

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

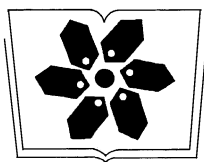
Acta Ecologica Sinica



第33卷 第4期 Vol.33 No.4 **2013**

中国生态学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 33 卷 第 4 期 2013 年 2 月 (半月刊)

目次

前沿理论与学科综述

- 森林水源涵养功能的多尺度内涵、过程及计量方法 王晓学,沈会涛,李叙勇,等 (1019)
- 植物叶片水稳定同位素研究进展 罗伦,余武生,万诗敏,等 (1031)
- 城市景观格局演变的生态环境效应研究进展 陈利顶,孙然好,刘海莲 (1042)
- 城市生物多样性分布格局研究进展 毛齐正,马克明,邬建国,等 (1051)
- 基于福祉视角的生态补偿研究 李惠梅,张安录 (1065)

个体与基础生态

- 土著菌根真菌和混生植物对羊草生长和磷营养的影响 雷珪,郝志鹏,陈保冬 (1071)
- 干旱条件下 AM 真菌对植物生长和土壤水稳定性团聚体的影响 叶佳舒,李涛,胡亚军,等 (1080)
- 转 *mapk* 双链 RNA 干扰表达载体黄瓜对根际土壤细菌多样性的影响 ... 陈国华,弭宝彬,李莹,等 (1091)
- 北京远郊区臭氧污染及其对敏感植物叶片的伤害 万五星,夏亚军,张红星,等 (1098)
- 茅苍术叶片可培养内生细菌多样性及其促生潜力 周佳宇,贾永,王宏伟,等 (1106)
- 低温对蝶蛹金小蜂卵成熟及其数量动态的影响 夏诗洋,孟玲,李保平 (1118)
- 六星黑点豹蠹蛾求偶行为与性信息素产生和释放的时辰节律 刘金龙,荆小院,杨美红,等 (1126)
- 氟化物对家蚕血液羧酸酯酶及全酯酶活性的影响 米智,阮成龙,李姣蓉,等 (1134)
- 不同温度对脊尾白虾胚胎发育与幼体变态存活的影响 梁俊平,李健,李吉涛,等 (1142)

种群、群落和生态系统

- 生态系统服务多样性与景观多功能性——从科学理念到综合评估 吕一河,马志敏,傅伯杰,等 (1153)
- 不同端元模型下湿地植被覆盖度的提取方法——以北京市野鸭湖湿地自然保护区为例 崔天翔,官兆宁,赵文吉,等 (1160)
- 基于光谱特征变量的湿地典型植物生态类型识别方法——以北京野鸭湖湿地为例 林川,官兆宁,赵文吉,等 (1172)
- 浮游植物群落对海南小水电建设的响应 林彰文,林生,顾继光,等 (1186)
- 菹草种群内外水质日变化 王锦旗,郑有飞,王国祥 (1195)
- 南方红壤区 3 种典型森林恢复方式对植物群落多样性的影响 王芸,欧阳志云,郑华,等 (1204)
- 人工油松林恢复过程中土壤理化性质及有机碳含量的变化特征 胡会峰,刘国华 (1212)
- 不同区域森林火灾对生态因子的响应及其概率模型 李晓炜,赵刚,于秀波,等 (1219)

景观、区域和全球生态

- 快速城市化地区景观生态安全时空演化过程分析——以东莞市为例 杨青生,乔纪纲,艾彬 (1230)
- 海岸带生态系统健康评价中能质和生物多样性的差异——以江苏海岸带为例 唐得昊,邹欣庆,刘兴健 (1240)
- 干湿交替频率对不同土壤 CO₂ 和 N₂O 释放的影响 欧阳扬,李叙勇 (1251)

西部地区低碳竞争力评价..... 金小琴,杜受祜 (1260)

基于 HEC-HMS 模型的八一水库流域洪水重现期研究 郑 鹏,林 韵,潘文斌,等 (1268)

基于修正的 Gash 模型模拟小兴安岭原始红松林降雨截留过程 柴汝杉,蔡体久,满秀玲,等 (1276)

长白山北坡不同林型内红松年表特征及其与气候因子的关系..... 陈 列,高露双,张 赞,等 (1285)

资源与产业生态

河西走廊绿洲灌区循环模式“农田-食用菌”生产系统氮素流动特征 李瑞琴,于安芬,赵有彪,等 (1292)

施肥对旱地花生主要土壤肥力指标及产量的影响..... 王才斌,郑亚萍,梁晓艳,等 (1300)

耕作措施对土壤水热特性和微生物生物量碳的影响..... 庞 绪,何文清,严昌荣,等 (1308)

基于改进 SPA 法的耕地占补平衡生态安全评价 施开放,刁承泰,孙秀锋,等 (1317)

学术争鸣

基于生态-产业共生关系的林业生态安全测度方法构想 张智光 (1326)

中国生态学会 2013 年学术年会征稿须知 (I)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 318 * zh * P * ¥90.00 * 1510 * 34 * 2013-02



封面图说: 石羊河——石羊河流域属大陆性温带干旱气候,气候特点是:日照充足、温差大、降水少、蒸发强、空气干燥。石羊河源出祁连山东段,河系以雨水补给为主,兼有冰雪融水成分。上游的祁连山区降水丰富,有雪山冰川和残留林木,是河流的水源补给地。中游流经河西走廊平地,形成武威和永昌等绿洲,下游是民勤,石羊河最后消失在腾格里沙漠中。随着石羊河流域人水矛盾的不断加剧,水资源开发利用严重过度,荒漠化日趋严重,民勤县的生态环境已经相当恶化,继续下去将有可能变成第二个“罗布泊”。

彩图及图说提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201111011638

罗伦, 余武生, 万诗敏, 周平. 植物叶片水稳定同位素研究进展. 生态学报, 2013, 33(4): 1031-1041.

Luo L., Yu W. S., Wan S. M., Zhou P. Advances in the study of stable isotope composition of leaf water in plants. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(4): 1031-1041.

植物叶片水稳定同位素研究进展

罗 伦^{1,2}, 余武生^{1,*}, 万诗敏³, 周 平⁴

(1. 中国科学院青藏高原环境变化与地表过程重点实验室, 中国科学院青藏高原研究所, 北京 100101;

2. 中国科学院研究生院, 北京 100049; 3. 天津城市建设学院, 基础学科部, 天津 300384; 4. 长春气象探测中心, 长春 130062)

摘要:植物叶片水稳定同位素变化可以直接沟通植物叶片内部与外界的物质和能量联系, 并能够反映植物生长周围的气候与生态信息。另外, 植物叶片水作为参与水循环的一个重要环节, 了解叶片水稳定同位素组成有助于揭示其在局地水体稳定同位素循环中的分配与贡献。概述了国内外叶片水稳定同位素研究现状; 介绍了叶片水稳定氢、氧同位素在植物体中的分馏过程及形式(热力学平衡分馏、动力学分馏以及生化分馏)以及影响叶片水稳定同位素组成的气象和生态因子; 阐述了叶片水稳定同位素修正的 Craig-Gordon 稳态模型、string-of-lakes 模型、Péclet 效应的稳态模型、非稳态效应的模型、Péclet 效应的非稳态模型以及二维模型的构建与完善过程; 最后讨论了植物叶片水稳定同位素研究存在的问题, 并从叶片水稳定同位素与气象、生态因子的关系, 叶片水蒸腾线的斜率和截距及过量氙的意义, 模型适用性的验证以及叶片水稳定同位素在水文循环的应用等方面展望了研究方向。

关键词:植物; 叶片水; 稳定同位素; 模型

Advances in the study of stable isotope composition of leaf water in plants

LUO Lun^{1,2}, YU Wusheng^{1,*}, WAN Shimin³, ZHOU Ping⁴

1 Key Laboratory of Tibetan Environment Changes and Land Surface Processes, Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

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

3 Department of Fundamental Subjects, Tianjin Institute of Urban Construction, Tianjin 300384, China

4 Changchun Meteorological Sounding Center, Changchun 130062, China

Abstract: Variations of bulk leaf water stable isotopes can indicate mass and energy exchange between the inside and outside of the leaves, and can also reflect the climate and ecological conditions of the areas in which plants live. Moreover, leaf water in plants plays a significant role in the hydrological cycle. Understanding the stable isotope composition of leaf water is helpful to reveal the distribution and contribution of leaf water stable isotopes to the local water stable isotope cycle. This paper reviews the advance in the study of stable isotope composition of leaf water in plants. It is clear that stable isotope fractionation of water in plants would not take place until it entered into the leaves, and there are three types of isotope fractionation-equilibrium, kinetic and biochemical isotope fractionations in the leaves. The factors impacting on the stable isotope composition of leaf water include the meteorological conditions such as air temperature, relative humidity, atmospheric pressure, and wind speed as well as the ecological conditions such as transpiration rate, stomatal conductance, and so on. Similar as that of precipitation, the linear relationship also exists between $\delta^{18}\text{O}$ and δD of leaf water in plants. However, the slopes of the regressive lines are significantly lower than those of some Local Meteoric Water Lines

基金项目:国家科技部“973”项目(2010CB951702, 2009CB723901); 国家自然科学基金项目(40971049, 40830638); 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-YW-Q06-1-1)

收稿日期:2011-11-01; **修订日期:**2012-07-05

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yuws@itpcas.ac.cn

(LMWLs). Furthermore, some leaf water models, such as the steady-state (modified Craig-Gordon) model, string-of-lakes model, steady-state model including the Péclet effect, non-steady-state model (including the Péclet effect or not), and two-dimensional model are interpreted. In addition, this paper discusses some problems in the study of leaf water stable isotopes, and suggests some possible trends for future research on the relationship between stable isotope composition of leaf water and meteorological and ecological factors, the signals of the deuterium excess of leaf water and of the slope and intercept of evaporation line for leaf water, the validation of the models in China, especially cold-arid regions, and the application of stable isotopes of leaf water in water cycle.

Key Words: plant; leaf water; stable isotopes; model

植物叶片不仅是联系分子生态学和宏观生态学的重要桥梁,同时也是植物光合作用和呼吸作用进行物质和能量交换的重要场所。因此,植物叶片水稳定同位素变化可以直接沟通植物叶片内部与外界的物质和能量联系^[1-2]。尤其是,通过研究植物叶片水稳定同位素可以反映植物生长周围的气象与生态信息,如温度^[3]、相对湿度^[4]、气压^[5]和蒸腾速率^[6]以及气孔导度等^[7]。早在1965年,Gonfiantini等^[8]就发现一些植物叶片水相对于植物水源会发生 $\delta^{18}\text{O}$ 富集。随后,植物叶片水 δD 的富集现象也被发现^[9]。进一步研究证实,不同物种植物叶片水相对于植物水源(土壤水或茎水)均会发生稳定同位素分馏^[10-11]。特别是,一些学者将研究开放水体蒸发过程时的Craig-Gordon模型进行修正并应用到植物叶片水上^[12-14],使得植物叶片水稳定同位素研究得到进一步拓展。而在模型的发展与应用过程中,又促进了对植物叶片水稳定同位素分馏机制及其与生态因子的相互关系的了解^[1,15]。

植物叶片水作为参与水循环的一个重要环节,了解叶片水稳定同位素与大气水汽、降水、土壤水等不同水体中稳定同位素的相互关系,有助于揭示其在局地水体稳定同位素循环中的分配与贡献。而在实际研究中,大气水汽^[16]、降水^[17]、地表径流^[18]、湖水与土壤水^[19]等不同圈层的多相态水体稳定同位素研究相对成熟,对于植物圈的叶片水稳定同位素与水循环相结合的研究却相对较少,直到最近才逐渐受到科学家们的青睐。如,Lai等^[20]曾在美国华盛顿州的南部森林建立了包含大气水汽、降水、土壤水、植物叶片水、茎水以及在稳态和非稳态环境下经过蒸腾而进入空气中的水汽等不同水体中稳定同位素水文循环。

在国内,稳定同位素生态学研究起步较晚^[21-22],且大多数是关于确定植物水源^[23-24]、水分利用^[25]和生态效应^[26]以及区分生态系统蒸散组分^[27]等方面的研究,较少涉及到植物叶片水稳定同位素研究。近年来,该方面的研究逐渐得到重视:温学发等^[28]介绍了叶片水 $\delta^{18}\text{O}$ 的富集和大气水汽 $\delta^{18}\text{O}$ 的原位观测技术;Zhang等^[29]用稳定同位素技术区分生态系统中的蒸散发;特别是张世春揭示了冬小麦叶片水稳定同位素的日变化过程,发现叶片水稳定氢、氧同位素均表现为在6:00最低,12:00—15:00区间最高的变化趋势^[30]。

随着国内植物叶片水稳定同位素研究逐渐展开,相关成果将逐渐得以报道。根据目前国内外研究进展,本文详细介绍了植物叶片水稳定氢、氧同位素在植物体中的分馏过程及形式,分析了叶片水稳定同位素组成与气象和生态因子的关系,阐述了叶片水稳定同位素相关模型,并讨论了这些模型可能存在的问题以及未来植物叶片水稳定同位素的研究趋势。

1 植物叶片水稳定同位素分馏过程及形式

植物叶片水稳定同位素组成一般用 δ_L 或 Δ_L 表示:

$$\delta_L = (R_L/R_{\text{VSMOW}} - 1) \times 1000$$

式中, R_L 为叶片水中稳定同位素比值($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ 或 D/H); R_{VSMOW} 为“标准平均大洋水”稳定同位素比值。

$$\Delta_L = (R_L/R_s - 1) \times 1000$$

式中, Δ_L 表示叶片水相对于植物水源的稳定同位素组成; R_s 为植物水源(茎水或土壤水)稳定同位素比值。

植物叶片水分来源于植物根系吸收土壤中的水,然后经过茎中导管传输到叶柄,最后进入植物叶片中。

除泌盐类植物外^[31],一般情况下,水分在到达叶片之前均不会发生稳定同位素分馏。当水分到达叶片时,由于分馏效应,植物叶片水稳定同位素在叶片上的分布并不均匀。研究发现,从叶片基部(叶基)沿叶脉向叶尖 δD 值明显升高,而且叶肉中的 δD 比叶脉、叶柄以及植物茎中的 δD 值均高^[32]。 $\delta^{18}O$ 同样也存在类似的趋势,由叶基向叶尖,叶脉向叶片边缘 $\delta^{18}O$ 值逐渐升高^[33]。在自然条件下,植物叶片水稳定同位素会发生热力学平衡分馏、动力学分馏和植物生化分馏 3 种形式的稳定同位素分馏。正是由于上述诸种分馏效应的存在导致叶片水稳定同位素在叶片各部位分布不均。

当水分到达叶片时,叶片水会发生蒸发,此时植物叶片水由液态变为气态,在此相变过程中会发生热力学平衡分馏效应。根据 Majoube^[34] 的研究,与温度相关的平衡分馏系数可表示为:

$$\ln \alpha^+({}^{18}O) = \frac{1.137}{T^2} \times 10^3 - \frac{0.4156}{T} - 2.0667 \times 10^{-3} \quad (1)$$

$$\ln \alpha^+(D) = \frac{24.844}{T^2} \times 10^3 - \frac{76.248}{T} + 52.612 \times 10^{-3} \quad (2)$$

式中, α^+ 表示平衡分馏系数,其与平衡分馏效应 ε^+ 的关系为: $\varepsilon^+ = 1000(\alpha^+ - 1) \approx 1000 \ln \alpha^+ (\text{‰})$ (α^+ 趋近于 1 时); T 表示叶片的开尔文绝对温度。

植物叶片水除了会发生热力学平衡分馏外,水分子在穿过气孔进入大气过程中,需要克服一定的阻力,而轻、重同位素的扩散速率又不同,因此会发生动力学分馏。在此过程中,动力分馏效应(ε_k)与水分子扩散过程中受到的叶片气孔阻力(r_s)和边界层阻力(r_b)之间存在如下关系^[35-37]:

$$\varepsilon_k = \frac{(\alpha_{ks} - 1)r_s + (\alpha_{kb} - 1)r_b}{r_s + r_b} \times 1000 (\text{‰}) \quad (3)$$

式中, α_{ks} 表示水分子穿过气孔时的动力分馏系数, α_{kb} 表示水分子穿过叶片边界层时的动力分馏系数,它们之间的关系为 $\alpha_{kb} = \alpha_{ks}^{2/3}$ ^[10]。Merlivat^[36] 计算出 α_{ks} 是 1.025 (H/D) 和 1.0285 ($^{16}O/^{18}O$), 此时相应的 α_{kb} 为 1.017 (H/D) 和 1.0189 ($^{16}O/^{18}O$)^[13-14]。2003 年 Cappa 等^[37] 将 α_{ks} 进一步修正为 1.016 (H/D) 和 1.032 ($^{16}O/^{18}O$)。

另外,植物进行生理活动时,也会发生分馏。比如,植物进行光合作用时,空气中的 CO_2 作为重要反应物,通过气孔进入叶片的 CO_2 只有部分被固定;在与水合成葡萄糖的过程,羧基氧与 H_2O 分子中氧原子发生交换,使得 $\delta^{18}O$ 发生分馏^[38];而未被吸收的部分 CO_2 与叶片水在碳酸酐酶(CA)催化下,经过稳定同位素平衡反应后返回大气,此时是以 $C^{18}O^{16}O$ 的形式存在于大气中^[39-40],同样发生 $\delta^{18}O$ 分馏。而光合作用过程中摄取的氢参与合成有机物会发生一系列生物化学反应,这些生化反应会引起 δD 发生明显的负同位素分馏效应^[41]。另外,在一些脂类物质的合成中,也会发生生化分馏^[3]。虽然植物叶片水存在生化分馏效应,但是与热力学平衡分馏效应和动力学分馏效应相比,其分馏过程复杂。故本文未重点涉及生化分馏效应。

2 植物叶片水稳定同位素与气象、生态因子的关系

2.1 气象因子

在植物叶片水稳定同位素的平衡分馏过程中,其分馏程度受制于温度的影响:随着温度升高,平衡分馏效应降低。目前关于叶片水 $\delta^{18}O$ 和 δD 与温度关系的研究结论不尽相同。Dongmann 等^[10] 研究山毛榉(*Fagus silvatica*)和橡木(*Quercus robur*)叶片水 $\delta^{18}O$ 发现,其与温度之间存在很好的正相关性。Zhou 等^[3] 选取 3 种 C_3 植物和 3 种 C_4 植物分别在 20 °C 和 30 °C 时进行对比研究,结果显示,在 30 °C 时所有植物叶片水 δD 的值均比在 20 °C 时的值大,即高温有助于叶片水 δD 的富集。但是,Cooper 和 DeNiro^[11] 在加州大学洛杉矶分校校园(UCLA)和棕榈沙漠镇的峡谷研究中心(Deep Canyon)两个地区研究 5 种 C_3 植物和 4 种 CAM 植物叶片水 $\delta^{18}O$ 和 δD 与温度的关系时,发现仅在 Deep Canyon 干旱地区仅两种 C_3 植物叶片水的 $\delta^{18}O$ 与温度呈正相关性,Deep Canyon 干旱地区的其它植物和 UCLA 地区所有植物的叶片水 $\delta^{18}O$ 和 δD 与温度之间均无统计意义。这说明,不同地区不同植物种类的叶片水稳定氢、氧同位素对温度因子的响应并不一致。

相对湿度(h)是影响植物叶片水稳定同位素富集的一个重要因子。相对湿度对叶片水稳定同位素组成的影响是由大气水汽压(e_a)和叶内细胞间水汽压(e_i)共同决定的,其关系为 $h = e_a/e_i$ ^[1]。当湿度增加,叶内外水汽压差变小,植物蒸腾降低,叶片水富集作用减小^[42],即相对湿度与叶片水稳定同位素之间存在负相关性。比如,干季比湿季植物叶片水更富集^[4,43];白天比夜间植物叶片水更富集^[44]。此外,研究发现相对湿度越高,相对湿度与叶片水稳定同位素之间的相关性更为显著^[45-46]。这可能与叶片自身空间异质性有关:相对湿度越大,异质性越小;相对湿度越小,异质性越大^[46]。有研究证实,相对湿度越低,叶尖与叶基两处的 $\Delta^{18}\text{O}$ 差异越大^[47-48]。同样地,Šantrůček 等^[32]发现 ΔD 也表现出类似的现象。

气压的变化导致植物蒸腾速率的改变,因而影响动力分馏过程,进而也影响叶片水的富集。不过,很少直接探讨大气气压对植物叶片水稳定同位素富集的影响,更多的是利用叶-气水汽压差(leaf-to-air vapor pressure difference,叶内水汽压与大气水汽压的差值)或空气水汽压亏缺(atmospheric vapor pressure deficit,空气饱和水汽压与实际水汽压的差值)研究其对叶片水稳定同位素富集的影响。如 Ripullone 等^[7]对棉花叶片水研究发现,在气温为 29 °C 时,叶片水 $\Delta^{18}\text{O}$ 与叶-气水汽压差存在正相关;当温度为 20 °C 时,叶片水 $\Delta^{18}\text{O}$ 与叶-气水汽压差的相关性增强。另外, Li 等^[5]通过对落叶松的研究证实了叶片水 $\Delta^{18}\text{O}$ 与空气水汽压亏缺之间存在显著的正相关。

风对蒸腾作用的影响取决于风速。微风能把气孔外面的水蒸气吹走,促使植物进一步蒸腾,但是强风可能引起气孔关闭,植物蒸腾变慢^[49]。因而,风速对植物叶片水稳定同位素富集的影响较为复杂,导致二者之间的相关性难以显著^[10]。不过,在森林水汽研究中,冠层上端的水汽 $\delta^{18}\text{O}$ 与风速之间存在一定的联系^[20]。由于水汽 $\delta^{18}\text{O}$ 与植物水源 $\delta^{18}\text{O}$ 存在分馏^[50],而水源 $\delta^{18}\text{O}$ 又是叶片水 $\delta^{18}\text{O}$ 的初始来源,故风速通过影响水汽 $\delta^{18}\text{O}$ 而间接影响叶片水稳定同位素组成。

2.2 生态因子

植物在蒸腾过程中,水汽会逃逸出叶片,从而导致叶片水相对富集,相对而言,蒸腾出去的水汽 δ_r 相对贫化。蒸腾作用的大小受外界环境和内部阻力共同影响。植物叶片水稳定同位素组成与蒸腾速率(E)之间存在显著的正相关。如, Sheshshayee 等^[6]在研究向日葵叶片水 $\Delta^{18}\text{O}$ 时就发现这种相关性。另外,叶片各部位蒸腾速率的不均一性,导致叶片各部位富集程度不同。如, Šantrůček 等^[32]发现雪花桉(*Eucalyptus pauciflora*)叶片无论在干旱或湿润环境下,叶基的蒸腾速率小于叶尖的,因而叶基的 ΔD 值小于叶尖的。

气孔导度 g_s 通过影响植物叶片的蒸腾,进而对动力分馏过程产生一定的影响。如果其它因子的影响不变,气孔导度 g_s 变大时,则气孔阻力 r_s 减小,植物蒸腾速率增大,动力分馏效应相应变化。Sheshshayee 等^[6]指出转基因豇豆叶片水 $\Delta^{18}\text{O}$ 与 g_s 之间呈正相关。而 Ripullone 等^[7]发现,在温度为 20 °C 时,棉花叶片水 $\Delta^{18}\text{O}$ 与 g_s 二者之间存在显著的负相关,而当温度为 29 °C 时,这种相关性稍微变弱。这种关于气孔导度对叶片水稳定同位素的不同影响的报道,可能与植物种类的不同有关。

此外,叶片长度^[51]、水分胁迫^[52]、露水^[53]等其它生态因子以及光合作用^[39-41]等植物生理过程都会影响植物叶片水稳定同位素组成。

3 植物叶片水稳定氢、氧同位素关系及意义

早在 1961 年, Craig^[54]发现全球大气降水中 $\delta^{18}\text{O}$ 和 δD 有很好的线性关系: $\delta\text{D} = 8\delta^{18}\text{O} + 10$ 。植物果汁中 $\delta^{18}\text{O}$ 和 δD 也存在很好的线性关系,但是其斜率却比当地大气降水线的斜率低。比如, Bong 等^[55]研究西红柿的果汁中 $\delta^{18}\text{O}$ 和 δD ,发现其线性方程的斜率仅为 2.52。Allison 等^[56]发现植物叶片上每一个位置的 $\delta^{18}\text{O}$ 和 δD 之间也存在一定的线性关系,并将其称为叶片水蒸腾线,定义为:

$$\delta\text{D} = m\delta^{18}\text{O} + b \quad (4)$$

式中, m 的数学意义表示回归线的斜率, b 表示回归线的截距。

叶片水蒸腾线的斜率 m 显著低于当地降水线的斜率,但稍微高于蒸发点水汽 δD 与 $\delta^{18}\text{O}$ 回归线的斜率。比如 Cernusak 等^[57]拟合了狭叶羽扇豆(*Lupinus angustifolius*)叶片水 δD 与 $\delta^{18}\text{O}$ 之间的回归方程为

$\delta D = 3.1\delta^{18}O - 6.4\text{‰}$,而当地降水线方程为 $\delta D = 7.1\delta^{18}O + 11.1\text{‰}$; Kim 和 Lee^[2] 的研究表明棉花叶片水蒸腾线的斜率为 3.0,蒸发点水汽 δD 与 $\delta^{18}O$ 回归线的斜率为 2.6。目前研究结果中,叶片水蒸腾线的斜率 m 均较小。Cooper 和 DeNiro^[11] 研究发现 9 种植物叶片水蒸腾线的斜率从 1.5 到 3.21 不等,斜率的波动受当地气温和湿度的共同影响,而且斜率较小的植物叶片水稳定同位素与当地的气温和相对湿度的相关性更显著。Yakir 等^[58] 也发现叶片水蒸腾线的斜率 m 可能受相对湿度影响:在较湿润(平均相对湿度 59%)条件下,棉花叶片水蒸腾线的斜率为 2.4;在较干燥条件(平均相对湿度 45%)下,棉花叶片水蒸腾线的斜率为 2.0。如果在干旱或半干旱条件下,斜率 m 会更低。如 Gat 等^[59] 发现在西亚干旱区正午时,多种植物叶片水蒸腾线的平均斜率在 2.1 到 2.8 之间,而在半干旱条件下,松针叶片水蒸腾线的斜率仅为 1.3^[56]。

在相同条件下, $H_2^{18}O$ 相对于 $H_2^{16}O$ 发生的动力分馏效应大于 $DH^{16}O$ 相对于 $H_2^{16}O$ 的^[17,60],故叶片水蒸腾线中斜率 m 越低,说明在分馏过程中动力分馏比平衡分馏的作用更大^[60]。因此叶片水蒸腾线的斜率的大小可以指示叶片水稳定同位素动力分馏的强弱程度^[2]。

4 叶片水稳定同位素主要模型

4.1 修正的 Craig-Gordon 稳态模型

由于直接测定植物叶片水稳定同位素相对复杂且费用较高,不能满足大量实验的数据要求。因此,通过一些比较容易测定的参数建立模型来确定植物叶片水稳定同位素值显得很有必要。早期,生态学家将 Craig-Gordon 模型进行修正应用于植物蒸腾过程稳定同位素模拟。该模型基于假设植物蒸腾 δ_T 与植物茎水 δ_s 相等。但是通过比较模拟预测值与实际测定值发现,二者之间存在一定的差异。一般情况下,修正的 Craig-Gordon 稳态模型预测值比实际值高^[13-14,32]。但是也有研究发现,修正的 Craig-Gordon 稳态模型预测叶片水稳定同位素的平均值比实际观测值的平均值偏低^[33,51]。其原因可能为:(1)该模型不能反映叶片水稳定同位素组成的叶片尺度空间的变化;(2) Craig-Gordon 方程的稳态假设只对某一特定时段(比如,中午)或比较长的时间尺度(数天到数周)才有效^[61]。

4.2 String-of-lakes 模型

为了更好地模拟叶片水稳定同位素组成的叶片尺度的空间变化,string-of-lakes 模型得以应运而生。该模型将叶片视为一个湖泊,叶基相当于湖泊的底部,叶尖相当于湖面。在湖水稳定同位素研究中,表层湖水由于蒸发导致稳定同位素富集,底层湖水蒸发小,则不容易富集。因而,从表层到底层,稳定同位素富集程度逐渐降低,形成一个梯度。同理,叶基到叶尖也会由于富集程度不同,产生一个梯度^[62]。根据 string-of-lakes 模型,可把叶片从基部到叶尖等分成 n 段,每一部分的叶片水 δ 值是不同的,各段之间是呈梯度变化,然后分别求出各段的叶片水 δ 值,第 n 段叶片水 δ_n 值可表示如下^[51,62]:

$$\delta_n = \delta_{n-1} + \frac{\left(\delta_a + \frac{\varepsilon}{h}\right) - \delta_{n-1}}{1 + \frac{F_+(1-h)}{Eh}} \quad (5)$$

式中, δ_a 表示大气水汽稳定同位素组成; δ_n 表示液态水进入第 n 段的蒸发面(比如气孔)时的 δ 值; F_+ 和 E 分别代表流入和蒸发流出某一段的通量; h 表示叶片周围的相对湿度; $\varepsilon = \varepsilon^+ + (1-h)\varepsilon_k$, ε^+ 为液-气平衡分馏效应, ε_k 为动力分馏效应。在该模型中,先求解出各段的 δ 值,然后再对整个叶片求平均^[51]。

4.3 Péclet 效应的稳态模型——Farquhar & Lloyd 模型

为了提高模型模拟的精确性,Farquhar 和 Lloyd^[63] 引入 Péclet 效应对 Craig-Gordon 模型进行修正。Péclet 效应是指水在叶片中从叶脉到叶片边缘蒸发点迁移过程中,由于轻水较重水容易蒸发,故在蒸发点重水富集,从而导致重同位素又会从叶片边缘蒸发点逆向扩散到叶脉^[52]。其原理先通过 Craig-Gordon 模型计算出蒸发点水的稳定同位素组成 Δ_{es} (因其是不可测定的),可以近似表示为^[35,63]:

$$\Delta_{es} = \varepsilon^+ + \varepsilon_k + (\Delta_v - \varepsilon_k) \frac{e_a}{e_i} \quad (6)$$

式中, Δ_{es} 、 Δ_v 分别表示叶片蒸发点水和大气水汽相对于植物水源的稳定同位素组成。 e_a 、 e_i 分别表示大气水汽压和叶内细胞间水汽压。在确定了 Δ_{es} 后, 可通过如下 Péclet 效应方程确定整个叶片水稳定同位素组成^[63]:

$$\Delta_{Ls} = \frac{\Delta_{es}(1 - e^{-\phi})}{\phi} \quad (7)$$

式中, Δ_{Ls} 为 Péclet 效应模型模拟的叶片水相对于植物水源的稳定同位素组成; Δ_{es} 可以通过方程(6)得到; ϕ 为 Péclet 数, 其表达式为^[63]:

$$\phi = \frac{EL}{CD_w} \quad (8)$$

式中, E 表示蒸腾速率 ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); L 表示叶脉到叶片边缘蒸发点的有效长度 (m); C 表示水的摩尔浓度 ($5.56 \times 10^4 \text{ mol/m}^3$); D_w 表示示踪物 (H_2^{18}O 或 HDO) 在水中的扩散率。

Péclet 效应在 Craig-Gordon 模型上的应用, 提高了模型模拟的精度^[44,64]。但在野外条件下模拟效果并不理想^[65], 这是由于叶片各个部位的蒸发强度不同, 叶片水运动的有效距离很难精确, 而 Péclet 效应也仅考虑了横向 (叶脉到蒸发点) 一个方向上的变化。于是, 有学者提出通过增加 Péclet 数以进一步校正 Craig-Gordon 模型, 即混合路径 Péclet 效应模型, 公式如下^[47]:

$$\Delta_{Ls} = \phi_x \Delta_x + \phi_{rv} \Delta_{rv} + \phi_m \Delta_m \quad (9)$$

式中, Δ_x 、 Δ_{rv} 和 Δ_m 分别表示经过 Péclet 效应校正后的叶片主脉、细叶脉以及叶肉等各组分的 Δ 值; ϕ_x 、 ϕ_{rv} 和 ϕ_m 表示对应的组分水在叶片水中的比重 ($\phi_x + \phi_{rv} + \phi_m = 1$); Δ_{Ls} 表示混合路径模型的最后模拟值。一般情况下, 由于细叶脉的水所占比例少, 可以忽略中间项。而 Cuntz 等^[61]认为, 叶脉 (主脉) 一般在叶片的中央, 而叶片的向上、下表面都有气孔, 都会导致叶片水的蒸发富集, 且富集程度不同, 故在稳态条件下需对叶片上、下表面分别进行 Péclet 效应校正。 Δ_{Ls} 可以表示为:

$$\Delta_{Ls} = \Delta_{es} \frac{V_{up} \frac{1 - e^{-\phi_{up}}}{\phi_{up}} + V_{down} \frac{1 - e^{-\phi_{down}}}{\phi_{down}}}{V} \quad (10)$$

式中, V 为整个叶片的含水量 (mol/m^2), V_{up} 和 V_{down} 分别表示叶上、下表面含水量 (mol/m^2), ϕ_{up} 和 ϕ_{down} 分别表示叶片上、下表面的 Péclet 数。

4.4 非稳态效应的模型——Dongmann 模型

上述模型的建立均是在稳态条件下建立的, 因此可以称为稳态模型。然而研究发现植物叶片水稳定同位素只有在正午时分才能接近稳态。因此, 要得到理想的模拟效果, 模型建立的时间因素不能忽略。代表性的模型为 1974 年 Dongmann 等^[10]提出的一种简单的非稳态模型, 该模型可以定量研究叶片水稳定同位素的分馏与富集。Cernusak 等^[57]人进一步将其完善如下:

$$\Delta_{Ln} = \Delta_{Ls} - \frac{1}{gw_i} \times \frac{\partial(W\Delta_{Ln})}{\partial t} \quad (11)$$

式中, Δ_{Ln} 表示非稳态模型计算出的叶片水相对于水源的稳定同位素组成; W 表示为叶片水浓度 (mol/m^2); w_i 表示细胞间水蒸气的摩尔分数 (mol/mol); g 表示气孔导度和边界层导度之和 ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); α_k 为动力分馏系数; t 表示发生稳定同位素分馏的时间 (s)。

4.5 Péclet 效应的非稳态模型——Farquhar & Cernusak 模型

但 Dongmann 模型没有考虑 Péclet 效应。为了进一步提高模拟的精度, 2005 年 Farquhar 和 Cernusak 开发了一种同时考虑 Péclet 效应和非稳态效应的模型, 其表示如下^[65]:

$$\Delta_{Ln} = \Delta_{Ls} - \frac{\alpha_k \alpha^+}{gw_i} \times \frac{1 - e^{-\phi}}{\phi} \times \frac{\partial(W\Delta_{Ln})}{\partial t} \quad (12)$$

不过 Cernusak 等发现由于夜晚植物蒸腾速率小, ϕ 也就很小, 因此在夜晚可以忽略 Péclet 效应^[57]。故式

(12)在夜间可以表示为方程(11)。

4.6 二维模型

近年来,一些学者开始尝试从二维的角度构建相关模型。2007年 Ogée 等^[64]从叶片解剖学的空间模式角度探讨了稳定同位素在单子叶植物叶片的叶脉和叶肉中扩散的混合路径,提出了二维模型的概念。该模型很好地解释了 C_3 和 C_4 植物叶片水稳定同位素富集的差异是由于叶肉的曲折度引起,而不是简单地取决于叶脉与蒸发点之间的直线距离^[64]。之后 Shu 等^[66]对二维模型进行了部分修正并应用于美国北部的松针的研究,该模型重要的部分在于引进了蒸腾速率的累积函数(f),精确地模拟了松针从叶基到叶尖 $\delta^{18}O$ 的富集情况。不过,由于该模型可能未充分考虑植物所有生物过程,所以对叶片水 δD 的模拟效果仍不理想。

5 问题与展望

尽管植物叶片水稳定同位素研究取得了长足的进展,但该领域的研究还存在很多问题,主要表现在以下几个方面:

在稳定同位素分馏与估算方面,目前叶片水稳定同位素平衡分馏的计算,主要是借鉴于其它水体稳定同位素平衡分馏机理。但是,植物叶片水稳定同位素分馏有其特殊性。比如,在植物叶片水中存在生化分馏,而其它水体几乎不存在这种分馏形式,而且目前尚不清楚植物叶片水中的生化分馏会导致多大程度的重同位素富集或亏损。另外,不同种类的植物叶片水稳定同位素分馏也较其它水体复杂。如,在计算植物叶片水动力分馏时,只考虑气孔阻力与边界层阻力,这意味着植物叶片的蒸腾,全部通过气孔进行。但是一些喜阴或喜湿的植物,角质层蒸腾是重要的部分,因此对于此种类型的植物,需要考虑角质层阻力对稳定同位素分馏的影响。

在气象与生态因子方面,相对湿度、蒸腾速率、叶片内外水汽压差和水汽压亏缺等因子均与叶片水稳定同位素之间存在显著的正相关性。而温度与部分植物的叶片水稳定同位素之间存在一定的正相关,但在某些植物叶片水中二者的相关性并不明显^[11]。另外,气孔导度与叶片水 $\Delta^{18}O$ 的关系也不确定,这可能与植物种类有关,即不同的植物,气孔导度对叶片水 $\Delta^{18}O$ 的影响可能不同。如 Kodama 等^[67]研究发现单子叶植物黑小麦 (*Triticum*×*Secale*) 叶片水 $\Delta^{18}O$ 主要受叶肉导度而不是气孔导度的影响。Ferrio 等^[15]认为葡萄 (*Vitis vinifera*) 叶片水 $\Delta^{18}O$ 受气孔导度和水力导度共同作用。另外,一些环境因子(如风速、光照等)会改变蒸腾速率,但目前这些因子对叶片水稳定同位素的影响尚未发现统计学上的意义。

在稳定氢、氧同位素关系方面,很多报道已证实叶片水稳定氢、氧同位素之间存在线性相关,且叶片水蒸腾线的斜率指示叶片水稳定同位素的动力分馏^[2]。而关于截距 b 的实际意义,鲜有报道。另外,在降水中过量氘 $d(d = \delta D - 8\delta^{18}O)$ ^[17]是指示水汽来源的一项重要指标,而在植物叶片水稳定同位素研究中很少涉及过量氘及其意义的研究。

在模型方面,稳态模型中的修正的 Craig-Gordon 模型^[13-14]、string-of-lakes 模型^[62]、非稳态模型中的 Dongmann 模型^[10]以及 Cernusak 等^[57]人改进的非稳态模型均未考虑 Péclet 效应。稳态模型中的 Farquhar & Lloyd 模型^[63]、非稳态的 Farquhar & Cernusak 模型^[65]以及二维模型^[66]均考虑了 Péclet 效应。研究表明 Péclet 效应与 Craig-Gordon 方程的耦合,虽然能够提高稳态模型模拟的精度^[44,64],但其模拟的效果仍然不及 Farquhar & Cernusak 模型的理想^[1]。string-of-lakes 模型考虑了叶片水 δ 值从叶基到叶尖纵向的不同,故其对平行脉叶片的水稳定同位素模拟具有一定的优势,而对网状脉叶片的模拟效果较差^[32-33,51]。二维模型能够提高 $\delta^{18}O$ 的模拟精度^[66],但该模型对 δD 的应用有待进一步完善。

因此,结合国内外的研究现状和存在的问题,需要从以下几个方面进行改进和拓展:

(1)加强植物叶片水稳定同位素在生理过程中变化的研究,明确不同生理过程中生化分馏效应对重同位素富集或亏损的影响。

(2)由于叶片水稳定同位素组成与温度、风速、气孔导度等气象、生态因子之间的关系仍然不够明确。因此,需要深入研究叶片水稳定同位素组成与这些要素之间的联系,进一步揭示叶片水稳定同位素富集的内在机制。

(3)加强叶片水中的 $\delta^{18}\text{O}$ 和 δD 之间的线性关系研究,在已有的研究基础上,充分挖掘拟合曲线斜率 m 和截距 b 所代表的实际意义,并进一步揭示植物叶片水蒸腾线的斜率 m 远低于大气降水线的斜率的原因。另外,需要加强叶片水过量氧的实际意义的研究。

(4)当前模型的开发大多是在室内通过控制某些气象和生态因子模拟而成,因此需要通过野外实际测量,判定相关模型对不同气候区不同类型的植物的适用性,特别是在极端环境下(如,青藏高原等)的应用情况,并进一步完善相关模型。

(5)加强区域稳定同位素循环研究,揭示植物叶片水与当地大气降水、地表径流、土壤水、地下水以及大气水汽等不同水体稳定同位素的内在联系,从而构建区域稳定同位素的循环模式。

最后值得一提的是,随着技术的发展,近年来出现了稳定同位素激光分析仪(IRIS),这种新的同位素分析仪具有成本低、体积小、操作简单以及可实现原位测量等优点。但是稳定同位素激光分析仪在测量植物水或土壤水时,由于水样中有机污染物的存在会引起较大的误差^[68]。为了减小这种误差,厂商发布了一种数据软件,而实际分析发现,该数据软件只能进行数据质量控制,无法消除有机物的干扰^[69-70]。于是,最近又推出了一种微型高温热解模块技术,期望通过对有机物燃烧以消除有机物的存在对测量结果的影响。新技术的不断突破,对植物叶片水稳定同位素研究带来了测量的便捷和精度的提高,将推动植物叶片水稳定同位素研究的进一步发展。

References:

- [1] Kahmen A, Simonin K, Tu K, Goldsmith G R, Dawson T E. The influence of species and growing conditions on the ^{18}O enrichment of leaf water and its impact on 'effective path length'. *New Phytologist*, 2009, 184(3): 619-630.
- [2] Kim K, Lee X. Isotopic enrichment of liquid water during evaporation from water surfaces. *Journal of Hydrology*, 2011, 399(3/4): 364-375.
- [3] Zhou Y, Grice K, Chikaraishi Y, Stuart-Williams H, Farquhar G D, Ohkouchi N. Temperature effect on leaf water deuterium enrichment and isotopic fractionation during leaf lipid biosynthesis: Results from controlled growth of C_3 and C_4 land plants. *Phytochemistry*, 2011, 72(2/3): 207-213.
- [4] Cernusak L A, Mejia-Chang M, Winter K, Griffiths H. Oxygen isotope composition of CAM and C_3 *Clusia* species: non-steady-state dynamics control leaf water ^{18}O enrichment in succulent leaves. *Plant, Cell and Environment*, 2008, 31(11): 1644-1662.
- [5] Li S-G, Tsujimura M, Sugimoto A, Sasaki L, Yamanaka T, Davaa G, Oyunbaatar D, Sugita M. Seasonal variation in oxygen isotope composition of waters for a montane larch forest in Mongolia. *Trees-Structure and Function*, 2006, 20(1): 122-130.
- [6] Sheshshayee M S, Bindumadhava H, Ramesh R, Prasad T G, Lakshminarayana M R, Udayakumar M. Oxygen isotope enrichment ($\Delta^{18}\text{O}$) as a measure of time-averaged transpiration rate. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(422): 3033-3039.
- [7] Ripullone F, Matsuo N, Stuart-Williams H, Wong S C, Borghetti M, Tani M, Farquhar G. Environmental effects on oxygen isotope enrichment of leaf water in cotton leaves. *Plant Physiology*, 2008, 146(2): 729-736.
- [8] Gonfiantini R, Gratzini S, Tongiorgi E. Oxygen isotopic composition of water in leaves // *Isotopes and Radiation in Soil-Plant Nutrition Studies*. Vienna: Proceedings of a Symposium, International Atomic Energy Agency, 1965: 405-410.
- [9] Wershaw R L, Friedman I, Heller S J, Frank P A. Hydrogen isotopic fractionation of water passing through trees // Hobson G D, Speers G C, eds. *Advances in Organic Geochemistry*. Oxford: Pergamon Press, 1970: 55-67.
- [10] Dongmann G, Nürnberg H W, Förstel H, Wagener K. On the enrichment of H_2^{18}O in the leaves of transpiring plants. *Radiation and Environmental Biophysics*, 1974, 11(1): 41-52.
- [11] Cooper L W, DeNiro M J. Covariance of oxygen and hydrogen isotopic compositions in plant water: species effects. *Ecology*, 1989, 70(6): 1619-1628.
- [12] Craig H, Gordon L. Deuterium and oxygen-18 variations in the ocean and the marine atmosphere // Tongiorgi E, ed. *Stable Isotopes in Oceanographic Studies and Paleotemperatures*. Spoleto, 1965: 9-130.
- [13] Flanagan L B, Ehleringer J R. Stable isotope composition of stem and leaf water: Applications to the study of plant water use. *Functional Ecology*, 1991, 5(2): 270-277.
- [14] Flanagan L B, Comstock J P, Ehleringer J R. Comparison of modeled and observed environmental influences on the stable oxygen and hydrogen isotope composition of leaf water in *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Physiology*, 1991, 96(2): 588-596.
- [15] Ferrio J P, Pou A, Florez-Sarasa I, Cessler A, Kodama N, Flexas J, Ribas-Carbó M. The *Péclet* effect on leaf water enrichment correlates with leaf

- hydraulic conductance and mesophyll conductance for CO_2 . *Plant, Cell and Environment*, 2012, 35(3): 611-625.
- [16] Wen X F, Zhang S C, Sun X M, Yu G R, Lee X. Water vapor and precipitation isotope ratios in Beijing, China. *Journal of Geophysical Research*, 2010, 115: D01103, doi: 10.1029/2009JD012408.
- [17] Dansgaard W. Stable isotopes in precipitation. *Tellus*, 1964, 16(4): 436-468.
- [18] Meredith K T, Hollins S E, Hughes C E, Cendón D I, Hankin S, Stone D J M. Temporal variation in stable isotopes (^{18}O and ^2H) and major ion concentrations within the Darling River between Bourke and Wilcannia due to variable flows, saline groundwater influx and evaporation. *Journal of Hydrology*, 2009, 378(3/4): 313-324.
- [19] Gibson J J, Birks S J, Edwards T W D. Global prediction of δ_A and $\delta^2\text{H}$ - $\delta^{18}\text{O}$ evaporation slopes for lakes and soil water accounting for seasonality. *Global Biogeochemical Cycles*, 2008, 22: GB2031, doi: 10.1029/2007GB002997.
- [20] Lai C T, Ehleringer J R, Bond B J, Paw U K T. Contributions of evaporation, isotopic non-steady state transpiration and atmospheric mixing on the $\delta^{18}\text{O}$ of water vapour in Pacific Northwest coniferous forests. *Plant, Cell and Environment*, 2006, 29(1): 77-94.
- [21] Wu S H, Pan T, Dai E F. The progress and prospect of stable isotopes in plants. *Progress in Geography*, 2006, 25(3): 1-11.
- [22] Lin G H. Stable isotope ecology: a new branch of ecology resulted from technology advances. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(2): 119-122.
- [23] Duan D Y, Ouyang H, Song M H, Hu Q W. Water sources of dominant species in three alpine ecosystems on the Tibetan Plateau, China. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, 50(3): 257-264.
- [24] Zhou C X, Sun Z Y, Yu S W. Using D and ^{18}O stable isotopes to determine the water sources of sand dune plants in Linze, middle reaches of Heihe River. *Geological Science and Technology Information*, 2011, 30(5): 103-109.
- [25] Sun S J, Meng P, Zhang J S, Huang H, Wan X C. Deuterium isotope variation and water use in an agroforestry system in the rocky mountainous area of North China. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(14): 3717-3726.
- [26] Sun S, Huang J, Han X, Lin G. Comparisons in water relations of plants between newly formed riparian and non-riparian habitats along the bank of Three Gorges Reservoir, China. *Trees-Structure and Function*, 2008, 22(5): 717-728.
- [27] Yuan G F, Zhang N, Sun X M, Wen X F, Zhang S C. Partitioning wheat field evapotranspiration using Keeling Plot method and continuous atmospheric vapor $\delta^{18}\text{O}$ data. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(2): 170-178.
- [28] Wen X F, Zhang S C, Sun X M, Yu G R. Recent advances in H_2^{18}O enrichment in leaf water. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(4): 961-966.
- [29] Zhang S C, Wen X F, Wang J L, Yu G R, Sun X M. The use of stable isotopes to partition evapotranspiration fluxes into evaporation and transpiration. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(4): 201-209.
- [30] Zhang S C. Continuous Measurements of Atmospheric Water Vapor $\delta^{18}\text{O}$ and δD for Hydrological and Ecological Applications [D]. Beijing: Graduate University of Chinese Academy of Sciences (Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research), 2010.
- [31] Lin G H, Sternberg S L. Hydrogen isotopic fractionation by plant roots during water uptake in coastal wetland plants // Ehleringer J R, Hall A E, Farquhar G D, eds. *Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations*. San Diego: Academic Press, 1993: 497-510.
- [32] Šantrůček J, Květoňek J, Šetlík J, Bulíčková L. Spatial variation of deuterium enrichment in bulk water of snowgum leaves. *Plant Physiology*, 2007, 143(1): 88-97.
- [33] Gan K S, Wong S C, Yong J W H, Farquhar G D. ^{18}O spatial patterns of vein xylem water, leaf water, and dry matter in cotton leaves. *Plant Physiology*, 2002, 130(2): 1008-1021.
- [34] Majoube M. Fractionnement en oxygène 18 et en deutérium entre l'eau et sa vapeur. *Journal de Chimie Physique et de Physico-Chimie Biologique*, 1971, 10: 1423-1436.
- [35] Farquhar G D, Hubick K T, Condon A G, Richards R A. Carbon isotope fractionation and plant water-use efficiency // Rundel P W, Ehleringer J R, Nagy K A, eds. *Stable Isotopes in Ecological Research*. New York: Springer, 1988, 68: 21-40.
- [36] Merlivat L. Molecular diffusivities of H_2^{16}O , HD^{16}O and H_2^{18}O in gases. *Journal of Physical Chemistry*, 1978, 69(6): 2864-2871.
- [37] Cappa C D, Hendricks M B, DePaolo D J, Cohen R C. Isotopic fractionation of water during evaporation. *Journal of Geophysical Research*, 2003, 108(D16): 4525-4534.
- [38] Guy R D, Fogel M L, Berry J A. Photosynthetic fractionation of the stable isotopes of oxygen and carbon. *Plant Physiology*, 1993, 101(1): 37-47.
- [39] Gillon J S, Yakir D. Naturally low carbonic anhydrase activity in C_4 and C_3 plants limits discrimination against C^{18}OO during photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, 2000, 23(9): 903-915.
- [40] Gillon J S, Yakir D. Influence of carbonic anhydrase activity in terrestrial vegetation on the ^{18}O content of atmospheric CO_2 . *Science*, 2001, 291(5513): 2584-2587.

- [41] Yakir D, DeNiro M J. Oxygen and hydrogen isotope fractionation during cellulose metabolism in *Lemna gibba* L. *Plant Physiology*, 1990, 93(1): 325-332.
- [42] Butt S, Ali M, Fazil M, Latif Z. Seasonal variations in the isotopic composition of leaf and stem water from an arid region of Southeast Asia. *Hydrological Sciences Journal*, 2010, 55(5): 844-848.
- [43] Lai C T, Ometto J P H B, Berry J A, Martinelli L A, Domingues T F, Ehleringer J R. Life form-specific variations in leaf water oxygen-18 enrichment in Amazonian vegetation. *Oecologia*, 2008, 157(2): 197-210.
- [44] Snyder K A, Monnar R, Poulson S R, Hartsough P, Biondi F. Diurnal variations of needle water isotopic ratios in two pine species. *Trees-Structure and Function*, 2010, 24(3): 585-595.
- [45] Kahmen A, Simonin K, Tu K P, Merchant A, Callister A, Siegwolf R, Dawson T E, Arndt S K. Effects of environmental parameters, leaf physiological properties and leaf water relations on leaf water $\delta^{18}\text{O}$ enrichment in different *Eucalyptus* species. *Plant, Cell and Environment*, 2008, 31(6): 738-751.
- [46] Helliker B R. On the controls of leaf-water oxygen isotope ratios in the atmospheric crassulacean acid metabolism epiphyte *Tillandsia usneoides*. *Plant Physiology*, 2011, 155(4): 2096-2107.
- [47] Farquhar G D, Gan K S. On the progressive enrichment of the oxygen isotopic composition of water along a leaf. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26(6): 801-819.
- [48] Helliker B R, Ehleringer J R. Differential ^{18}O enrichment of leaf cellulose in C_3 versus C_4 grasses. *Functional Plant Biology*, 2002, 29(4): 435-442.
- [49] Li Q, Tan X L. Research advances in arid plant evapotranspiration. *Gansu Agricultural Science and Technology*, 2006, 12(10): 18-20.
- [50] Song X, Barbour M M, Saurer M, Helliker B R. Examining the large-scale convergence of photosynthesis-weighted tree leaf temperatures through stable oxygen isotope analysis of multiple data sets. *New Phytologist*, 2011, 192(4): 912-924.
- [51] Helliker B R, Ehleringer J R. Establishing a grassland signature in veins: ^{18}O in the leaf water of C_3 and C_4 grasses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97(14): 7894-7898.
- [52] Welp L R, Lee X, Kim K, Griffis T J, Billmark K A, Baker J M. $\delta^{18}\text{O}$ of water vapour, evapotranspiration and the sites of leaf water evaporation in a soybean canopy. *Plant, Cell and Environment*, 2008, 31(9): 1214-1228.
- [53] Kim K, Lee X. Transition of stable isotope ratios of leaf water under simulated dew formation. *Plant, Cell and Environment*, 2011, 34(10): 1790-1801.
- [54] Craig H. Isotopic variations in meteoric water. *Science*, 1961, 133(3465): 1702-1703.
- [55] Bong Y S, Lee K S, Shin W J, Ryu J S. Comparison of the oxygen and hydrogen isotopes in the juices of fast-growing vegetables and slow-growing fruits. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2008, 22(18): 2809-2812.
- [56] Allison G B, Gat J R, Leaney F W. The relationship between deuterium and oxygen-18 delta values in leaf water. *Chemical Geology: Isotope Geoscience Section*, 1985, 58(1/2): 145-156.
- [57] Cernusak L A, Pate J S, Farquhar G D. Diurnal variation in the stable isotope composition of water and dry matter in fruiting *Lupinus angustifolius* under field conditions. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25(7): 893-907.
- [58] Yakir D, DeNiro M J, Gat J R. Natural deuterium and oxygen-18 enrichment in leaf water of cotton plants grown under wet and dry conditions: evidence for water compartmentation and its dynamics. *Plant, Cell and Environment*, 1990, 13(1): 49-56.
- [59] Gat J R, Yakir D, Goodfriend G, Fritz P, Trimbom P, Lipp J, Gev I, Adar E, Waisel Y. Stable isotope composition of water in desert plants. *Plant and Soil*, 2007, 298(1/2): 31-45.
- [60] Cooper L W, DeNiro M J, Keeley J E. The relationship between stable oxygen and hydrogen isotope ratios of water in stomatal plants // Taylor H P, O'Neil J R, Kaplan I R, eds. *Stable Isotope Geochemistry: A Tribute to Sam Epstein*. San Antonio: The Geochemical Society, Special Publication, 1991: 247-255.
- [61] Cuntz M, Ogée J, Farquhar G D, Peylin P, Cernusak L A. Modelling advection and diffusion of water isotopologues in leaves. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30(8): 892-909.
- [62] Gat J R, Bowser C. The heavy isotope enrichment of water in coupled evaporative systems // Taylor H P, O'Neil J R, Kaplan I R, eds. *Stable Isotope Geochemistry: A Tribute to Samuel Epstein*. San Antonio: The Geochemical Society, Special Publication, 1991: 159-168.
- [63] Farquhar G D, Lloyd J. Carbon and oxygen isotope effects in the exchange of carbon dioxide between terrestrial plants and the atmosphere // Ehleringer J R, Hall A E, Farquhar G D, eds. *Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations*. San Diego: Academic Press, 1993: 47-70.
- [64] Ogée J, Cuntz M, Peylin P, Bariac T. Non-steady-state, non-uniform transpiration rate and leaf anatomy effects on the progressive stable isotope enrichment of leaf water along monocot leaves. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30(4): 367-387.
- [65] Farquhar G D, Cernusak L A. On the isotopic composition of leaf water in the non-steady state. *Functional Plant Biology*, 2005, 32(4):

293-303.

- [66] Shu Y, Feng X, Posmentier E S, Sonder L J, Faiia A M, Yakir D. Isotopic studies of leaf water. Part 1: A physically based two-dimensional model for pine needles. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2008, 72(21): 5175-5188.
- [67] Kodama N, Cousins A, Tu K P, Barbour M M. Spatial variation in photosynthetic CO₂, carbon and oxygen isotope discrimination along leaves of the monocot triticale (*Triticum* × *Secale*) relates to mesophyll conductance and the Péclet effect. *Plant, Cell and Environment*, 2011, 34(9): 1548-1562.
- [68] West A G, Goldsmith G R, Brooks P D, Dawson T E. Discrepancies between isotope ratio infrared spectroscopy and isotope ratio mass spectrometry for the stable isotope analysis of plant and soil waters. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2010, 24(14): 1948-1954.
- [69] West A G, Goldsmith G R, Matimati I, Dawson T E. Spectral analysis software improves confidence in plant and soil water stable isotope analyses performed by isotope ratio infrared spectroscopy (IRIS). *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2011, 25(16): 2268-2274.
- [70] Zhao L, Xiao H, Zhou J, Wang L, Cheng G, Zhou M, Yin L, McCabe M F. Detailed assessment of isotope ratio infrared spectroscopy and isotope ratio mass spectrometry for the stable isotope analysis of plant and soil waters. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2011, 25(20): 3071-3082.

参考文献:

- [21] 吴绍洪, 潘韬, 戴尔阜. 植物稳定同位素研究进展与展望. *地理科学进展*, 2006, 25(3): 1-11.
- [22] 林光辉. 稳定同位素生态学: 先进技术推动的生态学新分支. *植物生态学报*, 2010, 34(2): 119-122.
- [24] 周辰昕, 孙自永, 余绍文. 黑河中游临泽地区沙丘植物水分来源的 D、¹⁸O 同位素示踪. *地质科技情报*, 2011, 30(5): 103-109.
- [25] 孙守家, 孟平, 张劲松, 黄辉, 万贤崇. 华北石质山区核桃-绿豆复合系统氮同位素变化及其水分利用. *生态学报*, 2010, 30(14): 3717-3726.
- [27] 袁国富, 张娜, 孙晓敏, 温学发, 张世春. 利用原位连续测定水汽 δ¹⁸O 值和 Keeling Plot 方法区分麦田蒸散组分. *植物生态学报*, 2010, 34(2): 170-178.
- [28] 温学发, 张世春, 孙晓敏, 于贵瑞. 叶片水 H₂¹⁸O 富集的研究进展. *植物生态学报*, 2008, 32(4): 961-964.
- [30] 张世春. 大气水汽 δ¹⁸O 和 δD 原位连续观测及其应用研究[D]. 北京: 中国科学院研究生院(地理科学与资源研究所), 2010.
- [49] 李倩, 谭雪莲. 旱地植物蒸腾作用研究进展. *甘肃农业科技*, 2006, 12(10): 18-20.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 33, No. 4 February, 2013 (Semimonthly)

CONTENTS

Frontiers and Comprehensive Review

- Concepts, processes and quantification methods of the forest water conservation at the multiple scales WANG Xiaoxue, SHEN Huitao, LI Xuyong, et al (1019)
- Advances in the study of stable isotope composition of leaf water in plants LUO Lun, YU Wusheng, WAN Shimin, et al (1031)
- Eco-environmental effects of urban landscape pattern changes: progresses, problems, and perspectives CHEN Liding, SUN Ranhao, LIU Hailian (1042)
- An overview of advances in distributional pattern of urban biodiversity MAO Qizheng, MA Keming, WU Jianguo, et al (1051)
- Ecological compensation boosted ecological protection and human well-being improvement LI Huimei, ZHANG Anlu (1065)

Autecology & Fundamentals

- Effects of indigenous AM fungi and neighboring plants on the growth and phosphorus nutrition of *Leymus chinensis* LEI Yao, HAO Zhipeng, CHEN Baodong (1071)
- Influences of AM fungi on plant growth and water-stable soil aggregates under drought stresses YE Jiashu, LI Tao, HU Yajun, et al (1080)
- The effect of transgenic cucumber with double strands RNA of *mapk* on diversity of rhizosphere bacteria CHEN Guohua, MI Baobin, LI Ying, et al (1091)
- The ambient ozone pollution and foliar injury of the sensitive woody plants in Beijing exurban region WAN Wuxing, XIA Yajun, ZHANG Hongxing, et al (1098)
- Diversity and plant growth-promoting potential of culturable endophytic bacteria isolated from the leaves of *Atractylodes lancea* ZHOU Jiayu, JIA Yong, WANG Hongwei, et al (1106)
- Effects of the low temperature treatment on egg maturation and its numerical dynamics in the parasitoid *Pteromalus puparum* (Hymenoptera: Pteromalidae) XIA Shiyang, MENG Ling, LI Baoping (1118)
- Circadian rhythm of calling behavior and sexual pheromone production and release of the female *Zeuzera leuconotum* Butler (Lepidoptera: Cossidae) LIU Jinlong, JING Xiaoyuan, YANG Meihong, et al (1126)
- Influence of fluoride on activity of carboxylesterase and esterase in hemolymph of *Bombyx mori* MI Zhi, RUAN Chenglong, LI Jiaorong, et al (1134)
- Effects of water temperature on the embryonic development, survival and development period of larvae of ridgetail white prawn (*Exopalaemon carinicauda*) reared in the laboratory LIANG Junping, LI Jian, LI Jitao, et al (1142)

Population, Community and Ecosystem

- Diversity of ecosystem services and landscape multi-functionality: from scientific concepts to integrative assessment LÜ Yihe, MA Zhimin, FU Bojie, et al (1153)
- Research on estimating wetland vegetation abundance based on spectral mixture analysis with different endmember model: a case study in Wild Duck Lake wetland, Beijing CUI Tianxiang, GONG Zhaoning, ZHAO Wenji, et al (1160)
- Identifying typical plant ecological types based on spectral characteristic variables: a case study in Wild Duck Lake wetland, Beijing LIN Chuan, GONG Zhaoning, ZHAO Wenji, et al (1172)
- Responses of phytoplankton community to the construction of small hydropower stations in Hainan Province LIN Zhangwen, LIN Sheng, GU Jiguang, et al (1186)
- Diurnal variation of water quality around *Potamogeton crispus* population WANG Jinqi, ZHENG Youfei, WANG Guoxiang (1195)
- Effects of three forest restoration approaches on plant diversity in red soil region, southern China WANG Yun, OUYANG Zhiyun, ZHENG Hua, et al (1204)
- Dynamics of soil physical-chemical properties and organic carbon content along a restoration chronosequence in *Pinus tabulaeformis* plantations HU Huifeng, LIU Guohua (1212)
- Probability models of forest fire risk based on ecology factors in different vegetation regions over China LI Xiaowei, ZHAO Gang, YU Xiubo, et al (1219)

Landscape, Regional and Global Ecology

- Landscape ecological security dynamics in a fast growing urban district: the case of Dongguan City YANG Qingsheng, QIAO Jigang, AI Bin (1230)
- The difference between exergy and biodiversity in ecosystem health assessment: a case study of Jiangsu coastal zone TANG Dehao, ZOU Xinqing, LIU Xingjian (1240)
- Impacts of drying-wetting cycles on CO₂ and N₂O emissions from soils in different ecosystems OUYANG Yang, LI Xuyong (1251)
- Evaluation of low-carbon competitiveness in Western China JIN Xiaoqin, DU Shouhu (1260)
- Flood return period analysis of the Bayi Reservoir Watershed based on HEC-HMS Model ZHENG Peng, LIN Yun, PAN Wenbin, et al (1268)
- Simulation of rainfall interception process of primary korean pine forest in Xiaoxing'an Mountains by using the modified Gash model CHAI Rushan, CAI Tiju, MAN Xiuling, et al (1276)
- Characteristics of tree-ring chronology of *Pinus koraiensis* and its relationship with climate factors on the northern slope of Changbai Mountain CHEN Lie, GAO Lushuang, ZHANG Yun, et al (1285)

Resource and Industrial Ecology

- Nitrogen flows in "crop -edible mushroom" production systems in Hexi Corridor Oasis Irrigation Area LI Ruiqin, YU Anfen, ZHAO Youbiao, et al (1292)
- Effects of fertilization on soil fertility indices and yield of dry-land peanut WANG Caibin, ZHENG Yaping, LIANG Xiaoyan, et al (1300)
- Effect of tillage and residue management on dynamic of soil microbial biomass carbon PANG Xu, HE Wenqing, YAN Changrong, et al (1308)
- Evaluation of eco-security of cultivated land requisition-compensation balance based on improved set pair analysis SHI Kaifang, DIAO Chengtai, SUN Xiufeng, et al (1317)

Opinions

- Methodology for measuring forestry ecological security based on ecology-industry symbiosis: a research framework ZHANG Zhiguang (1326)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是由中国科学技术协会主管,中国生态学学会、中国科学院生态环境研究中心主办的生态学高级专业学术期刊,创刊于 1981 年,报道生态学领域前沿理论和原始创新性研究成果。坚持“百花齐放,百家争鸣”的方针,依靠和团结广大生态学科工作者,探索自然奥秘,为生态学基础理论研究搭建交流平台,促进生态学研究深入发展,为我国培养和造就生态学科人才和知识创新服务、为国民经济建设和发展服务。

《生态学报》主要报道生态学及各分支学科的重要基础理论和应用研究的原始创新性科研成果。特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评价和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,300 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅 执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 33 卷 第 4 期 (2013 年 2 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 33 No. 4 (February, 2013)

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	王如松	Editor-in-chief	WANG Rusong
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 90.00 元