

文章编号: 1000-4025(2005)01-0077-05

# 青藏高原东部典型高山植物 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的季节变化\*

李明财<sup>1,2</sup>, 易现峰<sup>1</sup>, 李来兴<sup>1\*</sup>, 张晓爱<sup>1</sup>

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001 2 中国科学院研究生院, 北京 100080)

**摘要** 通过对青藏高原高寒草甸生态系统 28 种高山植物叶片不同月份稳定碳同位素组成的测定, 研究植物  $\delta^{13}\text{C}$  值在不同季节变化及其与环境之间的关系, 试图找出影响  $\delta^{13}\text{C}$  值变化的关键环境因子。结果表明植物  $\delta^{13}\text{C}$  值在不同月份间有显著性差异 ( $P < 0.01$ ), 生长初期(6 月)  $\delta^{13}\text{C}$  值明显高于生长末期(8 月)。植物的  $\delta^{13}\text{C}$  值变化主要是由于温度和降水引起的, 随温度和降雨量降低而偏重。另外, 不同生长期植物叶片的成熟度可能对植物  $\delta^{13}\text{C}$  的变化有一定的贡献。不同种植物稳定性碳同位素值变化差别很大, 反应了不同植物对环境变化的不同响应。

**关键词** 高山植物 碳同位素值 季节变化

**中图分类号** Q 945.79 **文献标识码** A

## Seasonal Variations of $\delta^{13}\text{C}$ Values in Leaves of Typical Alpine Plants Grown in the East of Qinghai-Tibet Plateau

L IM ing-cai<sup>1,2</sup>, Y I X ian-feng<sup>1</sup>, L I L ai-xing<sup>1\*</sup>, Z H A N G X iao-ai<sup>1</sup>

(1 Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China 2 Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

**Abstract** By measuring stable carbon isotopes in leaves of 28 plant species grown at an alpine meadow ecosystem, east of Qinghai-Tibet Plateau during growing season in 2003, we studied the seasonal variations of plants  $\delta^{13}\text{C}$  values and the relationship between  $\delta^{13}\text{C}$  values and environmental factors in natural condition. The present study indicated that  $\delta^{13}\text{C}$  values of plants is significantly different between initial and late stage growth. Precipitation and temperature are the two important environmental factors that cause to seasonal variations of  $\delta^{13}\text{C}$  values. In addition, different maturation of leaves may partly contribute to the variations of  $\delta^{13}\text{C}$  values. Although trend of variations of  $\delta^{13}\text{C}$  is same among 28 plant species, the  $\delta^{13}\text{C}$  variation extent of plants is different each other, which may be the different responses to same environmental condition.

**Key words** alpine plant;  $\delta^{13}\text{C}$  value; seasonal variation

植物的光合作用过程中发生碳同位素分馏, 结果表明, 植物的光合作用产物中普遍富集碳的轻同位素( $^{12}\text{C}$ )<sup>[1,2]</sup>。植物碳同位素组成能反映植物生长

期内的生理生态适应特性, 受其光合作用类型控制, 同时又受气候环境因子的影响<sup>[3]</sup>。从而越来越广泛地应用于气候环境的变化研究中<sup>[3,4]</sup>。由于自然界植

\* 收稿日期 2004-04-07 修改稿收到日期 2004-06-03

基金项目 国家自然科学基金资助项目(30270217)

作者简介 李明财(1976-), 男(汉族), 硕士生。

\* 通讯联系人。Correspondence to L I L ai-xing

物中  $\delta^{13}\text{C}$  存在很大差异,稳定性碳同位素技术因其具有准确、灵敏、安全等特点而被广泛地应用于植物生态学的许多领域,特别是同一光合途径植物体内  $\delta^{13}\text{C}$  的研究是目前植物生理生态学研究之热点之一<sup>[5-7]</sup>。被称为世界第三极的青藏高原,地处低洼、平均海拔超过 4 000 m 的高寒草甸生态系统成为其主要部分,是研究高寒草甸生态系统结构和功能及全球变化的理想场所。迄今,对青藏高原高山植物忍受极端环境(如强烈的太阳辐射、寒冷的气候条件、缺少降水、低气压和频繁的疾风与冰雹等)的生理生态特性进行研究并取得了大量的研究成果<sup>[8-10]</sup>。但对于青藏高原地区现代植被,特别是利用稳定碳同位素这一技术研究高山植物与环境之间的关系还鲜有报道<sup>[11]</sup>。而且只是建立在群落水平上的研究,并未对同种物种进行对照。为此本试验以青藏高原东部河南县境内的典型高山植物为研究对象,通过对来自 10 科 28 种常见高山植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  季节变化的研究,探讨高山植物稳定碳同位素随时

间变化的特点及其与环境因子之间的关系,以期获得青藏高原地区植物碳同位素变化的规律,为高寒区植被发育规律和高寒草甸生态系统随环境变化的研究提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于青藏高原东部青海省河南县境内。该地区海拔 3 616 m,属高原大陆性气候,光照时间长,日照强烈。分为冷暖两季,冷季漫长寒冷,多大风,暖季短促凉润。年平均降水量为 606.3 mm,主要集中在 5~9 月,7~8 月份是全年平均气温最高的时段,平均气温只有 10.4℃,年均气温为 -1.4℃,年平均日照时数 2 564.5 h。该处植被为高寒矮嵩草甸所覆盖,植物生长主要集中在 6~8 月份。表 1 是该区 2003 年植物生长季节的部分气象资料。

表 1 研究区 2003 年植被生长季节的主要气象资料

Table 1 Weather data of study area during growing season in 2003

项目 Item	2003 年 6 月 June, 2003	2003 年 8 月 August, 2003	项目 Item	2003 年 6 月 June, 2003	2003 年 8 月 August, 2003
温度 Temperature(℃)	8.2	11.0	光照 Illumination(h)	232.8	203.5
降水 Precipitation(mm)	56.0	116.5	气压 Atmosphere(hPa)	692.6	691.0

### 1.2 样品的采集与分析

于 2003 年 6 月中旬与 8 月中旬分别采集来自 10 科的 28 种植物。所有样品均采自开阔平坦的环境下,避免了局部地貌与微环境的影响。每一实验种的材料至少由 10 个独立生长的植物个体混合而成。

将采集的植物样品用清水洗净、凉干,置于烘箱中在 70℃ 下烘烤 48 h,使样品完全干燥,粉碎,过 200 目筛。用燃烧法收集植物完全燃烧后产生的  $\text{CO}_2$ ,收集的  $\text{CO}_2$  用 MAT-252 质谱仪分析碳同位素组成。稳定性碳同位素组成的表达式:

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

式中,  $(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{样品}}$  表示样品的碳同位素比率,  $(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{标准}}$  为标准的 PDB 同位素比率。样品分析在中国科学院兰州地质研究所进行,分析误差 0.2‰。

## 2 结果与分析

### 2.1 植物稳定碳同位素组成特点及季节变化

数据表明,所测得的 28 种高山植物 56 个测试样品的稳定碳同位素比值( $\delta^{13}\text{C}$ )介于一个较小的范围(-29.1‰~ -25.4‰),根据  $\text{C}_3$ (-22‰~

-34‰)和  $\text{C}_4$ (-6‰~-19‰)植物稳定碳同位素比值各自不同的分布范围内,表明所测植物中没有  $\text{C}_4$  植物,所有的植物光合型都属于  $\text{C}_3$ ,或许是对青藏高原地区特定环境的一种适应,特别对高原高寒地区长期低温的一种适应。28 种植物稳定碳同位素组成的识别模式没有明显的不同,2003 年生长初期(6 月)的植物碳同位素均高于生长末期(8 月)(表 2)。8 月份稳定碳同位素平均值(-27.8±0.7)‰要明显轻于 6 月份(-26.6±0.8)‰,两月份间的稳定碳同位素比值差异极显著( $P < 0.01$ )。尽管物种的同位素比值随时间变化趋势相同,但变化幅度存在种间差异,其中细叶嵩草变化幅度最大,为 2.7‰,露蕊乌头变化幅度最小,为 0.3‰。不同生长季节植物碳同位素比值频度分布见图 1。图中的频度分析表明,6 月份和 8 月植物稳定碳同位素比值分布范围及频度发生了变化。6 月份的植物样品同位素比值介于 -28.2‰~-25.2‰,而 8 月份介于 -29.1‰~-26.5‰。同时植物同位素值频度最大值也发生了由 -26‰(频度值为 39.3%)到 -27‰(频度值为 42.9%)的变化。

表 2 不同季节植物叶片碳同位素比值的比较

Table 2 Comparison of leaves  $\delta^{13}\text{C}$  in different growing seasons

科名 Family	种名 Species	6月 June $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	8月 August $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	差值 Difference value (‰)
菊科 Compositae	矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	- 27.1	- 28.4	1.3
菊科 Compositae	蒙古蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	- 26.4	- 27.5	1.1
菊科 Compositae	细叶亚菊 <i>Ajania tenuifolia</i>	- 27.5	- 28.2	0.7
菊科 Compositae	沙生风毛菊 <i>Saussurea arenaria</i>	- 25.8	- 27.5	1.7
菊科 Compositae	柔软紫苑 <i>Aster falcidius</i>	- 27.0	- 27.6	0.6
菊科 Compositae	美丽风毛菊 <i>Saussurea superba</i>	- 25.2	- 26.5	1.3
莎草科 Cyperaceae	青藏苔草 <i>Carex moorcroftii</i>	- 27.6	- 28.0	0.4
莎草科 Cyperaceae	矮蒿草 <i>Kobresia humilis</i>	- 26.5	- 27.9	1.4
莎草科 Cyperaceae	细叶蒿草 <i>Kobresia filifolia</i>	- 25.9	- 28.6	2.7
龙胆科 Gentianaceae	麻花艸 <i>Gentiana straminea</i>	- 26.2	- 28.1	1.9
禾本科 Gramineae	垂穗披针草 <i>Elymus nutans</i>	- 26.7	- 27.4	0.7
禾本科 Gramineae	早熟禾 <i>Poa annua</i>	- 26.1	- 27.3	1.2
禾本科 Gramineae	赖草 <i>Lymus secalinus</i>	- 26.0	- 27.5	0.5
豆科 Leguminosae	黄花棘豆 <i>Oxytropis ochrocephala</i>	- 27.1	- 28.8	1.7
豆科 Leguminosae	蓝花棘豆 <i>Oxytropis coerulea</i>	- 26.2	- 26.9	0.7
豆科 Leguminosae	甘肃黄芪 <i>Astragalus licentianus</i>	- 25.4	- 27.2	1.8
车前科 Plantaginaceae	平车前 <i>Plantago depressa</i>	- 26.8	- 27.6	0.8
蓼科 Polygonaceae	西伯利亚蓼 <i>Polygonum sibiricum</i>	- 27.7	- 28.8	1.1
蓼科 Polygonaceae	头序蓼 <i>Polygonum alatum</i>	- 27.8	- 29.0	1.2
毛茛科 Ranunculaceae	高原毛茛 <i>Ranunculus brotherusii</i>	- 26.5	- 27.1	0.6
毛茛科 Ranunculaceae	露蕊乌头 <i>Aconitum gymnanandrum</i>	- 27.1	- 27.4	0.3
毛茛科 Ranunculaceae	金莲花 <i>Trollius chinensis</i>	- 25.4	- 26.6	1.2
蔷薇科 Rosaceae	鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>	- 26.2	- 28.4	2.2
蔷薇科 Rosaceae	星毛委陵菜 <i>Potentilla acaulis</i>	- 25.5	- 26.9	1.4
玄参科 Scrophulariaceae	斑唇马先蒿 <i>Pedicularis longiflora</i>	- 27.1	- 28.7	1.6
玄参科 Scrophulariaceae	阿拉善马先蒿 <i>Pedicularis alaschanica</i>	- 27.2	- 28.3	1.1
玄参科 Scrophulariaceae	兰石草 <i>Lancea tibetica</i>	- 25.6	- 27.5	1.9
玄参科 Scrophulariaceae	斑唇马先蒿 <i>Pedicularis longiflora</i>	- 28.2	- 29.1	0.9

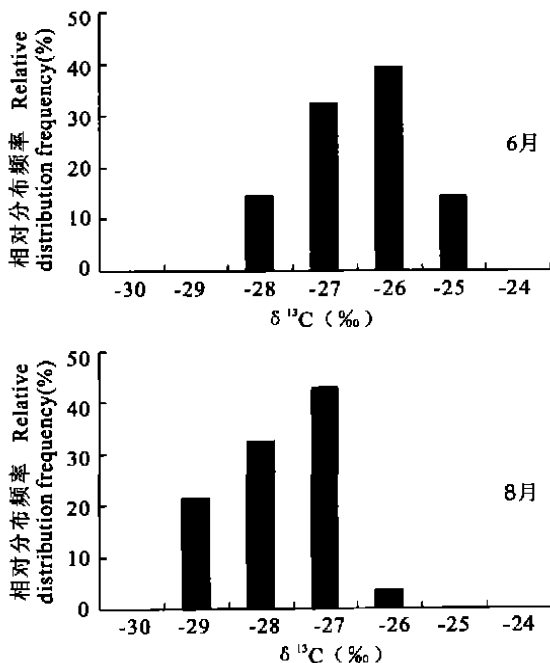


图 1 不同季节植物样品稳定同位素比值的分布频率

Fig. 1 The distribution frequencies of plant  $\delta^{13}\text{C}$  values at different seasons

## 2.2 同位素值年间变化的环境分析

植物在进行光合作用过程中, 从吸收大气  $\text{CO}_2$  到最终植物有机质的形成都伴随着碳同位素分馏。Farquhar<sup>[2]</sup>等研究了植物中的碳同位素分馏, 认为植物碳同位素的分馏受其生长环境气候因素的影响, 温度、水分、光照、大气  $\text{CO}_2$  状况等是影响植物  $\delta^{13}\text{C}$  值的关键气候因子。下面就这些环境因子加以讨论。

(1) 大气压力虽然对植物的稳定碳同位素组成有重要影响, 但本研究所测样品均来自同一个地区, 大气压力虽然有季节变化, 但变化不大, 不会构成对植物碳稳定同位素值的影响。大气中  $\text{CO}_2$  稳定碳同位素比值分别为 10.1‰和 10.2‰, 没有明显变化, 不构成对植物的  $\delta^{13}\text{C}$  影响。

(2) 光照。光照强弱也会对植物的碳同位素组成产生影响<sup>[2]</sup>, 随着光照增强, 叶片细胞内部  $\text{CO}_2$  浓度会逐渐降低, 从而导致光合产物的  $\delta^{13}\text{C}$  值增大<sup>[12]</sup>。光照条件的变化可以影响植物叶片的气孔导通系数(g)、 $\text{CO}_2$  的吸收率(A)及叶片内  $\text{CO}_2$  的分压  $P_i$ , 从而对植物的碳同位素比值产生影响。植物的稳定碳同位素比值随光照的变化趋势是: 弱光条件下,

随光照的增强而  $\delta^{13}\text{C}$  增大,当达到光饱和点时  $g_s$ 、 $A$ 、及  $P_i$  不再发生变化<sup>[13]</sup>。本研究区地处高海拔地区,光照充足,光辐射强度从 10:00 到 14:00 已达到  $2\ 300\sim 2\ 400\text{ mol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ ,远远超过几乎所有植物的光饱和点<sup>[14]</sup>,同时本地区的降水多以暴雨的形式出现,所以光照足以满足光合作用要求。另外 6 月份与 8 月份的光照时间差异不大,认为对同位素比值变化的贡献很小。

(3)降水。降水是植物生长的重要环境限制因子,也是影响植物碳同位素组成的一个重要因素。研究表明,水分供应不足时,植物碳同位素  $\delta^{13}\text{C}$  会增大<sup>[7,15,16]</sup>。因为水胁迫可诱导叶子气孔关闭,从而导致植物叶片内  $\text{CO}_2$  浓度下降,使光合作用产物的  $\delta^{13}\text{C}$  值增大。因此降水量增加植物碳同位素比值有降低的趋势。我们所选取的来自 10 科属的 28 种植物都是随机选取的,而且是高寒草甸的代表种,因此所测的结果有很强的代表性。根据当地的气象资料,6 月份降水量比 8 月份低得多。降水是造成  $\delta^{13}\text{C}$  值发生变化主要因子。Winter 等报道小麦和草地早熟禾的  $\delta^{13}\text{C}$  值在高湿度条件下较低湿度明显偏轻<sup>[15]</sup>。他的这个结论是在人工胁迫的条件下获得的,实验中排除了其它气候环境因子的影响,与我们的结果一致,表明无论是在人工控制还是在自然条件下, $\text{C}_3$  植物的稳定碳同位素组成都将随着水分的增加而变轻。

(4)温度。温度是影响植物碳同位素分馏的重要因素。到目前为止人们已经发现了温度与植物稳定碳同位素之间的关系<sup>[17]</sup>。在高寒地区温度是限制植物生长的关键因子,通过两方面来影响碳同位素分馏。一方面,可以影响植物的气孔导通系数,低温使气孔导度降低,甚至使气孔关闭,使植物  $\delta^{13}\text{C}$  升高;另一方面,引起植物对  $^{12}\text{C}$  和  $^{13}\text{C}$  的分馏主要来自温度对生化作用酶的影响。光合作用中几种关键的酶,特别是磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPase)和 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(Rubiscase)对大气中  $\text{CO}_2$  进入植物体内具有决定性的作用。由于 PEPase 要求的最适温度较高,因而限制了  $\text{C}_4$  植物在高山地区的生长。低温使光合作用酶的活性降低,减弱了植

物对  $^{13}\text{CO}_2$  的排拆,从而使植物体  $\delta^{13}\text{C}$  升高。所以本研究中温度的升高是植物生长的末期(8 月份)  $\delta^{13}\text{C}$  偏轻的另一个影响因子, $\delta^{13}\text{C}$  值随温度的升高而下降,与 Guillemette 和 Stephen 最新研究结果一致<sup>[18]</sup>。

另外,作者认为除了降水和温度造成的植物季节变化以外,植物在 6 月份处于生长初期阶段,8 月份则处于生长末期,所以造成植物叶片成熟度差异。叶片成熟度影响植物同位素的变化可能是由于成熟叶片具有更完备的生理生化控制机制,对  $^{13}\text{CO}_2$  具有更强的排斥能力。但这方面的研究不多,还有待于进一步探讨。

不同植物种的  $\delta^{13}\text{C}$  对相同环境变化有不同的响应,说明它们具有不同的适应环境变化的策略。产生这种结果的原因可能与物种的生活型、根部特征及生理生化机制等不同有关,有待于进一步研究。另外植物的  $\delta^{13}\text{C}$  值可以长期指示物种的水分利用效率<sup>[19,20]</sup>,当环境发生变化(如温度降低、降水减少)的时候,有的物种如线叶嵩草通过降低叶片的气孔导度等途径来提高水分利用效率以适应环境的变化,而一些物种如露蕊乌头对这种环境变化不敏感,环境变化对它们的影响不大。 $\delta^{13}\text{C}$  变化程度较大的物种有较高的水分利用效率<sup>[19]</sup>,更能适应低温干旱区环境的变化。在植被恢复中要多选用此类物种,因为更能适应环境的变化。

### 3 小 结

青藏高原植物的稳定碳同位素组成季节变化非常显著,最大频度值也发生了变化。温度和降水是造成  $\delta^{13}\text{C}$  值发生变化的主要因子,所测植物种都表现出随降雨量增大和温度升高而变轻的趋势。另外作者认为不同采样时期叶片的成熟度对植物  $\delta^{13}\text{C}$  值变化也有一定的贡献。不同的植物  $\delta^{13}\text{C}$  值对环境的变化出现了相同的响应,生长末期较生长初期明显偏轻,但响应的程度不同, $\delta^{13}\text{C}$  值季节变化差值介于  $0.3\%\sim 2.7\%$  之间。在植被恢复中应选用植物  $\delta^{13}\text{C}$  值随环境变化而出现较大差异的物种,因为此物种更有利于适应该地区的环境。

## 参考文献:

- [1] O'LEARY M H. Carbon isotope fractionation in plants[J]. *Phytochemistry*, 1981, 20: 553- 557.
- [2] FARQUHAR G D, O'LEARY M H, BENY J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves[J]. *Aust J. Plant Physiology*, 1982, 9: 121- 137.
- [3] STUMER M, BRAZUNAS T F. Tree cellulose  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  isotope ratios and climate change[J]. *Nature*, 1987, 328: 58- 60.
- [4] SAURER M, SIGENTHALER U. The climate-carbon isotope relationship in tree rings and the significance of site conditions[J]. *Tellus*, 1995, 46B: 320- 330.
- [5] CHEN T (陈拓), QIN D H (秦大河), REN J W (任贾文), SUN W ZH (孙维贞), CHEN X (陈雄). The altitudinal and temporal variation of  $\delta^{13}\text{C}$  values in leaves of *Plantago media* L. [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin.* (西北植物学报), 2000, 20(4): 672- 675 (in Chinese).
- [6] TANG H P (唐海萍), LIU SH R (刘书润), ZHANG X SH (张新时). The  $\text{C}_4$  plants in Inner Mongolia and their eco-geographical characteristics[J]. *Acta Bot Sin.* (植物学报), 1999b, 41: 420- 424 (in Chinese).
- [7] SU B (苏波), HAN X G (韩兴国), LI L H (李凌浩), HUANG J H (黄建辉), BAI Y F (白永飞), QU CH M (渠春梅). 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[J]. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2000, 24(6): 648- 655 (in Chinese).
- [8] LIN Q (林清), WANG SH L (王绍令), ZHAO L (赵林). The records of atmospheric  $\text{CO}_2$  derived from the stable carbon isotope composition of buried plant tissues in perennial frozen lacustrine sediments[J]. *Journal of Glaciology and Geocryology* (冰川冻土), 2001, 23(1): 22- 27 (in Chinese).
- [9] QIR H (祁如虎), LI Y ZH (李有忠), FAN J P (范建平). The idioblasts and their ecological significance in leaves of 16 alpine plants[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin.* (西北植物学报), 1998, 18(2): 270- 276 (in Chinese).
- [10] ZHANG SH Y (张树源), WU H (武海), WU SH (吴姝), SHEN Y G (沈允钢), GUO L W (郭连旺). Photoinhibition of photosynthesis of plants leaves in Qinghai plateau and Shanghai plain locality[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin.* (西北植物学报), 1999, 19(1): 56- 66 (in Chinese).
- [11] CHEN T (陈拓), YANG M X (杨梅学), FENG H Y (冯虎元), XU SH J (徐世健), QANG W Y (强维亚), HE Y Q (何元庆), AN L ZH (安黎哲). Spatial distribution of stable carbon isotope compositions of plant leaves in the north of the Tibetan plateau[J]. *Journal of Glaciology and Geocryology* (冰川冻土), 2003, 25(1): 83- 87 (in Chinese).
- [12] SCHLESER G H, HELLE G, LUCKE A, VOS H. Isotope signals as climate proxies: the role of transfer functions in the study of terrestrial archives[J]. *Quaternary Science Reviews*, 1999, 18: 927- 943.
- [13] FARQUHAR G D, WONG S C. An empirical model of stomatal conductance[J]. *Aust J. Plant Physiol.*, 1984, 11: 191- 210.
- [14] YIX F (易现峰), BEN G Y (贲桂英). Seasonal variation in antioxidants of *Polygonum viviparum* and its relation to solar radiation in alpine meadow [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin.* (西北植物学报), 2000, 20(2): 201- 205 (in Chinese).
- [15] WINTER K, HOLTUM A M, EDWARDS G E. Effect of low relative humidity on  $\delta^{13}\text{C}$  value in two  $\text{C}_3$  grasses and in *Panicum milioides*, a  $\text{C}_3$ - $\text{C}_4$  intermediates species[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1982, 132: 88- 91.
- [16] GEORGE R S, MATTHEW H T, SU SANNE S, PETER D E.  $^{13}\text{C}$  natural abundance in plant communities along a rainfall gradient: a biological integrator of water availability[J]. *Aust J. Plant Physiol.*, 1995, 22: 51- 55.
- [17] KORNER C H, FARQUHAR G D, ROKSA PD IE Z. A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude *Oecologia*, 1988, 74: 632- 632.
- [18] GUILLETTEM, STEPHEN J B. Carbon isotopes in *Ombrogenic* peat bog plants as climatic indicators: calibration from an altitudinal transect in Switzerland[J]. *Organic Geochemistry*, 2001, 32: 233- 245.
- [19] KNIGHT J D, LIVINGSTON N J, VAN K. Carbon isotope discrimination and water-use efficiency of six crops grown under wet and dry land conditions[J]. *Plant Cell Environ.*, 1994, 17: 173- 179.
- [20] QU CH M (渠春梅), HAN X G (韩兴国), SU B (苏波), HUANG J H (黄建辉), JIANG G M (蒋高明). The characteristics of foliar  $\delta^{13}\text{C}$  values of plants and plant water use efficiency indicated by  $\delta^{13}\text{C}$  values in two fragmented rainforests in Xishuangbanna, Yunnan [J]. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 2001, 43(2): 186- 192 (in Chinese).