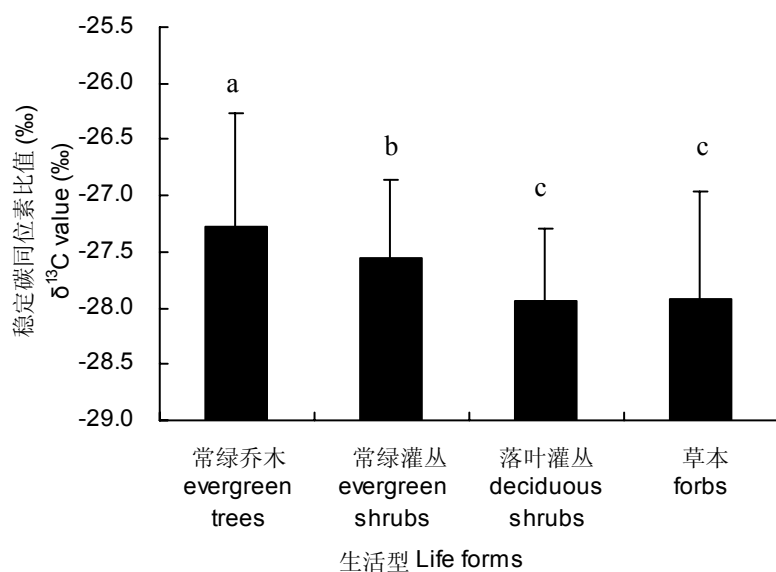


图4-2 不同生活型植物叶片的稳定碳同位素差异. 不同小写字母表示有显著性差异.

Fig. 4-2 Differences of  $\delta^{13}\text{C}$  values in plant species with different life forms. Different letters indicate significant difference between life forms.

## 4 讨论

### 4.1 不同生活型植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与水分利用策略的变化

所测定的31种植物叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值表明，采集到的植物种均为 $\text{C}_3$ 植物，没有 $\text{C}_4$ 和CAM植物分布，与青藏高原低温有直接的关系 (Li *et al.* 2006)。本研究结果表明，尽管色齐拉山高山林线地带降雨量相对较多 (年平均降雨量超过1000mm)，属于寒冷湿润气候，不同植物之间表现明显的稳定碳同位素组成分异，尤其在生活型之间差异显著，从常绿乔木、常绿灌木、落叶灌木到草本植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值是逐渐降低的。 $\delta^{13}\text{C}$ 值的明显分异表明，不同生活型植物之间水分利用策略明显不

同。林线地区乔木由于树高加上生长季低温限制了水分的传输,使叶片水分供应受到影响(详见第六章),从而使乔木叶片气孔导度降或者关闭以减少水分的散失,提高水分利用效率,从而使叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值明显高于其他生活型。相对于乔木,灌木及草本由于高度的下降降低了水分传输路径,使灌木及草本在水分的供应方面有相对的优势,可能是在林线以上地带灌木及草本植物能够很好地生长和繁殖,而乔木则被替代的一方面原因。对于不同生活型植物稳定碳同位素组成及水分利用效率的比较研究已经有了许多报道,但多局限于不同叶寿命植物之间的比较。Ehleringer and Cooper (1988)发现不同寿命的植物水分利用效率不同,短寿命的植物水分利用效率低于长寿命的植物。Ehleringer (1994)表明,多年生植物与一年生植物相比具有较低的水势导度,因此具有较高的水分利用效率。Lloyd and Farquhar (1994)应用模型预测了不同生活型植物之间存在显著的同位素分馏差异。Smedley *et al.* (1991)发现,在干旱的草原群落中生活型之间的 $\delta^{13}\text{C}$ 值也是不相同的。Chen *et al.* (2005)研究了内蒙古地区不同群落多种生活型植物的稳定碳同位素组成发现,不同生活型之间有显著性差异。Li *et al.* (2006)通过研究青海三个不同区域的植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值发现,多年生植物相对一年生植物具有较高的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,指示多年生植物具有更高的水分利用效率。本研究证实,在降水被认为不是植物生长限制因子的高山林线地带,不同生活型植物之间“碳-水”关系发生了明显的变化。

研究中发现,常绿灌木与落叶灌木之间有显著性差异。将实验中所测定的植物分为两大类,即常绿植物与落叶植物, $\delta^{13}\text{C}$ 值与水分利用策略的变化则更为明显(T-test,  $P = 0.00$ )。研究区常绿植物与落叶植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著性差异与不同植物的生存策略有关。对常绿植物来说,叶片要长时间暴露在空气当中,常绿灌木叶片最大年龄为3年,而急尖长苞冷杉最大年龄超过12年,尽管研究区内降雨相对较多,但多集中于夏季,强烈的太阳辐射以及大风使树木的干燥程度加剧,而冬季由于土壤冻结,使叶片长年处于水分胁迫之中。当气温开始回升,叶片气孔已经开始张开,但是由于土壤低温或者是由于季节性冻土的影响,使通过气孔散失的水分不能及时地得到补充(Smith *et al.* 1984)。所有这些使得常绿植物叶片要经历严重的水分胁迫,需要采取提高其水分利用效率的策略,比如降低气孔导度或关闭气孔,降低水分的散失。

水分以及氮素通常是限制植物生长和繁殖的决定性因素,在极端的环境条件

下自然选择倾向于使植物的水分及养分利用效率最大化以适应极端的环境。已经有大量研究表明在不同的生态系统及自然环境条件下，常绿植物碳同位素组成及水分利用策略与落叶植物明显不同。Marshall and Zhang (1994) 研究了落基山生活在相似海拔高度的常绿植物与落叶植物叶片稳定碳同位素组成，发现常绿植物比落叶植物有较低的碳同位素分馏。Brooks *et al.* (1997) 发现在不同的生态系统中，常绿植物叶片的稳定碳同位素分馏都低于落叶植物。Garten and Taylor (1992) 通过研究美国不同地区常绿针叶树种与落叶阔叶树的 $\delta^{13}\text{C}$ 值发现二者明显不同，常绿针叶树种要明显高于落叶阔叶树种。Lloyd and Farquhar (1994) 认为在全球尺度上植物类型对稳定碳同位素分馏具有重要影响。Ohte *et al.* (2003) 比较了内蒙古地区常绿针叶与落叶阔叶植物叶片的同位素比值，发现常绿植物叶片的稳定碳同位素比值比落叶植物高3%左右。

#### 4.2 高山林线地区植物功能群的划分

本文研究表明，在高寒地区同一生活型植物也有类似的生理学特性，支持了生活型可以作为划分植物功能型的观点 (Brooks *et al.* 1997)。尽管不同生活型植物是根据外部形态及结构特征划分，但是生活型可以反映出不同植物群之间的生理生态学特征差异，叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间的明显差异表明不同生活型之间不同的碳-水平衡过程，因此应用生活型反映不同的植物功能群是可行的。Chapin (1993) 认为生活型是联系植物生理学特征与生态系统或者全球生态学过程的关键环节，因为同一生活型物种有相似的生理学特征。草本植物种间 $\delta^{13}\text{C}$ 值分异较大，一方面与草本植物所处的微环境有关，因为草本植物个体较小，容易受到微环境的影响，但总体上其 $\delta^{13}\text{C}$ 值仍明显地低于乔木及常绿灌木，与落叶灌木接近。Brooks *et al.* (1997) 研究进一步表明，生活型之间的差异在很大程度上会受到树高及叶片年年齡的影响，他们在排除高度的影响后，发现生活型依然可以在很大程度上解释同位素的变化。Chen *et al.* (2005) 研究认为，以生活型划分的植物功能群不但可以用于形态上区分植被，而且也可以代表具有不同生理过程（比如水分利用效率）的类群。Smedley *et al.* (1991) 发现在干旱的草原群落中生活型之间的稳定碳同位素分馏也是不相同的。所以在不同地区，不管是热带草原区还是寒温带森林区，应用生活型来划分植物功能型都是可行的。



## 第五章 不同生活型植物叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值及其相关叶性状海拔分异

**摘要:** 测定了色齐拉山阴坡冷杉林线不同海拔高度植物当年叶和一年叶  $\delta^{13}\text{C}$  值及相关叶性状, 在物种及生活型二个层次上研究植物叶  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔的分布模式以及叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与相关叶性状的关系。冷杉(乔木)和常绿灌木的  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔上升表现出显著增加趋势 ( $P < 0.05$ ), 其当年叶和一年叶的变化趋势相同; 落叶灌木和草本没有显著的海拔变化。冷杉  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化幅度最大, 每上升100m增加0.61‰, 常绿灌木、落叶灌木及草本植物分别为0.30‰/100m、0.03‰/100m和0.12‰/100m, 说明不同生活型植物对相同的环境变化表现出不同的响应程度, 冷杉对环境的变化更为敏感。另一方面, 常绿灌木比叶面积随海拔升高而显著降低; 冷杉比叶面积表现出与常绿灌木相似的海拔变化趋势, 但没有达到显著性水平; 落叶灌木及草本叶性状特征没有明显的海拔变化; 所有植物叶片淀粉及非结构性碳含量均无显著性海拔差异(即光合产物的转移和分配没有海拔变化)。一系列回归分析表明, 乔木和灌木叶  $\delta^{13}\text{C}$  值均与比叶面积呈负相关, 但与单位重量或面积氮、磷含量相关关系没有一致性, 表明比叶面积的海拔变化对叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值的影响主要是通过增加叶片厚度, 从而使大气  $\text{CO}_2$  在叶片内部的传输距离增加, 进入叶片内部的  $\text{CO}_2$  含量下降, 导致对  $^{13}\text{C}$  的分馏减少; 所有植物叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化与淀粉及非结构性碳含量无相关性(即光合产物的转移和分配对叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的影响很小)。上述研究结果表明, 植物叶稳定碳同位素比值的海拔变化主要受环境因子的控制, 尤其是较低的大气温度及土壤低温: 一方面低气温限制了植物叶片内外的  $\text{CO}_2$  浓度差(即低水汽压差), 另一方面土壤低温限制了水分在植物体内的输送而导致水分胁迫, 植物通过增加叶厚(即低比叶面积)来提高其对水分资源的利用效率(即高  $\delta^{13}\text{C}$  值)。乔木物种由于树高及生长季低温限制了水分的吸收及传输, 使其对水分胁迫的敏感性高于灌木及草本, 导致  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔的变幅明显高于其它生活型。

### 1 引言

植物有机碳  $\delta^{13}\text{C}$  值包含了植物生长期间的大量环境信息, 要真正理解这些环境变化信息需要全面理解植物稳定碳同位素组成对环境的响应机理, 或者说与

环境因子之间的关系。大量的研究已经表明众多的环境因子，比如土壤湿度、大气温度、大气  $\text{CO}_2$  浓度、大气压力以及土壤养分都能够影响植物  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化，这一系列环境因子一般随海拔变化将发生显著的变化。因此，设置不同的海拔梯度成为研究植物稳定碳同位素组成与环境之间关系的一个主要手段。在物种水平上，湿润地区植物  $\delta^{13}\text{C}$  值一般随着海拔的升高而升高 (Körner *et al.* 1988, Vitousek *et al.* 1990, Marshall and Zhang 1994, Sparks and Ehleringer 1997, Cordell *et al.* 1998, Li *et al.* 2004)。

另一方面，植物叶性状在不同海拔高度 (Körner 1989, Niinemets 2001, Li *et al.* 2004, Luo *et al.* 2005, Li *et al.* 2006) 常存在显著性差异，因此很可能也会影响植物叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的海拔分布特征，使我们对植物叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的环境信息解译带来很大困难。植物叶性状 (叶寿命、比叶面积、叶氮含量等) 通常与植物光合作用以及植物的碳水平衡有着非常紧密的联系，可反映植物对限制性环境资源的利用策略 (Rozendaal *et al.* 2006)。氮、磷是所有陆地生态系统植物生长的主要限制因子之一 (Vitousek and Howarth 1991, Reich and Oleksyn 2004)。植物叶最大光合速率与叶氮含量普遍存在正相关 (Field and Mooney 1986, Körner *et al.* 1988)，与比叶面积存在负相关 (Nagel and O'Hara 2001, White and Scott 2006)。叶氮、磷含量的提高使叶片光合能力增强，提高了光合作用对  $\text{CO}_2$  的需求，使叶内部的  $\text{CO}_2$  含量降低，从而对  $^{13}\text{C}$  的分馏降低，光合作用产物  $\delta^{13}\text{C}$  值升高。比叶面积对  $\delta^{13}\text{C}$  值的影响表现在两个方面：一、比叶面积较低的叶片厚度增加，从而增加了大气  $\text{CO}_2$  进入叶片内部的距离 ( $\text{CO}_2$  运输距离增加)，从而使进入叶片内部的  $\text{CO}_2$  含量下降，即叶片内部的  $\text{CO}_2$  分压差降低，最终导致对  $^{13}\text{C}$  的分馏下降，叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值升高。二、较厚的叶片通常包含单位面积的光合作用所需的氮、磷含量，因此增加了 A/g 比率，减弱了对  $^{13}\text{C}$  的分馏，从而使叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值升高 (Hultine and Marshall 2000)。 $\delta^{13}\text{C}$  主要是受气孔和叶肉导度的相对大小来决定的，因此受光合作用期间细胞内部的  $\text{CO}_2$  分压 ( $P_i$ ) 决定 (Farquhar *et al.* 1982)。当叶肉导度增加 (或者是气孔导度下降时)  $C_i$  (叶片内部的  $\text{CO}_2$  含量) 将会变低，从而植物稳定碳同位素比值将会升高。Körner *et al.* (1988) 研究表明，高海拔地区的高  $\delta^{13}\text{C}$  值与高碳羧化效率之间有直接的联系。Friend and Woodward (1990) 和 Vitousek *et al.* (1990) 已经怀疑这种解释，并且认为随着叶厚增加， $\text{CO}_2$  从叶片外部进入叶内的路径加长， $\text{CO}_2$  扩散受到抵制是导致  $\delta^{13}\text{C}$  随海拔升高的决定性因子。

另外,植物在生长繁殖过程中不断地生产、贮存、投资和损失碳组分。在特定时间内,植物碳组分中非结构的可溶性碳含量(如可溶性淀粉、蔗糖等)表示植物光合生产(源)与新生组织生长需求(汇)之间的平衡,反映植物在特定环境条件下的碳供应状况(Körner 2003)。这些光合生产的非结构碳物质在植物体内的进一步转移和分配,导致碳同位素的代谢分馏,使光合产物的  $^{13}\text{C}$  丰度发生明显的变化(O'Leary 1981),比如淀粉的  $\delta^{13}\text{C}$  值明显偏高,相反脂肪类则偏低(Chevillat *et al.* 2005),使我们对植物叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的环境信息解译进一步复杂化。因此,为更好地解释叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的时空变化及其环境信息,需要进一步测量植物的相关叶性状、淀粉和可溶性糖含量及其与叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的关系。

本研究我们通过对色齐拉山阴坡冷杉林线不同海拔梯度共存的不同植物叶片稳定碳同素比值及其相关的叶性状、非结构性碳含量等生理生态学指标的测定,在物种和生活型两个层次上研究不同海拔植物同位素组成的变化趋势,揭示植物叶稳定碳同位素比值的海拔变化是否主要受环境因子的控制如土壤温度或水分。通过分析不同生活型植物叶  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔的变化来指示不同植物种对环境变化的响应程度,试图揭示不同植物是否存在相同的生理胁迫。通常认为乔木物种自身有发达的根系,根系吸收水分及养分能力明显高于其它生活型植物,比如灌木及草本植物,而且在争夺光照方面要明显处于优势,所以应对环境变化的能力要明显高于灌木及低矮草本植物,随海拔变化表现出的植物生理生态学响应要明显低于灌木及草本植物。而在林线地区,可能会存在另外一种情况,即作为森林和高寒冻原之间的过渡带,高山林线是树木生长的最上限,其环境条件已经达到树木生长的极限,微弱的环境变化将会导致乔木物种剧烈的生理生态学胁迫,尤其是树高及生长季低温限制了水分的吸收及传输。我们有理由假设,乔木对环境条件的变化较其它生活型植物灌木和草本(广泛分布于林线以上地区)应更加敏感,叶片功能(碳-水平衡)应做出更加明显的响应,导致叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的海拔变幅将高于灌木及草本植物。如果我们的假设能够得到验证,将为解释为什么林线地区乔木物种必然被灌木或草本植物所替代提供证据。

## 2 材料与方 法

## 2.1 样品的采集

样品采集方法及采集的物种详见第四章。

## 2.2 样品的分析

2.2.1 样品的稳定碳同位素组成分析 详见第四章。

2.2.2 样品的比叶面积及氮、磷含量分析

采用随机抽样法从每个植物叶片样品中选取 50 枚新鲜样品，根据每种植物不同叶形，或者用纸重法（将叶片蒙在匀质透明的硫酸纸上，沿叶边缘描下叶的轮廓，按叶形剪取后称重，最后根据纸重计算叶片面积）（主要是部分草本及全部灌木），或者用游标卡尺直接测定叶面积（测定叶片的长和宽）（主要是部分草本及全部乔木样品采用），将每片叶子面积相加得到每种植物 50 枚叶片的有效光合面积（李永华等 2005）。把所测量叶面积的全部样品置入烘箱，在  $70^{\circ}\text{C}$  烘 48 小时至恒重，然后测定其干重。以每个植物样品的 50 枚叶片的有效光合面积除以对应叶片干重得到该样品的比叶面积（SLA）。采用凯氏定氮法测定叶片的全氮含量（单位重量的氮含量， $N_{\text{mass}}$ ），采用硫酸-高氯酸酸溶-钼锑抗比色法测定叶片的全磷含量（单位重量的磷含量， $P_{\text{mass}}$ ）。而  $N_{\text{area}} = N_{\text{mass}} / \text{SLA}$ ， $P_{\text{area}} = P_{\text{mass}} / \text{SLA}$ 。

2.2.3 样品的淀粉及非结构性碳含量分析

可溶性糖的测定：将 250mg 植物粉末样品放到蒸馏水当中，加热煮沸 30 分钟使可溶性糖溶解到水中。5000 转离心机，取上清液，过  $0.45\mu\text{m}$  微孔细膜，用高效液相色谱法测定糖组分（蔗糖、果糖及葡萄糖）。

淀粉的测定方法：称取 1.0 克左右的待测样品于干净的三角瓶中，加入 20ml（85%的乙醇）封口，然后超声 30min 后至室温过滤，再用 85%乙醇冲洗过滤的残渣至少 3 次（以除去剩余的可溶性糖），然后用大约 50ml 水将洗过的残渣冲洗至三角瓶中，加热至沸 30min 使淀粉充分糊化，然后放置室温，再加入 0.5% 淀粉酶 2ml（sigma 公司），在烘箱中恒温 1 小时并时时搅拌，取出至室温定容到 250ml 的容量瓶中，取 0.5ml 上清液于试管中补水至 2ml、再加入 1ml 5% 苯酚、加 5ml 浓硫酸，混合均匀放置室温，在 490nm 波长下用紫外分光光度计进行比色。紫外分光光度计的型号—（Uv-visible spectrophotometer）CARY 300 Bio。



## 2.3 统计分析

数据以SPSS10.0进行统计分析, 以 $\text{Mean} \pm \text{SD}$ 表示。不同海拔各生活型植物叶片之间稳定碳同位素比值及相关叶性状差异用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 进行检验。简单线形回归分析植物叶片稳定碳同位素比值与叶性状及非结构性碳含量等相关生理生态学指标之间的关系。

## 3 结果与分析

### 3.1 在物种及生活型水平上 $\delta^{13}\text{C}$ 值的海拔分异

随着海拔的升高, 不同植物种  $\delta^{13}\text{C}$  值变化模式明显不同。急尖长苞冷杉  $\delta^{13}\text{C}$  值在高海拔显著增加 ( $P < 0.01$ ) (图 5-1a, 表 5-1), 常绿灌木海绵杜鹃与黄杯杜鹃也表现出随海拔上升趋势 (图 5-1b,c), 尽管海绵杜鹃变化幅度略小于黄杯杜鹃, 当年叶与一年叶变化模式一致。与此相反, 三种落叶灌木植物种随海拔变化无明显变化 (图 5-2a), 从三个海拔均采到的 4 种草本植物  $\delta^{13}\text{C}$  值发现, 草本植物同位素组成随海拔变化基本上是不变的, 只有蹄叶橐吾、西藏草莓及藏蒲公英在 4370m 处有微弱增加 (图 5-2b)。

同一生活型植物种  $\delta^{13}\text{C}$  值基本是一致的, 为了更好地对不同海拔生活型植物  $\delta^{13}\text{C}$  值进行方差分析, 我们将各生活型植物分别归类, 检验生活型水平上  $\delta^{13}\text{C}$  值的海拔分异。结果表明, 乔木及常绿灌木叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值是显著增加的 ( $P < 0.01$ ) (表 5-1, 图 5-3a, b), 草本植物叶片有增加的趋势 (图 5-3d), 但没有达到显著性水平 ( $P > 0.05$ ) (表 5-1), 而落叶灌木没有变化 ( $P > 0.05$ ) (图 5-3c, 表 5-1)。在生活型水平上植物当年叶和一年叶  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔的变化趋势是一致的。乔木、常绿灌木、落叶灌木及草本植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值 (乔木及灌木为当年叶和一年叶平均值) 随海拔的变化幅度分别为:  $+0.61\% / 100\text{m}$ ,  $+0.30\% / 100\text{m}$ ,  $+0.03\% / 100\text{m}$ ,  $+0.12 / 100\text{m}$  (图 5-3)。植物种及生活型两个层次上植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔变化趋势一致。

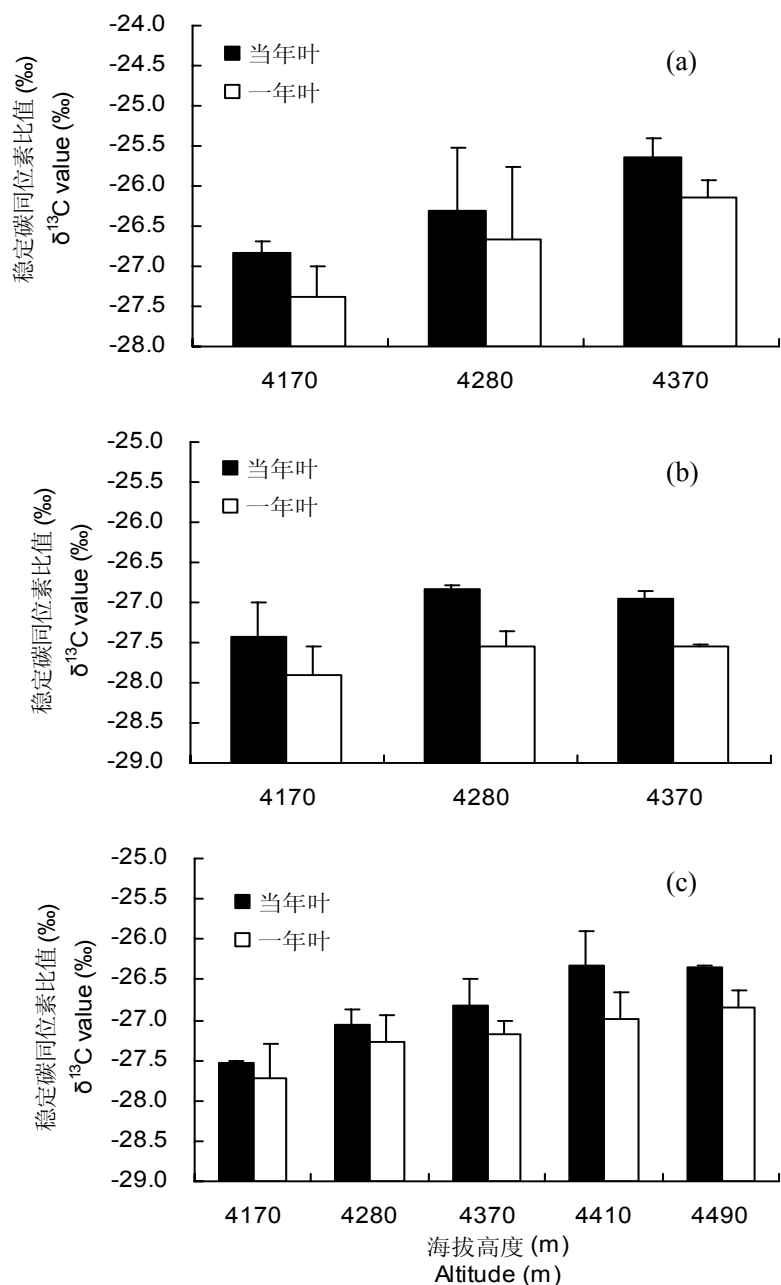


图 5-1 常绿植物稳定碳同位素比值的海拔分异。(a) 急尖长苞冷杉; (b) 海绵杜鹃; (c) 黄杯杜鹃。图中表示为平均值 $\pm$ 标准差。

Fig. 5-1 Altitudinal differences of  $\delta^{13}\text{C}$  values for evergreen plants. (a) *A. georgei*; (b) *R. pingianum*; (c) *R. wardii*. Data expressed as means  $\pm$  SD.

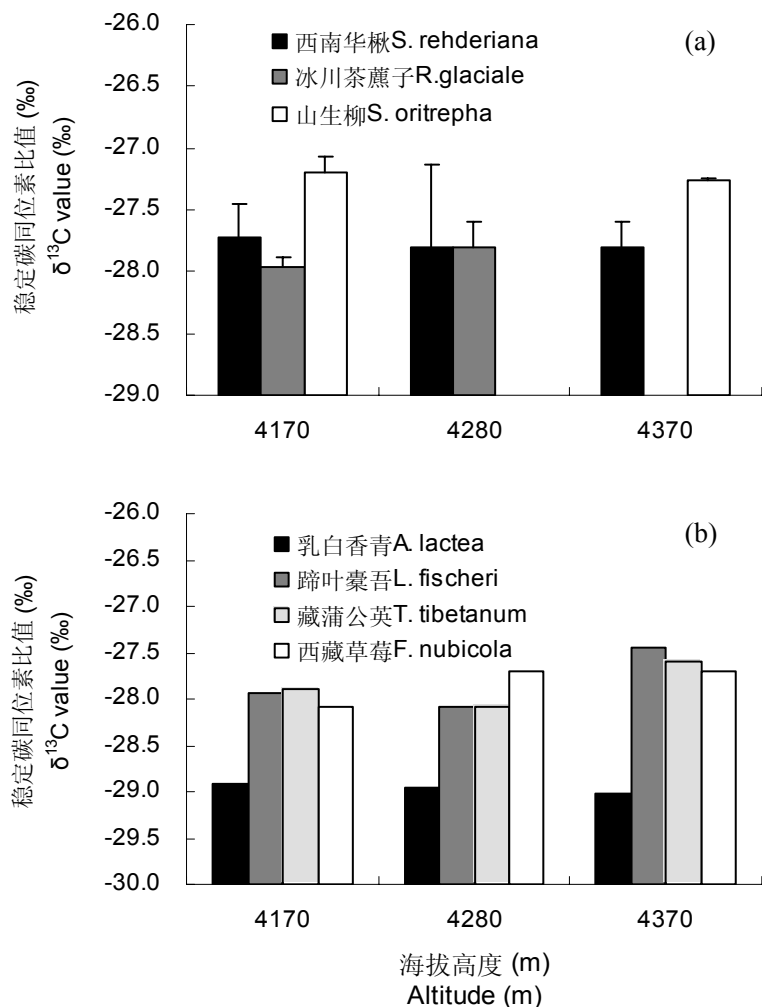


图 5-2 落叶植物稳定碳同位素比值的海拔分异。(a) 落叶灌木; (b) 草本植物. 图中表示为平均值 $\pm$ 标准差.

Fig. 5-2 Altitudinal differences of  $\delta^{13}\text{C}$  values for deciduous plants with. (a) Deciduous shrubs; (b) Grasses. Data expressed as means  $\pm$  SD.

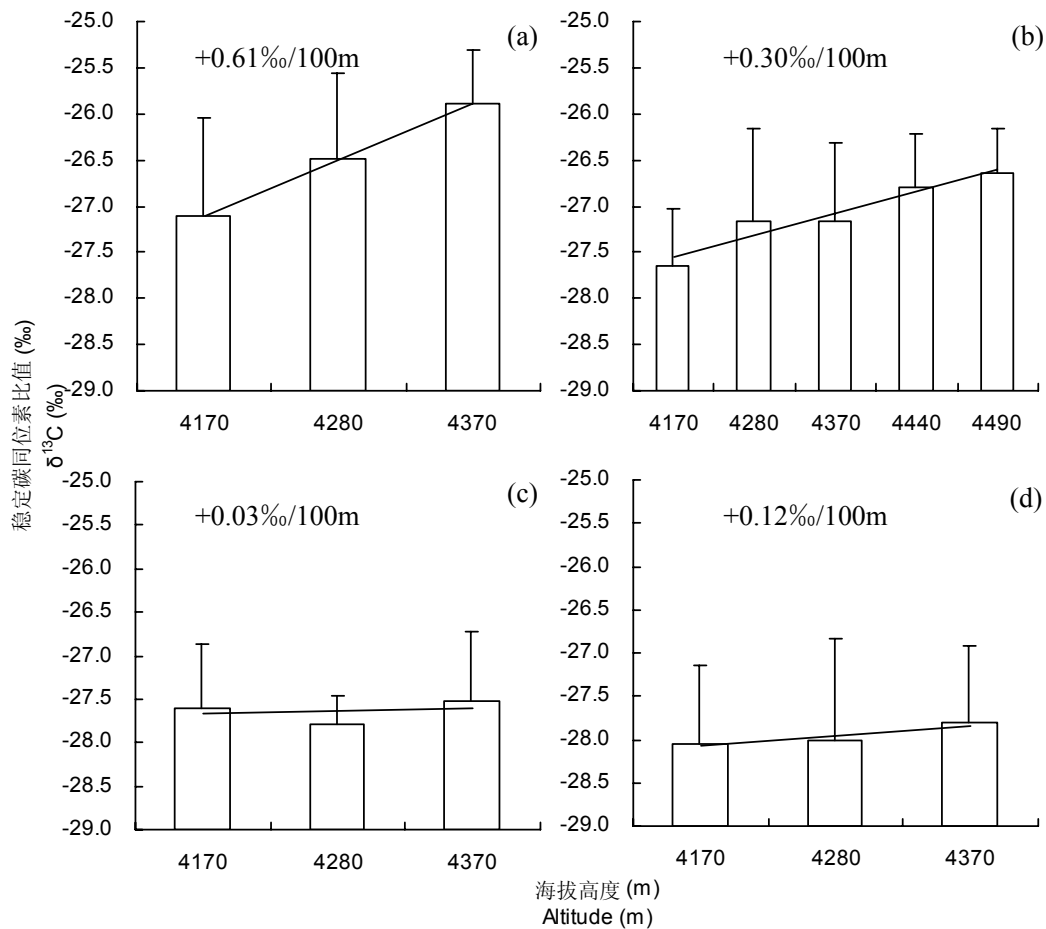


图 5-3 不同生活型植物稳定碳同位素比值的海拔分异。(a) 乔木; (b) 常绿灌木; (c) 落叶灌木; (d), 草本. 数据为当年叶和一年叶的平均, 图中表示为平均值±标准差。

Fig. 5-3 Altitudinal differences of  $\delta^{13}\text{C}$  values for plants with different life forms. (a) tree; (b) ever-green shrubs; (c) deciduous shrubs; (d) grasses. Data expressed as means  $\pm$  SD is the average of current year and 1-yr leaf  $\delta^{13}\text{C}$  values.

### 3.2 相关叶性状、淀粉及非结构性碳含量的海拔分异

常绿灌木比叶面积随海拔升高而显著降低, 而单位重量的叶氮及叶磷含量没有变化 ( $P > 0.05$ ) (表 5-1)。受比叶面积的影响, 单位面积的叶氮及叶磷含量 ( $N_{\text{area}}$ ,  $P_{\text{area}}$ ) 随海拔升高而增加 ( $P < 0.01$ ) (表 5-1)。冷杉叶片比叶面积及氮、磷含量表现出与常绿灌木相似的海拔变化趋势 (表 5-1), 但没有达到显著性水平 ( $P > 0.05$ )。落叶灌木及草本比叶面积及氮、磷含量没有明显的海拔变化趋势 ( $P > 0.05$ ) (表 5-1)。所有植物叶片淀粉及非结构性碳含量无显著性海拔差异 ( $P > 0.05$ ) (表 5-1)。

表 5-1 不同生活型植物  $\delta^{13}\text{C}$  值, 比叶面积, 氮磷含量, 淀粉及非结构性碳含量的海拔变化. 数据为平均值 $\pm$ 标准差. 不同字母表示不同海拔间有显著性差异, 数据为平均值 $\pm$ 标准差.

Table 5-1 Variations of  $\delta^{13}\text{C}$  values, specific leaf area (SLA), mass-based N, P contents ( $N_{\text{mass}}$ ,  $P_{\text{mass}}$ ), area-based N, P contents ( $N_{\text{area}}$ ,  $P_{\text{area}}$ ), concentrations of starch and non-structural carbon (NSC) with altitudes. Different letters indicate significant differences of  $\delta^{13}\text{C}$  values between altitudes. Data expressed as means  $\pm$  SD.

物种		海拔	同位素	比叶面积	叶氮含量	叶氮含量	叶磷含量	叶磷含量	淀粉	非结构碳
Species		Altitude(m)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	SLA ( $\text{cm}^2/\text{g}$ )	$N_{\text{mass}}$ (%)	$N_{\text{area}}$ ( $\text{g}/\text{m}^2$ )	$P_{\text{mass}}$ (%)	$P_{\text{area}}$ ( $\text{g}/\text{m}^2$ )	Starch (%)	NSC (%)
常绿乔木	当年叶	4170	<b>-26.83<math>\pm</math>0.15<sup>a</sup></b>	60.07 $\pm$ 4.55 <sup>a</sup>	1.70 $\pm$ 0.13 <sup>a</sup>	2.85 $\pm$ 0.41 <sup>a</sup>	0.143 $\pm$ 0.009 <sup>a</sup>	0.238 $\pm$ 0.010 <sup>a</sup>	7.76 $\pm$ 0.72 <sup>a</sup>	13.67 $\pm$ 0.95 <sup>a</sup>
Evergreen trees	Current	4280	<b>-26.31<math>\pm</math>0.80<sup>ab</sup></b>	58.15 $\pm$ 7.76 <sup>a</sup>	1.80 $\pm$ 0.33 <sup>a</sup>	3.00 $\pm$ 0.67 <sup>a</sup>	0.158 $\pm$ 0.022 <sup>a</sup>	0.262 $\pm$ 0.015 <sup>a</sup>	7.77 $\pm$ 0.53 <sup>a</sup>	14.13 $\pm$ 0.74 <sup>a</sup>
	year leaves	4370	<b>-25.64<math>\pm</math>0.24<sup>b</sup></b>	53.17 $\pm$ 0.17 <sup>a</sup>	1.78 $\pm$ 0.02 <sup>a</sup>	3.35 $\pm$ 0.05 <sup>a</sup>	0.139 $\pm$ 0.014 <sup>a</sup>	0.261 $\pm$ 0.026 <sup>a</sup>	7.88 $\pm$ 1.71 <sup>a</sup>	14.80 $\pm$ 1.43 <sup>a</sup>
	一年叶	4170	<b>-27.38<math>\pm</math>0.38<sup>a</sup></b>	46.30 $\pm$ 2.23 <sup>a</sup>	1.37 $\pm$ 0.23 <sup>a</sup>	2.99 $\pm$ 0.51 <sup>a</sup>	0.119 $\pm$ 0.009 <sup>a</sup>	0.258 $\pm$ 0.032 <sup>a</sup>	8.10 $\pm$ 0.51 <sup>a</sup>	15.63 $\pm$ 1.30 <sup>a</sup>
	1-yr leaves	4280	<b>-26.66<math>\pm</math>0.90<sup>ab</sup></b>	42.50 $\pm$ 3.18 <sup>a</sup>	1.41 $\pm$ 0.18 <sup>a</sup>	3.15 $\pm$ 0.73 <sup>a</sup>	0.119 $\pm$ 0.010 <sup>a</sup>	0.281 $\pm$ 0.014 <sup>a</sup>	9.17 $\pm$ 0.89 <sup>a</sup>	16.65 $\pm$ 1.64 <sup>a</sup>
		4370	<b>-26.15<math>\pm</math>0.90<sup>b</sup></b>	43.67 $\pm$ 0.86 <sup>a</sup>	1.39 $\pm$ 0.08 <sup>a</sup>	3.15 $\pm$ 0.08 <sup>a</sup>	0.125 $\pm$ 0.003 <sup>a</sup>	0.286 $\pm$ 0.006 <sup>a</sup>	9.13 $\pm$ 0.82 <sup>a</sup>	16.69 $\pm$ 0.63 <sup>a</sup>
常绿灌木	当年叶	4170	<b>-27.48<math>\pm</math>0.25<sup>a</sup></b>	<b>75.37<math>\pm</math>10.32<sup>a</sup></b>	1.55 $\pm$ 0.12 <sup>a</sup>	<b>2.08<math>\pm</math>0.21<sup>a</sup></b>	0.157 $\pm$ 0.017 <sup>a</sup>	<b>0.209<math>\pm</math>0.020<sup>a</sup></b>	8.19 $\pm$ 0.57 <sup>a</sup>	16.20 $\pm$ 0.90 <sup>a</sup>
Evergreen shrubs	Current	4280	<b>-26.94<math>\pm</math>0.18<sup>b</sup></b>	<b>71.75<math>\pm</math>5.72<sup>ab</sup></b>	1.57 $\pm$ 0.25 <sup>a</sup>	<b>2.17<math>\pm</math>0.27<sup>a</sup></b>	0.155 $\pm$ 0.021 <sup>a</sup>	<b>0.215<math>\pm</math>0.029<sup>a</sup></b>	8.41 $\pm$ 0.86 <sup>a</sup>	16.80 $\pm$ 2.18 <sup>a</sup>
	year leaves	4370	<b>-26.90<math>\pm</math>0.28<sup>b</sup></b>	<b>68.63<math>\pm</math>8.47<sup>ab</sup></b>	1.59 $\pm$ 0.25 <sup>a</sup>	<b>2.39<math>\pm</math>0.19<sup>ab</sup></b>	0.156 $\pm$ 0.023 <sup>a</sup>	<b>0.239<math>\pm</math>0.055<sup>ab</sup></b>	7.71 $\pm$ 1.00 <sup>a</sup>	16.59 $\pm$ 0.68 <sup>a</sup>

续表 5-1 Table 5-1 (Continued)

		4410	<b>-26.63±0.43<sup>c</sup></b>	<b>60.87±2.39<sup>bc</sup></b>	1.49±0.24 <sup>a</sup>	<b>2.45±0.43<sup>ab</sup></b>	0.158±0.008 <sup>a</sup>	<b>0.261±0.010<sup>ab</sup></b>	7.89±0.67 <sup>a</sup>	16.59±1.89 <sup>a</sup>
		4490	<b>-26.45±0.17<sup>c</sup></b>	<b>55.84±4.95<sup>c</sup></b>	1.50±0.17 <sup>a</sup>	<b>2.71±0.48<sup>b</sup></b>	0.154±0.017 <sup>a</sup>	<b>0.276±0.028<sup>b</sup></b>	8.04±0.46 <sup>a</sup>	18.16±0.87 <sup>a</sup>
常绿灌木	一年叶	4170	<b>-27.81±0.34<sup>a</sup></b>	<b>61.40±10.15<sup>a</sup></b>	1.35±0.29 <sup>a</sup>	<b>2.20±0.29<sup>a</sup></b>	1.001±0.008 <sup>a</sup>	0.167±0.021 <sup>a</sup>	9.05±0.97 <sup>a</sup>	18.29±1.08 <sup>a</sup>
Evergreen	Current	4280	<b>-27.40±0.47<sup>abc</sup></b>	<b>52.16±3.02<sup>ab</sup></b>	1.24±0.06 <sup>a</sup>	<b>2.39±0.24<sup>ab</sup></b>	0.106±0.025 <sup>a</sup>	0.203±0.043 <sup>a</sup>	9.78±0.64 <sup>a</sup>	20.05±2.21 <sup>a</sup>
shrubs	year leaves	4370	<b>-27.41±0.29<sup>ab</sup></b>	<b>52.48±11.69<sup>ab</sup></b>	1.22±0.40 <sup>a</sup>	<b>2.42±0.35<sup>ab</sup></b>	0.086±0.011 <sup>a</sup>	0.182±0.055 <sup>a</sup>	9.74±0.78 <sup>a</sup>	18.90±0.52 <sup>a</sup>
		4410	<b>-26.98±0.33<sup>b</sup></b>	<b>48.23±1.30<sup>b</sup></b>	1.26±0.16 <sup>a</sup>	<b>2.61±0.28<sup>b</sup></b>	0.093±0.001 <sup>a</sup>	0.194±0.003 <sup>a</sup>	9.58±1.11 <sup>a</sup>	19.83±1.29 <sup>a</sup>
		4490	<b>-26.84±0.21<sup>bc</sup></b>	<b>50.02±3.05<sup>ab</sup></b>	1.30±0.05 <sup>a</sup>	<b>2.59±0.09<sup>b</sup></b>	0.102±0.007 <sup>a</sup>	0.205±0.018 <sup>a</sup>	9.17±1.78 <sup>a</sup>	18.24±3.87 <sup>a</sup>
落叶灌木	当年叶	4170	-27.60±0.71 <sup>a</sup>	107.72±15.29 <sup>a</sup>	<b>2.66±0.35<sup>a</sup></b>	2.48±0.29 <sup>a</sup>	0.180±0.044 <sup>a</sup>	0.166±0.029 <sup>a</sup>	9.37±0.94 <sup>a</sup>	22.66±1.61 <sup>a</sup>
Deciduous	Current	4280	-27.78±0.81 <sup>a</sup>	124.12±15.27 <sup>a</sup>	<b>2.36±0.21<sup>ab</sup></b>	1.94±0.52 <sup>a</sup>	0.188±0.093 <sup>a</sup>	0.146±0.060 <sup>a</sup>	8.80±0.43 <sup>a</sup>	22.82±3.10 <sup>a</sup>
shrubs	year leaves	4370	-27.53±0.34 <sup>a</sup>	127.47±55.16 <sup>a</sup>	<b>2.93±0.38<sup>b</sup></b>	2.52±0.73 <sup>a</sup>	0.169±0.033 <sup>a</sup>	0.142±0.030 <sup>a</sup>	8.97±0.52 <sup>a</sup>	23.89±0.65 <sup>a</sup>
草本	当年叶	4170	-28.05±0.89 <sup>a</sup>	141.35±32.92 <sup>a</sup>	1.69±0.50 <sup>a</sup>	1.27±0.54 <sup>a</sup>	0.13±0.02 <sup>a</sup>	0.10±0.04 <sup>a</sup>	9.01±1.51 <sup>a</sup>	15.79±2.76 <sup>a</sup>
Grass	1-yr leaves	4280	-28.01±1.18 <sup>a</sup>	137.88±29.96 <sup>a</sup>	1.63±0.48 <sup>a</sup>	1.23±0.45 <sup>a</sup>	0.13±0.03 <sup>a</sup>	0.10±0.03 <sup>a</sup>	8.11±1.37 <sup>a</sup>	15.75±3.92 <sup>a</sup>
		4370	-27.81±0.88 <sup>a</sup>	140.92±33.99 <sup>a</sup>	1.66±0.36 <sup>a</sup>	1.24±0.38 <sup>a</sup>	0.12±0.05 <sup>a</sup>	0.09±0.03 <sup>a</sup>	8.43±1.70 <sup>a</sup>	14.61±3.64 <sup>a</sup>

### 3.3 叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值与相关叶性状、淀粉及非结构性碳含量的相关关系

回归分析表明, 乔木叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值与比叶面积呈负相关, 与叶氮及叶磷含量 (单位重量或单位面积) 无相关关系 (图 5-4, a1-5)。常绿灌木叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值与比叶面积呈负相关, 而与单位面积的叶氮及叶磷含量呈正相关 (图 5-4, b1-5)。而且叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值与叶性状之间的相关关系在当年叶和一年叶中基本是相同的, 除了常绿灌木当年叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与单位面积的磷含量有显著性正相关关系, 而一年叶没有关系 (图 5-4, b5)。落叶灌木及草本叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值与比叶面积、氮磷含量无相关关系 (图 5-4, c1-5, d1-5)。不管是乔木、灌木还是草本, 叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化与淀粉及非结构性碳含量均无关系 (图 5-5)。

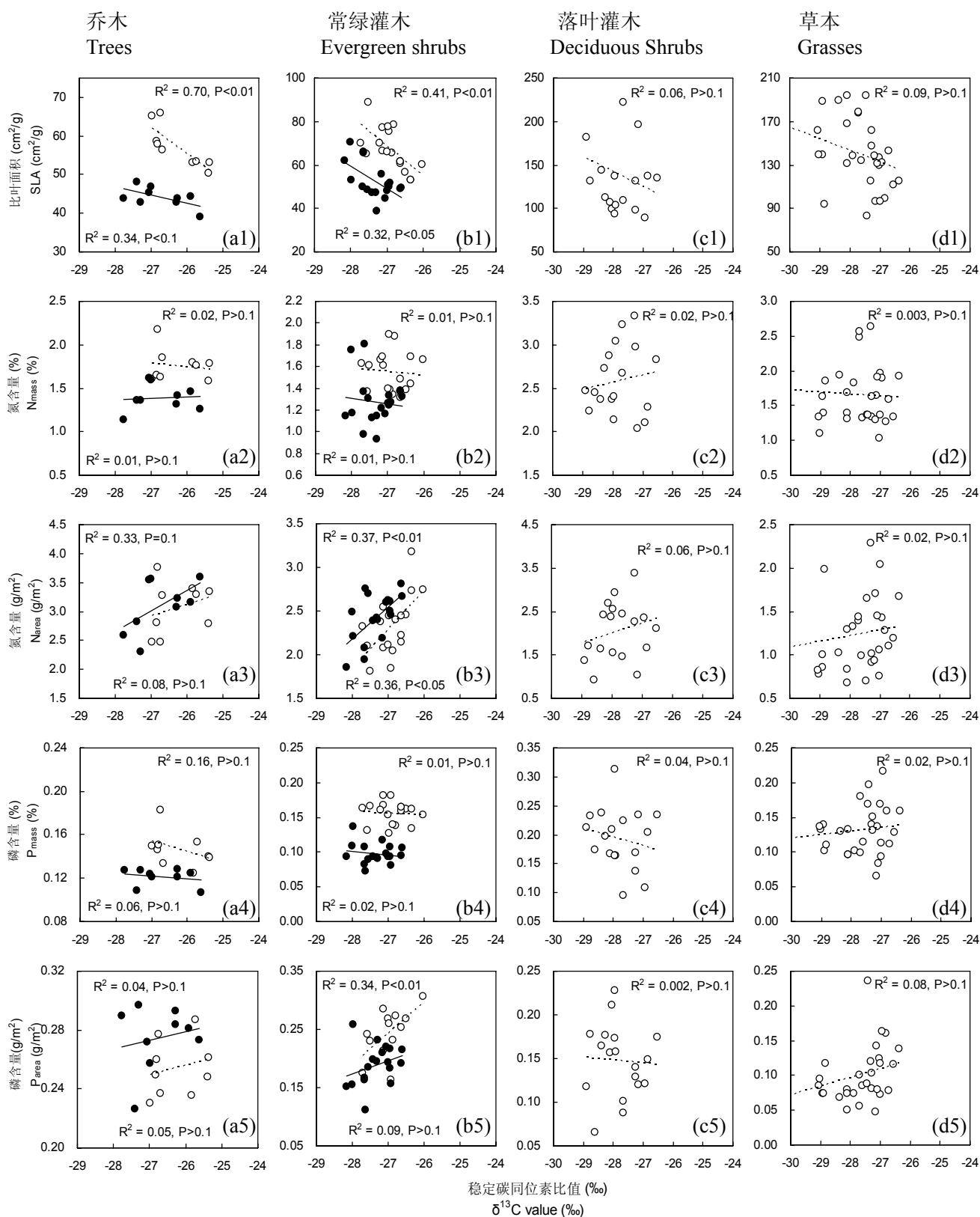


图 5-4 乔木 (a1-5), 常绿灌木 (b1-5), 落叶灌木 (c1-5) 以及草本植物 (d1-5) 稳定碳同位素比值与叶性状之间的相关关系。○ 当年叶; ● 一年叶。

Fig. 5-4 Relationships between  $\delta^{13}\text{C}$  values and leaf traits in tree (a1-5), evergreen shrubs (b1-5), deciduous shrubs (c1-5) and grasses (d1-5). ○ Current leaves; ● 1-yr leaves.



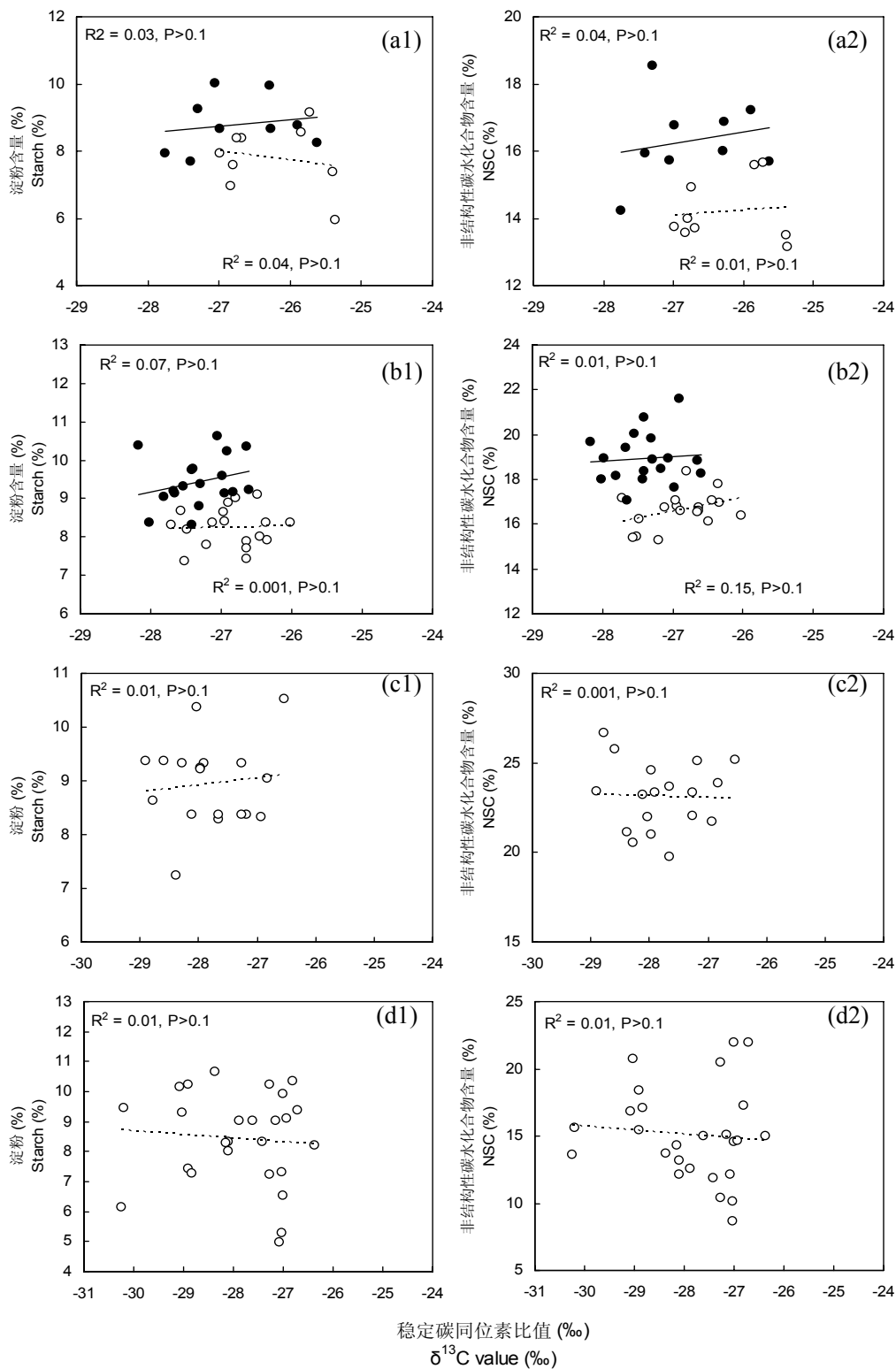


图 5-5 乔木 (a1-2), 常绿灌木 (b1-2), 落叶灌木 (c1-2)及草本植物 (d1-2)稳定碳同位素比值与淀粉以及非结构碳水化合物的相关关系。○ 当年叶; ● 一年叶。

Fig. 5-5 Relationships between  $\delta^{13}\text{C}$  values and contents of starch and non-structural carbon in tree (a1-2), ever-green shrubs (b1-2), deciduous shrubs (c1-2) and grasses (d1-2). ○ Current year leaves; ● 1-yr leaves.

## 4 讨论

### 4.1 不同生活型植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的海拔分异及其生态学意义

随着海拔的升高，急尖长苞冷杉叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值是显著增加的，这种趋势与前人的大量研究结果一致，但我们更加关注的是随海拔增加的幅度与前人的研究有很大的差异。表 5-2 列举了前人对不同地区植物（主要为木本植物） $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔变化的研究结果，基本上随着海拔变化引起的水热条件以及大气  $\text{CO}_2$  浓度的变化导致了植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值的增加（ $^{13}\text{C}$  分馏的降低）。从表 5-2 可以看出，尽管大多数研究表明随海拔的增加  $\delta^{13}\text{C}$  值是升高的，但增加的幅度明显低于本研究中急尖长苞冷杉叶片的变化（当年叶与一年叶平均值增加幅度为 6.10‰/1000 m）（图 5-3a），这有可能与本研究位于青藏高原东南部林线的高寒地带，受低温限制的高山植物对气候变化的影响更敏感。急尖长苞冷杉是分布在该地区的林线物种，这里的温度已经达到该物种生长和生存的极限，所以微小的外界环境变化将引起能够反映植物长期生理生态学功能的  $\delta^{13}\text{C}$  值非常显著的变化。Li *et al.* (2004) 研究了喜马拉雅东部接近林线处两种云杉 *Picea likiangensis* 和 *Picea asperata*  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔的变化发现，变化幅度分别为 5.7‰/1000m 和 5.8‰/1000 m，与本研究的结果十分接近。

表 5-2 不同地区植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔增加幅度

Table 5-2 Increasing extent of  $\delta^{13}\text{C}$  values of plant leaves with altitudes from different study areas

物种	类型	地点	变化幅度	引用文献
Species	Type	Region	Increasing extent	References
<i>Abies lasiocarpa</i>	conifer	Rockies	0.91‰/1000m	Hultine and Marshall 2000
<i>Pinus contorta</i>	conifer	Rockies	2.68‰/1000m	Hultine and Marshall 2000
Trees average	-	Major global mountains	0.92‰/1000m	Körner <i>et al.</i> 1988
Forbs average	Evergreen	Major global mountains	1.23‰/1000m	Körner <i>et al.</i> 1988
<i>Populus fremontii</i>	Deciduous	Southern Utah	2.80‰/1000m	Sparks and Ehleringer 1997
<i>Populus angustifolia</i>	Deciduous	Northern Utah	5.30‰/1000m	Sparks and Ehleringer 1997
<i>Salix exigua</i>	Deciduous	Northern Utah	1.80‰/1000m	Sparks and Ehleringer 1997
<i>Metrosideros polymorpha</i>	-	Island of Hawaii	1.99‰/1000m	Cordell <i>et al.</i> 1998
<i>Larix deciduas</i>	Deciduous conifers	Switzerland	2.17‰/1000m	Brian <i>et al.</i> 1998
<i>Picea abies</i>	Evergreen conifers	Switzerland	2.53‰/1000m	Brian <i>et al.</i> 1998

本研究中不同生活型植物稳定碳同位素组成随海拔变化模式有显著不同, 急尖长苞冷杉与常绿灌木当年叶及一年叶  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔升高显著增加, 而落叶灌木与草本植物  $\delta^{13}\text{C}$  值没有显著差异。与此相反, 同一生活型不同植物种随海拔的变化趋势是一致的。Körner (1988) 比较了全球不同植物种的  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔的变化, 发现在全球范围内, 草本的变化幅度要大于木本植物 (1.23‰/1000m vs 0.92‰/1000m) (表 5-2)。与此研究结果相反, 本研究发现冷杉随海拔的增加幅度是最大的, 常绿灌木次之, 草本植物仅稍高于落叶灌木, 而且同一生活型植物变化模式是一致的。这可能与采集样品的分布范围有关, Körner (1988) 研究中采集的乔木物种海拔多限于 4000m 以下, 而采集到的草本植物分布的最高海拔在 5600m 以上。我们认为, 在乔木分布的树线以上, 以至达到草线时环境因子的同等变化对草本植物生理生态结构和功能的影响要明显大于低海拔或者说要明显大于在林线以下地区。在低海拔地区, 由于乔木自身有发达的根系, 能够更好地进行光合和呼吸作用, 应对环境变化的能力要明显高于灌木及低矮草本植物, 随海拔变化表现出的植物生理生态学响应要明显低于灌木及草本植物。而在接近林线处, 由于环境条件已经接近乔木生长的极限, 所以对外界环境的变化响应要明显高于同海拔地区的灌木及低矮草本植物。而对于草本植物, 在林线以上接近草线时, 草本植物的生理生态特性对环境的响应相对低海拔处应该会明显增加。另外, 为了研究不同生活型植物叶片结构和功能对海拔变化的响应, Körner *et al.* (1986) 分析了新西兰南部阿尔卑斯山不同植物的最大叶片导度、比叶面积以及叶氮含量等指标, 发现草本植物变化幅度最大, 乔木变化幅度最小。事实上, 在他们的研究中乔木只分布在从低海拔 (0-300m) 到中海拔 (1100-1200m), 而草本则分布到高海拔 (1500-1700m), 从低海拔到中海拔乔木的比叶面积降低幅度仅略低于草本植物, 而最大叶片气孔导度以及叶片氮含量增加幅度均大于草本植物, 只有气孔的密度低于草本植物。说明乔木的生理生态特性对环境的响应低于草本是由于草本植物从中海拔到高海拔的明显变化造成的, 因为从低海拔到中部海拔草本的变化幅度与乔木之间的差异不大。从低海拔到中海拔 1000m 的高差形成的草本植物的生理生态学指标的变化明显小于从中海拔到高海拔 500m 的高差形成的变化幅度。Cordell *et al.* (1998) 研究了 *Metrosideros polymorpha* 叶片稳定碳同位素组成随海拔的变化, 发现尽管总体上随着海拔的升高叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值变化幅度并不是一致的, 在低海拔地区明显低于高海拔地区, 体现了生态系统的

非线性变化过程,微弱的环境变化也可能导致生态系统发生剧烈变化,而且这种变化是非线性的,在不同区域相同的环境变化将会引起生态系统不同的响应。本研究的结果表明,处于林线地区物种的生理生态学功能对环境的变化是极其敏感的,用于空间代替时间研究对环境的响应是非常有利的。但本研究的结果是初步的,以后还需扩大植物的种类以及在林线以下以及林线以上的对比分析进一步验证。

从海拔 4170m 到 4370m,急尖长苞冷杉  $\delta^{13}\text{C}$  值增加的幅度明显高于其他地区植物叶片的变化幅度,而且在相同的环境变化条件下,明显高于其他生活型植物,验证了我们的假设,一方面表明色齐拉山林线地区的生存环境对乔木来说已经达到其生长和生存的极限,微弱的环境条件变化,会产生植物生理生态功能(碳-水平衡)的显著性变化。另一方面,林线处乔木物种由于树高明显高于其他生活型,加上生长季低温限制了水分的吸收及传输,使高大乔木物种对水分胁迫的敏感性高于灌木及草本,导致  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔的变幅明显高于其它生活型。叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值显著增加表明在海拔最上部 4370m 处水分胁迫明显高于低海拔。由此我们认为在高海拔,即林线最上部冷杉的水分胁迫明显加强,使叶片气孔导度下降或气孔关闭,从而使叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值增加。可能是由于树高带来的水分胁迫限制了冷杉的分布,而且高海拔土壤温度的降低使水分胁迫程度加剧,而由较低矮的灌木及草本植物所取代,一方面高度降低改善了植物体内的水分及养分传输供应,另一方面由于灌木及草本植物冠层低矮稀疏,改善了地面光照辐射,从而增加土壤温度(一年的气象观测数据表明,林线以上灌木林生长季土壤温度接近或略高于林线处乔木林内土壤温度,但生长季土壤水分随海拔上升而增加,表 5-3),增强根系的活动能力,提高了水分及养份的吸收效率,更利于适应该地区的极端生存环境。这可能部分地解释了在高海拔地区由于水分的限制,使高大乔木被低矮灌木或草本植物所替代。

Gieger et al. (2004) 研究了 Canary 岛屿 Teide 山脉林线地区加拿利刺松 (*Pinus canariensis*) 在不同干湿季节  $\delta^{13}\text{C}$  值及叶片水势随海拔的变化,结果表明在不同季节同位素组成均随海拔升高而升高,证实由于高海拔地区由于水分的胁迫加剧,导致气孔关闭而影响了叶片同位素组成。Li et al. (2004) 研究了喜马拉雅东部林线地区不同云杉物种生理生态学特征随海拔的变化,发现尽管从低海拔 (3600m) 到高海拔地区 (3900m) 降水是逐渐升高的,但树种明显表现出高海

拔地区的干旱适应特征，而且植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著增加，证实高海拔地区是存在水分胁迫的。另外，对方枝柏三个海拔4190m、4310m和4440m处当年叶（当年叶叶片较易确定，取自叶片最外端）进行了初步的分析发现，从4190m到4310m叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值增加明显，增加幅度接近5.0‰/1000m，而从4310m到4440m，叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值增加幅度变小。方枝柏在不同海拔间的变化幅度不同，这可能与方枝柏高度随海拔的降低有关，而且树高的变化是非线性的，在高海拔处下降更为明显（三个海拔采集的树木平均高度为10m，9.7m和6.5m，最高处树高不超过2m），树高的降低，改善了方枝柏叶片的水分供应，导致叶片同位素随海拔增加幅度降低。这也佐证了冷杉由于树高而带来的水分胁迫，冷杉树高在不同海拔间降幅微弱，加之海拔升高引起大气及土壤温度的降低，从而使高海拔植物个体的水分胁迫加剧。方枝柏个体高度的下降不但改善了树木水分的供应，也改善了林下的土壤温度（因LAI减少），从而可以进一步解释为什么方枝柏分布高度要高于冷杉（方枝柏分布：超过4500m；冷杉分布：4370m）。

## 4.2 叶性状的海拔分异

海拔梯度的变化会导致叶片结构及化学成份的变化，从而适应不同的生存环境，表现出明显的可塑性。本研究表明，随着海拔的升高，常绿灌木的比叶面积是显著下降的，冷杉表现出与常绿灌木相似的变化趋势，但是没有达到显著性差异，草本植物与落叶灌木比叶面积随海拔没有明显变化。事实上，从4170m到4370m，常绿灌木叶片比叶面积变化也是非常小的，没有达到显著性差异，4370m以上的样点4和样点5叶片的比叶面积是显著降低的，这可能与样点4和5在林线以上有关，脱离了乔木的遮阴环境，光照的增加导致比叶面积的减小。如前所述，这种变化趋势与Körner *et al.* (1986)所报道的不同生活型植物的海拔分异是相矛盾的，这也同时证实了我们的观点，林线地区灌木和草本没有表现出比乔木明显的变化趋势。与比叶面积相反，单位重量的叶氮及磷含量没有明显的海拔变化趋势，而单位面积叶氮与磷含量随海拔逐渐增加主要受到比叶面积的影响，即光合能力没有明显的海拔变化，基本上支持了前人研究结果（Vitousek *et al.* 1990, Hultine and Marshall 2000）。前人的研究表明植物叶片氮含量与海拔有很好的正相关关系，也即随着海拔的升高氮含量是显著性增加的（Körner 1989, Sparks

and Ehleringer 1997), 而且这种增加有可能是全球性的, 特别是低温和较短的生长季节对植物生长的限制要高于根部对氮吸收的限制, 从而导致了氮含量的增加 (Hultine and Marshall 2000)。本研究植物叶片比叶面积、单位面积氮及磷含量随海拔的微弱变化与我们海拔梯度的设置有关, 从样点 1 到样点 5 仅有 320m 的海拔高差, 所以尽管叶性状有随海拔变化的趋势, 但只有极少情况下达到显著性差异。

叶性状的显著变化与由海拔变化带来的温度、降水、光照以及土壤营养状况的改变有直接的关系 (Vitousek *et al.* 1992, Cordell *et al.* 1998, Luo *et al.* 2004, 2005, 张林等 2004, 李永华 2005, He *et al.* 2006)。比叶面积的变化与温度的变化及光照强度的变化有直接的关系 (Körner *et al.* 1986)。在高海拔地区细胞壁和栅栏层厚度的增加是比叶面积下降的直接原因 (Körner *et al.* 1986), 即比叶面积的下降同时反映了植物叶片厚度的增加 (Williams and Black 1993)。叶片厚度的增加一方面与叶片单位面积光合能力有关 (Friend and Woodward 1990, Körner and Diemer 1987), 有利于高海拔地区植物的光合作用; 另一方面, 随着叶片厚度的增加, 叶片抵御高山地区极端的生存环境是有利的, 比如强光照, 低温大风天气, 这种防御能力对常绿植物尤为重要。本研究常绿灌木比叶面积在 4370m 与 4410 之间的显著性差异主要是源于光照的变化, 而从海拔 4170m 到 4370m, 土壤温度变化接近  $1^{\circ}\text{C}$ , 而大气温度变化也在  $1^{\circ}\text{C}$  左右, 没有导致叶性状的显著变化, 尽管比叶面积和单位面积的氮、磷含量分别表现出降低或增加的不同趋势。

### 4.3 植物叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值随海拔变化的因素分析

植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值反映了叶片  $\text{CO}_2$  需求和供给之间的平衡, 与叶片内部  $\text{CO}_2$  浓度有直接关系。 $\text{CO}_2$  需求反映植物光合能力的强弱, 而  $\text{CO}_2$  供给反映植物叶片气孔导度的变化。在气孔导度不变的情况下, 植物光合能力增加, 对  $\text{CO}_2$  的需求增加, 叶片内部  $\text{CO}_2$  浓度降低, 那么对  $^{13}\text{C}$  的分馏降低, 则光合产物的  $\delta^{13}\text{C}$  值升高, 反之则降低。如果在植物光合能力保持不变的情况下, 气孔导度增加, 叶片内部  $\text{CO}_2$  浓度增加, 对  $^{13}\text{C}$  的分馏增加, 光合产物的  $\delta^{13}\text{C}$  值降低, 同样如果气孔导度下降, 则光合产物的  $\delta^{13}\text{C}$  值升高。但绝大多数情况下叶片光合能力与气孔导度是协同变化的, 这也就为研究光合产物  $\delta^{13}\text{C}$  值变化的原因带来了困难,

要分析影响  $^{13}\text{C}$  分馏的主要因素。大量的研究表明植物  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔的变化一方面与非生物因素（环境因子）有直接的关系，而且与叶片形态及生理学特征随海拔的变化相关。下面就这几个方面探讨本研究叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值的海拔变化。

#### 4.3.1 环境因素

植物  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔变化与环境因子有直接关系，因为随着高海拔升高，大气温度、湿度、降水以及  $\text{CO}_2$  浓度等都会发生明显的变化，植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值变化与这些环境因子有很好的相关关系（Edwards *et al.* 2000, Guillemette and Stephen 2001, Marshall and Monserud 1996, Marshall and Zhang 1994, Sun *et al.* 1996）。表 5-3 列举了部分气象数据，主要包括土壤温度和土壤湿度。由于本研究设置的采样点只有 200m 的高差，而常绿灌木也只有 320m 高差，所以大气  $\text{CO}_2$  浓度、大气压力以及降水我们认为没有显著性变化的，不会对植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值有明显的影响，我们认为植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值的海拔差异主要受气温、土壤温度及土壤湿度的影响，下面就试图从这几个方面进行分析。如第四章所述，温度主要通过影响叶片的气孔导度及叶片内部光合作用酶的活性来影响碳同位素分馏，温度还可能影响溶雪和土壤解冻，以及植物树干的树液流动而影响植物的水分供应，从而影响植物叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值。

林线处，土壤温度可能影响植物的水分利用状况，尤其是在林线地区低温削弱了植物水分的传输。从表 5-3 表明，从海拔 4170m 到海拔 4370m，土壤年平均温度和 5~9 月份的土壤温度都是明显降低的，而且 5~9 月份降低的幅度要高于年平均土壤温度。与此相反，土壤年平均湿度以及 5~9 月份的土壤湿度是随海拔升高而升高的。本研究中没有测量到海拔 4170m 的大气温度，但根据传统方法，海拔每升高 100m 大气温度下降大概  $0.6^\circ\text{C}$  推算，从 4170m 到 4370m 气温的变化在  $1^\circ\text{C}$  以上。本研究植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔升高与大气温度及土壤温度的降低有直接关系，但我们认为降低的大气温度和土壤温度主要影响叶片的气孔导度，而非植物的光合作用能力。尽管温度的降低可以影响植物叶片内部植物光合作用所需的生化酶的活力，但随海拔升高植物叶片单位面积的叶氮及叶磷含量是呈现上升趋势的，这也就部分的补偿了酶活力的降低，而且在高山地区植物的光合作用对温度敏感性差。最近的研究也表明，在林线地区植物光合能力随海拔升高变化是不大的（Körner 2003），受影响的是植物的生长，从而出现了正碳平衡，而非负碳平衡，即随海拔升高植物非结构碳水化合物含量是呈现增加趋势的（Körner 2003, Höch

*et al.* 2003, Höch and Körner 2003, Höch *et al.* 2002)。随海拔升高, 大气温度一方面直接影响气孔的开放, 低温诱使气孔导度下降或者关闭 (Smith *et al.* 1984), 另一方面较低的大气温度能够影响溶雪和土壤解冻, 从而降低植物的水分供应, 而较低的土壤温度能够影响气孔的蒸散, 同时土壤和大气低温限制了植物树干的树液流动 (Smith *et al.* 1984), 从而增加了沿树高的水势梯度, 可以诱导气孔的关闭。这些影响对高海拔地区, 尤其是林线地区的乔木物种是非常重要的, 因为温度不光是直接影响植物叶片的光合作用和气孔导度, 而对水分的供应也有重要影响, 从而间接地影响植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化 (详见第六章)。本研究中从海拔 4170m 到海拔 4370m, 土壤年平均湿度及 5~9 月份湿度是增加的 (表 5-3), 如果单纯从土壤湿度对植物叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值影响考虑, 那么在 4370m 处, 植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值应该降低的, 这与实测的数据相反, 表明即使土壤湿度增加, 但由于低温限制了水分的吸收导致植物叶片存在水分胁迫 (Magnani and Borghetti 1995)。

表 5-3 不同海拔土壤温度及湿度变化

Table 5-3 Variations of soil temperature and soil humidity for different altitudes

海拔 Altitude (m)	土壤年平均温度 Annual average soil temperature (°C)		土壤年平均湿度 Annual average soil humidity (%)		5~9 月份土壤温度 Soil temperature (June ~ September) (°C)		5~9 月份土壤湿度 Soil humidity (June ~ September) (%)	
	-20cm	-40cm	-20cm	-40cm	-20cm	-40cm	-20cm	-40cm
	4170	2.01	2.00	14.39	14.98	5.86	5.53	20.26
4370	1.46	1.19	23.37	23.39	4.71	4.10	32.56	30.33

#### 4.3.2 与叶性因子的关系

常绿灌木的当年叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与比叶面积有很好的负相关关系 ( $P < 0.01$ ), 而一年叶也分别有弱相关关系 (常绿灌木:  $P < 0.05$ ), 表明灌木  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔的增加与比叶面积随海拔的降低有关。比叶面积对  $\delta^{13}\text{C}$  值的影响表现在两个方面: 一、比叶面积较低的叶片厚度增加, 从而增加了大气  $\text{CO}_2$  进入叶片内部的距离 ( $\text{CO}_2$  运输距离增加), 从而使进入叶片内部的  $\text{CO}_2$  含量下降, 也即叶片内部的  $\text{CO}_2$  分压差降低, 最终导致对  $^{13}\text{C}$  的分馏下降, 叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值升高 (Vistousek *et al.* 1990)。二、较厚的叶片通常包含单位面积的光合作用所需的氮、磷含量, 因此增加了 A/g 比率, 减弱了对  $^{13}\text{C}$  的分馏, 从而使叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值升高 (Hultine and



Marshall 2000)。比叶面积随海拔的升高可能是本文中常绿灌木叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值在高海拔地区增加的主要原因，从海拔 4370m 到 4410m，虽然海拔是升高的，但是由于离开了冷杉的遮阴环境，光照增加，改善了土壤的温度，4410m 处的生长季土壤温度较 4370 冷杉林内要高  $1^\circ\text{C}$ ，土壤温度的升高理论上应该导致灌木叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值的降低，可事实 4410m 当年叶叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值为  $-26.63\%$ ，比 4370m ( $-26.90\%$ ) 高  $0.27\%$  (表 5-2)，而一年叶也要高  $0.43\%$  (表 5-2)，这种变化用可能是由于光照强度的改变影响了植物叶片比叶面积的变化，叶片的增厚增加  $\text{CO}_2$  进入叶片内部距离，而且单位面积氮磷含量增加 (进而光合速率增加)，从而使叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值升高，这种趋势在当年叶尤其明显。

前人研究表明植物叶氮、磷含量 (单位重量或单位面积) 随海拔变化显著，表现出随海拔的增加而增加，这与羧化作用的效率增加 (Körner and Diemer 1987)，从而与  $\delta^{13}\text{C}$  值的增加有直接关系 (Körner *et al.* 1988, Luo *et al.* 2006, Li *et al.* 2006)。叶片氮、磷含量与  $\delta^{13}\text{C}$  值之间的相关性是由于氮、磷是光合作用器官的重要组成部分。大量的叶氮是以 RuBP 酶，叶绿素以及构建其它的与光合作用有关的生化结构的形式存在，这些酶、叶绿素以及生化结构都是与植物的碳吸收有关系，所以叶氮含量与羧化效率之间关系是普遍存在的 (Field and Mooney 1986)。磷是叶绿体膜、NADP 和 ATP 的必需元素，磷的缺乏将直接导致植物叶片光合速率的降低 (Ciereszko *et al.* 2002)。尽管大量的研究表明叶片碳同位素组成与叶氮含量的正相关关系 (Luo *et al.* 2006, Li *et al.* 2006)，我们的研究表明只有单位面积叶氮、磷含量与  $\delta^{13}\text{C}$  值有正相关关系，而单位重量的氮、磷含量与  $\delta^{13}\text{C}$  值无关，这与 Kloeppel *et al.* (1998) 的研究是一致的。他们认为，海拔变化带来的环境因子的变化影响了二者之间的关系，而且在环境条件不成为限制植物光合作用的情况下，才能更好地反映出叶片氮、磷含量与叶片光合能力的线性关系。因为在寒冷的环境条件下，很大一部分氮被用来合成细胞壁以及增加栅栏组织的厚度，一方面用于抵抗高山环境的大风、冰雹等带来的机械损伤，另一方面可以防止水分的过渡散失，提高高山植物叶片的水分含量。所以在这种情况下，单位重量氮、磷含量的高低并不能完全反映植物叶片的光合能力。而在几种木本植物种的研究发现，植物氮含量与  $\delta^{13}\text{C}$  值呈现出负相关关系 (Vitousek *et al.* 1990, Hultine and Marshall 2000)，他们把这种负相关关系归因于叶片厚度增加而使  $\text{CO}_2$  在叶片内部运输受到限制。本研究中，灌木叶  $\delta^{13}\text{C}$  值均与比叶面积呈负相关，但

与单位重量或面积氮、磷含量无相关关系或相关关系没有一致性，而且 $\delta^{13}\text{C}$ 值与单位面积的正相关关系主要是由于与比叶面积的负相关所导致（单位面积氮、磷含量=单位重量氮磷含量/比叶面积），表明比叶面积的海拔变化对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响主要是通过增加叶片厚度，从而使得 $\text{CO}_2$ 在叶片内部的传输距离增加而导致对 $^{13}\text{C}$ 的分馏增加，支持了Vitousek *et al.*（1990）和 Hultine and Marshall（2000）的观点。另外，不同生活型植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值与淀粉及非结构性碳含量均没有显著性相关关系（见下述）。而乔木 $\delta^{13}\text{C}$ 值与比叶面积呈负相关关系只在当年叶达到显著性，一年叶则无显著相关性，而且比叶面积随海拔的变化没有达到显著性差异。另外，与单位面积及单位重量氮、磷含量无相关关系，说明光合能力及叶片厚度变化对乔木叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随海拔的梯度变化贡献不大。如前所述，可能与环境因子的变化有直接关系，低温是直接原因，而低温主要通过影响水分的吸收及在树干的传输而使植物在高海拔存在水分胁迫。

#### 4.3.3 与淀粉及非结构性碳含量的关系

许多研究从生物化学角度用淀粉或非结构性碳含量的变化来解释植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化。Jäggi *et al.*（2002）的研究发现，生长季初当年叶含有很高的淀粉含量，而且叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值也有明显的高值，淀粉含量的变化能够很好地解释叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随季节的变化。许多研究也证实淀粉含量及可溶性糖含量随季节有明显的差异（Oleksyn *et al.* 2000, Jäggi *et al.* 2002, Scartazza *et al.* 2004），指出当年叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值随季节变化呈降低趋势，在春季淀粉含量最高，夏季下降，而在冬季下降到最低水平（Oleksyn *et al.* 2000）。本研究表明，淀粉及非结构碳水化合物（NSC）含量只有在冷杉中是随海拔上升而呈现微弱增加趋势，但是没有显著性差异，而在其它生活型植被中无明显海拔变化。而且相关分析表明，淀粉及非结构性碳含量与同位素组成无任何相关性，表明 $\delta^{13}\text{C}$  值的变化至少是在海拔梯度上的变化无法用淀粉及非结构性碳含量来解释。

## 第六章 冠层高度和叶龄对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值及其相关叶性状的影响

**摘要:** 通过分析乔木(急尖长苞冷杉)及常绿灌木(海绵杜鹃和黄杯杜鹃)不同年龄叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值、比叶面积、单位重量及单位面积氮、磷含量( $N_{\text{mass}}$ ,  $N_{\text{area}}$ ,  $P_{\text{mass}}$ ,  $P_{\text{area}}$ )、淀粉及非结构性碳含量随取样高度的分布,研究冠层高度及叶龄对稳定碳同位素组成及相关叶性状和非结构性碳含量的影响,检验是否能用水力限制假说(Hydraulic limitation hypothesis)来解释叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随冠层高度的变化特征。随着取样高度的增加,三个物种的叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值均显著增加,不同叶龄 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化趋势相同,单位高度的叶 $\delta^{13}\text{C}$ 变化率相似(冷杉0.18-0.20‰/m vs 杜鹃灌木0.16-0.17‰/m),而且各海拔冠层间的变化趋势相同,表明存在水力限制的物理过程。同时,单位重量叶氮、磷含量及其淀粉及非结构性碳含量沿树高均没有显著变化,表明光合作用的分馏过程不能解释叶 $\delta^{13}\text{C}$ 沿树高的垂直变化。受叶龄影响, $\delta^{13}\text{C}$ 值与比叶面积呈负相关,而与叶氮、磷含量呈正相关,与淀粉及非结构性碳含量无明显相关关系。因此,叶气孔导度和光合能力随冠层高度和叶龄的耦合变化决定了 $\delta^{13}\text{C}$ 的变化,其中沿冠层高度的水力变化所形成的水势梯度是 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化的主要控制因子,说明在冷湿气候下的林线地区植物叶片很可能普遍存在水分胁迫,尤其是中上部的叶片。另外,在较高海拔处即林线上限,三个物种的 $\delta^{13}\text{C}$ 变化率最大,表明高海拔处低温对水分胁迫的影响尤为明显。

### 1 引言

Kloppel *et al.* (1998) 认为,在高海拔地区由于水分相对充足,水分已经不是植物光合作用的主要限制因子,而较低的  $\text{CO}_2$  浓度及低温是限制植物生长和生存的主要瓶颈,所以高海拔地区不同植物(包括常绿及落叶植物)叶  $\delta^{13}\text{C}$  值应该没有显著性差异。与此相反,第四章我们通过比较不同生活型之间的稳定碳同位素组成发现,在降水相对充足,土壤含水量很高的色齐拉山阴坡冷杉林线不同生活型植物间  $\delta^{13}\text{C}$  值有显著不同,而且植物种间的差异主要反映了生活型的变化,表明不同生活型之间存在不同的碳-水平衡过程,即不同生活型植物(尤其是常绿和落叶)水分利用策略的不同,表明水分是植物生长的限制因子。进一

步分析不同生活型叶  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔变化的分异模式（第五章）一方面表明林线地区乔木对环境的响应要比灌木及草本植物强烈，另一方面，林线处乔木物种可能由于树高及生长季低温限制了水分的吸收及传输，使其对水分胁迫的响应更敏感，可能制约乔木物种在林线以上的生长及生存。为了进一步研究树高与水分胁迫的关系，有必要对同株样木不同取样高度的叶水分利用情况进行检验。植物叶  $\delta^{13}\text{C}$  值能够为研究叶片水分利用状况提供一个有效的手段（Koch *et al.* 2004, Ryan *et al.* 2006）。一般地，冠层高度增加将会引起光照和叶水势发生梯度变化，同时土壤呼吸产生的  $\text{CO}_2$  浓度梯度以及冠层内部微环境变化引起的叶性状变化也在很大程度上与冠层高度有关，这些因素都可能会影响植物叶片的稳定碳同位素比值随冠层高度的分布（Le Roux *et al.* 2001, Buchmann *et al.* 2002, Niinemets *et al.* 2004a, Holtum and Winter 2005, Duursma and Marshall 2006）。尽管  $\delta^{13}\text{C}$  值在不同冠层高度的分布是普遍存在的，但是内在的机理并没有搞清楚，存在很大的争议（Niinemets *et al.* 2004a, Duursma and Marshall 2006），而且当前的研究没有得出一个统一的结论（Duursma and Marshall 2006）。一方面由于不同地区变化的幅度及模式有较大变化，另一方面，很难区分  $\delta^{13}\text{C}$  值在冠层间变化与光照及水分变化的关系，因为从冠层下部至冠层上部，光照也发生明显变化，而光照在一定范围内与叶  $\delta^{13}\text{C}$  值呈正相关关系（Le Roux *et al.* 2001）。最近大量的观测数据表明，在叶面积指数  $<2.5$  的稀疏群落或离地面 1 米以上郁闭林冠中，土壤呼吸产生的  $\text{CO}_2$  对冠层叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的影响可以忽略不计（Buchmann *et al.* 2002）。

本研究我们在色齐拉山林线选择急尖长苞冷杉和两种林下常绿灌木（海绵杜鹃和黄杯杜鹃）作为研究对象，通过分析叶  $\delta^{13}\text{C}$  值和相关叶性状及非结构性碳含量，研究不同物种不同叶片年龄  $\delta^{13}\text{C}$  值随取样高度的分布规律，试图揭示影响  $\delta^{13}\text{C}$  值变化的原因及其与叶性状和非结构性碳含量之间关系，以期验证随高度变化的水力限制假说（Hydraulic limitation hypothesis）能否解释叶  $\delta^{13}\text{C}$  值随冠层高度的变化。所取的冷杉和常绿灌木共生于相同的植物群落中，而且常绿灌木分布于冷杉林下。我们认为，如果光照是影响  $\delta^{13}\text{C}$  值沿树高变化的主要因子，那么冷杉叶  $\delta^{13}\text{C}$  值及相关叶性状将出现明显的高度变化，而林下常绿灌木层在不同取样高度的光照变化应该是不大，其叶  $\delta^{13}\text{C}$  值及相关叶性状应该无明显的高度变化。另一方面，如果高度变化形成的叶片水势梯度变化是  $\delta^{13}\text{C}$  变化的主要控制因子，那么冷杉与灌木应该具有相同的叶  $\delta^{13}\text{C}$  随树高的变化趋势和变化

幅度（即单位高度的叶 $\delta^{13}\text{C}$ 变化率），因为与水分重力势相关的高度变化是一种物理过程而非生物过程（Ryan and Yoder 1997）。

## 2 材料与方方法

### 2.1 样品的采集

在色齐拉山阴坡林线 4170m、4280m、4370m 处（三个海拔梯度）各选取共生的急尖长苞冷杉 3 株，常绿灌木（海绵杜鹃和黄杯杜鹃）2-3 株。冷杉分上、中、下三层取样，年龄按 0-5 年叶采集，而常绿灌木分上、下两层进行取样，而叶片年龄按 0-2 年叶采集。样品采集后于当日下午放到微波炉中杀青 1 分钟，之后在实验室中于 70℃恒温箱中烘 48 小时至恒重，用粉碎机粉碎，过 80 目筛装入密封袋中备用。

### 2.2 样品的分析

样品的稳定碳同位素组成分析 详见第四章。

比叶面积、氮、磷含量、淀粉含量及非结构碳水化合物含量分析详见第五章。

### 2.3 统计分析

数据以SPSS10.0进行统计分析，以Mean  $\pm$  SD表示。不同年龄及树高之间的差异用双因素方差分析，同时检验年龄及树高对同位素及叶性状之间有无交互影响。简单线性回归分析植物叶片稳定碳同位素比值与相关叶性状之间的关系。对各海拔高度冷杉及灌木当年叶在冠层间的变异分别用单因素方差分析及独立样本T检验进行分析。

## 3 结果

### 3.1 $\delta^{13}\text{C}$ 值、叶性状、淀粉及非结构性碳含量随取样高度的变化规律

表 6-1 及 6-2 表明不同海拔冷杉及灌木当年叶  $\delta^{13}\text{C}$  值随取样高度的变化趋势是相同的，值得注意的是变化幅度随着海拔的升高是逐渐增加的，在高海拔处

冷杉及灌木冠层间的变化幅度最大, 尽管变化幅度在不同海拔间没有显著性差异 ( $P > 0.05$ ) (表 6-1, 6-2)。因为不同海拔的变化趋势是一致的, 故将三个海拔样品放到一起进行分析。方差分析表明冠层取样高度对冷杉及常绿灌木叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值均有显著影响。随着冠层高度的增加叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值显著升高 ( $P < 0.001$ ) (表 6-3), 而且不同年龄叶片的变化趋势一致 (图 6-1a, 6-2a)。冷杉叶片单位面积的氮磷含量 ( $N_{\text{area}}$ 、 $P_{\text{area}}$ ) 及比叶面积 (SLA) 在不同取样高度间有显著性差异 ( $P < 0.01$ ),  $N_{\text{area}}$  和  $P_{\text{area}}$  随取样高度的增加而升高 (图 6-1e, f), 而 SLA 降低 (图 6-1b)。与冷杉不同, 常绿灌木只有 SLA 在冠层间有弱显著性差异 ( $P = 0.041$ ) (表 6-3), 在冠层上部有降低趋势 (图 6-2b), 而  $N_{\text{area}}$  和  $P_{\text{area}}$  没有显著差异 ( $P > 0.05$ ) (表 6-3, 图 6-2e, f)。冷杉及常绿灌木单位重量氮磷含量 ( $N_{\text{mass}}$ 、 $P_{\text{mass}}$ )、淀粉及非结构性碳含量在不同取样高度间没有显著性差异 ( $P > 0.05$ ) (表 6-3, 图 6-1c, d, g, h, 图 6-2c, d, g, h)。不同年龄叶片叶性状及碳含量在冠层间的变化趋势基本是一致的 (图 6-1, 2), 而且不同海拔高度变化趋势一致。

### 3.2 $\delta^{13}\text{C}$ 值、叶性状、淀粉及非结构性碳含量随叶片年龄的变化

除冷杉单位面积的叶氮含量外, 冷杉及常绿灌木  $\delta^{13}\text{C}$  值及所有叶性指标在不同叶龄中均有显著性差异 (表 6-3), 但表现出的变化趋势是不一样的。 $\delta^{13}\text{C}$  值、SLA、 $N_{\text{mass}}$ 、 $N_{\text{area}}$ 、 $P_{\text{mass}}$  以及  $P_{\text{area}}$  随叶片年龄的增加而逐渐下降 (图 6-1a-d, f, 图 6-2a-f)。冷杉叶片淀粉及非结构碳水化合物含量呈现先上升后下降的趋势 (图 6-1g-h), 而常绿灌木的淀粉及非结构碳在当年生叶较低外, 一年和二年叶没有显著性差异 (图 6-2g-h)。树高和叶龄对  $\delta^{13}\text{C}$  值、叶性状及非结构性碳含量均无交互影响 (表 6-3)。

表 6-1 不同海拔地带冠层高度对冷杉当年叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的影响. 表中给出 F 值及  $\delta^{13}\text{C}$  值随冠层变化幅度. \* 0.05 的显著差异水平. 变化幅度后的相同字母表示海拔间没有显著性差异.

Table 6-1 Effect of sampled canopy on  $\delta^{13}\text{C}$  values of current leaves of *Abies* at different altitudes. F value and variation extent of  $\delta^{13}\text{C}$  values are present. \*  $P < 0.05$ . The same letter followed by variation extent indicates no significant difference between altitudes.

海拔 (m)	F 值	变化幅度
Altitude (m)	F value	Variation extent
4170	6.93*	0.177‰/m <sup>a</sup>
4280	5.94*	0.180‰/m <sup>a</sup>
4370	7.21*	0.196‰/m <sup>a</sup>

表 6-2 不同海拔地带冠层高度对灌木当年叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的影响. 表中给出  $t$  值,  $P$  值及  $\delta^{13}\text{C}$  值随冠层高度的变化幅度. 变化幅度之后的相同字母表示海拔间没有显著性差异.

Table 6-2 Effect of sampled canopy on  $\delta^{13}\text{C}$  values of current leaves of shrubs at different altitudes.  $t$  value,  $P$  value and variation extent of  $\delta^{13}\text{C}$  values are present. The same letter followed by variation extent indicates no significant difference between altitudes.

海拔 (m)	$t$ 值	$P$ 值	变化幅度
Altitude (m)	$t$ value	$P$ value	Variation extent
4170	1.286	0.246	0.155‰/m <sup>a</sup>
4280	3.157	0.020	0.164‰/m <sup>a</sup>
4370	2.450	0.050	0.171‰/m <sup>a</sup>

表 6-3 叶片年龄及取样高度对  $\delta^{13}\text{C}$  值, 单位重量, 单位面积叶氮含量, 叶磷含量, 比叶面积, 淀粉及非结构性碳含量影响的双因素方差分析结果.

Table 6-3 Two-way ANOVAS were used to analyze the effects of needle age and sampled canopy on  $\delta^{13}\text{C}$  values,  $N_{\text{mass}}$ ,  $N_{\text{area}}$ ,  $P_{\text{mass}}$ ,  $P_{\text{area}}$ , specific leaf area (SLA), starch and NSC.

叶测定指标	叶片年龄		取样高度		叶片年龄 × 取样高度	
Leaf variables	Age		Height		Age × height	
	冷杉	常绿灌木	冷杉	常绿灌木	冷杉	常绿灌木
	Trees	Ever-green shrubs	Trees	Ever-green shrubs	Trees	Ever-green shrubs
同位素比值 $\delta^{13}\text{C}$ value	3.30**	10.99***	23.68***	30.96***	0.24 <sup>ns</sup>	0.95 <sup>ns</sup>
叶氮含量 $N_{\text{mass}}$	121.16**	24.44***	1.01 <sup>ns</sup>	0.38 <sup>ns</sup>	0.81 <sup>ns</sup>	0.08 <sup>ns</sup>
叶氮含量 $N_{\text{area}}$	1.05 <sup>ns</sup>	3.23*	49.75**	0.29 <sup>ns</sup>	0.64 <sup>ns</sup>	0.13 <sup>ns</sup>
叶磷含量 $P_{\text{mass}}$	83.04**	44.59***	1.01 <sup>ns</sup>	0.06 <sup>ns</sup>	0.66 <sup>ns</sup>	0.12 <sup>ns</sup>
叶磷含量 $P_{\text{area}}$	10.87**	14.90***	28.61**	1.15 <sup>ns</sup>	1.02 <sup>ns</sup>	0.17 <sup>ns</sup>
比叶面积 SLA	23.92**	22.99***	27.41**	3.425*	0.42 <sup>ns</sup>	0.29 <sup>ns</sup>
淀粉 Starch	6.11***	3.79*	0.77 <sup>ns</sup>	0.16 <sup>ns</sup>	0.35 <sup>ns</sup>	1.13 <sup>ns</sup>
非结构碳 NSC	29.16***	11.06***	0.66 <sup>ns</sup>	0.50 <sup>ns</sup>	0.58 <sup>ns</sup>	1.26 <sup>ns</sup>

表中给出 F 值. \*, \*\*和\*\*\*分别表示 0.05, 0.01, 0.001 的显著差异水平.

F values are present. \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ .



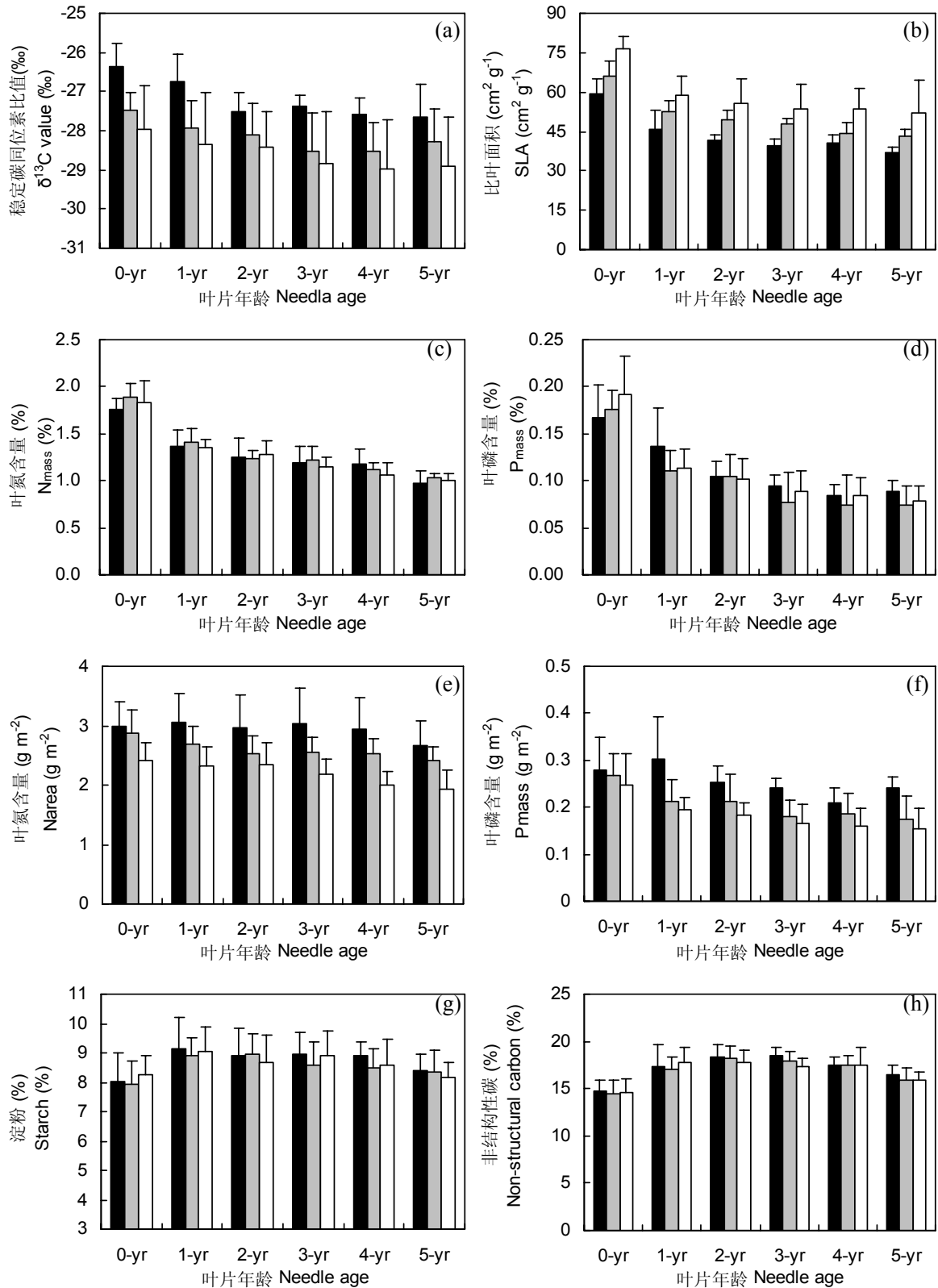


图 6-1 冷杉不同年龄及冠层高度叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值 (a), 比叶面积 (b), 单位重量叶氮含量 (c), 叶磷含量 (d), 单位面积叶氮含量 (e), 叶磷含量 (f), 淀粉含量 (g) 及非结构性碳含量 (h)。数据为平均值  $\pm$  标准差。■ 冠层上部 ■ 冠层中部 □ 冠层下部

Fig. 6-1 Variations in  $\delta^{13}\text{C}$  values (a), specific leaf area (SLA) (b),  $N_{\text{mass}}$  (c),  $P_{\text{mass}}$  (d),  $N_{\text{area}}$  (e),  $P_{\text{area}}$  (f), starch (g) and non-structural carbon (NSC) (h) with needle age and sample height for tree. Data are mean  $\pm$  SD. ■ Upper canopy ■ Middle canopy □ Lower canopy

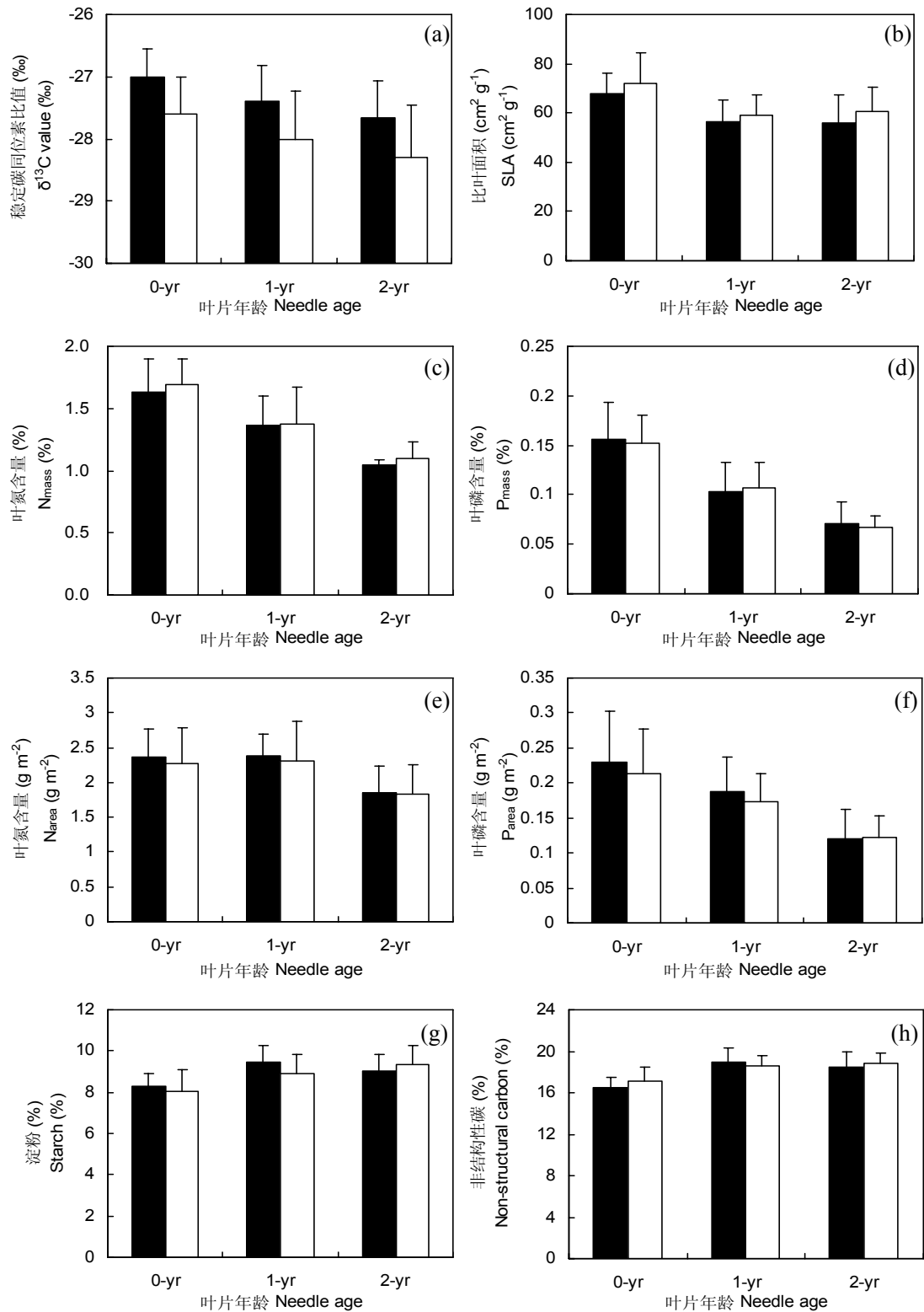


图 6-2 常绿灌木不同年龄及冠层高度叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值 (a), 比叶面积 (b), 单位重量叶氮含量 (c), 叶磷含量 (d), 单位面积叶氮含量 (e), 叶磷含量 (f), 淀粉含量 (g) 及非结构性碳含量 (h)。数据为平均值 $\pm$ 标准差。■ 冠层上部 □ 冠层下部

Fig. 6-2 Variations in  $\delta^{13}\text{C}$  values (a), specific leaf area (SLA) (b), N<sub>mass</sub> (c), P<sub>mass</sub> (d), N<sub>area</sub> (e), P<sub>area</sub> (f), starch (g) and non-structural carbon (NSC) (h) with needle age and sample height for evergreen shrubs. Data are mean  $\pm$  SD. ■ Upper canopy □ Lower canopy

3.3  $\delta^{13}\text{C}$  值与相关叶性状、淀粉及非结构性碳含量的关系

冷杉叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值与比叶面积呈显著负相关 ( $P < 0.05$ ) (图 6-4a1), 而与单位重量氮、磷含量 ( $N_{\text{mass}}, P_{\text{mass}}$ ) 及单位面积氮、磷含量 ( $N_{\text{area}}, P_{\text{area}}$ ) 呈正相关 ( $P < 0.01$ ) (图 6-4, a2-5)。单位面积氮、磷含量与  $\delta^{13}\text{C}$  值的相关性要明显高于单位重量氮、磷含量。常绿灌木叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值与单位面积氮、磷含量 ( $N_{\text{area}}, P_{\text{area}}$ ) 和单位重量磷含量 ( $P_{\text{mass}}$ ) 呈正相关 ( $P < 0.05$ ) (图 6-4, b3-5), 而与比叶面积及单位重量氮含量 ( $N_{\text{mass}}$ ) 无显著相关关系 ( $P > 0.05$ ) (图 6-4, b1-2)。不管是冷杉还是常绿灌木, 叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值与淀粉及非结构性碳含量均无显著性关系 ( $P > 0.1$ ) (图 6-3, a1-2, b1-2)。

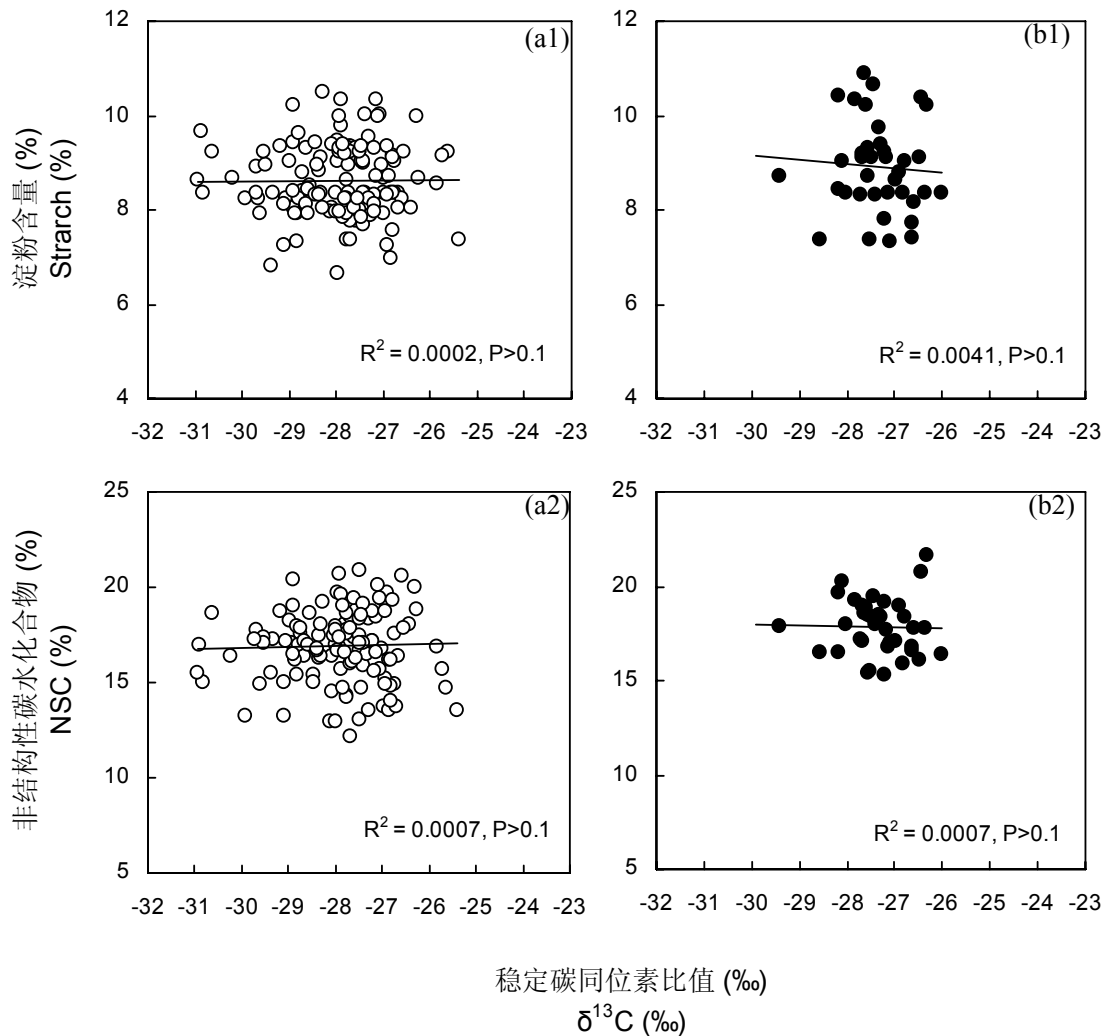


图 6-3 冷杉 (a1-2), 常绿灌木 (b1-2) 稳定碳同位素比值与淀粉以及非结构性碳含量的相关关系

Fig. 6-3 Relationships between  $\delta^{13}\text{C}$  values and contents of starch and non-structural carbon in tree (a1-2), ever-green shrubs (b1-2)

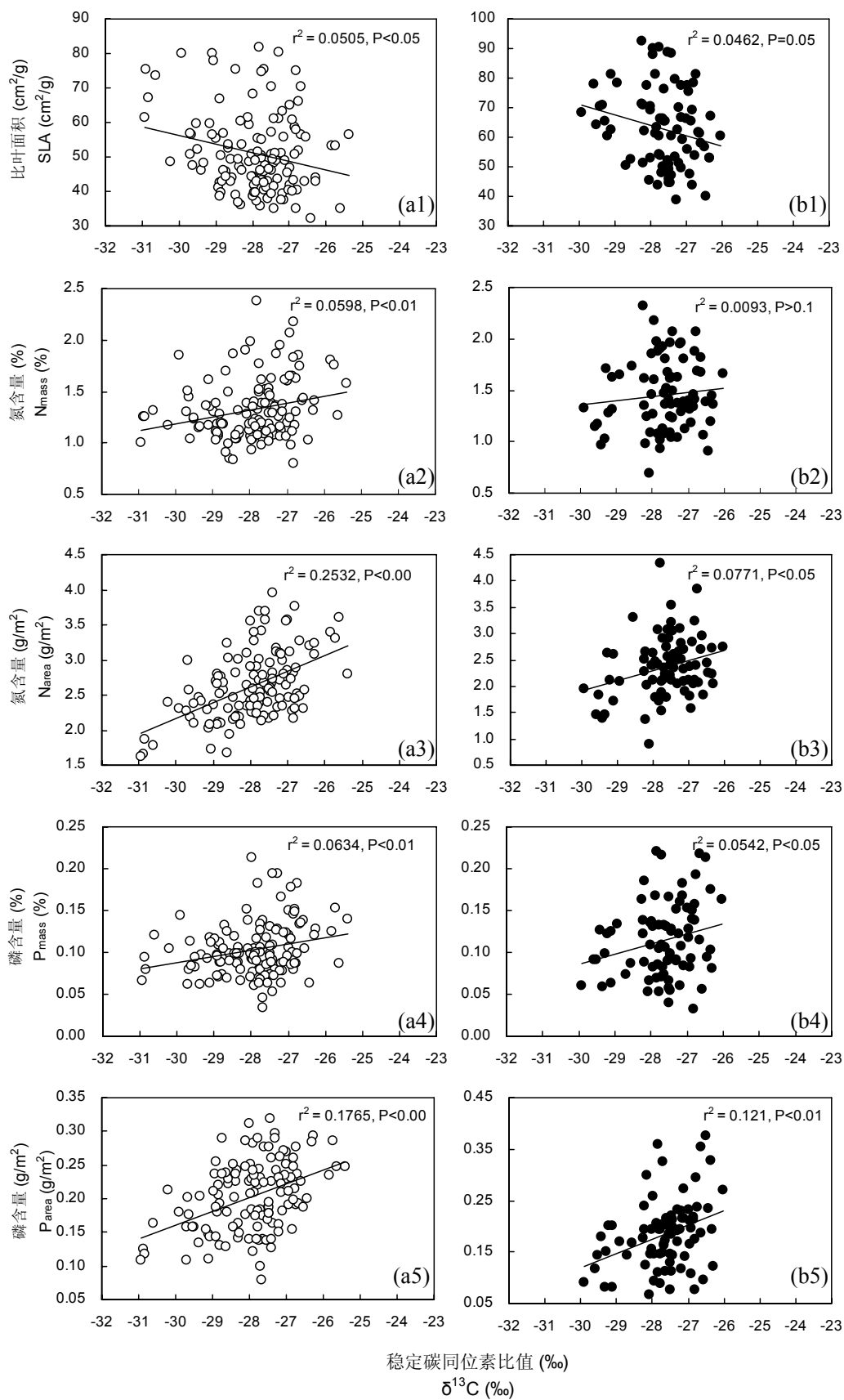


图 6-4 冷杉 (a1-5), 常绿灌木 (b1-5) 稳定碳同位素比值与叶性状之间的相关关系

Fig. 6-4 Relationships between  $\delta^{13}\text{C}$  values and leaf traits in *Abies* (a1-5), evergreen shrubs (b1-5)

## 4 讨论

### 4.1 $\delta^{13}\text{C}$ 值随取样高度的变化及影响因素分析

随着取样高度的增加,分布于不同海拔高度的三个物种(急尖长苞冷杉、海绵杜鹃和黄杯杜鹃)叶  $\delta^{13}\text{C}$  值均显著增加,不同叶龄  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化趋势相同,单位高度的叶  $\delta^{13}\text{C}$  变化率相似(冷杉 0.18‰/m vs 杜鹃灌木 0.16‰/m),而且在不同海拔存在类似的变化趋势,表明存在水力限制的物理过程,而非生物学过程。同时,单位重量叶氮、磷含量及其淀粉及非结构性碳含量沿树高均没有显著变化,表明光合作用的分馏过程不能解释叶  $\delta^{13}\text{C}$  沿树高的垂直变化。国外已有研究结果也表明,由于高度增加而导致冠层上部叶片水分胁迫是碳同位素比值增加的一个重要原因(Waring and Silvester 1994, Koch *et al.* 2004, Duursma and Marshall, 2006)。从冠层下部到冠层上部,随着取样高度的增加,水分通过树干到达叶片的距离增加,由于重力影响,叶片水分供应不足,水势下降,气孔导度下降或者气孔关闭,从而使叶片内部  $\text{CO}_2(\text{C}_i)$  浓度降低,减少了对  $^{13}\text{C}$  的分馏。Niinemets *et al.* (2004a) 认为冠层上部叶片水分胁迫明显高于下部叶片。Ryan *et al.* (2006) 总结了前人研究结果,提出了用水力限制假说(Hydraulic limitation hypothesis, HLH)是普遍存在的,可作为一种机制来解释植物生理生态特性在冠层不同高度间的变化。Koch *et al.* (2004) 在自然杂志上发表论文,研究了加利福尼亚北部暖温带红杉林叶  $\delta^{13}\text{C}$  随冠层高度的变化,认为即使在土壤水分充足的情况下,由于高度增加带来的水分胁迫限制了树木叶片的扩张和光合作用,从而树木不能进一步长高,回归分析表明,单位高度增加的  $\delta^{13}\text{C}$  值增幅为 0.10‰/m 左右。另外, Waring and Silvester (1994) 比较了辐射松不同冠层高度间叶片的同位素比值变化,随高度增加  $\delta^{13}\text{C}$  值增幅为 0.11‰/m, 而 Duursma and Marshall (2006) 研究表明多种针叶树  $\delta^{13}\text{C}$  值在冠层的增加幅度平均小于 0.1‰/m, 均小于本研究的 0.15~0.19‰/m, 这也证实可能是由于在林线处由于低温限制了水分的吸收以及在树干的传输速率使不同高度叶片水分胁迫加剧。另外随着海拔的升高单位冠层高度  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化率是增加的(表 6-1, 6-2), 也进一步说明在高海拔处由于低温使限制了水分的吸收及传输使水分胁迫的物理过程加剧。

另一方面,许多研究把  $\delta^{13}\text{C}$  值在冠层内部不同高度间的变化归因于冠层内

部光照通量的变化 (Le Roux *et al.* 2001, Zimmermann and Ehleringer 1990), 因为在冠层内部从下部到上部光照强度发生剧烈变化 (Le Roux *et al.* 2001, Parker *et al.* 2002, Wright *et al.* 2006), 从而直接或者间接的影响  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化。Le Roux *et al.* (2001) 发现随着光照的加强叶片内部的  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ) 下降, 从而导致植物叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  比值增加。许多科学家发现  $C_i$  与  $\delta^{13}\text{C}$  值有很好的相关关系从而用来解释同位素比值与光照通量的关系。但是, 大量的研究发现对于一个特定的光量子通量密度 (PPFD) 变化,  $C_i$  是不变的 (Wong *et al.* 1985, Leuning 1995)。Le Roux *et al.* (2001) 模拟了  $C_i$  与光照强度之间的关系, 表明  $C_i$  随着光照的增强而降低, 但他们的结果仅仅是基于一个气孔导度模型, 与实验数据有一定的差异。所以光照水平对  $C_i$ , 进而对  $\delta^{13}\text{C}$  值的影响在自然条件下是否存在还不是很清楚。另外, 不同冠层光照强度的变化可能通过影响植物叶片的形态及化学组成而影响  $\delta^{13}\text{C}$  值。从冠层下部到上部, 冷杉  $\delta^{13}\text{C}$  值显著增加, 比叶面积逐渐降低, 单位重量叶氮、磷含量没有明显变化; 而受比叶面积影响, 单位面积叶氮、磷含量增加趋势 (图 6-4)。灌木  $\delta^{13}\text{C}$  值从取样下部到上部显著增加, 而叶性状除比叶面积有弱变化外, 单位重量与单位面积的氮、磷含量均无显著性差异 (表 6-1), 说明叶性状对灌木叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值在不同高度间变化的贡献不大。本研究中, 乔木和灌木叶  $\delta^{13}\text{C}$  值均与比叶面积呈负相关, 但与单位重量或面积氮、磷含量相关关系没有一致性, 表明比叶面积沿冠层高度的变化对叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值的影响主要是通过增加叶片厚度以减少水分损失, 从而使大气  $\text{CO}_2$  在叶片内部的传输距离增加, 叶片内部的  $\text{CO}_2$  分压降低, 最终导致对  $^{13}\text{C}$  的分馏下降, 叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值升高 (Vistousek *et al.* 1990)。

James *et al.* (1994) 认为在高海拔林线地区是存在水分胁迫的。叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值随树高变化很可能与林线土壤水分供应有联系。尽管在许多高山地区, 降水似乎不会成为限制植物生长和生存的主要因子, 但由于其所处的低温环境, 限制了根系对土壤水分的吸收 (Magnani and Borghetti 1995, Li *et al.* 2004) 以及在树干的水分转输速率 (Smith *et al.* 1984), 而且较低的蒸腾作用也降低了水分拉力, 使叶片仍存在水分胁迫 (Li *et al.* 2004)。水分胁迫在林线地区对植物种, 尤其是乔木物种的影响已经得到了广泛注意, 同时也得到了大量研究的证实 (Körner 1998, Sveinbjörsoon 2000, Grace *et al.* 2002)。如第五章所示, 从海拔 4170m 到海拔 4370m, 土壤年平均湿度及 5~9 月份湿度是增加 (表 5-3), 如果单纯从土壤湿度

对植物叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值影响考虑,那么在 4370m 处,植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值应该降低的,这与实测的数据相反,表明即使土壤湿度增加,但由于低温限制了水分的吸收导致植物叶片存在水分胁迫 (Magnani and Borghetti 1995)。虽然从海拔 4170 到 4370m 土壤水分是增加的,但  $\delta^{13}\text{C}$  随冠层高度的变化率是逐渐升高的 (表 6-1, 6-2) (冷杉及灌木变化趋势是相同的),说明低温对水分吸收及传输的限制在高海拔处是尤为显著的。

土壤呼吸放出的  $\text{CO}_2$   $\delta^{13}\text{C}$  值明显偏负,对低层叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值存在“冠层效应” (Brooks *et al.* 1997),但是当林冠层叶面积指数低于 2.5 或者是离地面高度大于 1m 时,冠层内白天  $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$  (大气  $\text{CO}_2$   $\delta^{13}\text{C}$  值) 差异是可以忽略不计的 (Buchmann *et al.* 2002)。我们实验中采集的冷杉叶片在最下部冠层高度已经超过 3m,而灌木采样最下部高度也超过 1.2m,所以我们认为本文中  $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$  对叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值随冠层高度变化的贡献不大。由于各种原因,本研究没能直接测定植物叶片的水势,无法比较水势在冠层间的分布,并进一步研究叶片水势与叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值之间的关系,这还需要在以后的研究中进一步证实。

植物在生长繁殖过程中不断地生产、贮存、投资和损失碳组分。特定时间内植物的碳组分中非结构性碳含量,反映了光合碳生产与植物生长及呼吸碳需求之间的平衡,是植物在特定环境条件下碳供应状况的衡量指标 (Körner 2003)。由于冠层上部叶片光照强度要低于冠层下部,而且比叶面积减小,提高了单位面积的氮、磷含量,提高光合能力,而且结合前人的研究结果 (Harley *et al.* 1996, Herrick and Thomas 1999),淀粉及非结构性碳含量在不同取样高度应该有显著性差异,冠层上部应该高于下部。与此相反,我们对冷杉及常绿灌木的淀粉及非结构性碳含量在不同高度间的比较分析表明没有任何显著性变化。相关机理有待进一步研究。

#### 4.2 叶龄对 $\delta^{13}\text{C}$ 值、叶性状、淀粉及非结构性碳含量的影响

随着叶片年龄的增加,叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值、 $N_{\text{mass}}$ 、 $P_{\text{mass}}$ 、 $P_{\text{area}}$  及比叶面积是显著性降低的,而且这种变化趋势普遍存在于不同物种及不同生活型植物,并在不同冠层高度间的变化趋势也是一致的。

已有研究表明不同年龄叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值存在显著性差异 (Niinemets and

Lukjanova 2003, Niinemets 2002), 尤其成熟叶的  $\delta^{13}\text{C}$  值通常低于幼叶 (Terwilliger *et al.* 2001, Holtum and Winter 2005)。早期的研究把不同年龄叶片之间的  $\delta^{13}\text{C}$  值差异归因于不同生长阶段外界环境湿度的不同, 尤其是同年份叶片不同发育阶段的  $\delta^{13}\text{C}$  值差异。Terwilliger *et al.* (2001) 推测, 幼叶的较高  $\delta^{13}\text{C}$  值是由于构建幼叶的碳是来源于早期的碳储备, 有可能是在碳运输过程中发生同位素分馏或化学成份改变, 从而影响了幼叶的  $\delta^{13}\text{C}$  值。但是, 这种解释仅可以说明幼叶早期的高值。本研究测定的冷杉叶片包含从当年叶一直到 5 年叶, 能够更好地反映随叶片年龄变化的  $\delta^{13}\text{C}$  值变化趋势, 从当年叶到 2 年叶基本上呈现线性的下降, 而从 3 年叶开始尽管总体上也是呈下降的趋势, 但是下降的幅度减弱。灌木 0-2 年叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化趋势与冷杉的变化是一致的, 表明叶片年龄对  $\delta^{13}\text{C}$  值影响的机制是一致的。而且本文所测定的不同年龄的叶片是在同期采集到的, 当年叶已经完全展开, 这样就排除了不同生长季以及叶片处于自养阶段对  $\delta^{13}\text{C}$  值的影响, 从而用不同生长阶段的环境湿度变化以及在碳运输过程中发生同位素分馏或化学成份改变来解释是不妥的。本研究叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值随年龄的变化与光合能力的变化有直接关系。随着叶片年龄的增加, 叶片氮、磷含量 (单位重量) 降低直接导致叶片光合能力的下降 (Niinemets *et al.* 2005, Warren 2006), 使光合作用对  $\text{CO}_2$  的需求降低, 增强了  $^{13}\text{C}$  的分馏, 降低叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值。Warren (2006) 测定了 *Pinus pinaster* 叶片光合速率及气孔导度随叶片年龄的变化, 表明从当年叶到 3 年叶, 净光合速率和气孔导度都是下降的, 而叶片内部的  $\text{CO}_2$  浓度和叶绿体  $\text{CO}_2$  浓度随叶片年龄增加是增加的。尽管光合速率和气孔度随年龄都是下降的, 但综合作用的结果是叶片内  $\text{CO}_2$  浓度增加, 从而使叶片对  $^{13}\text{C}$  的分馏增加, 导致  $\delta^{13}\text{C}$  值的降低。

本文同时比较了叶龄对淀粉及非结构性碳含量的影响。灌木当年叶与一、二年叶相比显著偏低, 而一、二年叶之间没有显著性差异。冷杉淀粉及非结构碳表现出随叶片年龄增加先升高而后在逐渐下降的趋势, 从当年到二年叶是上升的, 二、三年叶之间没有显著性变化, 从三年叶到五年叶是逐渐降低的。前人的研究也表明, 叶片年龄对非结构性碳含量有显著的影响, 而大多数的研究多集中于当年叶与 1、2 年叶之间的比较, 得到了基本一致的结论, 随着叶片年龄的增加叶片淀粉及非结构性碳含量总体上是增加的 (Egger *et al.* 1996, Niinemets 1997), 并且用这种增加模式来解释氮、磷含量随叶片的降低, 是由于非结构性碳含量的



增加稀释了单位重量的氮、磷含量 (Niinemets 1997)。本研究中冷杉及灌木的淀粉和非结构碳从当年叶到二年叶都是增加的, 与前人的研究结果一致, 而冷杉从三年叶到五年叶则相反, 呈现出逐渐下降的趋势。通常光合作用碳获得与叶片碳转移之间存在一个动态的平衡 (Hendrix and Huber 1986)。淀粉及非结构碳随叶片年龄增加而增加或许与碳运输有关的酶活力下降有关, 另外也有可能与植物韧皮部从叶片运输光合产物的能力下降有关 (Hendrix and Huber 1986, Egger *et al.* 1996)。而随着叶片的老化, 叶片光合能力逐渐下降, 合成光合产物的量减少, 相对于光合产物运输能力的下降, 光合能力的下降可能更强烈, 导致的光合产物的降低, 当然这只是初步的推测, 还有待于进一步研究。

#### 4.3 $\delta^{13}\text{C}$ 值与淀粉及非结构性碳含量的关系

植物光合作用之后  $^{13}\text{C}$  分馏使光合作用产物以及化学成分  $^{13}\text{C}$  含量有明显的变化 (O'Leary 1981), 比如淀粉  $\delta^{13}\text{C}$  值明显偏高, 相反脂肪类则偏低 (Chevillat *et al.* 2005)。当前随着同位素研究的深入, 科学家试图用淀粉及可溶性糖的变化来为同位素的时空变化提供更合理的解释。但我们的研究发现, 植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值与淀粉及非结构性碳含量之间没有任何的关系, 不管是随海拔的变化 (详见第五章), 还是冠层高度以及年龄之间的变化, 说明同位素的变化与淀粉以及非结构碳之间没有必然的联系。而淀粉可以解释当年叶  $\delta^{13}\text{C}$  值动态变化仅仅反映出叶片从当年叶片在生长初期处于异养状态, 碳获得要经历从异养 (春季) 到自养 (夏季) 的转变过程, 而在异养阶段时叶片光合作用合成的碳还不能满足其自身生长和发育的要求, 必需从往年叶中转移部分碳以满足其自身需求, 从而反映出与淀粉之间的正相关关系。



## 第七章 结论与展望

为什么在林线以上地带灌木及草本植物能够很好地生长和繁殖,而乔木则被排除在之外,灌木和草本植物与乔木相比有哪些生存的优势,从乔木到灌木及草本等生活型的转变,发生哪些生理生态学的变化使植物更适于在林线以上生存,这是从事林线研究人员所普遍关注的问题,也是解释林线形成机理的关键所在。在色齐拉山林线最上方,树木突然间在林线上限位置停止上升,取而代之的为灌丛或草甸,成为一条划分森林与灌丛或草地的明显界线,树线(Treeline)与林线(Timberline)几乎是一致的,从而为在极端环境条件下研究不同生活型植物之间的生理生态学特性提供有利条件。本论文通过测定不同生活型植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值、叶性状及淀粉、非结构性碳含量在海拔、冠层高度以及叶龄间的分布特征,试图从水分利用的角度研究冷湿气候下高山林线植物的相关生理生态学特性。比较研究不同生活型植物水分利用状况,揭示低温可能导致的水分胁迫在多大程度上解释林线植物叶 $\delta^{13}\text{C}$ 的变化,探讨沿树高变化的水力限制假说(Hydraulic limitation hypothesis)能否部分解释林线交错带乔木物种被低矮的灌木及草本植物所替代的生物地理现象。具体结论如下:

- 一、在藏东南高山林线地带,尽管水分相对充足,但不同生活型之间存在明显不同的碳同位素分馏。对于同一坡向的灌木类型,同一生活型的叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值无显著差异,而不同生活型植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异显著,说明植物水分利用策略的变化主要是由于生活型的变化引起的,即不同生活型植物的叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值可综合反映不同功能类群植物的水分利用策略变化。
- 二、不同生活型植物的叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值表现出随海拔的不同变化趋势,冷杉 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化幅度最大,每上升100m增加0.61‰,常绿灌木、落叶灌木及草本植物分别为0.30‰/100m、0.03‰/100m和0.12‰/100m,说明不同生活型植物对相同的环境变化表现出不同的响应程度,冷杉对环境的变化更为敏感。通过分析环境因子及相关叶性状与 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化的关系,表明植物叶稳定碳同位素比值的海拔变化主要受环境因子的控制,尤其是较低的大气温度及土壤低温:一方面低气温限制了植物叶片内外的 $\text{CO}_2$ 浓度差(即低水汽压差),另一方面土壤低温限制了水分在植物体内的输送而导致水分胁迫,植物通过增

- 加叶厚（即低比叶面积）来提高其对水分资源的利用效率（即高  $\delta^{13}\text{C}$  值）。
- 三、随着取样高度的增加，冷杉及林下的两个灌木物种的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值均显著增加，不同叶龄  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化趋势相同，同一海拔的三个物种单位高度的叶  $\delta^{13}\text{C}$  变化率相似，表明存在水力限制的物理过程。在较高海拔处即林线上限，三个物种的  $\delta^{13}\text{C}$  变化率最大，表明高海拔处低温对水分胁迫的影响尤为明显。但是，单位重量叶氮、磷含量及其淀粉及非结构性碳含量沿树高均没有显著变化，表明光合作用的分馏过程不能解释叶  $\delta^{13}\text{C}$  的树高垂直变化。另一方面，叶  $\delta^{13}\text{C}$  随叶龄的变化可能与光合作用的分馏过程有一定的关系。因此，沿冠层高度的水力变化所形成的水势梯度是  $\delta^{13}\text{C}$  值垂直变化的主要控制因子，说明在冷湿气候下的林线地区高大植物叶片很可能普遍存在水分胁迫，尤其是中上部的叶片。
- 四、上述研究结果指出，在高山林线交错带，乔木物种由于树高及生长季低温限制了水分的吸收及传输，使其对水分胁迫的敏感性高于灌木及草本，导致  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔的变幅明显高于其它生活型。在一定土壤低温阈值下，高大乔木物种被低矮的灌木及草本植物所替代，不但有利于改善土壤温度及提高植物根系对水分的吸收能力，而且减少植物体内的水分传输路径，进而增加冠层叶片的光合能力。
- 五、近年来，随着同位素研究的深入，研究人员试图用淀粉及可溶性糖的变化来为同位素的时空变化提供更合理的解释。但本研究的结果表明，不管是在海拔高度还是冠层高度之间淀粉及非结构碳水化合物没有显著的变化，而随年龄表现出先增加后降低的趋势。与  $\delta^{13}\text{C}$  值的相关分析表明， $\delta^{13}\text{C}$  值的变化与淀粉及非结构性碳含量无关，没有反映出随季节变化  $\delta^{13}\text{C}$  值与碳含量的协同关系。所以随季节变化的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与非结构性碳含量是否存在内在联系机理还需进一步研究。

本文结合一些植物生理生态学指标，研究了不同生活型植物的同位素组成特征，初步探讨了色齐拉山林线地区植物的水分利用状况及相关生理生态学特性，取得了一些可喜的研究结果，得出了一些新的结论和假设，但由于时间限制，论文的结果还是初步的，而且缺乏相关指标的相互印证，在以下几个方面值得进一步研究：

- 一、本研究认为在林线地区是存在水分胁迫的，尤其是乔木物种树高加上土壤低温限制了水分的吸收及传输，但没有测植物叶片的露点水势，是不是随海拔升高以及在冠层间水势有相同的变化趋势，这还需要结合叶片的露点水势及气孔导度以及密度的测量进一步研究。
  
- 二、本文的研究认为，由于高大乔木的树高使水分胁迫加剧，从而随着植物生活型从乔木转变为灌木或者草本，使土壤的温度得以改善，有可能改善了植物的水分利用状况。但树高会不会同时影响植物养分的吸收及利用，如果能得到由于生活型的改变，植物养分利用状况也可以得到改善（包括吸收和运输），那么将会更好的印证生活型的变化（主要改变树高及冠层导度）使植物处于更好的境况，利于低矮植物的生长及生存。同时可以对乔木林冠层以下灌木，及脱离林冠层遮荫环境的灌木养分利用效率进行比较分析，检验是否由于脱离了乔木的遮荫环境提高的土壤温度会使植物的养分利用效率提高。如果能够得到验证，这将可以解释为什么在林线以上灌木草本可以生存而乔木不能，同时也可以解释乔木的苗木在林线以上可以生存，而当苗木生长到一定程度冠层郁闭度很高时，生长的优势就会下降从而限制了乔木生长及分布，值得进一步研究。
  
- 三、本文仅对急尖长苞冷杉进行了系统的研究，而未来的研究应该对同物种不同坡向以及同坡向不同物种生理生态学特性进行对比分析，对于解释物种的分布及其对环境变化的响应是十分有用的。



## 参考文献

1. 柴勇, 樊国盛, 李乡旺, 郑维列. 2004. 西藏色季拉山种子植物垂直带谱的划分与分布特点研究. 广西植物 **24**(2): 107-112.
2. 柴勇, 彭建松, 张国学. 2003. 西藏色季拉山种子植物区系分析. 云南林业科技 **3**: 36-47.
3. 陈世苹, 白永飞, 韩兴国. 2002. 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 **26**(5): 549-560.
4. 陈世苹, 白永飞, 韩兴国. 2004. 黄囊苔草叶片碳同位素组成沿土壤水分梯度的变化植物生态学报. 植物生态学报 **28**(4): 515-522.
5. 崔海亭, 刘鸿雁, 戴君虎等. 2005. 山地生态学与高山林线研究. 科学出版社.
6. 戴君虎, 崔海亭. 1999. 国内外高山林线研究综述. 地理科学 **19**(3): 243-249.
7. 戴君虎, 邵雪梅, 崔海亭, 葛全胜, 刘鸿雁, 唐志尧. 2003. 太白山树木年轮宽度资料对过去生态气候要素的重建. 第四纪研究 **23**(4): 428-435.
8. 方江平. 1997. 西藏色季拉山土壤的性状与垂直分布. 山地研究 **15**(4): 228-233.
9. 高以信, 陈鸿昭, 吴志东, 孙鸿烈, 李明森. 1985. 西藏土壤. 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 科学出版社.
10. 韩兴国, 严昌荣, 陈灵芝, 梅旭荣. 2000. 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 **11**(4): 497-500.
11. 李明财, 易现峰, 李来兴, 张晓爱. 2005a. 青藏高原东部典型高山植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  的季节变化. 西北植物学报 **25**(2): 77-81.
12. 李文华 主编 1985. 西藏森林. 北京: 科学出版社.
13. 李文华, 冷永法, 胡涌. 1983. 云南横断山区森林植物被分布与水热因子相关的定量研究. 见:李文华主编, 横断山考察专集. 昆明: 云南人民出版社. 185-204.
14. 李文华, 周兴民 主编. 1998. 青藏高原生态系统及优化利用模式. 广州: 广东科技出版社.
15. 李相博, 陈践发, 张平中. 1999. 青藏高原(东北部)现代植物碳同位素组成特

- 征及其气候信息. 沉积学报 **17**(2): 325-329.
16. 李永华, 罗天祥, 卢琦, 田晓娅, 吴波, 杨恒华. 2005. 青海省沙珠玉治沙站 17种主要植物叶性特征的比较. 生态学报 **25**(5): 994-999.
  17. 林植芳, 郭俊彦. 1988.  $\text{C}_4$ 和CAM光合作途径植物新记录. 武汉植物研究 **6**: 371-374.
  18. 林植芳, 林桂珠, 孔国辉, 张鸿彬. 1995. 生长光强对亚热带自然林两种木本植物稳定性碳同位素比、细胞间  $\text{CO}_2$  浓度和水分利用效率的影响. 热带亚热带植物学报 **3**(2): 77-82.
  19. 刘鸿雁, 曹艳丽, 田军, 戴君虎, 田育红, 崔海亭. 2003. 山西五台山高山林线的植被景观. 植物生态学报 **27**(2): 263-269.
  20. 刘鸿雁, 谷洪涛, 唐志尧, 戴君虎, 崔海亭. 2002. 中国东部暖温带高山林线乔木的光合作用及其与环境因子的关系. 山地学报 **20**(1): 32-26.
  21. 罗建, 郑维列, 潘刚, 王景升. 2006. 色季拉山区高山寒带种子植物区系. 武汉植物学研究 **24**(3): 215-219.
  22. 渠春梅, 韩兴国, 苏波, 黄建辉, 蒋高明. 2001. 云南西双版纳片断化热带雨林植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的特点及其对水分利用效率的指示. 植物学报 **43**(2): 186-192.
  23. 任青山. 2002. 西藏冷杉原始森林土壤物理性质特征分析. 林业科学 **38**(3): 57-62.
  24. 施雅风, 李吉均, 李炳元. 1998. 青藏高原晚新生代隆升与环境变化. 广州: 广东科学出版社.
  25. 石培礼, 李文华. 长白山林线交错带形状与木本植物向苔原侵展和林线动态的关系. 生态学报 **20**(4): 573-580.
  26. 苏波, 韩兴国, 李凌浩, 黄建辉, 白永飞, 渠春梅. 2000. 中国东北样带草原区植物  $\delta^{13}\text{C}$  值及水分利用效率对环境梯度的响应. 植物生态学报 **24**(6): 648-655.
  27. 孙谷畴, 林植芳, 林桂珠, 李双顺. 1993. 亚热带人工林马尾松的 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 比率和水分利用效率. 应用生态学报 **4**(3): 325-327.
  28. 孙鸿烈, 郑度. 1998. 青藏高原形成演化及发展. 广州: 广东科技出版社.



29. 孙双峰, 黄建辉, 林光辉, 韩兴国. 2006. 三峡库区岸边共存松栎树种水分利用策略比较. 植物生态学报 **30**(1): 57-63.
30. 唐海萍. 1999. 中国东北样带(NECT)的 C<sub>4</sub> 植物分布及其与环境因子的相关性. 科学通报 **44**(4): 416-421.
31. 童国榜, 张俊牌, 范淑贤, 赵景波, 王国辉, 王仪华, 王立新, 崔键. 1996. 秦岭太白山顶近千年来的环境变化. 海洋地质与第四纪地质 **16**(4): 95-104.
32. 旺罗 吕厚远 吴乃琴 吴海斌 刘东生. 2003. 青藏高原现生禾本科植物的  $\delta^{13}\text{C}$  与海拔高度的关系. 第四纪研究 **23**(5): 573-580.
33. 旺罗, 吕厚远, 吴乃琴, 除多, 韩家懋, 吴玉虎, 吴海斌, 顾兆炎. 2004. 青藏高原高海拔地区 C<sub>4</sub> 植物的发现. 科学通报 **49**(13): 1290-1293.
34. 徐凤翔. 1995. 西藏高原森林生态研究. 沈阳: 辽宁大学出版社.
35. 徐世健, 陈拓, 冯虎元. 2002. 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. 自然科学进展 **12**(6): 617-620.
36. 严昌荣, 韩兴国, 陈灵芝, 黄建辉, 苏波. 1998. 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. 植物学报 **40**(9): 853-859.
37. 严昌荣, 韩兴国, 陈灵芝. 2001. 六种木本植物水分利用效率和其小生境关系研究. 生态学报 **21**(11): 1952-1956.
38. 殷立娟, 王萍. 1997. 中国东北草原植物中的 C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 光合作途径. 生态学报, **17**(2): 113-123.
39. 殷立娟, 祝玲. 1990. 东北草原 C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 牧草及其生态分布研究. 应用生态学报 **1**(3): 237-242.
40. 于澎涛, 刘鸿雁, 崔海亭. 2002. 小五台山北台林线附近的植被及其与气候条件的关系分析. 应用生态学报 **13**(5): 523-528.
41. 张林, 罗天祥. 2004. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. 植物生态学报 **28**: 844-852.
42. 张芸, 孔昭宸, 阎顺, 杨振京, 倪键. 2004. 新疆地区的“中世纪温暖期”—古尔班通古特沙漠四厂湖古环境的再研究. 第四纪研究 **24**(6): 701-708.
43. 赵兴云, 王建, 钱君龙, 曾昭鹏. 2006. 天目山柳杉树轮  $\delta^{13}\text{C}$  年序列差异. 应用生态学报 **17**(3): 362-367.

44. 郑淑霞, 上官周平. 2006. 陆生植物稳定碳同位素组成与全球变化. 应用生态学报 **17**(4): 733-739.
45. 邹春静, 韩士杰, 周玉梅, 王晓春, 陈永亮, 2001. 过渡带中岳桦种群生态特征的研究. 应用与环境生物学报 **7**(1): 1-6.
46. Archer S. 1995. Tree-grass dynamics in a *Prosopis*-thornscrub savanna parkland: reconstructing the past and predicting the future. *Ecoscience* **2**:83-99.
47. Battle M, Bender ML, Tans PP, White JWC, Ellis JT, Conway T, Francey RJ. 2000. Global carbon sinks and their variability inferred from atmospheric  $\text{O}_2$  and  $\delta^{13}\text{C}$ . *Science* **287**: 2467-2470.
48. Becker A. Bugmann H. 2001. Global change and mountain regions: the mountain research initiative. IGBP Report 49, GTOS Report 28, IHDP Report 13.
49. Bender MM. 1971. Variation in the  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios of plants in relation to the pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation. *Phytochemistry* **10**: 1239-1244.
50. Box EO. 1995. Factors determining distribution of tree species and plant functional types. *Vegetatio* **121**: 101-116.
51. Brooks JR, Flanagan LB, Buchmann N, Ehleringer JR. 1997. Carbon isotope composition of boreal plants: functional grouping of life forms. *Oecologia* **110**: 301-311.
52. Brooks JR, Flanagan LB, Vareny GT, Ehleringer JR. 1997. Vertical gradients in photosynthetic gas exchange characteristics and refixation of respired  $\text{CO}_2$  within boreal forest canopies. *Tree Physiol.* **17**: 1-12.
53. Buchmann N, Brooks JR, Ehleringer JR. 2002. Predicting daytime carbon isotope ratios of atmospheric  $\text{CO}_2$  within forest canopies. *Func. Ecol.* **16**: 49-57.
54. Buchmann N, Gebauer G, Schulze E-D. 1996. Partitioning of  $^{15}\text{N}$  labeled ammonium and nitrate among soil, litter, below- and above-ground biomass of trees and understory in a 15-year-old *Picea abies* plantation. *Biogeochemistry* **33**: 1-23.
55. Chapin FS. 1993. Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. In: Ehleringer JR, Fields CB (eds). *Scaling physiological processes:*

- leaf to globe. Academic Press, San Diego, pp 287-312.
56. Chen SP, Bai YF, Han XG. 2002. Variation of water-use efficiency of *Leymus chinensis* and *Cleistogenes squarrosa* in different plant communities in Xilin River Basin, Inner Mongolia. *Acta Bot. Sin.* **44**: 1484-1490.
57. Chen SP, Bai YF, Han XG. 2003. Variations in Composition and Water Use Efficiency of Plant Functional Groups in the Xilin River Basin, Inner Mongolia: based on water ecological groups. *Acta Bot. Sin.* **45**: 1251-1260.
58. Chen SP, Bai YF, Lin GH, Han XG. 2005. Variations in life form composition and foliar carbon isotope discrimination among the eight plant communities under different soil moisture conditions in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. *Ecol. Res.* **20**: 167-176.
59. Chen SP, Bai YF, Lin GH, Huang JH, Han XG. 2007. Variations in  $^{13}\text{C}$  values among major plant community types in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. *Aust. J. Bot.* **55**: 48-54.
60. Chen SP, Bai YF, Zhang LX, Han XG. 2005. Comparing physiological responses of two dominant grass species to N addition in Xilin River Basin of China. *Environ. Exp. Bot.* **53**: 65-75.
61. Chevillat VS, Siegwolf RTW, Pepin S, Korner C. 2005. Tissue-specific variation of  $\delta^{13}\text{C}$  in mature canopy trees in a temperate forest in central Europe. *Basic. Appl. Ecol.* **6**: 519-534.
62. Cierieszko I, Janonis A, Kociakowska M. 2002. Growth and metabolism of cucumber in phosphate-deficient conditions. *J. Plant Nutr.* **25**: 1115-1127.
63. Clements FE. 1905. *Research Methods in Ecology*. University Publishing Company, Lincoln, Nebraska.
64. Cordell S, Goldstein G, Mueller-Dombois D, Webb D, Vitousek PM. 1998. Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: role of phenotypic plasticity. *Oecologia* **113**: 188-196.
65. Craig H. 1957. Isotope standards for carbon and oxygen and correlation factors for mass spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochimica. Cosmochim. Acta*

- 12: 133-149.
66. Damesin C, Lelarge C. 2003. Carbon isotope composition of current-year shoots from *Fagus sylvatica* in relation to growth, respiration and use of reserves. *Plant Cell Environ.* **26**: 207-219.
67. Daubenmire RF. 1954. Alpine timberlines in the Americas and their interpretation. *Butler Univ. Bot. Stud.* **11**: 119-136.
68. Dawson TE, Mambelli S, Plamboeck AH, Templer PH, Tu KP. 2002. Stable isotopes in plant ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **33**: 507-559.
69. Diemer M. 2002. Population stasis in a high-elevation herbaceous plant under moderate climate warming. *Basic Appl. Ecol.* **3**: 77-83.
70. Duursma RA, Marshall JD. 2006. Vertical canopy gradients in  $\delta^{13}\text{C}$  correspond with leaf nitrogen content in a mixed-species conifer forest. *Trees* **20**: 496-506.
71. Dyer AR, Goldberg DE, Turkington R, Sayre C. 2001. Effects of growing conditions and source habitat on plant traits and functional group definition. *Funct. Ecol.* **15**: 85-95.
72. Edwards TWD, Graf W, Trimborn P, Stichler W, Lipp J, Payer HD. 2000.  $\delta^{13}\text{C}$  response surface resolves humidity and temperature signals in trees. *Geochim. Cosmochim. Acta* **64**: 161-167
73. Egger B, Einig W, Schlereth A, Wallenda T, Magel E, Loewe A, Hampp R. 1996. Carbohydrates from three months before until tree months after bud break. *Physiol. Plant.* **96**: 91-100.
74. Ehleringer J R, Field C B, Lin Z F, Kno C Y. 1986. Leaf carbon and mineral composition in subtropical plants along an irradiance cline. *Oecologia* **70**: 520-526.
75. Ehleringer JR, Cooper TA. 1988. Correlations between carbon isotope ratio and microhabitat in desert plants. *Oecologia* **76**: 562-566.
76. Ehleringer JR, Lin ZF, Field CB. 1987. Leaf carbon isotope ratios of plants from a subtropical monsoon forest. *Oecologia* **72**: 109-114.
77. Ehleringer JR, White JW, Johnson DA, Brick M. 1990. Carbon isotope discrimination, photosynthetic gas exchange, and water-use efficiency in common

- bean and range grasses. *Acta Oecol.* **11**:11-25.
78. Ehleringer JR. 1994. Variation in gas exchange characteristics among desert plants. In: Schulze E-D, Caldwell MM (eds). *Ecophysiology of photosynthesis (Ecological Studies 100)*. Springer, Berlin Heidelberg New York, Pp 361–392.
79. Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubick KT. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **40**: 503-537.
80. Farquhar GD, O’Leary MH, Beffy JA. 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* **9**: 121-137.
81. Field C, Mooney HA. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: Givnish TJ (eds). *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, New York, pp 25-55.
82. Flanagan LB, Brooks JR, Ehleringer JR. 1997. Photosynthesis and carbon isotope discrimination in boreal forest ecosystems: a comparison of functional characteristics in plants from three mature forest types. *J Geophys. Res.* **102**: 28861-28870.
83. Flanagan LB, Ehleringer JR. 1991. Stable isotope composition of stem and leaf water: applications to the study of plant water use. *Funct. Ecol.* **5**:270-77.
84. Flanagan LB, Ehleringer JR. 1998. Ecosystematmosphere CO<sub>2</sub> exchange: interpreting signals of change using stable isotope ratios. *Trends Ecol. Evol.* **13**: 10-14.
85. Francey RJ, Farquhar GD. 1982. An explanation of <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C variations in tree rings. *Nature* **297**: 28-31.
86. Francey RJ, Hubick KT. 1988. Tree-ring carbon isotope ratios re-examined. *Nature* **333**: 712.
87. Francey RJ, Tans PP, Son CF, Enting IG, White JWC, Tlmlier M. 1995. Changes in oceanic and terrestrial carbon uptake since 1982. *Nature* **73**: 326-330.
88. Francey RJ. 1981. Tasmanian tree ring belie suggested anthropogenic <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C trends. *Nature* **290**: 232-235.
89. Friend AD, Woodward FI. 1990. Evolutionary and ecophysiological responses of

- mountain plants to the growing season environment. *Adv. Ecol. Res.* **20**: 59-124.
90. GAIM Task Force. 2002. GAIM's Hilbertian questions. *IGBP Research GAIM* **5**(1): 1-16.
91. Garten CT, Taylor GE. 1992. Foliar  $^{13}\text{C}$  within a temperate deciduous forest: spatial temporal, and species sources of variation. *Oecologia* **90**: 1-7.
92. Gieger T, Leuschner C. 2004. Altitudinal change in needle water relations of *Pinus canariensis* and possible evidence of a drought-induced alpine timberline on Mt. Teide, Tenerife. *Flora* **199**: 100-109.
93. Grace J, Berninger F, Nagy L. 2002. Impacts of climate change at the treeline. *Ann. Bot.* **90**: 537-554.
94. Guillemette M, Stephen J B. 2001. Carbon isotopes in *Ombrogenic* peat bog plants as climatic indicators: calibration from an altitudinal transect in Switzerland. *Org. Geochem.* **32**: 233-245.
95. Harley P, Guenther A, Zimmerman P. 1996. Effects of light, temperature and canopy position on net photosynthesis and isoprene emission from sweetgum (*Liquidambar styraciflua*) leaves. *Tree Physiol.* **16**: 25-32.
96. Hättenschwiler S, Handa IT, Egli L, Asshoff R, Ammann W, Körner C. 2002. Atmospheric  $\text{CO}_2$  enrichment of alpine treeline conifers. *New Phytol.* **156**: 365-375.
97. Hättenschwiler S, Handa T, Egli L, Asshoff R, Ammann W, Körner C. 2002. Atmospheric  $\text{CO}_2$  enrichment of alpine treeline conifers. *New Phytol.* **156**: 363-375.
98. He JS, Wang ZH, Wang XP, Schmid B, Zuo WY, Zhou M, Zheng CY, Wang MF, Fang JY. 2006. A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau. *New Phytol.* **170**: 835-848.
99. Henderson S, von Caemmerer S, Farquhar GD, Wade L, Hammer G. 1998. Correlation between carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in lines of the  $\text{C}_4$  species *Sorghum bicolor* in the glasshouse and the field. *Aust. J. Plant Physiol.* **25**: 111-123.
100. Hendrix DL, Huber SC. 1986. Diurnal fluctuations in cotton leaf carbon export,

- carbohydrate content, and sucrose synthesizing enzymes. *Plant Physiol.* **81**: 584-586.
101. Herrick JD, Thomas RB. 1999. Effects of CO<sub>2</sub> enrichment on the photosynthetic light response of sun and shade leaves of canopy sweetgum trees (*Liquidambar styraciflua*) in a forest ecosystem. *Tree Physiol.* **19**: 779-786.
102. Höch G, Popp M, Körner Ch. 2002. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline. *Oikos* **98**: 361-374.
103. Höch G, Richter A, Körner C. 2003. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant Cell Environ.* **26**: 1067-1081.
104. Höch G, Körner Ch. 2003. The mobile carbon supply of pines at the climatic treeline: a global comparison. *Oecologia* **135**: 10-21.
105. Holm T. 1927. The flower of *Chimaphila*. *Rodora* **29**: 1-6.
106. Holtmeier FK. 1994. Ecological aspects of dimatically-caused timberline fluctuations. In: Beniston M, eds. *Mountain Environment in Changing Climates*. London and New York. Pp 220-233.
107. Holtum J.A.M., Winter K. 2005. Carbon isotope composition of canopy leaves in a tropical forest in Panama throughout a seasonal cycle. *Trees* **19**: 545-551.
108. Hultine KR, Marshall JD. 2000. Altitude trends in conifer leaf morphology and stable carbon isotope composition. *Oecologia* **123**: 32-40.
109. Jäggi M, Saurer M, Fuhrer J, Siegwolf R. 2002. The relationship between the stable carbon isotope composition of needle bulk material, starch, and tree rings in *Picea abies*. *Oecologia* **131**: 325-332.
110. James J, Grace J, Hoad S. 1994. Growth and photosynthesis of *Pinus sylvestris* at its altitudinal limit in Scotland. *J. Ecol.* **82**: 297-306.
111. Jobbagy EG, Jackson RB. 2000. Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemispheres. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **9**: 253-268.
112. Kloeppe BD, Gower ST, Treichel IW, Kharuk S. 1998. Foliar carbon isotope discrimination in *Larix* species and sympatric evergreen conifers: a global comparison. *Oecologia* **114**: 153-159.

- 113.Koch GW, Sillett SC, Jennings GM, Davis SD. 2004. The limits to tree height. *Nature* **428**: 851-854.
- 114.Körner C, Diemer M. 1987. In situ photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. *Funct. Ecol.* **1**: 179-194.
- 115.Körner C, Farquhar GD, Roksandik Z. 1988. A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude. *Oecologia* **74**: 623-632.
- 116.Körner C, Neumayer M, Palaez Menendez-Reidl S, Smeets-Scheel A. 1989. Functional morphology of mountain plants. *Flora* **182**:353-383.
- 117.Körner C. 1989. The nutritional status of plants from high altitudes: a worldwide comparison. *Oecologia* **81**: 379-391.
- 118.Körner C. 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* **115**: 445-459.
- 119.Körner C. 1999. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. New York: Springer.
- 120.Körner C. 2003a. Carbon limitation in trees. *J. Ecol.* **91**:4-17.
- 121.Körner C. Alpine plant life. Springer, Berlin Heidelberg New York.1999.
- 122.Körner Ch, Bannister P, Mark AF. 1986. Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. *Oecologia* **69**: 577-588.
- 123.Körner Ch. 1994. Leaf diffusive conductances in the major vegetation types of the globe. In: Schulze E-D, Mooney HA (eds). *Ecophysiology of photosynthesis (Ecological Studies 100)*. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 463-490.
- 124.Kramer PJ, Kozlowski TT. 1979. *Physiology of woody plants*. New York: Academic Press.
- 125.Kufper J A, Gaimas D M. 1996. The suitability of montane ecotones as indicators of global climatic change. *Prog. Phys. Geogr.* **20**: 253-272.
- 126.Kullman L. 1988. Holocene history of the forest-alpine tundra ecotone in the Scandes Mountains (Central Sweden). *New Phytol.* **108**: 101-110.
- 127.Kullman L. 1995. Holocene tree-limit and climate history from the Scandes



- Mountains, Sweden. *Ecology* **76**: 2490-2502.
128. Le Roux X, Bariac T, Sinoquet H, Genty B, Piel C, Mariotti A, Girardin C, Richard P. 2001. Spatial distribution of leaf water-use efficiency and carbon isotope discrimination within an isolated tree crown. *Plant Cell Environ.* **24**: 1021-1032.
129. Lei Y, Yin C, Li C. 2006. Differences in some morphological, physiological and biochemical responses to drought stress in two contrasting populations of *Populus przewalskii*. *Physiol. Plant.* **127**: 182-191.
130. Leuning R. 1995. A critical appraisal of a combined stomatal photosynthesis model for C<sub>3</sub> plants. *Plant Cell Environ.* **18**: 339-355.
131. Li C, Liu S, Berninger F. 2004. Picea seedlings show apparent acclimation to drought with increasing altitude in the eastern Himalaya. *Trees* **18**: 277-283.
132. Li C, Zhang X, Liu X, Luukkanen O, Berninger F. 2006. Leaf morphological and physiological responses of *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient. *Silva Fenn.* **40**: 5-13.
133. Li C. 1998. Some aspects of leaf water relations in four provenances of *Eucalyptus microtheca* seedlings. *Forest Ecol. Manage.* **111**: 303-308.
134. Li C. 1999. Carbon isotope composition, water-use efficiency and biomass productivity of *Eucalyptus microtheca* populations under different water supplies. *Plant Soil* **214**: 165-171.
135. Li CY, Liu S, Berninger F. 2004. Picea seedlings show apparent acclimation to drought with increasing altitude in the eastern Himalaya. *Trees* **18**: 277-283.
136. Li CY, Zhang XJ, Liu XL, Luukkanen O, Berninger F. 2006. Leaf morphological and physiological responses of *Quercus aquifolioides* along and altitudinal gradient. *Silva Fenn.* **40**: 5-13.
137. Li MC, Liu HY, Li LX, Yi XF, Zhu XJ. 2007. Carbon isotope composition of plants along altitudinal gradient and its relationship to environmental factors on the Qinghai-Tibet Plateau. *Pol. J. Ecol.* **55**: 67-78.
138. Li MC, Liu HY, Yi XF, Li LX. 2006. Characterization of photosynthetic pathway of plant species growing in the eastern Tibetan plateau using stable carbon

- isotope composition. *Photosynthetica* **44**: 102-108.
- 139.Liu XL, Xu HY, Berininger F, Luukkanen O, Li CY. 2004. Nutrient distribution in *Picea likiangensis* trees growing in a plantation in West Sichuan, Southwest China. *Silva. Fenn.* **38**: 235-242.
- 140.Lloyd AH, Fastie CL. 2002. Spatial and temporal variability in the growth and climate response of treeline trees in Alaska. *Clim. Change* **52**: 481-509.
- 141.Lloyd J, Farquhar GD. 1994.  $^{13}\text{C}$  discrimination during  $\text{CO}_2$  assimilation by the terrestrial biosphere. *Oecologia* **99**: 201-215.
- 142.Luo J, Zang R, Li C. 2006. Physiological and morphological variations of *Picea asperata* populations originating from different altitudes in the mountains of southwestern China. *Forest Ecol. Manage.* **221**: 285-290.
- 143.Luo JX, Zang RG, Li CY. 2006. Physiological and morphological variations of *Picea asperata* populations originating from different altitudes in the mountains of southwestern China. *Forest Ecol. Manage.* **221**: 285-290.
- 144.Luo TX, Luo J, Pan YD. 2005. Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, Eastern Tibetan Plateau. *Oecologia* **142**: 261-273.
- 145.Luo TX, Pan YD, Ouyang H, Shi PL, Luo J, Yu ZL, Lu Q. 2004. Leaf area index and net primary productivity along subtropical to alpine gradients in the Tibetan Plateau. *Global Ecol. Biogeogr.* **13**: 345-358.
- 146.MacDonald GM, Sceicz JM, Claricoates J, Dale KA. 1998. Response of the central Canadian treeline to recent climatic changes. *Ann. Assoc. Am. Geographers* **88**: 183-208.
- 147.Magnani F, Borghetti M. 1995. Interpretation of seasonal changes of xylem embolism and plant hydraulic resistance in *Fagus sylvatica*. *Plant Cell Environ.* **18**: 689-696.
- 148.Mäkinen H, Nöjd P, Mielikäinen K. 2000. Climatic signal in annual growth variation of Norway spruce (*Picea abies*) along a transect from central Finland to the Arctic timberline. *Can. J. For. Res.* **30**: 769-777.
- 149.Malanson GP, Butler DR. 1994. Tree tundra competitive hierarchies, soil fertility

- gradients, and treeline elevation in Glacier-National-Park, Montana. *Phys. Geogr.* **15**: 166-180.
150. Marshall JD, Monserud RA. 1996. Homeostatic gas-exchange parameters inferred from  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  in tree rings of conifers. *Oecologia* **105**: 13-21.
151. Marshall JD, Zhang JW, 1994. Carbon isotope discrimination and water use efficiency in native plants of the North-Central Rockies. *Ecology* **75**: 1887-1895.
152. Melander L, Saunders WH. 1980. Reaction rates of Isotopic Molecules. New York: Wiley Interscience.
153. Mielikäinen K, Timonen M. 1996. Growth trends of Scots pine in unmanaged and regularly managed stands in Southern and Central Finland. In: Spiecker H, Mielikäinen K, Köhl M, Skovsgaard JP, eds. Growth trends of European forests. Heidelberg-Berlin: Springer-Verlag, 41-59.
154. Morales MS, Villalba R, Grau HR, Paolini L. 2004. Rainfall-controlled tree growth in high-elevation subtropical treelines. *Ecology* **85**: 3080-3089.
155. Motta R, Nola P. 2001. Growth trends and dynamics in sub-alpine forest stands in the Varaita Valley (Piedmont, Italy) and their relationships with human activities and global change. *J Veg. Sci.* **12**: 219-230.
156. Nagel LM, O'Hara KL. 2001. The influence of stand structure on ecophysiological leaf characteristics of *Pinus ponderosa* in western Montana. *Can. J. For. Res.* **31**: 2173-2182.
157. Neir AO, Gulbransen EA. 1939. Variations in the relative abundance of the carbon isotopes. *J. Am. Chem. Soc.* **61**: 697-698.
158. Niinemets Ü, Cescatti A, Rodeghiero M, Tosens T. 2005. Leaf internal diffusion conductance limits photosynthesis more strongly in older leaves of Mediterranean evergreen broad-leaved species. *Plant Cell Environ.* **28**: 1552-1566.
159. Niinemets Ü, Cescatti A, Rodeghiero M, Tosens T. 2006. Complex adjustments of photosynthetic potentials and internal diffusion conductance to current and previous light availabilities and leaf age in Mediterranean evergreen species *Quercus ilex*. *Plant Cell Environ.* **29**: 1159-1178.
160. Niinemets U, Lukjanova A. 2003. Needle longevity, shoot growth and branching

- frequency in relation to site fertility and within-canopy light conditions in *Pinus sylvestris*. *Ann. For. Sci.* **60**: 195-208.
161. Niinemets U, Seufert G, Steinbrecher R, Tenhunen JD. 2002. A model coupling foliar monoterpene emissions to leaf photosynthetic characteristics in Mediterranean evergreen *Quercus* species. *New phytol.* **153**: 257-276.
162. Niinemets Ü, Sonninen E, Tobias M. 2004a. Canopy gradients in leaf intercellular  $\text{CO}_2$  mole fractions revisited: interactions between leaf irradiance and water stress need consideration. *Plant Cell Environ.* **27**: 569-583.
163. Niinemets U, Tenhunen JD, Beyschlag W. 2004b. Spatial and age-dependent modifications of photosynthetic capacity in four Mediterranean oak species. *Funct. Plant Biol.* **31**: 1179-1193.
164. Niinemets Ü, Tenhunen JD. 1997. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant Cell Environ.* **20**: 845-866.
165. Niinemets Ü. 1997. Distribution patterns of foliar carbon and nitrogen as affected by tree dimensions and relative light conditions in the canopy of *Picea abies*. *Trees* **11**: 144-154.
166. Niinemets Ü. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* **82**: 453-469.
167. O'Leary MH. 1988. Carbon isotopes in photosynthesis. *Bioscience* **38**: 328-336.
168. Ohte N, Koba K, Yoshikawa K, Sugimoto A, Matsuo N, Kabeya N, Wang LH. 2003. Water utilization of natural and planted trees in the semiarid desert of inner Mongolia, China. *Ecol. Appl.* **13**: 337-351.
169. O'Leary MH. 1981. Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry* **20**: 553-567.
170. Oleksyn J, Zytkowski R, Karolewski P, Reich PB, Tjoelker MG. 2000. Genetic and environmental control of seasonal carbohydrate dynamics in trees of diverse *Pinus sylvestris* populations. *Tree Physiol.* **20**: 827-847.
171. Parker GG, Davis MM, Chapotin SM. 2002. Canopy light transmittance in Douglas-fir-western hemlock stands. *Tree Physiol.* **22**: 147-157.

172. Pataki DE, Ehleringer JR, Flanagan LB, Yakir D, Bowling DR, Still CJ, Buchmann N, Kaplan JO, Berry JA. 2002. The application and interpretation of Keeling plots in terrestrial carbon cycle research. *Global Biogeochem. Cycles* **17**: 1-14.
173. Paulsen J, Weber UM, Körner C. 2000. Tree growth near treeline: Abrupt or gradual reduction with altitude? *Arct. Antarct. Alp. Res.* **32**: 14-20.
174. Peter DPC. 2002. Plant species dominance at a grassland-shrub land ecotone: An individual-based gap dynamics model of herbaceous and woody species. *Ecol. Model.* **152**: 5-32.
175. Polley HW, Johnson HB, Mayeux HS. 1992. Determination of root biomasses of three species grown in a mixture using stable isotopes of carbon and nitrogen. *Plant Soil* **142**: 97-106.
176. Poorter H, Farquhar GD. 1994. Transpiration, intercellular carbon dioxide concentration and carbon-isotope discrimination of 24 wild species differing in relative growth rate. *Aust. J. Plant Physiol.* **21**: 507-17.
177. Reich PB, Oleksyn J. 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *PNAS.* **101**: 11001-11006.
178. Rice KJ, Gordon DR, Hardison JL, Welker JM. 1993. Phenotypic variation in seedlings of a "keystone" tree species (*Quercus douglasii*): The interactive effects of acorn source and competitive environment. *Oecologia* **96**: 537-47.
179. Rozendaal DMA, Hurtado VH, Poorter L. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationship with light demand and adult stature. *Funct. Ecol.* **20**: 207-216.
180. Ryan MG, Phillips N, Bond BJ. 2006. The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant Cell Environ.* **29**: 367-381.
181. Ryan MG, Yoder BJ. 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth-what keeps trees from growing beyond a certain height? *Bioscience* **47**: 235-242.
182. Scartazza A, Mata C, Matteucci G, Yakir D, Moscatello S, Brugnoli E. 2004. Comparisons of  $\delta^{13}\text{C}$  photosynthetic products and ecosystem respiratory  $\text{CO}_2$  and their responses to seasonal climate variability. *Oecologia* **140**: 340-351.

- 183.Schimper AFW. 1903. Plant-geography upon a physiological basis. Oxford at the Clarendon Press, 1-156.
- 184.Schulze E-D, Mooney HA (eds). 1994. Biodiversity and ecosystem Function. Springer, Berlin Heidelberg New York.
- 185.Schulze E-D, Kelliher FM, Körner C, Lloyd J, Leuning R. 1994. Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate, and plant nitrogen nutrition - a global ecology scaling exercise. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 629-660.
- 186.Schulze E-D, Williams RJ, Farquhar GD, Schulze W, Langridge J, Miller JM, Walker BH. 1998. Carbon and nitrogen isotope discrimination and nitrogen nutrition of trees along a rainfall gradient in northern Australia. *Aust. J. Plant Physiol.* 25: 413-425.
- 187.Schulze E-D. 1982. Plant life forms and their carbon, water, and nutrient relations (Plant physiological ecology II). Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 615-676.
- 188.Shugart H. 1990. Using ecosystem models to assess potential consequences of global climate change. *Trends Ecol. Evol.* 5: 303-307.
- 189.Shugart HH. 1997. Plant and ecosystem types. In: Smith TM, Shugart HH and Woodward FI. (eds). Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change. Cambridge: Cambridge University Press. 20-43.
- 190.Slatyer RO, Noble IR. 1992. Dynamics of montane treelines. In Hansen AJ , diCasta F, eds. Landscape Boundaries: Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flow. Springer Verlag, New York. Pp 346-359.
- 191.Smedley MP, Dawson TE, Comstock JP, Donovan LA, Sherrill DE, Cook CS, Ehleringer JR. 1991. Seasonal carbon isotope discrimination in a grassland community. *Oecologia* 85: 314-320.
- 192.Smith BN, Epstein S. 1971. Two categories of  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios for higher plants. *Plant Physiol.* 47: 380-384.
- 193.Smith WK, Young DR, Carter GA, Hadley JL, McNaughton GM. 1984. Autumn stomatal closure in six conifer species of the Central Rocky Mountains.

- Oecologia* **63**: 237-242.
194. Sparks JP, Ehleringer JR. 1997. Leaf carbon isotope discrimination and nitrogen content of riparian trees along an elevational gradient. *Oecologia* **109**: 362-367.
195. Sun ZJ, Livingston NJ, Guy RD, Ethier GJ. 1996. Stable carbon isotopes as indicators of increased water use efficiency and productivity in white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) seedlings. *Plant Cell Environ.* **19**: 887-894.
196. Sveinbjörnsson B. 1995. Soil carbon and nitrogen mineralization at different elevations in the Chugach mountains of south-central Alaska, USA. *Arct. Antarct. Alp. Res.* **27**: 29-37.
197. Sveinbjörnsson B. 2000. North American and European treelines: external forces and internal processes controlling position. *Ambio* **29**: 388-395.
198. Tans PP, Berry JA, Keeling RF. 1993. Oceanic  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  observations—a new window on ocean  $\text{CO}_2$  uptake. *Global Biogeochem. Cycles* **7**: 353-368.
199. Terwilliger VJ, Kitajima K, Le Roux-Swarthout DJ, Mulkey S, Wright SJ. 2001. Intrinsic water-use efficiency and heterotrophic investment in tropical leaf growth of two neotropical pioneer tree species as estimated from  $\delta^{13}\text{C}$  values. *New Phytol.* **152**: 267-281.
200. Theurillat J P, Guisan A. 2001. Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review. *Clim. Change* **50**: 77-109.
201. Timoney K. 1995. Tree and tundra cover anomalies in the subarctic forest-tundra of northwest Canada. *Arctic* **48**: 13-21.
202. Tranquillini W. 1979. Physiological Ecology of Alpine Timberline. Springer-Verlag. Berlin. New York.
203. Virgona JM, Farquhar GD. 1996. Genotypic variation in relative growth rate and carbon isotope discrimination in sunflower is related to photosynthetic capacity. *Aust. J. Plant Physiol.* **23**: 227-236.
204. Vitousek PM, Aplet G, Turner D, Lockwood JJ. 1992. The Mauna Loa environmental matrix: foliar and soil nutrients. *Oecologia* **89**: 372-382.
205. Vitousek PM, Field CB, Matson PA. 1990. Variation in foliar  $\delta^{13}\text{C}$  in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*: a case of internal resistance? *Oecologia* **84**: 362-370.

206. Vitousek PM, Howarth RH. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea, how can it occur? *Biogeochemistry* **13**: 87-115.
207. Vogel JC. 1978. Recycling of carbon in a forest environment. *Oecol. Plant.* **13**: 89-94.
208. Waller SS, Lewis JK. 1979. Occurrence of  $\text{C}_3$  and  $\text{C}_4$  photosynthesis in North American grasses. *J. Range. Manage.* **32**: 12-28.
209. Wang, R.Z. 2004a. Photosynthetic and morphological functional types from different communities in Inner Mongolia, North China. *Photosynthetica* **42**: 493-503.
210. Wang, R.Z. 2004b. Plant functional types and their ecological responses to salinization in saline grasslands, Northeastern China. *Photosynthetica* **21**: 511-519.
211. Waring RH, Silvester WB. 1994. Variation in foliar  $^{13}\text{C}$  values within the crown of *Pinus radiata* trees. *Tree Physiol.* **14**: 1203-1213.
212. Warren CR. 2006. Why does photosynthesis decrease with needle age in *Pinus pinaster*? *Trees* **20**: 157-164.
213. White JD, Scott NA. 2006. Specific leaf area and nitrogen distribution in New Zealand forests: species independently respond to intercepted light. *Forest. Ecol. Manage.* **226**: 319-329.
214. Williams DG, Black RA. 1993. Phenotypic variation in contrasting temperature environments: growth and photosynthesis in *Pennisetum setaceum* from different altitudes on Hawaii. *Funct. Ecol.* **7**: 623-633.
215. Williams K, Richards JH, Caldwell MM. 1991. Effect of competition on stable carbon isotope ratios of two tussock grass species. *Oecologia* **88**: 148-151.
216. Wilmking M, Juday GP. 2005. Longitudinal variation of radial growth at Alaska's northern treeline - recent changes and possible scenarios for the 21<sup>st</sup> century. *Glob. Planet. Change* **47**: 282-300.
217. Wong SC, Cowan IR, Farquhar GD. 1985. Leaf conductance in relation to rate of  $\text{CO}_2$  assimilation I. Influence of nitrogen nutrition, phosphorus nutrition, photon flux density, and ambient partial pressure of  $\text{CO}_2$  during ontogeny. *Plant Physiol.*



- 78: 821-825.
218. Wright IJ, Leishman MR, Read C, Westoby M. 2006. Gradients of light availability and leaf traits with leaf age and canopy position in 28 Australian shrubs and trees. *Funct. Plant Biol.* **33**: 407-419.
219. Yi XF, Yang YQ. 2006. A stable carbon isotopic approach for understanding the CO<sub>2</sub> flux at the Haibei Alpine Meadow Ecosystem—A simple model. *Ecol. Model.* **193**: 796-800.
220. Zimmermann JK, Ehleringer JR. 1990. Carbon isotope ratios are correlated with irradiance levels in the Panamanian orchid *Catasetum viridiflavum*. *Oecologia* **83**: 247-249.
221. Zotz G, Pepin S, Korner C. 2005. No down-regulation of leaf photosynthesis in mature forest trees after three years of exposure to elevated CO<sub>2</sub>. *Plant Biol.* **7**: 369-374.



## 附录

## 一、博士期间发表撰写和发表论文目录

- [1] Li MC, Liu HY, Yi XF, Li LX. 2006. Characterization of photosynthetic pathway of plant species growing in the eastern Tibetan plateau using stable carbon isotope composition. *Photosynthetica* 44:102-108.
- [2] Li MC, Liu HY, Li LX, Yi XF, Zhu XJ. 2007. Carbon isotope composition of plants along altitudinal gradient and its relationship to environmental factors on the Qinghai-Tibet Plateau. *Polish journal of ecology* 55: 67-78.
- [3] Li MC, Chen FY, Liu XS. Vertical differences of nutrient resorption efficiency and nutrient use efficiency from different sampling canopy heights of *Abies georgei* in Sergyemla mountain. *Biologia Plantarum* (Accepted)
- [4] Mingcai Li, Tianxiang Luo, Ji Luo. Seasonal pattern of needle  $\delta^{13}\text{C}$  for a sub-alpine coniferous forest in the Gongga Mountains, eastern Tibetan Plateau. *Trees* (Submitted)
- [5] Marie Genet, Alexia Stokes, Thierry Fourcaud, Mingcai Li, Tianxiang Luo. Effect of altitude on root mechanical and chemical properties of *Abies georgei* in Tibet. 5<sup>th</sup> Plant Biomechanics Conference. 2006.
- [6] Li LX, Yi XF, Li MC, Zhang XA. 2004. Analysis of diets of upland buzzards using stable carbon and nitrogen isotopes. *Israel journal of zoology* 50: 75-85.
- [7] Tianxiang Luo, Lin Zhang, Mingcai Li, Huazhong Zhu, Ji Luo. Tibetan gradient studies indicate the relation between net primary productivity and foliar carbon isotope ratio across biomes. Submitted to *Global Biogeochemical Cycles* (in revision)
- [8] 李明财, 罗天祥, 刘新圣, 孔高强. 高山林线急尖长苞冷杉不同器官的稳定碳同位素组成分布特征. 应用生态学报 (已修回)
- [9] 李明财, 宋大伟, 李来兴. 青藏高原东部高山植物的水分利用效率与氮素利用效率. 西北植物学报 (已修回)
- [10] 李明财, 易现峰, 李来兴. 青藏高原东部高寒草甸植物  $\delta^{13}\text{C}$  年间变化及其环境分析. 生态环境. 2007 年第 4 期

- [11]李明财, 易现峰, 张晓爱, 李来兴. 2005. 青海高原高寒地区  $\text{C}_4$  植物名录. 西北植物学报, 25: 1046-1050.
- [12]宋大伟, 李明财, 易现峰, 李来兴, 张晓爱. 2007. 寒草甸消费者种群稳定碳、氮同位素组成的海拔分异. 生态学杂志 26: 40-45.

二、 参加课题：

- [1] 国家重点基础研究发展计划“973”资助项目 “青藏高原环境变化及其对全球变化的响应与适应对策” 子课题 “色齐拉山森林垂直带水碳耦合过程及其对气候变化的响应” (005CB422005)
- [2] 中国科学院院重大项目专题 “高原植被水分利用效率对环境变化的响应特征研究” (KZCX3-SW-339-04)
- [3] 美国林务局国际合作项目 “Carbon Storage and Accumulation in Forests of China” (5-IC-11242343-064)
- [4] 国家自然科学基金资助项目 “土壤低温阈值对高山林线的指示意义” (40671069)



## 致谢

本论文即将完成之际，我怀着喜悦的心情，向那些曾经给予我关心、帮助和支持的人们致以诚挚的问候和衷心的感谢！

首先，我要感谢我的恩师罗天祥研究员。罗老师刻苦钻研、追求真理的科学精神一直激励着我向科学的殿堂迈进。回顾论文的产生过程，从论文的选题，样品的采集、测试以及到论文的撰写与修改，罗老师都倾入了大量的时间和精力。罗老师严谨的科研态度、渊博的专业知识、踏实的工作作风，深厚的理论素养，超前的学术思想，使我终生受益，永远激励着我不断前进。罗老师在学业上对我谆谆教诲，辛勤培养，无私付出，给了我很大的支持与信心。千言万语，在此凝为一句：老师，您辛苦了！

感谢中科院地理科学与资源研究所邵雪梅研究员无偿提供实验室，顺利完成了树芯样品的分析，取得了研究区树芯的宝贵资料。入学伊始，通过与邵老师的交流，被邵老师严谨的科研态度，刻苦的工作精神所鼓舞，使我深知踏实的工作和不断的努力是博士论文完成的前提，在这里向邵老师表示我深深的谢意！

感谢中科院青藏高原研究所对我的教育和培养！感谢青藏所领导及研究生部吴薇老师给予的关怀和鼓励！

感谢陈飞宇、李永华、张林、刘新圣、孔高强，魏海霞、李瑞成等在野外样品采集及数据处理中给予的帮助！

感谢刘勇勤、王朋岭、李潮流、程宏岗、仲雷、朱志勇、张永香等博士在学习和生活中给予我的帮助和关怀！感谢好友胡启武、王洪伦、连新明等博士在样品测试及生活中给予的帮助！

最后感谢我的父母和妻子，他们始终是我前进的动力，是他们默默的、无私的奉献和支持，才使得我顺利完成我的学业。“谁言寸草心，报得三春晖”，走到今天，成绩里有他们的一半。特别感谢我的妻子在我攻读博士学位这三年中，独自承担起哺育孩子的重担，您辛苦了！

作者： 李明财

2007年6月