

# 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\*

李明财<sup>1,2,3</sup> 罗天祥<sup>2\*\*</sup> 刘新圣<sup>2</sup> 孔高强<sup>2</sup>

(<sup>1</sup> 天津市气候中心, 天津 300074; <sup>2</sup> 中国科学院青藏高原研究所, 北京 100085; <sup>3</sup> 中国科学院研究生院, 北京 100049)

**摘要** 通过分析青藏高原东南部色季拉山林线物种急尖长苞冷杉不同年龄叶片、嫩枝、枝条、树干及根系的稳定碳同位素比值( $\delta^{13}\text{C}$ )及其空间分布特征,研究了植物光合作用后稳定碳同位素分馏及其影响因素。结果表明:植物不同器官 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异显著( $P < 0.001$ ),为树干( $-24.19\text{‰}$ ) $>$ 枝条( $-24.56\text{‰}$ ) $>$ 根部( $-25.05\text{‰}$ ) $>$ 嫩枝( $-25.12\text{‰}$ ) $>$ 叶片( $-27.25\text{‰}$ ),说明从光合作用器官到非光合作用器官有明显的碳同位素分馏,且非光合作用器官之间也存在差异。随着急尖长苞冷杉叶片或嫩枝年龄的增加,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值降低,而嫩枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值升高( $P < 0.01$ )。冠层上部叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值明显高于冠层下部( $P < 0.01$ )。嫩枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值则无显著性差异( $P > 0.05$ )。远离树干2.5 m的枝条 $\delta^{13}\text{C}$ 值有明显的高度变化( $P < 0.01$ ),而离树干较近(1.5或0.5 m)的枝条及树干在不同高度之间无差异( $P > 0.05$ )。在同一冠层高度,随着与树干距离加大,枝条 $\delta^{13}\text{C}$ 值降低,且在中部和下部枝条尤为明显。说明林线地区冷杉光合作用后存在明显的碳同位素分馏;特定冠层高度树干与枝条生长所需的碳并不是全部来源于同高度的叶片光合作用合成的碳。

**关键词** 急尖长苞冷杉 稳定碳同位素比值 植物器官 空间变化 分馏

文章编号 1001-9332(2007)12-2654-07 中图分类号 S718.45 文献标识码 A

**Distribution characteristics of  $\delta^{13}\text{C}$  values in different organs of *Abies georgei* growing at alpine timberline.** LI Ming-cai<sup>1,2,3</sup>, LUO Tian-xiang<sup>2</sup>, LIU Xin-sheng<sup>2</sup>, KONG Gao-qiang<sup>2</sup>(<sup>1</sup>Tianjin Climate Center, Tianjin 300074, China; <sup>2</sup>Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085 China; <sup>3</sup>Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.* 2007, 18(12): 2654-2660.

**Abstract:** Based on the analysis of the distribution characteristics of  $\delta^{13}\text{C}$  values in the needle, twig, branch, trunk, and root of different age *Abies georgei* growing at the timberline of Sergyemla Mountain on the southeast edge of Tibetan Plateau, this paper studied the process or extent of post-photosynthetic  $\delta^{13}\text{C}$  fractionation and its affecting factors. The results showed that the organ-specific difference in  $\delta^{13}\text{C}$  values was highly significant ( $P < 0.001$ ), with the sequence of trunk ( $-24.19\text{‰} \pm 0.34\text{‰}$ )  $>$  branch ( $-24.56\text{‰} \pm 0.62\text{‰}$ )  $>$  root ( $-25.05\text{‰} \pm 1.08\text{‰}$ )  $>$  twig ( $-25.12\text{‰} \pm 0.54\text{‰}$ )  $>$  needle ( $-27.25\text{‰} \pm 0.63\text{‰}$ ), which suggested that an obvious post-photosynthetic  $\delta^{13}\text{C}$  fractionation was existed between photosynthetic and non-photosynthetic organs. With increasing age of needle and twig, the  $\delta^{13}\text{C}$  value in needle decreased significantly, while that in twig showed a reverse pattern ( $P < 0.01$ ). The  $\delta^{13}\text{C}$  value in needle increased significantly ( $P < 0.01$ ) from lower canopy to higher canopy, whereas no significant difference ( $P > 0.05$ ) of  $\delta^{13}\text{C}$  value in twig was observed among different canopy heights. A significant vertical gradient of  $\delta^{13}\text{C}$  value existed in the branches at a distance of 2.5 m from trunk ( $P < 0.01$ ), but disappeared at a distance of 1.5 m or 0.5 m. At the same canopy height, the  $\delta^{13}\text{C}$  value in twig decreased with increasing distance from trunk, which was most obvious in the twigs of middle and lower canopies. All of these suggested that post-photosynthetic  $\delta^{13}\text{C}$  fractionation occurred in alpine *A. georgei*, and the carbon need for the growth of height-specific tree stems or branches was not wholly supplied by the corresponding segment of the tree crown at the same height.

**Key words:** *Abies georgei*;  $\delta^{13}\text{C}$  value; organ; spatial differentiation; fractionation.

\* 国家基础研究发展规划项目(2005CB422005)、中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX3-SW-339-04)、国家自然科学基金项目(40671069)和美国林业局全球变化研究资助项目(USDA Forest Service, 05-IC-11242343-064)。

\*\* 通讯作者, E-mail: Luotx@itpcas.ac.cn

2007-01-28 收稿, 2007-09-12 接受。

## 1 引言

植物光合作用过程中发生碳同位素分馏,使光合作用产物普遍富集碳的轻同位素( $^{12}\text{C}$ )。利用这种分馏效应可以指示植物长期的水分利用效率,揭示重要的植物生理生态学过程,因此其在生态学和全球变化中得到了广泛的应用<sup>[7,12]</sup>。植物中存在不同的光合作用类型(如  $\text{C}_3$ 、 $\text{C}_4$  以及 CAM 植物)植物的稳定碳同位素比值( $\delta^{13}\text{C}$ ) 在  $-7\text{‰} \sim -35\text{‰}$  之间变化。而对  $\text{C}_3$  植物来说, $\delta^{13}\text{C}$  值的变化主要取决于物种的种间差异以及环境因子的影响。植物光合作用过程碳同位素分馏非常普遍,而且相关研究较多<sup>[7,9,34]</sup>。事实上,在植物生长发育过程中,植物体的不同组分稳定碳同位素组成也会发生相应变化。在应用稳定碳同位素技术的诸多领域中,生态系统通量<sup>[30]</sup>、古气候及古环境以及利用树轮同位素研究千年尺度的环境变化<sup>[32-33]</sup>、叶片光合作用与植物体呼吸作用之间关系<sup>[10]</sup>等,不但要求研究植物光合作用过程中的 $^{13}\text{C}$ 分馏,而且要搞清楚植物不同器官 $\delta^{13}\text{C}$ 值是否存在差异,即光合作用后是否存在显著的碳同位素分馏<sup>[1]</sup>。另外,在叶片与树轮稳定碳同位素组成与环境参数关系的研究中,最大的困难之一就是植物的碳储备、碳水化合物的重新分配及其同位素分馏<sup>[12]</sup>。前人在研究树芯与叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的对应关系,以及根部呼吸过程中碳同位素分馏时,多集中于比较树干以及根系 $\delta^{13}\text{C}$ 值与叶片之间的差异,证实树干及根系 $\delta^{13}\text{C}$ 值明显偏高<sup>[14,19]</sup>。我国近年来开展的关于植物稳定碳同位素的研究,多局限于叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与环境之间的关系<sup>[13,18,34]</sup>,确定植物的光合型<sup>[17,31]</sup>,缺少对植物体不同器官间稳定碳同位素组成特征的研究<sup>[4,13]</sup>。本文选择青藏高原东南部高寒区色季拉山高山林线物种急尖长苞冷杉(*Abies georgei*)作为研究对象,通过测定不同部位、不同年龄急尖长苞冷杉叶片、枝条、树干及根系的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,初步研究年龄及高度对不同器官 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响,以期进一步了解光合作用后稳定碳同位素分馏过程,为研究叶片与非光合作用器官同位素组成的关系,以及光合作用产物分配方式提供基础数据。

## 2 研究地区与研究方法

### 2.1 自然概况

研究区设在青藏高原东南部林芝地区色季拉山口( $29^{\circ}36'\text{N}$ ,  $94^{\circ}36'\text{E}$ ),海拔 4 380 m。该区属高山寒带半湿润区,年平均气温  $-0.73\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,最高月(7

月)平均气温  $9.23\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,最低月(1月)平均气温  $-13.98\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,近 10 年极端最低气温  $-31.6\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,极端最高气温  $24.0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。年均降水量 1 134.1 mm,蒸发量 544.0 mm,相对湿度 78.83%。6—9 月为雨季,占全年降水量的 75%~82%,其中 8 月降雨最多,平均为 294.2 mm。土壤为酸性棕壤( $\text{pH}=5.5$ ),土壤含水率为 39.1%。土壤氮、磷和碳含量分别为 6.5、0.8 和  $63.3\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。研究区内乔木建群种为急尖长苞冷杉,常绿灌丛主要为海绵杜鹃(*Rhododendron pingianum*)、黄杯杜鹃(*R. wardii*),落叶灌丛主要为山生柳(*Salix oritrepha*)、冰川茶藨(*Ribes glaciale*)和西南花楸(*Sorbus rehderiana*)。

### 2.2 样品的采集与分析

急尖长苞冷杉是青藏高原东南部亚高山针叶林主要组成树种,分布于 3 600~4 400 m 之间。在海拔 4 200 m 以上,由于温度下降,生境严酷,急尖长苞冷杉长势变缓,成为色季拉山口的林线树种。本研究选择 3 株 150~200 年生的急尖长苞冷杉作为研究对象,于 2006 年 7 月底、8 月初的生长季在色季拉山林线最上部(海拔 4 380 m 处)采集实验用样品,树木平均胸径和树高分别为( $13.2 \pm 1.0$ ) m 和( $33.5 \pm 5.7$ ) cm。样品均采自树木向阳方向,取样高度分别为上层( $13 \pm 1.0$ ) m、中层( $8 \pm 0.9$ ) m 和下层( $3.3 \pm 0.4$ ) m。叶片和嫩枝按不同年龄分别采集上、中、下冠层,叶片最大年龄取至 6 年,嫩枝最大年龄取至 7 年。在不同冠层梯度叶片和嫩枝均采自距离树干最远端的枝条。枝条和树干样品也是按上、中、下冠层对应的高度进行采集,同时在每个冠层高度水平方向上,分别以距离树干 0.5、1.5 和 2.5 m 对枝条进行取样。采集的嫩枝直径  $<1\text{ cm}$ ,枝条直径  $>3\text{ cm}$ 。枝条及树干均去掉韧皮部,且尽量采集树干及枝条外围的部分,以保证是最近几年形成的木材。枝条用刀锯锯断后直接取样,而树干用生长锥钻取接近树皮处树芯。样品采集后放到信封保存。在实验室于  $70\text{ }^{\circ}\text{C}$  恒温箱中烘干 48 h 至恒量,用粉碎机粉碎,过 80 目筛备用。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)测定样品的 $\delta^{13}\text{C}$ 。以 PDB (pee dee belemnite)<sup>[6]</sup>为标准,根据下式进行计算:

$$\delta^{13}\text{C} = [(\text{ }^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{s}} / (\text{ }^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{sta}} - 1] \times 1000\text{‰}$$

式中  $(\text{ }^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{s}}$  和  $(\text{ }^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{sta}}$  分别是测试植物样品和 PDB 标样的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,系统误差不超过  $\pm 0.2\text{‰}$ 。

### 2.3 数据处理

采用 SPSS 10.0 软件进行统计分析。不同器官,

不同高度枝条、树干  $\delta^{13}\text{C}$  值差异均用单因素方差分析进行检验,不同高度及不同年龄之间嫩枝及叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值差异用双因素方差分析进行检验。

### 3 结果与分析

#### 3.1 急尖长苞冷杉不同器官的稳定碳同位素组成

由图1可以看出,急尖长苞冷杉不同器官  $\delta^{13}\text{C}$  值间有显著性差异 ( $F = 69.421, P < 0.001$ ),为树干 ( $-24.19\%$ ) > 枝条 ( $-24.56\%$ ) > 根部 ( $-25.05\%$ ) > 嫩枝 ( $-25.12\%$ ) > 叶片 ( $-27.25\%$ )。从叶片到树干,  $\delta^{13}\text{C}$  值梯度变化呈现明显的上升趋势,稳定碳同位素富集  $3.06\%$ ,说明非光合作用器官(嫩枝、枝条、树干及根系)的  $\delta^{13}\text{C}$  值普遍高于光合作用器官(叶片)  $\delta^{13}\text{C}$  值,而且非光合作用器官  $\delta^{13}\text{C}$  值从嫩枝到树干逐渐富集。

#### 3.2 急尖长苞冷杉不同器官稳定碳同位素组成随年龄及高度的变化

由表1和图2可以看出,随着年龄的增加,急尖长苞冷杉叶片和嫩枝  $\delta^{13}\text{C}$  值均有显著性变化 ( $P < 0.01$ ),其中,叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值降低,而嫩枝  $\delta^{13}\text{C}$  值升高。随取样高度的增加,急尖长苞冷杉冠层上部叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值明显高于冠层下部叶片 ( $P < 0.01$ ),嫩枝  $\delta^{13}\text{C}$  值则差异不显著 ( $P > 0.05$ )。此外,叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值与年龄和取样高度之间存在交互影响,嫩枝没有交互影响。尽管距树干  $2.5\text{ m}$  的枝条  $\delta^{13}\text{C}$  值随树高增加而呈上升趋势,但距离树干  $0.5\text{ m}$  和  $1.5\text{ m}$  枝条及树干的  $\delta^{13}\text{C}$  值在不同高度之间没有显著性差异 ( $P > 0.05$ ) (图3、图4)。随着与树干距离的加大,距离树干最远枝条 ( $2.5\text{ m}$ ) 的同位素随取样高

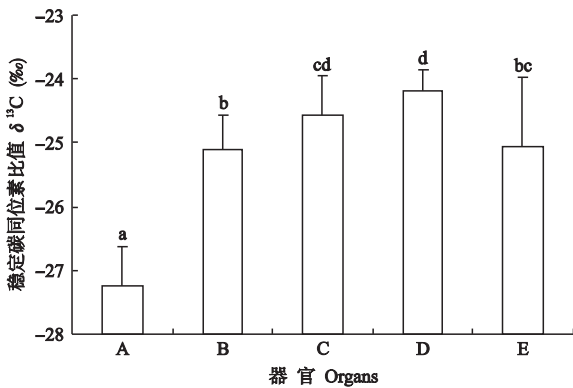


图1 急尖长苞冷杉不同器官的稳定碳同位素比值  
Fig.1 Stable carbon isotope value of different organs in *A. georgei*.

A: 叶片 Leaf; B: 嫩枝 Twig; C: 枝条 Branch; D: 树干 Trunk; E: 根系 Root. 不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ ) Different small letters meant significant difference at 0.05 level.

表1 急尖长苞冷杉不同取样年龄及高度对各器官稳定碳同位素比值影响的双因素方差分析

Tab.1 Two-way ANOVA analysis of effect of sampled age and canopy height on  $\delta^{13}\text{C}$  value for different organs in *A. georgei*

器官 Organ	年龄 Age	取样高度 Sampling height	年龄 × 取样高度 Age × sampling height
叶片 Needle	29.944 **	56.031 **	2.485 *
嫩枝 Twig	11.138 **	1.432 <sup>ns</sup>	0.69 <sup>ns</sup>
枝条	0.5 m	-	0.012 <sup>ns</sup>
Branch	1.5 m	-	0.892 <sup>ns</sup>
	2.5 m	-	28.982 **
树干 Trunk	-	0.191 <sup>ns</sup>	-

数据为  $F$  值 Data expressed as  $F$  value. \*\*  $P < 0.01$ ; \*  $P < 0.05$ ; ns  $P > 0.05$  无显著差异 No significance.

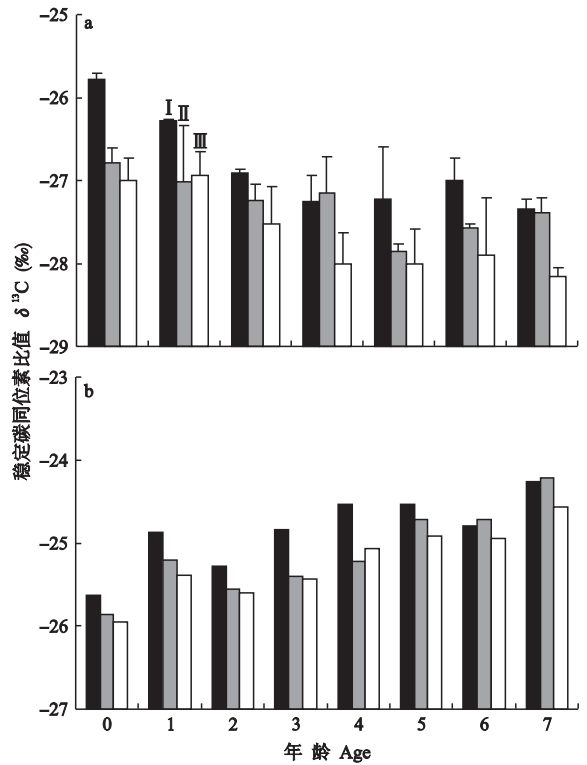


图2 急尖长苞冷杉不同冠层叶片(a)和嫩枝(b)稳定碳同位素比值随年龄的变化

Fig.2 Variation of  $\delta^{13}\text{C}$  values in different aged needles (a) and twigs (b) associated with different canopy heights.

I: 冠层上部 Higher canopy; II: 冠层中部 Middle canopy; III: 冠层下部 Lower canopy. 0) 当年生 Current; 1~7) 1年生—7年生 1 age to 7 ages. 下同 The same below.

度的增加而升高,差异显著 ( $P < 0.01$ )。从不同器官在冠层高度之间  $\delta^{13}\text{C}$  值差异可以发现,远离树干的器官存在明显的高度差异,而随着与树干距离的缩小,其差异逐渐减小。另外,在同一高度上,随着与树干距离的加大,枝条  $\delta^{13}\text{C}$  值降低,且在中部和下部枝条尤为显著(图3)。

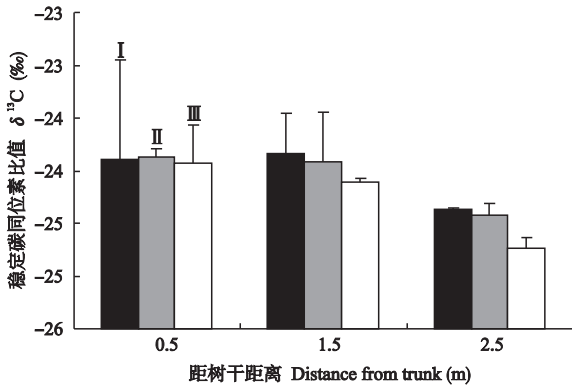


图3 急尖长苞冷杉不同冠层高度和距树干距离的枝条稳定碳同位素比值

Fig. 3  $\delta^{13}\text{C}$  values from branch at different canopy heights and distances from the trunk.

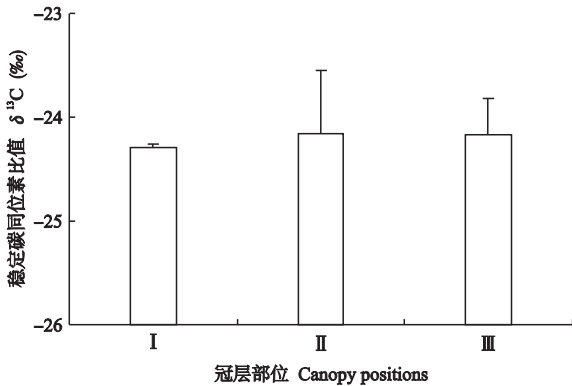


图4 急尖长苞冷杉不同冠层高度的树干稳定碳同位素比值

Fig. 4  $\delta^{13}\text{C}$  values of the trunk from different canopy heights.

## 4 讨 论

### 4.1 急尖长苞冷杉光合作用器官与非光合作用器官 $\delta^{13}\text{C}$ 值分异及其影响因素

本研究结果表明,急尖长苞冷杉光合作用器官(叶片)的  $\delta^{13}\text{C}$  值明显低于非光合作用器官,叶片平均  $\delta^{13}\text{C}$  值比嫩枝、枝条、树干及根系分别低 2.13‰、2.69‰、3.06‰ 和 2.20‰。Badeck 等<sup>[1]</sup>总结了前人的研究结果,得出叶片平均  $\delta^{13}\text{C}$  值比茎干及根系分别低 0.96‰ 和 1.91‰,差值低于本研究结果。这可能是本文研究对象为单一的乔木树种,而 Badeck 等的研究既包含了  $\text{C}_3$ 、 $\text{C}_4$  植物,也包含了草本、灌木和乔木等多种生活型。灌木及草本各器官的  $\delta^{13}\text{C}$  值明显地低于乔木,而且草本植物的茎部大多数也是绿色的光合作用器官,从这个角度上看,草本植物茎部同位素分馏代谢比木材及根系更接近于叶片。本文支持了前人的研究结果<sup>[14,19]</sup>,即光合作用后存在明显的稳定碳同位素分馏,这种分馏效应导致了不同

组织器官间的  $\delta^{13}\text{C}$  值差异。

植物光合作用后稳定碳同位素分馏可能存在三方面的原因:1)化学组成成分不同<sup>[7]</sup>。光合作用器官碳的主要组成部分—木质素以及脂质通常含有较低的  $\delta^{13}\text{C}$  值,而构成非光合作用器官主要部分的纤维素和半纤维素  $\delta^{13}\text{C}$  值较高<sup>[29]</sup>。另外,不同器官的纤维素  $\delta^{13}\text{C}$  值也不相同,树芯纤维素  $\delta^{13}\text{C}$  值比叶片中的纤维素高 2‰ 左右,而且树芯与叶片纤维素  $\delta^{13}\text{C}$  值有很好的对应关系<sup>[16]</sup>。2)运输过程中的分馏。本研究中叶片及其它器官之间的  $\delta^{13}\text{C}$  值差异,以及从叶片到树干形成的  $\delta^{13}\text{C}$  值渐变梯度与运输过程有关<sup>[1]</sup>。一方面,光合作用形成的物质运输过程本身有可能发生碳同位素分馏,但 Schleser<sup>[22]</sup>认为,不能用物质运输过程中产生的分馏解释不同器官的  $\delta^{13}\text{C}$  值差异。蔗糖等碳水化合物分子量较大,从叶片转移出来后,<sup>12</sup>C 先得到转移,导致非光合作用器官的  $\delta^{13}\text{C}$  值偏负。这与实际测得的枝条、树干等器官的高  $\delta^{13}\text{C}$  值相反。通过稳定碳同位素标记可能为运输过程中同位素分馏提供有利的证据<sup>[23]</sup>。另一方面,物质在运出叶片时产生的分馏,通常  $\delta^{13}\text{C}$  值低于光合作用最初产物的碳被用于合成脂质和木质素,而剩下的明显富集 <sup>13</sup>C 的碳则用于合成纤维素和向叶片外部转移,因此输出的碳水化合物  $\delta^{13}\text{C}$  值要明显高于光合作用初级产物<sup>[14]</sup>。3)呼吸作用分馏。植物在光合作用过程中吸收  $\text{CO}_2$  合成的碳水化合物为植物所用,而通过呼吸作用释放能量的同时释放出  $\text{CO}_2$ 。在整个生长季,植物吸收的碳约有 1/2 又通过不同器官的呼吸作用返回到大气中,树木或者是森林生态系统的净碳获得量是叶片光合作用生成的总碳与叶片及其它器官自动呼吸损失的碳总量的差值<sup>[28]</sup>。呼吸作用也存在分馏作用,叶片呼吸产生的  $\text{CO}_2$   $\delta^{13}\text{C}$  值要明显高于叶片干物质,枝条、树干及根系等非光合作用器官呼吸产生的  $\text{CO}_2$   $\delta^{13}\text{C}$  值明显偏低,相对于叶片,各器官的  $\delta^{13}\text{C}$  值有明显的稳定碳同位素富集<sup>[8]</sup>。

### 4.2 急尖长苞冷杉叶片及嫩枝年龄对其稳定碳同位素组成的影响

随年龄的增加,急尖长苞冷杉树木冠层不同部位叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值均降低,而嫩枝  $\delta^{13}\text{C}$  值则升高(图 2)。叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值随年龄下降与叶片的光合能力减弱有关。随着叶片年龄的增加,叶氮含量、光合作用电子传输能力、核酮糖二磷酸羧化酶最大羧化能力明显下降,导致光合能力减弱<sup>[26]</sup>,使叶片对  $\text{CO}_2$  需求下降,从而增加对 <sup>13</sup>C 的分馏<sup>[27]</sup>。另一方面,枝条长

度与气孔导度影响叶片 $^{13}\text{C}$ 分馏,长枝条上的叶片 $^{13}\text{C}$ 值要高于短枝条上的叶片<sup>[25]</sup>。本文中当年叶一般生长在枝条的最外端,而7年叶则生长在近树干处,不同年龄叶片在枝条上分布的位置不同,可能在一定程度上影响叶片气孔导度,从而对 $^{13}\text{C}$ 产生影响。

嫩枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值随年龄的增加可能存在两种原因:

1)木质部与韧皮部干物质量的比率随年龄的增加而升高<sup>[11]</sup>。本研究发现,木质部(木材)的 $\delta^{13}\text{C}$ 值高于韧皮部(树皮)约0.81%。2)呼吸作用会影响非光合作用器官的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。随嫩枝年龄增加,呼吸作用时间加长,释放出的 $^{12}\text{C}$ 量增加,从而使年龄高的嫩枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值升高<sup>[11]</sup>。叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与嫩枝相比有明显的偏负,但二者之间的相关关系不明显。Gebauer和Schulze<sup>[11]</sup>研究发现,随着年龄的增加,欧洲云杉(*Picea abies*)叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化不大,而嫩枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著增加,且叶片与嫩枝有明显的相关性。这说明嫩枝的碳可能直接来源于同年龄的叶片。Schleser<sup>[22]</sup>研究证实,植物不同部位器官的碳来源不完全由其相邻或同一高度上叶片光合作用所供应,幼龄叶片或冠层上部叶片将过多的碳分配到植物体的各个部分,由于运输过程中 $^{13}\text{C}$ 的分馏以及不同年龄叶片合成碳混合,使得不同年龄叶片与嫩枝之间没有显著的正相关关系。这与植物生长的环境有关。在极端环境条件下,常绿植物为了扩大冠层水平的碳获得,将延长叶片寿命,从而增加营养物质的利用效率和冠层水平的碳收获。随年龄增加,叶片的光合能力减弱, $\delta^{13}\text{C}$ 值降低,同时,输出的碳总量减少,其所供给器官的碳只能从新生叶片中得到部分补充,使同龄的叶片与嫩枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间没有很好的相关关系。

#### 4.3 稳定碳同位素组成空间变化的影响因素

急尖长苞冷杉冠层上部叶片及嫩枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值明显高于下部叶片和嫩枝(图2),与前人研究结果一致<sup>[7,9]</sup>。不同冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的差异与光照强度、水分胁迫以及土壤呼吸有关,存在明显的“冠层效应”。从冠层下部至上部,光照强度发生明显的变化,对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值有直接或者间接的影响。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 $\delta^{13}\text{C}$ 值增加<sup>[15]</sup>。另外,从冠层下部到上部,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,使叶片内部 $\text{CO}_2$ ( $C_i$ )浓度降低,对 $^{13}\text{C}$ 的分馏减少,是冠层上部叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值增加的一个重

要原因<sup>[9,21]</sup>。孙双峰等<sup>[24]</sup>认为,成年树体内水分传输的距离大于幼树,使得成年树叶片水分胁迫高于幼树。本研究发现,急尖长苞冷杉冠层间不同高度叶片的水分含量有所差异(数据未列出),说明随树高增加而产生的水分胁迫在很大程度上影响了叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值垂直分布模式。土壤呼吸释放出的 $\text{CO}_2$  $\delta^{13}\text{C}$ 值明显偏负,不同高度叶片所吸收的 $\text{CO}_2$ 有不同的 $\delta^{13}\text{C}$ 值<sup>[21]</sup>,但是当林木冠层叶面积指数(LAI)低于2.5 m或者是冠层高度大于1 m时,冠层内白天 $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$ (大气 $\text{CO}_2$  $\delta^{13}\text{C}$ 值)差异可以忽略不计<sup>[31]</sup>。本研究采集的叶片在下部冠层高度已经超过3 m, $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$ 对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随冠层高度变化的贡献不大。尽管叶片与嫩枝之间随年龄增加没有直接的相关关系,但嫩枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值的高度变化有可能源于叶片的变化。如7年生枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值受到1~7年生叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响,是1~7年生叶片光合作用合成的碳混合后的结果,而当年生枝只受当年生叶的影响,所以嫩枝与叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间没有很好的相关关系。不同冠层嫩枝生长所需碳主要来自于同一冠层的叶片光合作用产生的碳,是同一高度不同年龄叶片合成碳混合后的结果。但嫩枝并没有完全反应叶片的垂直变化模式,将冠层上部及冠层下部所有年龄叶片及嫩枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值分别放到一起取其平均值,发现冠层上部与下部之间 $\delta^{13}\text{C}$ 差值叶片为0.82‰,而嫩枝为0.40‰(图5)。随取样高度的增加,远离树干(2.5 m)枝条 $\delta^{13}\text{C}$ 值升高,而靠近树干处则变化不明显,呈现与树干相同的变化模式。本文中距离树干2.5 m的枝条 $\delta^{13}\text{C}$ 值在不同冠层高度有显著性差异,而嫩枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值尽管有随冠层高度而升高的趋势,却

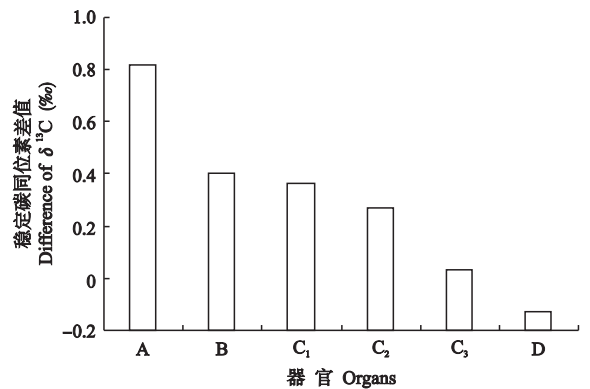


图5 急尖长苞冷杉不同冠层上部与下部各器官稳定碳同位素差值

Fig. 5 Differences of  $\delta^{13}\text{C}$  value in organs collected from higher and lower canopies.

A: 叶片 Needle; B: 嫩枝 Twig; C: 枝条 Branch; D: 树干 Trunk. 1) 2.5 m; 2) 1.5 m; 3) 0.5 m.

没有达到显著性差异,似乎不符合从叶片到树干  $\delta^{13}\text{C}$  值在不同高度间差异的梯度变化(图 5)。这可能与嫩枝样品数有关,本研究中只对上、中、下冠层嫩枝进行了一次取样,把不同年龄的嫩枝放到一起进行方差分析。同一高度上,距离树干的远近对枝条  $\delta^{13}\text{C}$  值有明显影响,随着与树干距离的加大,  $\delta^{13}\text{C}$  值降低,这种趋势在中部和下部枝条尤为明显。

本研究结果表明,随取样高度变化树干  $\delta^{13}\text{C}$  值没有明显差异,与 Schleser<sup>[22]</sup> 研究结果一致。而近年来针对不同地区树干样品  $\delta^{13}\text{C}$  值与取样高度之间关系的研究发现,取样高度对树芯的  $\delta^{13}\text{C}$  值有明显影响,树干  $\delta^{13}\text{C}$  值反映了叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值的“冠层效应”<sup>[5, 19-20]</sup>。这与树种所处的环境有关<sup>[19]</sup>。在相关的研究中,研究区年平均温度均超过  $10\text{ }^\circ\text{C}$ <sup>[5, 19-20]</sup>,而 Schleser<sup>[22]</sup> 的研究区域年均气温低于  $9\text{ }^\circ\text{C}$ ,本研究区域的多年平均气温为  $-0.73\text{ }^\circ\text{C}$ ,属于高山寒带。不同环境条件下树木的碳分配机制有所不同<sup>[19]</sup>。在温度适宜的环境中,不同冠层高度的叶片光合作用可满足相应高度树干及枝条生长的碳需求<sup>[20]</sup>。相反,在极端环境条件下,冠层下部器官生长必须从冠层中、上部叶片固定的碳中得到补充<sup>[22]</sup>。下部树干及枝条混合了部分来自冠层中、上部叶片所固定的碳,以及碳运输过程中的同位素分馏导致  $\delta^{13}\text{C}$  值没有显著的高度差异。本研究测定了不同高度各器官  $\delta^{13}\text{C}$  值,研究结果支持 Schleser<sup>[22]</sup> 的结论,表明用不同碳分配机制解释高寒区树干  $\delta^{13}\text{C}$  值随高度分布模式是可行的。根据 Schleser<sup>[22]</sup> 的推算,在热带森林中,冠层下部的叶片光合作用可以满足冠层下部器官生长对碳的需求。另外,不同树龄阶段碳分配机制可能不同,从而影响树干  $\delta^{13}\text{C}$  值在高度间的分布模式。Schleser<sup>[22]</sup> 研究中树木的年龄接近 150 年,本研究所采集的冷杉年龄在 150~200 之间,而 Nguyen-Queyrens 等<sup>[20]</sup> 的研究中树龄仅为 26 年, Chevillat 等<sup>[5]</sup> 采集的树木胸径仅  $>10\text{ cm}$ ,属于相对幼龄的树木。随树龄的增加,下部木质器官生长所需的碳是否需从冠层中、上部得到补充,值得进一步探讨。

## 5 结 论

对高山林线物种急尖长苞冷杉不同器官进行了较为全面的测定,结果表明,光合作用器官(叶片)与非光合作用器官  $\delta^{13}\text{C}$  值明显不同;非光合作用器官之间也有显著性差异,说明光合产物在运输过程中也发生了分馏。树干不同取样高度  $\delta^{13}\text{C}$  值没有反映叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值在冠层高度间的差异,表明在高寒地

带冠层中、下部叶片光合作用合成的碳并不能完全满足同高度的树干与枝条生长对碳的需求,如树干最下部的碳可能来自于不同高度叶片合成的碳,从而使不同高度间树干  $\delta^{13}\text{C}$  值没有差异。本研究应用枝条或树干同位素探讨了特定环境条件下碳的使用策略,还需结合同位素标记以及在不同生境下对该研究进行进一步验证。

## 参考文献

- [1] Badeck FW, Tcherkez G, Nogues S, et al. 2005. Post-photo synthetic fractionation of stable carbon isotopes between plant organs: A widespread phenomenon. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, **19**: 1381-1391
- [2] Brooks JR, Flanagan LB, Vareny GT, et al. 1997. Vertical gradients in photosynthetic gas exchange characteristics and refixation of respired  $\text{CO}_2$  within boreal forest canopies. *Tree Physiology*, **17**: 1-12
- [3] Buchmann N, Brooks JR, Ehleringer JR. 2002. Predicting daytime carbon isotope ratios of atmospheric  $\text{CO}_2$  within forest canopies. *Functional Ecology*, **16**: 49-57
- [4] Chen T (陈拓), Qin D-H (秦大河), He Y-Q (何元庆), et al. 2002. The pattern of stable carbon isotope ratios in *Sabina przewalskii*. *Journal of Glaciology and Geocryology* (冰川冻土), **24**(5): 571-573 (in Chinese)
- [5] Chevillat VS, Siegwolf RTW, Pepin S, et al. 2005. Tissue-specific variation of  $\delta^{13}\text{C}$  in mature canopy trees in a temperate forest in central Europe. *Basic and Applied Ecology*, **6**: 519-534
- [6] Craig H. 1957. Isotope standards for carbon and oxygen and correlation factors for mass spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **12**: 133-149
- [7] 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 and Environment*, **26**: 207-219
- [8] Duranceau M, Ghashghaie J, Badeck F, et al. 1999.  $\delta^{13}\text{C}$  of  $\text{CO}_2$  respired in the dark in relation to  $\delta^{13}\text{C}$  of leaf carbohydrates in *Phaseolus vulgaris* L. under progressive drought. *Plant, Cell and Environment*, **22**: 515-523
- [9] 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
- [10] Ekblad A, Högberg P. 2001. Natural abundance of  $^{13}\text{C}$  in  $\text{CO}_2$  respired from forest soils reveals speed of link between tree photosynthesis and root respiration. *Oecologia*, **127**: 305-308
- [11] Gebauer G, Schulze ED. 1991. Carbon and nitrogen isotope ratios in different compartments of a healthy and a declining *Picea abies* forest in the Fichtelgebirge, NE Bavaria. *Oecologia*, **87**: 198-207
- [12] Gessler A, Rennenberg H, Keitel C. 2004. Stable iso-

- tope composition of organic compounds transported in the phloem of European beech : Evaluation of different methods of phloem sap collection and assessment of gradients in carbon isotope composition during leaf-to-stem transport. *Plant Biology*, **6** : 721–729
- [ 13 ] Han X-G ( 韩兴国 ), Yan C-R ( 严昌荣 ), Chen L-Z ( 陈灵芝 ), *et al.* 2000. Stable carbon isotope characteristics of some woody plants in warm temperate zone. *Chinese Journal of Applied Ecology ( 应用生态学报 )*, **11**( 4 ) : 497–500 ( in Chinese )
- [ 14 ] Hobbie EA , Werner RA. 2004. Intramolecular , compound-specific , and bulk carbon isotope patterns in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants : A review and synthesis. *New Phytologist*, **162** : 240–240
- [ 15 ] Le Roux X , Bariac T , Sinoquet H , *et al.* 2001. Spatial distribution of leaf water-use efficiency and carbon isotope discrimination within an isolated tree crown. *Plant , Cell and Environment*, **24** : 1021–1032
- [ 16 ] Leavitt SW , Long A. 1982. Evidence for <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C fractionation between tree leaves and wood. *Nature*, **298** : 742–744
- [ 17 ] Li M-C ( 李明财 ), Yi X-F ( 易现峰 ), Li L-X ( 李来兴 ), *et al.* 2004. Photosynthetic pathways of plants grown in alpine and cold region in the east Qinghai-Tibet Plateau based on stable carbon isotope values. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica ( 西北植物学报 )*, **24**( 6 ) : 1052–1056 ( in Chinese )
- [ 18 ] Li M-C ( 李明财 ), Yi X-F ( 易现峰 ), Li L-X ( 李来兴 ), *et al.* 2005. Seasonal variations of δ<sup>13</sup>C values in leaves of typical alpine plants grown in the east of Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica ( 西北植物学报 )*, **25**( 2 ) : 77–81 ( in Chinese )
- [ 19 ] Martinelli LA , Alemida S , Brown IF , *et al.* 1998. Stable carbon isotope ratio of tree leaves , boles and fine litter in a tropical forest in Rondonia , Brazil. *Oecologia*, **114** : 170–179
- [ 20 ] Nguyen-Queyrens A , Ferhi A , Loustau D , *et al.* 1998. Within-ring δ<sup>13</sup>C spatial variability and interannual variations in wood cellulose of two contrasting provenances of *Pinus pinaster*. *Canadian Journal of Forest Research*, **28** : 766–733
- [ 21 ] Niinemets U , Tenhunen JD , Beyschlag W. 2004. Spatial and age-dependent modifications of photosynthetic capacity in four Mediterranean oak species. *Functional Plant Biology*, **31** : 1179–1193
- [ 22 ] Schleser GH. 1992. δ<sup>13</sup>C pattern in a forest tree as an indicator of carbon transfer in trees. *Ecology*, **73** : 1922–1925
- [ 23 ] Simard SW , Durall DM , Jones MD. 1997. Carbon allocation and carbon transfer between *Betula papyrifera* and *Pseudotsuga menziesii* seedlings using a <sup>13</sup>C pulse-labeling method. *Plant and Soil*, **191** : 41–55
- [ 24 ] Sun S-F ( 孙双峰 ), Huang J-H ( 黄建辉 ), Lin G-H ( 林光辉 ), *et al.* 2006. Contrasting water use strategy of co-occurring *Pinus* – *Quercus* trees in three gorges reservoir. *Journal of Plant Ecology ( 植物生态学报 )*, **30**( 1 ) : 57–63 ( in Chinese )
- [ 25 ] Walcroft AS , Silvester WB , Grace JC , *et al.* 1996. Effects of branch length on carbon isotope discrimination in *Pinus radiata*. *Tree Physiology*, **16** : 281–286
- [ 26 ] Warren CR. 2006. Why does photosynthesis decrease with needle age in *Pinus pinaster*? *Trees*, **20** : 157–164
- [ 27 ] Warren CR , McGrath JF , Adams MA. 2001. Water availability and carbon isotope discrimination in conifers. *Oecologia*, **127** : 476–486
- [ 28 ] Wieser G , Bahn M. 2004. Seasonal and spatial variation of woody tissue respiration in a *Pinus cembra* tree at the alpine timberline in the central Austrian Alps. *Trees*, **18** : 576–580
- [ 29 ] Winkler FJ , Wirth E , Latzko E , *et al.* 1978. Influence of growth conditions and development on δ<sup>13</sup>C values in different organs and constituents of wheat , oat and maize. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, **87** : 255–263
- [ 30 ] Yakir D , Wang XF. 1996. Fluxes of CO<sub>2</sub> and water between terrestrial vegetation and the atmosphere estimated from isotope measurements. *Nature*, **380** : 515–517
- [ 31 ] Yin L-J ( 殷立娟 ), Wang P ( 王 萍 ). 1997. Distribution of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> photosynthetic pathways of plants on the steppe of northeastern China. *Acta Ecologica Sinica ( 生态学报 )*, **17**( 2 ) : 113–123 ( in Chinese )
- [ 32 ] Zhang ML , Yuan DX , Lin YS , *et al.* 2004. A 6000-year high-resolution climatic record from a stalagmite in Xiangshui Cave , Guilin , China. *Holocene*, **14** : 697–702
- [ 33 ] Zhao X-Y ( 赵兴云 ), Wang J ( 王 建 ), Qian J-L ( 钱君龙 ), *et al.* 2006. Differences of δ<sup>13</sup>C annual series among *Cryptomeria fortunei* tree rings at Tianmu mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology ( 应用生态学报 )*, **17**( 3 ) : 362–367 ( in Chinese )
- [ 34 ] Zheng S-X ( 郑淑霞 ), Shangguan Z-P ( 上官周平 ). 2006. Terrestrial plant stable carbon isotope composition and global change. *Chinese Journal of Applied Ecology ( 应用生态学报 )*, **17**( 4 ) : 733–739 ( in Chinese )

作者简介 李明财,男,1976年生,博士研究生.主要从事稳定碳同位素生态学研究,发表论文8篇. E-mail : Mingcai-li3394@163.com

责任编辑 李凤琴