科学通报 2009 年 第 54 卷 第 13 期: 1912 ~ 1916
论 文 www.scichina.com csb.scichina.com
《中国科学》杂志社
SCIENCE IN CHINA PRESS

长白山不同功能群植物碳同位素及其对水分利用效率的指示

檀文炳[①②], 王国安[①], 韩家懋[③], 刘敏[②], 周力平[②], 罗婷[①], 曹子余[④], 程树志[④]

① 中国农业大学资源与环境学院植物-土壤相互作用教育部重点实验室, 北京 100193;
② 北京大学城市与环境学院, 北京 100871;
③ 中国科学院地质与地球物理研究所, 北京 100029;
④ 中国科学院植物研究所标本馆, 北京 100093
E-mail: gawang@cau.edu.cn

2008-07-29 收稿, 2008-11-21 接受
国家自然科学基金资助项目(批准号: 40472159, 40673017)

摘要 由于植物碳同位素综合反映了植物光合作用过程中 C, H_2O 交换的信息, 因此从理论上讲它们可以作为植物功能特征的潜在指标. 尽管前人的调查已经对这一假设进行了验证, 但相关的证据还较少, 我们需要进行更多、更广泛的调查来证实这一假设. 本文通过对湿润的寒温带气候区中国长白山不同功能群植物叶片(乔木、灌木与草本; 常绿植物与落叶植物; 一年生草本、二年生草本与多年生草本)的碳同位素测定, 发现不同生活型植物的碳同位素组成有显著差别, 从而进一步证实了植物 $\delta^{13}C$ 值可以作为划分植物功能群潜在指标的假设. 另外, 我们的结果还指示不同生活型植物的水分利用效率也存在明显差别. 不同功能群植物的 $\delta^{13}C$ 值以及碳同位素指示的水分利用效率呈以下趋势: 草本<灌木<乔木. 同一生活型中, 常绿灌木的 $\delta^{13}C$ 值和以及它指示的水分利用效率显著大于落叶灌木. 不同寿命的草本植物 $\delta^{13}C$ 值也具有显著的差异, 一年生草本>二年生草本>多年生草本, 与前人在沙漠地区研究的结果(一年生植物的 $\delta^{13}C$ 值低于多年生植物)不一致, 这表明不同寿命草本植物之间的 $\delta^{13}C$ 值和水分利用效率的变化趋势可能与当地水分条件有关.

关键词
碳同位素
水分利用效率
植物生活型

植物功能群是对环境条件产生相似生理反应的一类植物的总称[1,2]. 目前有许多划分植物功能群的方法, 但常用的方法是根据植物的生活型进行划分. 而植物生活型通常又是基于植物形态学特点进行划分的, 但也有学者认为植物的生理学特征也可作为划分植物生活型的依据[1,2].

植物光合过程中的碳同位素分馏与植物叶片内外CO_2 浓度比值(c_i/c_a), 光合效率(P_n), 叶片气孔导度(g)等生理参数以及植物叶片形态紧密相联[3,4], 因此, 植物碳同位素值可以作为划分植物生活型和植物功能群的潜在指标. Brooks等人[5]研究发现不同功能群的植物具有不同的碳同位素值. Watkins[6]和Zheng等人[7]观察到在黄土高原乔木和灌木的$\delta^{13}C$值较草本高. Ehleringer 和Cooper[8]研究表明$\delta^{13}C$值在短寿命植物与长寿命植物之间也具有显著性差异.

植物的水分利用效率(WUE)也与植物叶片内的CO_2 浓度(c_i)紧密相关, 植物的碳同位素组成能够用来指示植物的长期水分利用效率, 在同一生境下高的碳同位素值通常意味着植物具有高的水分利用效率[4,9]. 目前, 植物的碳同位素已经被广泛用于研究各种陆地生态系统植物、植被的水分利用效率.

尽管植物的碳同位素被认为可以作为划分植物

引用格式: 檀文炳, 王国安, 韩家懋, 等. 长白山不同功能群植物碳同位素及其对水分利用效率的指示. 科学通报, 2009, 54: 1912~1916
Tan W B, Wang G A, Han J M, et al. $\delta^{13}C$ and water-use efficiency indicated by $\delta^{13}C$ of different plant functional groups on Changbai Mountains, Northeast China. Chinese Sci Bull, 2009, 54: 1759−1764, doi: 10.1007/s11434-009-0046-1

功能群的潜在指标，但是还缺乏广泛、系统的研究和证实，因为多数研究涉及的物种十分有限[10~16]，同时很多相关研究涉及的植物主要为干旱区植物[7,8,10,12]，而对于生长在湿润的寒温带气候区的植物鲜有报道. 至于碳同位素技术在植物水分利用效率研究中的应用，正如上文所提到的，已经在全球广泛开展. 尽管如此，大多数研究涉及的植物也是干旱或半干旱区植物[8,17]，湿润的寒温带气候区植物少有报道，尤其在我国.

在本次工作中，我们选择了中国长白山为研究地点. 长白山生长着从温带到寒冻带各种主要植物和植被类型. 我们的目的是试图探索生长在湿润的寒温带气候区不同功能群的植物碳同位素的组成特征以及它们的水分利用效率，以便为植物同位素可以作为划分植物功能群的潜在指标提供进一步的证据.

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

本研究区域长白山(41°41′49″~42°25′18″N, 127°45′55″~128°16′48″E)位于我国吉林省，是欧亚大陆东部的最高山，海拔 2691 m. 长白山地区属于温带大陆性气候，具有低温、潮湿多雨的特点，其具体气象数据由中国科学院气象站与长白山天池气象站提供，见表 1.

表 1 中国长白山的年均温度和年均降雨数据 a)

气象站(海拔)	年均温/℃	年均降雨量/mm
中国科学院气象站(740 m)	2.8	750
天池气象站(2623.5 m)	–7.3	1340

a) 年均温度和降雨量是近 30 年的多年平均结果

长白山植被资源十分丰富. 随着海拔的变化，气候条件、植被分布格局以及土壤类型均发生显著的变化. 从山脚到 720 m 海拔范围内属灌木林，土壤类型为黑土；海拔 720~1100 m，属松树阔叶林，土壤类型为暗棕色森林土；海拔 1100~1700 m，属针叶林，土壤类型为棕色森林土；海拔 1700~2000 m，属岳桦林，土壤类型为亚高山草甸森林土；海拔 2500 m 以上，是高山冻原区，土壤类型为高山冻原土.

1.2 样品采集与同位素分析

我们于 2002 年 8 月在长白山采集优势物种的叶片样品. 每种植物采集 5~7 株，之后根据叶片的多少分别从每株植物上采集相同数目的叶片进行混合，代表一种植物的样品. 乔木叶片的采集是在离地 5~8 m 处分别从 4 个方向采集相同数目的叶片进行混合作为一个样品(同种植物采集的高度一致). 最后共采集了 138 个植物样品.

将样品置于 70℃的烘箱中烘干 48 h，粉碎并过 200 目筛. 碳同位素比值的测定是在 Delta^{Plus} XP 质谱仪上进行，样品的氧化条件为 1020℃，δ^{13}C 值采用 PDB 标准报道，分析误差≤0.15‰.

1.3 数据分析

数据分析采用 SPSS 统计软件(2002, ver.11.5; SPSS Inc, USA)进行分析. 乔木、灌木与草本植物之间，以及一年生草本、二年生草本与多年生草本之间的碳同位素差异采用方差分析，如果方差分析结果显著，则采用 LSD 法进行多重比较. 常绿植物与落叶植物之间的碳同位素差异采用 t 检验.

2 结果

2.1 乔木、灌木与草本植物的碳同位素差异

长白山地区草本、灌木与乔木的平均碳同位素组成分别为–28.29‰, –26.96‰和–26.04‰ (表 2). 草本、灌木与乔木的碳同位素组成具有显著的差异(P<0.05)，其 δ^{13}C 值表现出如下顺序：草本<灌木<乔木. 在海拔<720 m 的白栎木与榛灌丛林带，720~ 1100 m 的松树阔叶林带，1700~2500 m 的岳桦林带和高山冻原带，草本植物的 δ^{13}C 值显著低于乔木与灌木. 在海拔 1100~1700 m，乔木的 δ^{13}C 值显著高于灌木，而在其他海拔范围，两者之间的碳同位素没有显著差异，但乔木的 δ^{13}C 值仍有所偏重.

表 2 草本、灌木与乔木之间的碳同位素组成(‰)比较

生活型	海拔高度				
	< 720 m	720~1100 m	1100~1700 m	1700~2500 m	所有海拔高度
草本	–28.60 ± 0.16 ^{a}	–29.38 ± 0.38 ^{a}	–28.02 ± 0.24 ^{a}	–27.14 ± 0.32 ^{a}	–28.29 ± 0.95 ^{a}
灌木	–27.36 ± 0.24 ^{b}	–27.02 ± 0.83 ^{b}	–27.99 ± 0.50 ^{b}	–25.48 ± 0.19 ^{b}	–26.96 ± 1.07 ^{b}
乔木	–25.94 ± 0.40 ^{b}	–26.45 ± 0.40 ^{b}	–25.72 ± 0.23 ^{b}	—	–26.04 ± 0.3 ^{b}

注：在每个海拔梯度，对不同生活型植物的碳同位素组成平均值进行多重比较(LSD 法，P<0.05)，不同字母 a 和 b 表示差异显著；“–”表示在相应的海拔梯度没有采集到植物样

2.2 常绿植物与落叶植物的碳同位素差异

常绿植物与落叶植物表现出不同的碳同位素组成. 从表 3 可以看出, 在长白山常绿灌木的 $\delta^{13}C$ 值显著大于落叶灌木($P<0.01$), 在海拔 1100~1700 m 范围两者差异也达到了显著($P<0.05$). 在<720 m 和 720~1100 m 段, 常绿灌木与落叶灌木差异不显著, 可能的原因是在这 2 个海拔段均只采集到一种常绿灌木的缘故. 常绿乔木与落叶乔木的 $\delta^{13}C$ 值却呈相反的变化趋势, 在整个研究地区以及海拔<720 m 的白桦木与榛灌丛林带和 720~1100 m 的松树阔叶林带, 落叶乔木较常绿乔木的 $\delta^{13}C$ 值分别偏重 2.04‰, 2.01‰和 1.82‰, 且差异均显著($P<0.05$).

2.3 不同寿命的草本植物碳同位素差异

从表 4 可以看出, 不同寿命的草本植物之间其 $\delta^{13}C$ 值具有显著的差异($P<0.05$), 表现出以下顺序: 一年生草本>二年生草本>多年生草本. 在所有的海拔范围, 一年生草本的 $\delta^{13}C$ 值显著偏重于多年生草本. 在海拔 1100~1700 m 的针叶林带, 二年生草本与多年生草本的 $\delta^{13}C$ 值具有显著不同, 但在海拔<720 m 的白桦木与榛灌丛林带二者差异却不显著.

3 讨论

我们的研究结果显示草本、灌木和乔木之间, 常绿植物与落叶植物之间以及不同寿命的草本植物之间都存在明显的 $\delta^{13}C$ 差异(表 2~4), 表明在湿润的寒温带气候区生长的植物其碳同位素也可以作为划分植物功能群的指标.

Peñuelas等人[12]通过测定生长在西班牙一山谷中4种主要植物的$\delta^{13}C$值, 结果发现灌木*Rosmarinus officinalis*和草本植物*Stipa parviflora*的$\delta^{13}C$值比乔木*Juniperus thurifera* 和*Pinus halepensis*的该值大约低2‰. Brooks等人[5]测定了3个北方森林生态系统(湿生*Picea mariana*林分, 中生*Populus tremuloides* 林分和旱生 *Pinus banksiana*林分)中主要优势物种的$\delta^{13}C$值, 发现不同生活型植物的$\delta^{13}C$值表现出如下变化趋势: 常绿乔木>落叶乔木>常绿和落叶灌木>常绿草本>落叶草本. 这一结果指示乔木的$\delta^{13}C$值最高, 灌木次之, 草本最低. 我们的结果与之完全一致, 也是乔木>灌木>草本. 这表明植物的$\delta^{13}C$值可能与植物的高度有关, 一个潜在原因是不同冠层的CO_2具有不同的$\delta^{13}C$值. 根据Brooks等人[5]研究的关于大气CO_2的$\delta^{13}C$值与冠层高度的关系式, 我们计算了CO_2的$\delta^{13}C$值的变化对不同生活型植物的$\delta^{13}C$值影响的贡献, 结果发现只有15%的变化是由CO_2的$\delta^{13}C$值随冠层高度的变化所引起. 因此, 除不同冠层CO_2的$\delta^{13}C$值的差异能够引起不同生活型植物具有不同的$\delta^{13}C$值之外, 其它随冠层高度变化而产生变化的因素, 如随着冠层高度的升高, 郁蔽度降低, 相对湿度增加[18~20], 导水率产生变化[21,22]等可能也是导致不同生活型植物具有不同$\delta^{13}C$值的重要原因. Brooks等人[22]研究发现, 冠层中随着光照强度减弱, 植物光合速率比气孔导度降低的更快, 从而使叶子细胞内外CO_2分压的比值增

表 3 常绿灌木与落叶灌木, 常绿乔木与落叶乔木之间的碳同位素组成(‰)比较

生活型	海拔高度				
	< 720 m	720~1100 m [a]	1100~1700 m	1700~2500 m	所有海拔高度
常绿灌木	–26.65 [a]	–25.21 [a]	–26.66 ± 0.21 [a]	–25.48 ± 0.19 [a]	–26.00 ± 0.76 [a]
落叶灌木	–27.57 ± 0.14 [a]	–27.48 ± 0.89 [a]	–28.66 ± 0.43 [b]	–	–27.90 ± 0.66 [b]
常绿乔木	–27.61 [a]	–27.91 [a]	–	–	–27.76 ± 0.21 [a]
落叶乔木	–25.60 ± 0.28 [b]	–26.09 ± 0.21 [b]	–25.72 ± 0.23	–	–25.80 ± 0.25 [b]

注: 在每个海拔梯度, 利用 t-test 来检验落叶灌木与常绿灌木之间的差异性以及落叶乔木与常绿乔木之间的差异性, 不同字母 a 和 b 表示差异显著; "–"表示在相应的海拔梯度没有采集到植物样品

表 4 一年生草本、二年生草本与多年生草本之间的碳同位素组成(‰)比较

生活型	海拔高度				
	<720 m	720~1100 m	1100~1700 m	1700~2500 m	所有海拔高度
一年生草本	–27.19 ± 0.44 [a]	–	–26.00 ± 0.88 [a]	–25.61 ± 0.26 [a]	–26.27 ± 0.82 [a]
二年生草本	–28.46 ± 0.34 [b]	–	–27.04 ± 0.30 [a]	–	–27.75 ± 1.00 [b]
多年生草本	–28.95 ± 0.14 [b]	–29.38 ± 0.38	–28.42 ± 0.18 [b]	–27.40 ± 0.32 [b]	–28.54 ± 0.85 [c]

注: 在每个海拔梯度, 对不同生活型植物的碳同位素组成平均值进行多重比较(LSD 法, $P<0.05$), 不同字母 a, b 和 c 表示差异显著; "–"表示在相应的海拔梯度没有采集到植物样品

大，最终导致低冠层植物具有较低的 $\delta^{13}C$ 值.

已有学者对常绿植物与落叶植物之间的$\delta^{13}C$值差异进行过研究. Brooks等人[22]研究发现落叶植物对^{13}C的分馏程度比常绿植物更大. Garten和Taylor[13]通过研究美国南部植物的$\delta^{13}C$值，发现常绿针叶树的$\delta^{13}C$值显著高于落叶阔叶树. Kloeppel等人[14]与Marshall和Zhang[15]也发现了相类似的结果. 我们的研究发现常绿灌木的$\delta^{13}C$值比落叶灌木大，这与前人所研究的结果是一致的. 而常绿乔木的$\delta^{13}C$值比落叶乔木反而更低，与前人的研究结果不相符. 植物$\delta^{13}C$值反映了叶肉细胞对CO_2 的需求与CO_2 通过叶片气孔扩散至叶片内部之间的平衡. 通常光合速率和气孔导度都较高的植物, CO_2需求也大，通过叶片气孔扩散至叶片内部的CO_2的量也多，叶片$\delta^{13}C$值较小. 与落叶植物相比，常绿植物具有低气孔导度与低光合速率的特点[23~27]，因此常绿植物的$\delta^{13}C$值相对高于落叶植物. 在本次研究中，常绿乔木反而比落叶乔木有更低的$\delta^{13}C$值，原因还不甚清楚. 一个很可能的原因是本次研究中常绿乔木样品数量太少. 在整个研究地区常绿乔木的种类不多，我们仅仅采集到了 2 种常绿乔木 的叶片. 这 2 种常绿乔木分别为东北红豆杉 (*Taxus cuspidata* Sieb. et. Zncc)和长白美人松*Pinus sylvestris* Linn. var. *sylvestriformis* (Taken.) Cheng et C.D. Chu.). 它们分别生长在海拔 700 m 的白栎木与榛灌丛林带内和海拔 800 m 的松树阔叶林带内.

Ehleringer 和Cooper[8]与Schuster等人[10]的研究都发现，在同一环境中短寿命植物相对于优势的长寿命植物具有更低的$\delta^{13}C$值. Smedley等人[16]对干旱地区草原群落植物$\delta^{13}C$值进行了对比研究，结果发现: 一年生植物的$\delta^{13}C$值显著低于多年生植物. 但我们的研究结果却发现不同寿命的草本植物其$\delta^{13}C$值均表现出相反的趋势: 一年生草本>二年生草本>多年生草本. 这可能是由于区域气候的不同造成的，前人的研究区域都是在比较干旱的气候区，而我们的研究区域则是在相对较为湿润的地区，其年降雨量达600~1300 mm.

植物叶片的$\delta^{13}C$值可以用来指示植物的长期水分利用效率，但由于植物同位素不仅受水分胁迫的影响，还与光照、温度和叶片内外水气压差有关，因此，只有在同一环境条件下生长的植物才能利用碳同位素比较它们之间的水分利用效率差异. 除此之外还要求样品都应该是植物的阳生叶片. 在本研究中，草本和灌木的样品都是顶端生长的叶片，没有阴生和阳生之别. 而乔木样品是阴生和阳生叶片的混合. 按理说我们不能直接利用表 2 的同位素结果来比较乔木与灌木、草本之间的水分利用效率，但表 2 显示，在所有海拔段乔木$\delta^{13}C$值均显著高于草本. 一般而言，阳生叶片或植物比阴生叶片或植物具有更高的$\delta^{13}C$值[28]. 因此，如果我们仅仅对乔木的阳生叶片进行$\delta^{13}C$分析，得到的$\delta^{13}C$值肯定比表 2 中乔木$\delta^{13}C$值更高，从而乔木与草本$\delta^{13}C$值差异比表 2 中更大. 因此，我们认为乔木相对于草本有更高的水分利用效率. 表 2 显示乔木$\delta^{13}C$值普遍比灌木高，但仅仅在1100~1700 m海拔段二者差异显著. 基于上述同样的理由，即阳生叶片比阴生叶片具有更高的$\delta^{13}C$值，我们认为乔木的水分利用效率也高于灌木. 灌木与草本相比，几乎在所有海拔段前者的$\delta^{13}C$值均显著高于后者，指示灌木的水分利用效率比草本高. 因此就乔木、灌木和草本而言，水分利用效率表现出如下顺序: 乔木>灌木>草本，说明在一个生态系统中处于上层的乔木叶片可能比下层的灌木与草本叶片受到更大的水分胁迫，因此具有最大的水分利用效率.

Kloeppel等人[14]在北半球20个样地比较了落叶松与常绿针叶树种叶片的$\delta^{13}C$值，发现在 77%的样地中，落叶松具有更低的$\delta^{13}C$值，他们认为落叶松的水分利用效率较常绿针叶树低. 在本次研究中，常绿乔木$\delta^{13}C$值反而较落叶乔木低，但我们并不因此就认为常绿乔木水分利用效率比落叶乔木低. 具体的原因前面已经给出，即常绿乔木样品数量太少. 不 过，对于灌木由于采集的样品较多，我们可以根据表 3 的$\delta^{13}C$结果认为落叶灌木的水分利用效率较常绿灌木低.

植物寿命与其水分利用效率之间的相关性为研究植物的竞争关系、群落动态变化以及形态建成提供了一个生理依据[8]. 表 4 的同位素结果表明，在本研究区短寿命的草本植物具有更高的水分利用效率，这与前人[8,10]在沙漠地区所研究的结果恰好相反. 原因还是可能与植物生长的水分条件有关. 在水分胁迫的条件下，多年生草本由于有发达的根系和更深的根系分布，因此相对一年生草本，它能够利用更深层的地下水，它的水分利用效率也就可能较一年生草本高. 但是在水分充足的环境中，由于雨水充沛，植物不必利用深层的地下水，仅仅地表水或浅层水就足够它生存，因此，在这种环境下多年生植物的水分利用效率与一年生植物没有差别甚至更低也是可能的.

致谢 感谢马燕在碳同位素分析过程中提供的帮助.

参考文献

1 Shugart H H. Plant and ecosystem types. In: Smith T M, Shugart H H, Woodward F I, eds. Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 20—43
2 Domingues T F, Martinelli L A, Ehleringer J R. Ecophysiological traits of plant functional groups in forest and pasture ecosystems from eastern Amazônia, Brazil. Plant Ecol, 2007, 193: 101—112[doi]
3 Farquhar G D, O'Leary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. Aust J Plant Physiol, 1982, 9: 121—137
4 Farquhar G D, Richards P A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. Aust J Plant Physiol, 1984, 11: 539—552
5 Brooks J R, Flanagan L B, Buchmann N, et al. Carbon isotope composition of boreal plants: Functional grouping of life forms. Oecologia, 1997, 110: 301—311[doi]
6 Watkins J M Jr, Rundel P W, Cardelús C L. The influence of life forms on carbon and nitrogen relationships in tropical rainforest ferns. Oecologia, 2007, 153: 225—232[doi]
7 Zheng S X, Shangguan Z P. Foliar $\delta^{13}C$ values of nine dominant species in the loess Plateau of China. Photosynthetica, 2007, 45: 110—119[doi]
8 Ehleringer J R, Cooper T A. Correlations between carbon isotope ratio and microhabitat in desert plants. Oecologia, 1988, 76: 62—66
9 Lauteri M, Brugnoli E, Spaccino L. Carbon isotope discrimination in leaf soluble sugars and in whole plant dry matter in *Helianthus annuus* L. grown under different water conditions. In: Ehleringer J R, Hall A E, Farquhar G D, eds. Stable Isotope and Plant Carbon-Water Relations. San Diego: Academic Press, 1993. 93—108
10 Schuster W S F, Sandquist D R, Phillips S L, et al. Comparisons of carbon isotope discrimination in populations of aridland plant species differing in lifespan. Oecologia, 1992, 91: 332—337[doi]
11 苏波, 韩兴国, 李凌浩, 等. 中国东北样带草原区植物 $\delta^{13}C$ 值及水分利用效率对环境梯度的相应. 植物生态学报, 2000, 24: 648—655
12 Peñuelas J, Filella I, Terradas J. Variability of plant nitrogen and water use in a 100-m transect of a subdesertic depression of the Ebro valley (Spain) characterized by leaf $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$. Acta Oecologia, 1999, 20: 119—123[doi]
13 Garten C T, Taylor G E. Foliar $\delta^{13}C$ within a temperate deciduous forest: spatial, temporal, and species sources of variation. Oecologia, 1992, 90: 1—7
14 Kloeppel B D, Gower S T, Treichel I W, et al. Foliar carbon isotope discrimination in Larix species and sympatric evergreen conifers: A global comparison. Oecologia, 1998, 114: 153—159[doi]
15 Marshall J D, Zhang J. Carbon isotope discrimination and water-use efficiency in native plants of the north-central Rockies. Ecology, 1994, 75: 1887—1895[doi]
16 Smedley M P, Dawson T E, Comstock J P, et al. Seasonal carbon isotope discrimination in a grassland community. Oecologia, 1991, 85: 314—320[doi]
17 Hinckley T M, Brooks J R, Cermak J, et al. Water flux in a hybrid poplar stand. Tree Physiol, 1994, 14: 1005—1018
18 Hollinger D Y, Kellher F M, Schulze E D, et al. Coupling of tree transpiration to atmospheric turbulence. Nature, 1994, 37: 160—162
19 Parker G G. Structure and microclimate of forest canopies. In: Lowman M D, Nadkarni N M, eds. Forest Canopies. San Diego: Academic Press, 1995. 73—106
20 Panek J A, Waring R H. Carbon isotope variation in Douglasfir foliage: Improving the $\delta^{13}C$-climate relationship. Tree Physiol, 1995, 15: 657—663
21 Walcroft A S, Silvester W B, Grace J C, et al. Effects of branch length on carbon isotope discrimination in *Pinus radiate*. Tree Physiol, 1996, 16: 281—286
22 Brooks J R, Flanagan L B, Varney G T, et al. Vertical gradients of photosynthetic gas exchange and refixation of respired CO_2 within boreal forest canopies. Tree Physiol, 1997, l17: 1—12
23 Schulze E D. Plant LIFE forms and their carbon, water, and nutrient relations. In: Plant Physiological Ecology II. Berlin Heidelberg New York: Springer, 1982. 615—676
24 Chabot B F, Hicks D J. The ecology of leaf life spans. Annu Rev Ecol Syst, 1982, 13: 229—259[doi]
25 Körner C H. Leaf diffusive conductance in the major vegetation types of the globe. In: Schulze E D, Caldwell M M, eds. Ecophysiology of Photosynthesis (Ecological Studies 100). Berlin Heidelberg New York: Springer, 1994. 463—490
26 Reich P B, Kloeppel B D, Ellsworth D S, et al. Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. Oecologia, 1995, 104: 4—30
27 Zimmerman J K, Ehleringer J R. Carbon isotope ratios in correlated with irradiance levels in the Panamanian ordinary *Catasetum viridiflvum*. Oecologia, 1990, 83: 247—249[doi]