辽东栎叶片气孔密度及 $\delta^{13}C$ 值的时空变异*

郑淑霞 上官周平

(中国科学院 水利部水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室 杨凌 712100)

摘 要: 利用数码图像显微镜处理系统和稳定性碳同位素测定技术,对 20 世纪 30—80 年代不同年代不同植被区域内辽东栎叶片气孔密度及 $\delta^{13}C$ 值的时空变异规律进行研究。结果表明,全国不同区域辽东栎气孔密度为 535 ~ 800 stoma·mm^{-2},平均值为 703 stoma·mm^{-2},$\delta^{13}C$ 值为 - 28.47‰ ~ - 25.02‰,平均值为 - 26.83‰。从时间分布角度,由 20 世纪 30—80 年代,暖温带落叶阔叶林区域中辽东栎叶片气孔密度和 $\delta^{13}C$ 值持续降低比较明显;亚热带常绿阔叶林区域中辽东栎叶片气孔密度呈增加趋势,而 $\delta^{13}C$ 值呈降低趋势;青藏高原高寒植被区域中辽东栎叶片 $\delta^{13}C$ 值呈增加趋势,但气孔密度几乎没有变化。从空间分布角度,30 年代,暖温带落叶阔叶林、亚热带常绿阔叶林、青藏高原高寒植被 3 个区域中辽东栎气孔密度和 $\delta^{13}C$ 值依次递减,说明水分利用效率(WUE)呈下降趋势;50 年代,辽东栎气孔密度在 4 个植被区域之间产生波动,温带针阔叶混交林和亚热带常绿阔叶林 2 个区域中的辽东栎气孔密度比较接近,且高于气孔密度相差不大的暖温带落叶阔叶林和青藏高原高寒植被 2 个区域,4 个植被区域类型之间辽东栎叶片 $\delta^{13}C$ 值差异不大;80 年代,辽东栎在由东到西分布的暖温带落叶阔叶林至温带草原区域,气孔密度和 $\delta^{13}C$ 值均呈降低趋势。因此,从时空分布角度,除个别区域外,辽东栎在从 20 世纪 30—80 年代,由暖温带落叶阔叶林至亚热带常绿阔叶林、青藏高原高寒植被的时空分布上,气孔密度和 $\delta^{13}C$ 值均呈降低趋势。

关键词: 辽东栎; 气孔密度; $\delta^{13}C$ 值; 时空变异

中图分类号:S718.43 文献标识码:A 文章编号:1001 - 7488(2005)02 - 0030 - 07

Tempo-Spatial Variations in the Stomatal Density and $\delta^{13}C$ Value of *Quercus liaotungensis* Leaves

Zheng Shuxia Shangguan Zhouping

(*State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources Yangling* 712100)

Abstract: Making use of the Motic Digital Imaging microscope and the stable carbon isotope technique, the tempo-spatial variations in the stomatal densities and $\delta^{13}C$ values in leaves of *Quercus liaotungensis* in different vegetation regions were studied. About 240 plant specimens in the years from 1930's to 1980's were taken from the Herberhem of Northwestern Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences. The results showed that the variety ranges of stomatal densities and $\delta^{13}C$ values in *Q. liaotungensis* were 535 ~ 800 stoma·mm^{-2} and - 28.47‰ ~ - 25.02‰, respectively, with the mean value of 703 stoma·mm^{-2} and - 26.83‰, respectively. In warm temperate deciduous broadleaf forest (WTDB), the time distribution from 1930's to 1980's, both stomatal densities and $\delta^{13}C$ values in *Q. liaotungensis* descended significantly. Correspondingly, in that period, stomatal densities increased but $\delta^{13}C$ values descended in subtropical evergreen-broadleaf forest (STEB), and $\delta^{13}C$ values increased but stomatal densities had little changes in the Tibetan Plateau alpine-cold vegetation zone(TPAC). The tendency for space distribution showed that, in 1930's, stomatal densities and $\delta^{13}C$ values of *Q. liaotungensis* in WTDB, STEB and TPAC all decreased, indicating that water use efficiency (WUE) of it all fell down in these regions. In 1950's, stomatal densities appeared a fluctuation in four vegetation regions, which were higher in temperate coniferous-broadleaf mixed forest (TCBM) and STEB than those in WTDB and TPAC. However, the $\delta^{13}C$ values in four vegetation regions were little different. In 1980's, stomatal densities and $\delta^{13}C$ values decreased from WTDB in the east to the temperate grassland region (TGR) in the west. Therefore, except several regions, the tempo-spatial distributions of stomatal densities and $\delta^{13}C$ values in *Q. liaotungensis* all decreased

收稿日期:2003 - 08 - 04。

基金项目:国家自然科学基金(30230290, 40025106)资助。

* 本项工作中,植物标本样品选取得到中国科学院西北植物研究所的常朝阳副研究员、吴振海副研究员的协助,稳定性碳同位素的测定工作由中国科学院南京土壤研究所土壤圈物质循环重点实验室的曹亚澄研究员和孙国庆高级实验师完成,在此表示感谢。

from 1930's to 1980's in time and from WTDB, STEB to TPAC in space.

Key words: *Quercus liaotungensis*; stomatal density; $\delta^{13}C$ value; tempo-spatial variation

随着全球人口剧增与工业化进程的加快,大气 CO_2 浓度持续升高,导致全球气候环境发生明显的改变,这必然对陆地生态系统和植被分布产生很大的影响。植物叶面气孔密度对外界气候环境变化十分敏感(Uprety *et al*.,2002;贺新强等,1998),植物水分利用效率(WUE)是探明植物对于全球环境变化适应性以及预测全球变化影响的重要指标(郑凤英等,2001;Farquhar *et al*.,1989),植物体内稳定碳同位素特性已成为一种公认的分析不同生境下植物长期 WUE 变化的技术(孙谷畴等,1993;上官周平,2000;Warren *et al*.,2001;Condon *et al*.,2002)。因此用植物气孔密度和 $\delta^{13}C$ 值来探讨植物对气候环境因子的适应性已成为目前植物生理生态学研究的热点之一(Uprety *et al*.,2002;Ziegler,1995;孙艳荣等,2002;Kurschner,2002)。

辽东栎(*Quercus liaotungensis*)是我国特有的树种,也是我国暖温带落叶阔叶林的主要优势树种之一,由于辽东栎既能适应偏冷潮湿气候,又具有耐温干气候的广生态幅特点,故在我国分布范围甚广,东北部到长白山北端,西北到清涧—安塞—志丹—吴旗一线,东界在朝鲜,西界到宁夏固原、青海循化(朱志诚,1982;金明仕,1987)。以辽东栎为优势种或建群种的森林群落稳定性高,其对区域植被的建成和群落演替有较大影响(王巍等,1999)。目前对辽东栎的种群结构与分布、生理生态、生长特性等方面的研究较多(林舜华等,1997;王巍等,1999;孙书存等,1999;高贤明等,2001;吴晓莆等,2002),但在大的时空尺度上研究辽东栎对气候环境变化的适应问题还较为缺乏。本文以不同植被区域的辽东栎为对象,利用数码图像显微镜处理系统和稳定性碳同位素测定技术,研究 20 世纪 30—80 年代辽东栎气孔密度及叶片 $\delta^{13}C$ 值的时空变异规律,以揭示不同植被区域辽东栎对气候变化的生态适应对策,其结果将对森林植被特别是退化森林生态系统的恢复与重建具有重要意义。

1　材料与方法

1.1　材料的选取

辽东栎植物样品取自中国科学院西北植物研究所标本馆,该标本馆保存有自 20 世纪 20 年代的约 55 万份植物标本。由于植物标本上详细记录了采集时间、地点以及植物生长的基本环境条件如海拔高度、阳坡阴坡及采集时的林冠高度等,这就为保证选取材料的一致性,尽量减小样本间的误差,提供了可靠的依据。本试验在选样时充分考虑了所选植物标本采样时间、地点的代表性与典型性。所选辽东栎标本大多数采自海拔1 000~1 500 m(青藏高原除外)的阴坡、半阴坡,林冠下部(距地面 2~3 m),每份标本上选择生长状况良好的典型叶片(健康、成熟、叶脉分明且无虫叮咬痕迹)。取样原则为从 20 世纪 30—80 年代分 30、50、80 年代 3 个年代取样,取样年份、取样量及取样地区均视标本藏量而定,一般每一年代 1~2 份,每份样品由同一年代不同年份(1~2)不同地点(2~3 个)的多份标本叶片组成,共计 60 份测定样品,240 余份植物标本。所取植物样品采样时间一般为 6—10 月,为大多数植物的生长季。根据辽东栎在各地区的分布,研究地区西起 101°18′E(四川阿坝藏族自治州),东至 121°36′E(山东牟平县),南起 25°12′N(贵州望漠县),北至 42°36′N(吉林安图县),穿越吉林、河北、山西、河南、山东、江苏、陕西、宁夏、甘肃、四川、贵州、青海等 12 个省(自治区)。但由于受标本馆藏量所限及辽东栎这一物种不同地区分布面积的差异,有些地区样品可达十几份,如陕北黄龙山、甘肃天水等,而有些地区样品仅一两份,如四川阿坝藏族自治州、贵州望漠县。依据中国植被区域划分方法(吴征镒,1980),所选植物样品主要分布于温带针阔叶混交林、暖温带落叶阔叶林、亚热带常绿阔叶林、温带草原、青藏高原高寒植被等 5 个区域,其中多数样品来自暖温带落叶阔叶林区域。

1.2　植物叶片气孔密度的观测

1.2.1　临时装片的制备　为防止气孔变形,采用印迹法制片。从每份标本上选取 3 片健康、成熟的叶片(较大,且无虫叮咬痕迹),用脱脂棉蘸酒精轻轻擦拭其下表皮灰尘,然后在下表皮中部靠近主脉的两侧快速涂上一层薄薄的透明指甲油,约 1~1.5 cm^2,待其风干结成膜后,用贴有两面粘性透明胶带的载玻片压在叶片上,然后轻轻剥下叶片,即把所有叶表皮膜的指甲油层粘在透明胶带上,制成表皮印迹后的载玻片用中性树胶封片,制成临时装片,于数码图像显微镜下进行观测。

1.2.2 气孔密度的观测 利用具有 130 万像素的 DMB5-223IPL 数码显微镜摄像系统(Motic Digital Imaging, 中国) 观测。MoticTek 模块能够将捕捉的图像高速导入电脑,图像分辨率为 1 280 × 1 024 活动像素,图像处理系统采用 Motic Images Advanced(3.0) 软件,可自动显示测量结果,并直接导出 * .xls 文档,进行数据分析。

每份标本各制 3 个临时装片于 40 倍数码显微镜下拍照观测。数码图像显微镜系统中的采集窗能够自动捕捉图像,MoticTek 模块能够将捕捉的图像高速导入电脑并自动拍照,每一装片上随机选 30 个视野,即每个样品共拍 60 幅图片,计算每幅图片上的气孔个数,取平均值,除以图片面积,统计每 mm^2 叶片上的气孔数,即气孔密度(stoma• mm^{-2}) ,然后对数据进行统计分析。

1.3 植物叶片稳定性碳同位素组分($\delta^{13}C$)值的测定

$\delta^{13}C$ 值的测定在中国科学院南京土壤研究所土壤圈物质循环重点实验室进行,分析仪器为 MAT-251 质谱仪。从每份标本上选取 1 ~ 2 片健康、成熟叶片(较大,且无虫叮咬痕迹) 磨碎,过 80 目筛后各取 1 g,同一年代不同年份的多个地点的样品混合后制成供试样品。取处理好的样品 3 ~ 5 mg 封入真空的燃烧管,并加入催化剂和氧化剂,在 850 ℃下气化,燃烧产生的 CO_2 经结晶纯化后,测定 $\delta^{13}C$ 值,以 PDB(Pee Dee Belemnite) 为标准,根据 Farquhar 等(1989) 进行计算:

$$\delta^{13}C = \{[(^{13}C/^{12}C)_{sample} - (^{13}C/^{12}C)_{standard}]/(^{13}C/^{12}C)_{standard}\} \times 1\ 000‰$$

式中:$(^{13}C/^{12}C)_{sample}$ 是植物叶片样品的 $^{13}C/^{12}C$ 比率,$(^{13}C/^{12}C)_{standard}$ 是测定过程中标准物质甘氨酸的 $^{13}C/^{12}C$ 比率。计算的最终结果都以国际标准物质 PDB 为标准,分析误差 ≤0.2 ‰。

2 结果与分析

2.1 气孔密度和$\delta^{13}C$值的变化范围

从 20 世纪 30—80 年代近 50 年中,随气候环境变化,全国不同区域中辽东栎叶片气孔密度变化范围为 535 ~ 800 stoma• mm^{-2},平均值为 703 stoma• mm^{-2},$\delta^{13}C$ 值变化范围为 -28.47 ‰ ~ -25.02 ‰,平均值为 -26.83 ‰。就全国时空尺度来看,辽东栎叶片气孔密度和 $\delta^{13}C$ 值的最大值均为暖温带落叶阔叶林区域中 30 年代植物样品,而最小值均为温带草原区域中 80 年代植物样品。

表 1 辽东栎分布的植被区域①

Tab.1 The vegetation region of *Q. liaotungensis* distribution

	植被区域 Vegetation region				
	Ⅱ	Ⅲ	Ⅳ	Ⅵ	Ⅷ
植被类型 Vegetation type	温带针阔叶混交林区域 Temperate coniferous-broadleaf mixed forest	暖温带落叶阔叶林区域 Warm temperate deciduous broadleaf forest	亚热带常绿阔叶林区域 Subtropical evergreen-broadleaf forest	温带草原区域 Temperate grassland region	青藏高原高寒植被区域 The Tibetan Plateau alpine-cold vegetation region
研究区域 Research region	吉林安图 Antu, Jilin	陕西佛坪 Fuping, Shaanxi; 北京妙峰山 Miaofengshan, Beijing; 山西临县、稷山 Linxian and Jishan, Shanxi; 陕北黄龙山 Huanglongshan, north of Shaanxi; 甘肃天水 Tianshui, Gansu; 山东牟平 Muping, Shandong; 河南灵宝 Lingbao, Henan	陕南太白山 Taibaishan, south of Shaanxi; 南京中山植物园 Zhongshan Arboretum, Nanjing; 贵州望漠县 Wangmo, Guizhou	宁夏同心罗山 Tongxinluoshan, Ningxia; 青海循化 Xunhua, Qinghai	四川黑水、二松潘、阿坝藏族自治州 Heishui, Ersongpan and Aba Zang Antonomous State, Sichuan

①由于自然气候条件的差异,陕西省的陕北和陕南地区分别属于 2 个不同的植被区域。The north and sourth in Shaanxi Province belong to two different vegetation regions, respectively, owing to difference in natural climate.

2.2 不同植被类型区域不同年代差异比较

为了比较近 50 年中不同地区辽东栎叶片气孔密度和碳同位素组分分布的时空差异,选 30 年代、50 年代及 80 年代中不同年份气孔密度和 $\delta^{13}C$ 值的平均值进行比较(表 1,表 2) 。将辽东栎样品较全的暖温带落叶阔叶林、亚热带常绿阔叶林、青藏高原高寒植被区域中 30 年代、50 年代及 80 年代气孔密度和 $\delta^{13}C$ 值作图比较(图 1) ,3 个植被区域中,暖温带落叶阔叶林中辽东栎叶片气孔密度和 $\delta^{13}C$ 值变化最大,其次为亚热带常绿阔叶林,青藏高原高寒植被区域变化最小。由 20 世纪 30—80 年代,暖温带落叶阔叶林区域中辽东栎叶片气孔

密度和$\delta^{13}C$值持续降低较为明显;由 20 世纪 30—50 年代,亚热带常绿阔叶林区域中辽东栎叶片气孔密度呈增加趋势,而$\delta^{13}C$值呈降低趋势;青藏高原高寒植被区域中辽东栎叶片$\delta^{13}C$值呈增加趋势,但气孔密度几乎没有变化。

表 2　不同植被区域不同年代辽东栎叶片气孔密度及$\delta^{13}C$值变化①

Tab. 2　The leaf stomatal density and the $\delta^{13}C$ value of *Q. liaotungensis* in different vegetation region and different years

	年代 Age	植被区域 Vegetation region				
		II	III	IV	VI	VIII
气孔密度	1930's	—	800	713	—	686
Stomatal density/	1950's	776	700	775	—	695
(stoma·mm^{-2})	1980's	—	643	—	535	—
	1930's	—	- 25.02	- 26.05	—	- 27.46
$\delta^{13}C$/ ‰	1950's	- 26.57	- 26.75	- 26.63	—	- 27.10
	1980's	—	- 27.41	—	- 28.47	—

①受西北植物研究所标本馆藏量所限,一些省份不同年代无植物样品,故缺少数据。Because of a limitation to specimen in the Specimen Museum of Northwestern Institute of Botany, there no plant samples in some province in different years, so it lacked datum.

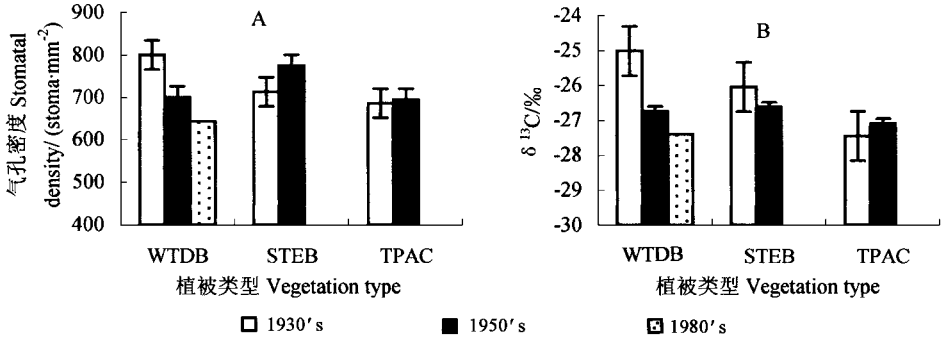


图 1　20 世纪不同植被类型区域辽东栎叶片气孔密度(A)及$\delta^{13}C$值(B)变化

Fig. 1　The leaf stomatal density(A) and $\delta^{13}C$ value(B) in leaf specimen of *Q. liaotungensis* collected from different vegetation region in the 20th century

WTDB:暖温带落叶阔叶林区域 Warm temperate deciduous broadleaf forest region;STEB:亚热带常绿阔叶林区域 Subtropical evergreen-broadleaf forest region;TPAC:青藏高原高寒植被区域 The Tibetan Plateau alpine-cold vegetation region.下同。The same below.

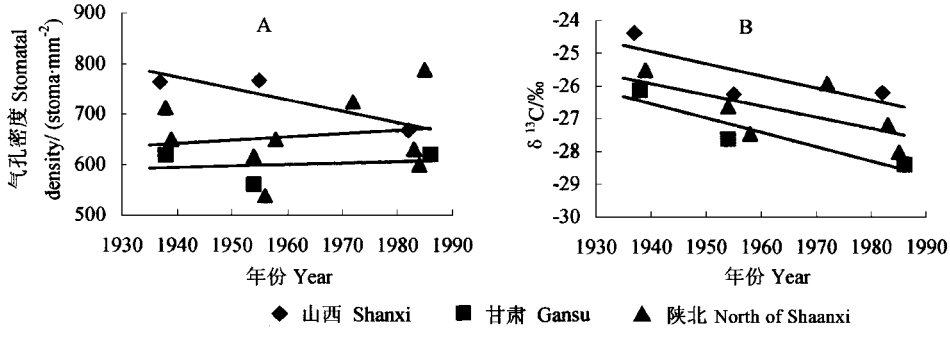


图 2　各个省份不同年份辽东栎叶片气孔密度(A)及$\delta^{13}C$值(B)变化

Fig. 2　The leaf stomatal density(A) and $\delta^{13}C$ value(B) of *Q. liaotungensis* in different years each province

2.3　同一植被类型区域不同年代差异比较

选辽东栎样品较全的暖温带落叶阔叶林区域中的甘肃、陕北、山西,比较从 20 世纪 30—80 年代近 50 年中,随气候环境变化,不同地区不同年代辽东栎叶片气孔密度和$\delta^{13}C$值的变化情况(图 2)。在近半个世纪中,不同地区辽东栎气孔密度对气候环境变化的反应有差异,山西辽东栎气孔密度呈明显下降趋势;而陕北和甘肃辽东栎气孔密度呈略微上升趋势,几乎没有变化。整体上,3 个地区辽东栎不同年代气孔密度平均值的比较:山西(733 stoma·mm^{-2}) > 陕北(656 stoma·mm^{-2}) > 甘肃(599 stoma·mm^{-2})。在近半个世纪中,不同地区辽东栎叶片$\delta^{13}C$值均呈明显下降趋势,整体上,3 个地区辽东栎不同年份$\delta^{13}C$值的平均值比较:山西(- 25.61 ‰) > 陕北(- 26.80 ‰) > 甘肃(- 27.40 ‰)。

2.4 同一年代不同植被类型区域差异比较

将不同植被类型区域的辽东栎植物样品按 30 年代、50 年代、80 年代划分,比较 3 个年代不同植被类型区域中,辽东栎叶片气孔密度(图 3)和$\delta^{13}C$值的变化情况(图 4)。

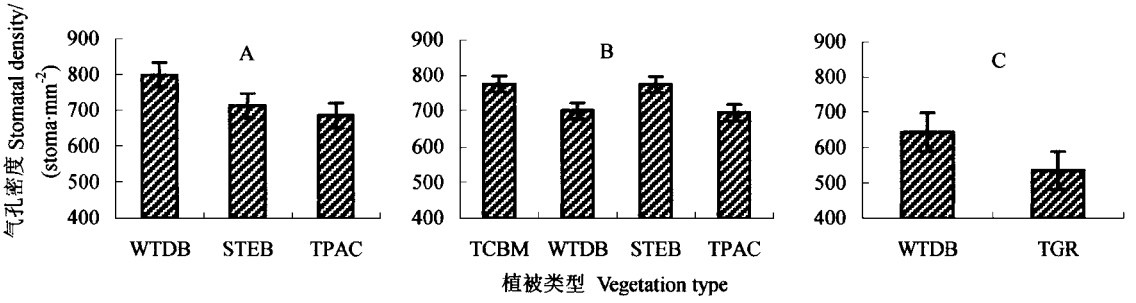


图 3 20 世纪 30 年代(A)、50 年代(B)、80 年代(C)不同植被类型区域辽东栎叶片气孔密度变化

Fig. 3 The leaf stomatal density of *Q. liaotungensis* in different vegetation region in 1930's(A), 1950's(B) and 1980's(C)

TCBM:温带针阔叶混交林区域 Temperate coniferous-broadleaf mixed forest region;TGR:温带草原区域 Temperate grassland region.下同。The same below.

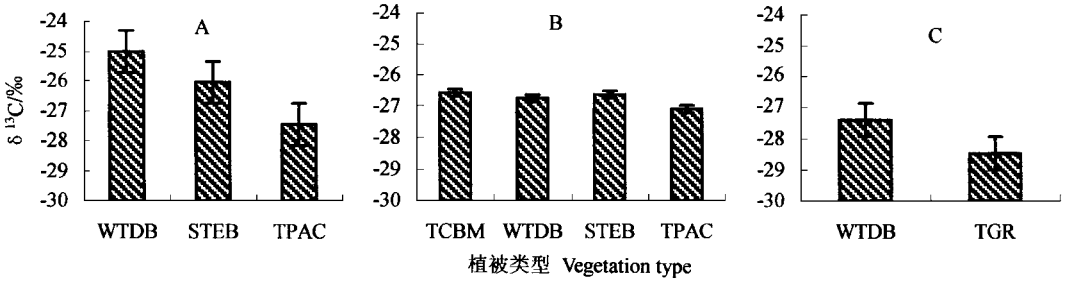


图 4 20 世纪 30 年代(A)、50 年代(B)、80 年代(C)不同植被类型区域辽东栎叶片$\delta^{13}C$值变化

Fig. 4 The leaf $\delta^{13}C$ value of *Q. liaotungensis* in different vegetation region in 1930's(A), 1950's(B) and 1980's(C)

2.4.1 气孔密度差异比较 随气候环境变化,20 世纪 30 年代,暖温带落叶阔叶林、亚热带常绿阔叶林、青藏高原高寒植被 3 个区域中辽东栎叶片气孔密度依次递减,分别为 800、713、686 stoma·mm^{-2}。50 年代,4 个植被区域类型之间辽东栎叶片气孔密度差异不大,温带针阔叶混交林区域(776 stoma·mm^{-2})≈亚热带常绿阔叶林区域(775 stoma·mm^{-2})>暖温带落叶阔叶林区域(700 stoma·mm^{-2})≈青藏高原高寒植被区域(695 stoma·mm^{-2})。80 年代,暖温带落叶阔叶林区域中的辽东栎气孔密度(643 stoma·mm^{-2})明显高于温带草原区域中的辽东栎气孔密度(535 stoma·mm^{-2})。

2.4.2 叶片$\delta^{13}C$值差异比较 随气候环境变化,20 世纪 30 年代,暖温带落叶阔叶林、亚热带常绿阔叶林、青藏高原高寒植被 3 个区域,辽东栎叶片$\delta^{13}C$值依次递减较明显,分别为 -25.02‰、-26.05‰、-27.46‰。50 年代,4 个植被区域类型之间辽东栎叶片$\delta^{13}C$值差异不大,温带针阔叶混交林区域(-26.57‰)≈亚热带常绿阔叶林区域(-26.75‰)≈暖温带落叶阔叶林区域(-26.63‰)>青藏高原高寒植被区域(-27.10‰)。80 年代,暖温带落叶阔叶林区域中的辽东栎叶片$\delta^{13}C$值(-27.41‰)明显高于温带草原区域中的辽东栎叶片$\delta^{13}C$值(-28.47‰)。

3 讨论

目前,以植物标本为材料,研究植物气孔密度与气候环境变化的相关性的报道较多(Woodward,1987; Penuelas *et al*.,1990;贺新强等,1998;郑凤英等,2001)。Woodward(1987)利用 1750 年采集的 8 种温带树种的腊叶标本研究发现,与同种植物的气孔密度对比,由于大气 CO_2 浓度升高 60 μmol·mol^{-1},气孔密度下降了 40%。贺新强等(1998)研究了中国特有的 5 种木本植物气孔密度在近一个世纪中随大气 CO_2 浓度升高的变化情况,结果表明,杜仲(*Eucommia ulmoides*)、辽东栎、短柄枹栎(*Q. glandulifera* var. *brevipetiolata*)的气孔密度明显降低,青钱柳(*Cyclocarya paliurus*)的气孔密度降低不明显,而异叶榕(*Ficus heteromorpha*)的气孔密度变化

无规律性。郑凤英等(2001)研究了亚热带气候区域内的狭叶山黄麻(*Trema angustifolia*)和光叶山黄麻(*Trema cannabina*)2 种植物腊叶标本气孔密度在近一个世纪里的变化,发现从 20 世纪 20 年代到 90 年代,随大气 CO_2 浓度升高,2 种植物气孔密度分别降低 28.1 %和 40.0 %。上述研究结果只考虑了 CO_2 浓度这一单因子变化,却没有考虑到其他环境因子的影响作用。

本试验中,从时间分布角度,20 世纪 30—80 年代,辽东栎叶片气孔密度变化:暖温带落叶阔叶林区域中逐年递减;亚热带常绿阔叶林区域中呈增加趋势;而青藏高原高寒植被区域中几乎没有变化。这一结论与 Woodward(1987)、贺新强等(1998)和郑凤英等(2001)的研究结果并不完全一致,这可能是因为研究物种、区域不同。森林植被是一个复杂的生态系统,不同植被区域中土壤水分、养分、气候环境因子(光照、温度、降水量、海拔高度等)差异很大,各个区域中起主导作用的关键影响因子也不同,导致了即使是同一种植物在不同的生存环境中,也会有不同的适应策略。植物气孔密度与物种本身特性有关,除受 CO_2 浓度变化的影响外,还与其他环境因子(温度、降水、光照等)的变化有关。3 个植被区域中亚热带常绿阔叶林区域年降水量充沛,年均温高,而青藏高原高寒植被区域相对于前 2 个区域,海拔较高,年降水稀少,年均温低,这种较为明显的气候差异可能是导致气孔密度变化趋势不同的主要原因。辽东栎气孔密度变化从空间分布角度看,20 世纪 30 年代,暖温带落叶阔叶林、亚热带常绿阔叶林、青藏高原高寒植被 3 个区域辽东栎气孔密度依次递减;50 年代,辽东栎气孔密度在 4 个植被区域之间产生波动,温带针阔叶混交林和亚热带常绿阔叶林 2 个区域中的辽东栎气孔密度高于暖温带落叶阔叶林和青藏高原高寒植被 2 个区域;80 年代,辽东栎在由东到西分布的暖温带落叶阔叶林至温带草原区域,气孔密度呈降低趋势。暖温带落叶阔叶林区域中,山西、陕北、甘肃 3 个省份辽东栎气孔密度依次降低,也表明辽东栎在由东至西相对较小的空间分布上,气孔密度呈降低趋势,这可能与山西、陕北、甘肃 3 个省份的气候干旱程度依次加剧有关。

许多研究结果表明,植物叶片的 $\delta^{13}C$ 值与其 WUE 呈一定程度的正相关(Farquhar *et al*.,1989;O'leary,1988)。由于 $\delta^{13}C$ 值是由遗传控制的,在植物体内较为稳定,因而测定植物叶片 $\delta^{13}C$ 值就可以判定植物 WUE 高低,但同时植物 $\delta^{13}C$ 值的环境效应仍然存在,在多种气候因子的影响下,植物种内 $\delta^{13}C$ 值差异可达 3 ‰~5 ‰,进而影响植物的长期 WUE(O'leary,1988;Ziegler,1995)。Gunderson 等(1993)对美国白栎(*Quercus alba*)实生苗在 CO_2 提高下的光合、呼吸及 WUE 等生理指标的变化进行了研究,发现光合速率及 WUE 均明显提高。林舜华等(1997)研究发现暖温带落叶阔叶混交林中建群种辽东栎在 CO_2 倍增下,WUE 明显提高,为对照的 179 %。林植芳等(1995)测定了亚热带常绿季风阔叶林下 2 种建群树种荷木(*Schima saperba*)和黧蒴(*Castanopsis fissa*)在不同光照强度(100 %、40 %、16 %)下的幼苗叶片的 $\delta^{13}C$ 值,发现随光照强度降低,$\delta^{13}C$ 值降低,WUE 也降低。上述研究结果也多从 CO_2 浓度、光照等单因子变化方面考虑其对植物 WUE 的影响。严昌荣等(1998;2001)对北京山区暖温带落叶阔叶林中 6 种木本植物叶片 $\delta^{13}C$ 值进行了测定和比较,结果表明不同植物叶片 $\delta^{13}C$ 值受多种因子的影响,具有较大的种间差异及时空变化;在植物生长季(1995 年 5—9 月),6 种植物叶片的 $\delta^{13}C$ 值从生长初期到生长末期逐渐降低;除荆条(*Vitex negundo* var. *heterophylls*)外,辽东栎、核桃楸(*Juglans mandshurica*)、山杏(*Prunus armeniaca* var. *ansu*)、大叶白蜡(*Fraxinus rhynchophylla*)和北京丁香(*Syringa pekinensis*)的 $\delta^{13}C$ 值均呈下降趋势。辽东栎叶片的 $\delta^{13}C$ 值随其灌层高度的增加而上升。

本试验中,从时间分布角度,由 20 世纪 30—80 年代,随气候环境变化,暖温带落叶阔叶林和亚热带常绿阔叶林区域中辽东栎叶片 $\delta^{13}C$ 值均呈降低趋势;而青藏高原高寒植被区域中辽东栎叶片 $\delta^{13}C$ 值呈增加趋势。说明在前 2 个区域中辽东栎 WUE 逐年下降,而青藏高原高寒植被区域中辽东栎 WUE 却在增加,这可能与青藏高原具有独特的气候地理条件(尤其是海拔较高,约为其他 2 个区域的 3~4 倍)有关。本研究结论中关于暖温带落叶阔叶林和亚热带常绿阔叶林区域中辽东栎叶片 $\delta^{13}C$ 值变化与严昌荣等(2001)、林植芳等(1995)的观点基本一致,同时笔者也认为植物叶片 $\delta^{13}C$ 值除了由物种自身的遗传因素控制外,其生存环境的差异也会对 $\delta^{13}C$ 值产生较大的影响。本文也对辽东栎叶片 $\delta^{13}C$ 值变化从空间分布角度进行了研究。20 世纪 30 年代,暖温带落叶阔叶林、亚热带常绿阔叶林、青藏高原高寒植被 3 个区域中辽东栎叶片 $\delta^{13}C$ 值依次递减,指示了其 WUE 也呈递减趋势。50 年代,4 个植被区域类型之间辽东栎叶片 $\delta^{13}C$ 值差异不大,说明其对应的植物 WUE 比较接近。80 年代,暖温带落叶阔叶林区域中的辽东栎叶片 $\delta^{13}C$ 值明显高于温带草原

区域,且暖温带落叶阔叶林区域中,山西、陕北、甘肃 3 个省份中辽东栎 $\delta^{13}C$ 值依次降低明显,也表明辽东栎在由东至西相对较小的空间分布上 WUE 下降。造成 $\delta^{13}C$ 值变化趋势不同的主要原因应该也是不同植被带气候条件上的明显差异。

由于不同植被区域中光照、温度、CO_2 浓度、水分、养分等气候环境因素差异很大,不同年代和不同区域中起主导作用的关键影响因子也不同,使得辽东栎在不同的生存环境中气孔密度和 $\delta^{13}C$ 值变化不同,但从大的时空分布上仍呈现出一定的规律性。在 CO_2 浓度持续升高这一相同的环境背景下,除个别区域外,辽东栎在从 20 世纪 30—80 年代,由暖温带落叶阔叶林至亚热带常绿阔叶林、青藏高原高寒植被的时空分布上,气孔密度和 $\delta^{13}C$ 值均呈降低趋势,至于导致这一趋势的影响机制有待于进一步研究。辽东栎叶片气孔密度与 $\delta^{13}C$ 值的时空变异规律的研究将对这一优势种群的营造与抚育具有重要意义。

参 考 文 献

高贤明,王 巍,杜晓军,等.2001. 北京山区辽东栎林的径级结构、种群起源及生态学意义. 植物生态学报,25(6):673 - 678

贺新强,林月惠,林金星,等.1998. 气孔密度与近一世纪 CO_2 浓度变化的相关性研究. 科学通报,43(8):860 - 862

金明仕 J P 著.文剑平译.1987. 森林生态学. 北京:中国林业出版社,324 - 326

林舜华,项 斌,高雷明,等.1997. 辽东栎对大气 CO_2 倍增的响应. 植物生态学报,21(4):297 - 303

林植芳,林桂珠,孔国辉,等.1995. 生长光强对亚热带自然林两种木本植物稳定碳同位素比、细胞间 CO_2 浓度和水分利用效率的影响. 热带亚热带植物学报,3(2):77 - 82

上官周平.2000. 小麦 ^{13}C 分辨率和水分利用效率对氮素和水分的响应. 植物营养与肥料学报,6(3):345 - 348

孙谷畴,林植芳,林桂珠. 1993. 亚热带人工松林 $^{13}C/^{12}C$ 比率和水分利用效率. 应用生态学报,4(3):325 - 327

孙书存,陈灵芝. 1999. 不同生境中辽东栎的构型差异. 生态学报,19(3):358 - 364

孙艳荣,穆治国,崔海亭.2002. 北京地区近 70 年来白皮松树轮纤维素的碳稳定同位素与气候变化. 海洋地质与第四纪地质,22(4):85 - 90

王 巍,刘灿然,马克平,等.1999. 东灵山两个落叶阔叶林中辽东栎种群结构和动态. 植物学报,41(4):425 - 432

吴晓莆,郑 豫,马克平.2002. 北京东灵山地区辽东栎、大叶白蜡和五角枫种群分布格局与动态. 植物学报,44(2):212 - 223

吴征镒. 1980. 中国植被. 北京:科学出版社

严昌荣,韩兴国,陈灵芝,等.1998. 暖温带落叶阔叶林主要植物叶片中 $\delta^{13}C$ 值的种间差异及时空变化. 植物学报,40(9):853 - 859

严昌荣,韩兴国,陈灵芝.2001. 六种木本植物水分利用效率和其小生境关系研究. 生态学报,21(11):1952 - 1956

郑凤英,彭少麟,赵 平.2001. 两种山黄麻属植物在近一世纪里气孔密度和潜在水分利用率的变化. 植物生态学报,25(4):405 - 409

朱志诚. 1982. 秦岭和陕北黄土高原辽东栎林研究. 植物生态学与地植物学学报,6(1):95 - 104

Condon A G, Richards R A, Rebetzke G J, *et al*.2002. Improving intrinsic water-use efficiency and crop yield. Crop Science, 42:122 - 131

Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T.1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 40:503 - 507

Gunderson C A, Norby R J, Wullschleger S D.1993. Foliar gas exchange responses of two deciduous hardwoods during 3 year of growth in elevated CO_2: no loss of photosynthetic enhancement. Plant, Cell and Environment, 16:789 - 807

Kurschner W M.2002. Carbon isotope composition of fossil leaves—revealing ecophysiological responses to past environmental change. New Phytologist, 155(2): 199 - 201

O' leary M H. 1988. Carbon isotopes in photosynthesis. BioScience, 38:328 - 336

Penuelas J, Matamala R.1990. Changes in N and S leaf content, stomatal density and specific leaf area of 14 plant species during the last three centuries of CO_2 increase. Journal of Experimental Botany, 41:1119 - 1124

Uprety D C, Dwivedi N, Mohan J V. 2002. Effect of elevated carbon dioxide concentration on the stomatal parameters of rice cultivars. Photosynthetica, 40(2): 315 - 319

Warren C R, McGrath J F, Adams M A. 2001. Water availability and carbon isotope discrimination in conifers. Oecologia, 127: 476 - 486

Woodward F I. 1987. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO_2 from pre-industrial leaves. Nature, 327:617 - 618

Ziegler H. 1995. Stable isotopes in plant physiology and ecology. In: Behnke H D, Lüttge U, Esser K, *et al* (eds). Progress in Botany. Vol. 56. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer-Verlag, 1 - 24