

稳定性碳同位素对植物水分利用效率的指示作用

钟兰芳

(高要市林业科学技术推广站 高要 526100)

摘要 碳同位素技术已在地质学、生态学和植物学等领域得到广泛应用。文章概述了稳定碳同位素的基本理论,从不同植物类型、空间尺度和抗旱节水植物材料选育等方面对稳定碳同位素对植物水分利用效率的指示作用进行了简要总结,对碳同位素技术进行评价,并就未来发展方向进行展望。碳同位素分辨率与植物水分利用效率高度相关,因而利用碳同位素分辨率来衡量植物水分利用效率必将有广阔的应用前景。

关键词 稳定碳同位素 碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$) 碳同位素分辨率($\Delta^{13}\text{C}$) 水分利用效率(WUE)

中图分类号: S718.43 **文献标识码:** A **文章编号:** 1006-4427(2008)02-0092-06

Stable Isotope Carbon and its Indicative Function on Plant Water Use Efficiency

Zhong Lanfang

(Gaoyao Forestry Techniques Popularization Station, Gaoyao, 526100)

Abstract Carbon isotope technique has been widely applied in geology, ecology and botany. In this paper, we present the theory of carbon isotope and its indicative function on water use efficiency in different plant types, dimensional scale and breeding in drought resistance and water saving. We evaluate the carbon isotope technique and show the potential research directions in the future. Theoretical and empirical studies have demonstrated that carbon isotope discrimination is highly correlated with plant water use efficiency, and it will have amplitude application prospects in measuring water use efficiency.

Key words stable isotope carbon, carbon isotope composition, carbon isotope discrimination, water use efficiency

稳定性同位素技术的研究和发展最初始于 20 世纪 30 年代中期的物理科学。自 50 年代开始测定碳同位素的丰度比以来,随着质谱测定技术的改进,在生物地球化学和生态学等领域中取得很大的进展,特别是 Farquhar 等^[1]系统阐述了碳同位素比($\delta^{13}\text{C}$)和碳同位素分辨率($\Delta^{13}\text{C}$)的计算方法,并确立了碳同位素分辨率与植物叶胞间 CO_2 浓度的关系之后,稳定性碳同位素在植物生物学研究中得到了更为广泛地应用。

当前世界范围内水分严重短缺,如何根据生境选择合适的造林树种是植被建设和恢复工作中一个十分迫切和重要的问题。而解决这个问题一个首要任务是必须对各种植物的水分利用特点有一个比较清楚的认识,因此,植物水分利用效率(WUE)的研究已成为科学家们所关注的焦点之一,而测定植物中碳同位素组成,可以揭示植物生理生态过程相联系的一系列气候环境信息,成为研究植物水分利用效率的探针。本文旨在概述碳同位素与水分利用效率的相互关系,以及稳定碳同位素技术在研究植物水分利用效率方面的研究进展,并就研究中存在的问题及研究前景进行简要的探讨,使碳同位素有更广阔的发展空间提供依据。

1 碳同位素组成及分辨率的基本理论

在自然界中,碳元素有 ^{12}C 和 ^{13}C 两种稳定性同位素,其中, ^{12}C 占 98.89%,而 ^{13}C 只占 1.11%。不同物质中,由于“同位素效应(isotope effect)”——参加反应的物质因重和轻的同位素不同而产生差异,使得两种碳

同位素的丰度比($R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$)有所不同。而正是这种比值的变化包含了在碳转移固定过程中的物理、化学和生物代谢等方面大量的信息^[1]。这是因为植物组织中的 ${}^{13}\text{C}$ 与 ${}^{12}\text{C}$ 比值都普遍小于大气 CO_2 中的 ${}^{13}\text{C}$ 与 ${}^{12}\text{C}$ 比值^[1,2], CO_2 在通过光合作用形成植物组织的过程中,会产生碳同位素分馏。基于这一特性,生物体组织中的稳定性碳同位素已被成功地引入到生物学的多个研究领域,如光合作用途径的研究、光能利用率、环境污染、植物水分利用率、矿质代谢、生态系统中种间关系、气候效应和生物量变化等^[1,3,8]。

水分利用效率(WUE)反映了环境水分资源对植物生理状况的影响。经过多年的研究,Farquhar等^[2]确立了植物叶胞间 CO_2 浓度(C_i)与水分利用效率(WUE)的数量关系为:

$$WUE = (C_a - C_i) / 1.6 \Delta W \quad \dots\dots\dots (1)$$

其中, C_a 为大气 CO_2 浓度, ΔW 是叶片与空气的水蒸气浓度梯度;1.6为由气孔对水蒸气的传导性转为对 CO_2 传导性的转换因子。可以看出, C_i 越大, WUE 越小,相反, C_i 越小, WUE 越大, C_i 与 WUE 呈负相关关系。同时,Farquhar等^[2]还进一步建立了碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$)与 C_i 之间的数量关系方程:

$$\delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_a - a - (b - a) \times C_i / C_a \quad \dots\dots\dots (2)$$

式中, $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{13}\text{C}_a$ 分别为植物体内和大气 CO_2 的碳同位素比率; a 、 b 分别为 CO_2 扩散到气孔时产生的分部效应和气孔光合羧化酶RUBP对碳同位素的分部效应; C_i 为胞间 CO_2 浓度。

另外,我们通过分析样品生长地点空气 CO_2 的 $\delta^{13}\text{C}$ 与植物样品 $\delta^{13}\text{C}$ 的值求得两者之间的差别,即碳同位素分辨率($\Delta^{13}\text{C}$)。计算公式为:

$$\Delta^{13}\text{C} = (\delta^{13}\text{C}_a - \delta^{13}\text{C}_p) / (1 + \delta^{13}\text{C}_a / 1000) = R_a / R_p - 1 \quad \dots\dots\dots (3)$$

其中, $\delta^{13}\text{C}_a$ 是空气中的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,北半球为 -6.7‰ , $\delta^{13}\text{C}_p$ 是植物中的 $\delta^{13}\text{C}$ 值, R_a 是大气中的 ${}^{13}\text{CO}_2/{}^{12}\text{CO}_2$ 比值。

简言之,碳同位素分辨率($\Delta^{13}\text{C}$)就是植物干物质中稳定性碳同位素比率(${}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$)相对于大气中用于植物光合作用的 ${}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ 的度量。 $\Delta^{13}\text{C}$ 总是正值,它反映出 C_3 植物在光合作用期间对 ${}^{13}\text{C}$ 主动的分辨能力。这就是 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\Delta^{13}\text{C}$ 作为植物 WUE 的选育指标的理论基础。通过对分析植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\Delta^{13}\text{C}$ 值,可以了解植物的水分利用效率及其影响因子,为选育高效用水型和抗旱节水型植物材料,以及植物的合理栽培等提供科学依据。

2 碳同位素方法与常规方法测定水分利用效率的比较

水分利用效率作为衡量植物在一定条件下干物质积累与需水量关系的指标,是一个可遗传的性状,植物种间和种内存在水分利用效率的差异,通过育种手段来提高栽培植物的水分利用效率存在很大潜力。随着科学技术的发展,测定植物水分利用效率的方法得到不断的改进。传统的测定植物水分利用效率的方法分为两种,一种是利用一段时间内生产的干物质量与其消耗的水分之间的比值进行计算,称为长期水分利用效率($WUEL$);另一种是根据植物叶片瞬时的气体交换效率,即植物 CO_2 的光合速率 A 和蒸腾速率 E 的比值来确定,常称为瞬时水分利用效率($WUEI$),即

$$WUEI = A/E \quad \dots\dots\dots (4)$$

其中,用生物量法测定水分利用效率,由于需要测定一段时期内植物水分消耗和生物量增量,必需在田间和进行大规模试验,工作量十分大;而应用光合仪测定的结果仅代表了测定时瞬间的植物 C_i/C_a 和 WUE 值,而且受天气的影响很大。碳同位素方法无需控制水分,可现取材现测,材料也可无限期存放,并且可在植株个体发育的任何一个阶段取样,克服了常规方法难以同时测定不同地域的植物种群间生理活动变化所带来的困难,是目前水分利用效率研究中较为准确可靠的指标。

3 碳同位素与水分利用效率的关系

3.1 不同类型植物碳同位素与植物水分利用效率的关系

由于光合作用中羧化酶对同位素的分馏效应以及气孔的扩散分馏效应不同^[3], C_3 植物、 C_4 植物和CAM植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 有明显区别。一般来说, C_3 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 为 $-23\text{‰} \sim -38\text{‰}$, C_4 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 为 $-12\text{‰} \sim -14\text{‰}$,而CAM植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值介于两者之间。而对同一类型的植物,由于植物组织的 $\delta^{13}\text{C}$ 可以确定物种某些方面的功能差异,因而我们可以利用 $\delta^{13}\text{C}$ 作为区分不同功能群植物种的依据^[9]。

Chen Shi-Ping 等^[10]对内蒙古锡林河流域 6 个植物功能群 $\delta^{13}\text{C}$ 值进行了分析,得出不同功能群 $\delta^{13}\text{C}$ 值为旱生植物(-26.38‰) = 中旱生植物(-26.51‰) > 旱中生植物(-27.02‰) > 中生植物(-27.56‰) = 湿中生和湿生植物(-27.80‰),表明随着不同水分生态类群所适应生境从干旱到湿润的逐渐转变,植物的水分利用效率逐渐降低。Brooks 等^[11]对北美三个北方森林生态系统主要优势种的 $\delta^{13}\text{C}$ 值进行研究发现,不同生活型的植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值表现出相同的大小顺序:常绿乔木 > 落叶乔木 $\approx$ 常绿和落叶灌木 $\approx$ 常绿草本 > 落叶草本 $\approx$ 苔藓,总结为冠层上层植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值比下层植物的低,常绿叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值比落叶植物的低。Marshall 等^[12]研究了 Rockies 中北部地区 15 种植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 及其 WUE,发现在任何海拔高度上,针叶植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 比阔叶植物高 $18 \pm 2\%$ 左右,且海拔高度每升高 1 000 m,15 种植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 减少 $1.20 \pm 0.11\text{‰}$ 。Schulze 等^[13]认为不同生活型乔木中,落叶固氮植物种和有刺植物种的 $\Delta^{13}\text{C}$ 值比常绿硬叶植物种分别低 1‰ 和 214‰;固氮植物 *Allocasuarina* 的 $\Delta^{13}\text{C}$ 值比非固氮硬叶植物种低 1.2‰。Wang^[14]对中国黄土高原次生演替系列的四种优势物种的 $\delta^{13}\text{C}$ 值进行了研究发现, $\delta^{13}\text{C}$ 值随着植物所处的地位等级的增高而升高,这表明更低的 $\delta^{13}\text{C}$ 即具有更高的水分利用效率的植物将在随后的植物演替中具有充分的竞争能力。

3.2 不同时空尺度植物碳同位素与水分利用效率的关系

整株植物干物质的碳同位素组成代表着一系列复杂的生理生化的长期整合 C_i/C_a 的过程,分析不同植物碳水化合物和碳库的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,可以对时间跨度从一天(叶片可溶性糖)到几十天(茎可溶性糖)到 1 个生长季乃至植物的整个生活史(结构性碳)的平均 C_i/C_a 和 WUE 进行研究^[8]。郑淑霞和上官周平^[15]对 20 世纪 30 ~ 80 年代我国不同植被区域内辽东栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的时空变异规律进行研究,得出不同区域中辽东栎 $\delta^{13}\text{C}$ 变化范围为 $-28.147\text{‰} \sim -25.102\text{‰}$,平均值为 -26.183‰ 。从时间分布角度来看,20 世纪 30 ~ 80 年代,暖温带落叶阔叶林和亚热带常绿阔叶林区域中辽东栎 $\delta^{13}\text{C}$ 持续降低比较明显,而青藏高原高寒植被区域中辽东栎 $\delta^{13}\text{C}$ 呈增加趋势,这可能与青藏高原高海拔的地理位置以及高温、强光照的特殊气候条件有关。从空间分布角度来看,30 年代,暖温带落叶阔叶林、亚热带常绿阔叶林、青藏高原高寒植被 3 个区域中辽东栎 $\delta^{13}\text{C}$ 依次递减,说明植物 WUE 呈下降趋势;50 年代,4 个植被区域类型之间辽东栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 差异不大,80 年代,辽东栎在由东到西分布的暖温带落叶阔叶林至温带草原区域 $\delta^{13}\text{C}$ 呈降低趋势,表明不同年代、不同气候环境下植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 时空变异的复杂性。

近年来,由于大气 CO_2 浓度的持续增高,导致全球气候变暖,气温升高,引起温度、湿度、降雨和蒸发等区域性变化,进而影响植物的分布和生长。Miller 等^[16]在对 13 个桉树树种叶片 $\Delta^{13}\text{C}$ 进行研究时发现,随着降雨量的减少,有 5 个树种的叶片 $\Delta^{13}\text{C}$ 下降,7 个树种的叶片 $\Delta^{13}\text{C}$ 变化不大,1 个树种的叶片 $\Delta^{13}\text{C}$ 增加。且随着降雨量的减少,多树种平均 $\Delta^{13}\text{C}$ 值的变化将与单个树种 $\Delta^{13}\text{C}$ 值的变化不同。多树种平均 $\Delta^{13}\text{C}$ 值对环境的敏感性不如单个树种 $\Delta^{13}\text{C}$ 值那么好。如果沿着降雨量下降梯度的每一个树种都显示出 $\Delta^{13}\text{C}$ 降低的趋势,那么分布在更干旱地区的树种就会显示出对同化作用有较小的气孔限制,因此 $\Delta^{13}\text{C}$ 将随降雨量下降梯度而呈现“锯齿状”分布。因此用叶片 $\Delta^{13}\text{C}$ 来指示降雨量梯度变化需要谨慎。Stewart 等^[17]通过对沿着一个降水量梯度变化的 12 个种群的 $\delta^{13}\text{C}$ 分析,发现 $\delta^{13}\text{C}$ 与降水量之间存在显著负相关。Ehleringer 和 Cooper^[18]和 Peñuelas 等^[19]的研究也得出了相同的结论。此外,VPG 和 $\delta^{13}\text{C}$ (沿着气候梯度)之间存在正相关关系的报道也有^[18-19]。然而,需要着重指出的是,在绝大部分情况中 $\delta^{13}\text{C}$ 和植物水分利用效率之间的关系并不是线性的,而是随着水分供应的增加趋于一个稳定值^[20-21]。例如,全球范围内调查松柏目植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值发现,一旦水分供应充足(即当降水量和蒸发量的比值达到一定水平时) $\delta^{13}\text{C}$ 值将趋于达到一个稳定值^[22],存在这一普遍趋势的原因在于气孔导度是联系 $\delta^{13}\text{C}$ 与水分供应的主要因子。在最适的水分条件下,气孔导度将达到最大,因而 $\delta^{13}\text{C}$ 也就不会变化^[4]。

3.3 抗旱节水植物材料选育中的碳同位素与水分利用效率

不同碳代谢类型的植物,其 $\delta^{13}\text{C}$ 差异很大,这主要是由于羧化酶不同的原因,特别对于 C_3 植物,碳代谢过程中只有一种 Rubisco 酶,因此同一种植物 $\delta^{13}\text{C}$ 变化的主要影响因子是气孔。气孔是绿色植物气体交换的主要通道,其行为特征即受遗传因子决定,同时又对环境因子非常敏感,其中最重要的因子是水分。水分利用效率作为衡量植物品种在一定条件下干物质积累与需水量关系的指标,是一个可遗传的性状,植物种间和种内存在水分利用效率的差异,通过育种手段来提高栽培植物的水分利用效率存在很大潜力。为了研究碳同位素与水分利用效率的关系,国内外学者开展了一系列的相关工作。

$\delta^{13}\text{C}$ 和 $\Delta^{13}\text{C}$ 与 WUE 的相关关系首先在小麦研究得到证实。Farquhar 和 Richards^[23]在温室盆栽试验条件下,对 4 种普通小麦(*Triticum aestivum* Linn.)进行干旱处理,研究结果表明, $\Delta^{13}\text{C}$ 与 WUE(地上部干物重/

耗水量)呈负相关,低的 $\Delta^{13}\text{C}$ 可以反映作物的 WUE 和抗旱性,因而他们建议用 $\Delta^{13}\text{C}$ 值作为作物 WUE 的选育指标。Hubick等^[24]也报道,不同品种花生(*Arachis hypogaea* Linn.)的 WUE 与 $\Delta^{13}\text{C}$ 之间呈较强的负相关($r = -0.81$),他们也认为 $\Delta^{13}\text{C}$ 可以作为 C_3 植物 WUE 的选种指标。对棉花(*Gossypium* spp.)、番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.)、大麦(*Hordeum vulgare* Linn.)的试验结果也支持这种观点^[25]。研究结果中也有 $\Delta^{13}\text{C}$ 和 WUE 呈正相关和根本不相关的报道^[5]。Wright在对花生的研究中发现^[26],在正常水分条件下, $\Delta^{13}\text{C}$ 与 WUE 呈负相关,而在干旱条件下, $\Delta^{13}\text{C}$ 则与 WUE 没有相关性。

我国应用稳定性碳同位素技术起步较晚,对于不同基因型 $\Delta^{13}\text{C}$ 和 WUE 的关系的研究大多还集中在农作物方面。薛慧勤等^[27]对花生(*Arachis hypogaea* Linn.)、林植芳等^[28]对大豆(*Glycine max* (L.) Merr.)和小麦(*Triticum aestivum* Linn.)的研究都认为,低 $\Delta^{13}\text{C}$ 可作为筛选高 WUE 的可靠指标。严昌荣等^[29]对北京西山地区落叶阔叶树辽东栎(*Quercus liaotungensis*)的研究认为 $\Delta^{13}\text{C}$ 和生长才有较好的负相关性,其他条件下没有相关性。韩兴国等^[30]对几种木本植物的研究认为 $\delta^{13}\text{C}$ 在种间差异很大,且各种环境因子都可引起 $\delta^{13}\text{C}$ 的变化,同一树种在土壤干旱条件下 WUE 会升高。随着国外对蓝桉(*Eucalyptus globules* Labill.)人工集约经营树种以及不同基因型的 $\Delta^{13}\text{C}$ 和 WUE 关系的研究^[31],进而得出在各种水分条件下高 $\delta^{13}\text{C}$ 都可作为高 WUE 无性系的可靠指标。赵凤君等^[32]对水分胁迫下12个美洲黑杨(*Populus deltoides*)不同无性系叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 WUE 相关性进行了初步研究,他认为气孔差异是导致无性系之间净光合速率与水分利用效率差异,并最终导致 WUE 和 $\delta^{13}\text{C}$ 的关键因子。在同等水分处理下 $\delta^{13}\text{C}$ 与 WUE 呈正相关, $\delta^{13}\text{C}$ 是间接评价无性系间 WUE 差异的可靠指标。

4 稳定碳同位素技术评价

稳定碳同位素技术具有无可比拟的优点,因为它只需要采集少量的植物叶、茎、籽粒或其他部分的干物质,而所得值是截至采样时植物生活过程的平均水分利用效率,从而避免了取样困难、测定结果不准确、工作量大等缺点。其次,使用碳同位素技术可以在生长早期采样,获知的结果可以用于生长后期的评价和筛选。再者,碳同位素为抗旱育种提供了量化指标,为优良种源、无性系选择提供了事实依据。但是,碳同位素技术也存在一些缺点:(1)测定所需质谱仪价格昂贵且需专门的技术人员操作^[33];(2)任何影响气孔导度或光合能力的因子,如光合有效辐射、水分亏缺、光照、空气温湿度、饱和差、空气污染等均会对测定值产生一定的影响^[34-36];(3)尽管大量研究认为 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\Delta^{13}\text{C}$ 与植物 WUE 有很好的相关性,但也有相反的结论,特别是在水分胁迫条件下 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\Delta^{13}\text{C}$ 导致植物体中 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\Delta^{13}\text{C}$ 与植物 WUE 的相关性不显著或不相关,这对优良无性系的准确选育造成了一定的困难。

5 展望

5.1 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的差别主要决定于其遗传特性,在良好而较稳定的生态环境中, $\delta^{13}\text{C}$ 值的变动较少。因此,碳同位素技术为分辨不同时空尺度及不同类型的植物以及筛选水分利用效率高的植物提供了技术可能。但 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\Delta^{13}\text{C}$ 的遗传变异对作物生长及水分利用都会产生影响,因此进一步加强这方面的研究十分必要。

5.2 不同胁迫条件下(干旱、高低温、水涝等)等对 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响应进一步探索,特别是碳同位素与植物水分利用效率的关系应深入研究,以便为下一步的育种工作提供基础和新的研究思路。

5.3 水资源短缺是世界性的,在以后的研究中应用碳同位素技术选育高水分利用型的抗旱品种仍将是一个重点。但不同树种具有不同的基因型,以 $\Delta^{13}\text{C}$ 值为基础的优良无性系选育也要因不同树种而定。

总之,碳同位素技术虽然还有待进一步完善,但是作为植物分类和品种筛选工具仍具有相当大的潜力。随着我们对碳同位素分辨率与植物水分利用效率关系研究的逐步深入,碳同位素分辨率在林木育种及节水生理方面将会取得新进展。

参考文献

- [1] FARQUHAR G D, OLEARY M H, BERRY J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves [J]. Aust. J Plant Physiol, 1982, 9 :121-137.

- [2] BENDER M M. Variation in the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios of plants in relation to the pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation[J]. *Phytochemistry*, 1971, 10: 1239-1244.
- [3] OLEARY M H. Carbon isotope fractionation in plants[J]. *Phytochemistry*, 1981, 20: 553-567.
- [4] FARQUHAR G D, EHLERINGER J R, HUBICK K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis[J]. *Ann Rev Plant Physiol. Mol. Biol.*, 1989, 40: 503-537.
- [5] EHLERINGER J R. Carbon isotope fractionation in tree rings in relation to the growing season water balance[M]// Ehleringer JR, HALL A E, FARQUHAR G D. *Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations*. New York: Academic Press, 1993: 155-172.
- [6] LAUTERI M, SCARTAZZA A., GUIDO M C, et al. Genetic variation in photosynthetic capacity, carbon isotope discrimination and mesophyll conductance in provenances of *Castanea sativa* adapted to different environments[J]. *Functional Ecology*, 1997, 11: 675-683.
- [7] MERAH O, DELEENS E, P MONNEVEUX. Grain yield, carbon isotope discrimination, mineral and silicon content in durum wheat under different precipitation regimes[J]. *Physiol. Plant*, 1999, 107: 387-394.
- [8] VON CAEMMERER S, JR EVANS. Determination of the average partial pressure of CO_2 in chloroplasts from leaves of several C_3 plants [J]. *Aust J Plant Physiol*, 1991, 18: 287-305.
- [9] GARTEN JR C T, G E TAYLOR JR. Foliar $\delta^{13}\text{C}$ within a temperate deciduous forest: spatial, temporal, and species sources of variation [J]. *Oecologia*, 1992, 90: 1-7.
- [10] CHEN SHI - PING, BAI YONG - FEI, HAN XING-GUO. Variations in Composition and Water Use Efficiency of Plant Functional Groups Based on Their Water Ecological Groups in the Xilin River Basin[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45 (10): 1251-1260.
- [11] BROOKS J R., FLANAGAN B, BUCHMANN N, et al. Carbon isotope composition of boreal plants: functional grouping of life forms[J]. *Oecologia*, 1997, 110: 301-311.
- [12] Marshall JD, Zhang J. Carbon isotope discrimination and water use efficiency in native plants of the north central Rockies[J]. *Ecology*, 1994, 75: 1887-1895.
- [13] Schulze ED, Williams RJ, Farquhar GD, et al. Carbon and nitrogen isotope discrimination and nitrogen nutrition of trees along a rainfall gradient in northern Australia[J]. *Aust J Plant Physiol*, 1998, 25: 413-425.
- [14] WANG G H. Differences in leaf $\delta^{13}\text{C}$ among four dominant species in a secondary succession sere on the Loess Plateau of China [J]. *Photosynthetica*, 2003, 41(4): 525-531.
- [15] Zheng S-X, Shanguan Z-P. Temporal variations in the stomatal density and $\delta^{13}\text{C}$ value of *Quercus liaotungensis* leaves [J]. *Sci Silvae Sin*. 2005, 41(2): 30-36 (in Chinese).
- [16] Miller J M, William R J, Farquhar G D. Carbon isotope discrimination by a sequence of *Eucalyptus* species along a subcontinental rainfall gradient in Australia[J]. *Functional Ecology*, 2001, 15: 222-232.
- [17] STEWART, G. R., M. H. TURNBULL, S. SCHMIDT, et al. ^{13}C natural abundance in plant communities along a rainfall gradient: a biological integrator of water availability[J]. *Aust. J Plant Physiol*, 1995, 22: 51-55.
- [18] EHLERINGER JR, COOPER T. Correlations between carbon isotope ratio and microhabitat in desert plants [J]. *Oecologia*, 1988, 76: 562-566.
- [19] PEÑUELAS J, FILELLA I, TERRADAS J. Variability of plant nitrogen and water use in a 100 - m transect of a subdesertic depression of the Ebro valley (Spain) characterized by leaf $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ [J]. *Acta Oecologica*, 1999, 20: 119-123.
- [20] WILLIAMS DG, EHLERINGER JR. Carbon isotope discrimination in three semi-arid woodland species along a monsoon gradient[J]. *Oecologia*, 1996, 106: 455-460.
- [21] SPARKS, JP AND EHLERINGER, JR. Leaf carbon isotope discrimination and nitrogen content for riparian trees along elevational transects[J]. *Oecologia*, 1997, 109: 362-367.
- [22] WARREN CR, MCGRATH JF, ADAMS MA. Water availability and carbon isotope discrimination in conifers[J]. *Oecologia*, 2001, 127: 476-486.
- [23] FARQUHAR G D, RICHARDS R A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes[J]. *Aust. J Plant Physiol*, 1984, 11: 539-552.
- [24] HUBICK K. T, FARQUHAR G D, SHORTER R. Correlation between water-use efficiency and carbon isotope discrimination in diverse peanut (*Arachis*) germplasm [J]. *Aust. J Plant Physiol*, 1986, 13: 803-816.
- [25] SCHUSTER W S F, SANDQUIST D R, PHILLIPS S L, et al. Comparisons of carbon isotope discrimination in populations of aridland plant species differing in lifespan [J]. *Oecologia*, 1992, 91: 332-337.
- [26] WRIGHT GC, HUBICK KT, FARQUHAR GD, et al. Genetic and environmental variation in transpiration efficiency and its correlation with carbon isotope discrimination and specific leaf area in peanut [M]// Ehleringer JR, HALL A E, FARQU-

- HAR G D. Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations. New York: Academic Press, 1993, 247-267.
- [27] 薛慧勤, 甘信民, 孙明辉, 等. 干旱条件下花生水分利用效率与叶片碳同位素辨别力的相关性研究[J]. 中国油料作物学报, 1999, 21(1): 27-34.
- [28] 林植芳, 彭长连, 林桂珠. 大豆和小麦不同基因型的碳同位素分馏作用与水分利用效率[J]. 作物学报, 2001, 27(4): 409-414.
- [29] 严昌荣, 韩兴国, 陈灵芝. 六种木本植物水分利用效率和其小生境关系研究[J]. 生态学报, 2001, 21(11): 1952-1956.
- [30] 韩兴国, 严昌荣, 陈灵芝, 等. 暖温带地区几种木本植物碳稳定同位素的特点[J]. 应用生态学报, 2000, 11(4): 497-500.
- [31] OSORIO J, PEREIRA J. S. Genotypic differences in water use efficiency and ^{13}C discrimination in *Eucalyptus globules*. Tree Physiology[J]. 1994, 4: 871-882.
- [32] 赵凤君, 高荣孚, 沈应柏, 等. 水分胁迫下美洲黑杨不同无性系间叶片 ^{13}C 和水分利用效率的研究[J]. 林业科学, 2005, 41(1): 36-41.
- [33] ZHAO F J, GAO R F, SHEN Y B, et al. A Study on Foliar Carbon Isotope Composition ($\delta^{13}\text{C}$) and Water Use Efficiency of Different *Populus deltoides* Clones under Water Stress[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2005, 41(1): 36-41.
- [34] Hubick KT, et al. Heritability and genotypex $\times$ environment interactions of carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. Aust J Plant physiol, 1988, 15: 799-813.
- [35] Richards RA, Condon AG. Challenges ahead in using carbon isotope discrimination in plant breeding programs[M]//J. Rehlringer et al. Perspectives on carbon and water relations from stable isotopes. Academic Press, San Diego, CA. 1993, 451-462.
- [36] Farquhar GD, et al. Carbon isotope discrimination and photosynthesis[J]. Annu. Rev. Plant Physiol, 1989, 40: 503-537.