

沿土壤水分梯度黄囊苔草碳同位素组成及其适应策略的变化

陈世苹¹ 白永飞¹ 韩兴国^{1*} 安吉林² 郭富存²

(1 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093)

(2 内蒙古包头市九原区草原站, 包头 014060)

摘要 选取了内蒙古锡林河流域 6 个水分条件不同的典型植物群落, 测定了各群落中黄囊苔草 (*Carex korshinskyi*) 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值、叶片含水量 (*LWC*) 及其种群特征的变化。结果表明: 1) 不同生境下, 黄囊苔草叶片的碳同位素组成发生明显变化 (变幅为 1.8‰)。沿土壤水分梯度, 随着土壤含水量的降低, 黄囊苔草叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著增大, 水分利用方式更加保守。2) 虽然不同生境下, 黄囊苔草叶片含水量变化不大, 但其叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与 *LWC* 表现出显著的负相关关系 ($p = 0.051$)。这表明黄囊苔草水分利用效率对其叶片水分状况变化的反应非常敏感。3) 在不同生境下, 黄囊苔草种群的植株高度、密度、地上生物量及其在群落中的出现频度明显不同。具有较高 $\delta^{13}\text{C}$ 值的黄囊苔草种群在群落中出现的频度和地上生物量所占比例都显著增加。以上结果表明, 生长在不同生境下的黄囊苔草种群能够通过改变其水分利用效率适应不同的土壤水分状况, 使其在植物群落中表现出更强的竞争能力和生态适应性。

关键词 锡林河流域 黄囊苔草 种群特征 水分利用效率 $\delta^{13}\text{C}$ 值

VARIATIONS IN FOLIAR CARBON ISOTOPE COMPOSITION AND ADAPTIVE STRATEGIES OF *CAREX KORSHINSKYI* ALONG A SOIL MOISTURE GRADIENT

CHEN Shi-Ping¹ BAI Yong-Fei¹ HAN Xing-Guo^{1*} AN Ji-Lin² and GUO Fu-Cun²

(1 Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

(2 Jiuyuan Grassland Station, Jiuyuan District, Baotou, Inner Mongolia 014060, China)

Abstract The carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$ value) of plants is a useful index for assessing intrinsic water use efficiency (*WUE*) and can also provide information on long term *WUE*, because the $\delta^{13}\text{C}$ value integrates photosynthetic activity throughout the entire life span of the leaf tissue. Water is the limiting environmental factor for growth and reproduction of steppe plants in the Xilin River Basin, Inner Mongolia. *Carex korshinskyi*, a perennial forb, is widely distributed throughout the Xilin River Basin and shows strong adaptive characteristics enabling it to survive in habitats with widely varying nutrient and water conditions. In this study, six plant communities were selected which differed in floristic composition and soil water status but had similar climatic conditions, such as temperature and precipitation. Foliar $\delta^{13}\text{C}$ values, leaf water content (*LWC*) and population characteristics (including height, density and aboveground biomass) of *C. korshinskyi* were measured in each of the six communities. Our objectives were to study the variations in foliar $\delta^{13}\text{C}$ values, *LWC* and population characteristics of *C. korshinskyi* along a soil water gradient to better understand the adaptive strategies of *C. korshinskyi* to water stress. Results showed that: 1) There were significant variations in foliar $\delta^{13}\text{C}$ values of *C. korshinskyi* in different habitats (changing range 1.8‰). The foliar $\delta^{13}\text{C}$ values of different *C. korshinskyi* populations tended to increase with decreasing soil water content (*SWC*). A significant negative correlation was found between foliar $\delta^{13}\text{C}$ values and *SWC* in different soil layers, indicating that *C. korshinskyi* populations could change *WUE* in response to water availability. 2) A significantly negative correlation was found between foliar $\delta^{13}\text{C}$ values and *LWC* of *C. korshinskyi*. Only small variations in *LWC* were found among the six different *C. korshinskyi* populations indicating that the *WUE* of *C. korshinskyi* was sensitive to changes in leaf water status. 3) There were significant differences in height, density, aboveground biomass and frequency of occurrence among *C. korshinskyi* communities along the soil water gra-

收稿日期: 2003-07-23 接受日期: 2004-03-05

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目 (G2000018607) 中国科学院知识创新工程重大项目 (KSCX1-08) 和国家自然科学基金项目 (90211012)

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: xghan@ns.ibcas.ac.cn

dient. The *C. korshinskyi* populations with higher $\delta^{13}\text{C}$ values had higher occurrences in the plant community and contributed more to total aboveground biomass and community productivity. Our results suggest that *C. korshinskyi* can adjust its water use pattern (such as enhancing *WUE*) to adapt to habitats with different soil water availability increasing its competitive ability across a wide range of habitats.

Key words Xilin River Basin, *Carex korshinskyi*, Population characteristics, Water use efficiency (*WUE*), $\delta^{13}\text{C}$ value

植物光合作用是自然界产生碳同位素分馏的最重要过程。在光合过程中,植物叶片更趋向于同化 $^{12}\text{CO}_2$ 而排斥 $^{13}\text{CO}_2$,这使得植物叶片中的碳同位素自然丰度远远低于大气 CO_2 ,在叶片气孔充分张开时这一现象表现得更加明显(Farquhar *et al.*, 1989)。植物叶片的碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$ 值)是植物长期胞间与大气 CO_2 分压比(C_i/C_a)的整合指标,可以用来指示植物的长期水分利用效率,并能从另一个侧面反映其整个生长期的生理生态特征。而以往用测定光合速率(*A*)和蒸腾速率(*E*)的方法得到的水分利用效率(*A/E*)只代表某一特定时间内植物部分叶片的行为,这种短时间或瞬时水分利用效率并不能真正反映植物在长时间或整个生长季的水分利用情况(Martin & Thorstenson, 1988; Dawson *et al.*, 2002; Máguas & Griffiths, 2003)。近年来的研究表明,那些影响植物气体交换代谢过程的环境因子对许多植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值也产生影响,包括降雨量(Stewart *et al.*, 1995; Anderson *et al.*, 2000; 苏波等, 2000)、土壤水分含量(Ehleringer & Cooper, 1988; Ehleringer, 1993a; 1993b; 1993c; Stewart *et al.*, 1995; Korol *et al.*, 1999)、湿度(Madhavan *et al.*, 1991; Panek & Waring, 1997)、温度(Welker *et al.*, 1993; Panek & Waring, 1997)、氮素有效性(Guehl *et al.*, 1995)和大气 CO_2 浓度(Williams *et al.*, 2001)等。总体上说,在高资源可利用性条件下的植物具有较小的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,即较低的*WUE*(Schuster *et al.*, 1992; Ehleringer, 1993b)。

内蒙古锡林郭勒草原是干旱-半干旱草原区,水分是制约本区植物生产力和群落稳定性的关键因素,因此对本区植物水分利用效率和水分利用状况的研究具有重要的理论和实践意义。黄囊苔草(*Carex korshinskyi*)属多年生丛生杂类草,中旱生植物,广泛分布于内蒙古草原,是草原植物群落中重要的伴生种。目前,国内关于草原植物的研究大都集中于羊草(*Leymus*)、针茅(*Stipa*)等草原建群种,而对黄囊苔草的研究却很少。近几年我们对锡林河流域草原群落的研究发现,黄囊苔草具有很强的生态适应性,广泛分布于从盐化草甸、草甸草原到沙地等各

种养分和水分不同的生境条件下,并在一些生境中成为植物群落中的优势种。因此比较不同生境下黄囊苔草种群的生态适应性,将有助于我们对内蒙古草原植物生态适应策略的进一步研究。本文比较研究了锡林河流域6个生长于不同水分条件下黄囊苔草的种群特征、叶片含水量以及叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化。主要研究目的是:1)比较不同生境下黄囊苔草种群特征、叶片含水量以及叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化;2)研究黄囊苔草种群特征与叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间的关系及其对不同生境的适应策略。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

锡林河流域位于内蒙古高原东部,大兴安岭西侧。地理范围为 $43^{\circ}26' \sim 44^{\circ}29' \text{ N}$, $115^{\circ}32' \sim 117^{\circ}12' \text{ E}$,总面积约 $10\,000 \text{ km}^2$ 。在气候区划上,锡林河流域气候类型属大陆性气候中低温带草原气候。本区地势从东往西逐渐降低,东部低山最高海拔 $1\,505.6 \text{ m}$,至西北锡林河下游最低处为 902 m ,全流域高差达 600 m 。锡林河流域的土壤类型分布具有明显的地带性特征,即黑钙土带-暗栗钙土亚带-淡栗钙土亚带,由东南向西北有规律地更替。

根据锡林河流域及其附近地区22个气象观测站的多年气象资料,锡林河流域内从东南向西北降水量逐渐递减,东南部的多年平均降水量为 400 mm 左右,多雨年份可达 500 mm 以上,而西北部的多年平均降水量为 250 mm 左右,少雨年份降水量在 200 mm 以内。年平均气温则从东南向西北逐渐增加,锡林河中游的中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站,多年平均气温为 $0.5 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 。锡林河下游的锡林浩特,多年平均气温为 $2.1 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 。流域内,干燥度从东南到西北逐渐增加。

1.2 样地的设置

样地设于中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站附近。选择的6种典型植物群落为:芨芨草(*Achnatherum splendens*)群落、线叶菊(*Filifolium sibiricum*) + 贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*)群落、羊草(*Leymus chinensis*)群落、大针茅(*Stipa grandis*)群落、

小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)群落、冷蒿(*Artemisia frigida*)群落。这些群落代表了从盐化草甸-草甸草原-典型草原-退化干草原等具有不同水分状况的生境梯度(表1)。由于群落之间的最大距离不超过25 km,我们认为这6个群落的降水量是基本相同的。

1.3 研究方法

1.3.1 黄囊苔草种群特征的测定

2001年8月10~12日,在每个选定的群落中随机选取10个1 m×1 m样方。在每个样方中,我们测定了黄囊苔草的株高和株丛数,并剪取黄囊苔草和样方内其它植物种的地上部分带回实验室,烘干称重,得到黄囊苔草地上生物量和群落地上总生物量。通过计算得到黄囊苔草的相对地上生物量(黄囊苔草地上生物量/群落地上总生物量×100)和每丛地上生物量(黄囊苔草地上生物量/株丛数)。

1.3.2 样品的采集

植物样品取样工作于2001年8月23日进行。采用样线法,即在各样地的典型地段随机拉一条样线,每隔30 m设一个取样点,共设5个取样点,在每个取样点采集植物充分伸展的新鲜叶片(15~20片),装入信封带回实验室处理,并将3~5个叶片放入试管中,并在低温保温桶中保存用于测定叶片含水量。土壤样品取样于7月4日,7月29日和8月23日进行,在每个取样点用土钻取不同土层(0~20 cm,20~40 cm,40~60 cm)的土壤,放入铝盒用于

测定土壤含水量。土样每个取样点重复取3次,每个样地15个重复。

1.3.3 样品的处理及各项指标的测定

取样结束后,立即将叶片置于恒温干燥箱中烘干(温度保持在70℃以下,连续烘48 h),然后粉碎过80目筛制成备用样品。植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的测定工作由中国科学院南京土壤研究所分析测试中心完成。测定所用质谱仪型号为MAT251,测试误差小于0.1‰。植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值由以下公式计算:

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = \frac{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{样}} - (^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{S}}}{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{S}}} \times 1000 \quad (1)$$

其中 $(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{样}}$ 是植物叶片 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 的比率, $(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{S}}$ 是国际通用标准物质PDB的 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 的比率。

采用称重法测定叶片含水量和土壤含水量。取回的叶片立刻称其鲜重(FW),于60℃烘干24 h,称其干重(DW),计算叶片含水量:

$$LWC(\%) = [(FW - DW) / FW] \times 100 \quad (2)$$

取回的土样立刻称其湿重(WW),然后于105℃烘干24 h,称其干重(DW),计算土壤含水量:

$$SWC(\%) = [(WW - DW) / DW] \times 100 \quad (3)$$

1.4 统计分析

数据分析使用SPSS 10.0数据分析系统,采用ANOVA(Duncan test)比较不同群落间平均土壤含水量、黄囊苔草种群特征(频度、株高、密度、地上生物量、相对地上生物量和每丛地上生物量)、叶片含水量和 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间的差异是否显著($p < 0.05$)。

表1 内蒙古锡林河流域不同植物群落类型样地概况

Table 1 Overview of sites of different plant community types in the Xilin River Basin, Inner Mongolia

样地号 Plot No.	群落名称 Community name	群落类型 Community type	位置 Situation	海拔高度 Altitude (m)	土壤类型 Soil type	土地利用方式 Land use type
1	芨芨草群落 <i>Achnatherum splendens</i> community	盐化草甸 Saline meadow	43°44.925' N 116°40.629' E	1 190	草甸栗钙土 Meadow soil	放牧场 Grazing pasture
2	线叶菊群落 <i>Filifolium sibiricum</i> community	草甸草原 Meadow steppe	43°29.418' N 116°49.643' E	1 380	暗栗钙土 Dark chestnut soil	打草场 Mowing field
3	羊草群落 <i>Leymus chinensis</i> community	典型草原 Typical steppe	43°32.895' N 116°40.708' E	1 250	暗栗钙土 Dark chestnut soil	围栏样地 Fenced plot
4	大针茅群落 <i>Stipa grandis</i> community	典型草原 Typical steppe	43°32.322' N 116°33.117' E	1 180	典型栗钙土 Chestnut soil	围栏样地 Fenced plot
5	小叶锦鸡儿群落 <i>Caragana microphylla</i> community	退化恢复群落 Restoring steppe	43°35.748' N 116°44.419' E	1 210	典型栗钙土 Chestnut soil	围栏样地 Fenced plot
6	冷蒿群落 <i>Artemisia frigida</i> community	退化群落 Degraded steppe	43°37.967' N 116°39.397' E	1 180	典型栗钙土 Chestnut soil	放牧场 Heavily grazed

2 结果与分析

2.1 各样地土壤水分含量的变化

如图 1 所示, 样地 1~6 分别代表水分状况不同的生境, 土壤水分含量逐渐减少, 基本上形成了一个水分可利用性逐渐降低的生境梯度。各样地 SWC 均在 7 月下旬出现最大值, 这与当地 7 月集中降雨的气候特点是一致的。表 2 给出了植物样品采集期间即 8 月下旬各样地不同土层 SWC 的状况。其中, 盐化草甸(样地 1)各土层 SWC 均显著高于其它群落, 且不同土层深度 SWC 之间无差别; 草甸草原(样地 2) 0~20 cm 土层 SWC 与盐化草甸相似, 但下层土壤 SWC 明显下降; 两个典型草原群落中, 羊草群落(样地 3)各土层 SWC 均显著高于大针茅群落(样地 4) 退化 and 退化恢复群落(样地 5 和 6)各土层 SWC 最低。

2.2 不同群落黄囊苔草叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化

不同群落黄囊苔草种群叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值存在显著差异(图 2), 其中大针茅群落中黄囊苔草 $\delta^{13}\text{C}$ 值最高, 其次是在退化群落、羊草草原和草甸草原中, 再

次是在盐化草甸, 而在退化恢复群落中 $\delta^{13}\text{C}$ 值最低。除退化恢复群落具较低的 $\delta^{13}\text{C}$ 值, 黄囊苔草种群平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值基本上随各群落 SWC 的降低而增高。相关分析表明, 黄囊苔草 $\delta^{13}\text{C}$ 与不同土层 SWC 均表现出显著的线性负相关关系(图 3)。

2.3 不同群落黄囊苔草种群叶片含水量(LWC)的变化及其与 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间的关系

与 SWC 的变化相比, 各样地黄囊苔草 LWC 的变化要小得多(图 4)。只是退化恢复群落中黄囊苔草 LWC 明显高于其在大针茅群落中, 而在其它群落中其 LWC 无显著差异。这表明不同的土壤水分状况下, 黄囊苔草的 LWC 始终保持相对稳定, 并不发生明显的变化。不同种群黄囊苔草 LWC 与叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的相关分析表明, 随着 LWC 的下降, 黄囊苔草叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著增大(图 5)。

2.4 不同群落中黄囊苔草种群特征的变化及其与 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间的关系

在水分条件较好的草甸草原, 黄囊苔草种群的分布频度、密度、单位面积地上生物量和相对生物量最高, 成为群落中的优势种; 在典型草原次之; 在退

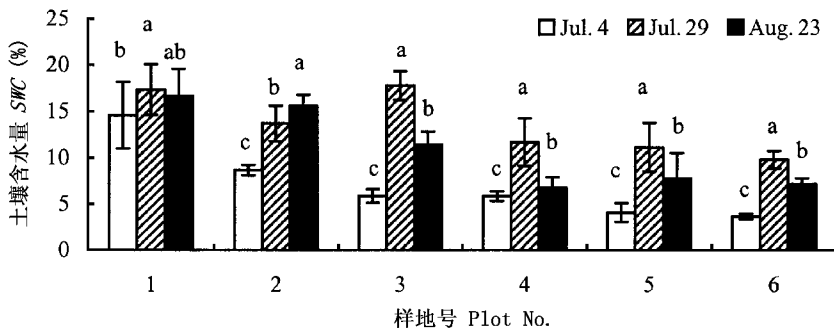


图 1 2001 年生长季不同时期表层土壤含水量(0~20 cm)的变化

Fig. 1 Variations in soil water content (SWC) of surface soil layer (0~20 cm) in different communities during growing season

图中数据为平均值 \pm 标准差, 不同字母表示不同时期 SWC 差异显著 ($p < 0.05$), 相同字母代表差异不显著 ($p > 0.05$) Different letters represent significant differences in SWC between different time ($p < 0.05$), whereas any same letter means the differences are non-significant ($p > 0.05$)

表 2 8 月各群落不同土层土壤含水量的变化

Table 2 Variations of soil water content in different communities on August 2001

样地号 Plot No.	土壤含水量 Soil water content (%)		
	0~20 cm	20~40 cm	40~60 cm
1	16.65 \pm 2.89 ^{Aa}	15.76 \pm 2.22 ^{Aa}	17.62 \pm 3.21 ^{Aa}
2	15.55 \pm 1.23 ^{Aa}	7.93 \pm 0.35 ^{Bb}	8.08 \pm 0.31 ^{Bb}
3	11.40 \pm 1.40 ^{Ba}	6.14 \pm 0.70 ^{Cb}	6.77 \pm 1.24 ^{Cb}
4	9.49 \pm 0.67 ^{Ca}	6.97 \pm 0.78 ^{Db}	5.49 \pm 0.48 ^{Dc}
5	7.75 \pm 2.75 ^{CDa}	4.21 \pm 0.84 ^{Db}	3.95 \pm 0.91 ^{Dc}
6	7.14 \pm 0.61 ^{Da}	4.70 \pm 0.94 ^{Dc}	4.42 \pm 1.17 ^{Dc}

表中数据为平均值 \pm 标准差 Data in column are mean \pm SD 大写字母表示不同样地同一土层土壤含水量的差异, 小写字母表示同一样地不同土层土壤含水量的差异; 不同字母表示差异显著 ($p < 0.05$), 相同字母代表差异不显著 ($p > 0.05$) Capital letters represent the differences in SWC of the same soil layer among plots, whereas small letters show the differences in SWC among different soil layers in the same plot. Different letters represent the differences are significant ($p < 0.05$), whereas any same letter means the differences are non-significant ($p > 0.05$)

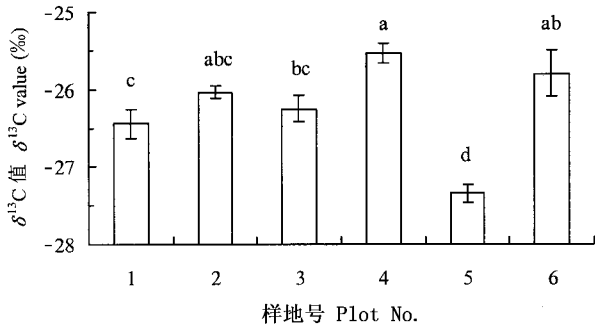


图2 不同群落中黄囊苔草种群 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化

Fig.2 Variations in $\delta^{13}\text{C}$ values (\pm SE) of *Carex korshinskyi* populations in different communities

图中误差线为 \pm 标准误差, 不同的字母表示黄囊苔草种群 $\delta^{13}\text{C}$ 值在不同样地间存在显著差异 ($p < 0.05$), 任一相同字母代表差异不显著 ($p > 0.05$)。Different letters represent significant differences in $\delta^{13}\text{C}$ values between different plots ($p < 0.05$), whereas any same letter means the differences are non-significant ($p > 0.05$)

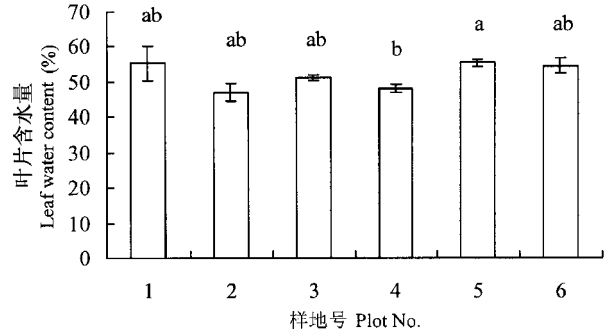


图4 不同群落黄囊苔草种群的叶片含水量的变化

Fig.4 Leaf water content (LWC) of *Carex korshinskyi* populations in different communities

图注同图2 The notes see Fig.2

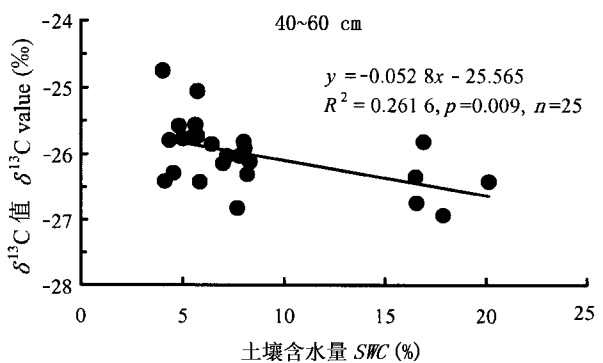
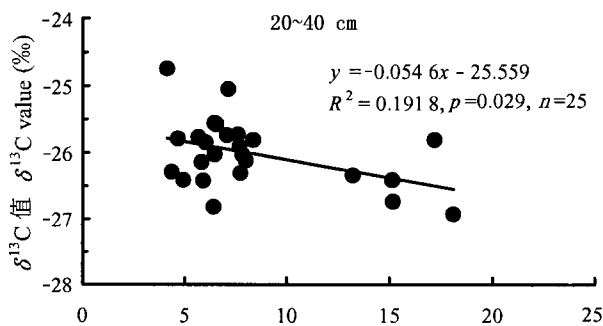
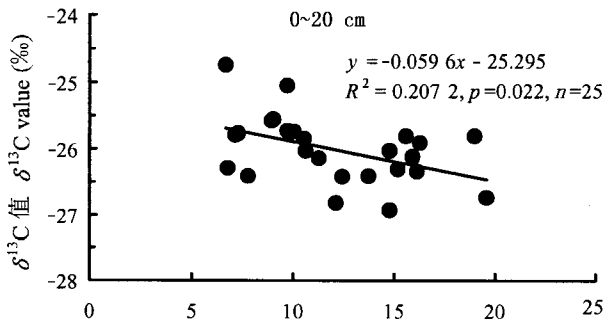


图3 黄囊苔草 $\delta^{13}\text{C}$ 值与不同土层土壤含水量之间的关系

Fig.3 Relationships between $\delta^{13}\text{C}$ values of *Carex korshinskyi* populations and SWC of different soil layers

图中不包括样地5的数据 Data of plot 5 were excluded

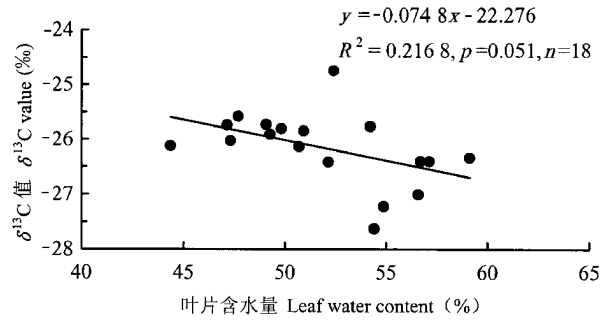


图5 不同群落黄囊苔草种群的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与叶片含水量之间的关系

Fig.5 Relationship between foliar $\delta^{13}\text{C}$ values and leaf water content (LWC) of *Carex korshinskyi* populations in different communities

化群落和盐化草甸, 黄囊苔草种群的各项指标最低 (表3)。在 SWC 最高的盐化草甸, 黄囊苔草种群的分布频度、地上生物量等指标均显著低于其它群落。

如图6所示, 黄囊苔草种群平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值与其在各群落中的出现频度和相对生物量都表现出显著的正相关关系。也就是说, 随着黄囊苔草种群 $\delta^{13}\text{C}$ 值的增大, 其在群落中的分布频度以及在群落总生物量中所占的比例增加。

3 讨论

植物叶片碳同位素比值是植物长期生理生态过程的整合指标, 它可以用来指示植物长期的水分利用效率 (Farquhar *et al.*, 1982; 1989; Ehleringer & Cooper, 1988; Peterson & Fry, 1987; Johnson *et al.*, 1990; Ehleringer, 1993a; Ebdon *et al.*, 1998; Arslan *et al.*, 1999; 苏波等, 2000)。植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与 C_i/C_a (胞间与大气 CO_2 分压比) 之间存在紧密关系, $\delta^{13}\text{C}$ 值随 C_i/C_a 值增大而降低, 因此, C_i/C_a 成为影响 $\delta^{13}\text{C}$ 值最重要的环境因素 (Farquhar *et al.*, 1982; 1989; Evans *et al.*, 1986; Ehleringer *et al.*,

表 3 沿土壤水分梯度黄囊苔草种群特征的变化

Table 3 Variations in characteristics and $\delta^{13}\text{C}$ values of *Carex korshinskyi* populations along soil moisture gradient

样地号 Plot No.	频度 Frequency (%)	株高 Height (cm)	密度 Density (cluster·m ⁻²)	地上生物量 Aboveground biomass (g DW·m ⁻²)	相对地上生物量 Relative aboveground biomass (%)	每丛地上生物量 Aboveground biomass per cluster (mg DW·cluster ⁻¹)
1	70	10.6 ± 1.2 ^c	184 ± 86 ^{ab}	4.6 ± 2.0 ^b	3.5 ± 1.8 ^{bc}	25.8 ± 7.7 ^c
2	100	14.4 ± 0.5 ^b	484 ± 27 ^a	26.5 ± 1.8 ^a	16.9 ± 1.2 ^a	55.2 ± 2.6 ^b
3	90	16.0 ± 1.3 ^{ab}	86 ± 22 ^b	5.8 ± 1.3 ^b	4.0 ± 1.0 ^{bc}	76.3 ± 6.9 ^a
4	100	14.5 ± 0.7 ^{ab}	156 ± 38 ^b	11.5 ± 2.7 ^b	14.7 ± 3.3 ^{ab}	78.2 ± 8.4 ^a
5	60	17.2 ± 0.8 ^a	47 ± 23 ^b	3.1 ± 1.5 ^b	1.4 ± 0.7 ^c	71.3 ± 7.8 ^{ab}
6	90	8.4 ± 0.6 ^c	136 ± 30 ^b	3.9 ± 0.8 ^b	3.6 ± 0.8 ^{bc}	31.6 ± 4.0 ^c

表中数据为平均数 ± 标准误差 Data in column are mean ± SE 不同字母代表样地间的黄囊苔草种群特征存在显著差异 ($p < 0.05$) Different letters represent significant differences between plots ($p < 0.05$)

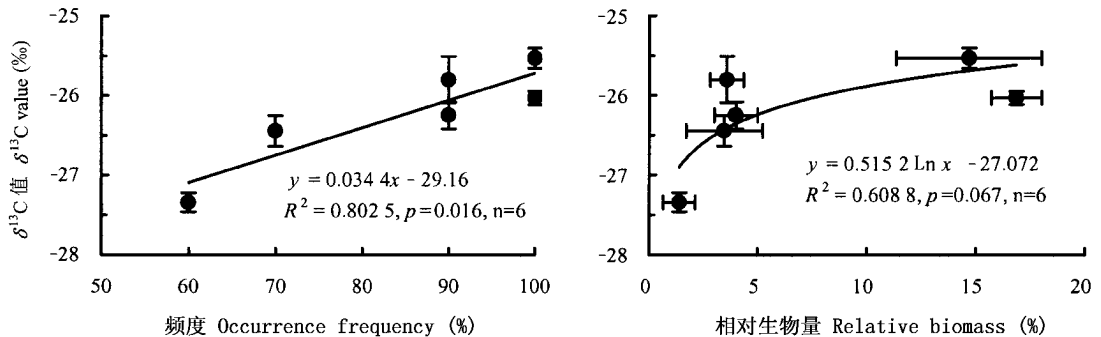
图 6 不同群落中黄囊苔草种群平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值与所在群落中的频度和相对生物量之间的关系

Fig. 6 Relationships between mean $\delta^{13}\text{C}$ values and occurrence frequency, relative biomass of *Carex korshinskyi* populations in different communities
图中误差线为标准误差 Error bars are SE

1991) 叶片气孔开度(影响 CO_2 的供应速率)和叶绿体对 CO_2 需求量的变化(可能由羧化酶活性的变化引起)都会影响 C_i/C_a 比值,进而影响植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值(Smedley *et al.*, 1991)。因为干旱降低了叶片气孔导度,从而使进入叶片内部的 CO_2 浓度降低,引起叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值升高。在本研究中水分状况不同生境条件下,黄囊苔草叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值有显著的变化,变化范围为 $-27.3\text{‰} \sim -25.5\text{‰}$,变幅为 1.8‰ ,这与 Ehleringer (1993c) 在不同生境下扁果菊 (*Encelia farinosa*) 种群中观察到的约 2‰ 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异是相近的。一般说来,植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值每升高 1‰ ,其胞间 CO_2 浓度 (C_i) 将降低约 $15 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (Ehleringer & Cooper, 1988)。也就是说,不同黄囊苔草种群 1.8‰ 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值变差就相当于其 C_i 有 $27 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 的差异,这表明干旱条件下黄囊苔草可能通过调节叶片气孔导度,改变叶片胞间 CO_2 浓度,导致植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值和水分利用效率的变化,来适应水分状况不同的生境条件。

在不同生境下,黄囊苔草叶片含水量(LWC)没有显著的变化,保持相对稳定的体内水分状况。我们同期在对不同样地中羊草、大针茅和糙隐子草 (*Cleistogenes squarrosa*) 等几种主要的多年生禾草的

研究发现在干旱生境中这些植物体内都能积累大量的脯氨酸并保持 LWC 相对稳定,说明它们可能通过渗透调节来维持一个相对稳定的体内水分状况 (Chen *et al.*, 2002; 陈世苹, 2003)。同时我们也测定了黄囊苔草叶片脯氨酸含量,平均 $102 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \text{DW}$,明显低于其它禾本科牧草,同时在水分条件不同的生境下其脯氨酸含量没有显著差异 ($p > 0.05$, 数据本文未给出)。这表明黄囊苔草体内虽然能够积累一定量的脯氨酸,但可能并不是植物适应干旱生境的生理调节机制,而可能是通过其它生理生态机制维持相对稳定的体内水分状况,这有待于进一步的研究。尽管不同生境下,黄囊苔草 LWC 变化不大,但其叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与 LWC 表现出显著的负相关关系,说明黄囊苔草水分利用效率对其叶片水分状况变化的反应非常敏感。

一般在干旱条件下,植物的水分利用方式会更加保守 (Cohen, 1970)。Ehleringer 和 Cooper (1988) 发现沿着一个土壤水分梯度即从土壤含水量较高的洼地到相对较干的坡地,所有植物种叶片的碳同位素比值增加,表明随着土壤水分可利用性的降低,植物的 WUE 提高。其它一些研究也表明在干旱条件下植物具有相似的 $\delta^{13}\text{C}$ 格局 (Ehleringer, 1993b;

Wand *et al.*, 1999; Li, 2000)。Anderson 等(2000)研究了来自不同生境的 17 个不同的桉树(*Eucalyptus* spp.)种群叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与年降水量、年平均土壤湿度的关系。结果是 $\delta^{13}\text{C}$ 值与年降雨量、年平均土壤含水量表现出显著的负相关,表明来自更干旱生境的种群的水分利用方式更保守, $\delta^{13}\text{C}$ 值随水分可利用性的降低而增加。在美国西北部沙漠,那些暴露于长期干旱条件下或寿命长的植物种具有较高的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,而那些寿命短和占据湿润生境(如洼地)的植物种的 $\delta^{13}\text{C}$ 值较低,也就是说,在高资源可利用性条件下的植物具有较低的 *WUE* (Schuster *et al.*, 1992; Ehleringer, 1993b)。在本研究中不同生境下黄囊苔草 $\delta^{13}\text{C}$ 值也表现出相同的变化趋势:随着土壤水分可利用性的下降,黄囊苔草 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著增大,水分利用效率明显提高。当水分可利用性降低,如在典型草原和退化草原群落(样地 4 和 6),黄囊苔草的 $\delta^{13}\text{C}$ 值更正,水分利用方式更加保守;而在土壤含水量较高的草甸群落中,它们的 $\delta^{13}\text{C}$ 较低,水分利用效率较低。黄囊苔草叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值和不同土层土壤含水量之间显著的负相关关系进一步证实,生长在不同水分条件下的黄囊苔草种群可以通过提高其水分利用效率适应干旱生境。

需要解释的是,样地 5(小叶锦鸡儿群落)的 *SWC* 虽然较低,但在此群落中黄囊苔草却表现出较低的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,这可能与小叶锦鸡儿群落植物生长繁茂、郁闭度较大有关。我们的群落调查结果表明,样地 5 的植株平均高度和单位面积生物量都大大高于样地 4 和 6,样地 5、4 和 6 的植株平均高度分别为 22.69、16.28 和 8.97 cm,地上生物量平均分别为 240、81 和 113 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$),可以看出样地 5 植物高度和郁闭度显著高于样地 4 和 6,而黄囊苔草作为群落下层的伴生种,其在样地 5 的遮荫程度大于样地 4 和 6。群落郁闭度的增加降低了群落下层的辐射强度,这会使植物的 C_i/C_a 比值升高,从而导致较低的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,所以样地 5 黄囊苔草 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著低于样地 4 和 6。

植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值不仅代表了其水分利用效率而且还表明其在水分限制条件下的生存策略。在干旱和半干旱地区,有限的土壤水分以及对这一有限资源的竞争是影响植物群落结构最重要的环境因子(Smedley *et al.*, 1991)。因此植物种群的 *WUE* 特征对植物竞争的结果有重要的影响并且可能最终决定群落的种类组成(Cohen, 1970)。随着黄囊苔草种群 $\delta^{13}\text{C}$ 值的提高,其在群落中的频度和地上生物量都

显著增加(图 6),这表明具有较高水分利用效率的黄囊苔草种群具有更强的竞争能力,在群落中所占的优势更大。作为在锡林河流域分布较广的植物种,黄囊苔草一方面可能通过调节气孔导度提高其 *WUE*,另一方面可能通过一些生理调节机制维持相对稳定的体内水分状况,提高自身抗旱性,来适应各种水分状况不同的生境。综上所述,沿土壤水分梯度黄囊苔草叶片的碳同位素组成发生明显变化。随着土壤含水量的降低,黄囊苔草叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著增大,水分利用方式更加保守。而且,随着黄囊苔草水分利用效率的提高,其在植物群落中的优势度更大,表现出更强的生态适应性。以上研究结果表明,作为在锡林河流域分布广泛的植物种,黄囊苔草对不同生境条件特别是土壤水分条件的差异,有明显的生物指示作用。

参 考 文 献

- Anderson, J. E., P. E. Kriedemann, M. P. Austin & G. D. Farquhar. 2000. Eucalypts forming a canopy functional type in dry sclerophyll forests respond differentially to environment. *Australian Journal of Botany*, **48**: 759 ~ 775.
- Arslan, A., F. Zapata & K. S. Kumarasinghe. 1999. Carbon isotope discrimination as indicator of water-use efficiency of spring wheat as affected by salinity and gypsum addition. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, **30**: 2681 ~ 2693.
- Chen, S. P. (陈世莘). 2003. Variations in water-use efficiency of major steppe species, plant functional groups and communities in the Xilin River Basin, Inner Mongolia. Ph.D. dissertation of Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences. (in Chinese with English Summary)
- Chen, S. P., Y. F. Bai & X. G. Han. 2002. Variation of water-use efficiency of *Leymus chinensis* and *Cleistogenes squarrosa* in different plant communities in Xilin River Basin, Nei Mongol. *Acta Botanica Sinica (植物学报)*, **44**: 1484 ~ 1490.
- Cohen, D. 1970. The expected efficiency of water utilization in plants under different competition and selection regimes. *Israel Journal of Botany*, **19**: 50 ~ 54.
- Dawson, T. E., S. Mambelli, A. H. Plamboeck, P. H. Templer & K. P. Tu. 2002. Stable isotopes in plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**: 507 ~ 559.
- Ebdon, J. S., A. M. Petrovic & T. E. Dawson. 1998. Relationship between carbon isotope discrimination, water use efficiency and evapotranspiration in Kentucky bluegrass. *Crop Science*, **38**: 157 ~ 162.
- Ehleringer, J. R. & T. A. Cooper. 1988. Correlations between carbon isotope ratio and microhabitat in desert plants. *Oecologia*, **76**: 562 ~ 566.
- Ehleringer, J. R. 1993a. Carbon and water relations in desert plants: an isotopic perspective. In: Ehleringer, J. R., A. E. Hall & G. D. Farquhar eds. *Stable isotopes and plant carbon-water relations*. San Diego: Academic Press. 155 ~ 172.
- Ehleringer, J. R. 1993b. Gas-exchange implications of isotopic variation in arid-land plants. In: Smith, J. A. C. & H. Griffiths eds. *Water deficits—plant responses from cell to community*. Oxford: Bios Scientific Publishers. 265 ~ 284.

- Ehleringer, J. R. 1993c. Variation in leaf carbon isotope discrimination in *Encelia farinosa*: implications for growth, competition, and drought survival. *Oecologia*, **95**: 340 ~ 346.
- Ehleringer, J. R., S. Klassen, C. Clayton, D. Sherrill, M. Fuller-Holbrook, Q. N. Fu & T. A. Cooper. 1991. Carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in common bean. *Crop Science*, **31**: 1611 ~ 1615.
- Evans, J. R., T. D. Sharkey, J. A. Berry & G. D. Farquhar. 1986. Carbon isotope discrimination measured concurrently with gas exchange to investigate CO₂ diffusion in leaves of higher plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, **13**: 281 ~ 292.
- Farquhar, G. D., J. R. Ehleringer & K. T. Hubick. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **40**: 503 ~ 537.
- Farquhar, G. D., M. H. O'Leary & J. A. Berry. 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, **9**: 121 ~ 137.
- Guehl, J. M., C. Fort & A. Ferhi. 1995. Differential response of leaf conductance, carbon isotope discrimination and water-use efficiency to nitrogen deficiency in maritime pine and pedunculate oak plants. *New Phytologist*, **131**: 149 ~ 157.
- Johnson, D. A., K. H. Asay, L. L. Tieszen, J. R. Ehleringer & P. G. Jefferson. 1990. Carbon isotope discrimination: potential in screening cool-season grasses for water-limited environments. *Crop Science*, **30**: 338 ~ 343.
- Korol, R. L., M. U. F. Kirschbaum, G. D. Farquhar & M. Jeffreys. 1999. Effects of water status and soil fertility on the C-isotope signature in *Pinus radiata*. *Tree Physiology*, **19**: 551 ~ 562.
- Li, C. Y. 2000. Population differences in water-use efficiency of *Eucalyptus microtheca* seedlings under different watering regimes. *Physiologia Plantarum*, **108**: 134 ~ 139.
- Madhavan, D., I. Treichel & M. H. O'Leary. 1991. Effects of relative humidity on carbon isotope fractionation in plants. *Botanica Acta*, **104**: 292 ~ 294.
- Máguas, C. & H. Griffiths. 2003. Applications of stable isotopes in plant ecology. *Progress in Botany*, **64**: 472 ~ 505.
- Martin, B. & Y. R. Thorstenson. 1988. Stable carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$), water use efficiency, and biomass productivity of *Lycopersicon esculentum*, *Lycopersicon pennellii*, and the F₁ hybrid. *Plant Physiology*, **88**: 213 ~ 217.
- Panek, J. A. & R. H. Waring. 1997. Stable carbon isotopes as indicators of limitations to forest growth imposed by climate stress. *Ecological Applications*, **7**: 854 ~ 863.
- Peterson, B. J. & B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**: 293 ~ 320.
- Schuster, W. S. F., D. R. Sandquist, S. L. Philips & J. R. Ehleringer. 1992. Comparisons of carbon isotope discrimination in populations of arid land plant species differing in lifespan. *Oecologia*, **91**: 332 ~ 337.
- Smedley, M. P., T. E. Dawson, J. P. Comstock, L. A. Donovan, D. E. Sherrill, C. S. Cook & J. R. Ehleringer. 1991. Seasonal carbon isotope discrimination in a grassland community. *Oecologia*, **85**: 314 ~ 320.
- Stewart, G. R., M. H. Turnbull, S. Schmidt & P. D. Erskine. 1995. ¹³C natural abundance in plant communities along a rainfall gradient: a biological integrator of water availability. *Australian Journal of Plant Physiology*, **22**: 51 ~ 55.
- Su, B. (苏波), X. G. Han (韩兴国), L. H. Li (李凌浩), J. H. Huang (黄建辉), Y. F. Bai (白永飞) & C. M. Qu (渠春梅). 2000. Responses of $\delta^{13}\text{C}$ value and water use efficiency of plant species to environmental gradients along the grassland zone of Northeast China Transect. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **24**: 648 ~ 655. (in Chinese with English abstract)
- Wand, S. J. E., K. J. Esler, P. W. Rundel & H. W. Sherwin. 1999. A preliminary study of the responsiveness to seasonal atmospheric and rainfall patterns of wash woodland species in the arid Richtersveld. *Plant Ecology*, **142**: 149 ~ 160.
- Welker, J. M., P. A. Wookey, A. N. Parsons, M. C. Press, T. V. Callaghan & J. A. Lee. 1993. Leaf carbon isotope discrimination and vegetative responses of *Dryas octopetala* to temperature and water manipulations in a high arctic polar semi-desert, Svalbard. *Oecologia*, **95**: 463 ~ 469.
- Williams, D. G., V. Gempko, A. Fravolini, S. W. Leavitt, G. W. Wall, B. A. Kimball, P. J. Pinter Jr, R. LaMorre & M. Ottman. 2001. Carbon isotope discrimination by *Sorghum bicolor* under CO₂ enrichment and drought. *New Phytologist*, **150**: 285 ~ 293.