



论文

黄土高原地区粟、黍碳同位素特征及其影响因素研究

杨青^{①②}, 李小强^{①*}^① 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 北京 100044;^② 南京师范大学地理科学学院, 江苏省地理环境演化国家重点实验室培育建设点, 南京 210023

* 联系人, E-mail: lixiaoliang@ivpp.ac.cn

收稿日期: 2015-05-29; 接受日期: 2015-07-28; 网络版发表日期: 2015-11-02

国家自然科学基金项目(批准号: 41301042, 41172161)和国家重点基础研究发展计划项目(编号: 2015CB953803)资助

摘要 从植物生理特点和形态适应性的角度分析气候环境对植物有机体稳定性碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$)的作用机理, 是运用有机体 $\delta^{13}\text{C}$ 进行古气候定量重建的基础. C_4 植物粟(*Setaria italica*)和黍(*Panicum miliaceum*)是中国北方旱作农业的代表作物, 其炭化种子易获取、可鉴定到种, $\delta^{13}\text{C}$ 可靠性强, 是古气候研究的潜在理想材料. 通过采集黄土高原地区不同生境现代栽培粟、黍, 分析其 $\delta^{13}\text{C}$ 与环境要素(包括纬度、海拔、全年和生长期的温度、降水量、水分有效性(P/E_p)、湿度等)的关系, 结果显示粟 $\delta^{13}\text{C}$ 值仅与纬度(光照)具有显著负相关关系(相关系数 $R=-0.46$), 光照对粟 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响占 21%, 其他气候要素对粟 $\delta^{13}\text{C}$ 值未产生显著影响, 粟 $\delta^{13}\text{C}$ 值不适用于提取气候因素信息; 黍 $\delta^{13}\text{C}$ 与生长期降水量(P_{gp})具有显著正相关关系($R=0.75$), P_{gp} 对黍 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响程度达到 56%. 解析黍作物生理特性和形态调整的作用机制, 显示在水分胁迫条件下黍植株对环境的适应性主要是通过气孔因素实现的, 因此黍 $\delta^{13}\text{C}$ 能够较好地记录作物生长过程中降水量状况, 在古气候定量重建方面具有一定的应用前景.

关键词粟
黍
稳定碳同位素
降水量
水分可利用性
 C_4 植物生理特点

C_4 植物作为现代全球生态系统的重要成分, 于 7~8 百万年前全球大气 CO_2 浓度降低、温度升高、干旱压力增大的外部环境动力下迅速扩张(Cerling等, 1993, 1997). C_4 植物是从 C_3 植物进化来的一种高光效种类, 与 C_3 植物相比, 它们具有在高光强、高温及低 CO_2 浓度下保持高光效的能力(Farquhar, 1983; Hatch, 1999; Dengler和Nelson, 1999), 对全球碳收支起着重要作用(Still等, 2003). 陆地植物有机质的碳同位素组

成($\delta^{13}\text{C}$)受到植物本身的生理学特性和周围环境因素的共同作用, 对不同种类的植物或同种植物生长于不同环境的判别方面具有一定的指示意义(Farquhar等, 1989; Cerling等, 1998). 因此, 植物稳定碳同位素分析成为生理生态学、气候环境变化以及碳排放与埋藏等研究的有效途径和手段(Ciais等, 1995; Drake等, 1997; Anderson等, 1998; Valentini等, 2000; West等, 2006).

中文引用格式: 杨青, 李小强. 2015. 黄土高原地区粟、黍碳同位素特征及其影响因素研究. 中国科学: 地球科学, 45: 1683–1697

英文引用格式: Yang Q, Li X Q. 2015. Investigation of the controlled factors influencing carbon isotope composition of foxtail and common millet on the Chinese Loess Plateau. Science China: Earth Sciences, doi: 10.1007/s11430-015-5181-8

分析植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 能够提取到叶片形成过程中对其产生影响的环境信息, 包括植物生长时期的大气 CO_2 浓度、温度、降水量、湿度、土壤组成等 (McCarroll 和 Loader, 2004). 目前, C_3 植物碳同位素组成与环境因素间的关系已得到广泛和深入研究 (Körner 等, 1988; Miller 等, 2001; Hatté 等, 2001; Leffler 和 Enquist, 2002; Macfarlane 等, 2004; Roden 等, 2005; Liu 等, 2005; Guo 和 Xie, 2006; Song 等, 2008; Ning 等, 2008; Gouveia 和 Freitas, 2009; Diefendorf 等, 2010), 并基于已有研究的大量 C_3 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值, 建立了其与气候要素及描述性参数(如纬度、海拔等)间的关系模型(Kohn, 2010). 这一关系模型的建立对古食谱和古生态研究具有重要意义, 并能够为构造变化、气候环境变化及生物演化等领域的深入研究提供一定的参考依据(Wang 等, 2013a).

C_4 植物碳同位素组成对气候因子的敏感性不如 C_3 植物, 尚无法直接建立 C_4 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值与气候要素间的数学关系方程, 但也已取得了较大进展, 例如: 在对 C_4 植物地理分布调查及其气候意义的定性描述基础上(Tieszen 等, 1979; Schulze 等, 1996; Akhiani 等, 1997; Kalapos 等, 1996; Pyankov 等, 2000; 刘卫国等, 2002; Wang 等, 2005), 开展了大量关于 C_3/C_4 丰度与气候环境变化的关系(Hattersley, 1983; Goodfriend, 1990; 顾兆炎等, 2003; Swap 等, 2004; Liu 等, 2005; Ning 等, 2008), 以及 C_4 植物碳同位素组成与气候参数的定量关系(Schulze 等, 1998; 王国安等, 2005; Ma 等, 2012; Wang 等, 2013b)等方面的调查研究. 从植物生理特点和形态适应性出发, 分析植物 $\delta^{13}\text{C}$ 与气候环境的关系, 理解二者的作用机制, 是运用 C_4 植物碳同位素组成进行气候重建的基础. 由于植物碳同位素存在种间和种内差异(Comstock 和 Ehleringer, 1992), 采用同一种植物作为研究对象, 可以消除种间基因引起的碳同位素值变化, 从而为气候环境高精度定量重建提供有效、可靠的研究材料. Marino 等(1992)曾利用 C_4 灌木植物滨藜样品 $\delta^{13}\text{C}$ 值重建冰期-间冰期阶段大气 CO_2 的碳同位素组成变化, 其结果也验证了冰芯气泡提取的碳同位素组成结果的可靠性. 然而, 滨藜植物分布有限, 为获取更大区域高精度古气候定量重建结果, 寻找新的研究材料成为亟待解决的关键问题.

粟(*Setaria italica*)和黍(*Panicum miliaceum*)属 C_4

禾本科黍亚科植物, 是中国北方旱作农业的代表作物, 至今仍是远东(中国、日本、俄罗斯及印度)干旱-半干旱区人们的重要粮食作物(You, 1993; Lu, 1998; Crawford, 2006). 粟、黍作物早在水稻和小麦普遍栽培前就出现在欧亚大陆了, 在中国的栽培历史可以追溯到距今约10000年前(Lu 等, 2009). 粟和黍栽培区域与种植条件相似, 能够适应除盐碱化土壤外的几乎所有类型土质(梁宗锁和康绍忠, 1996; 古世禄等, 2001). 在新石器时代, 中国北方广泛栽培粟、黍作物, 其炭化种子遗存广泛分布且连续存在于中国北方新石器时代各文化层(安志敏, 1988). 埋藏地层中的炭化粟黍谷粒能够保持其稳定的化学性质及碳同位素组成(DeNiro 和 Hastorf, 1985; Yang 等, 2011), 具有易于获取并能够鉴定到种等特点(刘长江和孔昭宸, 2004), 是潜在的古气候、古环境及早期人类活动研究的理想材料.

建立 C_4 植物粟、黍 $\delta^{13}\text{C}$ 与气候因子间的关系, 将为中国北方尤其是黄土高原气候敏感区全新世以来气候定量重建提供重要的理论基础. 为探索粟、黍植物 $\delta^{13}\text{C}$ 与气候环境因素之间的关系, 本文系统采集了黄土高原及周边地区现代栽培粟、黍种子, 开展其稳定碳同位素组成及特征研究, 利用统计分析方法建立植物 $\delta^{13}\text{C}$ 与气候变量的相关关系, 并通过植物生理特性与形态适应性分析, 解释有机体 $\delta^{13}\text{C}$ 与气候变量间的作用机制, 明确了粟、黍 $\delta^{13}\text{C}$ 变化的主控因子, 从而建立植物有机体 $\delta^{13}\text{C}$ 与主控气候要素的关系, 为气候环境的定量重建以及早期农业活动与适应研究提供依据.

1 材料与方法

1.1 植物样品的采集

全部粟、黍种子样品于2008年9~10月采集自黄土高原及周边黄土区(图1), 取样分为南北和东西2个断面, 南北断面穿越黄土高原腹地, 跨越了4个纬度, 东西断面自黄土高原西南部半干旱区至河西走廊干旱区, 跨越7个经度, 海拔高度在990~2200 m之间(表1). 采样点选择在平坦、开阔, 距离村落较远的非灌溉耕地上, 以避免局部地貌与微环境的影响, 并通过询问当地村民以排除灌溉和施肥等人为因素可能对植物碳同位素组成造成的影响. 在每个采样点以5 m

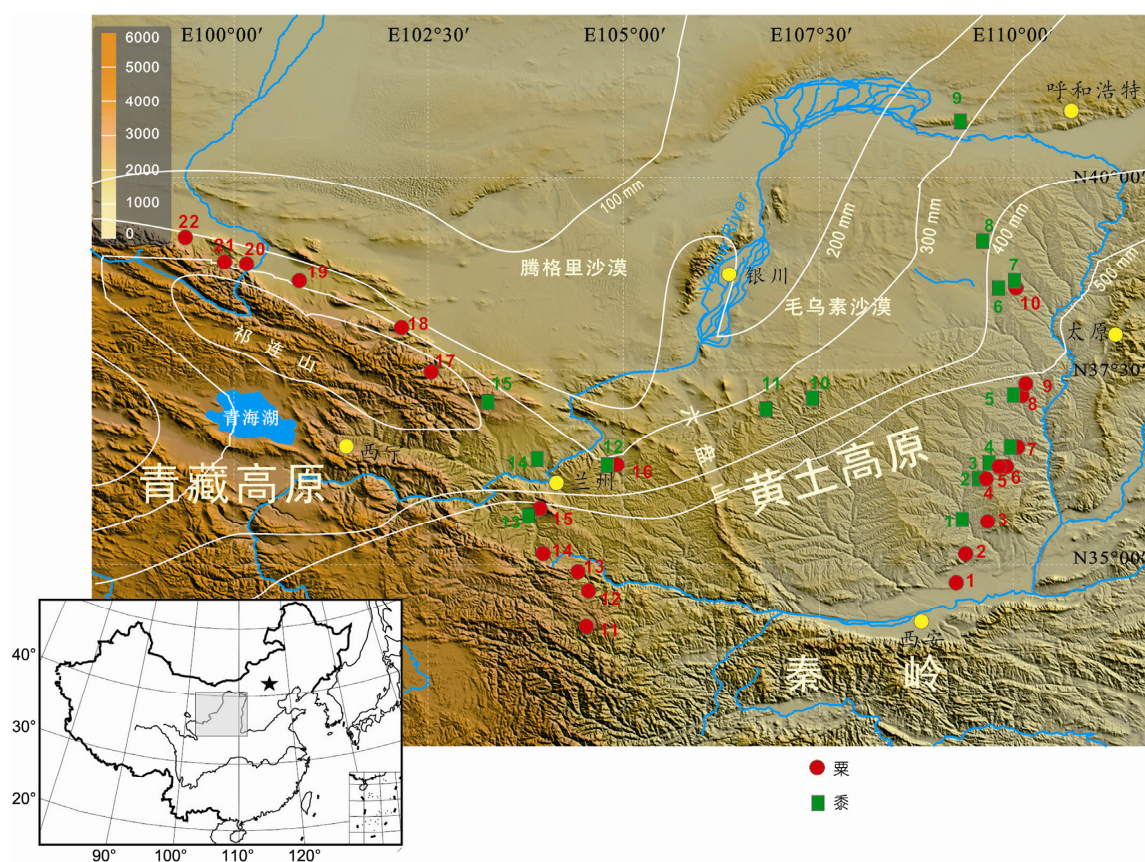


图 1 采样地点图

间距随机选择3株正在生长的粟、黍植株,各采集一根结满种子的籽穗,混合而成一份样品.共采集粟样品22份,黍样品15份.

1.2 稳定碳同位素分析

将采集的22份粟样品和15份黍样品,每份随机选取5粒植物种子,脱去种子稃皮,仅利用颖果进行稳定碳同位素分析,以避免稃皮与颖果的同位素组成差异引起测量结果的偏差(Yang等, 2011).植物种子(即颖果) $\delta^{13}\text{C}$ 能够提供有机质合成时期的综合估计值,如:本研究中的时段为植物种子灌浆期伊始至采样时结束.

利用有机碳同位素分析方法测量种子 $\delta^{13}\text{C}$.首先加入浓度为1%的盐酸去除样品中的碳酸盐,将除净碳酸盐的样品用蒸馏水反复淋洗至中性.将样品放置在40℃下的干燥箱中24 h,使样品完全干燥后用玛瑙研钵仔细研磨成均匀粉末,保存在预处理过的石英样品管,同时加入CuO和铂丝,抽真空至 10^{-3} Pa,

熔封石英样品管,然后置于马弗炉内的850℃恒温下充分氧化4 h.收集、纯化完全燃烧后产生的 CO_2 ,用MAT-251型质谱仪双路进样系统上进行碳同位素分析.样品的前处理和质谱测量均在中国科学院地球环境研究所同位素实验室完成.

碳同位素组成表达式为

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = [(R_{\text{样品}} - R_{\text{标准}}) / R_{\text{标准}}] \times 1000, \quad (1)$$

式中, $R_{\text{样品}}$ 和 $R_{\text{标准}}$ 分别表示样品和标准的碳同位素比值($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$).样品的碳同位素组成以相对于V-PDB标准的千分比来表示,实验误差 $<0.2\text{‰}$.

1.3 气象数据来源

采样区域属于干旱-半干旱区,受东亚季风影响,降水量夏季高,冬季低,具有从东南向西北逐渐减少的区域特点,年均降水约50~600 mm.2008年采样地点的气象数据来自附近的气象站点,选择依据就近原则,同时考虑到海拔对温度的显著影响,对所有气象站点的温度都经过校正后应用到采样点.粟、黍两

表1 粟、黍 $\delta^{13}\text{C}$ 值及采样点地理、气候参数信息^{a)}

样号	纬度(N)	经度(E)	海拔(m)	$T(^{\circ}\text{C})$		$P(\text{mm})$		P/E_{p}		$\text{RH}(\%)$	$\delta^{13}\text{C}_{\text{p}}(\text{‰})$
				生长季	全年	生长季	全年	生长季	全年	生长季	
粟											
1	35.48°	109.29°	1088	19.8	10.7	272.2	552.4	9.7	7.8	70.9	-12.91
2	35.55°	109.26°	1129	18.9	9.1	272.2	522.4	9.9	8.2	70.9	-12.57
3	35.68°	109.39°	1064	20.1	10.5	265.4	501.3	9.2	7.3	71.3	-12.58
4	36.20°	109.71°	1009	18.3	7.6	207.1	396.9	7.6	7.0	68.0	-12.92
5	36.69°	109.71°	911	21.1	10.7	225.2	416.8	7.4	6.3	68.0	-12.21
6	36.80°	109.90°	1030	18.1	6.6	198.8	415	7.6	8.1	68.0	-12.84
7	37.01°	110.12°	987	19.6	7.8	202.5	363.1	7.5	7.2	68.0	-12.44
8	37.58°	110.24°	910	21.5	9.8	202.9	310.9	7.3	5.3	63.4	-12.37
9	37.58°	110.24°	919	21.4	9.8	202.9	310.9	7.3	5.3	63.4	-12.34
10	38.75°	110.20°	1215	18.6	6.5	323.9	463.7	11.7	7.9	60.9	-12.84
11	35.09°	104.58°	2216	14.0	4.5	184.7	457.8	8.2	8.0	80.8	-11.57
12	35.50°	104.63°	1935	16.5	6.5	202.2	425.5	9.9	7.8	80.8	-12.83
13	35.71°	104.49°	1873	16.9	6.9	176.1	314.1	8.7	6.0	74.6	-12.12
14	35.92°	104.05°	1895	16.7	6.9	215.7	372.7	10.7	7.3	74.6	-12.9
15	36.39°	103.96°	1706	20.3	10.4	157.1	293.5	6.8	4.8	65.6	-13.01
16	36.93°	104.95°	1771	17.9	7.2	97.7	187.1	5.0	3.9	66.9	-12.13
17	37.94°	102.55°	1583	20.2	8.9	46.3	112.5	2.2	2.2	52.2	-13.01
18	38.43°	102.16°	1242	18.1	7.3	74.9	184.9	3.4	3.4	55.6	-12.56
19	38.86°	100.78°	1565	19.8	8.1	91.5	205.4	4.1	3.7	50.6	-13.67
20	38.96°	100.19°	1579	19.6	7.7	79.5	137.1	4.0	2.5	56.8	-13.53
21	38.97°	99.90°	1884	16.8	5.0	19.6	40.9	1.4	1.0	43.9	-12.24
22	39.20°	99.47°	1826	16.8	5.0	37.9	90.3	2.6	2.2	57.3	-13.53
黍											
1	36.20°	109.37°	1009	18.3	7.6	207.1	396.9	7.8	7.7	68.0	-12.74
2	36.70°	109.71°	915	21.1	10.6	225.2	416.8	7.7	6.9	68.0	-13.00
3	36.79°	109.89°	1029	18.1	6.6	198.8	415.0	9.2	9.1	68.0	-13.46
4	37.01°	110.12°	982	19.6	7.8	202.5	363.1	7.9	7.7	68.0	-12.58
5	37.58°	110.24°	903	21.5	9.9	202.9	310.9	8.4	6.0	63.4	-13.18
6	38.70°	110.07°	1169	18.9	6.8	323.9	463.7	12.5	8.5	60.9	-12.63
7	38.76°	110.19°	1223	18.5	6.4	323.9	463.7	12.7	8.7	60.9	-12.46
8	39.29°	109.82°	1364	18.8	6.7	267.2	366.0	7.7	6.5	61.4	-13.36
9	40.63°	109.65°	1025	20.2	7.9	220.6	317.0	8.3	6.9	59.8	-13.36
10	37.64°	107.55°	1346	19.9	8.9	207.5	235.6	8.1	4.2	60.9	-12.87
11	37.60°	106.94°	1485	18.5	7.0	228.2	251.8	8.5	4.6	64.6	-12.61
12	36.94°	104.96°	1768	17.9	7.2	157.1	293.5	5.0	3.9	66.9	-13.39
13	36.32°	103.88°	1701	20.3	10.4	97.7	187.1	6.7	4.8	65.6	-13.87
14	36.95°	103.99°	1953	18.0	7.2	157.1	293.5	5.6	3.9	57.0	-13.93
15	37.57°	103.30°	1901	17.4	6.3	107.2	176.0	8.1	6.2	70.7	-13.85

a) T 代表温度, P 代表降水量, RH 代表相对湿度. 所列的温度、湿度系全年或生长期日温度、湿度的平均值; 所有原始气象数据均来自国家气象中心

种作物在黄土高原东部南北断面的生长季均为7~9月(柴岩, 1999; 林汝法和柴岩, 2002), 在河西走廊生长季均为8~10月(林汝法和柴岩, 2002; 姚小英等, 2004). 气象数据包括全年(1~12月)和生长期(7~9月或8~10月)的平均温度、降水量和相对湿度(表1).

水分可利用性是衡量作物生长条件的重要指标之一. 根据Thorntwaite(1948)通过温度和纬度计算得到潜在蒸发蒸腾量(E_p), 然后计算降水量与潜在蒸发蒸腾量的比率(P/E_p)作为植物水分可利用性(ω)的指标(表1). $P/E_p < 1$, 表示该月的水分不限制生长. $P/E_p = 1$ 意味着作物可能达到完全活性, 土壤水分不限制其生长需要. $P/E_p > 1$, 意味着每月超过潜在蒸发量的降水量可能以水流的方式流失了, 也可能储存在土壤层中, 并随着 E_p 而损耗(Comstock和Ehleringer, 1992). 后一种假设意味着湿度可利用性受到温暖月份蒸发蒸腾量升高的影响. 因此, 当土壤湿度能够满足植物呼吸需要时, 只有蒸发梯度的大小与之相关. 本研究中所有采样点的 $P/E_p > 1$, 显示所有样品都受到水分胁迫; P/E_p 越大, 表明植物生长过程的可利用水分越高.

1.4 统计分析方法

植物 $\delta^{13}\text{C}$ 可能同时受多个因素共同作用. 为更清楚地解读各气候因子对粟、黍碳同位素值的影响程度, 利用统计分析方法对所有数据进行解析.

首先采用聚类分析法, 根据各要素的相似程度对所有采样点进行分组, 以区分各采样点的生境异同, 将相似程度大的采样点归为同一组, 而不同组之间则存在较显著差异. 根据聚类分析结果, 得到各

组(不同生境)下粟、黍的碳同位素值, 分别绘制粟、黍各组 $\delta^{13}\text{C}$ 值分布箱图, 并进行组间两两独立样本的非参数检验分析.

对粟、黍 $\delta^{13}\text{C}$ 与采样点纬度、海拔、温度、降水量、 P/E_p 及湿度进行相关性分析. 将粟、黍 $\delta^{13}\text{C}$ 值与其具有显著相关关系的变量进行线性回归, 采用的方法均为Linear Fit. 根据相关性分析结果, 分别对与粟、黍 $\delta^{13}\text{C}$ 相关关系良好的所有因子进行偏相关分析. 利用多元逐步回归方法开展粟、黍 $\delta^{13}\text{C}$ 与所有气候环境要素的相关性分析, 并对与粟、黍 $\delta^{13}\text{C}$ 相关关系良好的因子进行通径分析.

使用的分析软件SPSS19.0和OriginPro 8.0. 若无特殊说明, 显著性水平均为 $P < 0.05$.

2 研究结果

2.1 不同生态环境下的粟、黍碳同位素组成分析

分别对粟、黍所有采样点的环境参数进行聚类分析(表2), 结果显示粟样品采集点生态环境可分为5类, 其中Group A由10个采样点组成, 包括No.1~10; Group B由采样点No.18单独构成; Group C由7个采样点组成, 包括No.15, 16, 17, 19, 20, 21, 22; Group D包括3个采样点, 分别是No.12~14; Group E由生境特殊的No.11单独组成. 黍样品采集点生态环境可分为3类, 其中Group I由8个采样点组成, 包括No.1~9; Group II由3个采样点构成, 包括No.8, 10, 11; Group III由4个采样点组成, 包括No.12, 13, 14, 15. 根据聚类分析原理, 组内采样点的生态环境相似, 各组间的采样点生态环境存在较大差异.

表2 粟、黍采样点生态环境参数聚类分析结果

	纬度(N)	海拔(m)	温度($^{\circ}\text{C}$)	降水量(mm)	P/E_p	RH (%)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	样号
粟								
A	36.7 $\pm$ 1.1 $^{\circ}$	1026 $\pm$ 100	19.7 $\pm$ 1.3	237.3 $\pm$ 43.3	8.5 $\pm$ 1.5	67.3 $\pm$ 3.6	-12.60 $\pm$ 0.26	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10
B	38.4 $^{\circ}$	1242	18.1	74.9	3.4	55.6	-12.56	18
C	38.2 $\pm$ 1.1 $^{\circ}$	1702 $\pm$ 130	18.8 $\pm$ 1.6	75.7 $\pm$ 46.2	3.7 $\pm$ 1.8	56.2 $\pm$ 8.2	-13.02 $\pm$ 0.62	15, 16, 17, 19, 20, 21, 22
D	35.7 $\pm$ 0.2 $^{\circ}$	1901 $\pm$ 31	16.7 $\pm$ 0.2	198.0 $\pm$ 20.1	9.8 $\pm$ 1.0	76.7 $\pm$ 3.6	-12.62 $\pm$ 0.43	12, 13, 14
E	35.09 $^{\circ}$	2216	14.0	187.7	8.2	80.8	-11.57	11
黍								
I	37.8 $\pm$ 1.5 $^{\circ}$	1032 $\pm$ 113	19.5 $\pm$ 1.3	238.1 $\pm$ 53.7	9.3 $\pm$ 2.1	64.6 $\pm$ 3.7	-12.91 $\pm$ 0.38	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9
II	38.2 $\pm$ 1.0 $^{\circ}$	1831 $\pm$ 117	19.1 $\pm$ 0.7	234.3 $\pm$ 30.3	8.1 $\pm$ 0.4	62.3 $\pm$ 2.0	-12.95 $\pm$ 0.38	8, 10, 11
III	36.9 $\pm$ 1.2 $^{\circ}$	1318 $\pm$ 365	18.4 $\pm$ 1.3	129.8 $\pm$ 31.8	6.4 $\pm$ 1.4	65.1 $\pm$ 5.8	-13.76 $\pm$ 0.50	12, 13, 14, 15

根据聚类分析的分组结果, 计算各组粟、黍 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值(表2), 即为不同生境下的植物有机体 $\delta^{13}\text{C}$ 值, 以箱图(图2)表示各组 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值, 结果如下: 粟 Group A, B, C, D, E的 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值依次为 $(-12.60 \pm 0.26)\text{‰}$, -12.56‰ , $(-13.02 \pm 0.62)\text{‰}$, $(-12.62 \pm 0.43)\text{‰}$ 和 -11.57‰ ; 黍 Group I, II, III的 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值分别为 $(-12.91 \pm 0.38)\text{‰}$, $(-12.95 \pm 0.38)\text{‰}$ 和 $(-13.76 \pm 0.50)\text{‰}$ 。

为验证各个生态环境下植物 $\delta^{13}\text{C}$ 是否显著不同, 需对各组 $\delta^{13}\text{C}$ 值进行独立样本的非参数检验。在 $p < 0.05$ 水平下, 粟样品各组两两间均不存在显著差异, 显示它们很可能来自同一总体。黍样品 Group I 与 Group III 样品 $\delta^{13}\text{C}$ 存在显著差异, 显示它们所在的总体分布存在显著差异($P < 0.05$), 而 Group I 和 Group II 样品 $\delta^{13}\text{C}$ 不存在显著差异, 意味着它们极有可能来自同一总体($P = 0.99$); Group II 与 Group III 样品 $\delta^{13}\text{C}$ 在 $P < 0.05$ 水平下不存在显著差异, 但在 $P < 0.1$ 水平下存在显著差异($P = 0.07$), 换言之, Group II 与 Group III 样品 $\delta^{13}\text{C}$ 有90%的可能性是来自不同总体。

2.2 粟、黍 $\delta^{13}\text{C}$ 与环境因子相关性分析

粟、黍采样点纬度、海拔、温度、降水量、 P/E_p 和湿度等因素都可能影响植物 $\delta^{13}\text{C}$ 变化。通过所有样品粟、黍碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$)与采样地点的纬度、海拔及气候变量相关参数, 包括全年(1~12月)和生长季节(7~9月或者8~10月)的平均温度、总降水量、平均相对湿度、平均水分可利用性等进行相关性分析(表3, 图3, 4), 结果显示粟 $\delta^{13}\text{C}$ 与纬度具有显著负相关关系, Pearson相关系数 $R = -0.46$ ($P < 0.05$), 即随着纬度升高, 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈减小趋势; 粟 $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔、温度、降水量、可利用水分(P/E_p)及相对湿度都不存在

显著相关性。黍 $\delta^{13}\text{C}$ 值与海拔呈负相关关系, 相关系数为 -0.61 ($P < 0.05$); 与年降水量和生长期降水量(P_{gp})均具有显著正相关关系, 相关系数分别为 0.57 ($P < 0.05$)和 0.75 ($P < 0.01$); 与生长期可利用水分(P/E_p)具有显著正相关关系, 相关系数为 0.61 ($P < 0.05$); 黍 $\delta^{13}\text{C}$ 值与纬度、温度、相对湿度和全年可利用水分之间不存在显著相关性。

将与粟 $\delta^{13}\text{C}$ 值具有显著相关性的纬度进行线性回归, 拟合结果显示粟 $\delta^{13}\text{C}$ 与纬度具有线性关系(图3(a))。粟 $\delta^{13}\text{C}$ 与纬度呈显著负相关关系, $\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = -0.17\text{Latitude} - 6.34$, $R^2 = 0.21$, $P < 0.05$ 。同样, 与黍 $\delta^{13}\text{C}$ 具有显著相关关系的海拔、生长期降水量及 P/E_p 等变量分别进行线性回归, 黍 $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔、降水量及 P/E_p 都具有线性关系(图4(b)~(e))。黍 $\delta^{13}\text{C}$ 值与生态因子的简单相关关系是: $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔呈显著负相关关系, $\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = -8.34 \times 10^{-4}\text{Altitude} - 12.05$, $R^2 = 0.37$, $P < 0.05$; 与生长期降水量呈显著正相关, $\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = 0.006P_{gp} - 14.36$, $R^2 = 0.56$, $P < 0.01$; 与水分可利用性呈显著正相关, $\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = 0.15P/E_p - 14.37$, $R^2 = 0.37$, $P < 0.05$ 。

线性相关分析结果显示, 影响黍 $\delta^{13}\text{C}$ 的环境因素不止一个, 而这些影响因子之间本身可能存在一定相关性, 因此采用偏相关分析法进行分析, 结果表明: 当控制海拔不变时, 黍 $\delta^{13}\text{C}$ 与生长期降水量仍然存在显著相关关系($P = 0.02$), 但与生长期可利用水分(P/E_p)的相关关系不显著($P = 0.09$); 当控制降雨量不变时, 黍 $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔、可利用水分(P/E_p)都不存在显著相关性, 表明海拔和可利用水分变化都不是影响黍 $\delta^{13}\text{C}$ 的直接因素。

简单的相关分析并不能全面考察多个变量与植物有机体 $\delta^{13}\text{C}$ 的相互关系, 为进一步检验植物有机

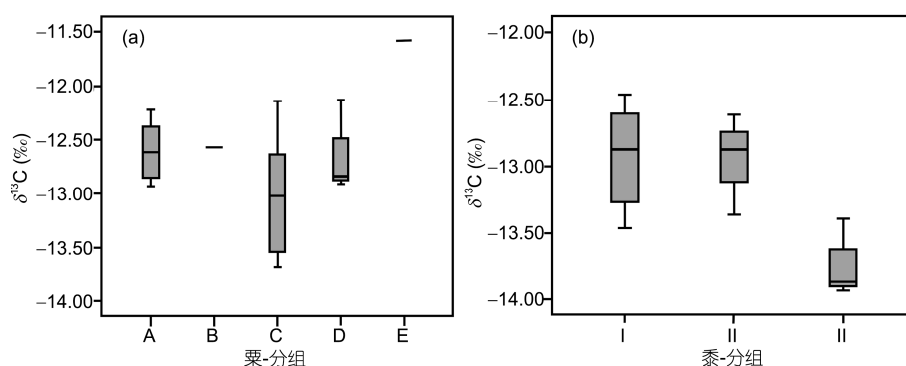


图2 粟、黍各组 $\delta^{13}\text{C}$ 箱图结果

表 3 粟、黍碳同位素组成与采样地海拔及气候变量之间的相关性^{a)}

参数		粟 $\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$	黍 $\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$
纬度		-0.46 [*]	0.14 ^{ns}
海拔		0.02 ^{ns}	-0.61 [*]
<i>T</i>	全年	-0.08 ^{ns}	-0.10 ^{ns}
	生长季节	-0.24 ^{ns}	0.14 ^{ns}
<i>P</i>	全年	0.27 ^{ns}	0.57 [*]
	生长季节	0.24 ^{ns}	0.75 ^{**}
<i>P/E_p</i>	全年	0.29 ^{ns}	0.43 ^{ns}
	生长季节	0.23 ^{ns}	0.61 [*]
<i>RH</i>	生长季节	0.41 ^{ns}	-0.23 ^{ns}

a) * $P<0.05$, ** $P<0.01$, 水平(双侧)上显著相关, ns代表不存在显著相关关系

体 $\delta^{13}\text{C}$ 与多个环境要素之间的相关关系, 采用多元逐步回归分析法, 分别对粟、黍 $\delta^{13}\text{C}$ 与纬度、海拔、生长期的温度、降雨量、 P/E_p 和 RH 等要素进行多元逐步回归分析. 分析结果显示, 对粟 $\delta^{13}\text{C}$ 而言, 仅有纬度进入回归方程: $\delta^{13}\text{C}(\text{‰})=-0.17\text{Latitude}-6.34$, $R=-0.46(P<0.05)$; $R^2=0.21$, 则剩余因子 $e=\sqrt{1-r^2}=0.88$, 该值很大, 说明纬度并不是对粟 $\delta^{13}\text{C}$ 产生主要影响的因素, 粟 $\delta^{13}\text{C}$ 变化的主控因素尚未被考虑到, 对粟 $\delta^{13}\text{C}$ 影响因素将在讨论部分进行分析. 对黍 $\delta^{13}\text{C}$ 而言, 仅有生长期降水(P_{gp})进入回归方程: $\delta^{13}\text{C}(\text{‰})=0.006P_{gp}-14.36$, $R=0.75(P<0.01)$; $R^2=0.56$, 则剩余因子

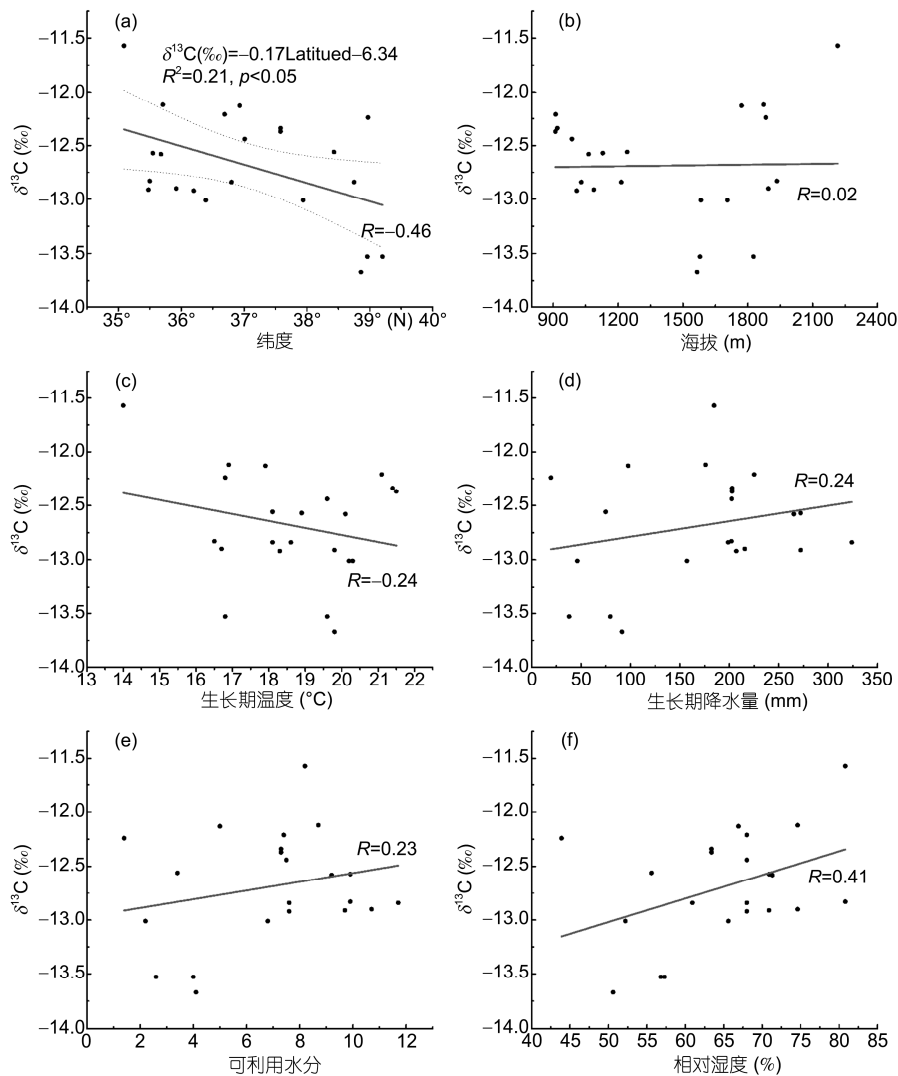
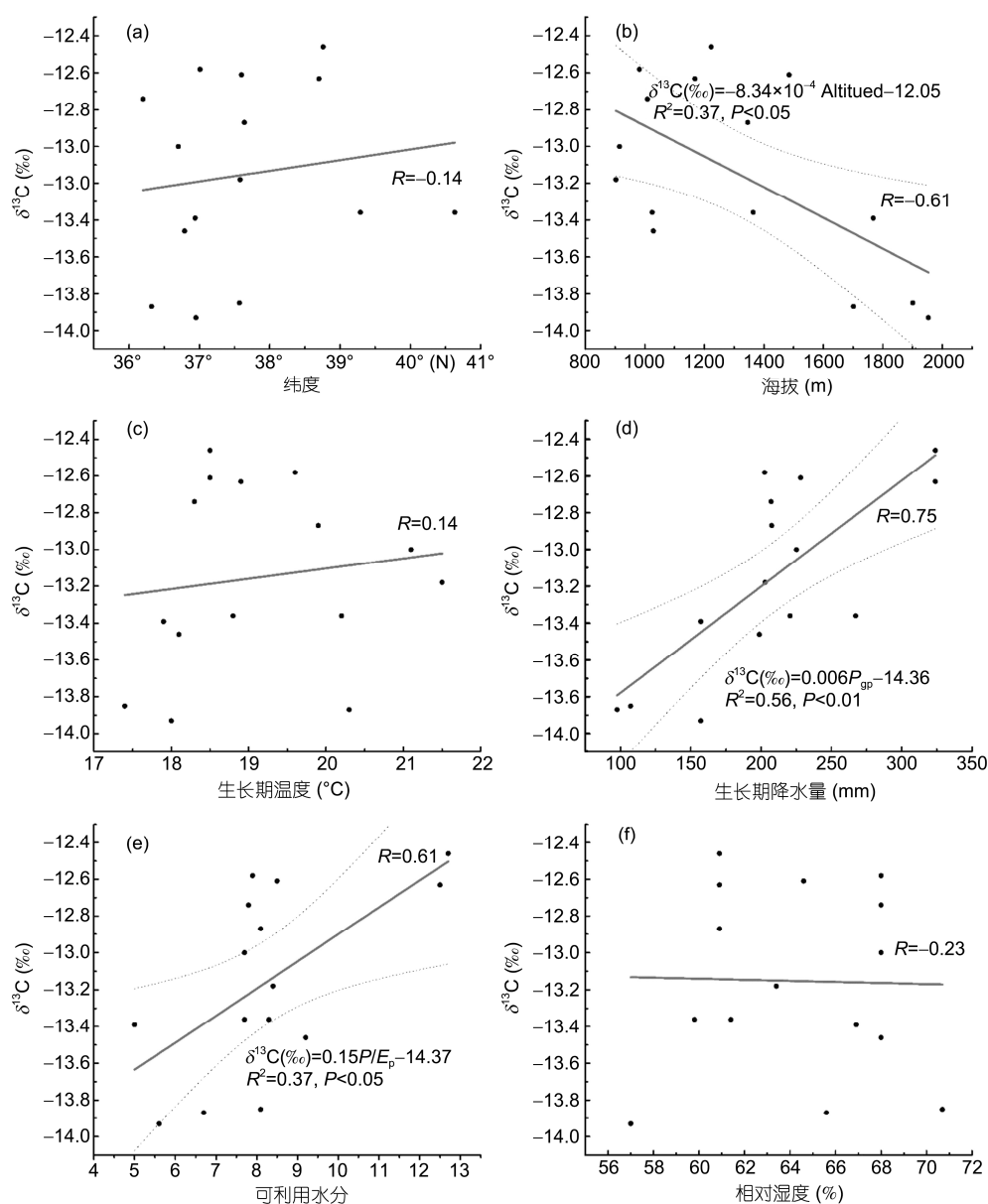


图 3 粟 $\delta^{13}\text{C}$ 与各要素的线性关系图
粟 $\delta^{13}\text{C}$ 与纬度(a)具有线性关系

图4 黍 $\delta^{13}\text{C}$ 与各要素的线性关系图

黍 $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔(b)、降水量(d)和可利用水分(e)具有线性关系

$e = \sqrt{1 - r^2} = 0.66$, 该值较大, 说明黍 $\delta^{13}\text{C}$ 除主要受控于 P_{gp} 外, 但仍在较大程度上受其他因素影响, 对此我们将在讨论部分进行分析. 此外, 通径分析结果显示, 降水量通过海拔对黍 $\delta^{13}\text{C}$ 的间接途径系数为-0.41.

3 讨论

植物碳同位素组成, 既体现了植物本身生理机

能所固有的性质, 又记载了环境因素的变化, 如大气 CO_2 压力、 O_2 分压、温度、光照、湿度、降水量等(Farquhar等, 1989; Dawson等, 2002), 土壤中营养状况和化学性质(如: 盐度)也可能会影响植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的组成(Farquhar等, 1989; 冯虎元等, 2000; 赵良菊等, 2003). 植物的生理特征与其生长环境共同决定了植物有机体 $\delta^{13}\text{C}$ 值, 二者对 $\delta^{13}\text{C}$ 值的作用程度呈现此消彼长的紧张状态(Cernusak等, 2013). C_3 和 C_4 两种不

同光合作用方式的植物具有显著不同的 $\delta^{13}\text{C}$ 区间, 如 C_3 植物平均值为 -28‰ (Kohn, 2010), C_4 植物平均值为 -12.5‰ (Cerling等, 1998). 根据输送到维管束细胞中的 C_4 化合物的脱羧反应的酶的不同, C_4 植物可划分为三种类型: NADP-ME型、NAD-ME型和PCK型, 其中粟属于NADP-ME型, 黍属于NAD-ME型(Hatch, 1987). NADP-ME型植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值往往比NAD-ME型植物显著偏正(Hattersley, 1982; Schulze等, 1996).

植物碳同位素组成取决于光合过程中的同位素分馏程度和大气 CO_2 的碳同位素组成. 植物的碳同位素组成(δ_p)在很大程度上受控于其生长时期的大气 CO_2 的碳同位素组成(δ_a). 大气 CO_2 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随海拔、纬度变化很小(Francey和Farquhar, 1982; Körner等, 1988), 因此在本研究中可以忽略大气 CO_2 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响.

纬度和海拔属于描述性参数, 虽不直接影响植物的代谢作用, 但却代表着光照、温度、降水量、可利用水分等其他生态条件的变化, 因此, 海拔和纬度对植物同位素组成的影响可通过温度、湿度、降水量、 P/E_p 等气候指标间接反映. 粟 $\delta^{13}\text{C}$ 与纬度具有显著负相关关系, 可能是光照时间和强度影响的结果. 黍 $\delta^{13}\text{C}$ 值随着海拔升高而降低, 可能主要是降水量变化的影响结果, 间接途径系数 -0.41 显示了黍 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化有41%是由降水量随海拔升高而降低造成的.

C_3 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 对环境的响应是通过调节叶片气孔的开放或关闭以控制叶片内部的 CO_2 分压及大气 CO_2 分压之间的比率(c_i/c_a)来实现的(Körner和Diemer, 1987; Körner和Larcher, 1988; Körner等, 1989). 植物本身特性及一系列环境因子对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响均是通过改变 c_i/c_a 来实现的. 若 $\delta^{13}\text{C}_a$ 相对稳定, 则 C_3 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 与 c_i/c_a 保持稳定的负相关关系(Farquhar等, 1989; Orchard等, 2010). 而 C_4 有机体 $\delta^{13}\text{C}$ 不仅受控于 c_i/c_a , 还受到其生理特性决定的从维管束鞘细胞泄漏到叶肉细胞的 CO_2 , HCO_3^- 的多少(泄漏系数 ϕ)控制. c_i/c_a 与碳固定的光利用效率有关, 呼吸效率对泄漏系数具有重要影响(Hubick等, 1990). ϕ 值大于或小于0.37, 决定了 C_4 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 与 c_i/c_a 的关系是正相关或者负相关(Farquhar等, 1989). 这归因于 C_4 植物生理特性的复杂性. C_4 光合作用的关键特征在于植物叶片的 CO_2 浓缩机制的运行, 包括一系列环绕在 C_3 光合作用途径周围的生物化学和结构的改变(Hatch, 1987), 使

得 C_4 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的分馏机制比 C_3 植物复杂许多. Farquhar (1983)建立了 C_4 植物碳同位素分馏模式, 简化公式如下:

$$\delta_p = \delta_a - a - (b_4 + (b_3 - s)\phi - a)c_i/c_a, \quad (2)$$

式中, δ_a 指大气 CO_2 的碳同位素组成(‰); a 指大气 CO_2 通过叶面气孔扩散到叶内细胞间时所发生的碳同位素分馏(其值约为4.4‰); b_4 为磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEP)羧化过程中总的同位素分馏, 应包括: CO_2 水合和溶解以及羧化过程中的碳同位素分馏(25℃时, 约为-7.9‰); b_3 是在 C_3 植物内 CO_2 被核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)羧化所发生的碳同位素分馏(约为27‰); s 为泄漏过程中所发生的碳同位素分馏(2‰); ϕ 也称泄漏系数(=叶肉组织的循环总量), 具体为: C_4 光合过程中, 在鞘细胞内 C_4 二羧酸释放的部分 CO_2 因未被Rubisco羧化而又返回至叶肉细胞中, 这部分 CO_2 所占整个 C_4 二羧酸释放的 CO_2 的比例. 不同光合类型的 C_4 植物, 具有不同的 ϕ 值, 其值与生理形态特征有关, 如维管束鞘周围是否出现栓化薄层.

在干旱-半干旱区, 有限的降水量和土壤湿度是限制植物生长的最重要环境因子(Hadley和Szarek, 1981; Ehleringer和Mooney, 1983; Smith和Nowak, 1990; IPCC, 2007; Murphy和Bowman, 2009). C_3 植物通常随着干旱压力的升高而气孔关闭, 从而造成胞间 CO_2 浓度(c_i)降低而引起 $\delta^{13}\text{C}$ 值升高. 因此, c_i/c_a 直接影响了 $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{13}\text{C}$ 与水分可利用性具有显著的负相关关系(Farquhar等, 1989). 但是, C_4 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 对干旱的响应, 不仅取决于 c_i/c_a , 还受 ϕ 值大小的影响. 根据 ϕ 值大小, C_4 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 与 c_i/c_a 可能出现正相关、负相关或者不显著相关. 大部分环境条件下, ϕ 值小于0.37(Cernusak等, 2013), 若水分可利用性降低, 则 $\delta^{13}\text{C}$ 随 c_i/c_a 降低而升高(Ubierna等, 2011), 二者表现为负相关; 但当 ϕ 值大于0.37时, $\delta^{13}\text{C}$ 随水分可利用性升高而升高, 二者表现为正相关(Ubierna等, 2011). 在中国西北干旱地区, C_4 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 具有随土壤可利用水分降低而降低的趋势(Wang等, 2005), 在本研究中黍 $\delta^{13}\text{C}$ 与可利用水分呈显著正相关关系, 从生理理论方面分析, 显示了黍作物 ϕ 值大于0.37.

在中国西北干旱地区, C_4 植物水分利用效率(WUE)随土壤可利用水分的降低而升高(Wang等, 2005). WUE是指一段时间内生产的干物质量与其消耗的水分之间的比值, 可利用叶片瞬时光合速率/蒸腾速率的比值来测量(A/E) (Farquhar和Richards,

1984), 是衡量作物抗旱能力的重要指标(Blum, 2009). 土壤肥力也是通过影响植物WUE进而影响植物生长的(Livingston等, 1999; Chen等, 2005; Brueck, 2008). 目前, 土壤肥力对植物同位素的影响尚没有十分明确的结论(Sheriff和Nambiar, 1991; Mitchell和Hinckley, 1993; Guehl等, 1995; Korol等, 1999; Yao等, 2011), 但土壤肥力并不是影响C₄植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值和长期水分利用效率的决定性因素(Morecroft和Woodward, 1996; Yao等, 2011), 因此本文中暂不赘述土壤肥力对粟、黍 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响作用.

在水分胁迫条件下, C₄植物气孔因素的响应与C₃植物相似(Ghannoum, 2009): 气孔传导率(g)随叶片水分状况下降而降低, 并总是伴随着光合速率降低, 从而影响细胞间CO₂部分分压(c_i), 最终导致植物有机体 $\delta^{13}\text{C}$ 值降低(Kalapos等, 1996; Maroco等, 2000; Ghannoum等, 2003; Carmo-Silva等, 2008). 土壤可利用水分和相对湿度变化对植物生理适应性的影响机理相似, 因此二者对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响效应也相似(Farquhar和Sharkey, 1982; Farquhar和Richards, 1984; Hubick和Fauquhar, 1987; Smith和Osmond, 1987; DeLucia等, 1988). 从黍 $\delta^{13}\text{C}$ 与各环境参数的相关性分析可知降水量变化是控制黍 $\delta^{13}\text{C}$ 值的主要环境因子. 黍Group I和II除海拔差异较大外, 其余各参数值尤其是降水量都很接近, 黍 $\delta^{13}\text{C}$ 值也十分接近; 与Group I和II相比, 黍Group III降水量最低、干旱压力最大, 产生的种子 $\delta^{13}\text{C}$ 为最低, 且显著不同于前两组. 粟Group A和Group B尽管降水量和水分有效性差别很大, 但两组 $\delta^{13}\text{C}$ 值几乎不存在差异, 显示降水量变化和水分有效性并不是影响粟 $\delta^{13}\text{C}$ 的主要环境因素; Group B和Group C的生态环境都具有降水量最小、 P/E_p 最小、湿度最低、干旱压力最大的特点, 温度也十分接近, 但二者的 $\delta^{13}\text{C}$ 差异较大, Group B ($\delta^{13}\text{C}=-12.56\text{‰}$)较Group C ($\delta^{13}\text{C}=(-13.02\pm0.62)\text{‰}$)显著偏正, 也显示了降水量、水分有效性、湿度及温度等都不是影响粟 $\delta^{13}\text{C}$ 值的主要环境因素; Group A和Group D降水量、水分有效性和湿度差异不大, 海拔和温度差别较大, 但两组 $\delta^{13}\text{C}$ 值也不存在显著差异, 显示海拔和温度也不是主导粟 $\delta^{13}\text{C}$ 变化的环境因素. 粟 $\delta^{13}\text{C}$ 仅与纬度具有显著相关性, 可能是光照时间和强度的影响.

实际上, 除气孔因素对植物光合作用产生抑制

外, 还有非气孔因素的抑制. 水分胁迫可能引起C₄植物中C₃/C₄循环酶的活动比率的降低, 从而造成泄漏系数的升高(Bowman等, 1989; Saliendra等, 1996; Ghannoum, 2009). 具体而言, 水分胁迫下, C₃循环酶的敏感性较高, C₃循环的酶活性相对于C₄循环的酶活性降低了(von Caemmerer和Furbank, 1999). 换言之, 如果羧化作用活动降低得比脱羧作用活动更多, 则维管束鞘中CO₂的消耗也将降低, 从而造成维管束鞘CO₂浓度([CO₂]_{BS})升高; [CO₂]_{BS}升高将引起经过维管束鞘细胞壁的CO₂浓度梯度增大, 于是产生CO₂泄漏增大(von Caemmerer和Furbank, 1999). 因此, 水分胁迫压力越大, 粟、黍有机体 $\delta^{13}\text{C}$ 值越偏负. 此外, 植物还可以通过形态调整, 如增长根长或增大根重、增大叶片厚度或减小比叶面积、增大气孔密集度等方法, 以减小呼吸作用、延长土壤水分可利用性, 提高植物生长的水分状况, 从而改善干旱对维管束鞘泄漏 ϕ 值和 $\delta^{13}\text{C}$ 的干扰效应(汤章城, 1983; Williams等, 2001).

C₄草本植物不同生物化学亚类具有不同的水分利用效率(WUE)或抗旱度(Ghannoum, 2009). NADP-ME型植物常分布于降水量较高的区域, 而NAD-ME型在降水量较低的区域占主导地位, 后者在水分胁迫下具有比前者更高的WUE(Hattersley, 1982; Schulze等, 1996; Ghannoum等, 2002). NADP-ME型植物 $\delta^{13}\text{C}$ 受到环境变量的影响比NAD-ME亚种小(Buchmann等, 2006). 在线测量结果显示NADP-ME和NAD-ME两亚类瞬时测量的 $\delta^{13}\text{C}$ 值没有区别, 但二者有机体碳同位素组成存在差异, 主要是由后光合作用分馏泄漏系数的种间差异引起的(Bowman等, 1989; Henderson等, 1992).

粟、黍两种作物有机体 $\delta^{13}\text{C}$ 对环境因子变化的不同响应, 是由作物本身的生理特性决定的. NADP-ME型的粟植物叶片维管束鞘细胞壁存在栓化薄层, 维管束鞘叶绿体中线粒体减少, 导致光合系统II活动性和O₂演化比其他亚种更少. 一般情况下, 植物通过调节叶片气孔的开放或关闭以适应环境变化, 导致 c_i/c_a 变化而引起 $\delta^{13}\text{C}$ 值的改变; 但若环境因子对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值不存在显著影响, 那么可以推测植物叶片气孔对环境因子具有较低的敏感性. 纬度对粟 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响效应仅占21%, 可能主要是光照的影响, 而其他环境因素如温度、降水量、水分有效性及湿度

等对粟 $\delta^{13}\text{C}$ 值并未产生显著影响,显示粟植物叶片气孔因素对气候因子变化并不敏感,因此,粟 $\delta^{13}\text{C}$ 值不适用于气候因子信息. NAD-ME型黍在水分胁迫下具有更高的WUE,气孔和酶的敏感性能够保证避免轻微的水分压力,因此其 $\delta^{13}\text{C}$ 受降水量变化影响显著,降水量对黍 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响程度达到56%. 黍 $\delta^{13}\text{C}$ 能够较好地记录作物生长过程中降水量状况,可作为古降水量定量重建的有效指标.

4 结论

(1) 黄土高原干旱-半干旱区 C_4 植物粟、黍碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$)与纬度、海拔、全年和生长时期的温度、降水量、水分有效性(P/E_p)、湿度等环境因素的相关关系分析结果显示,粟 $\delta^{13}\text{C}$ 与纬度具有显著负相关关系(相关系数 $R=-0.46$),而与海拔、温度、降水量、

水分有效性及湿度等因素都不存在显著相关关系;黍 $\delta^{13}\text{C}$ 与生长期降水量具有显著正相关关系($R=0.75$),与海拔的显著负相关关系($R=-0.61$)和与生长期水分有效性的显著正相关关系($R=0.61$)也是基于降水量变化引起的,与纬度、温度和湿度等因素都不存在显著相关关系.

(2) 在干旱-半干旱区的水分胁迫条件下,粟 $\delta^{13}\text{C}$ 值仅与纬度(光照)具有负相关关系,光照对 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响占21%,其他气候要素对粟 $\delta^{13}\text{C}$ 值未产生显著影响,粟 $\delta^{13}\text{C}$ 值不适用于提取气候因素信息.

(3) 在水分胁迫条件下,黍 $\delta^{13}\text{C}$ 受生长期降水量(P_{gp})变化影响显著, P_{gp} 对黍 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响程度达到56%,黍具有较高的水分利用效率(WUE),黍植株对环境变化的生理调节主要是通过气孔因素实现的,因此,黍 $\delta^{13}\text{C}$ 能够较好记录作物生长过程中降水量状况,在古气候定量重建方面有较好的应用前景.

致谢 纪明博士帮助采集样品、惠英博士帮助收集原始气象数据,评审专家和杨石岭研究员为论文修改提出了宝贵的意见,作者在此一并表示衷心感谢.

参考文献

- 安志敏. 1988. 中国的史前农业. 考古学报, 4: 369–381
- 柴岩, 主编. 1999. 糜子. 北京: 中国农业出版社.
- 冯虎元, 安黎哲, 王勋陵. 2000. 环境条件对植物稳定碳同位素组成的影响. 植物学通报, 17: 312–318
- 顾兆炎, 刘强, 许冰, 韩家懋, 杨石岭, 丁仲礼, 刘东生. 2003. 气候变化对黄土高原末次盛冰期以来的 C_3/C_4 植物相对丰度的控制. 科学通报, 13: 1458–1464
- 古世禄, 马建萍, 刘子坚, 独俊娥, 郭志利. 2001. 谷子(粟)的水分利用及节水技术研究. 干旱地区农业研究, 19: 40–47
- 梁宗锁, 康绍忠. 1996. 植物水分利用率及其提高途径. 西北植物学报, 16: 79–84
- 林汝法, 柴岩, 主编. 2002. 中国小杂粮. 北京: 中国农业科学技术出版社
- 刘长江, 孔昭宸. 2004. 粟、黍籽粒的形态比较及其在考古鉴定中的意义. 考古, 8: 76–83
- 刘卫国, 宁有丰, 安芷生, 鹿化煜, 曹蕴宁, 吴振海. 2002. 黄土高原现代土壤和古土壤有机碳同位素对植被的响应. 中国科学D辑: 地球科学, 32: 830–836
- 汤章城. 1983. 植物干旱生态生理的研究. 生态学报, 3: 196–204
- 王国安, 韩家懋, 周立平, 熊小刚, 谭明, 吴振海, 彭隽. 2005. 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, 35: 1174–1179
- 姚小英, 邓振镛, 蒲金涌, 姚晓红, 马兴祥, 朱国庆, 郭江勇. 2004. 甘肃省糜子生态气候研究及适生种植区划. 干旱气象, 22: 52–56
- 赵良菊, 刘晓宏, 肖浪浪, 郭天文. 2003. 土壤养分对作物茎叶稳定碳同位素组成和生物产量的影响. 地球学报, 24: 519–524
- Akhani H, Trimborn P, Ziegler H. 1997. Photosynthetic pathways in Chenopodiaceae from Africa, Asia and Europe with their ecological, phytogeographical and taxonomical importance. Plant Syst Evol, 206: 187–221
- Anderson W T, Bernasconi S M, McKenzie J A, Saurer M. 1998. Oxygen and carbon isotopic record of climatic variability in tree ring cellulose (*Picea abies*): An example from central Switzerland (1913–1995). J Geophys Res-Atmospheres, 103: 31625–31636
- Blum A. 2009. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. Field Crops Res, 112: 119–123
- Bowman W D, Hubick K T, von Caemmerer S, Farquhar G D. 1989. Short-term changes in leaf carbon isotope discrimination in salt- and

- water-stressed C₄ grasses. *Plant Physiol*, 90: 162–166
- Brueck H. 2008. Effects of nitrogen supply on water-use efficiency of higher plants. *J Plant Nutr Soil Sci*, 171: 210
- Buchmann N, Brooks J R, Rapp K D, Ehleringer J R. 2006. Carbon isotope composition of C₄ grasses is influenced by light and water supply. *Plant Cell Environ*, 19: 392–402
- von Caemmerer S, Furbank R T. 1999. The modelling of C₄ photosynthesis. In: Sage R F, Monson R K, eds. *C₄ plant biology*. San Diego: Academic Press. 173–211
- Carmo-Silva A E, Powers S J, Keys A J, Arraba C A, Maria C, Parry M A J. 2008. Photorespiration in C₄ grasses remains slow under drought conditions. *Plant Cell Environ*, 31: 925–940
- Cerling T E, Wang Y, Quade J. 1993. Expansion of C₄ ecosystems as an indicator of global ecological change in the late Miocene. *Nature*, 361: 344–345
- Cerling T E, Harris J M, MacFadden B J, Leakey M G, Quade J, Eisenmann V, Ehleringer J R. 1997. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature*, 389: 153–158
- Cerling T E, Ehleringer J R, Harris J M. 1998. Carbon dioxide starvation, the development of C₄ ecosystems, and mammalian evolution. *Philos Trans R Soc B-Biol Sci*, 353: 159–171
- Cernusak L A, Ubierna N, Winter K, Holtum J A, Marshall J D, Farquhar G D. 2013. Environmental and physiological determinants of carbon isotope discrimination in terrestrial plants. *New Phytol*, 200: 1–16
- Chen S P, Bai Y F, Zhang L X, Han X G. 2005. Comparing physiological responses of two dominant grass species to nitrogen addition in Xilin River Basin of China. *Environ Exp Bot*, 53: 65
- Ciais P, Tans P P, Troler M, White J W C, Francey R J. 1995. A large northern hemisphere terrestrial CO₂ sink indicated by the ¹³C/¹²C ratio of atmospheric CO₂. *Science*, 269: 1098–1120
- Comstock J P, Ehleringer J R. 1992. Correlating genetic variation in carbon isotopic composition with complex climatic gradients. *Proc Natl Acad Sci USA*, 89: 7747–7751
- Crawford G W. 2006. East Asian Plant Domestication. In: Stark M T, ed. *Archaeol Asia*. Oxford: Blackwell Publishing. 77–95
- Dawson T E, Mambelli S, Plamboeck A H, Templer P H, Tu K P. 2002. Stable Isotopes in Plant Ecology. *Annu Rev Ecol Syst*, 33: 507–559
- DeLucia E H, Schlesinger W H, Billings W D. 1988. Water relations and the maintenance of Sierran conifers on hydrothermally altered rock. *Ecology*, 69: 303–311
- Dengler N G, Nelson T. 1999. Leaf structure and development in C₄ plants. In: Sage R F, Russell K M, eds. *C₄ Plant Biology*. San Diego: Academy Press. 133–172
- DeNiro M J, Hastorf C A. 1985. Alteration of ¹⁵N/¹⁴N and ¹³C/¹²C ratios of plant matter during the initial stages of diagenesis: Studies utilizing archaeological specimens from Peru. *Geochim Cosmochim Acta*, 49: 97–115
- Diefendorf A F, Mueller K E, Wing S L, Koch P L, Freeman K H. 2010. Global patterns in leaf ¹³C discrimination and implications for studies of past and future climate. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107: 5738–5743
- Drake B G, González-Meler M A, Long S P. 1997. More efficient plants: A Consequence of Rising Atmospheric CO₂? *Annu Rev Plant Phys*, 48: 609–639
- Ehleringer J R, Mooney H A. 1983. Photosynthesis and productivity of desert and Mediterranean climate plants. *Encyclopedia Plant Physiol*, 12: 205–231
- Farquhar G D, Sharkey T D. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu Rev Plant Phys*, 33: 317–345
- Farquhar G D. 1983. On the nature of carbon isotope discrimination in C₄ species. *Aust J Plant Physiol*, 10: 205–226
- Farquhar G D, Richards R A. 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Aust J Plant Physiol*, 11: 539–552
- Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annu Rev Plant Phys*, 40: 503–537
- Francey R J, Farquhar G D. 1982. An explanation of ¹³C/¹²C variations in tree rings. *Nature*, 297: 28–31
- Ghannoum O, Conroy J P, Driscoll S P, Paul M J, Foyer C H, Lawlor D W. 2003. Non-stomatal limitations are responsible for drought-induced photosynthetic inhibition in four C₄ grasses. *New Phytol*, 159: 835–844
- Ghannoum O. 2009. C₄ photosynthesis and water stress. *Ann Bot*, 103: 635–644
- Goodfriend G A. 1990. Rainfall in the Negev desert during the middle Holocene, based on ¹³C of organic matter in land snail shells. *Quat Res*, 34: 186–197
- Gouveia A C, Freitas H. 2009. Modulation of leaf attributes and water use efficiency in *Quercus suber* along a rainfall gradient. *Trees*, 23: 267–275

- Guehl J M, Fort C, Ferhi A. 1995. Differential response of leaf conductance, carbon isotope discrimination and water-use efficiency to nitrogen deficiency in maritime pine and pedunculate oak plants. *New Phytol*, 131: 149–157
- Guo G, Xie G. 2006. The relationship between plant stable carbon isotope composition, precipitation and satellite data, Tibet Plateau, China. *Quat Int*, 144: 68–71
- Hadley N F, Szarek S R. 1981. Productivity of desert ecosystems. *Bioscience*, 31: 747–753
- Hatch M D. 1987. C₄ photosynthesis: A unique blend of modified biochemistry, anatomy and ultrastructure. *Biochim Biophys Acta*, 895: 81–106
- Hatch M D. 1999. C₄ photosynthesis: A historical overview. In: Sage R F, Russell K M, eds. *C₄ Plant Biology*. San Diego: Academy Press. 17–46
- Hattersley P W. 1982. $\delta^{13}\text{C}$ values of C₄ types in grasses. *Aust J Plant Physiol*, 9: 139–154
- Hattersley P W. 1983. The distribution of C₃ and C₄ grasses in Australia in relation to climate. *Oecologia*, 57: 113–128
- Hatté C, Antoine P, Fontugne M, Lang A, Rousseau D D, Zoller L. 2001. $\delta^{13}\text{C}$ of loess organic matter as a potential proxy for paleoprecipitation. *Quat Res*, 55: 33–38
- Henderson S A, von Caemmerer S, Farquhar G D. 1992. Short-term measurements of carbon isotope discrimination in several C₄ species. *Aust J Plant Physiol*, 19: 263–285
- Hubick K T, Farquhar G D. 1987. Carbon isotope discrimination-selecting for water-use efficiency. *Aust Cotton Grower*, 8: 66–68
- Hubick K T, Hammer G L, Farquhar G D, Wade L J, von Caemmerer S, Henderson S A. 1990. Carbon isotope discrimination varies genetically in C₄ species. *Plant Physiol*, 92: 534–537
- IPCC. 2007. Technical Summary. In: Solomon S, Qin D, Manning M, Alley R B, Berntsen T, Bindoff N L, Chen Z, Chidthaisong A, Gregory J M, Hegerl G C, Heimann M, Hewitson B, Hoskins B J, Joos F, Jouzel J, Kattsov V, Lohmann U, Matsuno T, Molina M, Nicholls N, Overpeck J, Raga G, Ramaswamy V, Ren J, Rusticucci M, Somerville R, Stocker T F, Whetton P, Wood R A, Wratt D, eds. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press
- Kalapos T, van den Boogaard R, Lambers H. 1996. Effect of soil drying on growth, biomass allocation and leaf gas exchange of two annual grass species. *Plant Soil*, 185: 137–149
- Kohn M J. 2010. Carbon isotope compositions of terrestrial C₃ plants as indicators of (paleo)ecology and (paleo)climate. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107: 19691–19695
- Körner C H, Diemer M. 1987. *In situ* Photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. *Funct Ecol*, 1: 179–194
- Körner C H, Larcher W. 1988. Plant life in cold climates. In: Long S P, Woodward F I, eds. *Plants and Temperature*. *Sym Soc Exp Biol*, 42: 25–57
- Körner C, Farquhar G D, Roksandic Z. 1988. A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude. *Oecologia*, 74: 623–632
- Körner C, Newmayer M, Menendez-Reidl S P, Smeets Scheel A. 1989. Functional morphology of mountain plants. *Flora*, 182: 353–383
- Korol R L, Kirschbaum M U F, Farquhar G D, Jeffreys M. 1999. Effects of water status and soil fertility on the C-isotope signature in *Pinus radiata*. *Tree Physiol*, 19: 551–562
- Leffler A J, Enquist B J. 2002. Carbon isotope composition of tree leaves from Guanacaste, Costa Rica: Comparison across tropical forests and tree life history. *J Trop Ecol*, 18: 151–159
- Liu W G, Feng X H, Ning Y F, Zhang Q L, Cao Y N, An Z S. 2005. $\delta^{13}\text{C}$ variation of C₃ and C₄ plants across an Asian monsoon rainfall gradient in arid northwestern China. *Glob Change Biol*, 11: 1094–1100
- Livingston N J, Guy R D, Sun Z J, Ethier G J. 1999. The effects of nitrogen stress on the stable carbon isotope composition, productivity and water use efficiency of white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) seedlings. *Plant Cell Environ*, 22: 281
- Lu T L D. 1998. Some botanical characteristics of green foxtail (*Setaria viridis*) and harvesting experiments on the grass. *Antiquity*, 72: 902–907
- Lu H Y, Zhang J P, Liu K B, Wu N Q, Li Y M, Zhou K S, Ye M L, Zhang T Y, Zhang H J, Yang X Y, Shen L C, Xu D K, Li Q. 2009. Earliest domestication of common millet (*Panicum miliaceum*) in East Asia extended to 10000 years ago. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106: 7367–7372
- Ma J Y, Sun W, Liu X N, Chen F H. 2012. Variation in the stable carbon and nitrogen isotope composition of plants and soil along a precipitation gradient in northern China. *PLoS One*, 7: e51894
- Macfarlane C, Adams M A, White D A. 2004. Productivity, carbon isotope discrimination and leaf traits of trees of *Eucalyptus globulus* Labill in relation to water availability. *Plant Cell Environ*, 27: 1515–1524
- Marino B D, McElroy M B, Salawitch R J, Spaulding W G. 1992. Glacial-to-interglacial variations in the carbon isotopic composition of atmospheric CO₂. *Nature*, 357: 461–466

- Maroco J P, Pereira J S, Chaves M M. 2000. Growth, photosynthesis and water-use efficiency of two C₄ Sahelian grasses subjected to water deficits. *J Arid Environ*, 45: 119–137
- McCarroll D, Loader N J. 2004. Stable isotopes in tree rings. *Quat Sci Rev*, 23: 771–801
- Mitchell A K, Hinckley T M. 1993. Effects of nitrogen concentration on photosynthesis and water use efficiency in Douglas-fir. *Tree Physiol*, 12: 403–410
- Miller J M, Williams R J, Farquhar G D. 2001. Carbon isotope discrimination by a sequence of Eucalyptus species along a subcontinental rainfall gradient in Australia. *Funct Ecol*, 15: 222–232
- Morecroft M D, Woodward F I. 1996. Experiments on the causes of altitudinal differences in the leaf nutrient contents, size and $\delta^{13}\text{C}$ of *Alchemilla alpine*. *New Phytol*, 134: 471–479
- Murphy B P, Bowman D M J S. 2009. The carbon and nitrogen isotope composition of Australian grasses in relation to climate. *Funct Ecol*, 23: 1040–1049
- Ning Y F, Liu W G, An Z S. 2008. A 130-ka reconstruction of precipitation on the Chinese Loess Plateau from organic carbon isotopes. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecon*, 270: 59–63
- Orchard K A, Cernusak L A, Hutley L B. 2010. Photosynthesis and water-use efficiency of seedlings from northern Australian monsoon forest, savanna, and swamp habitats grown in a common garden. *Funct Plant Biol*, 37: 1050–1060
- Pyankov V I, Gunin P D, Tsoog S, Black C C. 2000. C₄ plants in the vegetation of Mongolia: Their natural occurrence and geographical distribution in relation to climate. *Oecologia*, 123: 15–31
- Roden J S, Bowling D R, McDowell N G, Bond B J, Ehleringer J R. 2005. Carbon and oxygen isotope ratios of tree ring cellulose along a precipitation transect in Oregon, United States. *J Geophys Res*, 110: G02003, doi: 10.1029/2005JG000033
- Saliendra N Z, Meinzer F C, Perry M, Thom M. 1996. Association between partitioning of carboxylase activity and bundle sheath leakiness to CO₂, carbon isotope discrimination, photosynthesis, and growth in sugarcane. *J Exp Bot*, 47: 907–914
- Schulze E D, Ellis R, Schulze W, Trimbom P, Ziegler H. 1996. 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*, 106: 352–369
- Schulze E D, Williams R J, Farquhar G D, Schulze W, Langridge J, Miller J M, Walker B H. 1998. Carbon and nitrogen isotope discrimination and nitrogen nutrition of trees along a rainfall gradient in northern Australia. *Aust J Plant Physiol*, 25: 413–425
- Sheriff D W, Nambiar E K S. 1991. Nitrogen nutrition, growth and gas exchange in *Eucalyptus globulus* Labill, SEEDLING. *Aust J Plant Physiol*, 18: 37–52
- Smith S D, Nowak R S. 1990. Ecophysiology of plants in the intermountain lowlands. In: Osmond C B, Pitelka L F, Hidy G M, eds. *Plant Biology of the Basin and Range (Ecological Studies vol. 80)*. Heidelberg: Springer. 179–241
- Smith S D, Osmond C B. 1987. Stem photosynthesis in a desert ephemeral, *Eriogonum inflatum*. *Oecologia*, 72: 533–541
- Song M, Duan D Y, Chen H, Hu Q W, Zhang F, Xu X L, Tian Y Q, Hua O Y, Peng C H. 2008. Leaf $\delta^{13}\text{C}$ reflects ecosystem patterns and responses of alpine plants to the environments on the Tibetan Plateau. *Ecography*, 31: 499–508
- Still C J, Berry J A, Collatz G J, DeFries R S. 2003. Global distribution of C₃ and C₄ vegetation: Carbon cycle implications. *Glob Biogeochem Cycl*, 17: 6–1–6–14
- Swap R J, Aranibar J N, Dowty P R, Gilhooly W P, Macko S A. 2004. Natural abundance of ^{13}C and ^{15}N in C₃ and C₄ vegetation of southern Africa: Patterns and implications. *Glob Change Biol*, 10: 350–358
- Tieszen L L, Hein D, Qvortrup S A, Troughton J H, Imbamba S K. 1979. Use of $\delta^{13}\text{C}$ values to determine vegetation selectivity in East African herbivores. *Oecologia*, 37: 351–359
- Thornthwaite C W. 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geogr Rev*, 38: 55–94
- Ubierna N, Sun W, Cousins A B. 2011. The efficiency of C₄ photosynthesis under low light conditions: Assumptions and calculations with CO₂ isotope discrimination. *J Exp Bot*, 62: 3119–3134
- Valentini R, Matteucci G, Dolman A J, Schulze E D, Rebmann C, Moors E J, Granier A, Gross P, Jensen N O, Pilegaard K, Lindroth A, Grelle A, Bernhofer C, Grünwald T, Aubinet M, Ceulemans R, Kowalski A S, Vesala T, Rannik Ü, Berbigier P, Loustau D, Guðmundsson J, Thorgeirsson H, Ibrom A, Morgenstern K, Clement R, Moncrieff J, Montagnani L, Minerbi S, Jarvis P G. 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature*, 404: 861–865
- Wang G A, Han J M, Zhou L P, Xiong X G, Wu Z H. 2005. Carbon isotope ratios of plants and occurrences of C₄ species under different soil moisture regimes in arid region of Northwest China. *Physiol Plant*, 125: 74–81
- Wang G A, Li J Z, Liu X Z, Li X Y. 2013b. Variation in carbon isotope ratios of plants across a temperature gradient along the 400 mm isoline of mean annual precipitation in north China and their relevance to paleovegetation reconstruction. *Quat Sci Rev*, 63: 83–90

- Wang Y, Xu Y F, Khawaja S, Passey B H, Zhang C F, Wang X M, Li Q, Tseng Z J, Takeuchi G T, Deng T, Xie G P. 2013a. Diet and environment of a mid-Pliocene fauna from southwestern Himalaya: Paleo-elevation implications. *Earth Planet Sci Lett*, 376: 43–53
- Williams D G, Gemplo V, Fravolini A, Leavitt S W, Wall G W, Kimball B A, Pinter Jr P J, LaMorte R, Ottman M. 2001. Carbon isotope discrimination by sorghum bicolor under CO₂ enrichment and drought. *New Phytol*, 150: 285–293
- West J B, Bowen G J, Cerling T E, Ehleringer J R. 2006. Stable isotopes as one of nature's ecological recorders. *Trends Ecol Evol*, 21: 408–414
- Yao F Y, Wang G A, Liu X J, Song L. 2011. Assessment of effects of the rising atmospheric nitrogen deposition on nitrogen uptake and long-term water-use efficiency of plants using nitrogen and carbon stable isotopes. *Rapid Commun Mass Sp*, 25: 1827–1836
- Yang Q, Li X Q, Liu W G, Zhou X Y, Zhao K L, Sun N. 2011. Carbon isotope fractionation during low temperature carbonization of foxtail and common millets. *Org Geochem*, 42: 713–719
- You X L. 1993. The question for origin and spread in both Foxtail millet and Common millet. *Agr Hist China*, 12: 1–1