

稳定性氢氧同位素在植物用水策略中的研究进展

杜雪莲¹, 王世杰²

(¹贵州财经学院资源与环境管理学院, 贵阳 550004;

²中国科学院地球化学研究所环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550002)

摘要:作为一种新的分析方法和示踪手段, 稳定同位素技术近20多年来在植物生态研究中得以快速发展。系统介绍了稳定性氢氧同位素在植物用水策略研究中的最新进展, 着重对该技术在确定不同生境下植物用水策略、区分不同功能群植物水分来源、植物水分再分配及指示环境气候信息等研究中的应用及前景作了阐述。

关键词:稳定性氢氧同位素; 水分再分配; 植物功能群; 用水策略

中图分类号: k948

文献标志码: A

论文编号: 2011-1256

Recent Advances of Stable Hydrogen and Oxygen Isotopic Techniques in Plant Water Use Strategy

Du Xuelian¹, Wang Shijie²

(¹Department of Resources and Environment Management, Guizhou College of Finance and Economics, Guiyang 550004;

²State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550002)

Abstract: There are a number of studies in plant ecological research using stable isotope techniques during the past two decades. Applications and advances of stable hydrogen and oxygen isotope in plant water relations have been briefly summarized, for example, plant water use in different habitat, difference of water use source of various plant functional groups, hydraulic redistribution, applications to global climatic change and so on.

Key words: stable hydrogen and oxygen isotope; hydraulic redistribution; plant functional groups; water use strategy

0 引言

氢氧是自然界中最主要的元素之一, 在岩石圈、水圈、大气圈和生物圈中广泛存在, 并参与各种地质作用。氢有2种稳定同位素: H(¹H)和D(²H), 氧有3种稳定同位素: ¹⁶O、¹⁷O和¹⁸O。不同氢氧同位素组合形成不同分子量的水。水分在蒸发、凝聚、降落、渗透和径流过程中, 由于水分子的热力学性质与组成它的氢、氧原子的质量有关而产生同位素分馏。由于各种同位素水分子的蒸汽压与分子的质量成反比, 因而H₂¹⁶O比D₂¹⁸O的蒸汽压要高得多, 这样蒸发的液体水生成的水蒸气富集H和¹⁶O, 残余水富集D和¹⁸O, 导致降水、土壤水、径流和地下水的稳定性氢氧同位素出现显著差

异^[1]。由于水分在被植物根系吸收和从根向叶提升时并不发生同位素分异^[2-3], 除了排盐种, 木质部中δD值未因蒸发或新陈代谢导致的分馏被认为可以反映植物的水分来源^[1]。此发现为应用稳定性氢氧同位素技术示踪植物水分来源奠定了基础。20世纪80年代以来, 随着质谱测定技术的不断完善, 使得稳定性氢氧同位素技术在植物水分生态研究中得以不断应用和发展^[4]。目前, 该技术在国内外相关研究中的应用较为广泛, 已被广泛应用于个体、植物种、功能群、生态系统等不同层次上植物水分利用的时空变化格局及植物间水分关系的研究。而国内学者应用该技术在植物水分生态方面的研究还比较少, 本研究综述了稳定性氢氧同位素在植

基金项目: 贵州省科技基金项目“喀斯特地区不同小生境植物水分利用研究”(黔科合J字[2009]2080); 贵州省教育厅自然科学基金项目“贵州喀斯特石漠化区植物水分利用的异质性研究”(黔教科2010031)。

第一作者简介: 杜雪莲, 女, 1981年出生, 贵州思南人, 副教授, 博士, 研究方向: 环境地球化学及喀斯特生态。通信地址: 550004 贵阳市云岩区鹿冲关路276号 贵州财经学院资源与环境管理学院, Tel: 0851-6903185, E-mail: duxuelian520@163.com。

收稿日期: 2011-04-27, **修回日期:** 2011-06-29。

物水分利用研究中的现状及进展,着重对该技术在确定不同生境植物水分利用策略、区分不同功能群植物水分来源、植物水分再分配及指示环境气候信息等研究中的应用及前景作了阐述,以期为国内学者利用该技术研究植物水分利用策略提供一定参考。

1 稳定性氢氧同位素组成确定植物用水策略的原理

植物的光合作用离不开水,植物体中的氢、氧元素主要来自水,尤其是氢几乎全部来源于水。植物在吸收、运输和蒸腾水分时,其氢、氧稳定同位素呈现出不同的变化。首先,水分被植物根系吸收沿木质部向上运输时以液流形式进行,不存在汽化,因而在这一过程中一般不存在氢、氧稳定同位素的分馏。许多的研究^[2-3,5-7]结果证明了这一点。因此,除了排盐种,木质部中氢氧同位素值未因蒸发或新陈代谢导致的分馏被认为可以反映植物的水分来源^[1]。而不同水源氢氧同位素组成存在差异,据此可以植物木质部水分的氢氧同位素分析植物利用不同水源的比例。

当水分到达叶片时,由于植物蒸腾作用使得轻同位素优先蒸发进入大气,叶片中水分的氢和氧同位素比率均发生了较大变化,叶片中水越来越富集重同位素(D和¹⁸O),并且具有明显的空间异质性^[8]。植物进行光合作用时,在光解过程中,水氧化分解成分子氧时,轻的同位素¹⁶O优先释放到大气中。在叶绿体中,叶片中水的H和O通过光合作用被合成到蔗糖中^[9],蔗糖又通过韧皮部疏导组织被输送到植物的茎和根,最终可能转化为永久的结构性纤维素。纤维素中D和¹⁸O在酶调节的判别作用下进一步发生分馏和变化^[10]。而经典模型假定光合初产物在进一步合成纤维素等物质的过程中没有同位素分馏,从而可以推测纤维素氢氧同位素组成等于光合初产物氢氧同位素组成^[12]。据此可利用植物纤维素氢氧同位素反映植物长期水分利用策略。

2 稳定性氢氧同位素在确定植物用水策略上的应用

2.1 不同生境下植物的水分利用策略

不同生境下植物的用水策略取决于当地年降水模式、降水方式,地下水位的高低以及土壤水的可获得性。Schwinning等^[13]认为,若不定的降水是比稳定的深层土壤水更为重要的环境水资源,则最理想的植物表现型将倾向于能够最大限度利用不定降水。反之,若深层土壤水更为重要,则植物表现型将倾向于能够最大限度利用深层土壤水。众多研究者利用稳定性氢氧同位素技术证实了这一理论^[14-19]。Donovan等^[16]通过对比Great Basin沙漠植物种*C.nauseosus*木质部水分和土壤水 δD 和 $\delta^{18}O$ 值发现,该种不利用夏季降水补

充的土壤水,但是在San Luis峡谷则利用夏季降雨补给的土壤水^[19]。两地降雨格局的差异导致了该种水分利用策略的变化。Great Basin沙漠属地中海气候即冬季降雨占主导,夏季降雨稀少,*C.nauseosus*适应该环境形成了发达的深根系统从而只利用由冬季降雨和早春降雨补给的深层土壤水^[14,16]。而San Luis峡谷冬季干旱,降雨主要集中在5月—9月,夏季植物生长旺季时*C.nauseosus*主要利用降雨补给的表层土壤水。另外,不同生境地下水位的高低也是导致植物水分利用策略不同的重要因素。White等^[15,20]研究了树木*Taxodium distichum*的水分来源,发现木质部溶液中的 δD 不受降雨的影响,原因是树木的根在浅水层之下,降水不能影响它所利用地下水的 δD 。在纽约州地下水位较深地区,*Pinus strobus*在雨后主要利用雨水,没有利用地下水;而在地下水位相对较浅地区,雨后*Pinus strobus*木质部溶液的 δD 值界于雨水和地下水值之间,说明雨水和地下水均被树木所利用。土壤水是自然界植物主要的水分来源,然而,有些地方土壤很薄,浅薄土壤的有限水量不能满足植物生存和生长时植物可能利用土壤层以下的风化层水分。Rose等^[21]利用稳定性氢氧同位素技术,对内华达州浅薄土壤上生长的高地森林的相关研究表明,在旱季当土壤水分匮乏时植物能很好地利用风化岩层储存的水分。Querejeta等^[22-23]对尤卡坦半岛喀斯特地区的相关研究也得出类似的结论,由于该区碳酸岩孔隙度高,风化的岩层疏松并具有良好的持水性,在旱季植物利用了风化岩层内贮存的水分。

2.2 不同功能型植物水分利用差异

植物功能群(Plant functional groups或Plant functional types)是“对一系列环境条件产生相似反应的一组植物种”,它的基础是:在与环境相互作用的过程中,不同植物种在生理、形态和生活史等方面,产生一致的反应模式^[12]。不少学者利用稳定性氢氧同位素技术证实了不同功能型植物利用水分的方式不同。草本植物、禾本科植物及仙人掌类植物主要利用来自最近降雨的浅层土壤水^[24-25],河岸树木和深根性灌木则主要利用深层土壤水或地下水^[26],而灌木和一些树木经常利用几种水源的混合水分^[21]。这可能是由于乔木、灌木和草本植物在根系分布上的不同导致了不同的水分利用方式。

夏季降雨量小时,落叶植物比针叶植物利用更大比例的可靠水源(如地下水)而不是降雨^[26-29]。而Ewe等^[30]的研究表明,南佛罗里达针叶种比阔叶种对地下水的依赖性更高。在荒漠*Pinyon-Juniper*林群落,侧根

多的种类较多吸收夏季降水,深根系种类几乎完全依赖地下水^[31]。常绿植物和落叶植物的水分利用格局也不相同。Jackson等^[17]通过研究BCI热带低地森林植物的水源分配发现常绿树种比落叶种更多地利用深层土壤水。这可能是因为常绿植物通过深根到达深层土壤获得水分以减轻在旱季生长的水分胁迫,这与表层土壤水变化大,深层土壤水势和水分含量高一致。而Valentini等^[32]对地中海植物群落的研究结果则相反,即落叶种比常绿种更多地利用深层土壤水。他们认为由于地中海特殊的气候特点,落叶种在全年最早的时候进行短时间的生长需要更稳定的水源(比如,地下水),而常绿物种能够随着土壤含水量的变化调整生长格局。Valentini等^[33]在意大利中部的海滨生态系统的研究也发现落叶树种 *Quercus pubescens* L. *Quercus cerris* 倾向于利用地下水,而常绿植物 *Quercus ilex*, *Q. lentiscus*, *Q. angustifolia* 主要利用雨水。植物的成熟度也会影响植物的水分利用策略。Phillips等^[34]的研究表明,幼年植物更多地依赖夏季降水补充的表层土壤水,成年树木则主要利用深层土壤水。但是Frederick等^[35]的研究却发现,BCI岛的幼树比成熟树更优先吸取深层土壤水,这是因为冠层下慢生树种需大约70~90年才能达到林冠层,这样幼树优先利用深层土壤水可以减少其死亡率。

Schwinning等通过一系列实验,包括添加定量的富集同位素水(标记D)模拟降雨变化,控制不同季节干旱时间长度,测定不同功能型植物茎中水分的 δD ,探讨植物对雨水利用的不同机制^[36-38]。依据成本效益考虑,Schwinning等^[24-25]提出了不同功能植物型对不同大小的降雨有选择性反应的假说,即不同功能群植物对不同大小降雨的响应不同。这一假说目前已逐渐被证实。

2.3 在植物水分再分配研究中的应用

水分再分配(hydraulic redistribution)作用,是指在水势差的驱动下水分由根系向土壤中释出的一种双向和被动的运转过程,其中既包含水分由深层土壤向表层土壤的释出,也包括由表层土壤向深层土壤的流动,同时还涵盖了水分在水平方向上的侧向运输过程。20世纪80年代后期,Richards等^[39]首次在野外实验中通过对三齿蒿(*Artimisia tridentata*)根系周围的土壤水势日动态观察证实了水分的逆向流动,并第1次将这种现象定义为hydraulic lift。Caldwell等^[40]首次将稳定性氢氧同位素技术被应用于该领域,他们用添加氘化水(D_2O)的实验在美国大盆地(Great Basin)验证了水分提升作用的存在,然而这个实验并没有算出相邻

植物对提升的水分利用的比例。Dawson^[1]通过测定植物木质部水分、土壤水及地下水的 δD 和 $\delta^{18}O$,运用混合模型首次确定了相邻植物对提升水分的利用比例,该研究还发现提水作用不仅在干旱半干旱存在水文周年性亏缺的地区存在,在相对湿润地区具有水分间歇式亏缺的地区也同样存在。1998年,Schulze等^[41]在美国的卡拉哈里(Kalahari)沙漠用同位素示踪法监测了小乔木骆驼树(*Acacia erioloba*)、灌木 *Acacia haematoxylon* 和3种多年生草本植物(*Stipagrostis amabilis*, *Stipagrostis obtuse*, *Centropodium glauca*)根系吸收水分模式,观测到根系运输表层土壤水分至土壤深层的现象,这反映了根系对水分运输的双向性。这一发现使水分再分配研究跨越了一个新的台阶,由原来只认为水分再分配对浅层细根作用、对浅层土壤养分的有效性等有明显作用,沿伸到考虑水分再分配对深层根系的作用。Penuelas等^[42]在西班牙东北地中海森林研究这一现象时,他们运用添加氘化水的方法发现该区只在干燥夏季出现水分提升。而Ludwig等^[43]在非洲东部稀树草原中研究却呈现出相反的格局,在湿润年份 *Acacia tortilis* 会通过根系产生水分提升使地下水上升,而在干燥年份却不出现这种现象。这表明植物水分提升随其生境及其气候背景的不同而不同,而不同生境内植物间复杂的相互作用等也会对植物水分提升产生不同的影响。“Hydraulic redistribution”,即“水分再分配”,较之“hydraulic lift”更客观和科学地描述植物根系对土壤水分分布的调控作用。而利用同位素示踪法(isotope tracing method)定量计算水分再分配的量,已成为目前比较常用的方法之一。并且现在越来越多的研究将同位素示踪法和茎流法结合使用,测量植物根系的资源获取和利用模式^[44]。

3 在指示环境气候信息及反演气候变化方面的应用

植物蒸腾时由于发生了明显的同位素分馏,叶片中的水分比土壤水分更富集重同位素^[2,45]。蒸腾过程中同位素分馏取决于大气蒸发需求和大气水蒸气的同位素组成^[32,46-47],因此叶片水分的同位素变化信息有助于建立蒸腾和环境约束的关系^[48-49]。通过比较分析植物叶片水分 δD 、 $\delta^{18}O$ 通常可以得到取样时植物周围的环境气候信息,如温度、降雨和土壤水分的异质性等。

根据光合作用的条件可知, H_2O 是植物体内氢的惟一来源,而植物体氧则可能来自 CO_2 、 H_2O 和 O_2 。Deniro等^[50]利用同位素示踪发现 CO_2 和 O_2 对植物纤维素中的 $\delta^{18}O$ 没有影响。表明植物有机物 $\delta^{18}O$ 、 δD 组成仅由植物吸收的 H_2O 的同位素组成决定。这一结果为利用植物有机物 $\delta^{18}O$ 、 δD 组成了解植物长期水分来源

奠定了基础。由于不同来源的水具有不同的稳定性氢氧同位素比值,通过对植物纤维素同位素的研究,有助于了解植物利用的环境水是雪融水,还是河水,抑或是浅层地表水或深层土壤水^[45]。Dawaon等^[26]分析测定了叶槭 *Acer negundo* 年轮中的 δD 和年轮宽度(代表径向生长增量),发现它们均随时间变化呈现出一致地变化。在初期(20~25年),由于根系较浅,只能利用地表水源, δD 值与夏季降水相似,径向增长不规律,这与水源的不稳定有关。后期(25年以后),随着树木的长大,利用了稳定的水源及地下水, δD 与地下水相似,年轮较大,生长稳定。

由于树轮的氢、氧同位素组成取决于植物利用的环境水,而树木生长所需水分直接或间接地来源于大气降水,同时降水的同位素组成与气候存在相关关系,因而植物树轮纤维素同位素组成可能包含环境气候信息,其组成的变异反映了源水同位素组成、相对湿度和降水量的变化,可用来恢复古气候记录、评价最近发生的气候事件。该方法较采用树轮宽度、密度的测定结果更为准确、可靠。现有的研究表明,树轮纤维素同位素组成与降水同位素组成、降水量、温度和湿度等直接相关。冯夏红^[51]于1994年发表了第1个8000年尺度氢同位素时间序列,并指出北美地区在过去的7000年内温度呈总体下降趋势。Feng等^[52]通过对近100~200年的树轮研究,发现 $\delta^{18}O$ 随温度上升而升高,并指出全球变暖趋势在19世纪末期,甚至中期已开始,并且相对寒冷地区的变暖速度较温暖地区更快。

4 展望

作为天然的示踪剂和整合剂,稳定同位素技术对现代生态学的发展产生了积极的影响,获得了传统方法不可能得到的一些重要信息。对木质部水分氢氧同位素的分析测定避免了对植物地下根系的破坏,为研究植物水分来源提供信息,为了解植物利用水分动态提供了很好的手段。近年来,该技术的相关研究在国内也逐渐展开^[12,18,24-25],但尚缺乏系统性,研究方法和研究内容都需要进一步完善和充实。如取样的对象技术和方法(如树龄、胸径的大小、样品数量及代表性等等)、质谱仪误差范围造成的分析精度以及水分的萃取和保存方法都有待于进一步加强研究。另外,研究的时空尺度及物种范围应进一步扩大,以便了解多时空尺度下植物水分利用策略的变化格局,为更好地评价和管理植物群落提供理论依据。如利用稳定性氢氧同位素技术研究临时性干旱频繁的西南喀斯特石漠化地区物种的水分利用状况,探讨植物对水分的竞争和利用策略,可为石漠化生态治理和植被恢复的物种筛选

与配套种植提供理论依据。目前,本课题组已在开展相关方面的研究工作。

当然,该技术目前也存在一些局限和不足。利用混合模型定量计算不同水源对植物的贡献率,要求不同来源水分间存在明显的稳定氢氧同位素值的差异。而事实上,自然环境中水分稳定氢氧同位素分布的相对均质性确是存在的^[53]。另外,混合模型要求水源数最多是3个(例如,表层土壤水、深层土壤水和地下水)。对潜在水源超过3个时,Phillips等^[54]提出了确定各潜在水源贡献比例上、下限的IsoSource方法。如果要量化这些不同水分来源的利用比例,则需要结合其他方法如同位素示踪物脉冲标记(isotope tracer pulse labeling)与可交换水体积(V)和植物蒸腾(T)的测量及热脉冲等进行。在利用树轮稳定性氢氧同位素组成指示环境气候信息及反演气候变化方面的研究时,应加强 $\delta^{13}C$ 、 δD 、 $\delta^{18}O$ 、 $\delta^{15}N$ 等多种稳定性同位素技术的综合运用,以提高重建温度、降水序列的精度和可比性,获得更为客观、可信的气候与环境变化信息。尽管存在一些不确定性因素,稳定性同位素技术与传统方法的结合已成为揭示和解释生态学问题和现象的有效工具。尤其是在当今全球变化背景下,其在生态学领域中的应用前景将会越来越广阔。

参考文献

- [1] Dawson T E. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions[J]. *Oecologia*, 1993, 95: 565-574.
- [2] Gonfiantini R, Gratziu S, Tongiorgi E. Oxygen isotopic composition of water in leaves[D]. In: *Isotopes and Radiation in Soil-Plant Nutrition Studies*. Vienna: Intern. At. Energy Agency, 1965: 405-410.
- [3] Wershaw R L, Friedman I, Heller S J. Hydrogen isotope fractionation of water passing through trees[A]. In: Hobson Fand Speers M. eds. *Advances in Organic Geochemistry*[C]. New York: Pergamon, 1966: 55-67.
- [4] Dawson T E, Mambelli S, Plamboeck A H, et al. Stable isotopes in plant ecology[J]. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 2002, 33: 507.
- [5] White J W C, Cook E R, Lawrence J R, et al. The deuterium to hydrogen ratios of sap in trees: implications for water sources and tree ring deuterium to hydrogen ratios[J]. *Geochimica Et Cosmochimica Acta*, 1985, 49: 237-246.
- [6] Brunel J P, Walker G R, Walker C D, et al. Using stable isotopes of water to trace plant water uptake[A]. In: *Stable Isotopes in Plant Nutrition, Soil Fertility, IAEA and FAO International Symposium*, Vienna, 1-5 October 1990. IAEA, Vienna, 1991.
- [7] Bariac T, Ferhi A, Jusserand C, et al. Sol-plante-atmosphère: contribution à l'étude de la composition isotopique de l'eau des

- différentes composantes de ce système[A]. Isotope and Radiation Techniques in Soil Physics and Irrigation Studies[J]. IAEA-SM-267/23. IAEA, Vienna, 1983: 561-576.
- [8] Gan K S, Wong S C, et al. O¹⁸ spatial patterns of vein xylem water, leafwater, and drymatter in cotton leaves[J]. Plant Physiology, 2002, 130(2): 1008-1021.
- [9] Sternberg L, DeNiro M, Savidge R. Oxygen isotope exchange between metabolites and water during biochemical reactions leading to cellulose synthesis[J]. Plant Physiology, 1986, 82: 423-427.
- [10] Yakir D, DeNiro M J. Oxygen and hydrogen isotope fractionation during cellulose metabolism in *Lemnagibba* L[J]. Plant Physiology, 1990, 93: 325-332.
- [11] McCarroll D, Loader N J. Stable isotopes in tree rings[J]. Quaternary Science Reviews, 2004, 23(7-8): 771-801.
- [12] Xu H, Liu G S. Information About Low Cloud Amount Recorded in $\delta^{13}C$ Series of Tree Ring Cellulose of *Pinus Koraiensis* in Antu Area, Jilin[J]. Chinese Journal of Geochemistry, 2003, 22(1): 30-37.
- [13] Schwinning S, Ehleringer J R. Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems[J]. Journal of Ecology, 2001, 89(3): 464-480.
- [14] Ehleringer J R, Phillips S L, Schuster W S F, et al. Differential utilization of summer rains by desert plants, implications for competition and climate change[J]. Oecologia, 1991, 88: 430-434.
- [15] Valentini R, Scarascia Mugnozza G E, Ehleringer J R. Hydrogen and carbon isotope ratios of selected species of a Mediterranean macchia ecosystem[J]. Functional Ecology, 1992, 6: 627-631.
- [16] Donovan L A, Ehleringer J R. Water stress and use of summer precipitation in a Great Basin shrub community[J]. Funct. Ecol, 1994, 8: 289-297.
- [17] Jackson R C, Cavelier J, Goldstein G, et al. Partitioning of water resources among plants of a lowland tropical forest[J]. Oecologia, 1995, 101: 197-203.
- [18] 孙双峰, 黄建辉, 林光辉, 等. 三峡库区岸边共存松栎树种水分利用策略比较[J]. 植物生态学报, 2006, 30(1): 57-63.
- [19] Chimner R A, Cooper D J. Using stable oxygen isotopes to quantify the water source used for transpiration by native shrubs in the San Luis Valley, Colorado U.S.A[J]. Plant and Soil, 2004, 260(1-2): 225-236.
- [20] White J W C. Stable hydrogen isotope ratios in plants: A review of current theory and some potential applications[A]. In: Rundel P W, Ehleringer J R and Nagy K A. eds. Ecological Studies. Vol. 68. Stable Isotopes in Ecological Research[C]. Heidelberg: Springer-Verlag, 1988: 142-162.
- [21] Rose K L, Graham R C, Parker D R. Water source utilization by *Pinus jeffreyi* and *Arctostaphylos patula* on thin soils over bedrock [J]. Oecologia, 2003(134): 46-54.
- [22] Querejeta J I, Estrada-Medina H, Allen M F, et al. Utilization of bedrock water by *Brosimum alicastrum* trees growing on shallow soil atop limestone in a dry tropical climate[J]. Plant Soil, 2006, 287: 187-197.
- [23] Querejeta J I, Estrada-Medina H, Allen M F, et al. Water source partitioning among trees growing on shallow karst soils in a seasonally dry tropical climate[J]. Oecologia, 2007, 152: 26-36.
- [24] Cheng X L, An S Q, Li B, et al. Summer rain pulse size and rainwater uptake by three dominant desert plants in a desertified grassland ecosystem in northwestern China[J]. Plant Ecology, 2006, 184: 1-12.
- [25] 褚建明. 干旱区植物的水分选择性利用研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2007.
- [26] Dawson T E, Ehleringer J R. Streamside trees that do not use stream water[J]. Nature, 1991, 350: 335-337.
- [27] Williams D G, Ehleringer J R. Intra and interspecific variation for summer precipitation use in pinyon-juniper woodlands[J]. Ecological Monographs, 2000, 70: 517-537.
- [28] Jackson P C, Meinzer F C, Bustamante M, et al. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem[J]. Tree Physiology, 1999, 19: 717-724.
- [29] Stratton L C, Goldstein G, Meinzer F C. Temporal and spatial partitioning of water resources among eight woody species in a Hawaiian dry forest[J]. Oecologia, 2000, 124: 309-317.
- [30] Ewe S M L, Sternberg L S L, Busch D E. Water-use patterns of woody species in pineland and hammock communities of South Florida[J]. Forest Ecology and Management, 1999, 118: 139-148.
- [31] Flanagan L B, Ehleringer J R. Stable isotope composition of stem and leaf water: Applications to the use of plant water use[J]. Funct. Ecol, 1991, 5: 270-277.
- [32] Valentini R S, Mugnozza G E, Ehleringer J R. Hydrogen and carbon isotope ratios of selected species of a Mediterranean macchia ecosystem[J]. Functional Ecology, 1992, 6: 627-631.
- [33] Valentini R, Mugnozza G S, Angelis P D, et al. Coupling water sources and carbon metabolism of natural vegetation at integrated time and space scales[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 1995, 73: 297-306.
- [34] Phillips S L, Ehleringer J R. Limited up take of summer precipitation by bigtooth maple (*Acer grandidentatum* Nutt) and Gambel's oak (*Quercus gambelii* Nutt) [J]. Trees, 1995, 9: 214-219.
- [35] Meinzer F C, Andrade J L, Goldstein G. Partitioning of soil water among canopy trees in a seasonally dry tropical forest[J]. Oecologia, 1999, 121: 293-301.
- [36] Schwinning S, Davis K, Richardson L, et al. Deuterium enriched irrigation indicates different forms of rain use in shrub/grass species of the Colorado Plateau[J]. Oecologia, 2002, 130(3): 345-355.
- [37] Schwinning S, Starr B I, Ehleringer J R, et al. Dominant cold desert plants do not partition warm season precipitation by event size[J]. Oecologia, 2003, 136(2): 252-260.
- [38] Schwinning S, Starr B I, Ehleringer J R. Summer and winter drought in a cold desert ecosystem (Colorado Plateau) I. effects on soil water and plant water uptake[J]. Journal of Arid Environments, 2005, 60: 547-566.
- [39] Richards J H, Caldwell M M. Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots[J]. Oecologia, 1987, 73: 486-489.
- [40] Caldwell M M, Richards J H. Hydraulic lift: water efflux from upper

- roots improves effectiveness of water uptake by roots[J]. *Oecologia*, 1989, 79: 1-5.
- [41] Schulze E D, Caldwell M M, Canadell J, et al. Downward flux of water through roots (i.e. inverse hydraulic lift) in dry Kalahari sand [J]. *Oecologia*, 1998, 115: 460-462.
- [42] Penuelas J, Filella I. Deuterium labelling of roots provides evidence of deep water access and hydraulic lift by *Pinus nigra* in a Mediterranean forest of NE Spain[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2003, 49(3): 201-208.
- [43] Ludwig F, Dawson T E, et al. Hydraulic lift in *Acacia tortilis* trees on an East African savanna[J]. *Oecologia*, 2003, 134(3): 293-300.
- [44] Burgess S S O, Adams M A, Bleby T M. Measurement of sap flow in roots of woody plants: a commentary[J]. *Tree Physiology*, 2000, 20:909-913.
- [45] White J W C. Stable isotope ratios in plants. A review of current theory and some potential applications[A]. In: Rundel PW, Ehleringer JR, Nagy KA (eds) *Stable isotopes in ecological research, ecological studies*[C]. Springer, New York, 1989, 68: 142-162.
- [46] Sternberg L S L, Mulkey S S, Wright S J. Oxygen isotope ratio stratification in a tropical moist forest[J]. *Oecologia*, 1989, 81: 51-56.
- [47] Yakir D, DeNiro M J, Gat J R. Natural deuterium and oxygen-18 enrichment in leaf water of cotton plants grown under wet and dry conditions: evidence for water compartmentation and its dynamics [J]. *Plant Cell Environ*, 1990, 13: 49-56.
- [48] Bariac T, Rambal S, Jusserand C, et al. Evaluating water fluxes of field-grown alfalfa from diurnal observations of natural isotope concentrations, energy budget and ecophysiological parameters[J]. *Agric For Meteorol*, 1989, 48: 263-283.
- [49] Brunel J P, Simpson H J, Herczeg A L, et al. Stable isotope composition of water vapor as an indicator of transpiration fluxes from rice crops[J]. *Water Resour Res*, 1992, 28: 1407-1416.
- [50] Deniro M J, Epstein S. Relationship Between the Oxygen Isotope Ratios of Terrestrial Plant Cellulose, Carbon Dioxide, and Water[J]. *Science*, 1979, 204(4388): 51-53.
- [51] Feng X, Epstein S. Climate Implication of an 800-year Hydrogen Isotope time Series from Bristlecone Pine trees[J]. *Science*, 1994, 263(5175): 1079-1081.
- [52] Feng X. Trends in Intrinsic Water-use Efficiency of Natural Trees for the past 100~200 years: A Response to Atmospheric CO₂ Concentration[J]. *Geochim Cosmochim Acta*, 1999, 63(13): 1891-1903.
- [53] Zencich S J, Froend R H, Turner J V, et al. Influence of groundwater depth on the seasonal sources of water accessed by *Banksia* tree species on a shallow, sandy coastal aquifer[J]. *Oecologia*, 2002, 131: 8-19.
- [54] Phillips D L, Gregg J W. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many source[J]. *Oecologia*, 2003, 136: 261-269.