

稳定同位素技术在植物水分利用研究中的应用

孙双峰^{1,2}, 黄建辉^{1*}, 林光辉¹, 赵 威^{1,2}, 韩兴国¹

(1. 中国科学院植物研究所 植被数量生态学重点实验室, 北京 100093; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要:近 20 a 稳定同位素技术在植物生态学研究中的应用得到了长足发展,使得对植物与水分关系也有了更深一步的了解。介绍稳定同位素性碳、氢、氧同位素在研究植物水分关系中的应用及进展,以期能为国内植物水分利用研究提供参考。由于植物根系从土壤中吸收水分时并不发生同位素分馏,对木质部水分同位素分析有助于对植物利用水分来源,生态系统中植物对水分的竞争和利用策略的研究,更好地了解生态系统结构与功能。稳定碳同位素作为植物水分利用效率的一个间接指标,在不同水分梯度环境中,及植物不同代谢产物与水分关系中有广泛的应用。同位素在土壤-植被-大气连续体水分中的应用,有助于了解生态系统的水分平衡。随着稳定同位素方法的使用,植物与水分关系的研究将取得更大的进展。

关键词:稳定碳同位素;稳定氢同位素;稳定氧同位素;植物水分来源;水分利用效率;蒸发蒸腾

文章编号:1000-0933(2005)09-2362-10 **中图分类号:**Q948 **文献标识码:**A

Application of stable isotope technique in the study of plant water use

SUN Shuang-Feng^{1,2}, HUANG Jian-Hui^{1*}, LIN Guang-Hui¹, ZHAO Wei^{1,2}, HAN Xing-Guo¹ (1. Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, CAS, Beijing 100093, China; 2. Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100038, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(9): 2362~2371.

Abstract: It has seen an increasing number of studies in plant ecological research using stable isotope techniques during the past two decades. Applications and advances of stable isotopes of carbon, hydrogen and oxygen in plant-water relations have been briefly summarized. Studies on hydrogen and oxygen stable isotope ratios of xylem water in plants provide new information on plant water sources, competition for water among different functional types, hydraulic lift by deep root plants, and rainwater use patterns by plants under natural conditions. Analyses of hydrogen and oxygen isotopes in tree rings have the potential to detect long-term patterns of plant water use. Stable carbon isotope discrimination provides a useful measure of integrated carbon-water balance in plants, and is generally correlated with plant water use efficiency. Carbon isotope discrimination changes with habitats, showing an increase from cool moist to hot dry conditions. Carbon isotope values in different plant tissues/organs can be used to examine plant water use strategies across different temporal scales. Recently, the isotopic values of leaf water, water vapor from leaf surfaces, atmospheric water vapor, and the sources of water taken up by plants have been used to estimate the proportions of plant transpiration and evaporation in water vapor efflux from an ecosystem. Stable isotope techniques play a critical role in tracing the movement of water along the soil-plant-atmosphere continuum.

Key words: stable hydrogen isotope; stable oxygen isotope; stable carbon isotope; water source; water use efficiency; evapotranspiration

同位素是一类具有相同原子和质子数,但不同中子数的元素,稳定同位素则是不具放射性的同位素。稳定同位素技术最初在 20 世纪 30 年代发展于物理学,在 20 世纪 40 年代成为地质学研究的主要部分,应用于植物学研究较晚。Nier 和 Gulbransen^[1]最早发现植物中¹³C 的比率小于无机碳物质。Park 和 Epstein^[2, 3]提出模型以解释叶片¹³C 与大气 CO₂ 中的¹³C 不

基金项目:中国科学院知识创新工程方向资助项目(KSCX2-SW-109);中国科学院“百人计划”资助项目

收稿日期:2004-07-08; **修订日期:**2005-03-29

作者简介:孙双峰(1972~),男,河南新乡人,博士生,主要从事植物生理生态学研究。E-mail: sfsun@ibcas.ac.cn

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: Jhhuang@ibcas.ac.cn

Foundation item: Knowledge Innovation Direction Project (Grant No. KSCX2-SW-109); Hundred People Project of CAS

Received date: 2004-07-08; **Accepted date:** 2005-03-29

Biography: SUN Shuang-Feng, Ph. D. candidate, mainly engaged in plant ecophysiology. E-mail: sfsun@ibcas.ac.cn

同。Farquhar 等^[4]发现了 C 同位素比率与植物叶片胞间 CO₂ 浓度相关,并且与植物的蒸腾联系起来。稳定同位素 D 和¹⁸O 最初也是应用于物理,大气科学,地质学和地球化学等领域。由于蒸发过程导致表层水的同位素富集^[5],Gonfiantini 等^[6]最初研究分析了叶片中水分稳定氧同位素在蒸腾过程中的富集现象,并发现植物通过根系吸收水分时没有发生氧同位素分馏,Wershaw 等^[7]也表明水中氢同位素在植物根系吸收时也没有发生分馏。这些研究都为稳定同位素技术在植物水分利用研究中的应用奠定了基础。

在过去 20 a 中,随着对同位素判别(discrimination)过程原理认识的不断加深,以及质谱测定技术的发展,使得稳定同位素技术在植物生态学中的应用快速增长^[8]。作为一种更加有效的工具,稳定同位素技术的出现加深了植物学家对植物与水分之间关系的了解,如研究植物不同时间尺度内的水分利用效率^[9],植物对水分的胁迫^[10],植物水分来源^[11],生态系统蒸发蒸腾^[12]等。

然而稳定同位素技术在我国生态学中的起步比较晚,在植物水分利用研究方面,还只局限于稳定碳同位素的应用^[13~17],还没有看到其它有关稳定同位素在研究植物水分利用中应用的报道。本文主要从植物水分来源,植物水分利用效率,植物水分来源与水分利用效率关系及土壤-植被-大气连续体中等几个方面,综述稳定同位素技术在植物水分关系研究中的最新进展,为稳定同位素技术在我国植物水分利用研究中进一步应用起到参考作用。

在植物水分研究中,可以利用的稳定同位素有碳、氢、氧,而 CO₂ 和 H₂O 是其主要来源(见表 1)。由于稳定性同位素在自然界中含量极低,用绝对量表达同位素的差异比较困难,因此,国际上公认使用相对量来表示同位素累积程度,即:

$$\delta X = [(R_{sam} - R_{std}) / R_{std}] \times 1000$$

式中,R_{sam}是样品中元素的重轻同位素丰度之比(如¹³C_{sam}/¹²C_{sam}),R_{std}是国际通用标准物的重轻同位素丰度之比(如¹³C_{std}/¹²C_{std})。

1 稳定同位素(D/H、¹⁸O/¹⁶O)在研究植物利用水分来源中的应用

1.1 植物水分代谢过程中同位素变化

在陆地表面和大气之间蒸发蒸腾转移大量水分和能量,植物所能利用的水分主要来自降水、土壤水、径流和地下水。土壤水、径流和地下水最初也来自降水,但由于物理过程、集水盆地的大小和海拔、地下蓄水层的深度和地质特征、土壤亚表层水分的溶解性和水分运动速度等,各个库会具有不同的氢和氧同位素特征值^[19]。在水分同位素成为植物组分之前可能会出现几次潜在的分馏。土壤中水分同位素的比率明显随深度而呈现梯度变化,而水分在植物根部与茎干之间运输时,在到达如叶片或幼嫩未栓化的枝条之前,它的同位素组成(木质部中水分 D/H 或¹⁸O/¹⁶O)并不发生变化,因此很容易利用 δD 和δ¹⁸O进行水分利用来源研究^[7,20]。

水分进入叶中,由于蒸腾作用对重同位素的判别作用,氢和氧同位素比率均发生了较大变化,叶中水越来越富集 D 和¹⁸O,并且具有明显的空间异质性^[21,22]。叶片中水的 H 和 O 在叶绿体中通过光合作用被合成到蔗糖中^[23],这些蔗糖通过韧皮部组织被输送到植物茎和根,然后可能转化为永久的结构性纤维素。由于氧原子与木质部水分发生不同程度的交换^[24,25],叶片水分的信息被减弱,树轮中 δ¹⁸O 主要的环境信息很可能来自于降雨和夏季大气水分的 δ¹⁸O,但这两种信息的强度将有不同变化^[26]。由于酶调节的判别作用,纤维素中 D 和¹⁸O 进一步发生分馏和变化^[27]。

因可以将植物利用的水分“库”区分开来,氢和氧的稳定同位素分析大大加深了人们对植物水分来源的了解^[28]。对陆地植物来说,如果不同水源的样品以及植物木质部中水分也可以获取,则确定植物利用哪个水源是可能的,同时运用同位素混合模型和其它生态的或生理的测定可以地把植物利用水分来源与它们水分关系的其它方面联系起来^[29,30]。

2.2 植物功能型与水分来源

植物功能型是对一系列环境条件产生相似反应的一组植物种。植物根系常会贯穿整个土壤剖面,然而根系的存在并不意味着这些根在水分吸收方面活跃。在植物群落中各种根系策略现象被认为是生态位分化的一种形式,可能是水分可利用性而非水分本身分布的结果^[31,32]。传统方法很难确定植物吸收哪层土壤水分,然而运用稳定同位素技术,通过测定植物木质部水分和不同层次土壤水分的 D 和¹⁸O,可以帮助研究者判断植物根系有效吸收水分区域^[33,34]。一系列研究表明不同生活型植物利用水分的方式不同,草本植物、禾本科植物及仙人掌类植物主要利用来自最近降雨的浅层土壤水,河岸树木和深根性灌木则主要利用深层土壤水或地下水,而灌木和一些树木经常利用几种水源的混合水分,夏季降雨量小时,落叶植物比针叶植物利用更大比例的可靠水源(如地下水)而不是降雨^[11, 29, 31, 35~37]。生态位分化的假设可以解释为什么不同功能类型可以在同一气候条件下共存,也可以预测当季节降雨变化改变了不同土层补充水分量时群落的反应^[38~40]。在同一功能群中的物种与物种之间,同一物种

表 1 生态研究中主要稳定同位素平均丰度^[18]

Table 1 Average terrestrial abundance of the stable isotopes of major elements of interest in ecological studies^[18]

元素 Element	同位素 Isotope	自然丰度(‰) Natural abundance
氢 Hydrogen	¹ H	99.985
	² H (D)	0.015
碳 Carbon	¹² C	1.11
	¹³ C	98.89
氧 Oxygen	¹⁶ O	99.76
	¹⁷ O	0.04
	¹⁸ O	0.20

之间在不同的生境和降水梯度的水分利用差别,与不同水分来源的相对可利用性相关^[29,41]。这些研究表明水文空间和时间的变化将会影响到一个生态系统所能支持的植物群落,出现在自然植物群落中的混合植物生长型包括了一系列与水分获得与利用相关的特性,如水力结构,根系深度和气孔功能等。同样,植物可能会在遗传和个体发育方面被迫去发展根系去利用水分^[42]。因此,通过稳定同位素技术研究不同功能型植物利用水分的方式,研究者可以更好地了解物种特性和多样性与生态功能的关系。

2.3 降水方式与植物吸收

干旱和半干旱生境中,水分经常成为植物生长的一个限制因子,这些生态系统中的水分主要来自于地下水和生长季降雨输入的浅层土壤水分,季节和年际间的降雨方式会影响植物物种和功能类型的分布^[43]。由于同位素示踪法只能确定不同植物吸收各种水分来源的比例,而要研究个体间或种群间对水分的潜在竞争程度,则需要计算出它们利用共同水源的绝对量。Schwinning^[40,44,45]等通过一系列实验,包括添加定量的富集同位素水(标记D)模拟降雨变化,控制不同季节干旱时间长度,测定不同不同功能型植物茎中水分的 δD ,来研究植物对降雨不同季节变化,探讨了植物对雨水利用的不同机制:由于植物在利用来自冬季和夏季降雨输入的土壤水分的多样化,降雨的变异性比平均降雨量更大程度上控制着干旱地区的植物多样性,尤其降雨的季节分配方式。依据成本效益考虑,提出了植物不同功能型对不同大小的降雨的反应有选择性的假说。

世界上许多海岸区域常常被雾所覆盖,雾对植物,尤其是海岸沙漠区域每年很少或没有降水输入的植物,可能是一种很重要的水分来源。雾与当地的降雨相比具有富集重同位素D和 ^{18}O ^[46]。Dawson^[47]通过测定红杉林(*Sequoia sempervirens*)中雾、雨水、土壤水及优势植物木质部水分的D和 ^{18}O ,发现植物利用了通过树木冠层截留滴落到土壤中的雾水,尤其在降雨量较少的夏季或年份中,植物利用雾水的比例更大。Burgess和Dawson^[48]通过一系列包括稳定同位素技术在内的方法表明了红杉叶片可以直接吸收雾水。

2.4 水分提升

水分提升(hydraulic lift)是指植物在夜间通过根系使得水分从深层土壤湿润层输送到上部干燥层^[49,50]。Caldwell和Richards^[51]首次用添加氘化水(D_2O)的实验在美国大盆地(Great Basin)验证了水分提升作用的存在,然而这个实验并没有算出相邻植物对提升的水分利用的比例。Dawson^[50]通过测定植物木质部水分、土壤水及地下水的稳定同位素(D)自然丰度,运用混合模型首次确定了相邻植物对提升水分的利用比例。近年来,稳定同位素技术在研究植物水分提升作用在不同环境中都得到了应用,Penuelas和Filella^[52]运用添加氘化水对西班牙东北地中海森林研究发现只在干燥夏季出现水分提升。而Ludwig等^[53]在非洲东部稀树草原中研究却发现,在湿润年份 *Acacia tortilis* 会通过根系产生水分提升使地下水上升,而在干燥年份却不出现这种现象,同时也发现树木附近的土壤比远处土壤的水势较低。说明了在树木附近树对草本的促进作用与竞争同时存在,这取决于样地或年份的干湿情况及植物间相互作用的其它一些因子。

2.5 树轮纤维素中水分来源信息

许多研究表明树轮中纤维素稳定同位素信息(D/H和 $^{18}O/^{16}O$)记录着树木生存环境信息的变化,包括降水、大气湿度、温度等^[54]。水是纤维素中氢的唯一来源,而纤维素中氧原子有3种来源,即 CO_2 、水和大气中 O_2 ,已有研究表明只有叶片水分中的氧原子才结合到纤维素上^[55]。树木生长过程中降水、大气湿度与树轮纤维素中氢和氧稳定同位素密切相关^[55,56]。由于树轮纤维素中稳定同位素的形成包括物理和生物化学等过程,利用模型对这些不同过程的作用进行模拟,有助于对树轮纤维素中稳定同位素信息与环境变化的关系更深一步的了解^[24,25,55,57]。目前,有几种重要因素控制着树轮纤维素中 δD 和 $\delta^{18}O$ 信息:(1)纤维素产物合成中所利用水源的同位素组成;(2)气孔蒸腾导致的叶片水分蒸发富集;(3)叶片中形成的碳水化合物(如蔗糖)到茎中纤维素产物转移过程;(4)纤维素和木质部水分之间的生物分馏。降水的同位素组成与树轮纤维素中D和 ^{18}O 的相关,结合改进的模型,将会有助于利用树轮去了解过去降水、大气湿度和温度的变化情况。

2 稳定碳同位素变化与水分利用

在植物光合作用吸收 CO_2 过程中,会对重同位素 ^{13}C 产生排斥,导致光合产物中 $^{13}C/^{12}C$ 比率比大气 CO_2 中的低。不同光合途径(C_3 、 C_4 和CAM)因光合羧化酶和羧化时空上的差异对 ^{13}C 有不同的识别和排斥,导致了不同光合途径的植物具有显著不同的 $\delta^{13}C$ 值^[58]。

Farquhar及同事通过研究^[4,58,59],发现 C_3 植物叶片中C稳定同位素判别($\Delta^{13}C$),与叶片胞间 CO_2 和大气中 CO_2 浓度比值(C_i/C_a)相关。叶片胞间 CO_2 浓度和大气中 CO_2 浓度比值(C_i/C_a)反映了净同化速率(A)和气孔导度(g)的相对量,与 CO_2 的需求和供给相关。 ^{13}C 资料对估计植物内在水分利用效率(A/g)是一个有用的指标,当叶片对大气的蒸气压亏损(VPD)已知情况下,它甚至还可以为实际水分利用效率(同化与蒸腾的比值,A/E)提供信息^[58]。

2.1 植物在不同水分梯度环境下的差异

不同环境水分条件不同,导致植物具有不同的水分利用效率。通常在冷湿环境中,植物 $\delta^{13}C$ 值较低,在干燥情况下,由于气

孔运动使得 C_i/C_a 减小,植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值会增大^[60]。

通常林冠上层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值高于林冠下层,表明上层叶片 C_i 低于下层叶片的 C_i 值,说明上层叶片可能受到比下层叶片要大的水分胁迫^[61,62]。同样,冠层中阳面叶比阴面叶具有高的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,这是由于阳面叶蒸发加强导致水分消耗增多,气孔限制比阴面叶要快^[63]。近来也有证据表明水分传导性在控制树木体内水分传输及对¹³C的分馏中起着关键作用^[64,65]。水分传导组织的长度和传导力结构的不同影响着水分传导性及 $\delta^{13}\text{C}$,是因为 g 和 A 依赖于水分到光合组织的传输速率。一些研究发现叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与水分传输到这些叶片的枝条长度成正相关,表明枝条长度的增加降低了水分传导性,因此降低了气孔导度,增强了¹³C的吸收^[63,66~68]。而 Cernusak 和 Marshall^[69]指出叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与枝条长度关系不明显可能是由于通过自身调整使叶面积减小补偿了枝条长度增加的水分传导阻力。因此叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与枝条长度的关系机理还需进一步进行研究。

$\delta^{13}\text{C}$ 值与土壤含水率有明显的负相关,表明植物依水分可利用性而相应改变水分利用效率(water use efficiency, WUE),随土壤水分可利用性降低,植物 WUE 提高^[70,71]。苏波等^[72],Miller 等^[73]分析区域环境内不同植物水分利用效率对降雨梯度变化的响应,却出现了几种情况:一种与大多数研究结果相一致^[10,74,75],即植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随降水量增加而显著降低;一种是植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值对降水量的变化反应不敏感;而另一种情况则是随降水量增加,植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 也随之增大。表明不同植物种对水分环境梯度变化的响应不同,利用水分的机制不同。陈英华等^[76]对稳定碳同位素在研究植物水分胁迫中的应用进行了综述,并对植物在干旱胁迫下植物稳定碳同位素比例变化的机制进行了一些探讨,提出了 3 种响应类型:气孔限制因素,非气孔限制因素和气孔不均匀关闭。

叶片碳稳定同位素组成($\delta^{13}\text{C}$)反映了环境变化对 C_i/C_a 的影响。但当水分对植物生长并不是一个主要限制因子时, $\delta^{13}\text{C}$ 值受蒸气压亏损(vapor pressure deficit, VPD),光照,叶片含 N 量等多个因子的影响^[63,77,78]。实质上, C_i/C_a 是由同化的 CO_2 比率与气孔的张开程度所决定。因此,一种光合作用活跃且具相对封闭气孔的植物将表现低的 C_i/C_a 值,相应地高的 $\delta^{13}\text{C}$ 值;而相对气孔张开程度大的植物则表现高的 C_i/C_a 值,因此更低的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。总的来说,更低值的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,植物水分利用效率就越低^[60]。

2.2 植物不同代谢产物的碳稳定同位素与植物水分关系

由于从光合产物转化成次生产物时也存在同位素分馏,所以在植物体内不同组织和器官 $\delta^{13}\text{C}$ 值会有所不同,虽然差值较小^[79,80]。

可溶性糖或淀粉可用来确定 C_3 植物短期的 C_i/C_a 变化和 WUE ,尤其是所测叶片可溶性糖或淀粉的碳同位素分馏与 1~2d 内 C_i/C_a 平均值高度相关^[79,81]。因此,对可溶性碳水化合物的 $\Delta^{13}\text{C}$ 分析对研究短期 WUE 非常有用^[9]。

由于韧皮部中物质要通过形成层后才被新形成的木质部所吸收^[82],所以木质部中 $\delta^{13}\text{C}$ 值的最高值和最低值都比相应的韧皮部 $\delta^{13}\text{C}$ 值晚。树木年轮中年际间的纤维素并不发生转移^[83],因此年内及年际间的变化信息都被长久地保存在了树木年轮 $\delta^{13}\text{C}$ 信息中。植物气孔导度受水分的影响,当空气湿度降低时, g 和 C_i 比较低,因而导致植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值高,因此树木年轮 $\delta^{13}\text{C}$ 的变化应能反映湿度的变化。现已发现 $\delta^{13}\text{C}$ 与植物水分胁迫的不同参数相关,如清晨水势,降雨等^[10,84]。在干旱、半干旱地区,树木年轮 $\delta^{13}\text{C}$ 的变异可能是降水量不同造成的,Freyer 和 Belacy^[85]发现树轮 $\delta^{13}\text{C}$ 与春季降水相关明显。Ferrio 等^[86]指出 *Quercus ilex* 和 *Pinus halepensis* 树轮中纤维素 $\Delta^{13}\text{C}$ 与平均年降雨量和 P/E (降雨量/蒸腾速率)成正相关,水分可利用性降低则 WUE_i 增加,而 *P. halepensis* 对水分可利用性更为敏感,随着干旱程度增加其 $\Delta^{13}\text{C}$ 下降比 *Q. ilex* 快。然而,树轮 $\delta^{13}\text{C}$ 与降水之间的相关程度取决于采样点气候、水文及树木的生活习性^[87]。

由于 $\delta^{13}\text{C}$ 反映着 C_i/C_a 变化,而 $\delta^{18}\text{O}$ 通常随环境湿度变化,因而反过来反映了植物水分利用的变化^[88]。为区分光合能力与气孔导度对 C_i/C_a 的作用,Scheidegger 等^[89]建议同时测定叶片有机物质 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{18}\text{O}$ 。叶片及年轮纤维素的 $\delta^{18}\text{O}$ 很大程度上由光合作用过程中叶片与大气蒸气压差梯度决定,而这种叶片与大气蒸气压梯度随环境条件以及植物对这些环境变化的反应而变化^[90]。因此,测定植物组织的¹⁸O组成有助于解释生物在同一地点的个体间和不同环境下种间的 $\delta^{13}\text{C}$ 差别,并且,由于同时测定植物组织的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{18}\text{O}$,很大程度上提高了测定 WUE 的准确性^[91]。

3 水分来源与水分利用效率

如果资源数量有限,则植物间就可能会发生资源竞争。水分利用效率依赖于水分可利用性和植物对水分的潜在竞争,水分利用效率与水源的可利用性呈负相关^[92]。Ehleringer 等^[43],DeLucia 和 Schlesinger^[93]及 Flanagan 等^[31]发现多年生植物水分利用效率和植物水势呈负相关。Flanagan 等^[31]和 Valentini 等^[94]分别对松-刺柏属(*Pinyon-Juniper*)林地和地中海玛西叶群落(mediterranean macchia)中不同功能型的植物研究发现,具有更低 $\delta^{13}\text{C}$ 值(因此具低 WUE)的植物比那些依靠土壤上层雨水来源的植物拥有更深的根系且具有更可靠的水分供应。同样,对 *Q. ilex* 和 *P. halepensis* 两种不同生活型的植物研究发现,当气孔关闭时,*P. halepensis* 比 *Q. ilex* 有着高的清晨水势阈值,使 *P. halepensis* 中 $\Delta^{13}\text{C}$ 对水分可利用性更为敏感,并且 *Q. ilex* 是一种深根植物^[75,95]。Ferrio 等^[86]发现 *Q. ilex* 树轮中 $\Delta^{13}\text{C}$ 与月降水的关系中,与冬季降水的相关性高于其与夏季降水的相

关性,表明它在干旱月份中主要利用地下水,而 *P. halepensis* 中 $\Delta^{13}\text{C}$ 与降水关系在一年中几乎是恒定的。然而水分来源与水势的关系并不总是存在的,不同物种间不同的水势可能是由于木质部的导水特性不同引起的。Drake 和 Franks^[96]指出在干旱季节不同物种间才出现水分来源分配,植物导水性失去或降低,且与干湿季叶片中午水势的差值成正相关,表明受导水性丧失影响较小的植物有着较高的水分利用效率。Ohte 等^[97]在中国内蒙古半干旱地区研究发现,尽管两种树木 *Sabina vulgaris* 和 *Salix matsudana* 可利用相同的水分来源——地下水,然而 *S. vulgaris* 的叶片却具较高的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,表明具有高的 *WUE*。他们指出为了更好地了解这些特性,需对 *S. vulgaris* 的日水分利用特征和长期忍耐干旱策略作进一步研究,并且指出物种根系分布可能会受可利用养分分布的影响。

4 土壤、植物与大气水分关系

植被对生态系统中水分转移的数量和速率方面起着很重要的作用。从单一叶片测定蒸腾是很容易并且也较准确,然而递推到更大的冠层,生态系统或区域尺度却是复杂和困难的^[98]。而稳定同位素技术与其它方法的结合使对生态系统蒸发蒸腾的了解有了进一步的深入。稳定同位素技术应用已经从植物个体水平扩展到立地内水分循环,从而把水分吸收来源与生态系统水平水分流动联系起来^[33]。一些研究者用直接测量林冠层蒸腾与其他同位素数据一起来研究水源吸收和生态系统水平水分损失的关系,这些数据可用来推断林地水平水文循环过程和确定树木在这些过程中的作用^[33, 99~101]。

来自土壤表面的水蒸气与土壤中水分相比含有相对较低重同位素,这与大气中水蒸气的同位素组成、相对湿度、水分状态改变和扩散时的平衡分差和动力分差有关。水分从叶片进入大气时,叶片水分和大气水分的同位素成分也会通过平衡分差和动力分差而改变^[5, 102]。这种分差程度可以使人们知道在水分交换时的大气情况,以及叶片水分状态,蒸发蒸腾速率,区分不同冠层的蒸腾及土壤蒸发与总的蒸腾^[12, 101, 103]。

当蒸腾是在同位素稳定状态下(isotope steady state, ISS)发生时,则蒸腾水蒸气同位素成分(δ_T)与植物利用的水分相同^[12, 101, 104]。相反,从土壤表面蒸发的水分却存在着重同位素的贫化^[28, 5]。因此,从土壤蒸发的水蒸气 δ_E 与从植物蒸腾的水分通量就会存在着明显的同位素成分差别,分辨这些差别及它们与水蒸气在生态系统边界层的相互作用,是应用同位素分析技术区分各气体通量的基础,因为水蒸气样品的同位素成分反映了各种来源与同围环境气体的混合^[103, 105]。运用稳定同位素技术对草地、半干旱稀树草原和森林生态系统的植被蒸腾和地表蒸发进行的研究,都表明植被蒸腾是生态系统边界层水蒸气的主要水分来源^[103, 106,]。

5 讨论与有待解决的问题

以上尽可能地把稳定同位素技术应用在植物与水分关系研究中发展状况进行了综述。稳定同位素技术只是了解植物与水分关系的一种方法,它与分子、遗传和模型的方法结合,将会加深对个体、种群、群落和生态系统水平过程的了解。

对木质部氢和氧同位素的分析为研究植物吸收水分来源提供信息,而不用对地下根系进行破坏性的取样,为了解植物利用水分动态提供了很好的手段。但目前它还具一定的局限性,混合模型所能计算的水分来源只能有 2 个,最多 3 个,并且要求这 2 或 3 个潜在水源之间具有不同的 δD 和 $\delta^{18}\text{O}$ 值。只用稳定同位素数据对解释植物水分利用方式是不够的,只有把同位素数据与其它信息(如测压数据,蒸腾通量,土壤和叶片水势等)结合起来,才能对植物水分利用策略获得一个较为完善的解释。

随着植物光合、呼吸及次生代谢等过程中植物对碳同位素分差机制了解的进一步深入,碳稳定同位素技术将更加有助于我们了解植物水分关系。尽管 $\Delta^{13}\text{C}$ (或 $\delta^{13}\text{C}$)与 *WUE* 关系已经有许多研究,但对影响这些关系复杂机制的了解还处于基础阶段。对根系和地上部分相互作用机制(如根部脱落酸对植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响),叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与树木枝条长度(水分在植物体内传输的距离)及树龄的关系,对植物特殊发育阶段(如开花期)*WUE* 随时间的变化等,还需要进一步的了解。

在叶片和茎的碳和氧同位素与生理特性如光合能力和气孔导度之间建立一种数量关系,将在很大程度上提高植物碳稳定同位素的应用和水分关系的研究。包括不同空间尺度,从植物个体叶片,整个植株,到完整的生态系统;不同时间尺度,从瞬时气体交换到古生物树木年轮研究。使人们不但可以了解一种植物当前的生理状况,而且可以通过它所保存的过去的历史信息来了解它对长期环境变化的反应,尤其是水分利用和水分状态。

植物利用水分来源研究与植物叶片气体交换,水分利用效率一起,可以加深对植物吸收水分方式及影响植物特性的了解。这些同位素分析为了解群落内物种间相互竞争作用,水分利用效率与水分来源之间联系,植物特性与景观水文学之间联系提供了新的观察手段。

虽然稳定同位素技术可以把生态系统中总的蒸发蒸腾(植被蒸腾与地表蒸发)区分开来,这是其它微气象方法无法做到的^[107, 108],但也存着一定的局限性,简单同位素模型是把植物所有的水分输入看作是一次性的,然后通过连续的蒸发蒸腾从生态系统中损失。如果经常性的水分输入改变了土壤各层的水分,则 δ_T (蒸腾水蒸汽同位素值)值将可能不准确。另外,ISS 只是假设状态,而非稳定状态却很容易发生,尤其在干旱或异常湿润阶段^[106, 109]。建议有条件的话,可以运用多种测定方法和模型进行综合。在利用叶片水分氢或氧同位素变化确定植物蒸腾时的大气条件,或直接计算蒸腾速率时,稳定同位素方法仍然需要进一

步完善。稳定同位素技术最好结合其它实验方法,如基于激光或光谱分析的水蒸气测定,涡流相关(eddy covariance, EC)和弛豫涡旋积累(relaxed eddy accumulation, REA)等。另外,当前的模型可能并非有效,或只在一定条件下才有效^[102,110]。为了进一步了解生态系统蒸发蒸腾变化趋势,需结合这些数据建立和完善相关的模型,而把植物生理生态特征与局部、区域,甚至全球水文循环联系起来。

在较大尺度的生态系统和全球变化研究中,常常通过多学科交叉来研究水分平衡。稳定同位素技术的应用和扩展将会有助于了解区域水平上生物物理过程对蒸发蒸腾的控制。在不同功能型植物相对丰富度变化的生态系统内,对植被的水分利用和循环的了解也将有助于面对气候和土地利用变化时更好地管理这些生态系统。

References:

- [1] Nier A O, gulbransen E A. Variations in the relative abundance of the carbon isotopes. *Journal of the American Chemical Society*. 1939, **61**: 697~698.
- [2] Park R, Epstein S. Carbon isotope fractionation during photosynthesis. *Geochimica Et. Cosmochimica Acta*, 1960, **21**: 110~126.
- [3] Park R, Epstein S. Metabolic fractionation of ¹³C and ¹²C in plants. *Plant Physiology*, 1961, **36**: 133~138.
- [4] Farquhar G D, O'Leary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1982, **9**:121~37.
- [5] Craig H, Gordon L I. Deuterium and oxygen-18 variations in the ocean and the marine at mosphere. In: Tongiorgi E ed. *Proceedings of the Conference on Stable Isotopes in Oceanographic Studies and Paleotemperatures. Lab. Geol Nucl. , Pisa, Italy*, 1965, 9~130.
- [6] Gonfiantini R, Gratziu S, Tongiorgi E. Oxygen isotopic compotition of water in leaves. In: *Isotopes and Radiation in Soil-Plant Nutrition Studies*. International Atomic Energy Agency, Vienna,1965. 405~410.
- [7] Wershaw R L, Friedman I, Heller S J. Hydrogen isotope fractionation of water passing through trees. In: F Hobson, M Speers, eds. *Advances in Organic Geochemistry*, New York: Pergmon, 1966. 55~67.
- [8] Dawson T E, Mambelli S, Plamboeck A H, *et al.* Stable isotopes in plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, **33**: 507~559.
- [9] Brugnoli E, Scartazza A, Lauteri M, *et al.* Carbon isotope discrimination in structural and non-structural carbohydrates in relation to productivity and adaptation to unfavourable conditions. In: H Griffiths ed. *Stable Isotopes: Integration of Biological, Ecological and Geochemical Processes*. BIOS Scientific Publishers, 1998. 133~146.
- [10] Korol R L, Kirschbaum M U F, Farquhar G D, *et al.* Effects of water status and soil fertility on the C-isotope signature in *Pinus radiata*. *Tree Physiology*, 1999, **19**:551~562.
- [11] Dawson T E, Ehleringer J R. Streamside trees that do not use steam water. *Nature*, 1991, **350**:335~37.
- [12] Moreira M Z, Sternberg L D L, Martinelli L A, *et al.* Contribution of transpiration to forest ambient vapor based on isotopic measurements. *Global Change Biology*, 1997, **3**: 439~50.
- [13] Chen S P, Bai Y F, Han X G. Applications of stable carbon isotope techniques to ecological research. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2002, **26**(5): 549~560.
- [14] Yu F Y, Xu X Z, Robert D G. Effects of water plus heat stress on gas exchange and wateruse efficiency in four species coniferous seedlings. *Scientia Silvae Sinicae*, 2004, **40**(2):38~44.
- [15] Su P X, Chen H S, Li Q S. Characteristics of $\delta^{13}\text{C}$ values of desert plants and their water utilization efficiency indicated by $\delta^{13}\text{C}$ values in the desert of Central Hexi corridor region. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2003, **25**(5):597~602.
- [16] Chen S P, Bai Y F, Han X G. Variations in Composition and Water Use Efficiency of Plant Functional Groups Based on Their Water Ecological Groups in the Xilin River Basin. *Acta Botanica Sinica*, 2003, **45**: 1251~1260.
- [17] Zhao B Z, Kondo M, Maeda M, *et al.* Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in two cultivars of upland rice during different developmental stages under three water regimes. *Plant and Soil*, 2004, **261**:61~75.
- [18] Pataki D, Ellsworth D S, Dave Evans R, *et al.* Tracing changes in ecosystem function under elevated carbon dioxide conditions. *BioScience*, 2003, **53**:805~818.
- [19] Máguas, Griffiths. Applications of stable isotopes in plant ecology. In: Esser, *et al.* eds. *Progress in Botany, Springer*, 2003, **64**: 473~505.
- [20] White J W C, Cook E R, Lawrence J R, *et al.* The deuterium to hydrogen ratios of sap in trees; implications for water sources and tree ring deuterium to hydrogen ratios. *Geochimica Et Cosmochimica Acta*, 1985, **49**: 237~246.
- [21] Luo Y H, Sternberg L. Spatial D/H heterogeneity of leaf water. *Plant Physiology*, 1992, **99**: 348~350.
- [22] Gan K S, Wong S C, *et al.* O-18 spatial patterns of vein xylem water, leaf water, and dry matter in cotton leaves. *Plant Physiology*,

- 2002, **130**(2): 1008~1021.
- [23] Sternberg L, DeNiro M, Savidge R. Oxygen isotope exchange between metabolites and water during biochemical reactions leading to cellulose synthesis. *Plant Physiology*, 1986, **82**, 423~427.
- [24] Roden J S, Lin G, *et al.* A mechanistic model for interpretation of hydrogen and oxygen isotope ratios in tree-ring cellulose. *Geochimica Et. Cosmochimica Acta*, 2000, **64**(1): 21~35.
- [25] Anderson W T, Bernasconi S M, *et al.* Model evaluation for reconstructing the oxygen isotopic composition in precipitation from tree ring cellulose over the last century. *Chemical Geology*, 2002, **182**(2~4): 121~137.
- [26] McCarroll D, Loader N J. Stable isotopes in tree rings. *Quaternary Science Reviews*, 2004, **23**(7~8): 771~801.
- [27] Yakir D, DeNiro M J. Oxygen and hydrogen isotope fractionation during cellulose metabolism in *Lemna gibba* L. *Plant Physiology*, 1990, **93**: 325~332.
- [28] Gat J R. Oxygen and hydrogen stable isotopes in the hydrologic cycle. *Annual. Review of Earth Plant. Science*, 1996, **24**: 225~62.
- [29] Williams D G, Ehleringer J R. Intra- and interspecific variation for summer precipitation use in pinyon-juniper woodlands. *Ecological Monograph*, 2000, **70**: 517~37.
- [30] Alessio G A, De Lillis M, Brugnoli E, *et al.* Water sources and water-use efficiency in mediterranean coastal dune vegetation. *Plant Biol (Stuttg)*, 2004, **6**: 350~357.
- [31] Flanagan L B, Ehleringer J R, Marshall J D. Differential uptake of summer precipitation among co-occurring trees and shrubs in a pinyon-juniper woodland. *Plant Cell Environ.*, 1992, **15**: 831~36.
- [32] Thorburn P J, Walker G R. Variation in stream water uptake by *Eucalyptus camaldulensis* with differing access to stream water. *Oecologia*, 1994, **100**: 293~301.
- [33] Dawson T E, Ehleringer J R. Plants, isotopes and water use: a catchment scale perspective. In: C Kendall, J J McDonnell, eds. *Isotope tracers in catchment hydrology*. New York: Elsevier, 1998. 165~202.
- [34] Ehleringer J R, Dawson T E. water uptake by plants: perspectives from stable isotope composition. *Plant Cell and Environment*, 1992, **15**: 1073~1082.
- [35] Dodd M B, Lauenroth W K, Welker J M. Differential water resource use by herbaceous and woody plant life forms in a shortgrass steppe community. *Oecologia*, 1998, **117**: 504~512.
- [36] Jackson P C, Meinzer F C, Bustamante M, *et al.* Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiology*, 1999, **19**: 717~724.
- [37] Stratton L C, Goldstein G, Meinzer F C. Temporal and spatial partitioning of water resources among eight woody species in a Hawaiian dry forest. *Oecologia*, 2000, **124**: 309~317.
- [38] Sala O E, Lauenroth W K, Golluscio R A. Plant functional types in temperate semi-arid regions. In: Smith T M, Shugart H H, Woodward F I, eds. *Plant functional types*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1997. 217~233.
- [39] Ehleringer J R, Evans R D, Williams D. Assessing sensitivity to change in desert ecosystems—a stable isotope approach. In: Griffith H, eds. *Stable isotopes: integration of biological, ecological and geochemical processes*. BIOS Scientific, Oxford, 1998. 223~237.
- [40] Schwinning S, Davis K, *et al.* Deuterium enriched irrigation indicates different forms of rain use in shrub/grass species of the Colorado Plateau. *Oecologia*, 2002, **130**(3): 345~355.
- [41] Snyder K A, Williams D G. Water sources used by riparian trees varies among stream types on the San Pedro River, Arizona. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2000, **105**(1~3): 227~240.
- [42] Weltzin J F, McPherson G R. Spatial and temporal soil moisture partitioning by trees and grasses in a temperate savanna, Arizona, USA. *Oecologia*, 1997, **112**: 156~164.
- [43] Ehleringer J R, Phillips S L, Schuster W S F, *et al.* Differential utilization of summer rains by desert plants, implications for competition and climate change. *Oecologia*, 1991, **88**: 430~434.
- [44] Schwinning S, Starr B I, *et al.* Dominant cold desert plants do not partition warm season precipitation by event size. *Oecologia*, 2003, **136**(2): 252~260.
- [45] Schwinning S, Starr B I, Ehleringer J R. Summer and winter drought in a cold desert ecosystem (Colorado Plateau) I. effects on soil water and plant water uptake. *Journal of Arid Environments*, 2005, **60**: 547~566.
- [46] Ingraham N L. Isotopic variations in precipitation. In: C Kendall, J J McDonnell eds. *Isotope tracers in catchment hydrology*, 1998. 87~118.
- [47] Dawson T E. Fog in the California redwood forest: ecosystem inputs and use by plants. *Oecologia*, 1998, **117**: 476~485.
- [48] Burgess S S O, Dawson T E. The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): foliar uptake and

- prevention of dehydration. *Plant Cell and Environment*, 2004, **27**: 1023~1034.
- [49] Richards J H, Caldwell M M. Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia*, 1987, **73**: 486~489.
- [50] Dawson T E. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia*, 1993, **95**: 565~574.
- [51] Caldwell M M, Richards J H. Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. *Oecologia*, 1989, **79**: 1~5.
- [52] Penuelas J, Filella I. Deuterium labelling of roots provides evidence of deep water access and hydraulic lift by *Pinus nigra* in a Mediterranean forest of NE Spain. *Environmental and Experimental Botany*, 2003, **49**(3): 201~208.
- [53] Ludwig F, Dawson T E, et al. Hydraulic lift in *Acacia tortilis* trees on an East African savanna. *Oecologia*, 2003, **134**(3): 293~300.
- [54] Switsur R, Waterhouse J. Stable isotopes in tree ring cellulose, In: Griffiths H ed. *Stable Isotopes: Integration of Biological, Ecological and Geochemical Processes*, Oxford: BIOS Scientific Publishers, 1998. 303~321.
- [55] Waterhouse J S, Switsur V R, et al. Oxygen and hydrogen isotope ratios in tree rings: how well do models predict observed values? *Earth and Planetary Science Letters*, 2002, **201**(2): 421~430.
- [56] Pendall E. Influence of precipitation seasonality on pinon pine cellulose delta D values. *Global Change Biology*, 2000, **6**(3): 287~301.
- [57] Barbour M M, Andrews T J, et al. Correlations between oxygen isotope ratios of wood constituents of *Quercus* and *Pinus* samples from around the world. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2001, **28**(5): 335~348.
- [58] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination in photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*, 1989, **40**: 503~537.
- [59] Farquhar G D, Richards R A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water use efficiency of wheat genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1984, **11**: 539~552.
- [60] Pate J S. Carbon isotope discrimination and plant water-use efficiency. In: Unkovich M, Pate J, McNeill A, et al. eds. *Stable Isotope Techniques in the Study of Biological Processes and Functioning of Ecosystems*. Dordrecht: Kluwer Academic, 2001. 19~36.
- [61] Garten C T, Taylor G E. Foliar $\delta^{13}\text{C}$ within a temperate deciduous forest: spatial, temporal, and species sources of variation. *Oecologia*, 1992, **90**: 1~7.
- [62] Niinemets U, Sonninen E, Tobias M. Canopy gradients in leaf intercellular CO_2 mole fractions revisited: interactions between leaf irradiance and water stress need consideration. *Plant Cell and Environment*, 2004, **27**: 569~583.
- [63] Waring R H, Silvester W B. Variation in foliar $\delta^{13}\text{C}$ values within tree crowns of *Pinus radiata*. *Tree Physiology*, 1994, **14**: 1203~1213.
- [64] Hubbard R M, Bond B J, Ryan M G. Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees. *Tree Physiology*, 1999, **19**: 165~172.
- [65] Oliveras I, Martinez-Vilalta J, Jimenez-Ortiz T, et al. Hydraulic properties of *Pinus halepensis*, *Pinus pinea* and *Tetraclinis articulata* in a dune ecosystem of Eastern Spain. *Plant Ecology*, 2003, **169**: 131~141.
- [66] Walcroft A S, Silvester W B, Grace C, et al. Effects of branch length on carbon isotope discrimination in *Pinus radiata*. *Tree Physiology*, 1996, **16**: 281~286.
- [67] Warren C R, Adams A M. Water availability and branch length determine $\delta^{13}\text{C}$ in foliage of *Pinus pinaster*. *Tree Physiology*, 2000, **20**: 637~643.
- [68] Brendel O, Handley L, et al. The delta C-13 of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles: spatial and temporal variations. *Annals of Forest Science*, 2003, **60**(2): 97~104.
- [69] Cernusak L A and Marshall J D. Responses of foliar $\delta^{13}\text{C}$, gas exchange and leaf morphology to reduced hydraulic conductivity in *Pinus monticola* branches. *Tree Physiology*, 2001, **21**: 1215~1222.
- [70] Ehleringer J R, Cooper T A. Correlations between carbon isotope ratio and microhabitat in desert plants. *Oecologia*, 1998, **76**: 562~566.
- [71] Chen S P, Bai Y F, Han X G. Variation of Water-Use Efficiency of *Leymus chinensis* and *Cleistogenes squarrosa* in different plant communities in Xilin river basin, Nei Mongol. *Acta Botanica Sinica*, 2002, **44**(12): 1484~1490.
- [72] Su B, Han X G, Li L H, et al. Response of $\delta^{13}\text{C}$ values and water use efficiency of plant species to environmental gradients along the grassland zone of Northeast China Transect. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, **24**(6): 648~655.
- [73] Miller J M, Williams R J, Farquhar G D. Carbon isotope discrimination by a sequence of *Eucalyptus* species along a subcontinental rainfall gradient in Australia. *Functional Ecology*, 2001, **15**: 222~232.
- [74] Stewart G R, Turnbull M H, Schmidt S, et al. ^{13}C natural abundance in plant communities along a rainfall gradient: a biological indicator

- of water availability. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1995, **22**:51~55.
- [75] Damesin C, Rambal S, Joffre R. Co-occurrence of trees with different leaf habit: a functional approach on Mediterranean oaks. *Acta Oecologica*, 1998, **19**:195~204.
- [76] Chen Y H, Hu J, Li Y H, *et al.* Application of stable carbon isotope techniques to research into water stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, **24**(5): 1027~1033.
- [77] Sharifi M R, Rundel P W. The effect of vapour pressure deficit on carbon isotope discrimination in the desert shrub *Larrea tridentata* (creosote bush). *Journal of Experimental Botany*, 1993, **44**: 481~487.
- [78] Hamerlynck E P, Huxman T E, McAuliffe J R, *et al.* Carbon isotope discrimination and foliar nutrient status of *Larrea tridentata* (creosote bush) in contrasting Mojave Desert soils. *Oecologia*, 2004, **138**: 210~215.
- [79] Brugnoli E, Hubick K T, von Caemmerer S, *et al.* Correlation between the carbon isotope discrimination in leaf starch and sugars of C3 plants and the ratio of intercellular and atmospheric partial pressures of carbon dioxide. *Plant Physiology*, 1988, **88**: 1418~1424.
- [80] Gleixner G, Danier H J, Werner R A, *et al.* Correlations between the $\delta^{13}\text{C}$ content of primary and secondary plant products in different cell compartments and that in decomposing basidiomycetes. *Plant Physiology*, 1993, **102**: 1287~1290.
- [81] Lauteri M, Brugnoli E, Spaccino L. Carbon isotope discrimination in leaf soluble sugars and in whole-plant dry matter in *Helianthus annuus* L. grown under different water conditions. In: Ehleringer J R, Hall A E, Farquhar G D, eds. *Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations*. San Diego, CA: Academic, 1993. 93~108.
- [82] Pate J S, Arthur D. $\delta^{13}\text{C}$ analysis of phloem sap carbon: novel means of evaluating seasonal water stress and interpreting carbon isotope signatures of foliage and trunk wood of *Eucalyptus globulus*. *Oecologia*, 1998, **117**:301~311.
- [83] Tans C S, Black T A, Nnyamah J U. A simple diffusion model of transpiration applied to a thinned Douglas-fir stand. *Ecology*, 1978, **59**: 1221~1229.
- [84] Hemming D L, Switsur V R, Waterhouse J S, *et al.* Climate variation and the stable carbon isotope composition of tree ring cellulose: an intercomparison of *Quercus robur*, *Fagus silvatica* and *Pinus silvestris*. *Tellus*, 1998, **50B**: 25~33.
- [85] Freyer H D, Belacy N. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ record in northern hemispheric trees during the past 500 years-and anthropogenic impact and climate suppositions. *Journal of Geophysical Research*, 1983, **88**: 6844~6854.
- [86] Ferrio J P, Florit A, *et al.* Delta C-13 and tree-ring width reflect different drought responses in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. *Oecologia*, 2003, **137**(4): 512~518.
- [87] Saurer M, Siegenthaler U, Schweingruber F. The climate-carbon isotope relationship in tree rings and the significance of site conditions. *Tellus*, 1995, **47B**: 320~330.
- [88] Grantz D A. Plant responses to atmospheric humidity. *Plant, Cell and Environment*, 1990, **13**:667~79.
- [89] Scheidegger Y, Saurer M, Bahn M, *et al.* Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: a conceptual model. *Oecologia*, 2000, **125**: 350~357.
- [90] Farquhar G D, Barbour M M, Henry B K. Interpretation of oxygen isotope composition of leaf material. In: Griffiths H ed. *Stable Isotopes: Integration of Biological, Ecological and Geochemical Processes*. Oxford: BIOS Sci., 1998. 27~48.
- [91] Saurer M, Aellen K, Siegwolf R. Correlation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ in cellulose of trees. *Plant Cell and Environment*, 1997, **20**:1543~50.
- [92] Ehleringer J R, Dawson T E. Water uptake by plants: perspectives from stable isotope composition. *Plant Cell and Environment*, 1992, **15**:1073~82.
- [93] DeLucia E H, Schlesinger W H. Resource-use efficiency and drought tolerance in adjacent Great Basin and Sierran plants. *Ecology*, 1991, **72**: 51~58.
- [94] Valentini R, Scarascia Mugnozza G E, Ehleringer J R. Hydrogen and carbon isotope ratios of selected species of a Mediterranean *macchia* ecosystem. *Functional Ecology*, 1992, **6**: 627~631.
- [95] Borghetti M, Cinnirella S, Magnani F, *et al.* Impact of long-term drought on xylem embolism and growth in *Pinus halepensis* Mill. *Trees*, 1998, **12**:187~195.
- [96] Drake P L, Franks P J. Water resource partitioning, stem xylem hydraulic properties, and plant water use strategies in a seasonally dry riparian tropical rainforest. *Oecologia*, 2003, **137**(3): 321~329.
- [97] Ohte N, Koba K, *et al.* Water utilization of natural and planted trees in the semiarid desert of Inner Mongolia, China. *Ecological Applications*, 2003, **13**(2): 337~351.
- [98] Wilson K, Carlson T, Bunce J. Feedback significantly influences the simulated effect of CO_2 on seasonal evapotranspiration from two agricultural species. *Global Change Biology*, 1999, **5**, 903~917.

- [9 9] Dawson T E. Determining water use by trees and forests from isotopic, energy balance and transpiration analyses; the roles of tree size and hydraulic lift. *Tree Physiology*, 1996, **16**:263~72.
- [100] Thorburn P J, Hatton T J, Walder G R. Combining measurements of transpiration and stable isotopes of water to determine groundwater discharge from forests. *Journal of Hydrology*, 1993, **150**:563~87.
- [101] Wang X F, Yakir D. Using stable isotopes of water in evapotranspiration studies. *Hydrological Processes*, 2000, **14**(8): 1407~1421.
- [102] Yakir D. Oxygen-18 of leaf water; a crossroad for plant-associated isotopic signals. In: Griffiths H, ed. *Stable Isotopes: Integration of Biological, Ecological and Geochemical Processes*. Oxford: BIOS Sci. , 1998.
- [103] Yepez E A, Williams D G, *et al.* Partitioning overstory and understory evapotranspiration in a semiarid savanna woodland from the isotopic composition of water vapor. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2003, **119**(1~2): 53~68.
- [104] Flanagan L B, Comstock J P, Ehleringer J R. Comparison of modeled and observed environmental influences in stable oxygen and hydrogen isotope composition of leaf water in *Phaseolus vulgaris*. *Plant Physiology*, 1991, **96**: 588~596.
- [105] Yakir D, Wang X F. Fluxes of CO₂ and water between terrestrial vegetation and the atmosphere estimated from isotope measurements. *Nature*, 1996, **380**: 515~517.
- [106] Ferretti D F, Pendall E, Morgan J A, *et al.* Partitioning evapotranspiration fluxes from a Colorado grassland using stable isotopes: Seasonal variations and ecosystem implications of elevated atmospheric CO₂. *Plant and Soil*, 2003, **254**: 291~303.
- [107] Scott R L, Watts C, *et al.* The understory and overstory partitioning of energy and water fluxes in an open canopy, semiarid woodland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2003, **114**(3~4): 127~139.
- [108] Tuzet A, Castell J F, Perrier A, *et al.* Flux heterogeneity and evapotranspiration partitioning in a sparse canopy: the fallow savanna. *Journal of Hydrology*, 1997, 188~189, 482~493.
- [109] Harwood K G, Gillon J S, Griffiths H, *et al.* Diurnal variation of $\Delta^{13}\text{CO}_2$, $\Delta\text{C}^{18}\text{O}^{16}\text{O}$ and evaporative site enrichment of $\delta\text{H}_2^{18}\text{O}$ in *Piper aduncum* under field conditions in Trinidad. *Plant Cell and Environment*, 1998, **21**:269~83.
- [110] Dawson T E, Pausch R C, Parker H M. The role of hydrogen and oxygen stable isotopes in understanding water movement along the soil-plant-atmospheric continuum. In: Griffiths H eds. *Stable Isotopes: Integration of Biological, Ecological and Geochemical Processes*. Oxford: BIOS Sci. , 1998. 169~183.

参考文献:

- [13] 陈世苹,白永飞,韩兴国. 稳定碳同位素技术在生态学研究中的应用. 植物生态学报, 2002. **26**(5): 549~560.
- [14] 喻方圆,徐锡增,Robert DG. 水分和热胁迫处理对 4 种针叶树苗木气体交换和水分利用效率的影响. 林业科学, 2004. **40**(2):38~44.
- [15] 苏培玺,陈怀顺,李启森. 河西走廊中部沙漠植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的特点及其对水分利用效率的指示. 冰川冻土, 2003, **25**(5):597~602.
- [72] 苏波,韩兴国,李凌浩,等. 中国东北样带草原区植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值及水分利用效率对环境梯度的响应. 植物生态学报, 2000, **24**(6):648~655.
- [76] 陈英华,胡俊,李裕红,等. 碳稳定同位素技术在植物水分胁迫研究中的应用. 生态学报, 2004. **24**(5):1027~1033.