

植物叶片性状沿海拔梯度变化研究进展

宋璐璐^{1,2}, 樊江文¹, 吴绍洪¹

(1. 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘 要: 由于在海拔梯度上各种环境因子表现出连续的梯度性变化, 以海拔梯度为平台研究植物叶片性状的适应特征有助于揭示植物对气候变化的响应, 进而可以为研究全球变化与陆地生态系统的关系提供研究基础。本文重点分析了植物的叶寿命、比叶面积、叶氮含量、叶绿素含量等叶片结构性状和气孔导度、叶片羧化效率、水分利用效率和叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 等叶片功能性状随海拔梯度的变化规律和特点, 探讨了植物叶片性状的研究不足及未来发展方向, 以便为国内相关研究的开展提供参考。

关 键 词: 海拔响应; 叶片结构性状; 叶片功能性状

全球气候变化将影响植物本身结构与功能, 但气候与植物的生活史、形态、物候以及生理之间的反馈机制比较复杂, 有关植物性状(plant traits)对于气候变化响应的研究还需要进一步丰富和深入^[1]。叶片性状(leaf traits)作为各种植物性状中重要的定量指标, 能够反映植物适应环境变化所形成的生存对策, 并且这些性状具有易测定等特点, 逐渐成为生态研究的热点之一^[2]。以海拔梯度为实验平台研究叶片性状的变化特征, 有助于深入理解植物生理生态特征对于环境变化的适应对策^[3], 从而为预测未来气候变化背景下植物叶片性状时空变异特征及机制提供科学依据。

植物的叶片性状分为结构性状和功能性状两类。其中结构性状是指植物叶片的生物化学结构特征, 在特定环境下保持相对稳定, 主要包括叶寿命、比叶面积和叶氮含量等。叶片功能性状则体现了叶片的生长代谢指标, 随时间和空间的变化程度相对较大, 主要包括光合速率、呼吸速率、气孔导度等。植物的叶片性状共同体现了植物为了获得最大化碳收获所采取的生存适应策略^[2,4], 具有重要的生态学和生物进化意义。叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 含量作为重要的叶片功能性状受到生理生态学家的广泛关注, $\delta^{13}\text{C}$ 技术亦被广泛应用于植物生理学和遗传学领域, 其中, 用 $\delta^{13}\text{C}$ 预测植物水分利用效率(water use efficiency, WUE)被普遍认为是一种有效手段^[5]。自20世纪80年代以来, 有研究表明沿着海拔梯度的

变化叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 含量表现出与WUE无显著相关关系以来^[6], 海拔梯度对植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 含量的影响机制成为研究热点。

目前, 尽管对于叶片性状沿海拔梯度的变化特征及作用机制进行了大量研究, 但有关叶片性状的影响因素以及各指标之间的相互作用机理仍存在局限性。本文旨在将有关叶片性状各指标沿海拔梯度的分布特征进行总结和剖析, 并探讨当前工作的不足之处以及未来的发展方向, 以便读者对本领域有较全面的了解, 并为深入认识叶片性状各指标之间的相互作用机理提供思路。

1 叶片结构性状沿海拔梯度的变化

1.1 叶寿命沿海拔梯度的变化研究

叶寿命是反映植物行为和功能的综合性指标, 随着叶片的展开(即叶面积的增加), 通常净光合速率随之增加, 当叶片完全展开时, 光合能力达到最高峰, 此后随着叶片的衰老, 其光合能力也逐渐下降^[7]。在叶片的衰老过程中, 叶内的可溶性蛋白逐渐分解, 随之表现出叶氮含量和净光合速率降低等一系列的生理生态特征。

普遍认为, 高海拔地区的物种比在低海拔地区具有更长的叶寿命, 相关的种源实验表明这种变异是一种非遗传的气候(温度)适应特征^[8]。例如, Luo等^[9]对贡嘎山东部不同海拔高度(1900~3700 m)的

收稿日期: 2011-03; 修订日期: 2011-06.

基金项目: 国家自然科学基金项目(31070427); 国家973项目课题(2010CB950902)。

作者简介: 宋璐璐(1985-), 女, 山西人, 博士, 主要从事草地生态研究。E-mail: song11.10b@igsnrr.ac.cn

通讯作者: 樊江文(1961-), 男, 研究员, 博士生导师, 研究方向草地生态学。E-mail: fanjw@igsnrr.ac.cn

亚热带常绿阔叶树种、针叶树种叶寿命沿海拔梯度的变化进行了研究,结果表明所有物种的叶寿命均沿海拔梯度的升高而增加;Boratynski等^[10]对不同海拔高度(830~1420 m)的针叶树种的叶寿命的研究结果表明,高海拔处的叶寿命比低海拔处高;再如,北美一松属植物(*Pinus contorta*)在海拔20~180 m的范围内最大叶寿命只有4年,但在海拔2700 m处则可长至8年^[11];此外,Diermer等^[12]对中欧29种草本植物的研究表明,所有草本植物叶寿命均沿着海拔梯度的增加而增加。

但是,也有研究表明叶寿命会随着海拔的升高而降低^[13]。造成该研究结果不同的原因在于植物生活型的不同。叶片寿命随海拔梯度下降的物种多属落叶物种,该生活型的物种在高海拔地区其生长期较短,从而叶片寿命就会减少,但植物为了补偿其短生长期光合作用的不足,增加了叶片碳同化的能力^[14]。与此相反,高海拔处常绿物种由于其叶片寿命较长,所以在对于叶片的“投资”方面比落叶物种高出很多,表现出较高的比叶重和较多的叶片营养。

叶寿命是将其他叶片性状紧密联系在一起生态综合体(ecological integrator)^[14],即叶寿命的变化与其他叶片性状的变化存在紧密联系。以往的研究表明,在不同的生活型中,叶寿命与比叶面积、单位重量的叶氮含量(N_{mass})呈明显的反比关系,即随着叶寿命的增加,比叶面积和单位重量的叶氮含量在逐渐减小^[13-17]。此外,不同物种间叶寿命与单位面积的叶氮含量(N_{area})呈现一种正相关关系,即随着叶寿命的增加,单位面积的叶氮含量也在增加,但这种关系没有单位重量的叶氮含量与叶寿命的关系明显^[15-16],这种现象表明单位叶面积的氮含量分配机制比较复杂,并且叶寿命的增加对单位面积的叶氮含量变化方差贡献不大。

总之,叶寿命是一个反映植物行为和功能的综合性指标,高海拔的高叶寿命则综合反映了植物对各种胁迫因子(低温、低压、低养分、草食动物的捕食、自然灾害侵蚀)的生态适应性^[18]。

1.2 比叶面积沿海拔梯度变化研究

植物的光合作用、呼吸作用、蒸腾作用都直接或间接与叶面积有关,因此与叶面积相关的植物性状指标成为评价植物群落净初级生产力、衡量群落结构是否合理的重要指标。作为植物碳收获策略的关键叶性状之一,比叶面积(Specific leaf area,

SLA),即叶片面积与叶片重量之比,反映了单位重量的鲜叶表面积情况^[14],体现了植物快速生长(高比叶面积)和养分维护(低比叶面积)间的权衡^[19]。通常比叶面积较低的植物,叶中很大一部分物质用于构建保卫构造(防虫食、防止过度失水等)或者增加叶肉细胞密度,常形成厚度较大而面积较小的叶片以延长寿命^[16-17]。

普遍认为,同一物种在低海拔地区比高海拔地区具有较高的比叶面积,即比叶面积会随着海拔的增加而减小^[14-15,17-20],具体表现在植物叶片厚度的增加和叶肉细胞密度的增大,这不仅有利于增强高海拔植物叶片充分利用光能以增加固碳,同时也适当增强了叶片对于强光的保护作用。比叶面积沿海拔梯度减小的原因可能存在于:一是较低的土壤温度限制了植物根系对土壤水分的吸收,从而植物受到一个逐渐增大的水分胁迫,叶片厚度的增加和比叶面积的减小有利于减小水分的散失同时增加对干旱的抵抗力^[20];另外一种解释是高海拔地点的叶片由于对寒冷的适应,减小叶长和叶面积形态性状作为对寒冷的一个适应表现,仅仅是植物获得较高抗冻性的一种响应^[17]。

以往的研究表明,叶片SLA与叶氮含量之间存在紧密联系。例如,SLA与 N_{area} 之间存在负相关关系,而与 N_{mass} 间存在正相关关系,但SLA- N_{mass} 之间的相关关系要比SLA- N_{area} 的相关关系明显^[14-15,19],这其中的原因可能与植物在水分胁迫下氮的分配制度有关,但详细的原因还需进一步探讨。由于叶氮含量是决定光合能力强弱的指标之一^[13],因此,SLA对确定植被的光合速率也具有一定的指示意义^[19]。

1.3 叶氮含量沿海拔梯度变化研究

氮素作为植物生长主要限制之一,其在叶片内的含量远比在其他器官中的含量要高^[4]。用以表示植物叶片氮含量的海拔响应方式有两种,一种是单位面积的氮含量的海拔响应(N_{area}),另一种是单位干重的氮含量的海拔响应(N_{mass})。已有的研究表明,乔木、灌木和草本3种不同生活型植物的 N_{area} 几乎都随着海拔的升高而增加^[15-17,21-23]。对于这种现象的解释目前主要存在以下两种观点,一种观点认为单个叶片的氮含量并不随海拔的变化而变化,但由于单个植物叶片的面积随海拔的升高而降低,导致 N_{area} 随海拔的升高而增加^[24];另一种观点认为高海拔植物叶片的高 N_{area} 是对其生存环境的一种适应方式^[20]。即在高海拔地区土壤有效氮含量降低

时,植物为了适应“低氮”的生存环境,其用于光合生产的氮反而会增加,这一现象是植物为了适应贫瘠的土壤而建立的一种“奢侈消费”(luxury uptake)系统,在一定程度上可抑制营养的流失,是一种遗传适应性的表现。

与 N_{area} 对海拔梯度的响应相反,大量的研究表明, N_{mass} 沿着海拔梯度的增加呈现降低趋势^[18-23,25],但也有学者认为, N_{mass} 的海拔响应趋势无统一趋势,例如 N_{mass} 随海拔的增加呈现先降低然后又升高的趋势^[26],有些变化不明显^[22]等。Morecroft 等^[26]将 N_{mass} 随海拔的升高而增加归因于高海拔植物叶片受低温和生长季较短的影响而导致生物量的降低。

叶片光合氮利用效率 (photosynthetic nitrogen-use efficiency, PUNE) 是叶片光合速率与叶片氮含量的比值。研究叶片 PUNE 的特征以及 PUNE 与其他叶片性状之间的联系,有利于深入探讨叶氮在不同植物体内的重要性^[8]。PUNE 的海拔响应一般表现为随着海拔梯度的升高而逐渐减小。例如, Körner 和 Diemer^[27]发现草本植物的叶片 PUNE 在高海拔处(2600 m)比低海拔处(600 m)低 20%~30%; Vitousek 等^[21]在夏威夷对乔木种 *Metrosideros polymorpha* 的研究发现,海拔 2500 m 的叶片 PUNE 比海拔 700 m 处降低了近 50%。造成该现象的原因在于高海拔地区的低温、低降雨量和强光照等环境条件造成了光合速率的降低最终导致 PUNE 的减小。研究发现, PUNE 与叶片寿命及 LMA 呈现负相关^[5]。造成这种现象的原因在于:叶片厚度的增加(低 SLA)首先会阻碍 CO_2 进入细胞的含量,其次也会减少太阳光透射到叶肉细胞上的含量^[28],而 CO_2 和光辐射量正是限制光合速率的重要因子,由此引起了 PUNE 的减少。此外,较厚的叶片也会减少将 N 分配到光合器官中的含量^[8,16],从而降低 PUNE。

1.4 叶绿素沿海拔梯度的变化研究

叶绿素是植物光合器官重要的物质组分,对植物的光合作用具有重要作用。高海拔植物的光合色素组成独具特点。Mooney 等^[29]对高山唐松草 (*Thalictrum alpinum*) 和肾叶山蓼 (*Oxyria digyna* (L.) Hill) 的研究结果表明,高山植物叶片具有相对低的叶绿素含量及对光的强反射性。卢存福等^[30]对生长于不同海拔的高山植物矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 的测定结果表明,随着海拔升高,植物叶片中总叶绿素含量减少。有人认为,高海拔地区植物叶片叶绿素含量的主要影响因素是强日照^[31],植物叶绿素

含量较低,可以减少叶片对光的吸收,使植物免遭强辐射的损伤。高海拔环境也会影响叶绿素 a 和叶绿素 b 比值,高海拔植物叶绿素 a/b 平均值为 5.5,最高达 9.3;而阴生植物为 4.4^[30]。对于这些比值的生态学及生理学意义,目前仍未充分了解。

2 叶片功能性状沿海拔梯度的变化

2.1 气孔导度沿海拔梯度的变化研究

气孔是陆生植物叶片十分重要的结构,一方面它决定着植物和外界的气体交换,另一方面它还是植物水分散失的主要通道。随海拔梯度变化的大气温度、压强、水分以及 CO_2 浓度等都是影响高海拔植物叶片气孔导度的重要环境要素。例如,随着海拔高度的增加,低温将导致 CO_2 扩散能力降低,从而降低叶片气孔的 CO_2 导度。但是 Morecroft 和 Woodward^[32]认为低温对气孔导度的影响较弱,与低温相反,高海拔处较低的大气压将增加气体分子的扩散能力,而且还有可能增加气孔密度,从而增加叶片气孔导度。此外,相同气孔密度下,生长在 CO_2 摩尔分数较低大气条件下(高海拔地区)的植物具有较高的气孔导度。由此可见,高海拔地区温度和气压对气孔导度的影响机制较为复杂,有待进一步深入研究。

由于海拔梯度变化导致了多种对气孔导度产生影响的环境因子变化,因此,气孔导度也表现出随海拔变化而变化的特征。Körner 和 Diemer^[27]对澳大利亚境内阿尔卑斯山脉 600~2600 m 的草本植物叶片气孔导度的研究发现,随着海拔的升高气孔导度在减小; Vitousek 等^[21]在夏威夷对 *Metrosideros polymorpha* 的研究也发现野外条件下叶片气孔导度随海拔的升高而降低。但 Körner 等^[25]对新西兰阿尔卑斯山南部不同生活型(包括草本、灌木、乔木)叶片气孔导度的研究发现,所有生活型的叶片气孔导度均随着海拔的增加而增大; Friend 等^[33]在 1989 年对苏格兰的 *Vaccinium myrtillus* 和 *Nardus stricta* 两种植物连续两年的野外测定也表明野外条件下气孔导度随海拔的升高而增大; Kogami 等^[22]对在不同海拔分布的 *Polygonum cuspidatum* 的草本植物的研究也得出了同样的结论,即气孔导度会随着海拔的升高而增大。由此可见,野外条件下气孔导度的海拔响应受多种环境因子的综合影响,与具体的研究地点和环境条件之间可能存在密切关联。

2.2 叶片羧化效率沿海拔梯度的变化研究

研究表明,叶片羧化效率(以 CO_2 响应曲线的初始斜率表示)与1,5-二磷酸羧化氧化酶Rubisco活性、活化Rubisco量有关^[29]。由于 P_i/P_a (P_i 是胞间 CO_2 分压; P_a 是大气 CO_2 分压)受气孔导度和Rubisco的双重影响,所以叶片羧化速率与 P_i/P_a 之间的关系密切。在气孔导度随海拔变化不大的情况下,植物叶片羧化效率高则导致较低的 P_i/P_a 。

对植物叶片羧化效率的海拔响应目前已有许多研究,Körner和Diemer^[27]比较了阿尔卑斯山分布于不同海拔(600~2600 m)的8科13属27种草本植物野外条件下的光合 CO_2 响应曲线,结果表明集中分布于高海拔地区的植物叶片羧化效率明显高于低海拔的植物,*Ranunculus*属高海拔植物的羧化速率甚至大于低海拔种群40%以上。此外,许多学者也在不同实验地点得出了相同的结论^[2,34,35]。史作民等^[36]认为,与羧化速率相比,光合速率在野外观测时受诸多因素的瞬时影响,短时期测定的光合速率并不能完全反映植物本身长期吸收和固定大气 CO_2 的特征,这一原因造成了野外条件下测定的光合速率随海拔变化的不确定性。例如有些研究结果表明光合速率随海拔的增加而增加^[33],但也有结果表明光合速率没有明显的变化^[24],或者是低海拔地区植物的光合速率较高^[22]。

2.3 水分利用效率沿海拔梯度的变化研究

水分利用效率(water use efficiency, WUE)是指植物消耗单位质量水分所固定的 CO_2 (或生产的干物质)的量,该概念自提出以来在农学、植物生理学和生态学领域得到了广泛的应用^[37]。

根据Condon等^[38]提出的WUE模式:

$$WUE = A/T[g_c(P_a - P_i)]/[g_w(W_i - W_a)] \quad (1)$$

$$\approx 0.6P_a(1 - P_i/P_a)/(W_i - W_a)$$

式中: A 为光合速率; T 为蒸腾速率; g_c 和 g_w 分别表示植物叶片气孔对 CO_2 和 H_2O 的传导系数; W_i 和 W_a 分别代表植物叶片内外的水蒸汽, $W_i - W_a$ 通常以空气饱和水汽压差VPD代替; P_i 和 P_a 分别表示细胞内部和外部的 CO_2 浓度。显然,在大气 CO_2 浓度稳定的条件下,植物的水分利用效率与 P_i/P_a 和VPD有关,即WUE与叶片细胞内外 CO_2 浓度比(P_i/P_a)、叶片内外的水汽压差(VPD)均呈反比,凡是能引起 P_i/P_a 和VPD变化的环境因素都是影响植物WUE变化的重要因子。

对于影响植物WUE的因素,国内外许多学者

都做过研究^[37-39],本文就影响植物WUE的主要因素进行阐述:

首先,VPD是影响叶片WUE的最主要环境因子^[38]。由公式(1)可以看出,VPD与WUE呈负相关关系,而有研究表明,随着VPD增加,WUE的降低趋势越来越弱。这种现象可能与土壤水分状况有关,在土壤水分不充足的情况下,VPD达到一定水平后,由于气孔阻抗的增加,植物蒸腾作用亦不再增加,从而使WUE对VPD的敏感性减弱。

土壤水分会影响叶片WUE水平。植物在遭受干旱胁迫时,气孔导度降低, P_i/P_a 随之减小,从而使得WUE升高(公式(1))。至今大量的研究已经证实植物叶片的WUE在适度的干旱条件下会升高,如果干旱进一步加剧,气孔导度降低的同时植物叶片的光合能力也随之降低,其结果可能导致WUE保持不变或降低^[39]。

绝大多数研究表明,大气 CO_2 浓度升高会提高植物WUE,其机制包括直接和间接两个方面。首先,根据公式(1), CO_2 浓度的增加会直接促进植物WUE的升高;其次, CO_2 浓度升高一方面促使植物的光合作用增强,另一方面会使气孔导度降低,蒸腾作用减弱,从而使得植物WUE升高^[38]。

气孔是植物进行气体交换的主要窗口,控制着叶片和大气之间的 CO_2 和水蒸汽的扩散传导,因此,气孔的结构特征及其行为对光合作用和蒸腾作用乃至WUE都有深刻影响。但是,水分散失对气孔的依赖程度大于光合对气孔的依赖,主要因为气孔阻力在总的水分输送阻力中所占比例要比其在总的 CO_2 输送阻力中所占比例高的多,因此气孔的开闭对于蒸腾作用尤为重要^[40],从这一意义上讲,气孔阻力的增加会提高叶片的WUE。

另外,光合途径不同,植物的WUE亦不同^[40]。例如,CAM植物或叶片退化或具有很厚的角质层,而且气孔白天关闭,夜间开放吸收 CO_2 ,所以其蒸腾速率很低,植物的WUE很高。而与 C_3 植物相比, C_4 植物有两条 CO_2 固定途径,及 CO_2 亲和力较高的PEP羧化酶,较低的光呼吸速率,所以 C_4 植物比 C_3 植物具有更高的WUE。

此外,温度、光强、相对湿度、风速等环境因子,光合速率、蒸腾速率、叶片大小等生物因子也会对植物WUE产生影响^[40]。

许多研究证明,植物WUE会随着海拔的增加而有所增强^[18,41-42],但也有少数植物的WUE会出现

截然相反的趋势,或者随海拔梯度的升高无明显变化^[43]。产生这种结果的原因可能与不同植物的生活型、水分生态类型、根系特征以及叶片的解剖结构以及生理生化结构机制不同有关。可能大多数植物能够感知外部环境变化而调节自身生理形态,如降低叶片气孔导度等途径提过 WUE 以适应环境变化;而另一部分植物的自我调节能力可能比较弱,在干旱环境下其 WUE 反而降低;还有一部分植物可能对降水量、土壤水分和湿度等环境因子变化不敏感,环境变化对它们的影响不大,所以其 WUE 也表现出不明显的变化。

近 20 年来,用植物 $\delta^{13}\text{C}$ 作为一种测量植物 WUE 的方法已经发展的比较成熟^[5,37-38,42],它作为一种新的方法和途径,克服了常规方法只能进行短时间和瞬时植物水分利用效率的缺点。许多研究证明, $\delta^{13}\text{C}$ 与 WUE 之间存在正相关关系^[41],但也有的学者指出在水分胁迫严重的情况下,WUE 与 $\delta^{13}\text{C}$ 之间的关系会呈现负相关或关系不明显,在这种情况下,WUE 沿海拔梯度的变化会因水分与植物种类的不同而有所变化^[43]。

2.4 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 含量沿海拔梯度的变化研究

自从人们了解到植物组织的 $\delta^{13}\text{C}$ 含量低于大气中的 $\delta^{13}\text{C}$ 含量以来,植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的分馏研究已成为植物生态学和全球碳循环研究核心问题之一^[2,5-6]。国内外对植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 含量沿海拔梯度的响应及机理已做过大量的研究,同时也取得了许多非常有意义的结论。尽管高山植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 对海拔变化的响应因物种、生活型和分布地区不同而有不同程度的变化,但已有的研究表明,多数植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 含量表现为随着海拔高度的增加持续增加^[2,6,13,17,20-22,25,32,44-45]。但也存在一些局部地区的研究结果与之相反,例如, Friend 等^[33]在 1989 年的研究表明:有些植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随海拔高度增加而降低,并且 $\delta^{13}\text{C}$ 值与海拔之间的关系在不同年际间也会发生变化。此外, Takahashi 和 Miyajima^[13]的研究也表明 $\delta^{13}\text{C}$ 值会随着海拔的增加而降低。

植物体内 $\delta^{13}\text{C}$ 的形成过程主要是指大气中 $^{13}\text{CO}_2$ 经过一系列物理和生物化学过程进入植物体内并合成植物组成物质的过程。植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与 P_i/P_a 之间存在密切的相关关系,二者之间的数量关系可用下式表示:

$$\delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_a - a - (b - a)(P_i/P_a) \quad (2)$$

式中: $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{13}\text{C}_a$ 分别指植物和大气中的 $\delta^{13}\text{C}$

值; a 和 b 分别为由于 $^{13}\text{CO}_2$ 和 $^{12}\text{CO}_2$ 的气体扩散速率不同和与 RuBP 的结合能力不同而分别导致的 ^{13}C 分馏参数,对 C_3 植物而言, a 和 b 的值分别为 4.4‰ 和 27.0‰。

由式(2)可见,植物叶片的 P_i/P_a 越大, $\delta^{13}\text{C}$ 值越小,能够影响 P_i/P_a 的因素,都会影响叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 含量。首先,气孔导度会影响叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的变化。由于 CO_2 的质量大于空气质量,其扩散速率相对小于大气的扩散速率,所以气孔导度越大, CO_2 和大气扩散速率的差异越小,胞间 CO_2 浓度与大气 CO_2 浓度的差异越小, P_i/P_a 越大;反之,气孔导度越小,则 P_i/P_a 越小。这也就是说,叶片气孔导度与 P_i/P_a 之间存在正相关关系,而气孔导度与 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间则存在负相关关系^[2,17];其次,叶片羧化效率与叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 含量之间也存在相关关系。 P_i/P_a 除受气孔导度影响之外,也受到 RuBP 的影响,而叶片羧化效率与 RuBP 的活性及 RuBP 的活化量呈正相关^[41],因此叶片羧化效率与 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间存在间接联系。在气孔导度随海拔高度变化不大的情况下,植物叶片羧化速率高则导致较低的 P_i/P_a ,从而导致其具有较高的 $\delta^{13}\text{C}$ 值;第三,植物叶片氮含量也会影响叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值。其影响过程是通过影响叶片吸收和固定 CO_2 的能力,进而影响 P_i/P_a ,最终对 $\delta^{13}\text{C}$ 值产生影响。对 C_3 植物而言,一般情况下叶片中的大多数氮存在于 RuBP、叶绿体以及其他与碳同化有关的生物化学结构中^[6],因此,叶片的氮含量与羧化效率、光合能力之间存在正相关关系,进而与植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值也存在正相关关系。

此外, SLA 与 $\delta^{13}\text{C}$ 之间也存在相关性, Vitousek 等^[21]解释了其中可能存在的原因:①厚的叶片(低 SLA)包含较多的光合酶,因此单位面积所需 CO_2 就会增加,由此引起的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的增加;②厚的叶片(低 SLA)会使 CO_2 从气孔到达叶绿体的路径增长,由此会减少羧化作用的 CO_2 提供量,造成细胞内部的 CO_2 分压减小,结果造成 P_i/P_a 减小,最终导致叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的增加。

叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 含量除了受生物因子的影响外,也受到各种环境因子的影响。

首先,大气中的 CO_2 是植物进行光合作用的主要物质,低浓度的 CO_2 会限制光合作用的发生。当 CO_2 浓度较低时,植物细胞会因 CO_2 供应不足来不及对重碳同位素分馏,从而使叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值增大^[22]。即使生长在相同浓度 CO_2 的环境里,由于不同来源

的 CO_2 (例如煤燃烧、石油天然气燃烧等所产生的 CO_2)的 $\delta^{13}\text{C}$ 值会有所不同,所以在植物体内固定的 $\delta^{13}\text{C}$ 值也会不同^[5]。

其次,温度对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 含量的影响机理尚不十分清楚,归纳起来主要分为以下3种假说:①从植物生理生态学角度,植物为了适应高海拔地区低温的生态环境,叶片厚度增加(SLA减小), CO_2 到达光合器官的扩散途径增加,从而导致了 P_i/P_a 降低,进而使得叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 含量增加^[34];②高海拔寒冷的土壤和空气阻止了植物茎流,从而增加了水势梯度,导致气孔的关闭, P_i/P_a 降低,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 含量增加^[40];③通常随着海拔高度的增加,大气压降低,水蒸汽分压降低。如果温度保持不变,上述结果将导致空气的相对湿度降低,饱和水汽压增大。然后,由于低温将导致饱和水汽压减小,并且低温导致的饱和水汽压减小要大于气压降低导致饱和水汽压增大的效果^[14],因此,在低温和低大气压的综合影响下大气湿度增加,植物蒸腾作用减小,气孔开放, P_i/P_a 增加而叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 含量降低;此外,还有一些学者认为高海拔低温可能造成植物碳同位素分馏参数(主要是b)改变,进而影响植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 含量^[35]。

大气压也是导致植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化的一个重要因素,但是目前的研究尚不能对大气压影响 $\delta^{13}\text{C}$ 的机制作出统一的结论。因为有的学者认为高海拔较低的大气压将会增加 CO_2 扩散能力,从而增加气孔的 CO_2 导度,最终导致 P_i/P_a 增加,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值降低^[26];但有些学者的研究结果却得出了相反的结论,即大气压降低会使 $\delta^{13}\text{C}$ 值增加^[35]。此外,以往的研究结果表明,大气压对于叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值沿海拔梯度的变化不是主要的影响因素,它的影响很小甚至可以忽略不计^[36]。

最后,植物生存环境的水分条件,包括降雨、雾、土壤水分可获得性等也会对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值产生不同程度的影响。当植物生存环境的水分含量增加时,会致使植物叶片自身的湿度增加,从而削弱叶片表面气体的扩散速率,降低叶片对 $\delta^{13}\text{C}$ 的分馏能力,增加叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值^[26]。

3 研究不足与展望

总结以往的研究结果,可以看出生态学家们在叶片性状沿海拔梯度的动态变化规律、影响机制等方面开展了大量的研究工作,并取得了较大进展。但是目前关于叶片性状的控制机理及其过程认识

还不够完善,对于某环境条件下叶片性状的适应特征仍具有较大的不确定性,因此在今后的研究工作中需要在以下5个方面进行尝试:

3.1 驱动叶片性状变化的机制仍需完善

叶片性状反映了物种对于环境的高度适应能力和在复杂生境下的自我调控能力,Wright等^[28]形象的形容这些叶片性状为“叶片的经济学光谱”(leaf economics spectrum)。这些独特“光谱”相互制约、相互作用,最终导致了植物在不同生境下的高度适应能力的产生。叶片性状之间的制约关系在不同的物种身上有不同的体现,例如,追求“短周期回报”的物种具有高浓度的叶片营养(叶氮含量)、较强的光合作用和呼吸作用,但不可避免的其叶片寿命短、投资在单位面积上的生物量要低(即SLA高)、叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 含量低;相反,追求“长周期回报”的物种则叶片寿命较长、叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 含量高,但其SLA低、叶片营养含量低、光合速率和呼吸速率也低。除了物种自身的调节机制外,生境的营养水平在不同的“回报模式”中也起到了一定的限制作用^[14],在营养条件充足的情况下,物种偏向于“短周期回报模式”,在该模式下物种单位叶片面积的光能利用率增加,光合速率增加,叶片寿命变短而周转率增加,这种模式有助于物种对于资源的有效率用。基于此,本文将叶片性状各指标之间的联系简单的概括如图(图1)。

叶片性状之间的复杂联系决定了在研究叶片性状的变化特征和机理时的困难程度,在当前的研究基础上,仍然存在我们未能解决的问题,例如,为何基于重量的各叶片性状之间的相关性要比以面积为基础的各叶片性状之间的相关性显著?各叶片性状的变化机制与物种的生理结构(气孔密度、细胞结构)和生境特征(降雨、温度和水汽压等)有何

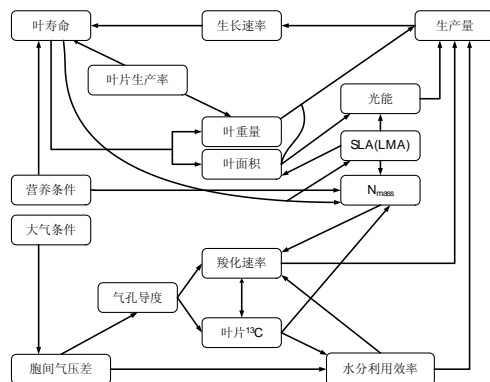


图1 叶片性状及 $\delta^{13}\text{C}$ 含量之间的相关性

Fig.1 Relationship between leaf traits and $\delta^{13}\text{C}$

联系? 等等。因此,在今后的研究中,不能单独针对某一个叶片性状进行研究,而要综合的研究不同叶片性状的协同变化特征,与此同时还应考虑环境因子的叠加作用,即研究中应注重生境和生理研究的统一,才能将叶片性状的变化机理研究透彻。

3.2 不同地区和不同物种叶片性状的研究仍需开展

尽管目前针对叶片性状开展了许多研究,但研究范围有限同时资料也比较零散,只有 Körner 等^[6]和 Wright 等^[28]等在全球尺度上对不同生活型的叶片性状和 $\delta^{13}\text{C}$ 含量进行过研究,其中得出的许多结论也被大家认同,但还应该注意这些结论是“一般的”结论,却不是“广泛的,普适性的”,即叶片性状各指标沿海拔梯度的“一般的”的特征以及各指标之间的存在的“一般的”相关性是否适用于不同地区? 是否适用于不同物种? 关于这些问题我们仍不清楚,造成这种现象的原因可能有两个方面:①叶片性状沿海拔梯度的分布特征并不仅仅受海拔变化某一单一环境因子的影响,而是受多种因子的协同和综合作用影响,但由于研究手段和方法的限制,这种协同和综合作用往往很难确定和分析;②在不同的研究中所涉及的研究地点、海拔梯度、时空尺度和物种都有所不同,其结果必然造成叶片性状沿海拔梯度的分布特征不同。所以在在今后的研究中,我们需采用同一测量标准并且进行大量的野外调查以便探讨这些“一般”性结论的“广泛性”和“普适性”如何。

3.3 加强叶片性状在不同尺度间的转换关系的研究

针对不同物种的叶片性状在不同环境下适应特征的研究,是为了更好的理解全球变化背景下生态系统的变化特征如何,对于整个生态系统来说,所有物种的平均叶片性状在理解生态系统对气候变化的响应来说是非常有帮助的。但目前为止,对于大尺度上叶片性状的研究相对较少。

由于植物叶片的结构性状的相对稳定性、对植物碳收获的重要性以及在各种植物种群和群落中的相对一致性,使得叶片结构性状成为从叶片水平扩展到整个群落水平乃至全球生物地理群区的重要桥梁。而叶片性状也是许多生态系统模型(例如 LPJ 模型、生态系统统计模型等)的重要的建模参数,但叶片性状在当前陆地生态系统模型研究中还未引起足够重视,其中一个原因就是无法确定叶片性状在不同尺度之间的转换,另外一个原因则在于缺乏大量野外观测数据定量描述叶片性状与生态系统特征、气候因子之间的数量关系。

因此,在以后的研究中,应注重利用综合的研究手段实现物种的叶片性状与整个生态系统结构功能型性状之间的转换,以便预测未来气候模式下,植物乃至生态系统的结构功能特征发展方向如何,为决策者提供科学参考。

3.4 加强植物叶片性状在生态学相关领域的研究

叶片性状不仅可以作为研究植物生理生态特征对于气候变化响应的有效工具,其在恢复生态学以及古生态学等研究领域也有应用。

首先,在气候与植被重建方面,可以根据某些植物叶片性状与现代气候的关系用以定量重建古植被类型和分布格局^[47];

其次,在环境监测与评价、生态保护和恢复方面,叶片性状的变异特征是监测环境质量的有效工具,而在土壤退化、荒漠化和过度放牧等环境问题中也可以利用叶片性状特征进行评价^[48];

此外,植物叶片性状还可以用于一些预测模型中^[48],例如,不同火烧制度对于不同性状特征的植物功能群的影响模拟、预测木本植物在顶级群落中的优势度等等。

3.5 加强中国有关植物叶片性状的研究

中国幅员辽阔,植被类型和气候格局的多样化,为植物叶片性状的研究提供了得天独厚的优势,既可进行大区域尺度上植物叶片性状在温度、降水等气候梯度上的研究,又可进行局域尺度上的探讨。其中,作为“全球气候变化的驱动机和放大器”的青藏高原以其独特的自然环境和地理位置,为叶片性状对于环境的响应研究提供了天然实验室。虽然目前为止相关研究集中于对中国东北样带草原植物性状与降水梯度和资源利用等的关系^[46]以及青藏高原植物生理生态学功能性状的研究^[18,23,44,45],但中国对于植物叶片性状的研究工作仍然比较欠缺,因此,在今后的研究中,有必要增强中国对于叶片性状的研究,从而建立适合于中国的植物叶片性状研究方法,揭示中国植被结构特性对于环境因子的响应机制,为全球尺度下植物叶片性状的普适性研究提供科学基础。

参考文献

- [1] McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J, et al. Disturbance response in vegetation towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10 (5): 621-630.
- [2] Körner C, Farquhar G D, Wong S C. Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal

- trends. *Oecologia*, 1991, 88(1): 30-40.
- [3] 傅抱璞. 山地气候. 北京: 科学出版社, 1983.
 - [4] Cordell S G, Goldstein F C, Meinzer P M, et al. Regulation of leaf life-span and nutrient-use efficiency of *Metrosidero polymorpha* trees at two extremes of a long chronosequence in Hawaii. *Oecologia*, 2001, 127(2): 198-206.
 - [5] Farquhar G D, Richards R A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Australian Journal of Plant*, 1984, 11(6): 539-552.
 - [6] Körner C, Farquhar G D, Roksandic Z. A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude. *Oecologia*, 1988, 74(4): 623-632.
 - [7] Gower S T, Reich P B, Son Y. Canopy dynamics and aboveground production of five tree species with different leaf longevities. *Tree Physiology*, 1993, 12(4): 327-345.
 - [8] Reich P B, Oleksyn J, Modrzyński J, et al. Evidence that longer needle retention of spruce and pine populations at high elevations and high latitudes is largely a phenotypic response. *Tree Physiology*, 1996, 16(1): 643-645.
 - [9] Luo J X, Zang R G, Li C Y. Physiological and morphological variations of *Picea asperata* populations originating from different altitudes in mountains of southwestern China. *Forest Ecology and Management*, 2006, 221(1-3): 285-290.
 - [10] Boratynski A, Jasinska A, Boratyska K, et al. Life span of needles of *Pinus Mugo turra*: Effect of altitude and species origin. *Polish Journal of Ecology*, 2009, 57(3): 567-572.
 - [11] Ewers F W, Schmid R. Longevity of needle fascicles of *Pinus longaeva* (Bristlecone pine) and other North American pines. *Oecologia*, 1981, 51(19): 107-115.
 - [12] Diemer M, Körner Ch, Silvia Prock. Leaf life spans in wild perennial herbaceous plants: A survey and attempts at a functional interpretation. *Oecologia*, 1992, 89(1): 10-16.
 - [13] Takahashi K, Miyajima Y. Relationships between leaf life span, leaf mass per area, and leaf nitrogen cause different altitudinal changes in leaf $\delta^{13}\text{C}$ between deciduous and evergreen species. *Botany*, 2008, 86(11): 1233-1241.
 - [14] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monograph*, 1992, 62(3): 365-392.
 - [15] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. Leaf life-span as a determinant of leaf structure and function among 23 tree species in Amazonian forest communities. *Oecologia*, 1991, 86(1): 16-24.
 - [16] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S, et al. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: A test across biomes and functional groups. *Oecologia*, 1998, 114(4): 471-482.
 - [17] Körner. The nutritional status of plants from high altitudes, A worldwide comparison. *Oecologia*, 1989, 81(3): 379-391.
 - [18] He J S, Wang Z H, Wang X P, et al. A test of generality of leaf trait relationship on the Tibetan Plateau. *New Phytologist*, 2006, 170(4): 377-385.
 - [19] Wright I J, Westoby M, Reich P B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology*, 2002, 90(3): 534-543.
 - [20] Hultine K R, Marshall J D. Altitude trends in conifer leaf morphology and stable carbon isotope composition. *Oecologia*, 2000, 123(1): 32-40.
 - [21] Vitousek P M, Field C B, Matson P A. Variation in foliar ^{13}C in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*: A case of internal resistance? *Oecologia*, 1990, 84(3): 362-370.
 - [22] Kogami H, Hanba Y T, Kibe T, et al. CO_2 transfer conductance, leaf structure and carbon isotope composition of *Polygonum cuspidatum* leaves from low and high altitudes. *Plant, Cell and Environment*, 2001, 24(5): 529-538.
 - [23] Luo T X, Luo J, Pan Y D. Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountain, Eastern Tibetan Plateau. *Oecologia*, 2005, 142(3): 261-273.
 - [24] Cordell S, Goldstein G, Mueller-Dombois D, et al. Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: The role of phenotypic plasticity. *Oecologia*, 1998, 113(2): 118-196.
 - [25] Körner C H, Bannister P, Mark A F. Altitude variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. *Oecologia*, 1986, 69(4): 577-588.
 - [26] Morecroft M D, Woodward F I, Marrs R H. Altitudinal trends in leaf nutrient contents, leaf size and of *Alchemilla alpine*. *Functional Ecology*, 1992, 6(6): 730-740.
 - [27] Körner C H, Diemer M. In situ photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. *Functional Ecology*, 1987, 1(3): 179-194.
 - [28] Wright I J, Reich P B, Cornelissen H C. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New phytologist*, 2004, 485-496.
 - [29] Mooney H A, Strain B R, Marda W. Photosynthetic efficiency at reduced carbon dioxide tensions. *Ecology*,

- 1966, 47(3): 490-491.
- [30] 卢存福, 贲桂英. 高海拔地区植物的光合特性. 植物学通报, 1995, 12(2): 38-42.
- [31] Nobel P S, Israel A A. Cladode development, environmental responses of CO₂ uptake, and productivity for *Opuntia ficus-indica* under elevated CO₂. *Journal of Experimental Botany*, 1994, 45(3): 295-303.
- [32] Morecroft M D, Woodward F I. Experimental investigations on the Environmental determination of ¹³C at different altitudes. *Journal of Experimental Botany*, 1990, 41(10): 1303-1308.
- [33] Friend A D, Woodward F I, Switsur V R. Field measurements of photosynthesis, stomatal conductance, leaf nitrogen and ¹³C along altitudinal gradients in Scotland. *Functional Ecology*, 1989, 3(1): 117-122.
- [34] Marshall J D, Zhang J. Carbon isotope discrimination and water-use efficiency in native plants of the North-Central Rockies. *Ecology*, 1994, 75(7): 1887-1895.
- [35] Kloeppel B D, Gower S T, Treichel I W, et al. Foliar carbon isotope discrimination in *Larix* species and sympatric evergreen conifers: A global comparison. *Oecologia*, 1998, 114(2): 153-159.
- [36] 史作民, 程瑞梅, 刘世荣. 高山植物叶片 ¹³C 的海拔响应及其机理. 生态学报, 2004, 12(12): 2901-2905.
- [37] 胡中民, 于贵瑞, 王秋凤, 等. 生态系统水分利用效率研究进展. 生态学报, 2009, 29(3): 1498-1507.
- [38] Condon A G, Richards R A, Rebetzke G J, et al. Breeding for high water-use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 407(55): 2447-2460.
- [39] Baldocehi D A. Comparative study of mass and energy exchange over a closed C₃ (wheat) and an open C₄ (corn) crop. II: CO₂ exchange and water use efficiency. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1994, 67(3-4): 291-321.
- [40] 李荣生, 许煌灿, 尹光天, 等. 植物水分利用效率的研究进展. 林业科学研究, 2003, 16(3): 366-371.
- [41] Jone D H, Zhang J W. Carbon isotope discrimination and water-use efficiency in native plants of the north central rockies. *Ecology*, 1994, 75(7): 1887-1895.
- [42] Hubick K T, Farquhar G D, Shorter R. Correlation between water-use efficiency and carbon isotope discrimination in diverse peanut (*Arachis*) Germplasm. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2002, 13(6): 803-816.
- [43] Delucia E H, Schiesinger W H. Resource use efficiency and drought tolerance in adjacent great basin and sierran Plants. *Ecology*, 2001, 72(1): 51-58.
- [44] Luo T X, Zhang L, Zhu H Z, et al. Correlations between net primary productivity and foliar carbon isotope ratio across a Tibetan ecosystem transect. *Ecography*, 2009, 32(3): 526-538.
- [45] Song M H, Duan D Y, Chen H, et al. Leaf ^{δ13}C reflects ecosystem patterns and responses of alpine plants to the environments on the Tibetan Plateau. *Ecography*, 2008, 31(4): 499-508.
- [46] Wang G H, Ni J. Responses of plant functional types to an environmental gradient on the Northeast China Transect. *Ecological Research*, 2005, 20(5): 563-572.
- [47] Wiemann M C, Dilcher D L, Manchester S R. Estimation of mean annual temperature from leaf and wood physiology. *Forest Science*, 2001, 47(2): 141-149.
- [48] Jauffret S, Visser M. Assigning life-history traits to plant species to better quality arid land degradation in Presaharian Tunisia. *Journal of Arid Environments*, 2003, 55(1): 1-28.

Research Advances on Changes of Leaf Traits along an Altitude Gradient

SONG Lulu^{1,2}, FAN Jiangwen¹, WU Shaohong¹

(1. Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, CAS, Beijing 100101, China;

2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: A variety of environment factors show continuous gradient changes under an altitude gradient, so it is very significant to reveal the responses of the plants traits under the climatic change under altitude gradient and the results can also provide an foundation to understand the relationship between the terrestrial ecosystem and the global change. This article puts emphases on the changes of leaf span, specific leaf area, leaf nitrogen content, chlorophyll, stomata conductance, carboxylation efficiency, water use efficiency and leaf ^{δ13}C along an altitude gradient. This article also explores some uncertainties on the interpretation of mechanisms of leaf traits along the altitude gradient. This review provides a good knowledge for directing the relevant studies in China.

Key words: altitudinal response; leaf structural traits; leaf functional traits

本文引用格式:

宋璐璐, 樊江文, 吴绍洪. 植物叶片性状沿海拔梯度变化研究进展. 地理科学进展, 2011, 30(11): 1431-1439.