DOI: 10.5846/stxb201405261081

刘艳杰,许宁,牛海山.内蒙古草原常见植物叶片δ¹³C和δ¹⁵N 对环境因子的响应.生态学报,2016,36(1): - . Liu Y J, Xu N, Niu H S.Response patterns of foliar δ¹³C and δ¹⁵N to environmental factors for the dominant plants in Inner Mongolia steppe, China.Acta Ecologica Sinica,2016,36(1): - .

内蒙古草原常见植物叶片 δ^{13} C 和 δ^{15} N 对环境因子的 响应

刘艳杰,许 宁,牛海山*

中国科学院大学,资源与环境学院,北京 100049

摘要:本研究在中国东北样带沿线的内蒙古草原地区采集了一些常见植物的叶片样品,并测定其δ¹³C和δ¹⁵N值,分析了其统计 学特征以及对环境因子(年平均降雨量和温度)的相应模式。我们发现东北样带草原区同时存在C₃和C₄两种不同光合途径的 植物,但是C₃植物占主导地位,C₄植物数量有限。C₃植物叶片δ¹³C随着年平均降雨量和年平均温度的升高而显著降低,反映了 此区域C₃植物δ¹³C受控于降水量和温度。C₄植物的叶片δ¹³C值随着降雨量的增多而有轻微升高的趋势,但是C₄植物的叶片 δ¹³C值对年平均温度的响应不敏感。不论对C₃植物还是C₄植物而言,叶片δ¹⁵N都随降雨量增加而显著降低,即干旱区的植物 叶片δ¹⁵N大于湿润地区,这说明降水是影响植物叶片δ¹⁵N的一个重要因素。然而两者叶片δ¹⁵N对温度的响应不敏感。 **关键词:**稳定性碳同位素;稳定性氮同位素;温带草原;样带;N循环;水分利用效率

Response patterns of foliar δ^{13} C and δ^{15} N to environmental factors for the dominant plants in Inner Mongolia steppe, China

LIU Yanjie, XU Ning, NIU Haishan*

College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: The determination of plant carbon (C) isotopic concentration is related to the C assimilation and diffusion of CO_2 influenced by water stress. On the other hand, the determination of plant nitrogen (N) isotopic concentration is related to the availability of nutrients and water, and is indicative of N cycling on different spatial and temporal scales. The question arises as to whether a relationship exists in the processing of C and N by vegetation across various physical environments in temperate steppes as evidenced by the natural abundances of C and N in foliage (δ^{13} C and δ^{15} N). Given the strong precipitation and temperature variation, Inner Mongolia is an ideal region for this study. The regional patterns of foliar δ^{13} C and δ^{15} N along the Northeast China Transect (NECT) in Inner Mongolia steppe, and their relationship with environmental factors, which are mean annual precipitation (MAP) and mean annual temperature (MAT), have been studied. We collected 158 samples, which included 18 species of C₃ plants and 5 species of C₄ plants. The δ^{13} C values of C₃ plants in this region range from -28.87% to -22.53% with a mean value of 2.13%, and most values (80% of all data) are higher than 0%. Our results show that δ^{13} C values in C₃ plants decrease significantly with increasing MAP (R^2 = 0.549, P < 0.001), such that the coefficient of δ^{13} C-MAP is -1.16%/100 mm. However, a positive linear relationship exists between the δ^{13} C values of C₄ plants and MAP (R^2 = 0.188, P < 0.05). Foliar δ^{13} C values of C₃ plants also decrease significantly

基金项目:国家自然科学基金资助项目(40871032);中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-EW-QN604)

收稿日期:2014-05-26; 网络出版日期:2015-06-03

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: niuhs@ucas.ac.cn

with increasing MAT ($R^2 = 0.549$, P < 0.05), such that the coefficient of δ^{13} C-MAT is $-0.14\%/1^{\circ}$ C. However, MAT does not significantly affect the δ^{13} C values of C₄ plants ($R^2 = 0.032$, P = 0.432). The δ^{15} N values decrease significantly with increasing MAP, both for C₃ plants ($R^2 = 0.373$, P < 0.001) and C₄ plants ($R^2 = 0.319$, P < 0.01); i.e., plant species occupying a dry habitat has a higher δ^{15} N value as compared to species growing in wet environments, irrespective of whether they are C₃ or C₄ plants. However, MAT does not significantly affect the δ^{15} N values of C₃($R^2 = 0.373$, P = 0.053) and C₄ plants ($R^2 = 0.023$, P = 0.514). Therefore, our conclusions are that the dominant species in this region are C₃ plants, and the foliar δ^{13} C of C₃ plants in this region is dominated by MAP and MAT, and those of C₄ plants is only affected by MAP. Furthermore, both for C₃ and C₄ plants, MAP is an important factor affecting the foliar δ^{15} N, while MAT does not significantly affect the foliar δ^{15} N values of plants in Inner Mongolia.

Key Words: carbon isotope ratios; nitrogen cycle; nitrogen isotope ratios; temperate steppe; transect; water use efficiency

植物叶片的碳同位素组成(δ^{13} C 值)是植物叶片组织合成过程中光合活动的整合,可以反映一定时间内 植物水分散失和碳收获之间的相对关系,常被用来间接指示植物的长期水分利用效率^[1-2]。植物叶片 δ^{13} C 值 的空间差异与降水量、温度等环境梯度变化有关。对 C₃植物而言,在空间尺度上植物的叶片 δ^{13} C 值与水分之 间呈现显著负相关关系,降水越多的地区叶片 δ^{13} C 值越低,水分利用效率越小^[3-11]。但是,对 C₄植物而言,植 物的叶片 δ^{13} C 值对降雨量之间关系尚有一些不确定性^[7,12-13]。同样,植物叶片 δ^{13} C 值与温度之间的关系,不 同的研究得出结论也不尽一致,Wang 的研究表明温度变化对植物叶片 δ^{13} C 值没有显著影响^[14],而 Panek 与 Waring 则认为低温会使植物叶片 δ^{13} C 升高^[15]。

氮是影响和限制植物生长最重要的营养元素之一。植物叶片稳定性氮同位素组成(δ¹⁵N)在很大程度上 受到植物生长环境的影响,植物叶片δ¹⁵N 值可以在一定的时间和空间上揭示与植物生理生态过程相联系的 一系列气候环境信息。植物δ¹⁵N 与水分可利用性相关^[16]:在全球尺度和较小的区域范围内,人们普遍发现 植物叶片δ¹⁵N 随着降水量的增加呈现递减趋势^[17-19]。温度也是影响植物δ¹⁵N 值的重要气候因子,大量研究 表明^[19-21],陆地植物δ¹⁵N 值与其生长温度呈正相关,即随温度升高,植物叶片δ¹⁵N 值增加。但是,也有另外 的研究发现与此不一致的结论^[22-23]。

降水和温度是影响植物生长发育的一个重要因子,也是决定干旱半干旱环境下植物δ¹³C和δ¹⁵N的关键 因子^[12,19,24]。前人的研究多关注植物δ¹³C或者δ¹⁵N对某一个单一环境因子的响应,或者单一的指标对不同 环境因子的响应。因此,在空间尺度上沿着一个自然的降水和温度梯度,同时研究植物的叶片δ¹³C和δ¹⁵N, 及其对降水和温度两个主要环境因子的响应能够有助于理解该生态系统的碳氮循环以及对全球变化的响应 情况。本研究通过对中国东北样带草原区植物叶片δ¹³C和δ¹⁵N值特征,及其对年平均降雨量和年平均温度 的响应模式调查,回答如下科学问题:(1)东北样带草原区植物叶片δ¹³C和δ¹⁵N对年平均降雨量和年平均温 度如何响应?(2)此区域C3和C4植物叶片δ¹³C和δ¹⁵N对年平均降雨量和年平均温度的响应模式是否有所 差异?

1 研究区域概况

本研究的研究区域位于内蒙古草原中东部,采样地点沿着中国东北样带(Northeast China Transect, NECT)自西向东分布。NECT 是中纬度半干旱区的国际地圈-生物圈计划(IGBP)陆地样带之一。该样带位于112°—130°30′E范围内,东西长约1600 km,样带沿43°30′N为中线设置,纬度范围为42°—46°N,南北幅度约300 km^[25]。NECT 是一条位于中纬度温带地区的主要由降水驱动的气候梯度带,在内蒙古地区自西向东分别横跨荒漠草原、典型草原和草甸草原三种不同的草原类型,其草原地带西部降水200mm以下,中部降水在350 mm,而东部降水可达500 mm,NECT 年均温约1.8—5.8 ℃^[25]。

2 研究方法

2.1 样品采集与预处理

2011年8月中下旬,沿东北样带草原区设置12个 取样点(图1,表1),因为沿途草地几乎都有放牧影响, 尽量选择在近期没有明显干扰的典型植物群落类型设 置取样点。在每个取样点沿着一条100 m的样线,在样 线左右0.5 m的范围内采集此区域常见草本植物种的 成熟叶片样品,每个植物种根据其植株叶片的多少分别 采集5—8个重复,然后将其混合作为该植物种的一个 样品,每个样品大概含有20个叶片。每个采样点所采 集的植物种类详见表1。所有植物样品装入牛皮纸信 封,并在在采集的当天放入微波炉杀青。整个实验共采 集植物样品158个,其中包括18种C₃植物,5种C₄ 植物。



Fig.1 Locations of the sampling sites along the NECT in 2011

样品带回实验室后,置于烘箱内 65℃下烘干 72 h 至恒重。所有样品用球磨机(MM400, Fa. Retsch, Haan, Germany)粉碎,粉碎后的样品采用同位素质谱仪(MAT253, Finnigan MAT, Bremen, Germany)测定植物叶片 $\delta^{13}C_{\lambda}\delta^{15}N_{\delta}$ 植物叶片 $\delta^{13}C_{\lambda}\delta^{15}N_{\delta}$ 值由以下公式计算:

 $\delta A = (R_{\text{#}\text{H}}/R_{\text{$\vee{R}\)}} - 1) \times 1000(\%)$

其中,δA 为植物叶片δ¹³C、δ¹⁵N; R_#是植物叶片¹³C /¹²C、¹⁵N / ¹⁴N 值; R_{标准}是标样¹³C / ¹²C、¹⁵N / ¹⁴N 值,碳、氮同位素的标样分别为国际通用标准物质 V-PDB 和空气中 N₂。

2.3 气象数据来源与统计分析

本研究中所有植物样品取样点年平均降雨量和年平均温度的数据均来自世界气候数据库(Worldcilm) (http://www.worldclim.org/)。用于提取数据的图层的空间分辨率为当前条件(Current conditions 1950— 2000)下的 30 arc-seconds(1 km),用于提取数据的软件为 ArcGIS 9.2。所有数据分析及作图均使用 R 3.0.2 统 计软件^[26],为了验证 C₃和 C₄植物的叶片 δ^{13} C、 δ^{15} N 值是否与环境因子(年平均降雨量和年平均温度)存在线 性关系,我们利用线性回归分析植物叶片 δ^{13} C、 δ^{15} N 与年平均降雨量之间的相关性,并且利用逐步回归的方 法,以降雨和温度为影响因子来对植物叶片 δ^{13} C、 δ^{15} N 进行多元线性回归分析,来最终确定那个因子对其影 响更重要。

3 结果与分析

3.1 植物叶片 δ¹³C 和 δ¹⁵N 的统计学特征

中国东北样带草原区植物叶片 δ^{13} C 呈明显的双峰分布(图 2a),说明在此区域内同时存在 C₃和 C₄两种不同光合途径的植物^[27],并且 C₃植物在此区域占主导地位(表 1)。此区域 C₃植物叶片 δ^{13} C 的分布区间为-28. 87% - -22.53%,位于之前报道的中国区域 C3 植物的 δ^{13} C 在-33.50% - -22.00%之间的范围内;此区域 C₃植物 δ^{13} C 平均值为-25.25%,该平均值比中国区域 187 个采样点 478 种 C₃植物叶片的 δ^{13} C 平均值(-27. 10%)偏正,一定程度上说明此研究区域的在我国属于偏干旱区域^[28]。此区域 C₄植物叶片 δ^{13} C 的分布区间 为-14.06% - -11.64%,平均值为 13.15%,此分布区间和平均值基本与之前报道的中国北方黄土区 C₄植物 叶片 δ^{13} C 一致^[13]。有研究表明全球 C₄植物 90%左右的 δ^{13} C 值分布在-11.0% - -15.0%之间^[29],与之相 比,中国东北样带 C₄植物 δ^{13} C 值的变化范围以更加集中(图 2)。

			Table 1	1 Characters of th	le sampling sites a	ulong Northeast	China Transect (NECT) in Inner Mongolia
取样点 Site	经度 Longitude/(°)	纬度 Latitude∕ (°)	海拔 Altitude∕ m	年平均温度 Mean annual temperature/℃	年平均降雨量 Mean annual precipiation/ mm	草原类型 Grassland type	植物光合类型 Plant photosynthesis type	采集植物名称 Species names
-	112.24	43.87	1018	3.24	148	荒漠草原	c ³	雾滨蓉,克氏针茅,天门冬,矮韭,狭叶锦鸡儿
							C4	猪毛菜,骆驼蓬
2	112.85	43.99	941	3.38	168	荒漠草原	c_3	克氏针茅,冷蒿,天门冬,矮韭,阿氏旋花,小叶锦鸡儿,狭叶锦鸡儿
							C4	蒺藜,猪毛菜
3	113.19	43.79	1020	3.08	188	荒漠草原	C ₃	栉叶蒿,克氏针茅,多根葱,天门冬,阿氏旋花,狭叶锦鸡儿
							C4	猪毛菜
4	113.77	43.97	1054	2.36	208	荒漠草原	C3	栉叶蒿,克氏针茅,天门冬,矮韭,阿氏旋花,小叶锦鸡儿,狭叶锦鸡儿
							C4	狗尾草,蒺藜,木地肤
S	114.28	44.05	1048	1.93	225	荒漠草原	C3	栉叶蒿,克氏针茅,羊草,狭叶锦鸡儿
							C_4	木地肤
9	115.14	44.19	1310	0.08	269	典型草原	C_3	东北茵陈蒿,栉叶蒿,雾滨藜,克氏针茅,冰草,冷蒿,多根葱,天门冬,羊草,花苜蓿,小叶锦鸡儿
							C_4	木地肤,猪毛菜
7	116.31	44.1	1159	1.18	304	典型草原	C_3	东北茵陈蒿,栉叶蒿,雾滨藜,冰草,冷蒿,大针茅,羊草,花苜蓿,菊叶委 陵菜,小叶锦鸡儿
							C_4	猪毛菜狗尾草
8	117.52	44.68	967	1.28	328	草甸草原	C_3	簉子菜,冰草,大针茅,羊草,菊叶委陵菜
							C_4	狗尾草,猪毛菜
6	117.99	44.11	1469	-0.35	421	典型草原	C_3	东北茵陈蒿, 遙子菜, 冷蒿, 羊草, 花苜蓿, 草木樨状黄芪, 菊叶委陵菜
							C_4	狗尾草
10	119.27	43.86	576	4.6	374	草甸草原	C ₃	东北茵陈蒿,篷子菜,冰草,冷蒿,大针茅,花苜蓿,草木樨状黄芪,菊叶委 陵菜
							C_4	猪毛菜
11	120.53	44.39	459	5.35	402	典型草原	C_3	东北茵陈蒿,冰草,冷蒿,大针茅,羊草,花苜蓿
							C_4	蒺藜
12	121.96	44.26	179	6.18	391	草甸草原	C_3	东北茵陈蒿,雾滨藜,冰草,冷蒿,羊草,花苜蓿,草木樨状黄芪
							C_4	蒺藜,猪毛菜,狗尾草

http://www.ecologica.cn

4

36卷

中国东北样带草原区植物叶片δ¹⁵N 呈单峰分布(图 2b)。植物叶片δ¹⁵N 的分布区间在-2.63‰-8.57‰ 之间(图 2b),其中多于 80%的数据分布在 0‰以上,为正值。植物叶片δ¹⁵N 的平均值为2.13‰。此区域植物 叶片δ¹⁵N 的波动范围落在目前报道的中国北方植物叶片δ¹⁵N 的分布区间之内(-5.1‰-13.0‰)^[30],但是与 之相比,此区域的叶片δ¹⁵N 值的变化范围以更加集中,原因可能是因为我们仅仅研究了东北样带上草原这个 单一生态系统类型的植物样品。





3.2 植物叶片 δ¹³C 值和年平均降雨量的关系

东北样带草原区的 C₃和 C₄植物叶片 δ^{13} C 值对年 平均降雨量的响应有所差异(图 3)。此区域 C₃植物叶 片 δ^{13} C 值与年平均降雨量呈极显著负相关(图 3; R^2 = 0.549, P<0.001),其中年平均降雨量每增加 100 mm, 叶片 δ^{13} C 值偏负 1.16‰。该区域 C₄植物叶片 δ^{13} C 值 与年平均降雨量呈正相关关系(图 3; R^2 = 0.188, P< 0.05)。适应较为干旱的环境 C₃植物会表现出较高的 叶片 δ^{13} C^[27],本研究显示在降雨量高的地区的植物比 生长在干旱地区植物的叶片 δ^{13} C 值低,并且随着年平 均降雨量的增加 C₃植物的叶片 δ^{13} C 呈显著递减趋势, 这种趋势与目前的绝大部分研究结果一致^[7-8,31-33],反 映了此区域 C₃植物 δ^{13} C 受控于降水量,可以表征该区 域水分的可利用性。

尽管大部分研究认为 C₄植物的叶片 δ¹³C 值对环境 因子水分的响应不敏感^[7,34],但我们针对于东北样带草 原区 C₄植物的研究发现:东北样带草原区 C₄植物的叶



图 3 植物叶片 δ^{13} C 值和年平均降雨量的相关性



片 δ^{13} C 值随着降雨量的增多而有升高的趋势,而这恰好与降雨量对 C3 植物叶片 δ^{13} C 值的影响相反^[7-8,29]。 C₄植物的同位素组成不仅与叶片细胞间 CO₂浓度和大气 CO₂的浓度的比率(C_i/C_a)有关,还取决于在光合过 程中未被 Rubsico 羧化而泄露返回叶肉细胞中的 CO₂所占整个 C₄二羧酸释放的 CO₂的比例(ϕ)^[13,35-36]。对 C₄植物而言,当 ϕ 大于 0.35 时,叶片 δ^{13} C 值与 C_i/C_a 呈负相关,反之,叶片 δ^{13} C 值与 C_i/C_a 呈正相关关 系^[36]。在我们的研究中,C₄植物叶片 δ^{13} C 值随着水分减少而降低,这可能是由于 ϕ 大于 0.35 时, C_i/C_a 的降 低引起的;而 C_3 植物植物叶片 δ^{13} C 值随着水分减少而升高,这可能是由于水分降低,引起气孔关闭, C_i/C_a 的减小导致的。与本研究相似的结果也在其他的研究中发现^[37-38],但是也有相反的结果出现在类似的研究中,例如 Buchmann、Ghannoum 等人就发现干旱显著增加大部分 C_4 植物的 δ^{13} C^[39-40]。

3.3 植物叶片 δ¹³C 值和年平均温度的关系

东北样带草原区的 C3 和 C4 植物叶片 δ^{13} C 值对年平均温度的响应有所差异(图 4)。此区域 C₃植物叶片 δ^{13} C 值与年平均温度呈负相关(图 4; R^2 = 0.549, P<0.05),其中年平均温度每增加 1 ℃,叶片 δ^{13} C 值偏负 0.14‰。该区域 C₄植物叶片 δ^{13} C 值与年平均温度线性相关关系不显著(图 4; R^2 = 0.032, P=0.432)。

我们的研究结果与已有部分研究结果—致^[41-42],C₃植物叶片δ¹³C值与温度呈负相关。但是,也有研究结 果表明植物叶片δ¹³C值与环境因子温度之间存在弱的正相关关系。可能的解释是,植物叶片δ¹³C值与温度 或正或负关系的存在于植物生长季温度高于或者低于植物生长的最适合温度密切相关^[43]。本研究显示。温 度对 C₃植物碳同位素的分馏有一定影响。

3.4 植物叶片δ¹⁵N值和年平均降雨量的关系

在东北样带草原区,不论是 C₃还是 C₄植物,其叶片 δ^{15} N 与年平均降雨量呈显著负相关(图 5;C₃, R^2 = 0.373, P<0.001;C₄, R^2 = 0.319, P<0.01),其中对 C₃植物而言,年平均降雨量每增加 100 mm,叶片 δ^{15} N 值偏 负 1.27‰,而对 C₄植物来说,年平均降雨量每增加 100 mm,叶片 δ^{15} N 值偏负 1.08‰。



不论对于东北样带草原区的 C₃植物还是 C₄植物而言,降水是影响植物叶片 δ^{15} N 的一个重要因素。本研 究中所观察的叶片 δ^{15} N 随降雨量增加而降低的趋势,与很多研究结果一致^[12,17,19,30],即干旱区的植物叶片 δ^{15} N 大于湿润地区。但是,植物叶片 δ^{15} N 值对年平均降雨量的响应建度因研究区域的不同而有所差异。东 北样带草原区植物叶片 δ^{15} N 值对年平均降雨量的响应速率与中国其他两个区域的研究结果基本一致(-1. 0‰ / 100 mm)^[30,44],但是此区域的叶片 δ^{15} N 对年降雨量的响应速率要大于在南非的研究结果(-0.47‰ / 100 mm)^[18],小于全球范围内得到的植物 δ^{15} N 对年降雨量的响应速率(-2.6‰ / 100 mm)^[45]。

植物叶片 δ¹⁵N 随年平均降雨量的增加而降低的机制可能是降水量改变了土壤氮库中¹⁵N 富集过程。东 北样带草原区 0 — 20 cm 土壤 pH 值 7 以上,为碱性土壤,表层土壤的 pH 值会显著影响了铵态氮挥发;同时, 东北样带的荒漠草原由于年降雨量少,蒸发量大,这使得土壤中铵态氮至地表挥发掉,这个过程丰富了土壤氮 库的¹⁵N^[46]。此区域氮循环开放程度增加,土壤中发生了¹⁵N的富集过程,最终使植物叶片δ¹⁵N偏正^[47];而在 降雨量较多的草甸草原区,由于土壤湿度较大,土壤微生物活性降低,呼吸速率减慢,土壤净消化作用会受到 抑制,土壤无机氮的有效性降低,这样就抑制了土壤氮库中¹⁵N的富集,从而导致植物叶片δ¹⁵N偏负^[48]。东 北样带植物叶片δ¹⁵N随着年平均降雨量的增加而递减表明,与相对湿润的草甸草原相比,较为干旱的荒漠草 原氮循环更加开放^[12,19,49]。

3.5 植物叶片 δ¹⁵N 值和年平均温度的关系

在东北样带草原区 C_3 植物叶片 δ^{15} N 与年平均温度 无显著负相关(图 6; R^2 = 0.373, P = 0.053);同样对 C_4 植物来说,年平均温度对其叶片 δ^{15} N 值影响也不显著 (图 6; R^2 = 0.023, P = 0.514)。

尽管大量的研究表明,在全球尺度和较小的区域范 围内,陆地植物 δ^{15} N 值与其生长温度成正相关,即随着 温度升高,植物 δ^{15} N 值增加^[19-21]。也有少部分研究发 现 C₃植物的叶片 δ^{15} N 值与年平均温度之间是负相关关 系^[22]。尽管我们在做一元线性回归分析的时候,发现 C₃植物的叶片 δ^{15} N 值与年平均温度之间是呈负相关关 系($R^2 = 0.034$, P < 0.05),但是多元线性回归分析的结 果显示,在东北样带的草原区,C₃植物的叶片 δ^{15} N 值与 年平均温度之间的线性关系不显著。对于出现这种结 果可能的一个原因是"雨热同期"效应的存在,即在植 物生长季增加降水所导致的 δ^{15} N 值的偏负效应要大于





受温度增加而导致的植物 $\delta^{15}N$ 值的偏正效应,也就意味着东北样带草原区植物 $\delta^{15}N$ 值与温度的这种负相关 趋势并未真实的反映此区域 C3 植物 $\delta^{15}N$ 值与温度的关系。

4 结论

通过对中国东北样带草原区植物叶片δ¹³C和δ¹⁵N值的分布区间,及其对年平均降雨量和年平均温度响 应模式的研究可以得出以下的初步结论:

(1)东北样带草原区同时存在 C₃和 C₄两种不同光合途径的植物,C₃植物占主导地位。

(2)东北样带草原区 C₃植物叶片 δ¹³C 同时受控于年平均降雨量和年平均温度;而此区域 C₄植物的叶片 δ¹³C 值随着的增多而升高,对年平均温度的响应不敏感。

(3) 不论东北样带草原区的 C_3 还是 C_4 植物,叶片 $\delta^{15}N$ 随年平均降雨量的增加而呈现出显著降低的趋势, 而对温度响应不敏感,这说明降水是影响此区域 C_3 植物叶片 $\delta^{15}N$ 的一个重要因素。

参考文献(References):

- [1] 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. Australian Journal of Plant Physiology, 1982, 9(2): 121-137.
- [2] Stewart G R, Turnbull M H, Schmidt S, Erskine P D. ¹³C natural abundance in plant communities along a rainfall gradient: a biological integrator of water availability. Australian Journal of Plant Physiology, 1995, 22(1): 51-55.
- [3] Ehleringer J R. Variation in leaf carbon isotope discrimination in *Encelia farinosa*: implications for growth, competition, and drought survival.
 Oecologia, 1993, 95(3): 340-346.
- [4] Chen S P, Bai Y F, Lin G H, Han X G. Variations in life-form composition and foliar carbon isotope discrimination among eight plant communities

under different soil moisture conditions in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. Ecological Research, 2005, 20(2): 167-176.

- [5] Seibt U, Rajabi A, Griffiths H, Berry J A. Carbon isotopes and water use efficiency: sense and sensitivity. Oecologia, 2008, 155(3): 441-454.
- [6] Corcuera L, Gil-Pelegrin E, Notivol E. Phenotypic plasticity in *Pinus pinaster* δ¹³C: environment modulates genetic variation. Annals of Forest Science, 2010, 67(8): 812-812.
- [7] Prentice I C, Meng T T, Wang H, Harrison S P, Ni J, Wang G H. Evidence of a universal scaling relationship for leaf CO₂ drawdown along an aridity gradient. New Phytologist, 2011, 190(1): 169-180.
- [8] Liu Y J, Niu H S, Xu X L. Foliar δ¹³C response patterns along a moisture gradient arising from genetic variation and phenotypic plasticity in grassland species of Inner Mongolia. Ecology and Evolution, 2013, 3(2): 262-267.
- [9] 刘艳杰,张立荣,牛海山,仲延凯,徐兴良,张翠芳.降雨量对大针茅水分利用效率的影响.中国科学院研究生院学报,2013,30(3): 334-338.
- [10] Letts M G, Johnson D R E, Coburn C A. Drought stress ecophysiology of shrub and grass functional groups on opposing slope aspects of a temperate grassland valley. Botany, 2010, 88(9): 850-866.
- [11] Liu Y J, Zhang L R, Niu H S, Sun Y, Xu X L. Habitat-specific differences in plasticity of foliar δ¹³C in temperate steppe grasses. Ecology and Evolution, 2014, 4(5): 648-655.
- [12] Swap R J, Aranibar J N, Dowty P R, Gilhooly W P, Macko S A. Natural abundance of ¹³C and ¹⁵N in C₃ and C₄ vegetation of southern Africa: patterns and implications. Global Change Biology, 2004, 10(3): 350-358.
- [13] 王国安,韩家懋,周力平,熊小刚,谭明,吴振海,彭隽.中国北方黄土区 C₄植物稳定碳同位素组成的研究.中国科学 D 辑, 2005, 35 (12):1174-1179.
- [14] Wang G A, Li J Z, Liu X Z, Li X Y. Variations 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. Quaternary Science Reviews, 2013, 63: 83-90.
- [15] Panek J A, Waring R H. Stable carbon isotopes as indicators of limitations to forest growth imposed by climate stress. Ecological Applications, 1997, 7(3): 854-863.
- [16] Tilman D. Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities. Princeton: Princeton University Press, 1988.
- [17] Robinson D. δ¹⁵N as an integrator of the nitrogen cycle. Trends in Ecology & Evolution, 2001, 16(3): 153-162.
- [18] Aranibar J N, Otter L, Macko S A, Feral C J W, Epstein H E, Dowty P R, Eckardt F, Shugart H H, Swap R J. Nitrogen cycling in the soil-plant system along a precipitation gradient in the Kalahari sands. Global Change Biology, 2004, 10(3): 359-373.
- [19] 刘贤赵,张勇,宿庆,田艳林,王庆,全斌.陆生植物氮同位素组成与气候环境变化研究进展.地球科学进展,2014,29(2):216-226.
- [20] Martinelli L A, Piccolo M C, Townsend A R, Vitousek P M, Cuevas E, McDowell W, Robertson G P, Santos O C, Treseder K. Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: Tropical versus temperate forests. Biogeochemistry, 1999, 46(1/3): 45-65.
- [21] 刘晓宏,赵良菊, Gasaw M, 高登义, 秦大河, 任贾文. 东非大裂谷埃塞俄比亚段内 C₃植物叶片 δ¹³ C 和 δ¹⁵ N 及其环境指示意义. 科学通报, 2007, 52(2): 199-206.
- [22] 刘卫国, 王政. 黄土高原现代植物—土壤氮同位素组成及对环境变化的响应. 科学通报, 2008, 53(23): 1917-1924.
- [23] Craine J M, Elmore A J, Aidar M P M, Bustamante M, Dawson T E, Hobbie E A, Kahmen A, Mack M C, McLauchlan K K, Michelsen A, Nardoto G B, Pardo L H, Peñuelas J, Reich P B, Schuur E A G, Stock W D, Templer P H, Virginia R A, Welker J M, Wright I J. Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability. New Phytologist, 2009, 183(4): 980-992.
- [24] Hartman G, Danin A. Isotopic values of plants in relation to water availability in the Eastern Mediterranean region. Oecologia, 2010, 162(4): 837-852.
- [25] 张新时,高琼,杨奠安,周广胜,倪健,王权.中国东北样带的梯度分析及其预测.植物学报,1997,39(9):785-799.
- [26] The R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, 2005.
- [27] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology, 1989, 40: 503-537.
- [28] 任书杰,于贵瑞.中国区域 478种 C3植物叶片碳稳定性同位素组成与水分利用效率.植物生态学报, 2011, 35(2): 119-124.
- [29] Deines P. Chapter 9 -The isotopic composition of reduced organic carbon // Mark B, ed. Handbook of Environmental Isotope Geochemistry. Berlin, Heidelberg: Springer Verlag, 1980: 329-406.
- [30] Ma J Y, Sun W, Liu X N, Chen F H. Variation in the stable carbon and nitrogen isotope composition of plants and soil along a precipitation gradient in Northern China. PLoS ONE, 2012, 7(12): e51894.
- [31] Kohn M J. Carbon isotope compositions of terrestrial C₃ plants as indicators of (paleo) ecology and (paleo) climate. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(46): 19691-19695.

9

- [32] Wang G A, Han J M, Liu D S. The carbon isotope composition of C₃ herbaceous plants in loess area of northern China. Science in China Series D: Earth Sciences, 2003, 46(10): 1069-1076.
- [33] Diefendorf A F, Mueller K E, Wing S. Global patterns in leaf ¹³C discrimination and implications for studies of past and future climate. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(13): 5738-5743.
- [34] Wang G, Feng X, Han J, Zhou L, Tan W, Su F. Paleovegetation reconstruction using δ¹³C of Soil Organic Matter. Biogeosciences, 2008, 5: 1325-1337.
- [35] Wang G A, Han J M, Zhou L P, Xiong X G, Wu Z H. Carbon isotope ratios of plants and occurrences of C₄ species under different soil moisture regimes in arid region of Northwest China. Physiologia Plantarum, 2005, 125(1): 74-81.
- [36] Henderson S A, von Caemmerer S, Farquhar G D. Short- term measurements of carbon isotope discrimination in several C4 spe-cies. Functional Plant Biology, 1992, 19(3): 263-285.
- [37] Tieszen L L, Boutton T W. Stable carbon isotopes in terrestrial ecosystem research // Rundel P W, Ehleringer J R, Nagy K A, eds. Stable Isotopes in Ecological Research. Berlin: Springer-Verlag, 1989: 167-195.
- [38] Schulze E D, Schulze R E W, Trimborn P, Ziegler H. Diversity, meta-bolic types and δ¹³C carbon isotope ratios in the grass flora of Namibia in relation to growth form, precipitation and habitat conditions. Oecologia, 1996, 106(3): 352-369.
- [39] Buchmann N, Brooks J R, Rapp K D, Ehleringer J R. Carbon isotope composition of C₄ grasses is influenced by light and water supply. Plant, Cell & Environment, 1996, 19(4): 392-402.
- [40] Ghannoum O, von Caemmerer S, Conroy J P. The effect of drought on plant water use efficiency of nine NAD ME and nine NADP ME Australian C₄ grasses. Functional Plant Biology, 2002, 29(11): 1337-1348.
- [41] Leavitt S W, Long A. Evidence for ¹³C/¹²C fractionation between tree leaves and wood. Nature, 1982, 298(5876): 742-743.
- [42] 王国安,韩家懋,周力平.中国北方 C3植物碳同位素组成与年均温度关系.中国地质,2002,29(1):55-57.
- [43] Schleser G H, Helle G, Lücke A, Vos H. Isotope signals as climate proxies: the role of transfer functions in the study of terrestrial archives. Quaternary Science Reviews, 1999, 18(7): 927-943.
- [44] Liu W G, Wang Z. Nitrogen isotopic composition of plant-soil in the Loess Plateau and its responding to environmental change. Chinese Science Bulletin, 2009, 54(2): 272-279.
- [45] Amundson R, Austin A T, Schuur E A G, Yoo K, Matzek V, Kendall C, Uebersax A, Brenner D, Baisden W T. Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen. Global Biogeochemical Cycles, 2003, 17(1), doi: 10.1029/2002GB001903.
- [46] Cheng W X, Chen Q S, Xu Y Q, Han X G, Li L H. Climate and ecosystem ¹⁵N natural abundance along a transect of Inner Mongolian grasslands: Contrasting regional patterns and global patterns. Global Biogeochemical Cycles, 2009, 23(2): GB2005, doi: 10.1029/2008GB003315.
- [47] Austin A T, Sala O E. Foliar δ¹⁵N is negatively correlated with rainfall along the IGBP transect in Australia. Australian Journal of Plant Physiology, 1999, 26(3): 293-295.
- [48] Sah S P, Brumme R. Altitudinal gradients of natural abundance of stable isotopes of nitrogen and carbon in the needles and soil of a pine forest in Nepal. Journal of Forest Science, 2003, 49(1): 19-26.
- [49] Wang A, Fang Y T, Chen D X, Koba K, Makabe A, Li Y D, Luo T S, Yoh M. Variations in nitrogen-15 natural abundance of plant and soil systems in four remote tropical rainforests, southern China. Oecologia, 2014, 174(2): 567-580.