



## 模拟增温对高寒草甸植物叶片碳氮及其同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 含量的影响

赵艳艳<sup>1,3</sup>, 徐隆华<sup>1,3</sup>, 姚步青<sup>1,2</sup>, 马真<sup>1,2</sup>, 张春辉<sup>1,2</sup>, 王芳萍<sup>1,3</sup>, 周华坤<sup>1,2\*</sup>

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008; 2. 青海省寒区恢复生态学重点实验室, 西宁 810008; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 基于国际冻原计划(ITEEX)模拟增温效应对植物影响的研究方法, 以高寒矮蒿草甸 4 种植物(矮蒿草、垂穗披碱草、棘豆、麻花苳)为实验材料, 设置大(OTC1)和小(OTC2)两类增温小室, 测定了其叶片碳氮及其稳定性碳同位素( $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ )等指标在增温 3 年后的变化。结果表明: 除矮蒿草在较小增温小室(OTC2)中 C/N 比值比对照降低了 14.1%, 其它物种 C/N 在两个增温处理下都有所增加, 但差异均不显著( $P>0.05$ )。4 种植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值在  $-24.12\%$ ~ $-28.34\%$  之间, 矮蒿草叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值随增温而升高, 棘豆、麻花苳随增温而降低, 且矮蒿草在 OTC2 的  $\delta^{13}\text{C}$  值变化达到显著水平( $P<0.05$ )。矮蒿草和麻花苳的叶片  $\delta^{15}\text{N}$  值在 OTC1 和 OTC2 中均比对照增加, 且麻花苳增加较显著( $P<0.05$ )。垂穗披碱草在 OTC1 和 OTC2 的叶片  $\delta^{15}\text{N}$  值比对照分别减少 18.7% 和 26.9%, 差异都不显著( $P>0.05$ ); 棘豆叶片  $\delta^{15}\text{N}$  值在 OTC2 内比对照低 11.0% ( $P>0.05$ ), 在 OTC1 的内比对照高 2.8% ( $P>0.05$ )。可见, 高寒矮蒿草甸不同功能群植物物种碳氮含量及稳定性碳氮同位素含量对短期增温有不同的响应模式和规律。

**关键词:** 模拟增温; 矮蒿草草甸; 代表性植物; C/N 比;  $\delta^{13}\text{C}$ ;  $\delta^{15}\text{N}$

中图分类号: Q948.112<sup>+</sup>.2 文献标志码: A

## Influence of Simulated Warming to the Carbon, Nitrogen and Their Stability Isotope- ( $\delta^{13}\text{C}$ , $\delta^{15}\text{N}$ ) Contents in Alpine Meadow Plant Leaves

ZHAO Yanyan<sup>1,3</sup>, XU Longhua<sup>1,3</sup>, YAO Buqing<sup>1,2</sup>, MA Zhen<sup>1,2</sup>, ZHANG Chunhui<sup>1,2</sup>,  
WANG Fangping<sup>1,3</sup>, ZHOU Huakun<sup>1,2\*</sup>

(1. Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; 2. Key Laboratory of Restoration Ecology for Cold Regions in Qinghai, Xining 810008, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049 China).

**Abstract:** Based on the research methods that simulated warming effect on plants of tundra plan (ITEEX), we used four kinds of plants at alpine *Kobresia humilis* meadow; *K. humilis*, *Elymus nutans*, *Oxytropis ochrocephala*, *Gentiana straminea*, set a big(OTC1) and a small(OTC2) warming room, to determine the carbon, nitrogen and their stability isotopes( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) content changes after three years of warming. The result showed that; in addition to the C/N ratio of *K. humilis* was reduced by 14.1% in small warming

收稿日期: 2015-12-30; 修改稿收到日期: 2016-04-07

基金项目: 国家自然科学基金项目(31172247, 31472135, 31201836, 31260127); 青海省自然科学基金项目(2013-Z-916); 国家科技支撑课题专题(2014BAC05B03); 青海省重点实验室发展专项资金计划(2014-Z-Y01)资助

作者简介: 赵艳艳(1989-), 女, 在读硕士研究生, 主要从事高寒草地气候变化生态学研究。E-mail: zhaoyanyan2013@126.com;

\* 通信作者: 周华坤, 男, 研究员, 主要从事高寒草地生态学研究。E-mail: hkzhou@nwipb.cas.cn

room (OTC2), the C/N ratios of the other three species were all increased in the two warming rooms than that in the control, while the differences were all not significant ( $P > 0.05$ ). The  $\delta^{13}\text{C}$  of the four kinds of plant leaves was between  $-24.12\text{‰} \sim -28.34\text{‰}$ , the  $\delta^{13}\text{C}$  of *K. humilis* leaf was increased with raising temperature, while the  $\delta^{13}\text{C}$  of *O. ochrocephala* and *G. straminea* was reduced with the raising temperature. The  $\delta^{13}\text{C}$  change of *K. humilis* leaf reached significant level ( $P < 0.05$ ). The  $\delta^{15}\text{N}$  of *K. humilis* and *G. straminea* were all increased in the two warming rooms than that in the control, the  $\delta^{15}\text{N}$  change of *G. straminea* reached significant level ( $P < 0.05$ ); the  $\delta^{15}\text{N}$  change of *E. nutans* reduced 18.7% and 26.9% in OTC1 and OTC2 respectively, while the differences were all not significant ( $P > 0.05$ ); the  $\delta^{15}\text{N}$  change of *O. ochrocephala* was reduced by 11.0% in small warming room (OTC2) than that in control, while increased by 2.8% in big warming room (OTC1) than that in control. It is observed that the carbon, nitrogen and their stability isotopes ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) of different functional group of plant species have different response patterns and rules to short-term warming.

**Key words:** simulated warming; *Kobresia humilis* meadow; representative plants; C/N ratio;  $\delta^{13}\text{C}$ ;  $\delta^{15}\text{N}$

碳是重要的生命元素,自然界中碳以 $^{12}\text{C}$ 、 $^{13}\text{C}$ 、 $^{14}\text{C}$ 等多种同位素的形式存在,其中 $^{12}\text{C}$ 、 $^{13}\text{C}$ 相对丰度分别为 98.89% 和 1.11%,天然物质的碳同位素组成由 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 比值确定的  $\delta(^{13}\text{C})$  表示。植物光合作用是自然界碳同位素分馏的重要过程,在光合过程中,植物叶片趋向于同化更多的 $^{12}\text{CO}_2$ 而排斥 $^{13}\text{CO}_2$ ,这使得植物组织中 $^{13}\text{C}$ 的自然丰度远低于大气 $\text{CO}_2$ ,在气孔充分张开时这一现象表现得更加明显<sup>[1]</sup>。植物 $^{13}\text{C}$ 的分馏研究已成为植物生态学和全球碳循环研究的核心问题之一。同样, $\delta^{15}\text{N}$ 值的差异是在一定的时间和空间上综合反映N循环特征的一个重要指标,为理解生态系统中的N循环提供有用的信息。叶片是植物营养反应最敏感的器官,其营养动态变化可实时反馈植物养分的丰缺状况。因此,测定叶片稳定碳、氮同位素,用于指示和评估植物体内营养元素与水分利用效率非常重要。

植物叶片碳同位素( $\delta^{13}\text{C}$ )能反映植物生长期内的生理生态适应特性,已经被公认为是一种估测植物长期水分利用效率的可靠途径<sup>[2]</sup>,已有大量研究证实叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 可以表征叶片光合能力和长期水分利用效率<sup>[3]</sup>。一般认为植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值主要受植物本身遗传因素、温度、降水、相对湿度、光照与海拔等因素影响<sup>[4-5]</sup>,存在明显的时空变异特征<sup>[6]</sup>,因此植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 可以一定程度反映小生境的环境因子,指示生态适应策略。而植物 $\delta^{15}\text{N}$ 作为N循环的综合者<sup>[7]</sup>,可反映N的吸收、转运和损失过程中外源N及 $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{14}\text{N}$ 值的变化,故而 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 广泛应用于研究生态系统的碳氮循环。近年来,国内外进行了大量的增温、养分添加等对植物碳氮及其稳定性同位素变化的研究<sup>[8-9]</sup>,增温改变了植物群落的物种组成,增加了碳的输入,同时也增加土壤碳

氮的分解作用。竞争力较强的物种可以获得较多资源,从而抑制了竞争力较弱物种的生长。目前,关于不同功能类群植物叶片碳氮及其同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 含量特征对不同增温幅度的响应规律报道较少。

有“中华水塔”之称的青藏高原属于气候变化的敏感区和生态脆弱带,是研究陆地生态系统对气候变化响应机制的理想场所。所以,我们选择不同增温梯度的OTC温室,研究高寒草甸的4种代表性植物叶片碳氮及其稳定性 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 含量对实验增温的响应变化,以期为高寒草甸物种生态特性、群落稳定性维持对不同幅度增温的响应机理研究提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区自然概况

研究地点在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站,地处青藏高原东北隅的青海海北藏族自治州境内,属祁连山北支冷龙岭东段南麓坡地的大通河谷西段,地理位置为 $\text{N}37^{\circ}29' \sim 37^{\circ}45'$ 、 $\text{E}101^{\circ}12' \sim 101^{\circ}33'$ ,海拔3200~3250 m。居亚洲大陆腹地,具明显的高原大陆性气候,夏季风影响微弱。受高海拔条件的制约,仅有冷暖2季之别,干湿季分明;年平均气温 $-1.7^{\circ}\text{C}$ ,月平均气温 $-14.8^{\circ}\text{C}$ ,7月平均气温 $9.8^{\circ}\text{C}$ 。年平均降水量600 mm,主要降水量集中在上半年,约占年降水量的80%,蒸发量1160.3 mm。10月到翌年4月长达7个月时间的降水仅占年降水量的20%。日照充足,在植物生长期日平均达6.5 h,基本满足植物生长发育所要求的光照时间。无绝对无霜期,相对无霜期20 d左右,冷季寒冷、干燥而漫长,暖季凉爽、湿润而短暂。

### 1.2 样地设置和目标植物选择

以矮嵩草草甸为研究对象,基于国际冻原计划

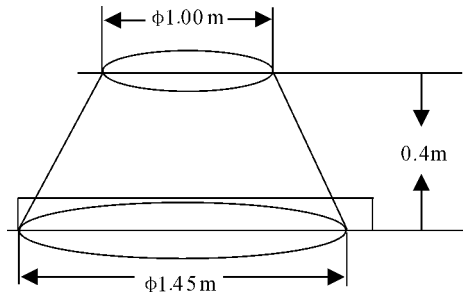


图 1 圆台形开顶式生长室示意图

Fig. 1 The sketch of the open top chamber

(ITEX)模拟增温效应对植物影响的研究方法<sup>[10]</sup>, 2011年在海北典型矮嵩草草甸内建立增温试验样地,用围栏封闭。样地内设置圆台形开顶式生长室(OTC,图1),增温材料为美国产玻璃纤维。按直径从大到小依次设置OTC1、OTC2两类开顶式生长室,模拟2个增温幅度,其底部直径依次为1.45、1.15 m,顶部直径依次为1.00、0.70 m,圆台高度均为0.40 m。每处理5次重复,以OTC附近的露天草甸作对照(CK)。

本研究选择矮嵩草草甸中的矮嵩草(*Kobresia humilis*)、棘豆(*Oxytropis ochrocephala*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、麻花苻(*Gentiana straminea*)作为目标植物,其中矮嵩草属于莎草科植物,棘豆属于豆科杂草,垂穗披碱草属于禾草,麻花苻属于非豆科杂类草,为矮嵩草草甸中4种植物典型的植物功能类群,是高寒草甸的典型植物物种。

### 1.3 测定内容和方法

**1.3.1 样品采集** 实验持续3年后,于2014年8月,在每个增温小室以及对照样方采集目标植物叶片,每个样方内,尽量选择生长一致和无人干扰的植株进行样品采集,考虑到植株个体间的差异,每份样品均由来自同一样方的不同植株的叶片组成。将所采集的叶片装在信封袋内带回实验室进行处理。

**1.3.2 样品处理及指标测定** 在实验室内,将样品在65℃下烘干48 h,使样品完全干燥,并用球磨机进行粉碎。植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 及碳(C)、氮(N)含量用Flash EA1112 HT元素分析仪(Elemental Analyzer)以及DELTA V Advantage同位素质谱联用仪(Isotope Ratio Mass Spectrometer)进行测定, $\delta^{13}\text{C}$ 的测试误差小于0.1‰, $\delta^{15}\text{N}$ 的测定误差小于0.2‰。植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值由以下公式计算:

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}, \text{V-PDB}) = [(R_{\text{样品}}/R_{\text{标准}}) - 1] \times 1000\text{‰}$$

$$\delta^{15}\text{N}(\text{‰}, \text{at-air}) = [(R_{\text{样品}}/R_{\text{标准}}) - 1] \times 1000\text{‰}$$

表 1 开顶式增温小室的增温幅度

Table 1 Warming amplitudes of open top chamber

| 高度<br>Height                  | 增温小室<br>Warming chamber | 温度<br>T/℃ | 空气湿度<br>Air humidity/% |
|-------------------------------|-------------------------|-----------|------------------------|
| 地下 5 cm<br>Underground 5 cm   | CK                      | 10.75a    |                        |
|                               | OTC1                    | 11.55b    |                        |
|                               | OTC2                    | 11.78c    |                        |
| 地表 5 cm<br>Aboveground 5 cm   | CK                      | 10.41a    | 72.31a                 |
|                               | OTC1                    | 11.45b    | 74.7a                  |
|                               | OTC2                    | 11.63c    | 76.56a                 |
| 地表 20 cm<br>Aboveground 20 cm | CK                      | 10.20a    | 70.15a                 |
|                               | OTC1                    | 11.13b    | 73.27a                 |
|                               | OTC2                    | 11.32c    | 76.01a                 |

注:不同小写字母表示处理间在0.05水平存在显著性差异。

Note: The different normal letters indicate significant difference among treatments at 0.05 level.

式中, $R$ 为 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 或 $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ 自然丰度比。

## 2 结果与分析

### 2.1 OTC的增温效应

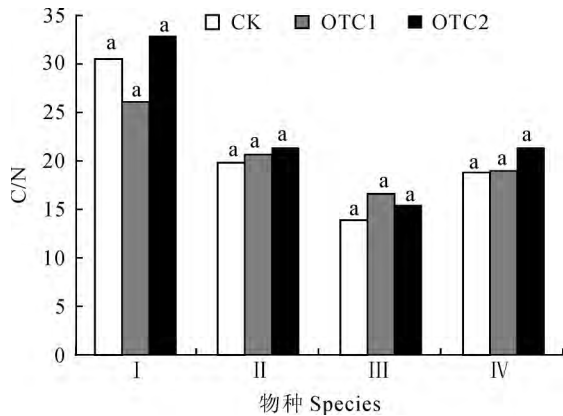
增温小室增温是由于温室的阻挡作用,增温棚室内风速降低,空气湍流减弱,使热量不易散失,加之玻璃纤维被太阳辐射中红外线穿透的能力较好<sup>[8]</sup>,所以室内温度升高。由表1可以看出,在地下5 cm、地上5 cm和地上20 cm,CK、OTC1、OTC2的温度和相对湿度依次升高,开顶式生长室起到了增温的作用,且增温小室越小,增温的效果越明显( $P < 0.05$ );OTC内温度升高,导致地面上蒸发的水分增加,所以空气湿度略有增加( $P > 0.05$ )。因此,增温使温室内小气候趋于暖干化发展。

### 2.2 实验增温对植物叶片C/N值的影响

碳氮代谢是植物最基本的代谢过程。由图2可看出,矮嵩草叶片的C/N比值在OTC1中比对照降低了14.1%,而在OTC2中却比对照增加了8.3%;垂穗披碱草、棘豆和麻花苻叶片的C/N比值在OTC1和OTC2的C/N比值分别比对照增加了4.2%、19.4%和1.1%,而在OTC2中则分别比对照增加了8.1%、11.1%和13.5%,但差异均不显著( $P > 0.05$ )。可见,实验增温对高寒草甸的典型植物物种叶片的C/N比值有显著影响。

### 2.3 实验增温对植物叶片稳定性碳同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响

如图3所示,在实验增温条件下,4种高寒草甸植物叶片稳定性碳同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 值在-24.12‰~-28.34‰之间变化,平均值为-26.78‰,并以矮嵩草 $\delta^{13}\text{C}$ 含量最低,麻花苻 $\delta^{13}\text{C}$ 含量最高;矮嵩草叶片



同一物种内不同小写字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异;下同。

I. 矮嵩草; II. 垂穗披碱草; III. 棘豆; IV. 麻花苳

图 2 不同植物叶片 C/N 比值沿增温梯度的变化

The different normal letters within the same species indicate significant difference among treatments at 0.05 level; The same as below.

I. *K. humilis*; II. *E. nutans*; III. *O. ochrocephala*; IV. *G. straminea*

Fig. 2 The changes of C/N ratio in different plant leaves with the temperature gradients

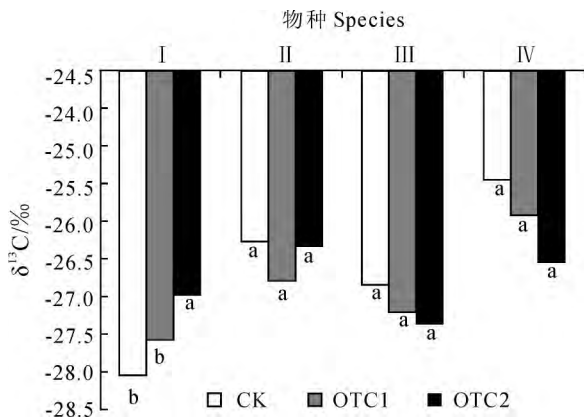


图 3 不同植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值沿增温梯度的变化

Fig. 3 The changes of  $\delta^{13}\text{C}$  in different plant leaves with the temperature gradients

$\delta^{13}\text{C}$  值随增温幅度升高而依次增加,棘豆、麻花苳叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值随增温幅度升高而依次降低,而垂穗披碱草叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值则表现为 OTC1 最低,其次为 OTC2, 但仅其中矮嵩草在 OTC2 的叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值与其对照间的差异达到显著水平 ( $P < 0.05$ )。其余与对照差异均不显著 ( $P > 0.05$ )。因此,实验增温对高寒草甸的典型植物物种叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  含量也大多无显著影响。

#### 2.4 实验增温对植物叶片稳定性氮同位素 $\delta^{15}\text{N}$ 值的影响

图 4 显示,在实验增温条件下,4 种高寒草甸植物叶片稳定性氮同位素  $\delta^{15}\text{N}$  值在  $-4.67\text{‰} \sim$

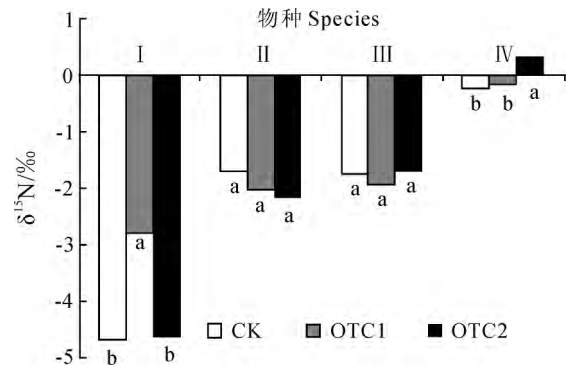


图 4 不同植物叶片  $\delta^{15}\text{N}$  值沿增温梯度的变化

Fig. 4 The changes of  $\delta^{15}\text{N}$  in different plant leaves with the temperature gradients

$0.32\text{‰}$  之间变化,平均值为  $-1.95\text{‰}$ ,并以矮嵩草  $\delta^{15}\text{N}$  含量最低,而麻花苳  $\delta^{15}\text{N}$  含量最高。其中,矮嵩草叶片  $\delta^{15}\text{N}$  值在 OTC1 和 OTC2 中的叶片  $\delta^{15}\text{N}$  值分别比对照提高  $40.2\%$  和  $8.0\%$ ,且在 OTC1 中达到了显著水平 ( $P < 0.05$ );垂穗披碱草在 OTC1 和 OTC2 中的叶片  $\delta^{15}\text{N}$  值比对照依次降低,分别下降了  $18.7\%$  和  $26.9\%$  ( $P > 0.05$ );麻花苳在 OTC1 和 OTC2 中的叶片  $\delta^{15}\text{N}$  值比对照依次升高,分别增加了  $31.1\%$  和  $240.9\%$ ,且在 OTC2 中变化显著 ( $P < 0.05$ );棘豆在 OTC1 的叶片  $\delta^{15}\text{N}$  值比对照降低  $11.0\%$ ,而在 OTC2 的叶片  $\delta^{15}\text{N}$  值比对照提高  $2.8\%$  ( $P > 0.05$ )。可见,4 种高寒草甸植物叶片稳定性氮同位素  $\delta^{15}\text{N}$  值对增温的响应表现出不同的规律,并以矮嵩草和麻花苳的反映较敏感。

### 3 讨论与结论

在本研究中,开顶式生长室 (OTCs) 起到了增温的作用。开顶式增温小室的设计,允许棚内外的空气自由交换流通,并尽可能减少不利的生态影响,如:低光照条件、温度极值、非自然降水、 $\text{CO}_2$  浓度聚集等的影响<sup>[11]</sup>。本研究,发现增温小室内的空气相对湿度略高于对照,这与当前大多数实验结果相一致<sup>[12-13]</sup>。增温小室内空气湿度的升高,主要由于增温小室的温度升高,地面上蒸发的水分也增加,带走的热量增加,温度和湿度的差值增大,使得地面更加暖干化。这与王谋等<sup>[14]</sup>的研究结论相一致,即随着全球变暖,青藏高原气候将呈现出暖干化的趋势,气候因素的变异将成为诱发生态变异的动力。

氮代谢需要依赖碳代谢提供碳源和能量,而碳代谢需要氮代谢提供酶和光合色素,二者又需要共同的还原力、三磷酸腺苷 (ATP) 和碳骨架<sup>[15]</sup>,存在着内在竞争。植物对氮素的吸收利用也会影响其对

碳素养分的利用。碳氮营养平衡对植物碳氮营养的分配有着至关重要的影响<sup>[16-17]</sup>。C:N 值大小表示植物吸收单位养分元素含量所同化 C 的能力,对调节植物生长有着极其重要的作用<sup>[18]</sup>,在一定程度上可以反映植物体养分元素的利用率。本研究结果发现,除矮嵩草在 OTC1 中的 C:N 值比对照低外,其它植物在 OTC1 和 OTC2 增温处理下均比对照高,这可能是由于增温总体上促进了植物碳氮代谢的增强,通过提高养分利用效率以减缓 N 素的限制。同时这也与增温对植物群落特征以及土壤特性的影响有关<sup>[19]</sup>。由于各物种在利用有限资源的同时,不同植物呈现多元的营养利用策略<sup>[20]</sup>。同一种植物在不同程度增温下响应不同,不同植物在同一增温幅度下响应也存在差异,所以在 OTC1 和 OTC2 两个增温处理下各个植物的反应有所不同,而其中矮嵩草的碳氮比平均值最高,说明矮嵩草在高寒环境下碳氮代谢相对较强,这可能也是其成为高寒草甸优势物种之一的原因。

温度是影响植物稳定性碳同位素  $\delta^{13}\text{C}$  组成的重要气候因子之一。一方面温度可直接影响参与光合作用的酶活性,从而会对植物的碳同位素分馏产生影响;另一方面,温度可影响叶片的气孔导数系数  $g$ ,  $\text{CO}_2$  的吸收率及  $C_i/C_a$  (细胞间  $\text{CO}_2$  浓度与大气  $\text{CO}_2$  浓度的比值),从而对植物的碳同位素分馏产生影响。本研究结果显示,矮嵩草叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值随增温幅度增加而依次增加,棘豆、麻花苣荬草则随增温幅度增加依次降低,而垂穗披碱草却没有表现出梯度变化规律,表明高寒草甸不同植物种的稳定性碳同位素  $\delta^{13}\text{C}$  组成对温度变化响应有多样化模式。这与前人的研究结果相似,比如有研究发现温度与植物稳定性碳同位素  $\delta^{13}\text{C}$  之间存在负相关关系<sup>[21-22]</sup>,也有研究显示二者之间存在正相关关系<sup>[23-24]</sup>,而有的研究没有观察到植物稳定性碳同位素  $\delta^{13}\text{C}$  与温度的关系<sup>[25-26]</sup>。造成植物  $\delta^{13}\text{C}$  值与温度之间关系不确定性的一个重要原因是在分析植物稳定性碳同位素  $\delta^{13}\text{C}$  与温度因子的关系时,很难将其它气候环境因子(如降水因子)对植物  $\delta^{13}\text{C}$  的影响分开,植物  $\delta^{13}\text{C}$  值受多种气候因素的叠加作用,此外还与植物种的遗传因素有关<sup>[27]</sup>。植物的稳定碳同位素 ( $\delta^{13}\text{C}$ ) 能够准确记录植物生长环境的气候信息(如温度、湿度、降水等)<sup>[28]</sup>,因此研究植物叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值可以估测高寒草甸典型物种对全球环境变化较敏感的青藏高原高寒草地特殊环境的适应性。

在本研究中,4 种植物叶片稳定性氮同位素

$\delta^{15}\text{N}$  值随增温幅度变化不一致,其中麻花苣荬草叶片  $\delta^{15}\text{N}$  值最高。造成这种差异的其中一个原因是不同植物种之间在氮素吸收上存在多样化特点,群落中主要植物种在土壤氮素资源吸收过程中产生了生态位分化<sup>[29]</sup>,导致其  $\delta^{15}\text{N}$  含量不同。另外一个可能原因则是菌根类型导致植物  $\delta^{15}\text{N}$  含量存在差异。在某种程度上,叶片  $\delta^{15}\text{N}$  值的变化反映了植物所利用的资源分化状况,这与生态位互补假说是一致的。植物的  $\delta^{15}\text{N}$  值除受其本身对氮的生理代谢过程控制外,很大程度上还受各种环境气候因素的影响。Amundson 等<sup>[30]</sup>整合了已经发表和新得到的来自全球的植物  $\delta^{15}\text{N}$  数据,发现植物  $\delta^{15}\text{N}$  值随年均温降低而下降。刘晓宏等<sup>[31]</sup>研究得到东非大裂谷埃塞俄比亚段内  $\text{C}_3$  植物的  $\delta^{15}\text{N}$  与年均温度极显著正相关,年均温度每增加  $1^\circ\text{C}$ ,植物叶片  $\delta^{15}\text{N}$  值偏正  $0.5\text{‰}$ 。植物  $\delta^{15}\text{N}$  与温度存在正相关关系,主要是因为温度影响土壤微生物的活性,温度升高,土壤硝化细菌和氨化细菌活动加强,土壤矿化/硝化速率增加,土壤无机 N 有效性增强,并产生富集  $\delta^{15}\text{N}$  的土壤无机 N 库,因此植物  $\delta^{15}\text{N}$  增大。而 Liu 和 Wang<sup>[32]</sup>认为植物  $\delta^{15}\text{N}$  与年均温存在负相关关系,是因为该研究区气候存在“雨热同期”效应,而增加降水导致植物氮同位素偏负效应大于温度增加导致的植物氮同位素偏正的效应。

增温对植物叶片碳氮及其同位素  $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$  含量的影响并不是单一的,因为植物在适应各种各样环境的胁迫作用时,C:N 值、 $\delta^{13}\text{C}$  以及  $\delta^{15}\text{N}$  等之间也会相互影响,以达到一个新的平衡点来适应新的环境。例如植物中的氮含量会影响其叶片的特性:比如气孔密度,它与给叶绿体输送  $\text{CO}_2$  有关;又如叶片厚度,它将增加  $\text{CO}_2$  的扩散通道的长度,同时每单位叶片面积上氮含量也会增加<sup>[33-34]</sup>。这些都将对植物叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值产生影响。由此可见,温度对植物  $\delta^{13}\text{C}$  值的影响是通过影响植物的氮含量来体现的。而氮源、植物吸收土壤不同层位的氮、氮被植物吸收后同化过程中的分馏以及这些因素的相互作用均会导致植物体氮同位素值发生变化<sup>[35]</sup>。因此,植物对增温的响应是各个指标重新平衡的结果。

由于不同物种对增温的响应差异可能与多种因素有关,如实验处理时间、植物的生长环境特征、植物本身的遗传差异等等。本研究中的增温处理仅持续了 3 年,长期增温效应如何还需继续监测研究,以便全面真实地揭示高寒草甸植物对增温响应的生态机理。

## 参考文献:

- [1] 陈世苹,白永飞,韩兴国. 稳定性碳同位素技术在生态学研究中的应用[J]. 植物生态学报, 2002, **26**(5): 549-560.  
CHEN S P, BAI Y F, HAN X G. Applications of carbon isotope techniques to ecological research [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, **26**(5): 549-560.
- [2] FARQUHAR G D, EHLERINGER J R, HUBICK K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 1989, **40**(1): 503-537.
- [3] TANAKA-ODA A, KENZO T, KORETSUNE S. Ontogenetic changes in water-use efficiency ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and leaf traits differ among tree species growing in a semiarid region of the Loess Plateau, China [J]. *Forest Ecology and Management*, 2010, **259**(5): 953-957.
- [4] CUI N, DU T, KANG S, *et al.* Relationship between stable carbon isotope discrimination and water use efficiency under regulated deficit irrigation of pear-jujube tree [J]. *Agricultural Water Management*, 2009, **96**(11): 1 615-1 622.
- [5] 周咏春,樊江文,钟华平,等. 青藏高原草地群落植物碳同位素组成与海拔梯度的关系[J]. 中国科学:地球科学, 2013, **43**(1): 120-130.  
ZHOU Y C, FAN J W, ZHONG H P, *et al.* Relationships between altitudinal gradient and plant carbon isotope composition of grassland communities on the Qinghai-Tibet Plateau, China [J]. *Science China: Earth Sciences*, 2013, **43**(1): 120-130.
- [6] 严昌荣,韩兴国,陈灵芝. 6 种木本植物水分利用效率及其小生境关系研究[J]. 生态学报, 2001, **21**(11): 1 952-1 956.  
YAN C R, HAN X G, CHEN L Z, *et al.* Water use efficiency of six woody species in relation to micro-environmental factors of different habitats [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(11): 1 952-1 956.
- [7] DEBEVEC E M, MACLEAN F. Design of greenhouses for the manipulation of temperature in tundra plant communities [J]. *Arctic and Alpine Research*, 1993: 56-62.
- [8] 邓建明,姚步青,等. 水氮添加条件下高寒草甸主要植物种氮素吸收分配的同位素示踪研究[J]. 植物生态学报, 2014, **38**(2): 116-124.  
DENG J M, YAO B Q, *et al.* Nitrogen uptake and allocation characteristics of alpine meadow main species under water and nitrogen additions based on  $^{15}\text{N}$  isotope [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2014, **38**(2): 116-124.
- [9] BAI Y, WU J, CLARK C M, *et al.* Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: evidence from Inner Mongolia Grasslands [J]. *Global Change Biology*, 2010, **16**(1): 358-372.
- [10] 周华坤,周兴民,赵新全. 模拟增温效应对矮嵩草草甸影响的初步研究[J]. 植物生态学报, 2000, **24**(5): 547-553.  
ZHOU H K, ZHOU X M, ZHAO X Q. The study of *Kobresia* meadow to stimulate warming effect [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, **24**(5): 547-553.
- [11] HOLLISTER R D, WEBBER P J. Biotic validation of small open-top chambers in a tundra ecosystem [J]. *Global Change Biology*, 2000, **6**(7): 835-842.
- [12] 宋建民,田纪春,赵世杰. 植物光合碳和氮代谢之间的关系及其调节[J]. 植物生理学通讯, 1998, **34**(3): 230-238.  
SONG J M, TIAN J CH, ZHAO SH J. Relationship between photosynthetic carbon and nitrogen metabolism in plants and its regulation [J]. *Plant Physiology Communications*, 1998, **34**(3): 230-238.
- [13] 李娜,王根绪,杨燕等. 短期增温对青藏高原高寒草甸植物群落结构和生物量的影响[J]. 生态学报, 2011, **31**(4): 895-905.  
LI N, WANG G X, YANG Y, *et al.* Short-term effects of temperature enhancement on community structure and biomass of alpine meadow in the Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(4): 895-905.
- [14] 王谋,李勇,潘胜,等. 气候变化对青藏高原腹地可持续发展的影响[J]. 中国人口、资源与环境, 2004, **14**(3): 92-95.  
WANG M, LI Y, PAN S, *et al.* The effects of climate warming on the alpine vegetation of the Qinghai-Tibetan Plateau hinterland [J]. *China Population Resources and Environment*, 2004, **14**(3): 92-95.
- [15] 石福孙,吴宁,罗鹏. 川西北亚高山草甸植物群落结构及生物量对温度升高的响应[J]. 生态学报, 2008, **28**(11): 5286-5293.  
SHI F S, WU N, LUO P. Effect of temperature enhancement on community structure and biomass of subalpine meadow in Northwestern Sichuan [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, **28**(11): 5 286-5 293.
- [16] 隋方功,吕银燕,王运华,等. 不同施氮量对甜椒碳、氮营养分配的影响[J]. 园艺学报, 2004, **31**(4): 472-476.  
SUI F G, LV Y Y, WANG Y H, *et al.* Effect of the nitrogen nutrition on fruit growth and development of sweet pepper [J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2004, **31**(4): 472-476.
- [17] 崔秀敏,王秀峰. 基质供水状况对番茄穴盘苗碳氮代谢及生长发育的影响[J]. 园艺学报, 2004, **31**(4): 477-481.  
CUI X M, WANG X F. Effect of water supply status in media on C, N metabolism of tomato potting seedlings and the relationship with growth and development [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2004, **31**(4): 477-481.
- [18] 薛利红,杨林章,范小晖. 基于碳氮代谢的水稻氮含量及碳氮比光谱估测[J]. 作物学报, 2006, **32**(3): 430-435.  
XUE L H, YANG L Z, FAN X H. Estimation of nitrogen content and C/N in rice leaves and plant with canopy reflectance spectra [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, **32**(3): 430-435.

- [19] 徐满厚,薛 娟. 气候变暖对陆地植被-土壤生态系统的影响研究[J]. 生命科学, 2012, **24**(5):492-500.  
XU M H, XUE X. A review of effects of climate warming on terrestrial plant-soil ecosystem[J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2012, **24**(5):492-500.
- [20] 魏 晴,周华坤,姚步青,等. 矮高草甸氮素利用率对养分添加与冬季增雪的短期响应[J]. 生态学杂志, 2015, **34**(2):491-496.  
WEI Q, ZHOU H K, YAO B Y, *et al.* Short-term effects of nutrient additions and snow increase in winter on nitrogen utilization rate of *Kobresia humilis* meadow[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2015, **34**(2):491-496.
- [21] 李嘉竹,王国安,等. 贡嘎山东坡  $\text{C}_3$  植物碳同位素组成及  $\text{C}_4$  植物分布沿海拔高度的变化[J]. 中国科学(D辑:地球科学), 2009, **39**(10):1387-1396.  
LI J Z, WANG G A, *et al.* Variations in carbon isotope ratios of  $\text{C}_3$  plants and distribution of  $\text{C}_4$  plants along an altitudinal transect on the eastern slope of Mount Gongga[J]. *Science in China*, 2009, **39**(10):1387-1396.
- [22] 李善家,张有福,陈 拓. 西北油松叶片  $\delta^{13}\text{C}$  特征与环境因子和叶片矿质元素的关系[J]. 植物生态学报, 2011, **35**(6):596-604.  
LI S J, ZHANG Y F, CHEN T. Relationships between foliar stable carbon isotope composition and environmental factors and leaf element contents of *Pinus tabulaeformis* in north-western China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, **35**(6):596-604.
- [23] 林 清. 温度和无机碳浓度对龙须眼子菜(*Potamogeton pectinatus*)碳同位素分馏的影响[J]. 生态学报, 2008, **28**(2):570-576.  
LIN Q. Effects of temperature and dissolved inorganic carbon concentration on the carbon isotopic fractionation of *Potamogeton pectinatus*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, **28**(2):570-576.
- [24] 刘贤赵,王国安,李嘉竹,等. 中国北方农牧交错带  $\text{C}_3$  草本植物  $\delta^{13}\text{C}$  与温度的关系及其对水分利用效率的指示[J]. 生态学报, 2011, **31**(1):123-136.  
LIU X Z, WANG G A, LI J Z, *et al.* Relationship between temperature and  $\delta^{13}\text{C}$  values of  $\text{C}_3$  herbaceous plants and its implications of WUE in farming-pastoral zone in North China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(1):123-136.
- [25] GEBREKIRSTOS A, WORBES M, TEKETAY D. Stable carbon isotope ratios in tree rings of co-occurring species from semi-arid tropics in Africa: Patterns and climatic signals[J]. *Global and Planetary Change*, 2009, **66**:253-260.
- [26] KOHN M J. Carbon isotope compositions of terrestrial  $\text{C}_3$  plants as indicators of (paleo) ecology and (paleo) climate [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, **107**(46):19691-19695.
- [27] CEMUSAK L A, UBIERNA N, *et al.* Environmental and physiological determinants of carbon isotope discrimination in terrestrial plants[J]. *The New Phytologist* 2013, **20**(2):950-965.
- [28] 刘贤赵,宿 庆,等. 控温条件下  $\text{C}_3$ 、 $\text{C}_4$  草本植物碳同位素组成对温度的响应[J]. 生态学报, 2015, **35**(10):3278-3287.  
LIU X Z, SU Q, *et al.* Responses of carbon isotopic composition of  $\text{C}_3$  and  $\text{C}_4$  herbaceous plants to temperature under controlled temperature conditions [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(10):3278-3287.
- [29] 王文颖,马永贵,等. 高寒矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸植物吸收土壤氮素的多元化途径研究[J]. 中国科学:地球科学, 2012, **42**(8):1264-1272.  
WANG W Y, MA Y G, *et al.* The uptake diversity of soil nitrogen nutrients by main plant species in *Kobresia humilis* alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Science China Earth Science*, 2012, **42**(8):1264-1272.
- [30] AMUMDSON R, AUSTIN A T, SCHUUR E A G, *et al.* Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2003, **17**(1):1-10.
- [31] 刘晓宏,赵良菊,等. 东非大裂谷埃塞俄比亚段内  $\text{C}_3$  植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  和  $\delta^{15}\text{N}$  及其环境指示意义[J]. 科学通报, 2007, **52**(2):199-206.  
LIU X H, ZHAO L J, *et al.* The  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  and environmental implications of  $\text{C}_3$  plants in the east African rift valley, Ethiopia [J]. *Chinese Sciences Bulletin*, 2007, **52**(2):199-206.
- [32] 刘卫国,王政. 黄土高原现代植物-土壤氮同位素组成及对环境变化的响应[J]. 科学通报, 2008, **53**(23):2917-2924.  
LIU W G, WANG Z. Loess plateau modern plant and soil nitrogen isotope composition and respond to environmental changes [J]. *Science Bulletin*, 2008, **53**(23):2917-2924.
- [33] PENUELAS J, MATAMALA R. Changes in N and S leaf content, stomatal density and specific leaf area of 14 plant species during the last three centuries of  $\text{CO}_2$  increase [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1990, **41**(9):1119-1124.
- [34] FIEHN O, KOPKA J, *et al.* Metabolite profiling for plant functional genomics [J]. *Nature Biotechnology*, 2000, **18**(11):1157-1161.
- [35] HOGBERG P.  $^{15}\text{N}$  natural abundance in soil-plant systems [J]. *New Phytologist*, 1997, **137**(2):179-203.

(编辑:裴阿卫)