

稳定碳同位素技术在生态系统研究中的应用

雷 帅^{1,2}, 何春霞^{1,2}, 张劲松^{1,2}, 孟 平^{1,2}, 孙守家^{1,2}

(1. 中国林业科学研究院 林业研究所 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091;

2. 南京林业大学 南方现代林业协同创新中心, 江苏 南京 210037)

摘要: 稳定碳同位素技术因具有示踪、整合和指示功能, 检测快速、准确, 在生态学、水文学和地球科学研究领域中得到了广泛应用。本文综述了稳定碳同位素技术在土壤碳循环、植物生理生态反应、树木对气候变化的响应、同位素模型等研究领域的新应用, 发现在环境因子和基因型之间的交互作用对 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响、水分利用效率对多因素相互作用的响应、多同位素源分析模型不确定性等方面还有一些问题亟待解决, 期望本文对稳定碳同位素在生态系统中应用现状、存在问题以及前景展望方面的总结对今后的相关研究有所裨益。

关键词: 稳定碳同位素; 生态系统; 碳循环; 分馏效应; 模型

中图分类号: O628.2+1; S792.11 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-7512(2020)01-0053-14

doi: 10.7538/tws.2018.youxian.092



A Review of the Application of Stable Carbon Isotopes to Ecosystem Research

LEI Shuai^{1,2}, HE Chunxia^{1,2}, ZHANG Jinsong^{1,2}, MENG Ping^{1,2}, SUN Shoujia^{1,2}

(1. Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation of State Forestry Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China;

2. Collaborative Innovation Center of Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China)

Abstract: Stable carbon isotopes serve as tracers, integrators, and indicators for earth science. Moreover, rapid and accurate measurements of these isotopes are increasingly available. Studies of stable carbon isotopes demonstrate great potential to be more widely applied in the fields of ecology, hydrology and geoscience. Despite several previous reviews on the applications of various isotope systems, rapid development of new techniques and continuous expansion of these techniques to new applications in the field necessitate the publication of timely updates to summarize recent advances in applied stable carbon isotope research and technology. This paper summarizes new applications of stable carbon isotopes to investigate soil carbon cycles, plant physiology and ecology,

收稿日期: 2018-10-15; 修回日期: 2018-12-11

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31470705); 南京林业大学南方现代林业协同创新中心项目

作者简介: 雷 帅(1992—), 男, 河南周口人, 硕士研究生, 主要从事农业推广研究

通信作者: 孙守家, E-mail: sunshj@caf.ac.cn

and tree responses to climate change, and reviews recent progress in stable carbon isotope models. We also highlight areas for improving stable carbon isotope research, including consideration of the effects of interaction between environmental factors and plant genotypes on $\delta^{13}\text{C}$, the response of water use efficiency to multi-factor interactions and the uncertainty of multi-source isotopic models. We anticipate that this updated review of recent applications, existing problems and current prospects of stable carbon isotopes to ecosystem research will be beneficial for future research in this area.

Key words: stable carbon isotope; ecosystem; carbon cycle; fractionation effect; model

“同位素”一词由 Soddy 在 1913 年提出,同年 Thomas 首次用磁性分析仪证明了自然界存在同位素^[1]。20 世纪 70 年代是国际稳定同位素研究的起步阶段,一些研究者初步探讨了稳定同位素可能携带的环境信息,其中 Farmer^[2]首次利用植物中稳定碳同位素反演大气 CO_2 浓度变化,拓展了同位素技术应用的新领域。90 年代后,随着质谱技术创新,一些植物生理学家和生态学家提出了新假设并进行验证实验,使稳定同位素技术的应用领域不断扩大,为稳定同位素生态学作为一门新学科奠定了理论基础^[3]。激光光谱技术的出现为野外快速、连续测定同位素提供了可能,使稳定碳同位素技术在生态学、水文学、农业、生命科学、食品安全以及环境监测等领域得到了广泛应用。

在国外,稳定碳同位素在生态系统研究应用较早,已对暗呼吸中碳同位素分馏^[4]、碳同位素分馏与环境 and 生理因素的关联^[5]、土壤-植物-大气连续体中的碳同位素通量^[6]等方面进行了综述。Matteo 等^[7]根据 1 428 种文献绘制了 1996—2015 年稳定碳同位素在林业研究中热点分布图,发现研究集中在森林土壤碳固存、植物和动物群落的人为影响以及造林后树种的生理生态反应 3 个方面。在国内,稳定碳同位素技术应用起步较晚但发展较快,国内研究者综述了稳定碳同位素技术在植物-土壤系统碳循环^[8]、树轮稳定碳同位素^[9]、植物水分利用效率^[10]和全球气候变化^[11]等方面的应用。随着同位素技术应用范围不断拓展,在植物的细胞、叶肉组织、韧皮部、叶片、植株、冠层、生态系统乃至全球尺度上均有应用。本文主要综述国内外稳定碳同位素技术在不同空间尺度和模型模拟等方面的研究进展,探讨研究中亟待解决的问题,以期对今后的相关研究有所裨益。

1 碳同位素的概念及分馏效应

自然界中有 6 种碳同位素,其中 ^{12}C 、 ^{13}C 、 ^{14}C 是主要的 3 种,比例分别为 98.89%、1.108% 和 $1.2 \times 10^{-10}\%$,其中 ^{12}C 、 ^{13}C 是稳定性同位素, ^{14}C 是放射性同位素。为了便于同位素组成的比较,稳定碳同位素比率的测定以 VPDB(vienna pee dee belemnite)为标准,用 δ 表示^[12]:

$$\delta = (R_{\text{sample}} - R_{\text{VPDB}}) / R_{\text{VPDB}} \times 1000\%_0 \quad (1)$$

式中: R_{sample} 和 R_{VPDB} 分别为样品和标准物的 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 摩尔比率,当 $\delta > 0$ 时,表示样品的重同位素比标准物富集, $\delta < 0$ 时则比标准物贫化。

由于原子质量的微小差异,含有不同同位素的物质在理化性质方面不同,导致不同的动力学和热力学效应,在物理、化学和生物等反应过程中出现同位素分馏现象。碳的有机循环中,轻同位素容易摄入有机质(如烃、石油中富含 ^{12}C)中,而在无机循环中,重同位素倾向于富集在无机盐(如碳酸盐富含 ^{13}C)中,导致碳同位素出现明显的分馏现象。在植物中,碳同位素分馏发生在以下过程中:(1) 大气 CO_2 经气孔向叶片内扩散,使进入叶肉细胞间的 CO_2 比叶外大气 CO_2 具有更低的 $\delta^{13}\text{C}$ 值;(2) CO_2 溶于水的过程中,植物优先从叶胞间空气吸收 $^{12}\text{CO}_2$ 使之溶于细胞质中,其分馏由动力学效应引起,空气中 CO_2 浓度越高分馏效应越大;(3) 光合作用过程中,光合羧化酶同化 CO_2 ,使细胞质中的 $^{12}\text{CO}_2$ 通过酶的作用优先结合到磷酸甘油酸中,合成的光合产物贫化 ^{13}C 丰度,其分馏过程可以分为光合分馏和后羧化分馏。光合分馏包括 CO_2 扩散分馏、羧化作用分馏、暗呼吸和光呼吸分馏^[13-14];后羧化分馏指与 Rubisco 羧化酶代谢途径相关的同位素效应^[15],包括光合组织和非光合组织的后羧化分馏^[16],后羧化分馏被

认为是植物器官、代谢物和有机物分子内 $\delta^{13}\text{C}$ 差异的原因^[17-18]。 C_3 植物中碳同位素分馏通常表示为^[13]:

$$\Delta^{13}\text{C} = a_b \frac{P_a - P_s}{P_a} + a \frac{P_s - P_i}{P_a} + (e_s + a_1) \frac{P_i - P_c}{P_a} + b \frac{P_c}{P_a} - \left(\frac{eR_d/k}{P_a} + \frac{f\Gamma^*}{P_a} \right) \quad (2)$$

式中: P_a 、 P_s 、 P_i 和 P_c 分别为周围空气、叶表面、叶胞间隙和叶绿体中的 CO_2 分压, a_b 和 a 分别为 CO_2 通过边界层(2.9‰)和气孔(4.4‰)扩散到叶片中的碳同位素分馏值, e_s 为 CO_2 进入水溶液(25℃,1.1‰)发生的分馏, a_1 为 CO_2 通过液相扩散时发生的分馏(25℃,0.7‰), k 为羧化速率, b 为羧化过程中的净分馏, R_d 为光呼吸速率, Γ^* 是没有日间呼吸的 CO_2 补偿点, e 和 f 为日间呼吸和光呼吸的分馏因子。为简化计算,通常使用简化公式估计光合碳同位素分馏^[19]:

$$\Delta_{\text{C}_3} = a + (b_3 - a) \frac{C_i}{C_a} \quad (3)$$

式中: b_3 为RUBP酶羧化反应过程中发生的同位素分馏(27‰), C_i 和 C_a 分别为胞间和大气 CO_2 浓度。水分亏缺引起的气孔关闭会降低 C_i ,导致 $\delta^{13}\text{C}$ 增加^[20],而光合作用的光限制会增加 C_i ,综合考虑光和水的影响^[21],同化率(A)与叶肉内部 CO_2 气孔传导率(g_m)之间存在以下关系:

$$A = \frac{g_m(P_i - P_c)}{P} \quad (4)$$

式中: P 为大气压力,但也有研究认为 g_m 对环境条件的响应可能只在功能植物群之间^[22]或栽培品种之内^[23]存在差别,与 A 没有密切关系。此外,特定物种或栽培品种的 g_m 可能随植物和叶龄变化而变化,这部分限制了简化碳同位素分馏模型的应用^[24]。

C_4 植物具有维管束鞘和PEP酶,光合作用过程中的碳同位素分馏过程与 C_3 植物明显不同,一般表示为:

$$\delta^{13}\text{C}_p = \delta^{13}\text{C}_a - a - (b_4 + b \times f - a) \frac{C_i}{C_a} \quad (5)$$

$$\Delta_{\text{C}_4} = a + (b_4 + b \times f - a) \frac{C_i}{C_a} \quad (6)$$

式中: b_4 为PEP酶羧化反应过程中的碳同位素

分馏系数(-5.7‰), f 为 CO_2 从叶片细胞渗漏到维管束鞘细胞的比率(0.20~0.37), $\delta^{13}\text{C}_p$ 和 $\delta^{13}\text{C}_a$ 分别表示植物组织和大气 CO_2 的碳同位素比率。Farquhar、Evans和Henderson^[25-27]提出三元方程,随后Caemmerer等^[28]修正了 C_4 植物光合作用过程中的碳同位素分馏公式:

$$\Delta = \frac{1}{(1-t)} a' + \frac{1+t}{1-t} (a_i - a') \frac{A}{(g_m C_a)} +$$

$$\frac{1+t}{1-t} (b'_4 + (b'_3 - s)\phi - a') \frac{(C_i - \frac{A}{g_m})}{C_a} \quad (7)$$

$$a' = \frac{a_b(C_a - C_{i_s}) + a(C_{i_s} - C_i)}{(C_a - C_i)} \quad (8)$$

该方程将同化速率 A 和PEP羧化速率 V_p 纳入方程式,使得方程更易于与气体交换测量结合使用。式中 a' 表示通过叶边界层及气孔的组合分馏因子, C_{i_s} 为叶表面 CO_2 分压, t 表示蒸腾速率, a_i (1.8‰)为 CO_2 在细胞质中溶解和扩散时的分馏, g_m 代表气孔导度, b'_3 与 b'_4 分馏因子与PEP羧化和Rubisco羧化期间发生的分馏有关,泄漏度由 $\phi = L/V_p$ 给出,其中 L 为无机碳从束鞘中泄漏的速率, V_p 为PEP羧化速率。

景天科酸代谢(crassulacean acid metabolism, CAM)植物介于 C_3 和 C_4 植物之间,包含了上面提到的各种碳同位素分馏效应,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值介于-22‰~-10‰之间,目前还没有描述CAM植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的简单公式。与植物光合作用不同,生物呼吸过程中碳同位素的分馏效应还未充分明确,其碳同位素分馏效应可能源于:(1)糖类分子结构上 ^{13}C 的不均匀分配,Rossmann等^[29]发现葡萄糖4位键上富集 ^{13}C ,而6位键上的碳贫化 ^{13}C ;(2)呼吸酶的动力学同位素效应;(3)次生代谢过程中的同位素分馏,如乙酰辅酶A合成中,新形成的乙酰辅酶A相对于底物丙酮酸总是贫化 ^{13}C ,而释放的 CO_2 相对富集 ^{13}C 。由于光合产物的次生代谢过程对 ^{13}C 的分馏作用,植物不同成分因化学结构不同其同位素比值也不同,次生代谢中合成相当数量 ^{13}C 贫化的脂肪酸只能解释6‰或更高的呼吸 CO_2 中 ^{13}C 的富集现象,但需要进一步论证。

2 在生态系统研究中的应用

2.1 土壤碳循环

全球碳平衡受多种因素影响,土壤碳循环

是其重要组成部分之一,土壤碳库是陆地生态系统中最大的碳库(1 500 Pg),其碳储量约是大气碳库(780 Pg)的 2 倍,植物碳库(550 Pg)的 3 倍^[30],土壤碳主要来源于植物固定的大气 CO₂,根系、凋落物和其他动植物残体经微生物分解转变为土壤有机质(soil organic matter, SOM),同时释放大量的碳回到大气中。土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)的储存、分解和释放以及无机碳(soil inorganic carbon, SIC)的积累和淋溶共同调节土壤碳库的平衡^[31]。目前对土壤碳循环的研究主要集中在简单输出-输入模型上,而对土壤有机碳来源及其比例、周转速率等研究相对薄弱。稳定碳同位素作为天然示踪剂可以用来研究土壤碳的迁移与转化,定量评价新老有机碳组分对碳储量的相对贡献,测定土壤有机质各组分的周转速率,以及揭示新老有机碳在土壤团聚体中的转化过程与赋存状态^[32]。使用特定碳同位素组成的¹³C 标记技术,可以追踪有机物在周转过程中的变化动态,能为土壤碳循环提供更多的信息。吴健等^[33]用¹³C 标记了 4 种典型滨岸草地植物,证实了 C₃ 和 C₄ 植物样带表层土壤有机质 δ¹³C 值随着土壤深度递增而呈现截然不同的变化特征,表明土壤有机质受植物根系分布深度的影响,植物 δ¹³C 组成对土壤有机质 δ¹³C 有直接作用。An 等^[34]用¹³C 标记技术研究玉米生长和施氮量对土壤有机碳含量的影响,发现玉米种植后土壤有机碳含量增加,玉米生长促进了对土壤碳的截留。顾鑫等^[35]用¹³C 标记技术发现有机碳的平均驻留时间随团聚体级别的减小而升高,新有机碳在微团聚体中的周转速率较慢,玉米秸秆中的碳随培养时间增加,逐渐从大团聚体向微团聚体转移。尽管稳定碳同位素技术已应用到土壤有机碳研究中,但微生物对土壤碳循环的作用以及团聚体固碳机理仍不明确。因此,使用稳定碳同位素示踪结合微生物分子生物学技术研究土壤团聚体固碳机理将会成为今后的研究热点之一。

据估计,SIC 约占全球碳库总量的 38%,干旱、半干旱区土壤中存在大量以碳酸钙为主的无机碳,但受限于钙离子供给^[36],通常认为无机碳库基本是一个“死库”,对碳循环的贡献可忽略不计^[36]。因此,国内外研究者对土壤碳

循环的研究主要集中在 SOC,但从 2006 年开始,一些研究显示干旱荒漠区具有潜在的碳汇功能,长期被忽视的干旱荒漠区 SIC 碳循环开始被关注。研究显示,土壤中的溶解性 SIC 来自土壤空气或大气而非来自土壤本身的碳酸盐,SIC 在碳循环中的作用需要重新考量^[37]。土壤中存在 SOC-CO₂-SIC 微碳循环过程,土壤淋溶流失的可溶性有机碳(DOC)和可溶性无机碳(DIC)相对比例并不固定,在某些情况下,DOC 的流失比 DIC 比例低很多,如美国森林小流域 DOC 输出量约占陆地碳淋失总量 35%^[38],巴西小流域 DOC 输出量仅占总量的 2.5%^[39]。使用稳定碳同位素技术能确定干旱区土壤 δ¹³C 的迁移转化特征,通过分析干旱区绿洲中土壤无机碳的 δ¹³C,发现干旱区绿洲土壤发生性碳酸盐所占比例较低,SOC 的贡献较少^[40]。¹³C 示踪研究也显示大气中 CO₂ 可以直接进入沙漠土壤,成为土壤颗粒中的一部分^[41],这些研究证实了在土壤碳库中占比达 20% 的溶解性 SIC 不是一个死库,而是碳循环中的重要环节之一。

2.2 植物研究

2.2.1 叶片组织水平

在生态系统中,植物对周边环境资源的利用策略不同,表现出不同的生理生态适应机制。叶片是植物与大气能量和质量交换的场所,瞬时蒸腾和光合速率变化较大,利用长期水分研究植物的生态适应机制更有意义。植物叶片 δ¹³C 值间接反映植物的水分利用效率(water use efficiency, WUE),被认为是估测植物长期水分利用的可靠途径^[42]。Farquhar 等^[25]认为,水分利用效率与植物叶片胞间 CO₂ 浓度和大气 CO₂ 浓度之间的数量关系如下:

$$WUE = (C_a - C_i) / 1.6 \Delta W \quad (9)$$

式中:ΔW 为叶内外水汽压之差,1.6 为水汽和 CO₂ 在空气中的扩散速率比率。同时,Farquhar 等^[13]建立了碳同位素判别值(Δ¹³C)与 C_i 之间的数量关系:

$$\Delta^{13}C = a + (a_b - a)(C_i / C_a) \quad (10)$$

$$\Delta = (\delta^{13}C_a - \delta^{13}C_p) / (1 + \delta^{13}C_p) \quad (11)$$

由公式(9~11)可以得到水分利用效率计算公式:

$$WUE = C_a \left(1 - \frac{\delta^{13}C_a - a - \delta^{13}C_p}{a(a_b - a)} \right) / 1.6 \Delta W \quad (12)$$

WUE 是全球生态学的研究热点之一,影响 WUE 的生物因子有 A 、 g_m 、比叶面积(SLA)、叶片氮含量等。叶片胞间 CO_2 浓度变化导致了碳同位素分馏的差异,而胞间 CO_2 浓度受光合作用的羧化能力和蒸腾作用的叶片 g_m 共同影响。对比 g_m 和 A 与 WUE 的关系,Easton 等^[43]发现 g_m 更能反映 WUE 的变化规律。水是制约植物生长发育重要的环境因子之一,缺水或多水都会严重限制植物生产力,植物叶片和种子 $\Delta^{13}C$ 值通常随水的可用性降低而降低,其值与轻度干旱水平呈正相关,与谷物产量成负相关^[44],提高 WUE 能增加农作物产量,因此在干旱季节要对农作物合理灌溉。随着同位素技术的不断创新,激光光谱同位素分析仪因其原位、实时、高效和高时间分辨率^[45]等,被用来测定叶片、韧皮部等组织中短期内的同位素组成^[46]。Alonsocantabrana 等^[47]利用调谐二极管激光吸收光谱(TDLAS)耦合气体交换法测量 A 和叶片 $\delta^{13}C$,定量分析同时具有 C_3 和 C_4 途径的植物碳来源,使溯源分析更加简单、准确。

2.2.2 树木年轮

受季节影响,树木内形成了色泽、质地不同的环纹,即年轮。部分树种的树轮由早材和晚材组成,其形成过程与环境条件密切相关。早材管胞直径与上一年的冬季降水有关,生长后期的管胞直径受当年春季中期降水的影响,而晚材管胞直径则与当年秋季中期降水有关,表明早材可能是使用上季同化的碳形成,而晚材主要依赖于其形成前几个月积累的碳^[48],这为研究树木在不同物候阶段的碳储存策略提供了条件^[49]。树木寿命较长,树轮能提供树木全生命周期内多种环境气候信息,早晚材中 $\delta^{13}C$ 差异可以用来解释植物生理特定生物化学过程的变化。欧洲云杉(*picea abies*)树轮早晚材 $\delta^{13}C$ 结果显示,早材 $\delta^{13}C$ 与生化分馏(如淀粉形成)关系密切,晚材 $\delta^{13}C$ 主要受气候条件影响^[50]。树轮碳同位素变化具有季节性,在生长季初期时 $\delta^{13}C$ 值增加,早材中 $\delta^{13}C$ 值相对稳定,最大值一般出现在萌芽后的光合阶段,随后开始下降,

最小值出现在每年年轮的晚材中, $\delta^{13}C$ 值季节变幅高达 4‰ 以上,而相邻年轮的 $\delta^{13}C$ 值相差不到 0.3‰,主要是纤维素合成过程中糖代谢的季节性变化造成^[51]。树木在不同时期使用的碳来源可能不同,年轮稳定碳同位素差异揭示岩生栎在生长早期(1780—1825 年)多使用上一年形成的碳,生长后期(1960—1994 年)这种现象不明显,可能是生长后期大气 CO_2 浓度升高和气温上升,岩生栎光合利用效率增加,使当年同化的碳能够满足生长需要^[52]。

通过树木年轮中 $\delta^{13}C$ 值可获得内在水分利用效率(intrinsic water use efficiency, iWUE), iWUE 与树木生长关系密切, CO_2 浓度升高使 iWUE 增加^[53],但 iWUE 的升高并未使树木生长增加^[54]。相反,在一些干旱地区,尽管 iWUE 增加了,但生长出现明显下降^[55]。除了环境条件外,树木的生长状况也会对年轮中的 iWUE 产生影响,在一些退化的林分中,欧洲赤松^[56]、小叶杨^[57]等退化树木中的 iWUE 比未退化的要高,而银杉^[56]、匈牙利橡树^[58]则相反。目前,尽管树木年轮稳定同位素研究有了较大进展,但对同位素信号的非气候因子的干扰、不同树种间同位素差异、光合产物在极端胁迫和休眠条件下的储存及重新利用等对树木年轮稳定同位素影响的研究仍需加强。

2.2.3 植物群落水平

植物群落指植物个体通过互惠、竞争等相互作用形成的生活在一定区域内的植物群体,是适应其共同生存环境的结果^[59],其分布与自然地理环境条件有密切关系。群落生态是植物群落研究的重点之一,涉及物质循环和能量流动,以及群落对其生存环境条件的适应。同一群落内的不同植物叶片的 $\delta^{13}C$ 值差异显著,总体表现为常绿乔木 > 落叶乔木 = 常绿和落叶灌木 = 常绿草本 > 落叶草本 = 苔藓^[60]。在热带干旱森林,植物必须忍受几个月的干旱,陆生多汁和附生植物的 $\delta^{13}C$ 约为 -14‰,表明通过景天科酸代谢途径(CAM)进行光合作用,其他树木则为 C_3 植物, $\delta^{13}C$ 在 -26‰ ~ -29‰ 之间,陆地多肉植物和附生植物更节省水资源,以适应季节性干旱而幸存^[61]。同为梭梭群落,生活在荒漠土上梭梭同化枝的 $\delta^{13}C$ 值明显高于棕钙土、风沙土和石质土,生活在盆地中梭梭同化枝

的 $\delta^{13}\text{C}$ 值明显低于平原、山区和丘陵地区,表明环境对植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值有明显影响。为了适应干旱的荒漠环境,新疆荒漠地区的梭梭主要伴生种为刺白刺和红沙时,梭梭 $\delta^{13}\text{C}$ 值最高,WUE也较高,主要伴生种为沙枣和假木贼时,梭梭的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最低,WUE也降低^[62],这可能是水分来源不同导致植物水分利用效率存在差异。在中国亚热带地区混交的石栎表现出比单作石栎更高的碳同化率,显示出同一生境中形成稳定群落的不同植物之间存在互补性,增加物种多样性能够减轻水竞争引起的生理压力^[63]。

沿着海拔梯度分布着多种类型的植物群落,一般认为随海拔升高,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值会升高,高山栎、苔草、高羊茅组成的群落中,单独或组合在一起的植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 不随海拔高度增加而增加,试验结果并未支持叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔升高的主流假设,但是 $\delta^{13}\text{C}$ 值随海拔高度呈现出变化区间变小的趋势^[64]。在中国天目山保护区,维管和非维管植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 $-34.4\sim-26.6\%$,平均为 -29.8% ,但维管植物与苔藓叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 无显著差异,总体上树木的 $\delta^{13}\text{C}$ 值明显高于草本植物,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的高度趋势是温度、气压和土壤含水量之间相互作用的结果^[65]。在高山植物群中,尽管宏观环境条件(水分,土壤,海拔)相似,但是稳定碳同位素信号变化覆盖了 C_3 植物已知的区间, $\delta^{13}\text{C}$ 中的高程信号不明显。因此,在较窄的海拔范围内, $\delta^{13}\text{C}$ 高度趋势很难用于混合种群中的物种区分^[66]。

2.2.4 区域分布水平

在干旱和半干旱地区,环境因子的差异对植物分布的影响非常重要^[67],特别是降水和温度的急剧变化。在中国北方,从东到西环境因子的不同造成植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 差异显著,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随经度的变化没有明显规律性,但随纬度增加, $\delta^{13}\text{C}$ 显著升高,这为探索当地植物分布空间格局和驱动因素提供了理想条件。在中国不同区域分布水平上, C_3 植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 变化范围为 $-33.50\%\sim-22.00\%$,均值为 $(-27.10\pm 1.70)\%$ 。在乔木、灌木和草本3种不同的生活型间,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的差异达到极显著水平,其中以草本的 $\delta^{13}\text{C}$ 最高,乔木最低^[68]。温带草原植被区域、温带荒漠植被区域、甘南高原和山地植被区域的植物样品(草本、灌木、半灌木、乔木)

$\delta^{13}\text{C}$ 空间分布存在明显差别,不同的区域碳库具有不同的稳定碳同位素比率,且具有一定的时空变化特征^[69],植物 $\delta^{13}\text{C}$ 在较大地理范围的差异,为追踪物质流动和来源提供了量化可能。在中国北方,三种锦鸡儿属叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随年平均降雨量、相对湿度的增加而显著下降,随海拔高度和年平均温度的增加而增加,由于叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和水分利用效率的差异,3种锦鸡儿属植物对未来气候变化的反应可能不同,有助于了解其不同气候区的地理分布特征对植物的生理影响^[70]。在同一区域,随年均温度和年均降雨量降低,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著升高,年均降雨量与 $\delta^{13}\text{C}$ 间的这种极显著的负相关关系,与WUE和降水量间的关系相一致^[71]。

在亚热带和温带分界线以南,水热条件可以满足植物正常生理活动的需要,环境条件的相对变化对植物生理活性和叶片稳定碳同位素分馏的影响不大。在北方,极端的环境条件(如干旱和低温等)加剧了对植物生长和生理指标的影响^[72],造成了不同环境梯度下叶片稳定碳同位素分馏的差异。Buchmann等^[73]提出了生态系统判别(Ecosystem discrimination, Δ_c)的概念, Δ_c 是整个生态系统中叶片特征在时间和空间上的整合,且受到凋落物和降解过程的影响,北方森林生态系统 Δ_c 的变化范围是 $15.9\%\sim 19.3\%$,温带森林 Δ_c 变化范围较宽,为 $16.1\%\sim 20.3\%$,相比之下,热带雨林 Δ_c 变化范围较窄为 $19.5\%\sim 21.1\%$ ^[74],叶片水平 $\delta^{13}\text{C}$ 判别转化到生态系统 Δ_c 水平上,表明在植物区域分布水平研究中碳同位素有潜在应用价值。

2.3 气候变化研究

植物对气候变化响应和适应是当前生态学研究的前沿和热点之一。植物会对干旱、高温和 CO_2 升高等环境条件变化做出响应,在形态和生理方面出现变化,高度、直径和生物量等形态指标容易测定,但长期生理生态响应难以量化。稳定碳同位素在植物体内分馏过程较为单一,与环境因子存在关联,根据关联关系,能够获得植物对气候变化的生理生态响应信息^[75],亦可以利用稳定同位素对过去气候、环境和生态过程追溯研究和重建。

近年来,极端干旱事件频发,干旱强度、持

续时间增加,长期干旱增加了森林退化和死亡的风险, Timofeeva 等^[76]分析苏格兰松(*pinus sylvestris* L.)的径向生长和树轮中 $\delta^{13}\text{C}$,发现树木在死亡前的几十年生长已经有所降低, $\delta^{13}\text{C}$ 值表征的 WUE 升高,生长衰退树木采取更加保守的用水策略。气候变暖增加了地中海缺水森林的干旱脆弱性,树种分布区域变化与早期的季节性干旱影响有关,伊比利亚东部沿海的 5 种松林 $\Delta^{13}\text{C}$ 中反映出水分损失逐渐加强与气孔控制有关,变暖引起的干旱胁迫使得松树向更高海拔高度迁移^[77]。袁亚鹏等^[78]对黑河下游额济纳旗的胡杨(*populus euphratica*)研究发现,胡杨成熟林长期适应不同程度水分胁迫, $\delta^{13}\text{C}$ 值有明显偏正趋势,通过提高水分利用效率来适应干旱胁迫。

降水能够缓解干旱的程度,半干旱地区的降雨频率是影响森林生存的关键因素之一,其影响程度取决于极端气候天气的发生频率,而主要降雨事件比例的增加可能在一定程度上平衡树木总增长率的下降^[79]。在树木生长的初期,降水和空气湿度对年轮的生长有很大的影响,除 3 月平均最低气温和 11、12 月平均气温对年轮 $\delta^{13}\text{C}$ 有一定影响外,温度对树轮生长的影响均小于降水和相对湿度。欧洲山毛榉(*fagus sylvatica* L.)年轮纤维素中的 $\delta^{13}\text{C}$ 与环境因子关系显示,每年 5~7 月的降雨量对 $\delta^{13}\text{C}$ 影响最大,其影响程度在干旱地区比在湿润地区表现得更为明显^[80]。温度对植物的生长影响非常重要,夏季最高温度(T_{max})是碳同位素组成的主要驱动因素之一,其次是夏季降水^[81]。不同物种对温度的依赖性不同,东北大兴安岭北部多年冻土区的樟子松(*pinus silvestris* var. *mongolica*)对前一年 12 月至当年 2 月份温度的依赖性最强,而兴安落叶松(*larix gmelinii*)则对当年 3 月份温度的依赖性最强^[82]。

自工业革命时代以来,化石燃料的燃烧导致大气 CO_2 浓度从 $280 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 增加到 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ^[71],陆地生态系统对大气 CO_2 浓度升高响应的研究也越来越受到重视。Rezaie 等^[83]对 4 种山毛榉树轮中碳同位素测定,发现 iWUE 和 CO_2 浓度增加之间正相关, CO_2 增加是 iWUE 增加的主要驱动因素,树木生长增加对 CO_2 施肥效应(CO_2 fertilization)

做出了积极响应。但也有研究认为,尽管大气 CO_2 浓度升高可能带来补偿效应,但加拿大北方森林生长并未没有出现增加的趋势^[84]。国际树木年轮数据库(ITRDB)树木径向生长全球记录统计显示,全球仅有 20% 地点的树木增长趋势不能归因于气候原因、氮沉积、海拔或纬度,可能与 CO_2 施肥效应有关,但大部分干旱、半干旱地区的树木并不存在这种对生长的促进作用^[85]。

树轮稳定碳同位素比值是研究古气候、古环境和全球变化生态学研究中的重要指标之一^[86]。根据树轮 $\delta^{13}\text{C}$ 与气候变化之间的关系,可以重建该地区的过去气候资料^[87],通过北京市密云山区油松树轮 $\delta^{13}\text{C}$,重建了 1947—2014 年密云山区气候资料,发现油松树轮 $\delta^{13}\text{C}$ 对 7 月份气温和夏季降水量响应极为显著,1947—2014 年密云山区气候变化呈现波动性变暖变干趋势^[88]。张瑞波等^[89]发现落叶松树轮序列 $\delta^{13}\text{C}$ 与阿勒泰地区夏季气温关系密切,结合气象资料重建了阿勒泰地区过去 160 年夏季气温变化,重建的温度序列能较好地代表包括北疆、中亚部分地区和俄罗斯南部大范围的夏季温度变化。Voelker 等^[90]使用平均年龄为 1 232 岁红杉重建过去 1 100 年的气候,证实加利福尼亚州北部沿海地区没有经历大尺度干旱,中世纪(公元 900—1300 年)和现代时期(1876 年至今)气候异常的频率更高。植物光合作用碳固定对大气 CO_2 浓度变化敏感,通过测量含有大气 CO_2 的冰芯与植物或动物化石的 $\delta^{13}\text{C}$,发现植物 $\delta^{13}\text{C}$ 受气孔对环境条件影响,大气 $\delta^{13}\text{C}$ 对植物气孔影响很大^[91]。除了重建气候外,利用树轮 $\delta^{13}\text{C}$ 还重建了 Palmer 干旱严重程度指数^[92]、厄尔尼诺-南方涛动的关系^[93]和古云层变化^[94]等。

2.4 同位素模型应用研究

作为天然标记物,稳定同位素可以量化多种来源对混合物的贡献,这种量化方法越来越多地用于生物学、生态学和地球化学研究中。在定量区分过程中,科学家提出了多种混合模型估算方法,较为常用的有线性混合模型、浓度加权线性模型、欧氏距离法和基于贝叶斯统计方法的混合模型等^[95]。线性回归方法已有近 50 年,是来自 Keeling 或 Miller-Tans 痕量气体

同位素特征的最小偏差估计,在物理学、地理学和生态学等方面被高度应用^[96]。Wehr 等^[97]使用 Monte Carlo 方法精确量化了多种条件下最常见最小二乘回归 (OLS)、几何平均回归 (GMR) 和正交距离回归 (ODR) 等线性回归方法,认为 3 种回归方程都是线性回归方法的特殊情况,线性回归方法适用范围较窄,无法对多个来源的混合物进行定量区分。接着,Phillips 等^[98]开发了浓度加权线性混合模型,可以扩展到 n 个元素和 $n+1$ 个来源,浓度加权线性混合模型能够校正食物浓度差异的影响。为了能够估算多种来源的食物比例范围,弥补线性混合模型估算来源较少的缺陷,IsoSource 软件使用多次迭代来估计配方中食物来源的范围,与线性模型得到的绝对比例数值相比,IsoSource 能给出比值分布范围,结果更科学合理。

目前,贝叶斯混合模型是用来确定混合物组成比例的常用模型之一,Moore 和 Semmens 通过收集来自多个来源的所有可能同位素特征值,使用贝叶斯算法来计算混合物中各种来源,开发了 MixSIR 或 SIAR 软件,综合多种信息因素计算混合比^[99]。通过测试常用的 3 种模型的预测能力,发现贝叶斯方法校准参数,考虑了 g_i 和 $^{13}\Delta$ 中的光呼吸分馏,综合模型比简单模型能更好的描述昼夜之间的 $^{13}\Delta$ 较大差异^[100],而简单线性模型和贝叶斯混合模型对比评估中,认为简单线性模型方法中只使用一种同位素会导致较大的误差,而基于贝叶斯方法同时使用两种同位素则可修正误差估计值,比简单线性模型方法更准确^[101]。总之,线性混合模型简单直观,易于计算,但在普适性和精度方面仍然不足,贝叶斯同位素混合模型使用了多种同位素以及参数设定,提高了模型估计的准确性。

在生物圈模型中,陆面模型 (ISOLSM)^[102]、简单生物圈模型 (SiB)^[103]、全球动态植被模型 (LPJ)^[104]、陆面过程和交换模型 (LPX-Bern)^[105] 和陆面过程模型 (CLM)^[106] 均含有碳同位素模拟模块,通过使用 ISOLSM 模型和 Metolius Ameri Flux 站点测量的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 数据,校准了气孔传导方程的斜率,模拟结果表明气孔导度对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 具有调控作用^[107]。RacZka^[108] 利用 Niwot Ridge Ameri Flux 站点光合和 $\delta^{13}\text{C}$

数据验证 CLM_{4.5} 模型,发现该模型能准确模拟叶片和枝条组织的 $\delta^{13}\text{C}$,但低估了土壤碳的 $\delta^{13}\text{C}$,由于使用有潜在缺陷的氮限制方法,模型会高估气孔导度。Keller 等^[109]使用全球树轮 $\delta^{13}\text{C}$ 数据集分别评估了 CLM_{4.5} 和 LPX-Bern 模拟的光合产物 $\delta^{13}\text{C}$ 和 WUE 变化,发现 LPX-Bern 模拟效果较好,CLM_{4.5} 模拟的 WUE 显著高于实测值,原因在于 CLM_{4.5} 使用了默认的参数设置,而默认参数与模型数据失配以及氮限制方案缺陷等导致模拟结果与实测值差异较大。随着气候变化,预计在 21 世纪干旱频率、持续时间和严重程度将不断增加,稳定碳同位素模型的完善对水分胁迫响应的精确模拟对于预测未来的碳动态至关重要。

3 问题及展望

随着碳同位素技术的完善和研究的不断深入,其在生态学中的研究和应用已由原来叶片和单株水平提高到种群、群落、生态系统乃至全球水平。但研究过程中有一些问题亟待解决: 1) 环境因子和基因型(如干旱胁迫和有效辐射)之间的交互作用对 $\Delta^{13}\text{C}$ 的影响并不是已有研究的那么小,还需进一步研究其作用机理; 2) 多数关于水分利用效率的研究主要集中在叶片和单一控制因素上,而植物水分生理生态反应受多种因素影响,因素之间的相互作用不可忽视; 3) 同位素分馏效应非常复杂,在溯源或定量区分研究应用中,需要引入更多的同位素,积极寻求多种同位素的联用,同时建立和完善相应的源分析模型,以提高源分析的准确性; 4) 无论线性模型还是贝叶斯模型,同位素值相近的不同来源组分区分依然是难题。因此,稳定同位素方法仍需要进一步改进,需要与其他先进的技术方法(例如激光技术、涡度相关、高光谱以及热成像技术)进行相互印证。

尽管稳定碳同位素的研究还存在一些问题,导致结果具有不确定性,但该技术在揭示植物对环境胁迫的响应、鉴定植物光合途径、筛选高 WUE、高产和抗逆性品种等方面仍然发挥了重要作用,显示出巨大的应用潜力。多种分析仪器的改进和在线观测技术的成熟,使同位素测试成本逐步降低;多技术融合和多同位素指标联合分析,使同位素溯源和定量区分来源

研究的准确性提高;添加外源同位素示踪剂,追踪植物生理生态过程或食物链的长度,使其过程更加透明;理论模型与研究方法的创新和完善,使稳定同位素技术在生态学领域中的应用前景越来越广阔。

参考文献:

- [1] Soddy F. The radio-elements and the Periodic Law[J]. *Nature*, 1913, 91(2 264): 57-58.
- [2] Farmer J G, Baxter M S. Atmospheric carbon dioxide levels as indicated by the stable isotope record in wood[J]. *Nature*, 1974, 247(5 439): 273-275.
- [3] 林光辉. 稳定同位素生态学[M]. 北京:高等教育出版社,2013.
- [4] Ghashghaie J, Badeck F W. Opposite carbon isotope discrimination during dark respiration in leaves versus roots-a review[J]. *New Phytologist*, 2014, 201(3): 751-769.
- [5] Cernusak L A, Ubierna N, Winter K, et al. Environmental and physiological determinants of carbon isotope discrimination in terrestrial plants [J]. *New Phytologist*, 2013, 200(4): 950-965.
- [6] Brüggemann N, Gessler A, Kayler Z, et al. Carbon allocation and carbon isotope fluxes in the plant-soil-atmosphere continuum: a review[J]. *Biogeosciences*, 2011, 8(11): 3 457-3 489.
- [7] Matteo G D, Nardi P, Fabbio G. On the use of stable carbon isotopes to detect the physiological impact of forest management: the case of mediterranean coppice woodland[J]. *Forest Ecology & Management*, 2017, 389: 158-166.
- [8] 张蕊,赵钰,何红波,等. 基于稳定碳同位素技术研究大气 CO₂ 浓度升高对植物-土壤系统碳循环的影响[J]. *应用生态学报*,2017,28(7):2 379-2 388.
Zhang Rui, Zhao Yu, He Hongbo, et al. Investigation on effects of elevated atmospheric CO₂ concentration on plant-soil system carbon cycling: Based on stable isotopic technique[J]. *The journal of applied ecology*, 2017, 28(7): 2 379-2 388(in Chinese).
- [9] 赵业思,王建,商志远. 树轮不同组分稳定碳同位素对气候变化响应敏感性:研究进展与评述[J]. *生态学杂志*,2014,33(9):2 538-2 547.
Zhao Yesi, Wang Jian, Shang Zhiyuan. Climate sensitivity differences of stable carbon isotope in different components of tree ring: Research progress and synthesis[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(9): 2 538-2 547(in Chinese).
- [10] 沈芳芳,樊后保,吴建平,等. 植物叶片水平 δ¹³C 与水分利用效率的研究进展[J]. *北京林业大学学报*,2017,39(11):114-124.
Shen Fangfang, Fan Houbao, Wu Jianping, et al. Review on carbon isotope composition (δ¹³C) and its relationship with water use efficiency at leaf level[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2017, 39(11): 114-124(in Chinese).
- [11] 刘贤赵,张勇,宿庆,等. 现代陆生植物碳同位素组成对气候变化的响应研究进展[J]. *地球科学进展*,2014,29(12):1 341-1 354.
Liu Xianzhao, Zhang Yong, Su Qin, et al. Research progress in responses of modern terrestrial plant carbon isotope composition to climate change[J]. *Advances in Earth Science*, 2014, 29(12): 1 341-1 354(in Chinese).
- [12] Mckinney C R, Mccrea J M, Epstein S, et al. Improvements in mass spectrometers for the measurement of small differences in isotope abundance ratios[J]. *Review of Scientific Instruments*, 1950, 21(8): 724-730.
- [13] Farquhar G D, Cernusak L A. Ternary effects on the gas exchange of isotopologues of carbon dioxide[J]. *Plant Cell & Environment*, 2012, 35(7): 1 221-1 231.
- [14] Caemmerer S V, Evans J R. Determination of the average partial pressure of CO₂ in chloroplasts from leaves of several C₃ plants[J]. *Functional Plant Biology*, 1991, 18(3): 287-305.
- [15] Hobbie E A, Werner R A. Intramolecular compound-specific and bulk carbon isotope patterns in C₃, and C₄, plants: a review and synthesis [J]. *New Phytologist*, 2004, 161(2): 371-385.
- [16] Gessler A, Tcherkez G, Peuke A D, et al. Experimental evidence for diel variations of the carbon isotope composition in leaf, stem and phloem sap organic matter in *Ricinus communis*[J]. *Plant Cell & Environment*, 2010, 31(7): 941-953.
- [17] Cernusak L A, Winter K, Aranda J, et al. Transpiration efficiency over an annual cycle, leaf gas exchange and wood carbon isotope ratio of three tropical tree species[J]. *Tree Physiology*, 2009, 29(9): 1 153-1 161.
- [18] Tcherkez G, Farquhar G, Badeck F, et al. The

- oretical considerations about carbon isotope distribution in glucose of C_3 plants[J]. *Functional Plant Biology*, 2004, 31(9): 857-877.
- [19] Henderson S A, Caemmerer S V, Farquhar G D. Short-term measurements of carbon isotope discrimination in several C_4 species[J]. *Aust J Plant Physiol*, 1992, 9(3): 263-285.
- [20] Korol R L, Kirschbaum M U, Farquhar G D, et al. Effects of water status and soil fertility on the C-isotope signature in *Pinus radiata*[J]. *Tree Physiology*, 1999, 19(9): 551-562.
- [21] Gessler A, Schrempf S, Matzarakis A, et al. Radiation modifies the effect of water availability on the carbon isotope composition of beech (*Fagus sylvatica*)[J]. *New Phytologist*, 2001, 150(3): 653-664.
- [22] Warren, Charles R. Stand aside stomata, another actor deserves centre stage: the forgotten role of the internal conductance to CO_2 transfer[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 59(7): 1475-1487.
- [23] Flexas J, Ribascarbó M, Diazspejo A, et al. Mesophyll conductance to CO_2 : current knowledge and future prospects[J]. *Plant Cell & Environment*, 2010, 31(5): 602-621.
- [24] Gessler A, Tcherkez G, Peuke A D, et al. Experimental evidence for diel variations of the carbon isotope composition in leaf, stem and phloem sap organic matter in *Ricinus communis*[J]. *Plant Cell & Environment*, 2010, 31(7): 941-953.
- [25] Farquhar G D. On the nature of carbon isotope discrimination in C_4 species[J]. *Functional Plant Biology*, 1983, 10(2): 205-226.
- [26] Evans J R, Von C S. Temperature response of carbon isotope discrimination and mesophyll conductance in tobacco[J]. *Plant Cell & Environment*, 2013, 36(4): 745-756.
- [27] Henderson S A, Caemmerer S V, Farquhar G D. Short-term measurements of carbon isotope discrimination in several C_4 species[J]. *Aust J Plant Physiol*, 1992, 9(3): 263-285.
- [28] Caemmerer S, Ghannoum O, Pengelly J J L, et al. Carbon isotope discrimination as a tool to explore C_4 photosynthesis[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(13): 3459-3470.
- [29] Rossmann A, Butzenlechner M, Schmidt H L. Evidence for a nonstatistical carbon isotope distribution in natural glucose[J]. *Plant Physiology*, 1991, 96(2): 609-614.
- [30] Ahirwal J, Maiti S K, Singh A K. Changes in ecosystem carbon pool and soil CO_2 flux following post-mine reclamation in dry tropical environment, India[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 583: 153-162.
- [31] Basher L, Betts H, Lynn I, et al. A preliminary assessment of the impact of landslide, earthflow, and gully erosion on soil carbon stocks in New Zealand[J]. *Geomorphology*, 2017, 307: 93-106.
- [32] Finzi A C, Abramoff R Z, Spiller K S, et al. Rhizosphere processes are quantitatively important components of terrestrial carbon and nutrient cycles[J]. *Global Change Biology*, 2015, 21(5): 2082-2094.
- [33] 吴健,沙晨燕,王敏,等. 典型滨岸草地生态系统碳稳定同位素组成及分布特征[J]. *应用生态学报*, 2017, 28(7): 2231-2238.
Wu Jian, Sha Chenyan, Wang Ming, et al. Composition and distribution characteristics of stable carbon isotope in typical riparian grassland ecosystem[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, 28(7): 2231-2238(in Chinese).
- [34] An T, Schaeffer S, Li S, et al. Carbon fluxes from plants to soil and dynamics of microbial immobilization under plastic film mulching and fertilizer application using ^{13}C pulse-labeling[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2015, 80(80): 53-61.
- [35] 顾鑫,安婷婷,李双异,等. $\delta^{13}C$ 法研究秸秆添加对棕壤团聚体有机碳的影响[J]. *水土保持学报*, 2014, 28(2): 243-247.
Gu Xin, An Tingting, Li Shuangyi, et al. Effects of application of straw on organic carbon in brown soil aggregates by $\delta^{13}C$ method[J]. *Journal of Soil & Water Conservation*, 2014, 28(2): 243-247(in Chinese).
- [36] Schlesinger W H. The formation of caliche in soils of the Mojave Desert, California[J]. *Geochimica Et Cosmochimica Acta*, 1985, 49(1): 57-66.
- [37] 李彦,王玉刚,唐立松. 重新被“激活”的土壤无机碳研究[J]. *土壤学报*, 2016, 53(4): 845-849.
Li Yan, Wang Yugang, Tang Lisong. Study on

- soil inorganic carbon reactivated[J]. *Journal of Soil Science*, 2016, 53(4): 845-849(in Chinese).
- [38] Worrall F, Swank W T, Burt T. Fluxes of inorganic carbon from two forested catchments in the Appalachian Mountains[J]. *Hydrological Processes*, 2010, 19(15): 3 021-3 035.
- [39] Johnson M S, Lehmann J, Couto E G, et al. DOC and DIC in flow paths of Amazonian head-water catchments with hydrologically contrasting soils[J]. *Biogeochemistry (Dordrecht)*, 2006, 81(1): 45-57.
- [40] 兰志龙,赵英,张建国,等. 陕北黄土丘陵区不同土地利用方式下土壤碳剖面分布特征[J]. *环境科学*, 2018, 39(1): 339-347.
Lan Zhilong, Zhao Yin, Zhang Jianguo, et al. Profile distribution of soil organic and inorganic carbon under different land use types in the Loess Plateau of Northern Shaanxi[J]. *Environmental Science*, 2018, 39(1): 339-347(in Chinese).
- [41] Liu J, Fa K, Zhang Y, et al. Abiotic CO₂ uptake from the atmosphere by semiarid desert soil and its partitioning into soil phases[J]. *Geophysical Research Letters*, 2015, 42(14): 5 779-5 785.
- [42] Cook G D, Williams R J, Hutley L B, et al. Variation in vegetative water use in the savannas of the North Australian Tropical Transect[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2002, 13(3): 413-418.
- [43] Easlon H M, Nemali K S, Richards J H, et al. The physiological basis for genetic variation in water use efficiency and carbon isotope composition in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Photosynthesis Research*, 2014, 119(1-2): 119-129.
- [44] Bai H, Purcell L C. Response of carbon isotope discrimination and oxygen isotope composition to mild drought in slow-and fast-wilting soybean genotypes[J]. *Journal of Crop Improvement*, 2018, 32(2): 239-253.
- [45] Song X, Loucos K E, Simonin K A, et al. Measurements of transpiration isotopologues and leaf water to assess enrichment models in cotton [J]. *New Phytologist*, 2015, 206(2): 637-646.
- [46] Song X, Barbour M M. Leaf water oxygen isotope measurement by direct equilibration[J]. *New Phytologist*, 2016, 211(3): 1 120-1 128.
- [47] Alonsocantabrana H, Caemmerer S V. Carbon isotope discrimination as a diagnostic tool for C₄ photosynthesis in C₃-C₄ intermediate species[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(10): 3 109-3 121.
- [48] Castagneri D, Battipaglia G, Von G A, et al. Tree-ring anatomy and carbon isotope ratio show both direct and legacy effects of climate on bimodal xylem formation in *Pinus pinea*[J]. *Tree Physiology*, 2018, 38(8): 1 098-1 109.
- [49] Young G, Loader N, Mccarroll D, et al. Oxygen stable isotope ratios from British oak tree-rings provide a strong and consistent record of past changes in summer rainfall[J]. *Climate Dynamics*, 2015, 45(11-12): 3 609-3 622.
- [50] Jaggi M, Saurer M, Fuhrer J, et al. The relationship between the stable carbon isotope composition of needle bulk material, starch, and tree rings in *Picea abies*[J]. *Oecologia*, 2002, 131(3): 325-332.
- [51] Helle G, Schleser G H. Beyond CO₂-fixation by Rubisco an interpretation of ¹³C/¹²C variations in tree rings from novel intraseasonal studies on broad-leaf trees[J]. *Plant Cell and Environment*, 2004, 27(3): 367-380.
- [52] Kimak A, Leuenberger M. Are carbohydrate storage strategies of trees traceable by early-late-wood carbon isotope differences? [J]. *Trees*, 2015, 29(3): 859-870.
- [53] Battipaglia G, Saurer M, Cherubini P, et al. Elevated CO₂ increases tree-level intrinsic water use efficiency: insights from carbon and oxygen isotope analyses in tree rings across three forest FACE sites[J]. *New Phytologist*, 2013, 197(2): 544-554.
- [54] Lévesque M, Siegwolf R, Saurer M, et al. Increased water use efficiency does not lead to enhanced tree growth under xeric and mesic conditions[J]. *New Phytologist*, 2014, 203(1): 94-109.
- [55] Martínez-Sancho E, Dorado-Liñán I, Gutiérrez-Merino E, et al. Increased water use efficiency translates into contrasting growth patterns of Scots pine and sessile oak at their southern distribution limits[J]. *Glob Chang Biol*, 2017, 24(3): 1 012-1 028.
- [56] Pellizzari E, Camarero J J, Gazol A, et al. Wood anatomy and carbon-isotope discrimination support long-term hydraulic deterioration as a major

- cause of drought-induced dieback[J]. *Glob Chang Biol*, 2016, 22(6):2 125-2 137.
- [57] Sun S J, He C, Qiu L, et al. Stable isotope analysis reveals prolonged drought stress in poplar plantation mortality of the Three-North Shelter Forest in Northern China[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 252: 39-48.
- [58] Colangelo M, Camarero J J, Borghetti M, et al. Size matters a lot: drought-affected Italian oaks are smaller and show lower growth prior to tree death[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 135.
- [59] 林鹏. 植物群落学[M]. 上海:上海科学技术出版社,1986.
- [60] Körner C, Leuzinger S, Riedl S, et al. Carbon and nitrogen stable isotope signals for an entire alpine flora, based on herbarium samples[J]. *Alpine Botany*, 2016, 126(2): 153-166.
- [61] Santiago L S, Silvera K, Andrade J L, et al. Functional strategies of tropical dry forest plants in relation to growth form and isotopic composition[J]. *Environmental Research Letters*, 2017, 12(11): 115 006.
- [62] Brooks J R, Flanagan L B, Buchmann N, et al. Carbon isotope composition of boreal plants: functional grouping of life forms[J]. *Oecologia*, 1997, 110(3): 301-311.
- [63] 赵丹,程军回,刘耘华,等. 荒漠植物梭梭稳定碳同位素组成与环境因子的关系[J]. *生态学报*, 2017,37(8):2 743-2 752.
- Zhao Dan, Cheng Junhui, Liu Yunhua, et al. Relationship of stable carbon isotope composition with environmental factors in the desert plant *Haloxylon ammodendron*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(8): 2 743-2 752(in Chinese).
- [64] Garten C T, Taylor G E. Foliar $\delta^{13}\text{C}$ within a temperate deciduous forest: spatial, temporal, and species sources of variation[J]. *Oecologia*, 1992, 90(1): 1-7.
- [65] Pan S, Zhang W, Zhao M, et al. Altitude patterns of leaf carbon isotope composition in a subtropical monsoon forest[J]. *Polish Journal of Ecology*, 2016, 64(2): 178-188.
- [66] He Z, Zhan S, Wang W, et al. Different patterns of changes in foliar carbon isotope composition along altitude[J]. *Polish Journal of Ecology*, 2017, 65(2): 227-235.
- [67] Gavazov K, Hagedorn F, Buttler A, et al. Environmental drivers of carbon and nitrogen isotopic signatures in peatland vascular plants along an altitude gradient[J]. *Oecologia*, 2016, 180(1): 257-264.
- [68] 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[J]. *植物生态学报*,2011,35(2):119-124.
- Ren Shujie, Yu Guirui. Carbon isotope composition of 478 C_3 plants and water use efficiency in China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(2): 119-124(in Chinese).
- [69] 何春霞,李吉跃,孟平,等. 树木叶片稳定碳同位素分馏对环境梯度的响应[J]. *生态学报*,2010, 30(14):3 828.
- He Chunxia, Li Jiyue, Meng Ping, et al. Response of stable carbon isotope fractionation of tree leaves to environmental gradient[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, 30(14): 3 828.
- [70] Ma F, Liang W, Zhou Z, et al. Spatial variation in leaf stable carbon isotope composition of three *Caragana* Species in Northern China[J]. *Forests*, 2018, 9(6): 297.
- [71] Esmailpour A, Labeke M C V, Samson R, et al. Variation in biochemical characteristics, water status, stomata features, leaf carbon isotope composition and its relationship to water use efficiency in pistachio (*Pistacia vera*, L.) cultivars under drought stress condition[J]. *Scientia Horticulturae*, 2016, 211: 158-166.
- [72] Flanagan L B, Brooks J R, Ehleringer J R. Photosynthesis and carbon isotope discrimination in boreal forest ecosystems: a comparison of functional characteristics in plants from three mature forest types[J]. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 1997, 102(D24): 28 861-28 869.
- [73] Buchmann N, Kaplan J O. Carbon isotope discrimination of terrestrial ecosystems—How well do observed and modeled results match? [J]. *Global Biogeochemical Cycles in the Climate System*, 2001, 20(1): 253-266.
- [74] Keenan T F, Hollinger D Y, Bohrer G, et al. Increase in forest water-use efficiency as atmospheric carbon dioxide concentrations rise[J]. *Nature*, 2013, 499(7 458): 324-327.
- [75] Treydte K S, Schleser G H, Helle G, et al. The

- twentieth century was the wettest period in northern Pakistan over the past millennium[J]. *Nature*, 2006, 440(7 088): 1 179-1 182.
- [76] Timofeeva G, Treydte K, Bugmann H, et al. Long-term effects of drought on tree-ring growth and carbon isotope variability in Scots pine in a dry environment[J]. *Tree Physiology*, 2017, 37(8): 1-14.
- [77] Pellizzari E, Camarero J J, Gazol A, et al. Wood anatomy and carbon-isotope discrimination support long-term hydraulic deterioration as a major cause of drought-induced dieback[J]. *Glob Chang Biol*, 2016, 22(6): 2 125-2 137.
- [78] 袁亚鹏, 赵阳, 赵传燕, 等. 黑河下游不同生境胡杨(*Populus euphratica*)叶片碳同位素组成特征[J]. *中国沙漠*, 2015, 35(6): 1 505-1 511.
- Yuan Yapeng, Zhao Yang, Zhao Chuanyan, et al. Characteristics of foliar stable carbon isotope composition of populus euphratica for different niche in the lower reach of the Heihe River[J]. *Journal of Desert Research*, 2015, 35(6): 1 505-1 511(in Chinese).
- [79] Dorman M, Perevolotsky A, Sarris D, et al. Amount vs temporal pattern: on the importance of intra-annual climatic conditions on tree growth in a dry environment[J]. *Journal of Arid Environments*, 2015, 118: 65-68.
- [80] Saurer M, Borella S, Schweingruber F, et al. Stable carbon isotopes in tree rings of beech: climatic versus site-related influences[J]. *Trees*, 1997, 11(5): 291-297.
- [81] Ratcliff C J, Voelker S L, Nolin A W. Tree-ring carbon isotope records from the western oregon cascade mountains primarily record summer maximum temperatures[J]. *Tree-Ring Research*, 2018, 74(2): 185-195.
- [82] Zhang X, Liu X, Zhang Q, et al. Species-specific tree growth and intrinsic water-use efficiency of Dahurian larch (*Larix gmelinii*) and Mongolian pine (*Pinus sylvestris*, var. *mongolica*) growing in a boreal permafrost region of the Greater Hinggan Mountains, Northeastern China[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 248: 145-155.
- [83] Rezaie N, D'Andrea E, Bräuning A, et al. Do atmospheric CO₂ concentration increase, climate and forest management affect iWUE of common beech? Evidences from carbon isotope analyses in tree rings[J]. *Tree Physiology*, 2018, 38(8): 1 110-1 126.
- [84] Girardin M P, Bouriaud O, Hogg E H, et al. No growth stimulation of Canada's boreal forest under half-century of combined warming and CO₂ fertilization[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2016, 113(52): E8 406-E8 414.
- [85] Gedalof Z, Berg A A. Tree ring evidence for limited direct CO₂ fertilization of forests over the 20th century[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2010, 24(3): GB3 027.
- [86] Sleen P V D, Groenendijk P, Vlam M, et al. No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO₂ fertilization but water-use efficiency increased[J]. *Nature Geoscience*, 2014, 8(1): 24-28.
- [87] Dawson T E, Roden J S, Voelker S L, et al. Using redwood tree ring chronologies to obtain the long-view on california's coastal climate[C]. *American Geophysical Union: Fall Meeting*, 2014.
- [88] 路伟伟, 余新晓, 贾国栋, 等. 密云山区油松树轮 $\delta^{13}\text{C}$ 对气温和降水量变化的响应[J]. *林业科学*, 2018, 54(3): 1-7.
- Lu Weiwei, Yu Xinxiao, Jia Guodong, et al. Response of stable carbon Isotope of tree-ring to temperature and precipitation changes in pinus tabulaeformis in Miyun Mountain area[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2018, 54(3): 1-7 (in Chinese).
- [89] 张瑞波, 尚华明, 魏文寿, 等. 树轮 $\delta^{13}\text{C}$ 记录的阿勒泰地区近 160 年夏季气温变化[J]. *沙漠与绿洲气象*, 2014, 8(2): 34-40.
- Zhang Ruibo, Shang Huaming, Wei Wenshou, et al. Summer temperature changes in the Altay region of the Altay region recorded by the tree wheel $\delta^{13}\text{C}$ in the past 160 years[J]. *Desert and Oasis Meteorology*, 2014, 8(2): 34-40 (in Chinese).
- [90] Voelker S L, Roden J S, Dawson E. Millennial-scale tree-ring isotope chronologies from coast redwoods provide insights on controls over California hydroclimate variability[J]. *Oecologia*, 2018, 187(4): 897-909.
- [91] 徐辉, 李磊, 李庆会, 等. 大气 CO₂ 浓度与温度升

- 高对茶树光合系统及品质成分的影响[J]. 南京农业大学学报, 2016, 39(4): 550-556.
- Xu Hui, Li Lei, Li Qinghui, et al. Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration and temperature on photosynthesis system and quality components in tea plant[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2016, 39(4): 550-556 (in Chinese).
- [92] Tei S, Yonenobu H, Sugimoto A, et al. Reconstructed summer palmer drought severity index since 1850 AD based on $\delta^{13}\text{C}$ of larch tree rings in eastern Siberia[J]. Journal of Hydrology, 2015, 529: 442-448.
- [93] Payomrat P, Liu Y, Pumijumong N, et al. Tree-ring stable carbon isotope-based June-September maximum temperature reconstruction since AD 1788, north-west Thailand[J]. Tellus B: Chemical and Physical Meteorology, 2018, 70(1): 1 443 655.
- [94] Helama S, Arppe L, Timonen M, et al. A 7.5 ka chronology of stable carbon isotopes from tree rings with implications for their use in palaeo-cloud reconstruction[J]. Global and Planetary Change, 2018, 170: 20-33.
- [95] Szepanski M M, Bendavid M, Ballenberghe V V. Assessment of anadromous salmon resources in the diet of the Alexander Archipelago wolf using stable isotope analysis[J]. Oecologia, 1999, 120(3): 327-335.
- [96] York D. Least square fitting of straight line with correlated errors[J]. Earth & Planetary Science Letters, 1969, 5: 320-324.
- [97] Wehr R, Saleska S R. The long-solved problem of the best-fit straight line: application to isotopic mixing lines[J]. Biogeosciences, 2017, 14(1): 1-19.
- [98] Phillips D L, Koch P L. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models[J]. Oecologia, 2002, 133(1): 14-18.
- [99] Moore J W, Semmens B X. Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models[J]. Ecology Letters, 2008, 11(5): 470-480.
- [100] Gentsch L, Hammerle A, Sturm P, et al. Carbon isotope discrimination during branch photosynthesis of *Fagus sylvatica*: a Bayesian modelling approach[J]. Plant Cell & Environment, 2014, 37(7): 1 516-1 535.
- [101] Evaristo J, McDonnell J J, Clemens J. Plant source water apportionment using stable isotopes: a comparison of simple linear, two-compartment mixing model approaches[J]. Hydrological Processes, 2017, 31(21): 3 750-3 758.
- [102] Riley W J, Still C J, Torn M S, et al. A mechanistic model of H₂¹⁸O and C¹⁸O₂ fluxes between ecosystems and the atmosphere: model description and sensitivity analyses[J]. Global Biogeochemical Cycles, 2002, 16(4): 42-1-42-14.
- [103] Suits N S, Denning A S, Berry J A, et al. Simulation of carbon isotope discrimination of the terrestrial biosphere[J]. Global Biogeochemical Cycles, 2005, 19(1): GBI 017.
- [104] Scholze M, Kaplan J O, Knorr W, et al. Climate and interannual variability of the atmosphere-biosphere ¹³CO₂ flux[J]. Geophysical Research Letters, 2003, 30(2): 67-67.
- [105] Spahni R, Joos F, Stocker B D, et al. Transient simulations of the carbon and nitrogen dynamics in northern peatlands: from the Last Glacial Maximum to the 21st century[J]. Climate of the Past, 2013, 9(3): 1 287-1 308.
- [106] Oleson K W, Lawrence D M, Bonan G B. Technical description of version 4.5 of the community land model (CLM) near tech note NCAR/TN-503+STR, national center for atmospheric research, boulder[J]. Geophysical Research Letters, 2013, 37(7): 256-265.
- [107] Mao J, Ricciuto D M, Thornton P E, et al. Evaluating the community land model in a pine stand with shading manipulations and ¹³CO₂ labeling[J]. Biogeosciences, 2016, 13(3): 641-657.
- [108] Raczka B, Duarte H F, Koven C D, et al. An observational constraint on stomatal function in forests: evaluating coupled carbon and water vapor exchange with carbon isotopes in the Community Land Model (CLM_{4.5}) [J]. Biogeosciences, 2016, 13(18): 5 183-5 204.
- [109] Keller K M, Lienert S, Bozbiyik A, et al. 20th century changes in carbon isotopes and water-use efficiency: tree-ring-based evaluation of the CLM4.5 and LPX-Bern models [J]. Biogeosciences, 2017, 14(10): 1-48.