

内陆黑河流域植物稳定碳同位素变化及其指示意义

苏培玺, 严巧娣

(中国科学院寒区旱区环境与工程研究所 临泽内陆河流域研究站, 兰州 730000)

摘要:对黑河流域山地、绿洲和荒漠区木本植物叶片或同化枝进行稳定碳同位素分析得出, 山地植物稳定碳同位素比率($\delta^{13}\text{C}$) 在 -23‰ ~ -29‰ 之间, 平均值为 -26.3‰ ; 绿洲植物在 -26‰ ~ -30‰ 之间, 平均值为 -27.2‰ ; 荒漠植物在 -23‰ ~ -28‰ 和 -12‰ ~ -15‰ 两个范围, 平均值分别为 -26.0‰ 和 -13.8‰ , 严酷生境植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值较高。同种植物在不同生境下的 $\delta^{13}\text{C}$ 值, 也表现为较差生境高于较好生境。荒漠河岸林树种胡杨(*Populus euphratica*) 柳树形叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 值低于杨树形叶。无论是山区还是荒漠区, 随着海拔高度增加, 有些植物稳定碳同位素辨别力(Δ) 减小, 有些变化不明显, 青海云杉(*Picea crassifolia*) 的 Δ 值随着海拔升高线性递减显著。研究得出, 荒漠植被中高水分利用效率(WUE) 的 C_4 植物占有一定比例。严酷生境下植物 WUE 高于较好生境。胡杨长条形叶的 WUE 最低, 圆形叶的最高, 由幼苗时期的柳树形叶向杨树形叶的演变中 WUE 在提高。青海云杉为黑河上游山区环境变化的重要指示植物。同种植物过高的 $\delta^{13}\text{C}$ 值指示着植物的衰退和生境的严重胁迫。植物适应干旱环境是沿着有利于提高水分利用效率的方向发展。

关键词:黑河; 内陆河; 稳定碳同位素辨别力; C_4 植物; 水分利用效率; 环境; 青海云杉; 胡杨

文章编号: 1000-0933(2008)04-1616-09 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Stable carbon isotope variation in plants and their indicating significances along the inland Heihe River basin of northwestern China

SU Pei-Xi, YAN Qiao-Di

Linze Inland River Basin Research Station, Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(4): 1616 ~ 1624.

Abstract: The inland Heihe River basin of arid region in northwestern China is composed by three great landscapes: the mountain, the oasis and the desert. The upriver mountain is a sensitive region to the environmental change, which suffers little human interference; in the midriver and downriver regions, the oases and deserts are ecological fragile regions, and their environmental transition is the focus that people pay attention to. Plant is an indicator of environmental change, and compared with the other organs, photosynthetic organ is more sensitive, as its characteristics can imply the influence of the environmental factor change or the adaptation to the environment.

Along the Heihe River basin, from the water source collection area to the water source vanishing area, leaves or assimilation shoots of plants were collected to determine the stable carbon isotope ratio. The results showed that stable carbon isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$) of the plants on the mountain regions were between -23‰ ~ -29‰ , with the mean value of

基金项目:国家自然科学基金资助项目(40771005; 40471046); 中国科学院西部行动计划资助项目(KZCX2-XB2-04; KZCX2-XB2-09)

收稿日期:2007-05-16; **修订日期:**2008-01-07

作者简介:苏培玺(1964 ~), 男, 甘肃会宁人, 博士, 研究员, 主要从事植物逆境生理生态与节水农业生态研究. E-mail: supx@lzb.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 40771005, 40471046) and the Action Plan for West Development Project of the Chinese Academy of Sciences (No. KZCX2-XB2-04; KZCX2-XB2-09)

Received date: 2007-05-16; **Accepted date:** 2008-01-07

Biography: SU Pei-Xi, Ph. D., Professor, mainly engaged in plant stress physiological ecology and water saving agricultural ecology. E-mail: supx@lzb.ac.cn

-26.3‰; the $\delta^{13}\text{C}$ of the plants in oases were between -26‰ — -30‰, with the mean value of -27.2‰; while the $\delta^{13}\text{C}$ of the plants in deserts were among -23‰ — -28‰ and -12‰ — -15‰, with the mean values of -26.0‰ and -13.8‰, respectively. The $\delta^{13}\text{C}$ was higher in the harsher environments. For the same species in different habitats, it showed that the $\delta^{13}\text{C}$ was higher when the habitat was harsher. For *Populus euphratica*, tree species of desert riparian forest, the $\delta^{13}\text{C}$ of its willow leaves were lower than that of its poplar leaves. Either in the mountain region or in the desert, along the increasing altitude, stable carbon isotope discriminations (Δ) of some plants reduced, while some were not notable. The Δ of *Picea crassifolia* significantly linearly decreased with the increasing altitude.

It can be concluded that the C_4 plants occupy certain proportion in the desert vegetations. Water use efficiency (WUE) of plants in harsh habitat was higher than in suitable habitat. For *P. euphratica*, WUE of its linear leaves was the lowest, and that of the orbicular leaves was the highest among the different leaf morphologies; WUE rose as the willow leaves in seedling period grew to poplar leaves. *P. crassifolia* may be used as an important indicator plant to the environmental change of the mountain area of the upriver region of Heihe River. Among the trees in the Qilian Mountain area, the WUE of the evergreen *P. crassifolia* is the highest, the high WUE may be the reason that *P. crassifolia* is the dominant species in the Qilian Mountain area. Exorbitant $\delta^{13}\text{C}$ of the same species indicates the decline of the plant and the severe stress of the habitat. Plant adapting arid environment is along the direction helping to improve the water use efficiency.

Key Words: inland river; Heihe River; stable carbon isotope discrimination; C_4 plant; water use efficiency; environment; *Picea crassifolia*; *Populus euphratica*

干旱区内陆河流域由山地、绿洲和荒漠三大景观组成,上游山地受人类活动干扰少,为环境变化敏感区;中下游绿洲及荒漠是生态脆弱区,其环境变化成为人们关注的焦点。在自然生态系统中,不同植物对其生境的资源利用有不同的生态对策,表现为不同的植被格局与区系特征。植物是环境变化的指示器,叶片是植物的主要光合器官,也是对环境变化较为敏感的营养器官,其特征能体现环境因子变化的影响或植物对环境的适应。

植物按光合途径区分为 C_3 、 C_4 和 CAM 植物三大类,植物光合途径除由遗传特性决定外,适应极端环境的进化改变也是一个很重要方面^[1,2]。具有 C_4 光合途径的植物在高温、强光和低水分条件下具有珍贵的竞争优势^[3], C_4 灌木和半灌木能够生长在年降水量不足 100 mm 的沙漠、戈壁^[4]。 C_3 与 C_4 植物在地理分布上的区别及其与特定生境的关系使资源的利用在时间和空间上具有分隔性,增加了资源的利用效率和物种共存的几率。光合作用是植物对环境变化最敏感的生理过程之一,是不同碳素代谢途径的植物产生碳同位素分异的本质^[5,6]。植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值可用于区分植物的光合途径^[7~9]。植物水分利用效率(WUE)是探明植物对于环境变化适应性以及预测环境变化的重要指标^[10],植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值可以作为 WUE 的一个指示值或表征值^[11,12],提供短期或长期水分利用效率的比较,分析植物对环境变化的响应^[13~15]。水分是内陆河流域生态系统结构和功能的主导因子,根据生境选择抗旱性强、WUE 高的植物种是内陆河流域植被恢复的一项重要措施。

本研究拟通过对黑河流域上、中、下游和不同生境植物叶片或同化枝中 ^{13}C 自然丰度的测定,比较不同植物叶片或同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值和稳定碳同位素辨别力(Δ)的变化,以及同一植物在不同生境下 $\delta^{13}\text{C}$ 值和不同海拔高度下 Δ 值的差异,用 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化分析植物对环境的适应能力,探讨植物的光合作用途径、水分利用效率和对不同生境的响应,为内陆河流域生态系统保育和防护体系建设,以及利用植物指示环境变化提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

黑河上游祁连山区位于青藏高原北部边缘,为水源形成汇集区,主要分布有冰川积雪冻土带、高寒草甸

带、高山灌丛带、山地森林带和草地带,起着调节流域水分时空分布的重要作用。中游主要为绿洲和分布在四周的荒漠,绿洲为水源消耗区。下游位于巴丹吉林沙漠北部及其延伸区,为水源消失区,主要为荒漠和河岸林景观。黑河流域总面积约 13 万 km²,从祁连山区的年降水量 400 ~ 600 mm 到下游额济纳旗的 30 ~ 40mm,这样大的降水梯度导致了沿黑河流域截然不同的地理景观和植被分布,山区为半干旱、半湿润山地森林草原,在中温带半湿润森林草原区,阴坡、半阴坡为森林和灌丛,阳坡为草地和矮灌木,土壤类型阳坡为栗钙土,阴坡为灰褐土,年均气温 0.5℃,平均年降水量 435 mm^[16],水量平衡特征为降水量大于蒸发量^[17]。中游为中温带干旱荒漠区,降水量从张掖市甘州区向高台县依次递减,年均气温 7.6℃,平均年降水量 116 mm,年潜在蒸发量 2110 mm,蒸发量是降水量的近 20 倍。下游为中温带超干旱荒漠区,年均气温 8.3℃,平均年降水量 38 mm,年潜在蒸发量 3841 mm^[16]。

1.2 样品采集和分析

2002 年 8 月 30 日至 9 月 10 日,对黑河流域进行了全面考察,沿途根据不同海拔高度、群落类型和生境选择样点,采集植物冠层阳面成熟叶片,以对环境变化具有记录作用的木本植物为主,同时采集个别优势草本种,基本包括了黑河流域自然生长的优势植物种。样品数为 1 个的植物种,主要用于鉴定它们的光合途径和比较种间水分利用效率的大小;对一些进行不同生境和海拔梯度分析的植物进行了多点采样。每个样品在 3 ~ 5 个不同的个体上采集混合而成。采样时将材料表面的尘土等杂质用毛刷刷净,样品带回实验室用烘箱在 80℃ 下烘干 24 h,封存于密封塑料袋内以备分析用。分析在中国科学院地质与地球物理研究所兰州油气资源研究中心进行,用 MAT-252 质谱仪测定稳定碳同位素比率,用下面公式计算:

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = [(R_{\text{样品}} - R_{\text{标准}}) / R_{\text{标准}}] \times 10^3$$

式中, $R_{\text{样品}}$ 和 $R_{\text{标准}}$ 分别表示样品和标样的碳同位素比值,结果以 PDB 为标准表示。

碳同位素辨别力用下面公式计算^[18]:

$$\Delta = (\delta_{\text{空气}} - \delta_{\text{植物}}) / (1 + \delta_{\text{植物}})$$

Δ 值计算中消除了不同区域空气 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化的影响,可集中于生物学问题的分析,能够直接进行不同海拔高度下样品的比较^[18~20]。空气的 $\delta^{13}\text{C}$ 值是相对稳定的^[18],计算中 $\delta_{\text{空气}}$ 取 -9.23‰^[21]。

地理位置和海拔高度用 GPS 测定。

黑河中、下游人类活动频繁,水文过程复杂,形成了迥异的生境。选择典型荒漠植物,采集在不同生境下的样品,分析其对生境的指示作用。生境主要包括:撂荒地,由于黑河向下游分水,中游用水受到限制后的弃耕地;河谷滩地,河流形成的漫滩;胡杨林地,黑河下游额济纳旗胡杨林自然保护区;丘间低地,黑河中游绿洲北部沙丘之间的低地;山前戈壁,祁连山山前冲击洪积平地;沙漠,黑河中游北部巴丹吉林沙漠南缘延伸带,也称河西走廊沙漠;下游戈壁,内蒙古额济纳旗东居延海古河滩戈壁。

分布于下游额济纳旗的荒漠河岸林树种胡杨 (*Populus euphratica*),其叶形多变化,归纳为杨树形叶和柳树形叶两大类,具体分为:卵圆形、三角状卵圆形、椭圆形、圆形、长条形和披针形等,在不同地下水位下丰度不同,可以指示植物的长势和生境变化,为此,对相同植株的不同叶形进行了重点采样分析。

1.3 统计分析

数据分析及绘图用 Origin 6.0 软件,同一植物在不同生境下叶片或同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 值之间的差异采用单因子方差分析,各个水平间的多重比较采用最小显著极差法。

2 结果

2.1 不同植物叶片或同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值的比较

表 1 包含了黑河流域 40 多种主要木本植物种,山区主要植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值在 -23‰ ~ -29‰ 之间,平均为 -26.3‰;除低山区的常绿灌木爬地柏外,青海云杉的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最高,为 -24.9‰;祁连圆柏的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在乔木树种中仅次于青海云杉;最低的是山杨和乌柳。可以看出,常绿乔木树种叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值高于落叶乔木山杨,也高于草本珠芽蓼。从生活型比较,常绿乔木树种(青海云杉、祁连圆柏)叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值平均为 -25.2‰,金露梅、

鲜黄小檗、吉拉柳、银露梅、灰栒子、小叶茶藨子、狭叶锦鸡儿等灌木叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值平均为 -26.5‰ , 灌木叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值高于草本珠芽蓼, 但不同种之间差异较大。

表 1 黑河流域山区、绿洲和荒漠植物叶片或同化枝的稳定碳同位素比率($\delta^{13}\text{C}$)和辨别力(Δ)

Table 1 Stable carbon isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$) and discrimination (Δ) of leaves or assimilating shoots of different plants in the mountain, oases and deserts along the Hehei River basin

植物种 Species	生活型* Life form	样品数 Sample size	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	Δ (‰)
上游山区 Upriver mountain				
青海云杉 <i>Picea crassifolia</i> ¹⁾	乔木	5	-24.94 ± 0.40	16.11 ± 0.41
金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i> ¹⁾	灌木	4	-27.41 ± 0.26	18.69 ± 0.27
鲜黄小檗 <i>Berberis diaphana</i> ¹⁾	灌木	3	-26.81 ± 0.62	18.06 ± 0.65
吉拉柳 <i>Salix gilashanica</i> ¹⁾	灌木	3	-26.16 ± 0.28	17.38 ± 0.30
乌柳 <i>Salix cheilophila</i> ¹⁾	小乔木	2	-27.95 ± 0.65	19.26 ± 0.69
祁连圆柏 <i>Sabina przewalskii</i>	乔木	1	-25.40	16.59
山杨 <i>Populus davidiana</i>	乔木	1	-28.07	19.38
爬地柏 <i>Sabina vulgaris</i>	小灌木	1	-23.88	15.01
银露梅 <i>Potentilla glabra</i>	灌木	1	-25.32	16.51
灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	灌木	1	-25.24	16.42
小叶茶藨子 <i>Ribes pulchellum</i>	灌木	1	-27.12	18.39
珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	草本	1	-27.01	18.27
狭叶锦鸡儿 <i>Caragana stenophylla</i>	灌木	1	-27.26	18.54
中游绿洲 Midriver oasis				
西北沙柳 <i>Salix psammophila</i>	灌木	2	-26.53 ± 0.17	17.77 ± 0.18
小叶杨 <i>Populus simonii</i>	乔木	1	-26.95	18.21
垂柳 <i>Salix babylonica</i>	乔木	1	-26.81	18.06
新疆杨 <i>Populus alba</i> var. <i>pyramidalis</i>	乔木	1	-26.56	17.80
临泽小枣 <i>Zizyphus jujube</i> ²⁾	乔木	1	-26.57	17.81
沙枣 <i>Elaeagnus angustifolia</i> ²⁾	乔木	1	-28.08	19.40
二白杨 <i>Populus gansuensis</i> ²⁾	乔木	1	-29.18	20.54
中、下游荒漠 Midriver and downriver deserts				
红沙 <i>Reaumuria soongorica</i> ³⁾	小灌木	10	-24.95 ± 0.45	16.12 ± 0.47
黑果枸杞 <i>Lycium ruthenicum</i> ³⁾	灌木	5	-27.92 ± 0.64	19.23 ± 0.67
芦苇 <i>Phragmites communis</i> ³⁾	草本	2	-25.06 ± 1.09	16.23 ± 1.13
泡泡刺 <i>Nitraria sphaerocarpa</i> ¹⁾	小灌木	5	-25.56 ± 0.50	16.76 ± 0.52
骆驼刺 <i>Alhagi sparsifolia</i> ¹⁾	半灌木	4	-27.51 ± 0.62	18.80 ± 0.65
膜果麻黄 <i>Ephedra przewalskii</i> ¹⁾	灌木	4	-24.29 ± 0.82	15.44 ± 0.85
怪柳 <i>Tamarix gansuensis</i> ¹⁾	灌木	2	-25.30 ± 1.09	16.48 ± 1.13
霸王 <i>Zygophyllum xanthoxylon</i> ¹⁾	小灌木	2	-25.48 ± 0.31	16.68 ± 0.33
小果白刺 <i>Nitraria sibirica</i>	灌木	1	-25.72	16.93
紫菀木 <i>Asterothamnus alyssoideus</i>	半灌木	1	-26.91	18.17
灌木亚菊 <i>Ajania fruticulosa</i>	半灌木	1	-26.66	17.91
沙蒿 <i>Artemisia arenaria</i>	半灌木	1	-27.79	19.09
芨芨草 <i>Achnatherum splendens</i>	草本	1	-26.07	17.29
灰叶铁线莲 <i>Clematis canescens</i>	灌木	1	-26.55	17.79
中麻黄 <i>Ephedra intermedia</i>	灌木	1	-23.01	14.10
苦豆子 <i>Sophora alopecuroides</i>	草本	1	-26.62	17.87
唐古特白刺 <i>Nitraria tangutorum</i>	灌木	1	-26.48	17.72
梭梭 <i>Haloxylon ammodendron</i> ³⁾	灌木	6	-13.62 ± 0.27	4.45 ± 0.27
珍珠 <i>Salsola passerina</i> ³⁾	半灌木	4	-14.82 ± 0.41	5.72 ± 0.38
沙拐枣 <i>Calligonum mongolicum</i> ³⁾	灌木	3	-13.49 ± 0.49	4.32 ± 0.50
河西沙拐枣 <i>Calligonum potanini</i> ³⁾	灌木	2	-13.61 ± 0.24	4.44 ± 0.24
戈壁沙拐枣 <i>Calligonum gobicum</i>	灌木	1	-12.97	3.79
甘肃沙拐枣 <i>Calligonum chinense</i>	灌木	1	-14.42	5.27
红皮沙拐枣 <i>Calligonum rubicundum</i>	灌木	1	-13.54	4.37

1) 数据用于海拔梯度影响分析 Data are used to analyse the effects of altitudinal gradient; 2) 为 2001 年采集样品 Samples were collected in 2001;

3) 数据用作不同生境分析 Data are used to analyse the effects of habitat; * 乔木 Tree; 小乔木 Subtree; 灌木 Shrub; 小灌木 Subshrub; 半灌木 Semishrub; 草本 Perennial herb

绿洲区几种主要木本植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在 -26‰ ~ -30‰ 之间(表 1), 平均为 -27.2‰ 。杨属中不同乔木种比较, 叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异较大, 新疆杨最高, 不次于当地珍贵乡土果树临泽小枣。灌木西北沙柳在无灌溉条件下常生于近绿洲的丘间低地, 其 $\delta^{13}\text{C}$ 值与需要灌溉才能生长发育的乔木树种相比为高。

荒漠区植物叶片或同化枝的 $\delta^{13}\text{C}$ 值分布在 -23‰ ~ -28‰ 和 -12‰ ~ -15‰ 两个范围(表 1), 平均值分别为 -26.0‰ 和 -13.8‰ 。在低值这一范围中, 麻黄科的两种灌木中麻黄和膜果麻黄的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最高, 这两种植物常散生于戈壁或与泡泡刺等植物混生; 黑果枸杞、沙蒿、骆驼刺的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最低。在高值这一范围中, 灌木戈壁沙拐枣的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最高, 半灌木珍珠最低。

2.2 同种植物叶片或同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值的比较

荒漠植物红沙在不同生境下 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化见图 1a, 方差分析表明, 它们之间存在极显著差异 ($F = 223.30 > F_{0.01}(6, 14) = 4.46$), 撂荒地、河谷滩地和胡杨林地等水分条件较好的环境下 $\delta^{13}\text{C}$ 值明显小于沙漠戈壁等水分条件差的环境。多重比较结果 ($LSR_{0.05}(7, 14) = 0.47$, $LSR_{0.01}(7, 14) = 0.59$) 见图 1a, 可以看出, 严酷环境使 $\delta^{13}\text{C}$ 值提高。

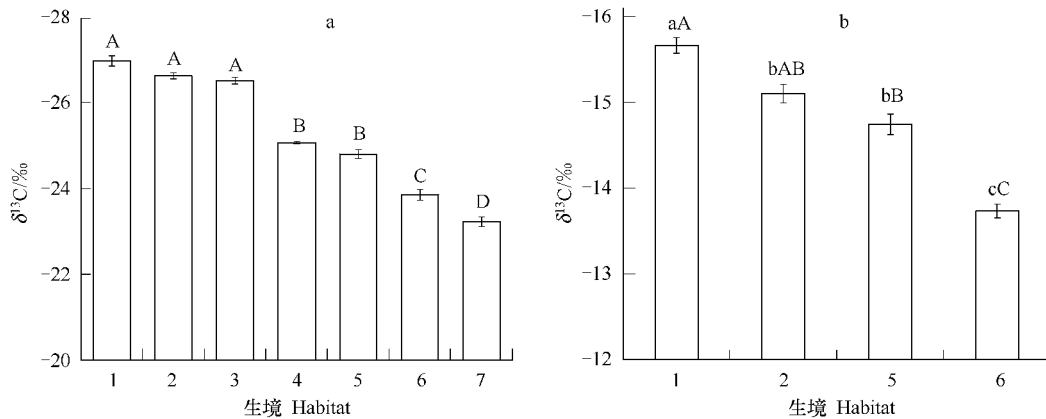


图 1 荒漠植物红沙(a)和珍珠(b)在不同生境下叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化

Fig. 1 Variations of foliar $\delta^{13}\text{C}$ of desert plants *Reaumuria soongorica* (a) and *Salsola passerina* (b) in different habitats

1 撂荒地 Abandoned land; 2 河谷滩地 Floodplain; 3 胡杨林地 Woodland of *Populus euphratica*; 4 丘间低地 Inter-dune depression; 5 山前戈壁 Gobi before mountain; 6 沙漠 Desert; 7 下游戈壁 Gobi of downriver region

不同的小写字母表示它们之间存在显著差异 ($P < 0.05$), 不同的大写字母表示它们之间存在极显著差异 ($P < 0.01$) The different small letter means significant difference at the 0.05 P -level, the different capital letter means significant difference at the 0.01 P -level

荒漠植物珍珠在不同生境下 $\delta^{13}\text{C}$ 值也表现出明显的不同(图 1b), 方差分析表明, 它们之间存在极显著差异 ($F = 62.07 > F_{0.01}(3, 8) = 7.59$), 在沙漠条件下明显高于撂荒地, 多重比较得出 ($LSR_{0.05}(4, 8) = 0.47$, $LSR_{0.01}(4, 8) = 0.64$) (图 1b), 河谷滩地和山前戈壁环境下 $\delta^{13}\text{C}$ 值没有显著差异 ($P < 0.05$), 撂荒地与沙漠环境比较, $\delta^{13}\text{C}$ 值存在极显著差异 ($P < 0.01$), 与红沙有类似的结果。

土壤水分测定表明, 0 ~ 60cm 土层土壤重量含水量平均分别为: 撂荒地 $10.2\% \pm 0.7\%$, 河谷滩地 $9.5\% \pm 0.8\%$, 胡杨林地 $8.4\% \pm 1.2\%$, 丘间低地 $8.2\% \pm 1.0\%$, 山前戈壁 $5.6\% \pm 0.5\%$, 沙漠 $2.7\% \pm 0.6\%$, 下游戈壁 $1.8\% \pm 0.5\%$ 。比较看出, 水分条件越好, 红沙和珍珠都表现出 $\delta^{13}\text{C}$ 值越小。

在红沙 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -26.5‰ 的胡杨林地, 胡杨生长良好; 在红沙 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -25.1‰ 的丘间低地, 有大量的白刺包, 形成白刺红沙群落; 在西居沿海戈壁上, 梭梭部分衰退, 出现红沙的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -24.1‰ 。黑果枸杞 $\delta^{13}\text{C}$ 值在严重衰退时为 -25.8‰ , 长势弱时为 -27.7‰ , 长势一般时为 -27.8‰ , 长势较好时为 -28.6‰ , 长势旺盛时为 -29.7‰ 。在相同海拔下, 芦苇在中游绿洲靠近黑河边叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -26.1‰ , 在荒漠干旱环境下为 -23.9‰ 。同种植物长势越旺盛, $\delta^{13}\text{C}$ 值就越小; 土壤水分条件越差, $\delta^{13}\text{C}$ 值就越高。

沙丘顶部生长的梭梭 $\delta^{13}\text{C}$ 为 -12.9‰ , 梭梭开始死亡, 表现出明显的衰退现象; 在西居沿海戈壁上, 部分

衰退梭梭的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -13.2‰ ;在砾石戈壁上稀疏梭梭林长势较好, $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -14.2‰ 。沙拐枣严重衰退时 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -12.7‰ ,长势弱时 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -13.4‰ ,长势较好时 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -14.4‰ 。河西沙拐枣在西居沿海戈壁上 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -13.4‰ ,在胡杨林地地为 -13.8‰ 。同样得出,同种植物水分条件越差, $\delta^{13}\text{C}$ 值越高,过高的 $\delta^{13}\text{C}$ 值预示着植物的严重衰退。

胡杨不同叶形 $\delta^{13}\text{C}$ 值各不相同(图 2),分析表明,它们之间存在显著差异($F = 40.86 > F_{0.05}(5, 12) = 3.11$),长条形叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最小,为 -29.3‰ ,圆形叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最大,为 -27.5‰ ,多重比较($LSR_{0.05}(6, 12) = 0.44$)得出(图 2),长条形叶与其它叶之间存在显著差异,披针形叶、椭圆形叶与三角状卵圆形叶之间无显著差异,圆形叶与其它叶之间存在显著差异。分不同类型比较,柳树形叶(长条形和披针形)的 $\delta^{13}\text{C}$ 值平均为 -29.0‰ ,杨树形叶(椭圆形、三角状卵圆形、卵圆形和圆形)平均为 -28.3‰ ,柳树形叶小于杨树形叶。对生长在不同地下水位下的同龄胡杨卵圆形叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值分析得出,地下水位高处为 -30.0‰ ,地下水位较低处为 -28.9‰ ,地下水位更低、树冠顶端出现枯死现象的为 -27.1‰ 。同一叶形,水分供应充足时 $\delta^{13}\text{C}$ 值较小。

2.3 不同海拔高度下植物叶片或同化枝 Δ 值的变化

不同海拔高度下山区常绿乔木青海云杉叶片的 Δ 值变化见图 3a,可以看出, Δ 值随着海拔高度的增加而减小,线性关系明显($r^2 = 0.98$, $P < 0.001$),平均衰减梯度为 $0.78\text{‰}/100\text{m}$ 。青海云杉从山区引种到绿洲,环境条件发生了显著变化,光热条件明显改善, Δ 值明显增大,在海拔为 1600 m 的张掖绿洲为 19.5‰ ,而山区平均为 16.1‰ (表 1)。

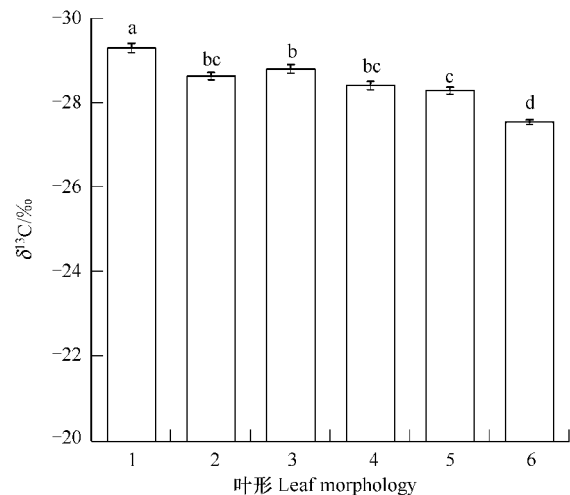


图 2 胡杨不同叶形叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的比较

Fig. 2 Comparison in $\delta^{13}\text{C}$ of different morphological leaves of *Populus euphratica*

1. 长条形 Linear; 2. 披针形 Lanceolate; 3. 椭圆形 Oblong; 4. 三角状卵圆形 Deltoid-ovate; 5. 卵圆形 Ovate; 6. 圆形 Orbicular
不同的小写字母表示它们之间存在显著差异 ($P < 0.05$) The different small letter means significant difference at the 0.05 P -level

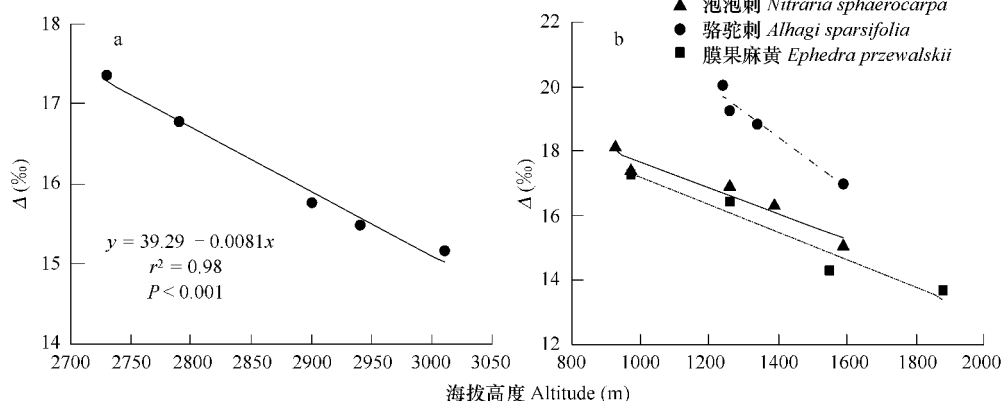


图 3 青海云杉(a)和荒漠植物(b)在不同海拔高度下叶片或同化枝 Δ 值的变化

Fig. 3 Variations of Δ of leaves or assimilating shoots at different altitudes for *Picea crassifolia* (a) and desert plants (b)

线性回归方程 Linear regression equations: 泡泡刺 *Nitraria sphaerocarpa*, $y = 21.69 - 0.0040x$, $r^2 = 0.93$, $P = 0.007$; 骆驼刺 *Alhagi sparsifolia*, $y = 29.51 - 0.0079x$, $r^2 = 0.96$, $P = 0.021$; 膜果麻黄 *Ephedra przewalskii*, $y = 21.48 - 0.0043x$, $r^2 = 0.94$, $P = 0.028$

其它一些山区植物也有同样的变化趋势,鲜黄小檗在海拔 2450 m 时 Δ 值为 19.3‰ , 2690 m 时为 17.8‰ , 2730 m 时减小到 17.1‰ 。小乔木乌柳在海拔 1840 m 时为 19.9‰ ,升高到 2800 m 时减小到 18.6‰ 。

金露梅和吉拉柳随着海拔高度的增加 Δ 值的变化不明显。

荒漠植物泡泡刺、骆驼刺和膜果麻黄叶片的 Δ 值随海拔高度的变化见图 3b, 随着海拔高度的增加, 3 种植物的 Δ 值呈线性递减, 不同的植物有不同的递减速率。其它一些生长在荒漠地区的植物也有类似的特点, 柽柳叶片的 Δ 值在海拔 973 m 时为 17.6‰, 1430 m 时降低到 15.3‰。霸王叶片 Δ 值随海拔高度的变化不明显。

3 讨论与结论

不同光合途径的植物具有显著不同的 $\delta^{13}\text{C}$ 值^[5,6]。Bender^[7,8] 和 Smith 等^[9] 最早提出用稳定碳同位素技术区分植物的光合途径, C_3 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在 $-23\text{‰} \sim -32\text{‰}$ 之间, C_4 植物在 $-6\text{‰} \sim -19\text{‰}$ 之间, CAM 植物在 $-10\text{‰} \sim -22\text{‰}$ 之间。由表 1 看出, 山区主要木本植物均为 C_3 植物。荒漠植物明显分为两大类, 红沙、黑果枸杞、泡泡刺、骆驼刺、膜果麻黄、霸王、小果白刺、紫菀木、灌木亚菊、沙蒿、灰叶铁线莲、中麻黄、苦豆子、唐古特白刺等为 C_3 植物, 珍珠、河西沙拐枣、戈壁沙拐枣、甘肃沙拐枣、红皮沙拐枣与梭梭、沙拐枣(也叫蒙古沙拐枣)^[22] 一样, 为 C_4 植物。

C_4 植物主要分布在热带稀树大草原、温带草原和半荒漠灌木丛林地^[23]。根据我国划分气候带的标准, $\geq 10^\circ\text{C}$ 的天数在 100 ~ 171d, 积温在 1600℃ 至 3200 ~ 3400℃ 之间, 1 月平均气温在 -30°C 至 $-12 \sim -6^\circ\text{C}$ 之间为中温带^[24]。黑河流域中、下游 $\geq 10^\circ\text{C}$ 的天数在 140 ~ 170d, 积温在 3000 ~ 3300℃, 降水稀少, 从中游的不足 200mm 到下游的 30mm 多, 为典型的中温带干旱、极干旱地区。从全球来看, C_4 植物绝大部分属单子叶植物纲, 为禾草和莎草, C_4 单子叶植物分布与温度紧密相关, C_4 双子叶植物分布与干旱等环境因素有关。在美国 Sonoran 荒漠里, C_4 双子叶植物能达到的最大多为 4.4%, 随着干旱程度的减小, C_4 双子叶植物在植物区系中的多度也减少^[1]。我国中温带荒漠里分布着一定比例的 C_4 木本植物, 以蓼科 (Polygonaceae) 和藜科 (Chenopodiaceae) 为主, 它们的多度与环境的关系, 还需要进一步研究。

植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与 WUE 呈正相关关系^[20,25~27]。由表 1 得出, 山区植物中青海云杉的 WUE 最高; 落叶乔木山杨的 WUE 最低, 在山区零星分布在水分条件较好的地方。金露梅、鲜黄小檗、吉拉柳、银露梅、灰栒子、小叶茶藨子、狭叶锦鸡儿等落叶灌木的 WUE 介于青海云杉和山杨之间, 种间差异较大。Garten 等^[28] 也发现美国南部以及西北部的爱达荷州的常绿针叶树种的 $\delta^{13}\text{C}$ 显著高于落叶阔叶树种; 孙谷畴等^[29] 也得出, 马尾松 (*Pinus massoniana*) 的 WUE 较其它阔叶树高。群落中不同植物种间碳同位素的差异与植物的生活史密切相关, 植物寿命与其 WUE 之间呈正相关关系, 短寿命植物的 WUE 低于长寿命植物^[30,31]。本研究也得出, 在山区, 长寿命的常绿树种水分利用效率高于短寿命的落叶乔木和灌木。植物为了适应水分条件的变化而改变自身的水分利用状况, 高 WUE 可能是青海云杉在祁连山区成为优势种的主要原因。

胡杨杨树形叶着生在树冠的中上部, 柳树形叶在下部。树冠顶部叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值大于树冠中下部叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值^[5,14,29,32], 本研究得出, 圆形叶的 WUE 最高, 长条形叶的 WUE 最低, 杨树形叶的 WUE 高于柳树形叶片, 这与气体交换测定得到的结果一致^[33]。胡杨不同叶形叶片 WUE 大小的顺序为: 圆形叶 > 卵圆形叶 > 三角状卵圆形叶 $\approx$ 椭圆形叶 $\approx$ 披针形叶 > 长条形叶。

C_3 荒漠植物中, 麻黄科的两种灌木中麻黄和膜果麻黄的 WUE 最高, 黑果枸杞、沙蒿和骆驼刺的 WUE 最低, 红沙的 WUE 仅次于麻黄科植物。根据 Comstock 等^[34] 对美国西部沙漠中生长的一种灌木 (*Hymenoclea salsola*) 的 WUE 研究发现, 即使在很大的温度和水分梯度下, 植物也有较强的能力保持其 WUE, 证明 $\delta^{13}\text{C}$ 值所反映的 WUE 有一定的遗传学基础; 但植物 WUE 的变化在很大程度上会受生长环境中环境因子变化的影响, 从以前研究结果^[22] 和图 1 可以看出, 红沙在不同生境下 WUE 变化很大, 干旱环境下 WUE 较高。植物叶片对可利用水资源具有一种功能调节作用^[35], 在不同的水分条件下植物叶片可以调整自身的生理功能以适应外界环境。

不同的植物, 不同的气候条件下, Δ 值随海拔高度的变化不同^[27,36], Körner 等^[36] 观察到在 C_3 植物中 Δ 值随着海拔的升高而减小。由图 3a 看出, 祁连山区优势树种青海云杉 Δ 值随海拔的升高线性减小很明显 ($r^2 =$

0.98, $P < 0.001$)。青海云杉斑块状分布于海拔 2400 ~ 3300 米的阴坡和半阴坡,在山谷和阴坡地常组成纯林,随着海拔升高,环境胁迫使其出现分布上限。青海云杉为黑河上游山区环境变化的重要指示植物。

胡杨在地下水位由高到低的变动中叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值可高出 2.9‰。C₃ 荒漠植物红沙 $\delta^{13}\text{C}$ 值在下游戈壁上比中游撂荒地上高出 3.8‰(图 1a),芦苇 $\delta^{13}\text{C}$ 值在干旱生境下比湿润生境下高出 2.2‰,黑果枸杞严重衰退的植株 $\delta^{13}\text{C}$ 值要比生长旺盛的高出 3.9‰。C₄ 荒漠植物珍珠 $\delta^{13}\text{C}$ 值在沙漠上比在撂荒地上高出 1.9‰(图 1b),衰退梭梭的 $\delta^{13}\text{C}$ 值比长势较好的高出 1.3‰,衰退沙拐枣的 $\delta^{13}\text{C}$ 值比长势较好的高出 1.7‰。C₃ 荒漠植物比 C₄ 荒漠植物在不同生境下 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化要大。不论山区植物、荒漠 C₃ 和 C₄ 植物,还是荒漠河岸林树种胡杨,都证明同种植物过高的 $\delta^{13}\text{C}$ 值指示着植物的衰退和生境的严重胁迫。在干旱环境下,植物是沿着有利于提高水分利用效率的方向发展。

References:

- [1] Ehleringer J R, Cerling T E, Helliker B R. C₄ photosynthesis, atmospheric CO₂, and climate. *Oecologia*, 1997, 112: 285 — 299.
- [2] Pyankov V I, Black C G, Artyusheva E G, *et al.* Features of photosynthesis in *Haloxylon* species of Chenopodiaceae that are dominant plants in central Asian deserts. *Plant Cell Physiol.*, 1999, 40(2): 125 — 134.
- [3] Moore P D. High hopes for C₄ plants. *Nature*, 1994, 367: 322 — 323.
- [4] Pyankov V I, Gunin P D, Tsog S, *et al.* C₄ plants in the vegetation of Mongolia: their natural occurrence and geographical distribution in relation to climate. *Oecologia*, 2000, 123: 15 — 31.
- [5] Medina E, Minchin P. Stratification of $\delta^{13}\text{C}$ -values of leaves in forests as an indication of reassimilated CO₂ from the soil. *Oecologia*, 1980, 65: 536 — 542.
- [6] Farquhar G D, Hubick K T, Condon A G, *et al.* Carbon isotope fractionation and plant water-use efficiency. In: Rundel P W, Ehleringer J R, Nagy K A eds. *Stable Isotope in Ecological Research*. New York: Springer-Verlag, 1989. 21 — 40.
- [7] Bender M M. Mass spectrometric studies of carbon-13 variation in corn and other grasses. *Radiocarbon*, 1968, 10: 468 — 472.
- [8] Bender M M. Variations in the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios of plants in relation to the pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation. *Phytochemistry*, 1971, 10: 1239 — 1244.
- [9] Smith B N, Epstein S. Two categories of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios for higher plants. *Plant Physiol.*, 1971, 47: 380 — 384.
- [10] Zheng S X, Shangguan Z P. Variation in the $\delta^{13}\text{C}$ value of typical plants of loess plateau over the last 70 years. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(2): 289 — 295.
- [11] Farquhar G D, O' Leary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1982, 9: 121 — 137.
- [12] Schuster W S T, Sandquist D R. Comparisons of carbon isotope discrimination in populations of arid land plant species differing in leafspan. *Oecologia*, 1992, 91: 332 — 337.
- [13] Ziegler H. Stable isotopes in plant physiology and ecology. In: Behnke H D, Lüttge U, Esser K, *et al.* eds. *Progress in Botany*, Vol 56. Berlin: Springer-Verlag, 1995. 1 — 24.
- [14] Yan C H, Han X G, Chen L Z, *et al.* Foliar $\delta^{13}\text{C}$ within temperate deciduous forest: its spatial change and interspecies variation. *Acta Botanica Sinica*, 1998, 40(9): 853 — 859.
- [15] Su B, Han X G, Li L H, *et al.* Responses of $\delta^{13}\text{C}$ value 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.
- [16] Song K C, Kang E S, Lan Y C, *et al.* Synchronous measurement of land surface processes in typical vegetation landscape zones in the Heihe river basin. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2003, 25(5): 552 — 557.
- [17] Kang E S, Cheng G D, Song K C, *et al.* Simulation of energy and water balance in soil-vegetation-atmosphere transfer system in the mountain area of Heihe River basin at Hexi Corridor of northwest China. *Science in China Ser. D Earth Sciences*, 2005, 48(4): 538 — 548.
- [18] Kloeppel B D, Gower S T, Treichel I W, *et al.* Foliar carbon isotope discrimination in *Larix* species and sympatric evergreen conifers: a global comparison. *Oecologia*, 1998, 114: 153 — 159.
- [19] Körner Ch, Farquhar G D, Wong S C. Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends. *Oecologia*, 1991, 88: 30 — 40.
- [20] Farquhar G D, Richards R A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Aust. J. Plant*

- Physiol. , 1984 , 11 : 539 — 552.
- [21] Su P X, Chen H S, Li Q S. Characteristics of $\delta^{13}\text{C}$ values of desert plants and their water use efficiency indicated by $\delta^{13}\text{C}$ Values in the desert of central Hexi Corridor region. Journal of Glaciology and Geocryology, 2003, 25: 597 — 602.
- [22] Su P X, Liu X M, Zhang L X, *et al.* Comparison of $\delta^{13}\text{C}$ values and gas exchange of assimilating shoots of desert plants *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* with other plants. Israel J. Plant Sci. , 2004, 52: 87 — 97.
- [23] Gerling T E, Wang Y, Quade J. Expansion of C_4 ecosystems as an indicator of global ecological change in the late Miocene. Nature, 1993, 361: 344 — 345.
- [24] Committee of Physical Geography of Chinese Academy of Sciences. Physical Geography of China: Climate. Beijing: Science Press, 1984. 150 — 154.
- [25] Farquhar G D. On the nature of carbon isotope discrimination in C_4 species. Aust. J. Plant Physiol. , 1983, 10: 205 — 226.
- [26] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubik K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. , 1989, 40: 503 — 537.
- [27] Marshall J D, Zhang J W. Carbon isotope discrimination and water-use efficiency in native plants of the North-Central Rockies. Ecology, 1994, 75: 1887 — 1895.
- [28] Garten G T Jr, Taylor G E Jr. Foliar $\delta^{13}\text{C}$ within a temperate deciduous forest: spatial, temporal, and species source of variation. Oecologia, 1992, 90: 1 — 7.
- [29] Sun G C, Lin Z F, Lin G Z, *et al.* $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio and water use efficiency of *Pinus massoniana* in subtropical artificial forest. Chinese Journal of Applied Ecology, 1993, 4(3): 325 — 327.
- [30] Ehleringer J R, Cooper T A. Correlations between carbon isotope ratio and microhabitat in desert plants. Oecologia, 1988, 76: 562 — 566.
- [31] Chen S P, Bai Y F, Han X G. Applications of stable carbon isotope techniques to ecological research. Acta Phytocologica Sinica, 2002, 26(5): 549 — 560.
- [32] Schlesor G H, Jayaseken R. $\delta^{13}\text{C}$ -variations of leaves in forests as an indication of reassimilated CO_2 from the soil. Oecologia, 1985, 65: 536 — 542.
- [33] Su P X, Zhang L X, Du M W, *et al.* Photosynthetic character and water use efficiency of different leaf shapes of *Populus euphratica* and their response to CO_2 enrichment. Acta Phytocologica Sinica, 2003, 27(1): 34 — 40.
- [34] Comstock J P, Ehleringer J R. Correlating genetic variation in carbon isotopic composition with complex climatic gradients. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1992, 89: 7747 — 7751.
- [35] Sobrado M A, Ehleringer J R. Leaf carbon isotope ratios from a tropical dry forest in Venezuela. Flora, 1997, 192: 121 — 124.
- [36] Körner Ch, Farquhar G D, Roksandic Z. A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude. Oecologia, 1988, 74: 623 — 632.

参考文献:

- [10] 郑淑霞, 上官周平. 近 70 年来黄土高原典型植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化研究. 植物生态学报, 2005, 29(2): 289 ~ 295.
- [14] 严昌荣, 韩兴国, 陈灵芝, 等. 暖温带落叶阔叶林主要植物叶片中 $\delta^{13}\text{C}$ 值的种间差异及时空变化. 植物学报, 1998, 40(9): 853 ~ 859.
- [15] 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.
- [16] 宋克超, 康尔泗, 蓝永超, 等. 黑河流域典型景观植被带陆面过程同步观测研究. 冰川冻土, 2003, 25(5): 552 ~ 557.
- [21] 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: 597 ~ 602.
- [24] 中国科学院《中国自然地理》编辑委员会. 中国自然地理——气候篇. 北京: 科学出版社, 1984. 150 ~ 154.
- [29] 孙谷畴, 林植芳, 林桂珠, 等. 亚热带人工林松树 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 比率和水分利用效率. 应用生态学报, 1993, 4(3): 325 ~ 327.
- [31] 陈世莘, 白永飞, 韩兴国. 稳定性碳同位素技术在生态学研究中的应用. 植物生态学报, 2002, 26(5): 549 ~ 560.
- [33] 苏培玺, 张立新, 杜明武, 等. 胡杨不同叶形光合特性、水分利用效率及其对加富 CO_2 的响应. 植物生态学报, 2003, 27(1): 34 ~ 40.