

DOI: 10.5846/stxb201511132307

赵丹,程军回,刘耘华,刘利利,李瑞霞,盛建东.荒漠植物梭梭稳定碳同位素组成与环境因子的关系.生态学报,2017,37(8): - .  
Zhao D, Cheng J H, Liu Y H, Liu L L, Li R X, Sheng J D. Relationship of stable carbon isotope composition with environmental factors in the desert plant, *Haloxylon ammodendron*. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(8): - .

## 荒漠植物梭梭稳定碳同位素组成与环境因子的关系

赵 丹<sup>1,2</sup>, 程军回<sup>1,2</sup>, 刘耘华<sup>1,2</sup>, 刘利利<sup>1,2</sup>, 李瑞霞<sup>1,2</sup>, 盛建东<sup>1,2,\*</sup>

1 新疆农业大学草业与环境科学学院, 乌鲁木齐 830052

2 新疆土壤与植物生态过程重点实验室, 乌鲁木齐 830052

**摘要:**本文以广泛分布于新疆荒漠地区的建群种植物—梭梭(*Haloxylon ammodendron*)为研究对象,通过对 23 个样地 101 份梭梭同化枝样品  $\delta^{13}\text{C}$  值的测定,分析了梭梭稳定碳同位素组成的变化特征及其与环境因子(海拔、日照时数、潜在蒸散量、年平均降水量和年平均温度)的关系,并讨论了不同生境下梭梭同化枝  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化特征。研究结果显示:(1)梭梭同化枝  $\delta^{13}\text{C}$  平均值为  $-14.15\text{‰}$ ,其在 95% 置信区间的变化范围为  $-13.14\text{‰}$ — $-15.38\text{‰}$ ,表明梭梭是  $\text{C}_4$  光合途径的植物。(2)梭梭同化枝  $\delta^{13}\text{C}$  值与年平均降水量和年平均温度呈显著负相关关系,而与日照时数、潜在蒸散量和海拔呈显著正相关关系。我们推测梭梭同化枝  $\delta^{13}\text{C}$  值对各环境因子响应趋势的不同,可能是由气孔限制因素造成的,它是梭梭适应干旱荒漠环境的一种策略。(3)在不同生境下,梭梭同化枝的碳同位素组成存在显著差异。当梭梭群落中的主要伴生种为白刺、红砂时,其  $\delta^{13}\text{C}$  值最高,当主要伴生种为沙拐枣和假木贼时,其  $\delta^{13}\text{C}$  值最低。在灰漠土与灰棕漠土样地中的梭梭  $\delta^{13}\text{C}$  值高于棕钙土、风沙土、石质土样地;盆地中梭梭同化枝  $\delta^{13}\text{C}$  值低于平原、山地、丘陵地形条件下的样地。以上结果表明:梭梭水分利用效率在不同环境梯度和生境中,存在着显著不同,表现出显著的适应策略差异。

**关键词:**稳定碳同位素值;环境因子;生境条件;梭梭

## Relationship of stable carbon isotope composition with environmental factors in the desert plant, *Haloxylon ammodendron*

ZHAO Dan<sup>1,2</sup>, CHENG Junhui<sup>1,2</sup>, LIU Yunhua<sup>1,2</sup>, LIU Lili<sup>1,2</sup>, LI Ruixia<sup>1,2</sup>, SHENG Jiandong<sup>1,2,\*</sup>

1 College of Grassland and Environmental Sciences, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China

2 Xinjiang Key Laboratory of Soil and Plant Ecological Processes, Urumqi 830052, China

**Abstract:** *Haloxylon ammodendron* is a dominant shrub widely distributed in the desert in the Xinjiang Uygur Autonomous Region, northwest China. In the present study, we investigated the variation in the stable carbon isotope composition ( $\delta^{13}\text{C}$ ) in an assimilating branch of *H. ammodendron* and the relationship of  $\delta^{13}\text{C}$  from *H. ammodendron* with environmental factors (altitude, duration of sunshine, evaporation, mean annual precipitation, and mean annual temperature) using a dataset collected from 101 communities and 23 ecosystem sites. Our results showed that: (1)  $\delta^{13}\text{C}$  in the assimilating branch of *H. ammodendron* averaged  $14.15\text{‰}$  with a range from  $-13.14$  to  $-15.38\text{‰}$  at a 95% confidence interval, which indicated that *H. ammodendron* was characterized by a  $\text{C}_4$  photosynthetic pathway. (2) Along an environmental gradient,  $\delta^{13}\text{C}$  values of *H. ammodendron* was negatively and significantly correlated with mean annual precipitation and mean annual temperature, but positively correlated with altitude, duration of sunshine, and evaporation. We inferred that the different response patterns of  $\delta^{13}\text{C}$  values to environmental factors were possibly caused by stomatal limitation in the assimilating branch of *H. ammodendron*, which was considered an adaptation to the dry desert conditions. (3)  $\delta^{13}\text{C}$  values of

基金项目:中国科学院战略性先导科技专项(XDA05050400)

收稿日期:2015-11-13; 网络出版日期:2016-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sjd\_2004@126.com

*H. ammodendron* varied significantly among different habitats. The highest  $\delta^{13}\text{C}$  values appeared when *H. ammodendron* was found with *Nitraria tangutorum* and *Reaumuria* Linn. in grey and grey-brown desert soils, and distributed in plain, mountainous and hill habitats, whereas the lowest  $\delta^{13}\text{C}$  values were observed when *H. ammodendron* was found with *Ceratoides arborescens* and *Calligonum mongolicum* located in aeolian sandy and chisley soils, and distributed in Junggar Basin. Together, our results demonstrated that water use efficiency of *H. ammodendron* varied significantly along environmental gradients and habitats, indicating a divergent adaptation strategy for water use efficiency.

**Key Words:** stable carbon isotope; environmental factors; habitat; *Haloxylon ammodendron*

碳(C)是植物最重要的生命元素之一,自然界中稳定的碳同位素有两种,即 $^{12}\text{C}$ 和 $^{13}\text{C}$ 。二者在生化反应和热运动中活性的不同导致了植物利用 $\text{CO}_2$ 进行光合作用时碳同位素的分馏。植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值主要受遗传因素的控制,不同光合途径的植物其 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围不同,但在不同气候环境条件下同种植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值也存在较大差异,所以植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 能够准确记录与植物生长过程相联系的气候环境信息。通过对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的研究,可以从中提取其生长时期相应的区域环境信息,因此,对现代植物稳定碳同位素的研究已经成为全球变化研究的一个重要内容<sup>[1-6]</sup>。

在干旱和半干旱地区,水分可利用性是限制群落结构和生态系统功能的主要限制因子<sup>[7-8]</sup>。在这些极度缺乏土壤水分的地区,通过对植物叶片水分利用效率(WUE, 光合速率与蒸腾速率之比)的测定,可综合反映植物碳同化过程和水分消耗之间生理特征<sup>[9]</sup>。比如:较高的WUE意味着单位重量的水分可以产生较多的干物质,从而有利于植物在干旱环境中生存。研究表明:在水分限制的地区,不同生态型间的植物,其WUE之间存在着显著差别<sup>[10]</sup>,这种WUE在种间的差异,被认为和植物在群落中的多度紧密相关<sup>[11]</sup>。因此,在干旱和半干旱地区,研究建群种和优势种水分利用效率,对深入理解其生活策略,有重要意义。

在以往的研究中,常用气体交换法来测定植物的WUE,这种方法的缺点为:其测得的是瞬时WUE,只能代表某一特定时间点植物叶片的生理活动,它随生长季节和外界环境条件的变化而改变<sup>[12-13]</sup>。因此,利用该法所测得的WUE,在不同研究中,其可比性较低。近几年,随着稳定性C同位素技术的发展,可以通过测定 $\delta^{13}\text{C}$ 值分析长期积累于叶片中的碳代谢产物来评估植物生长过程中总的水分利用效率,且不受时间和季节的限定,是研究植物长期水分利用效率的最佳方法<sup>[14-17]</sup>。

梭梭是荒漠生态系统主要的建群种之一,广泛分布于中亚荒漠地区<sup>[18]</sup>。在我国,梭梭荒漠分布面积广阔,约占整个荒漠面积的十分之一。其中新疆和内蒙古梭梭荒漠植被面积占全国梭梭荒漠植被面积的87.2%<sup>[19]</sup>。以往的研究认为,梭梭高效的水分利用效率使其能够适应水分亏缺,热量过剩等水热因素极度不平衡的荒漠环境<sup>[20]</sup>。但这些研究都是对不同地点不同群落中梭梭的单独报道,在较大空间尺度上,梭梭水分利用效率的变化特征,以及其与环境因子之间的关系我们仍不清楚。因此,本文以广泛分布于新疆荒漠中的梭梭为研究对象,通过野外调查,选取不同气候和土壤条件下的梭梭,通过稳定碳同位素法,试图回答以下问题:(1)在新疆荒漠中,梭梭水分利用效率呈何种变化特征?(2)环境因子(如降水量、温度等)如何影响梭梭稳定碳同位素组成?(3)不同生境下梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈何种变化特征?

## 1 材料和方法

### 1.1 研究材料

梭梭(*Haloxylon ammodendron*),又称梭梭柴,藜科梭梭属灌木,根系发达,最深可达地下5.5米<sup>[21]</sup>,防风固沙能力强,抗旱、抗热、抗寒、耐盐碱性都很强。有研究显示,梭梭当年生绿色同化枝生物量在其整个群落初级生产力的构成中作用明显,自6月上旬始占据优势地位,可占群落初级生产力的72.3%—85.8%<sup>[22]</sup>。因此,梭梭在维护荒漠生态系统的稳定方面,有重要的作用。

## 1.2 取样方法

在新疆荒漠区选取 23 个典型的梭梭群落为采样点进行采样,这些样地跨越 80°44'E—90°37'E,43°57'N—46°40'N,海拔 230—1252m (表 1)。所有样本于 2011—2012 年的 7 月中旬至 8 月下旬这一植物生长高峰期进行采集,先用 GPS 定位并记录采样点的经度、纬度和海拔,然后在每个样地间隔 150 米设置 3—5 个样方,在每个样方中随机选取 23—65 株生长健康、没有人为干扰和病虫害影响的梭梭个体,对其同化枝进行采样。对于每个梭梭个体,从梭梭植株上、中、下不同部位随机选取同化枝,然后混合成一个整体样本进行 $\delta^{13}\text{C}$ 值的测定。

表 1 23 个样地的地理信息及梭梭 $\delta^{13}\text{C}$ 值

Table 1 Geographic information and  $\delta^{13}\text{C}$  values in 23 site of *Haloxylon ammodendron*

样地编号 Site number	纬度 Latitude /°N	经度 Longitude /°E	海拔 Altitude /m	样本量 Sample size	$\delta^{13}\text{C}$ /‰ (平均值±标准误差)
1	44°36'26"	83°5'49"	230	5	-14.45±0.12
2	44°52'30"	85°17'9"	310	4	-14.93±0.18
3	44°57'9"	85°21'26"	313	4	-14.21±0.29
4	45°4'43"	86°14'29"	335	5	-14.75±0.09
5	44°38'3"	84°17'44"	340	5	-13.71±0.22
6	45°4'10"	86°14'29"	344	4	-14.47±0.20
7	46°6'52"	86°8'10"	416	5	-13.97±0.08
8	44°43'41"	89°56'18"	509	5	-14.25±0.10
9	44°27'32"	83°51'29"	532	5	-14.50±0.24
10	43°57'11"	80°44'33"	572	5	-14.69±0.14
11	44°25'54"	89°47'24"	626	3	-14.36±0.11
12	46°21'24"	85°55'6"	651	5	-13.94±0.05
13	46°40'18"	88°4'58"	655	3	-13.24±0.06
14	45°18'55"	82°37'38"	660	5	-13.49±0.08
15	44°14'58"	90°4'28"	729	3	-14.14±0.47
16	44°37'57"	81°53'28"	741	5	-14.07±0.10
17	44°21'55"	90°37'28"	833	3	-14.94±0.17
18	46°27'49"	85°58'13"	880	5	-13.50±0.09
19	45°21'37"	82°37'36"	887	5	-13.69±0.12
20	45°56'28"	84°37'33"	980	5	-14.58±0.12
21	45°47'40"	89°30'45"	1000	4	-14.17±0.16
22	45°32'57"	90°12'56"	1166	5	-13.84±0.17
23	45°18'20"	90°9'55"	1252	3	-13.57±0.11
$\delta^{13}\text{C}$ 平均值±标准误差 /‰					-14.15±0.05
标准偏差 SD					0.55
F 值(样地间差异)					8.134
P					<0.001

## 1.3 梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值测定

将梭梭同化枝洗净后及时放入 105℃烘箱杀青 30 分钟后带回室内,置于 70℃烘箱中烘至恒重,经球磨机粉碎后过 120 目筛制成供试样品。采用 Flash EA 2000 型元素分析仪(Thermo Electron, USA)与 Delta V Advantage 气体稳定同位素质谱仪(Thermo Finnigan, German)联用测定梭梭同化枝样品的碳同位素组成,结果以 PDB 标准表示(Craig, 1957),根据下面公式进行计算:

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = \left[ \left( \frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}} \right)_{\text{sample}} / \left( \frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}} \right)_{\text{standard}} - 1 \right] \times 1000\text{‰}$$

整个测量误差不超过 0.2‰。

## 1.4 气候数据获取

根据各样点调查的经度、纬度和海拔信息,获取各样点相对应的年平均降水量(MAP)、年平均温度

(MAT),日照时数和潜在蒸散量,进一步分析梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 与环境因子之间的关系。本文气候数据通过以下两个途径所获取:对 MAP 和 MAT 而言,首先,从中国气象局气候数据库(<http://www.cma.gov.cn/>)中获取了全国 756 个气象观测点近 50 年的气候观测数据,然后,利用 Ninyerola<sup>[23]</sup>等 2000 年所提出的模型,以采样点的经度、纬度和海拔为自变量,利用地理信息系统(GIS)插值法推导出各采样点所对应的 MAP, MAT。对日照时数和潜在蒸发量而言,因为一些气象站缺乏完整的数据记录,用空间插值进行推导时,可能会增大误差。因此,对各采样点,其日照时数和潜在蒸散量用邻近气象站的观测数据来表述。

### 1.5 统计分析

为了回答本文的第一个问题,利用 Origin 绘制了梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值频率分布直方图,分析了新疆荒漠中梭梭水分效率的变化特征。为了回答第二个问题,通过最小二乘法,分别分析了同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与平均降水量、年平均温度、日照时数和潜在蒸散量之间的关系,并作图。为了解决第三个问题,通过单因素方差分析,反映了梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值在不同伴生种、土壤类型和地形条件下的差异,并利用 LSD 进行多重比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值组成特征

研究区内所测定的 101 份梭梭同化枝样品的 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值为 $-14.15\text{‰}$ ,最大值为 $-13.14\text{‰}$ ,最小值为 $-15.38\text{‰}$ ,标准误差为 0.05,变异系数为 3.86%(表 1),其在 95%的置信区间,变化范围为 $-13.07\text{‰}$ — $-15.23\text{‰}$ 。由图 1 可知,超过一半的梭梭个体,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值介于 $-14.7\text{‰}$ — $-13.7\text{‰}$ 之间。因为 $\text{C}_3$ 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值一般分布在 $-23\text{‰}$ — $-38\text{‰}$ 之间, $\text{C}_4$ 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值一般在 $-19\text{‰}$ — $-6\text{‰}$ 之间变化,CAM 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值主要分布在 $-38\text{‰}$ — $-13\text{‰}$ 之间(PDB 标准)<sup>[24-25]</sup>。根据本文对梭梭 $\delta^{13}\text{C}$ 值的测定可知,梭梭是 $\text{C}_4$ 光合途径的植物。

单因素方差分析结果显示,不同样地梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间存在着显著差异(表 1),由于植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值能够间接指示植物长期水分利用效率,因此,不同样地间梭梭的水分利用效率也存在着显著差异,即梭梭水分利用效率存在着空间上的变化。

### 2.2 环境因子对梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响

对梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与环境因子之间关系的分析发现:在新疆荒漠中,梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与年平均降水量( $r=-0.233$ ;  $P=0.019$ )和年平均温度( $r=-0.214$ ;  $P=0.032$ )呈显著负相关关系,而与海拔( $r=0.314$ ;  $P=0.001$ )、日照时数( $r=0.358$ ;  $P<0.0001$ )和潜在蒸散量( $r=0.245$ ;  $P=0.013$ ),则呈显著正相关关系。这表明,梭梭的水分利用效率随着降水和温度的增加而降低,随着海拔、日照时数和潜在蒸散量的增加而升高。

### 2.3 不同生境下梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化特征

研究区内梭梭的伴生种为红砂、沙拐枣、假木贼、驼绒藜、白刺,根据各样地中主要伴生种的不同,将 23 个梭梭群落分为 6 类:全梭梭、梭梭-红砂、梭梭-沙拐枣、梭梭-假木贼、梭梭-驼绒藜、梭梭-白刺。分析结果表明,群落中主要的伴生种不同,梭梭同化枝的 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间也存在显著差异,梭梭-白刺与梭梭-红砂群落中的梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著高于其他四种群落类型( $P<0.05$ )(图 3A)。不同的土壤类型与地形条件下,梭梭的 $\delta^{13}\text{C}$ 值存在显著差异,在灰漠土与灰棕漠土样地中的梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著高于棕钙土、风沙土、石质土样地( $P<0.05$ )(图 3B);盆地中梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著低于平原、山地、丘陵地形条件下的样地( $P<0.05$ )(图 3C)。

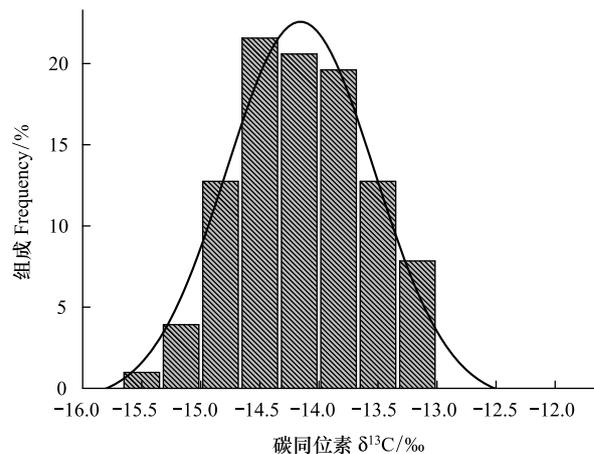


图 1 梭梭稳定碳同位素分布直方图

Fig.1 Distribution frequency of  $\delta^{13}\text{C}$  values of *Haloxylon ammodendron*

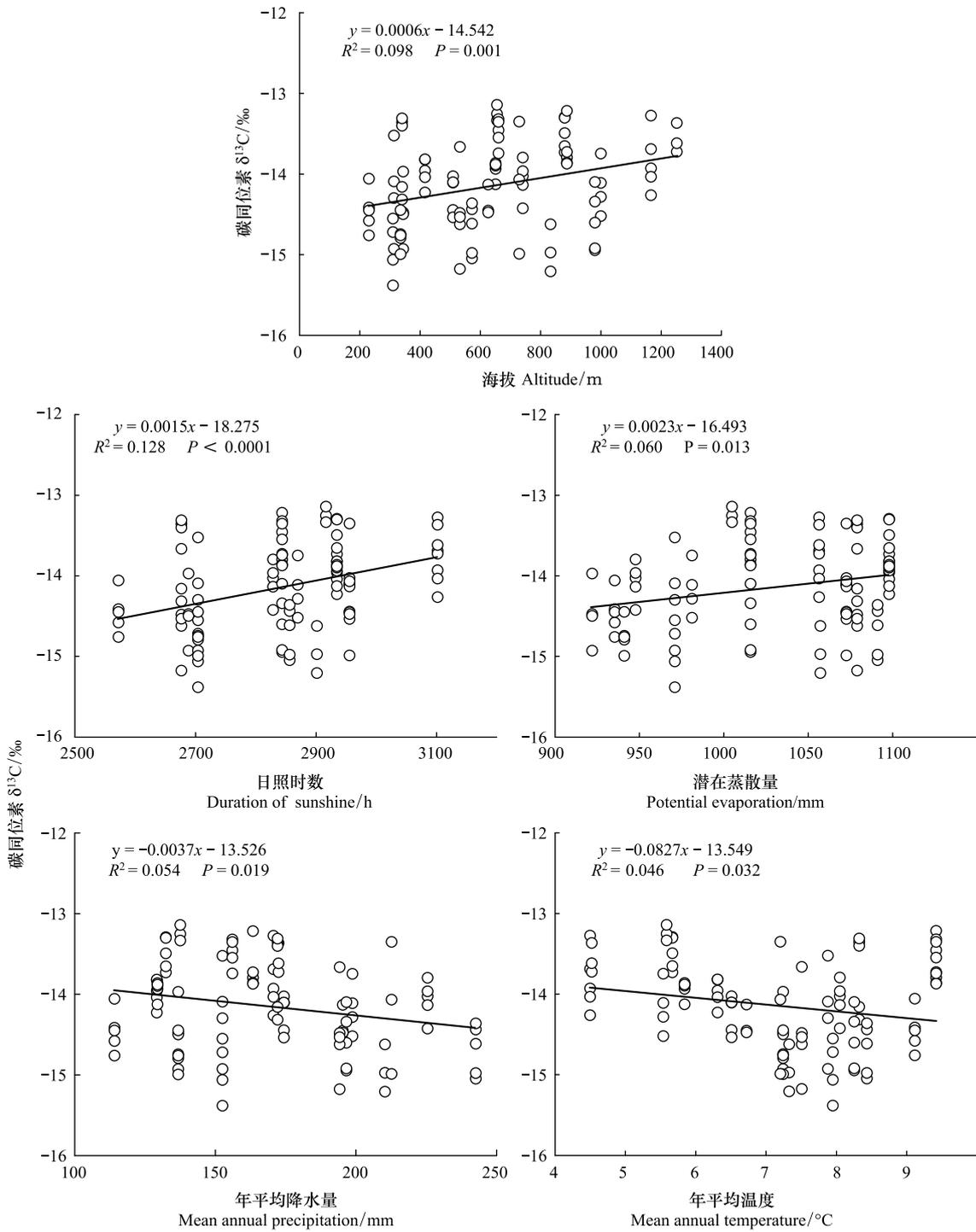


图 2 梭梭同化枝稳定碳同位素值( $\delta^{13}C$ )与环境因子的关系

Fig.2 Relationships between  $\delta^{13}C$  values in *Haloxylon ammodendron* and environment factors

### 3 讨论

#### 3.1 梭梭 $\delta^{13}C$ 值组成特征

由于植物在光合作用的过程中存在碳同位素分馏,因此植物叶片的 $\delta^{13}C$ 值能够间接指示植物长期水分利用效率的高低,叶片 $\delta^{13}C$ 值越大,植物水分利用效率越高<sup>[16]</sup>。旺罗等<sup>[26]</sup>分析了青藏高原 8 种  $C_4$ 植物叶片的

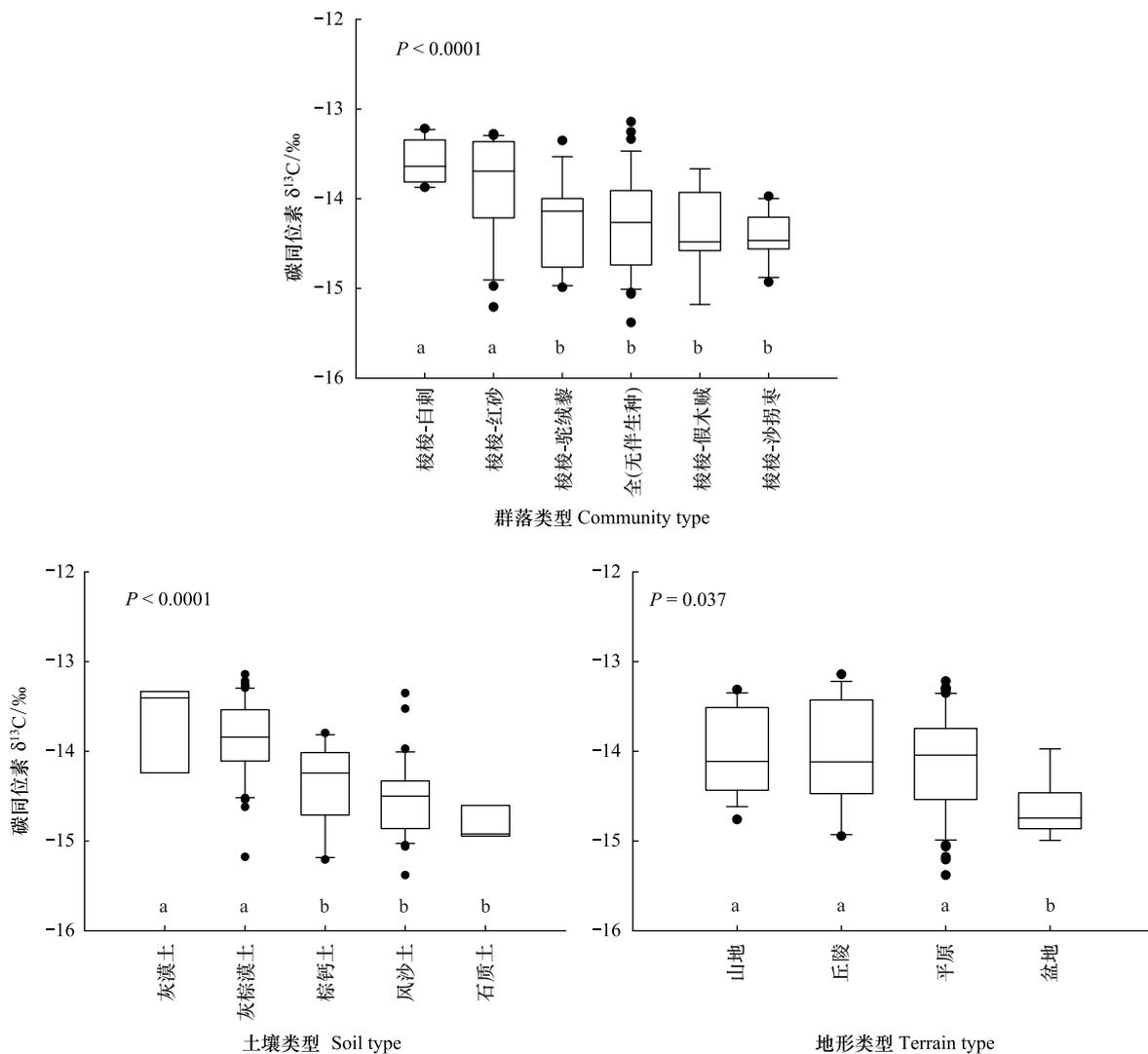


图3 不同生境下梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化

Fig.3 Variation of  $\delta^{13}\text{C}$  values in *Haloxylon ammodendron* in different habitats

不同字母表示  $P < 0.05$  水平上的差异显著

稳定碳同位素组成,其 $\delta^{13}\text{C}$ 的平均值为 $-12.22\text{‰}$ 。王国安等<sup>[27]</sup>探讨了我国北方黄土区 $\text{C}_4$ 植物稳定碳同位素的组成,发现 $\text{C}_4$ 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值分布区间为 $-10.50\text{‰}$ — $-14.66\text{‰}$ ,其平均值为 $-12.60\text{‰} \pm 0.82\text{‰}$ 。本研究区内的梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与之相比略有偏轻,这是由于不同的气候区, $\text{C}_4$ 植物在物种、生境等方面均存在差异,导致了其 $\delta^{13}\text{C}$ 值的不同。马剑英等<sup>[28]</sup>通过对准噶尔盆地荒漠植物稳定碳同位素的分析,得出该区4种 $\text{C}_4$ 光合途径灌木叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值为 $-13.10\text{‰}$ ,其中梭梭同化枝的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 $-13.68\text{‰}$ ,本研究区内梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值为 $-14.15\text{‰}$ ,与之相近。

不同光合途径的植物在光合羧化酶( $\text{C}_3$ 植物为二磷酸核酮糖羧化酶, $\text{C}_4$ 植物为磷酸烯醇丙酮酸羧化酶)和羧化时空上的差异导致了 $\text{C}_3$ 、 $\text{C}_4$ 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的显著不同。在较恶劣的环境条件下 $\text{C}_4$ 光合途径相对于 $\text{C}_3$ 途径具有较高的碳获取能力,与 $\text{C}_3$ 植物相比, $\text{C}_4$ 植物具有更高的水分利用效率<sup>[29-31]</sup>。新疆荒漠位于中纬度内陆干旱区,全年干旱少雨,梭梭高水分利用效率的 $\text{C}_4$ 光合途径,使其得以在新疆荒漠广泛分布,对研究区内荒漠生态系统的稳定起着关键作用。

### 3.2 环境因子对梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响

植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值对气候环境变化的响应及其指示意义一直备受科学家的关注。温度、降水、光照与大气 $\text{CO}_2$ 浓度等气候因子通过改变植物叶片的气体交换特征对植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值产生影响,从而造成生长在不同环境条件下的同种植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的差异<sup>[32-34]</sup>。许多研究已经证实,植物生长的限制因子会影响其同位素分馏过程,可利用水分通常被认为是荒漠植物生长的限制因子。一般认为,可利用水分与降水呈正相关关系,与日照时数和潜在蒸散量呈负相关关系。降水变化是影响植物 $\delta^{13}\text{C}$ 组成的重要因素,在本研究中梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值对降水变化的响应与其对日照时数和潜在蒸散量的响应呈相反的趋势。目前, $\text{C}_4$ 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值与环境因子间的关系仍存在一些不确定之处,依据 $\text{CO}_2$ 和 $\text{HCO}_3^-$ 从维管束鞘细胞泄漏到叶肉细胞的多少( $\phi$ , 泄漏因子), $\text{C}_4$ 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值与降水的关系可能是正相关、无相关性或是负相关<sup>[7]</sup>。在非洲南部,Swap 等<sup>[35]</sup>发现 $\text{C}_4$ 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值与降水没有显著的相关性。Murphy 等<sup>[36]</sup>对澳大利亚 173 个样地 $\text{C}_4$ 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与年平均降水量的关系进行了研究,发现二者呈正相关关系,其他一些学者在各自的研究区内也获得了相同的研究结果<sup>[37-40]</sup>。但在另一些研究中,有学者得到了不同的结果,即 $\text{C}_4$ 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随降雨量的增加而逐渐偏负。如 Liu 等<sup>[41]</sup>对中国西北干旱地区 $\text{C}_4$ 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 与降水量的关系进行了研究,发现 $\text{C}_4$ 植物白羊草的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与年降水量呈显著的负相关关系,这与本研究区内得到的梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与年平均降水量的关系相一致。造成这种现象的主要原因为:随着降水量的增加,梭梭受水分胁迫的强度降低,气孔导度和 $\text{C}_i/\text{C}_a$ ( $\text{C}_i$ 和 $\text{C}_a$ 分别为植物叶片内外的 $\text{CO}_2$ 浓度)呈增加的趋势<sup>[42]</sup>。之前研究认为,当泄露因子( $\phi$ ) $>0.37$ 时, $\text{C}_i/\text{C}_a$ 的增加将会导致 $\delta^{13}\text{C}$ 降低<sup>[43]</sup>,这很好的解释了本研究中梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与降水量的负相关趋势。本研究区属于典型的荒漠气候环境,具有降水量少、日照时数长、蒸散量大等特点,梭梭叶片退化成鳞片状,由同化枝进行光合作用,从而缩小受光面积,减少水分散失以适应炎热、干旱的荒漠环境<sup>[44]</sup>。

温度是影响植物碳同位素分馏的另一个重要气候因子,温度可直接影响光合过程中酶的活性、气孔导度、 $\text{CO}_2$ 同化速率和 $\text{C}_i/\text{C}_a$ ,从而导致碳同位素分馏的变化<sup>[45]</sup>。Wang 等<sup>[46]</sup>探讨了中国北方 400mm 等降雨线上 17 种 $\text{C}_4$ 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与年平均温度的关系,发现二者没有显著关系;而在其之后刘贤赵等<sup>[47]</sup>的控温实验发现 3 种 $\text{C}_4$ 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值与温度呈先增大后减小的抛物型关系,但在去掉最低点温度对应的 $\delta^{13}\text{C}$ 值后二者呈显著的线性负相关。Troughton 等<sup>[48]</sup>对 5 种 $\text{C}_4$ 植物进行了控温实验,其结果表明 $\text{C}_4$ 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随温度升高而略微偏负。在本研究中梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 与温度呈显著负相关关系,我们推测这是由于在本研究区炎热的气候条件下,温度升高使水分蒸散增加,气孔导度的降低,从而导致了梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值降低。实际上,温度对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响非常复杂,其影响植物碳同位素分馏的机理目前仍不是十分清楚。Francey 等<sup>[45]</sup>认为温度对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响与生长季温度是否高于或低于植物本身的最适温度有关。不同植物的最适光合温度存在差异,当环境温度低于最适光合温度时,光合效率和气孔导度均随着温度的升高而增大,且光合效率的提升幅度大于气孔导度的增加幅度,导致温度与植物 $\delta^{13}\text{C}$ 呈正相关;而当环境温度高于植物的最适光合温度时,温度升高增加了水分蒸散,导致叶片部分气孔关闭,植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值偏负<sup>[49]</sup>。

目前,国内外已有大量关于 $\text{C}_3$ 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值随海拔高度变化的研究,但关于 $\text{C}_4$ 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值随海拔变化的研究很少。与 $\text{C}_3$ 植物相比, $\text{C}_4$ 植物的碳同化过程较为复杂, $\text{C}_4$ 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值不仅取决于 $\text{C}_i/\text{C}_a$ 值的变化,而且与受温度控制的 $\phi$ 值有关。对于 $\text{C}_4$ 植物而言,虽然 $\text{C}_i/\text{C}_a$ 主要取决于植物自身的生理和结构<sup>[50-51]</sup>,但是在一定程度上还是受光照、湿度、养分等外界环境因子的影响<sup>[52-54]</sup>。王国安等<sup>[55]</sup>对北京东灵山 $\text{C}_4$ 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔高度的研究发现: $\text{C}_4$ 植物总体、功能群植物和单个植物种的 $\delta^{13}\text{C}$ 值都随着海拔的升高而有明显的增加趋势,这与本研究区内得到的结果相一致;而与 Van de Water 等<sup>[56]</sup>在美国西南部犹他州获得的结果正好相反, $\text{C}_4$ 植物密叶滨藜 $\delta^{13}\text{C}$ 值与海拔高度呈显著的负相关。这可能是由于不同研究区的气候条件的差异导致了 $\text{C}_4$ 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔高度变化的趋势不同。在本研究中,由于梭梭同化枝的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与其氮含量(数据未列出)没有显著的相关关系,因此,梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值随着海拔的升高而增大可能是由气孔限制因素造成的,而与养分引起的光合

效率改变无关。海拔本身并不会直接对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 产生影响,而海拔高度的变化会导致温度、降水、气压、光强等气候因子的变化,因此,海拔对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响是这些因子综合作用的结果。

### 3.3 不同生境下梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化特征

前人的研究表明,不同生境下植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化明显<sup>[27]</sup>。陈世莘<sup>[57]</sup>等在内蒙古锡河流域的研究发现,黄囊苔草叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与土壤含水量呈显著负相关关系,本研究中不同的土壤类型间的梭梭 $\delta^{13}\text{C}$ 值存在显著差异,这可能是由于不同土壤类型其土壤水分含量、土壤养分等土壤理化性质均存在一定的差异。需要说明的是,本研究区内的梭梭-驼绒藜群落,虽然其主要的伴生种为驼绒藜,但是群落中还包括少量的沙拐枣、假木贼等伴生种。梭梭、沙拐枣、假木贼为 $\text{C}_4$ 光合途径的植物,白刺、红砂、驼绒藜为 $\text{C}_3$ 光合途径的植物,在本研究中梭梭-白刺与梭梭-红砂群落的梭梭 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著高于梭梭-驼绒藜、梭梭-梭梭-假木贼、梭梭-沙拐枣群落,即以 $\text{C}_3$ 植物为伴生种的梭梭群落,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值高于以 $\text{C}_4$ 为伴生种的梭梭群落。由于 $\text{C}_4$ 植物的水分利用效率高于 $\text{C}_3$ 植物,在以 $\text{C}_4$ 植物为主要伴生种的梭梭群落中,植物间对可利用水分的竞争也更加激烈,而在干旱地区,可利用水分这一资源是十分有限的,这种激烈的竞争必然会导致梭梭可利用水分的极度匮乏,进而影响其生理活动及生长发育<sup>[58]</sup>。

## 4 结论

通过对梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与环境因子的关系进行分析,可以得出以下初步认识:

(1)新疆荒漠区梭梭水分利用效率,存在着空间上的变化,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值的分布区间为 $-13.14\text{‰}$ — $-15.38\text{‰}$ ,平均值为 $-14.15\text{‰}$ ,梭梭是 $\text{C}_4$ 光合途径的植物。

(2)梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与年平均降水量和年平均温度呈显著负相关关系,而与日照时数、潜在蒸散量和海拔呈显著正相关关系。梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值对各环境因子响应趋势的不同,可能是由气孔限制因素造成的,它是梭梭适应干旱荒漠环境的一种策略。

(3)在不同生境下,梭梭同化枝的碳同位素组成存在显著差异。当梭梭群落中的主要伴生种为白刺、红砂时,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值最高,当主要伴生种为沙拐枣和假木贼时,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值最低。在灰漠土与灰棕漠土样地中的梭梭 $\delta^{13}\text{C}$ 值高于棕钙土、风沙土、石质土样地;准噶尔盆地中梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值低于平原、山地、丘陵地形条件下的样地。以上结果表明:梭梭水分利用效率在不同环境梯度和生境中,存在着显著不同,表现出显著的适应策略差异。

### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Schleser G H, Helle G, Lücke A, Vos H. Isotope signals as climate proxies: the role of transfer functions in the study of terrestrial archives. *Quaternary Science Reviews*, 1999, 18(7): 927-943.
- [ 2 ] Terwilliger V J, Eshetu Z, Colman A, Bekele T, Gezahgne A, Fogel M L. Reconstructing palaeoenvironment from  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of soil organic matter: A calibration from arid and wetter elevation transects in Ethiopia. *Geoderma*, 2008, 147(3): 197-210.
- [ 3 ] Diefendorf A F, Mueller K E, Wing S L, Koch P L, Freeman K H. Global patterns in leaf  $^{13}\text{C}$  discrimination and implications for studies of past and future climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(13): 5738-5743.
- [ 4 ] Kohn M J. Carbon isotope compositions of terrestrial  $\text{C}_3$  plants as indicators of (paleo) ecology and (paleo) climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(46): 19691-19695.
- [ 5 ] Gao J Q, Lei G C, Zhang X W, Wang G X. Can  $\delta^{13}\text{C}$  abundance, water-soluble carbon, and light fraction carbon be potential indicators of soil organic carbon dynamics in Zoigê wetland?. *Catena*, 2014, 119(2): 280-286.
- [ 6 ] Liu X Z, Su Q, Li C K, Zhang Y, Wang Q. Responses of carbon isotope ratios of  $\text{C}_3$  herbs to humidity index in northern China. *Turkish Journal of Earth Sciences*, 2014, 23(1): 100-111.
- [ 7 ] Knapp A K, Briggs J M, Koelliker J K. Frequency and extent of water limitation to primary production in a mesic temperate grassland. *Ecosystems*, 2001, 4(1): 19-28.
- [ 8 ] Noy-Meir I. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, 4(1): 25-51.

- [ 9 ] Tambussi E A, Bort J, Araus J L. Water use efficiency in  $C_3$  cereals under Mediterranean conditions; a review of physiological aspects. *Annals of Applied Biology*, 2007, 150(3): 307-321.
- [ 10 ] Guo W H, Li B, Zhang X S, Wang R Q. Effects of water stress on water use efficiency and water balance components of *Hippophae rhamnoides* and *Caragana intermedia* in the soil-plant-atmosphere continuum. *Agroforestry Systems*, 2010, 80(3): 423-435.
- [ 11 ] Tsialtas J T, Handley L L, Kassoumi M T, Veresoglou D S, Gagianas A A. Interspecific variation in potential water - use efficiency and its relation to plant species abundance in a water - limited grassland. *Functional Ecology*, 2001, 15(5): 605-614.
- [ 12 ] 邱权, 潘昕, 李吉跃, 王军辉, 董蕾, 马建伟, 杜坤. 青藏高原 20 种灌木幼苗生物量分配、水分利用效率及叶片 $\delta^{13}C$ 比较. *西北林学院学报*, 2014, 29(4): 8-14.
- [ 13 ] 胡红玲, 张健, 万雪琴, 陈洪, 易万洋, 周永春. 巨桉与 5 种木本植物幼树的耗水特性及水分利用效率的比较. *生态学报*, 2012, 32(12): 3873-3882.
- [ 14 ] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Biology and Plant Molecular Biology*, 1989, 40(1): 503-537.
- [ 15 ] 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, 1989: 21-40.
- [ 16 ] Adiredjo A L, Navaud O, Muños S, Langlade N B, Lamaze T, Grieu P. Genetic control of water use efficiency and leaf carbon isotope discrimination in sunflower (*Helianthus annuus* L.) subjected to two drought scenarios. *Plos One*, 2014, 9(7): e101218.
- [ 17 ] 任书杰, 于贵瑞. 中国区域 478 种  $C_3$  植物叶片碳稳定性同位素组成与水分利用效率. *植物生态学报*, 2011, 35(2): 119-124.
- [ 18 ] 马全林, 王继和, 朱淑娟. 降水、土壤水分和结皮对人工梭梭(*Haloxylon ammodendron*)林的影响. *生态学报*, 2007, 27(12): 5057-5067.
- [ 19 ] 郭泉水, 郭志华, 阎洪, 王春玲, 谭德远, 马超, 何红艳. 我国以梭梭属植物为优势的潜在荒漠植被分布. *生态学报*, 2005, 25(4): 848-853.
- [ 20 ] 苏培玺, 赵爱芬, 张立新, 杜明武, 陈怀顺. 荒漠植物梭梭和沙拐枣光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特征. *西北植物学报*, 2003, 23(1): 11-17.
- [ 21 ] 盛晋华, 乔永祥, 刘宏义, 翟志席, 郭玉海. 梭梭根系的研究. *草地学报*, 2004, 12(2): 91-94.
- [ 22 ] 刘晓云, 刘速. 梭梭荒漠生态系统: I 初级生产力及其群落结构的动态变化. *中国沙漠*, 1996, 16(3): 287-292.
- [ 23 ] Ninyerola M, Pons X, Roure J M. A methodological approach of climatological modelling of air temperature and precipitation through GIS techniques. *International Journal of Climatology*, 2000, 20(14): 1823-1841.
- [ 24 ] O'Leary M H. Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry*, 1981, 20(4): 553-567.
- [ 25 ] 刘贤赵, 张勇, 宿庆, 田艳林, 全斌, 王国安. 现代陆生植物碳同位素组成对气候变化的响应研究进展. *地球科学进展*, 2014, 29(12): 1341-1354.
- [ 26 ] 旺罗, 吕厚远, 吴乃琴, 除多, 韩家懋, 吴玉虎, 吴海斌, 顾兆炎. 青藏高原高海拔地区  $C_4$  植物的发现. *科学通报*, 2004, 49(13): 1290-1293.
- [ 27 ] 王国安, 韩家懋, 周力平, 熊小刚, 谭明, 吴振海, 彭隽. 中国北方黄土区  $C_4$  植物稳定碳同位素组成的研究. *中国科学 D 辑: 地球科学*, 2005, 35(12): 1174-1179.
- [ 28 ] 孙惠玲, 马剑英, 王绍明, 张霞. 准噶尔盆地荒漠植物碳同位素组成研究. *中国沙漠*, 2007, 27(6): 972-976.
- [ 29 ] Ehleringer J R, Cerling T E, Helliker B R.  $C_4$  photosynthesis, atmospheric  $CO_2$ , and climate. *Oecologia*, 1997, 112(3): 285-299.
- [ 30 ] Ghannoum O.  $C_4$  photosynthesis and water stress. *Annals of Botany*, 2009, 103(4): 635-644.
- [ 31 ] Taylor S H, Ripley B S, Martin T, De-Wet L A, Woodward F I, Osborne C P. Physiological advantages of  $C_4$  grasses in the field; a comparative experiment demonstrating the importance of drought. *Global Change Biology*, 2014, 20(6): 1992-2003.
- [ 32 ] Farquhar G D, Ball M C, Von Caemmerer S, Roksandic Z. Effect of salinity and humidity on  $\delta^{13}C$  value of halophytes-Evidence for diffusional isotope fractionation determined by the ratio of intercellular/atmospheric partial pressure of  $CO_2$  under different environmental conditions. *Oecologia*, 1982, 52(1): 121-124.
- [ 33 ] Jackson P C, Meinzer F C, Goldstein G, Holbrook N M, Cavelier J, Rada F. Environmental and physiological influences on carbon isotope composition of gap and understory plants in a lowland tropical forest // Ehleringer J R, Hall A E, Farquhar G D, eds. *Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations*. New York: Academic Press, 1993: 131-140.
- [ 34 ] Li Z Q, Yang L, Lu W, Guo W, Gong X S, Xu J, Yu D. Spatial patterns of leaf carbon, nitrogen stoichiometry and stable carbon isotope composition of *Ranunculus natans* C. A. Mey. (*Ranunculaceae*) in the arid zone of northwest China. *Ecological Engineering*, 2015, 77: 9-17.
- [ 35 ] Swap R J, Aranibar J N, Dowty P R, Gilhooly III W P, Macko S A. Natural abundance of  $^{13}C$  and  $^{15}N$  in  $C_3$  and  $C_4$  vegetation of southern Africa: patterns and implications. *Global Change Biology*, 2004, 10(3): 350-358.
- [ 36 ] Murphy B P, Bowman D M J S. The carbon and nitrogen isotope composition of Australian grasses in relation to climate. *Functional Ecology*, 2009,

- 23(6): 1040-1049.
- [37] Tieszen L L, Boutton T W. Stable carbon isotopes in terrestrial ecosystem research // Rundel P W, Ehleringer J R, Nagy K A, eds. Stable Isotopes in Ecological Research. New York: Springer, 1989: 167-195.
- [38] Schulze E D, Ellis R, Schulze W, Trimborn P, Ziegler H. Diversity, metabolic types and  $\delta^{13}\text{C}$  carbon isotope ratios in the grass flora of Namibia in relation to growth form, precipitation and habitat conditions. *Oecologia*, 1996, 106(3): 352-369.
- [39] Wang G, Feng X, Han J, Zhou L, Tan W, Su F. Paleovegetation reconstruction using  $\delta^{13}\text{C}$  of soil organic matter. *Biogeosciences Discussions*, 2008, 5(2): 1795-1823.
- [40] Basu S, Agrawal S, Sanyal P, Mahato P, Kumar S, Sarkar A. Carbon isotopic ratios of modern  $\text{C}_3$ - $\text{C}_4$  plants from the Gangetic plain, India and its implications to paleovegetational reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2015, 440(6): 209-221.
- [41] Liu W G, Feng X H, Ning Y F, Zhang Q L, Cao Y N, An Z S.  $\delta^{13}\text{C}$  variation of  $\text{C}_3$  and  $\text{C}_4$  plants across an Asian monsoon rainfall gradient in arid northwestern China. *Global Change Biology*, 2005, 11(7): 1094-1100.
- [42] 苏培玺, 严巧娣.  $\text{C}_4$  荒漠植物梭梭和沙拐枣在不同水分条件下的光合作用特征. *生态学报*, 2006, 26(1): 75-82.
- [43] Farquhar G D. On the nature of carbon isotope discrimination in  $\text{C}_4$  species. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1983, 10(2): 205-226.
- [44] 许强, 杨自辉, 郭树江, 王强强. 梭梭不同生长阶段的枝系构型特征. *西北林学院学报*, 2013, 28(4): 50-54.
- [45] Francey R J, Farquhar G D. An explanation of  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  variations in tree rings. *Nature*, 1982, 297(5861): 28-31.
- [46] Wang G N, Li J Z, Liu X Z, Liu X Y. Variations in carbon isotope ratios of plants across a temperature gradient along the 400 mm isohet of mean annual precipitation in north China and their relevance to paleovegetation reconstruction. *Quaternary Science Reviews*, 2013, 63(1): 83-90.
- [47] 刘贤赵, 宿庆, 李嘉竹, 全斌, 李朝奎, 张勇, 王志强, 王国安. 控温条件下  $\text{C}_3$ 、 $\text{C}_4$  草本植物碳同位素组成对温度的响应. *生态学报*, 2015, 35(10): 3278-3287.
- [48] Troughton J H, Card K A. Temperature effects on the carbon-isotope ratio of  $\text{C}_3$ ,  $\text{C}_4$  and crassulacean-acid-metabolism (CAM) plants. *Planta*, 1975, 123(2): 185-190.
- [49] Schleser G H. Investigations of the  $\delta^{13}\text{C}$  Pattern in Leaves of *Fagus sylvatica* L. *Journal of Experimental Botany*, 1990, 41(5): 565-572.
- [50] Buchmann N, Brooks J R, Rapp K D, Ehleringer J R. Carbon isotope composition of  $\text{C}_4$  grasses is influenced by light and water supply. *Plant Cell & Environment*, 1996, 19(4): 392-402.
- [51] Evans J R, Sharkey T D, Berry J A, Farquhar G D. Carbon isotope discrimination measured concurrently with gas exchange to investigate  $\text{CO}_2$  diffusion in leaves of higher plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1986, 13(2): 281-292.
- [52] Wong S C, Cowan I R, Farquhar G D. Leaf conductance in relation to rate of  $\text{CO}_2$  assimilation: I. Influence of nitrogen nutrition, phosphorus nutrition, photon flux density, and ambient partial pressure of  $\text{CO}_2$  during ontogeny. *Plant Physiology*, 1985, 78(4): 821-825.
- [53] Wong S C, Cowan I R, Farquhar G D. Leaf conductance in relation to rate of  $\text{CO}_2$  assimilation: II. Effects of short-term exposures to different photon flux densities. *Plant Physiology*, 1985, 78(4): 826-829.
- [54] Wong S C, Cowan I R, Farquhar G D. Leaf conductance in relation to rate of  $\text{CO}_2$  assimilation: III. Influences of water stress and photoinhibition. *Plant Physiology*, 1985, 78(4): 830-834.
- [55] Wang G A, Zhou L P, Liu M, Han J M, Guo J H, Faiia A, Su F. Altitudinal trends of leaf  $\delta^{13}\text{C}$  follow different patterns across a mountainous terrain in north China characterized by a temperate semi-humid climate. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2010, 24(11): 1557-1564.
- [56] Van De Water P K, Leavitt S W, Betancourt J L. Leaf  $\delta^{13}\text{C}$  variability with elevation, slope aspect, and precipitation in the southwest United States. *Oecologia*, 2002, 132(3): 332-343.
- [57] 陈世苹, 白永飞, 韩兴国, 安吉林, 郭富存. 沿土壤水分梯度黄囊苔草碳同位素组成及其适应策略的变化. *植物生态学报*, 2004, 28(4): 515-522.
- [58] 褚建民. 干旱区植物的水分选择性利用研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2007.