DOI: 10.5846/stxb201804170873

董雪,李永华,辛智鸣,刘明虎,郝玉光,刘丹一,陈新均,张正国.唐古特白刺叶性状及叶片δ¹³C、δ¹⁵N沿降水梯度的变化特征.生态学报,2019,39 (10): - .

Dong X, Li Y H, Xin Z M, Liu M H, Hao Y G, Liu D Y, Chen X J, Zhang Z G. Variation in leaf traits and leaf δ^{13} C and δ^{15} N content in *Nitraria* tangutorum along precipitation gradient. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(10): - .

唐古特白刺叶性状及叶片 $\delta^{13} C_{\lambda} \delta^{15} N$ 沿降水梯度的变化特征

董雪2,5,李永华1,3,4,*,辛智鸣2,5,刘明虎2,5,郝玉光2,5,刘丹一6,陈新均1,张正国1

1 中国林业科学研究院荒漠化研究所,北京 100091
2 中国林业科学研究院沙漠林业实验中心,磴口 015200
3 库姆塔格荒漠生态系统国家定位观测研究站,敦煌 736200
4 甘肃敦煌荒漠生态系统国家定位观测研究站,敦煌 736200
5 内蒙古磴口荒漠生态系统国家定位观测研究站,磴口 015200
6 中国治沙暨沙业学会,北京 100091

摘要:叶片性状反映了植物对环境的适应能力及自我调控能力。以唐古特白刺天然种群为研究对象,沿 300—40 mm 年降水梯度,测定了 7 个样地的唐古特白刺叶片性状及叶片 δ¹³C \δ¹⁵N。结果表明:(1)沿降水梯度变化,7 个地区唐古特白刺叶宽、长宽 比、叶厚、叶面积、比叶面积、叶氮含量、叶片 δ¹³C 和 δ¹⁵N 变异性显著(P<0.05),而叶长差异不显著(P>0.05)。唐古特白刺通过 叶片各功能性状间的调节来适应环境的变化,并形成性状间的最佳功能组合。(2)唐古特白刺叶片 δ¹³C 与叶面积、比叶面积呈 负相关关系,与叶氮含量呈正相关关系,但其相关性均未达到显著性水平(P>0.05),仅与地下水埋深表现出了极显著的正相关 关系(P<0.01)。在降水量小于 100 mm 的区域,白刺主要利用地下水源,成为隐域植被,从而降低了对其它环境因子的响应。(3)叶片厚度和叶氮含量可以作为体现不同地区间唐古特白刺差异的叶功能性状。数据显示叶片厚度与年平均温度正相关 (P<0.05),尤其与年最高气温大于 35℃日数关系更为密切(P<0.01);在高温环境下,叶片增厚的同时叶氮含量显著降低(P<0.05),而这一过程中叶片 δ¹⁵N 值却有增加趋势(*R*² = 0.62,*P*<0.05),因此叶厚度和叶氮含量对叶片 δ¹⁵N 的相对影响在干旱与 半干旱区之间发生转变,这为进一步探究干旱区荒漠植被的水分限制阈值提供了新思路。 **关键词**;唐古特白刺;叶性状;稳定同位素;降水梯度;环境因子

Variation in leaf traits and leaf δ^{13} C and δ^{15} N content in *Nitraria tangutorum* along precipitation gradient

DONG Xue^{2,5}, LI Yonghua^{1,3,4,*}, XIN Zhiming^{2,5}, LIU Minghu^{2,5}, HAO Yuguang^{2,5}, LIU Danyi⁶, CHEN Xinjun¹, ZHANG Zhengguo¹

1 Institute of Desertification Studies, Chinese Academy Forestry, Beijing 100091, China

2 Experimental Center of Desert Forestry, Chinese Academy Forestry, Dengkou 015200, China

3 National Forestry Bureau's Kumtage Desert Ecosystem Location Research Station, Dunhuang736200, China

4 State Forestry Administration Dunhuang Desert Ecosystem Location Research Station, Dunhuang 736200, China

5 State Forestry Administration Dengkou Desert Ecosystem Location Research Station, Dengkou 015200, China

6 China Sand Industry Association, Beijing 100091, China

基金项目:中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金中国林业科学研究院资助项目(CAFYBB2016MA012);国家自然科学基金(41671049,31200536,4167012152)

收稿日期:2018-04-17; 网络出版日期:2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: lyhids@ caf.ac.cn

Abstract: Leaf traits reflect the adaptability of plants to their surrounding environment and their self-regulatory capacity. In this study, the leaf traits, and leaf δ^{13} C and δ^{15} N content of *Nitraria tangutorum* natural populations were determined along the precipitation gradient (from 300 to 40 mm) in seven experimental plots. The results showed the following. (1) With changes in precipitation gradient, the leaf width (LW), length to width ratio (LWR), leaf thickness (LT), leaf area (LA), specific leaf area (SLA), leaf nitrogen content (LNC), and leaf δ^{13} C and δ^{15} N content of N. tangutorum in the seven plots were significantly different (P < 0.05), but the difference in leaf length (LL) was not significant (P > 0.05). N. tangutorum adapted to the changes in the environment by regulating various functional traits of its leaves and forming optimum functional combinations of the traits. (2) There was a negative correlation between leaf $\delta^{13}C$ content and leaf area (LA), and SLA, and positive correlation between leaf δ^{13} C content and LNC; however, these correlations were not significant (P>0.05). Only groundwater depth and leaf δ^{13} C content showed a very significant positive correlation (P< 0.01). In the areas with precipitation < 100 mm, N. tangutorum mainly used groundwater sources, thereby becoming a hidden vegetation, which reduced its response to other environmental factors. (3) The LT and LNC can be used as leaf functional traits that reflect the difference in N. tangutorum among different regions. The data showed that LT was positively correlated with the annual average temperature (P < 0.05), especially on days when the annual maximum temperature was> 35 °C (P < 0.01). In high-temperature environments, LNC decreased significantly (P < 0.05), but LT and leaf δ^{15} N content increased during this process ($R^2 = 0.62$, P < 0.05). Therefore, the relative influence of LT and LNC on leaf δ^{15} N content changed between arid and semi-arid regions, providing new insights to further explore the water limit threshold of desert vegetation in arid regions.

Key Words: Nitraria tangutorum Bobr.; leaf trait; stable isotope; precipitation gradient; environmental factor

叶片性状是反映植物对环境生存策略的重要因子^[1-2]。近20年来,围绕植物适应性、竞争、演替等内容国 内外进行了大量研究^[3-4]。总结现有研究表明,叶片形态(长、宽、长宽比、面积、厚度等)、比叶面积(比叶重)、 叶氮含量之间存在显著的相关关系^[5-8]。同时,叶性状因子随水分、养分、辐射、温度等环境因子变化而变 化^[5,7]。最终,通过叶性状的调整实现对限制资源的优化利用,获取较高的光合生产能力。例如,随水分有效 性减少或辐射(温度)的增加,叶片变小、变厚、比叶面积降低、叶氮含量增加,从而实现在减少单叶蒸发面积 的同时提高光合速率,增加水分利用效率^[4,9-10];在高水分环境、低光、低养分环境下,叶片变薄、比叶面积增 加、叶氮含量降低,增加氮在光合组织投资比例,提高养分或光的利用效率^[8,11];在低温环境下,叶片也出现变 小、变厚、比叶面积降低、叶氮含量增加的特征,这一特征将有利于叶片保持较高的温度、减少低温的伤害,从 而提高光合生产能力^[12-13]。有关干旱区植物的研究仍存在滞后现象,现有研究结果表明,干旱区植物叶性状 之间以及叶性状与环境因子(降水、温度)耦合关系变弱甚至消失^[14-15],叶性状对植物的影响(如长期水分利 用效率,δ¹³C)有别于其他区域的变化趋势^[10,12]。这一混乱的特征可能与干旱区植物生境异质性的增加有 关,从而无法应用单个环境因子或叶性状因子解释植物的生存适应特征^[15-16]。

叶片稳定碳氮同位素,受生长环境的影响较大,用于指示和评估植物生理代谢与水分利用效率^[17-18],可 记录物源信息和环境变化^[19]。¹³C同位素在一定程度上可以反映植物所受的水分胁迫程度和水分利用效率, 荒漠区植物个体生长及对水分生理响应较明显,且在干旱年份随着地下水位的下降而下降^[20],而环境变化和 植物生理调节对植物个体、品种、群落之间的影响存在较大差异,叶片形态变化必将影响叶片瞬时或长期水分 利用效率^[21]。植物δ¹⁵N除受其本身对氮的生理代谢过程控制外,很大程度上还受各种环境因素的影响,因 而δ¹⁵N值在植物种内和种间存在显著差异,其同位素组成在形成过程中能响应植物所处的环境变化^[22]如气 候、土壤类型等以海拔分异研究为主但变化趋势并不完全一致。因此,探讨当前环境因子与植物碳氮同位素 组成的关系,有助于揭示和预测未来全球变化对植物水分生理和生态系统氮素走向的影响,同时也可以将获 得的植物δ¹³C、δ¹⁵N与环境因子关系的结果应用于植被恢复重建。

为此,本研究选择干旱区常见优势种群唐古特白刺为研究对象,沿 300—40 mm 的降水梯度,设置 7 个区域进行调查取样,测定了不同降水环境下唐古特白刺叶片性状(长,宽、长宽比、叶面积、比叶面积、叶氮含

量)、叶片δ¹³C和δ¹⁵N值,同时结合环境因子如地下水埋深、降水、温度、温度等,系统分析了不同降水环境下 唐古特白刺叶片性状、叶片δ¹³C和δ¹⁵N变化特征及影响其变化的环境因子。

1 材料与方法

1.1 样地设置与特征

在唐古特白刺群落天然分布区,沿降雨梯度(300—40 mm),设置了 7 个调查区(表 1)。2013 年至 2015 年的 8—9月,我们在每个调查区内选择地势较为平坦的区域,设置了 3 个 10 m×10 m 调查样方,每个样方间 隔 50 m 以上,并保证每个样方内至少包含 1 个没有明显退化特征的唐古特白刺沙包。通过实地勘测调查,获 取样地周边地下水埋深数据,地下水取样点与调查点的距离不超过 0.5 km。同时,利用国家气象局气象共享 网站,分年度获取了 7 个研究区 2013—2015 年逐日气象数据,并依此计算了 7 个研究区采样当年的年平均降 雨量,年平均气温、年平均相对湿度及年最高气温大于 35 ℃日数。7 个调查样地位置及区域环境特征见表 1。

	表 1 样地位置与环境特征											
		Tal	ole 1 Sample	Location and E	nvironmental Cha	racteristics						
站点各样地 Site	纬度 Latitude	经度 Longitude	海拔 Altitude/m	年平均降雨量 Mean precipitation/ mm	年平均气温 Mean annual temperature/℃	相对湿度 Relative humidity/%	>35℃日数/d > 35℃Days	地下水埋深 Groundwater depth/m				
鄂托克旗	39.10	107.98	1380.3	269.8	7.2	47.0	2	5.6				
阿拉善左旗	38.83	105.67	1561.4	208.2	8.3	40.4	1	6.4				
景泰	40.75	104.05	1630.9	185.1	8.8	47.2	2	28.8				
磴口	37.18	107.42	1039.3	142.2	8.0	48.6	4	6.8				
民勤	38.63	103.08	1367.5	115.3	8.5	44.8	5	26.8				
金塔	40.30	99.52	1177.4	55.8	8.5	45.0	8	3.8				
敦煌	40.15	94.68	1139.0	39.5	9.7	42.6	16	4.5				

所选择的7个样地以封育为主,人为干扰较少。地貌类型以固定或半固定沙地为主。随着降水减少,从鄂 托克旗到敦煌,除唐古特白刺以外,其他优势物种从草本逐渐变化为半灌木、灌木;常见物种从多年生植物、沙生 一年生短命植物逐步变化为沙生或盐生一年生短命植物;同时,随降水减少样地内物种数量也急剧减少(表2)。

表 7 研究区 7 个样地特征

	Table 2 Sample Characteristics of 7 Sample Sites											
站点 Site	优势物种 Dominant species	常见物种 Common species	地貌特征 Topographical features	人为干预状况 Human intervention								
鄂托克旗	唐古特白刺,白草	猪毛菜,雾冰藜,芦苇,苦马豆,芦苇,牛心朴 子等	固定沙地	飞播+封育								
阿拉善左旗	唐古特白刺,白沙蒿	猪毛菜,猪毛蒿,雾冰藜,狗尾草,稗草,三芒 草等	固沙沙地	飞播+封育								
景泰	唐古特白刺	虫实,猪毛菜,雾冰藜,狗尾草,沙米,沙生针 茅等	固定沙地	封育								
磴口	唐古特白刺,油蒿	沙鞭,猪毛菜,沙米等	半固定沙地	封育								
民勤	唐古特白刺,沙拐枣	沙米	半固定沙地	封育								
金塔	唐古特白刺,柽柳	芦苇 盐生草	固定沙地	放牧								
敦煌	唐古特白刺,柽柳	芦苇	半固定沙地	封育								

唐古特白刺 Nitraria tangutorum Bobr.、白沙蒿 Artemisia sphaerocphala 沙拐枣 Calligonum mongolicum、油蒿 Artemisia ordosica、柽柳 Tamarix chinensis Lour.、白草 Pennisetum flaccidum Griseb 猪毛菜 Salsola collina、虫实 Corispermum hyssopifolium、沙生针茅 Stipa capillata、雾冰藜 Bassia dasyphylla、沙鞭 Psammochloa villosa、沙米 Agriophyllum squarrosum、芦苇 Phragmites australis 盐生草 Halogeton glomeratus 狗尾草 Setaria viridis (L.) Beauv. 苦马豆 Sphaerophysa salsula (Pall.) DC、牛心朴子 Cynanchum komarovii 稗草 Echinochloa crusgalli (L.). Beaiv.、三芒草 Aristida adscensionis Linn

http://www.ecologica.cn

1.2 样品采集与测定

我们在每个样方内选择成熟且形态完整的 35—45 个叶片,应用测厚仪(Exploit-033004, Exploit, Yiwu, China)活体测定叶片厚度。同时,在每个样方内选择并采集成熟且形态完整的 50—150 个叶片,通过图片扫描(Canon LiDE120, Canon, Tokyo, Japan)、分析(Image-Pro Plus 6.0, Olympus, Tokyo, Japan),获取叶片长、宽、面积等形态参数,并计算长宽比。叶片扫描完成后,带回实验室在 75 ℃环境下烘干至恒重称其干重,并通过叶片重量与对应的叶面积计算每个样方内叶片的比叶面积。称重完成后,将叶片粉碎并过 100 目筛,最后将叶片送至厦门大学同位素实验室分析叶片 δ¹³C、δ¹⁵N 及单位重量的叶氮含量。

长宽比(L/W)=叶片长度/叶片宽度

比叶面积=叶片面积(cm²)/叶片干重(g)

1.3 数据处理

本研究利用 SPSS 18.0 (SPSS Inc., Chicago, USA)软件分析了叶片长、宽、长宽比、叶面积与叶片厚的平均值及其分布范围。由于比叶面积、叶氮含量、叶片 δ¹³C 和 δ¹⁵N 分析数据每个样区仅为 3 组,这里仅分析了 4 个指标在同一样区的平均值,而没有给出其分布区间。同时应用双变量相关分析检查了 7 个研究区环境因 子(年平均降雨量,年平均气温、年平均相对湿度,年最高气温大于 35 ℃日数、样地地下水埋深)与叶片性状 (长,宽、长宽比、叶面积、比叶面积、叶氮含量)、叶片 δ¹³C 和 δ¹⁵N 之间的相关关系;基于不同样区 3 个样方的 测试数据,应用单因素 AVONA 分析检查了不同样区叶片性状、叶片 δ¹³C 、δ¹⁵N 之间的差异性。应用 Origin 8. 5 (OriginLab Corp., Northampton, MA, USA)线性回归拟合了环境因子及叶性状对叶片 δ¹³C 、δ¹⁵N 的影响。

2 结果与分析

2.1 不同区域唐古特白刺叶片性状、δ¹³C、δ¹⁵N的分布特征

数据分析表明,唐古特白刺叶片形态在同一样区及不同样区间均表现在出较大的变异性。同一样区叶片 长度变化幅度在 2.4—4.7 倍之间,全部样品叶片长度分布区间为 0.8—5.1 cm,变幅为 6.4 倍;同一样区叶片宽 度变化幅度在 2.6—4.4 倍之间,全部样品叶片宽度分布区间为 0.3—1.7 cm,变幅为 5.4 倍;同一样区叶片宽 比变化幅度在 2.0—3.3 倍之间,全部样品叶片宽度分布区间为 0.3—1.7 cm,变幅为 5.4 倍;同一样区叶片长宽 比变化幅度在 4.6—15.0 倍之间,全部样品叶片下面积分布区间为 0.2—3.7 cm²,变化幅度为 19.4 倍;同一样区叶片 厚度变化幅度在 1.6—2.4 倍之间,全部样品叶片厚度分布区间为 0.5—1.7 mm,变化幅度为 3.4 倍(表 3)。单 因素方差分析表明叶片宽度、长宽比、叶面积与叶片厚度在不同样区间差异显著,而叶片长度差异不显著。样 区数据分析表明,7 个样区比叶面积、叶氮含量、叶片 δ¹³C 和 δ¹⁵N 值的平均值分布区间分别为 69.9—85.5 cm²/g,2.3%—3.6%,-25.1%e—-27.4%e,3.6%e—11.5%e(表 3),其中以阿拉善左旗的比叶面积和叶氮含量最 高,显著高于其它分布区域,而敦煌最低。由于 δ¹³C 值由大到小的顺序是:民勤>景泰>磴口>阿拉善左旗>鄂 托克旗> 敦煌>金塔,而 δ¹⁵N 值是:敦煌>景泰>金塔>阿拉善左旗>民勤>鄂托克旗 >磴口,说明 7 个区域的唐 古特白刺叶片 δ¹³C 和 δ¹⁵N 值的变化趋势不同。单因素方差分析表明,不同样区间比叶面积、叶氮含量、叶片 δ¹³C 和 δ¹⁵N 值差异显著。总之,荒漠植物唐古特白刺不同分布区自然种群中叶片特征显著不同。

2.2 环境因子对唐古特白刺叶性状的影响

相关分析表明,7个样区环境因子间,除温度与降水关系较为密切外,降水、温度与空气相对湿度、地下水 埋深之间没有显著的相关关系,但与年最高气温大于 35℃日数呈显著相关(表4)。除叶片长度和叶片宽度 与叶面积呈极显著正相关,叶片厚度与单位重量的叶氮含量呈显著负相关,其他叶性状间均无显著相关性。 环境因子对叶片性状的影响方面,叶片厚度与温度显现出显著正相关关系(P<0.05),尤其与年最高气温大于 35℃日数的关系更为密切,达到极显著正相关(P<0.01),相关系数最大达到 0.96;同时随温度的升高,单位重 量的叶氮含量呈降低趋势,两者间呈显著负相关(P<0.05);可以说年最高气温大于 35℃日数是影响唐古特白 刺叶总体特征的主要限制因子。除此之外,环境因子对叶片性状影响并不显著(表4)。

	Table 3 The	distribution of d	ifferent regions	of leaf traits, le	af δ ¹³ C and δ ¹⁵ N	V Content			
项目 Item	鄂托克旗	阿拉善左旗	景泰	磴口	民勤	金塔	敦煌	平均值 Mean	F 值 F value
叶长平均值 MLL Mean leaf length/cm	1.9	2.6	2.4	2.2	2.1	2.6	2.3	2.30	2.666
叶长范围 LR Length range/cm	1.1 - 3.1	1.55.1	0.83.8	1.3 - 3.1	1.3 - 3.9	1.2-4.3	1.4 - 3.6		
样本数 SN Sample number	444	268	247	160	272	193	285		
叶宽平均值 MLW Mean leaf width∕cm	0.5	0.7	0.8	0.6	0.7	0.9	0.8	0.71	6.528 *
叶宽范围 WR Width range/cm	0.3 - 1.0	0.4 - 1.3	0.3 - 1.5	0.4 - 1.0	0.4 - 1.7	0.4 - 1.6	0.5 - 1.3		
样本数 SN Sample number	444	268	247	160	272	193	285		
叶长宽比平均值 L/W Length/width ratio	3.7	3.9	3.1	3.5	3.3	3.0	3.1	3.37	5.557 **
叶长宽比范围 L/W R Length/width range	2.4-5.5	2.3-5.7	1.5-5.0	2.4-5.1	2.2-4.5	1.9 - 4.4	2.1-4.2		
样本数 SN Sample number	444	268	247	160	272	193	285		
叶面积平均值 MLA Mean Leaf Area/cm ²	0.6	1.1	1.2	0.9	0.9	1.5	1.1	1.04	4.008^{*}
叶面积范围 MLA Mean leaf area range/cm ²	0.2 - 1.8	0.4 - 3.1	0.22.9	0.3-1.5	0.4-3.7	0.3 - 3.4	0.5-2.3		
样本数 SN Sample number	444	268	247	160	272	193	285		
叶厚度平均值 MLT Mean leaf thickness/mm	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.9	1.2	0.87	12.346^{**}
叶厚度范围 MLTR Mean leaf thickness range/mm	0.6 - 1.2	0.5 - 1.2	0.7 - 1.1	0.6 - 1.2	0.6 - 1.1	0.7-1.2	1.0-1.7		
样本数 SN Sample number	75	75	105	95	06	90	06		
比叶面积平均值 MSLA Mean specific leaf area /(cm ² /g)	74.3	88.5	74.1	84.5	70.1	82.0	6.69	77.63	4.414 *
叶氯含量平均值 MLNC Mean leaf nitrogen content /%	3.2	3.6	3.3	2.9	3.1	3.2	2.3	3.09	7.879 **
叶片 & ¹³ C 平均值 Mean leaf & ¹³ C/%o	-27.4	-27.0	-25.1	-26.3	-25.4	-27.9	-27.4	-26.64	10.098^{**}
叶片 & ¹⁵ N 平均值 Mean leaf & ¹⁵ N/%o	5.1	5.6	7.6	3.6	5.2	7.6	11.5	6.60	10.908^{**}
*:<0.05; * * < 0.01									

表 3 不同地区唐古特白刺叶片性状、叶片 8¹³C、叶片 8¹⁵N 分布特征

http://www.ecologica.cn

10 期

	Table 4 Correlation analysis between environmental factors and leaf characters													
	MAP	MAT	MAH	T _{max-35}	DG	LT	LL	LW	L/W	LA	SLA	$\mathbf{N}_{\mathrm{mass}}$		
MAP	1.00													
MAT	-0.77 *	1.00												
MAH	0.22	-0.44	1.00											
T _{max-35}	-0.86 *	0.76^{*}	-0.31	1.00										
DG	0.11	0.13	0.25	-0.32	1.00									
LT	-0.72	0.78 *	-0.43	0.96 **	-0.38	1.00								
LL	-0.53	0.53	-0.51	0.26	-0.14	0.22	1.00							
LW	-0.75	0.66	-0.19	0.50	0.04	0.37	0.84 *	1.00						
L/W	0.73	-0.58	-0.26	-0.63	-0.21	-0.45	-0.27	-0.75	1.00					
LA	-0.65	0.59	-0.34	0.38	-0.03	0.28	0.94 **	0.95 **	-0.57	1.00				
SLA	0.21	-0.33	-0.16	-0.42	-0.46	-0.37	0.46	0.01	0.54	0.21	1.00			
N _{mass}	0.66	-0.59	-0.03	-0.87 *	0.24	-0.87 *	0.15	-0.15	0.52	0.03	0.53	1.00		

表 4 环境因子与叶性状间的相关分析

MAP:年平均降雨量, Mean Annual Precipitation; MAT:年平均温度, Mean Annual Temperature; MAH:年平均相对湿度, Mean Annual Relative Humidity; T_{max-35}: 年最高气温大于 35 ℃ 日数, > 35 ℃ Days; DG: 地下水埋深, Groundwater Depth; LT: 叶片厚度, Leaf Thickness; LL: 叶片长度, Leaf Length; LW:叶片宽度, Leaf Width; L/W:叶片长宽比, Length to Width Ratio; LA:叶面积, Leaf Area; SLA:比叶面积, Specific Leaf Area; Nmass: 叶氮 含量,Leaf Nitrogen Content; *, P < 0.05; * *, P < 0.01

2.3 叶片δ¹³C、δ¹⁵N的变化特征

相关分析显示(表 5),除地下水埋深外与叶片 δ¹³C 值相关关系极显著(P<0.01)外,其他环境因子及叶片 性状因子对叶片 δ¹³C 值变化影响不明显(P>0.05); 而叶片 δ¹⁵N 值仅与年平均气温、年最高气温大于 35 ℃日 数和叶片厚度呈显著正相关(P<0.05),与其他环境因子及叶片性状因子无关。叶片δ¹⁵N值与叶片厚度对温 度的响应显著且一致。

			14	.5 -1/10		-J-71-75-ECI J		111112/11	1/1			
	Table 5	The Co	relation A	nalysis Bet	ween the I	.eaf δ ¹³ C,δ	¹⁵ N and t	he Environ	mental Fa	ctors, Leaf	' Triats	
	MAP	MAT	MAH	T _{max-35}	DG	LT	LL	LW	L/W	LA	SLA	$\mathbf{N}_{\mathrm{mass}}$
$\delta^{13}C$	0.21	0.05	0.35	-0.42	0.93 **	-0.44	-0.23	-0.14	-0.02	-0.20	-0.28	0.22
$\delta^{15}N$	-0.60	0.83 *	-0.43	0.79 *	-0.10	0.83 *	0.40	0.61	-0.62	0.53	-0.46	-0.58

表 5 时片 δ^{13} C. δ^{15} N 与环境因子. 时性状间的相关分析

δ¹³C:碳同位素比值, Leaf δ¹³C Content; δ^{15} N:氮同位素比值, Leaf δ¹⁵N Content; *, P < 0.05; **, P < 0.01

线性回归分析显示,地下水埋深是导致叶片 δ^{13} C 值变化的关键因子,二者呈现显著的正相关关系(R^2 = 0.84, P<0.01)(图1)。由于磴口有黄河和众多湖泊的影响,存在多种生态系统,唐古特白刺沙包土壤中有明 显的粘土层分布,造成对地下水分利用的影响,因此如果排除磴口的数据,地下水埋深变化能够解释唐古特白 刺叶片δ¹³C变化的97%(P<0.001)。另外,高温环境下,叶片增厚的同时叶氮含量显著降低(表4),而这一 过程中叶片 $\delta^{15}N$ 值却有增加趋势(R^2 =0.62, P<0.05)(图 2), 7个样区的唐古特白刺通过权衡叶片厚度、叶氮 含量与δ¹⁵N值的关系来消除或者降低不适宜温度对自身的伤害作用。

3 讨论与结论

3.1 环境对唐古特白刺叶片性状变化的影响

叶片性状随着环境(温度、降水、相对湿度)变化而变化,反映了植物对不同气候状况下环境选择的适应 性^[23-25]。不同区域同一种植物,因年均温度(MAT)和年均降水量(MAP)等气象因子的差异,会产生叶片形态 变异,形成不同的叶性状^[25-27]。区域尺度的光照、土壤及降水等环境因子各不相同,造成热量和水分重新分 配,使植物生长条件更为复杂,也使叶片性状对环境条件产生复杂的适应性变化[28-29]。本研究中,唐古特白 刺功能性状主要受降水和温度的影响,其中年最高气温大于35℃日数是主要的影响因素,这与孟婷婷等^[30]认 为温度和降水是植物功能性状变化的主要驱动因素的结论一致。唐古特白刺群落7个天然分布区,沿着年均降雨量逐渐降低的梯度,气候干旱加剧,温度升高,进而影响唐古特白刺的生长和发育,为了更好地适应干旱的环境,通过叶片的可塑性以形成对水分和养分的吸收利用策略和对环境的防御策略。7个唐古特白刺天然分布区沿降雨梯度,叶片功能性状属性值(除叶片长度以外)均具有显著差异(P<0.05),变化较大叶片厚度和叶氮含量与植物利用资源的能力密切相关,唐古特白刺通过叶片各功能性状间的调节来适应环境的变化,并形成性状间的最佳功能组合。



Reich 和 Oleksyn^[31]基于全球 452 个站点 1280 种植物的叶性状分析,发现在年平均气温>10℃时,Nmass 随温度增加呈现降低趋势,但当温度<10℃时,Nmass 随温度减少而降低或不变。本研究发现,Nmass 与年最高气温大于 35℃日数(表4)呈显著负相关,这一现象在该温度范围内与全球格局相一致^[31-32]。在本研究中,比叶面积和叶氮含量并没有表现出显著的正相关关系,这可能与选择的样点间的综合环境因子有关。叶氮含量主要受温度影响,降雨没有成为其限制因子(表4)。因此,在降雨不成为叶氮含量变化的决定性因子时,叶氮含量的变化主要是对温度变化的一种适应策略。唐古特白刺对干旱贫瘠环境的适应主要表现为:通过提高叶面积和叶片厚度来适应干旱环境,同时可通过降低比叶面积和叶氮含量适应温度较高的环境。尽管相关分析表明环境因子(降水、温度、相对湿度和地下水埋深)与 SLA、Nmass 并无直接的显著相关关系,但叶厚度与温度表现出了一定的相关关系,特别是年最高气温大于 35℃日数与叶片厚度达到极显著相关,说明唐古特白刺主要采取改变叶厚度的方式来适应干旱、高温环境。

3.2 影响唐古特白刺叶片长期水分利用效率的关键因子

δ¹³C 既由植物本身的生物学特性决定,同时又受到外界环境因素的影响。环境因子(如大气温度、降雨量和土壤含水量)能改变植物组织的碳同位素组成,通过对叶导度或光合速率的改变,或两者同时改变进行 调控。较厚的叶片能够减少水分的散失,提高叶片水分利用效率^[33]。另外,比叶面积的降低还被认为是植物 通过增加叶片密度来提高对水分的保持力以抵抗水分散失的一种途径,比叶面积一般与植物的叶片光合能力 和相对生长速率密切相关,而且受到植物体内水分和碳含量的影响,植物叶片比叶面积大小与植物水分利用 效率存在显著负相关关系^[34],较低的比叶面积一般伴随着较高的水分可利用性,同时还能减少外界对自身带 来的损害^[35]。干旱区植物生存环境的水分条件是影响植物功能性状变化的重要因素。降水量、空气湿度和 土壤含水量三者是相互关联的,其中任何一个都可用来衡量植物可利用的水分。随着降水的减少,空气湿度 以及土壤的含水量降低、水分的胁迫加重,从而植物将关闭部分气孔以避免水分的丢失。荒漠区植物根系分 布范围和深度决定其水分获取途径、水分生理响应和适应特性,当降雨强度较小时,根系主要从稳定的深层土 壤吸收水分,但随着降水强度的增加也可从上层土壤吸收水分^[36-37]。在干旱、半干旱区降雨强度一般均较小 且波动性强,唐古特白刺可利用的土壤有效水主要来自深层土壤水分,因此结果表明叶片δ¹³C 只受地下水埋 深的影响,其它环境因子和叶性状对其影响均未达到显著水平。 韩家懋等^[38]研究认为 C₃植物的 δ¹³C 值为-23% --32%, C₄植物为-6% --19%, 本研究中 7 个唐古特 白刺天然分布区叶片 δ¹³C 范围介于-25.1% --27.9% 之间, 唐古特白刺叶片 δ¹³C 值落在 C₃植物区。任书杰 等^[39]研究表明中国区域 478 种 C₃物种叶片 δ¹³C 的变化范围为-22.00% --33.50%, 叶片 δ¹³C 变化范围也在 此范围内。此外, 唐古特白刺叶片 δ¹³C 平均值为-26.6%, 接近于刘光琇等^[40]已经报道的青藏高原北部 C₃植 物叶片 δ¹³C 值(-23.8% --29.5%) 和周咏春等^[41]关于青藏高原草地群落植物叶片 δ¹³C 值(-25.88% ---26.55%)的研究, 由于青藏高原属于高原气候, 海拔较高, 降水相对不足, 植物在面对长期的干旱逆境过程 中, 产生了提高水分利用效率的生态适应策略, 即表现出了较高的叶片 δ¹³C 值, 而且唐古特白刺叶片 δ¹³C 平 均值高于中国区域灌木植物叶片 δ¹³C 平均值(-27.50%), 说明荒漠植物为了适应干旱恶劣的环境, 与高寒地 区的植物形成了同样的抗逆生存策略。本研究中 7 个站点不同地区唐古特白刺叶片 δ¹³C 存在显著性差异 (*P*<0.01), 表现出了明显的空间变异性。唐古特白刺叶片稳定碳同位素值对不同环境条件的这种响应模式 支持了唐古特白刺是一种以提高水分利用率而适应极端荒漠生境的典型超旱生植物。大量研究表明, 植物 δ¹³C 随水分的增加而降低, 植物 δ¹³C 的变化不仅包含了降水因素的影响, 也包含了影响水分条件的其它环境 因子的影响, 它们的影响可能会叠加在直接的水分影响之上^[42-43], 本研究表明其它环境因子及叶片性状因子 对叶片 δ¹³C 值变化影响不显著, 只有地下水埋深与叶片 δ¹³C 值相关关系达到显著水平(*P*<0.01)。

关于叶片性状与 δ¹³C 值的关系研究认为影响叶片 δ¹³C 值变化的生理机制主要有两种:光合效率^[44]和气 孔限制^[45]。而据 Ares 等^[45]研究发现,在野外和温室环境下,柳叶桉和金合欢叶片的 δ¹³C 值与叶片性状均没 有显著相关性,说明这两种植物 δ¹³C 值的变化主要受气孔限制的影响,且不是由光合效率的改变引起的。从 这个角度来讲,唐古特白刺叶片碳同位素 δ¹³C 与叶功能性状指标的相关性分析表明(表 5),叶片 δ¹³C 与叶面 积、比叶面积总体呈负相关关系,与叶氮含量总体呈正相关关系,但其相关性均未达到显著性水平(*P*>0.05), 仅地下水埋深与叶片 δ¹³C 表现出了极显著的正相关关系(*P*<0.01),可以推断唐古特白刺叶片 δ¹³C 值变化的 主要影响因素是气孔限制,并不是光合效率,从而叶片形态指标和叶氮含量变化并不直接对叶片 δ¹³C 值产生 影响。唐古特白刺在降水量小于 100 mm 的区域,主要利用地下水源,成为隐域植被,从而降低了对其他环境 因子的响应,而当受到环境胁迫时,气孔的调整将可能是影响植物水分利用的关键因子,从而弱化了 δ¹³C 值 与叶片其他性状的相关性,但其具体原因和影响机制有待进一步研究。唐古特白刺叶片特征对不同环境因子 的响应模式在一定程度上反映和指示了唐古特白刺主要通过气孔调节以提高水分利用效率而适应极端气候 (高温)的荒漠生境。

3.3 叶片 δ¹⁵N 值变化特征

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($\delta^{15}N$)在很大程度上 受到植物生长环境(如:叶片N含量、植物氮源、温度、降水、土壤氮有效性等)的影响,气候变化持续不断地对 氮循环产生影响,植物叶片 $\delta^{15}N$ 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^[22]。植物 $\delta^{15}N$ 与水分可利用性相关^[46],在全球尺度和较小的区域范围内,人们普遍发现植物叶 片 $\delta^{15}N$ 随着降水量的增加呈现递减趋势^[46-47]。温度也是影响植物 $\delta^{15}N$ 值的重要气候因子,大量研究表 明^[47-49],陆地植物 $\delta^{15}N$ 值与其生长温度呈正相关,即随温度升高,植物叶片 $\delta^{15}N$ 值增加。但是,也有另外的 研究发现与此不一致的结论^[50-51]。许多研究已经在不同空间尺度上证明叶片N浓度与其 $\delta^{15}N$ 正相关^[51-52], 是因为与叶片N浓度低的植物相比,叶片N浓度高的植物生长的地区土壤N有效性高,而土壤N有效性高的 地区土壤N循环更加开放,使得植物叶 $\delta^{15}N$ 增大。可见,现有关于叶片 $\delta^{15}N$ 与叶片N浓度正相关的解释都 是基于叶片N浓度可以反映土壤N有效性。然而,有研究却发现在某些地区叶片N并不能够反映土壤N的 有效性,在高寒地区,植物为了适应严酷的生存环境(低温、低土壤N有效性),而使更多的N分配到叶片的光 合器官内,以及生长速率降低,对植物N浓度的稀释作用降低,均可导致随着土壤N有效性降低,叶片N含量 反而增加^[53]。本研究指出决定 $\delta^{15}N$ 的关键因子是根系主要吸收利用层土壤养分结构,降水量小于100 mm 区域,根系主要利用地下水,该区域生态系统物质循环缓慢,根系接触的土壤层发育不充分导致该区域叶氮

小,但唐古特白刺根际可培养固氮细菌类群,使得土壤 N 有效性较高,因此叶片δ¹⁵N 高。

参考文献(References):

- Royer D L, Miller I M, Peppe D J, Hickey L J. Leaf economic traits from fossils support a weedy habit for early angiosperms. American Journal of Botany, 2010, 97(3): 438-445.
- [2] Scoffoni C, Rawls M, McKown A, Cochard H, Sack L. Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture. Plant Physiology, 2011, 156(2): 832-843.
- [3] 王常顺,汪诗平.植物叶片性状对气候变化的响应研究进展.植物生态学报,2015,39(2):206-216.
- [4] Wang C Y, Zhou J W, Xiao H G, Liu J, Wang L. Variations in leaf functional traits among plant species grouped by growth and leaf types in Zhenjiang, China. Journal of Forestry Research, 2017, 28(2): 241-248.
- [5] 李东胜,史作民,冯秋红,刘峰.中国东部南北样带暖温带区栎属树种叶片形态性状对气候条件的响应.植物生态学报,2013,37(9): 793-802.
- [6] 韩威,刘超,樊艳文,赵娜,叶思阳,尹伟伦,王襄平.长白山阔叶木本植物叶片形态性状沿海拔梯度的响应特征.北京林业大学学报, 2014,36(4):47-53.
- [7] 冯秋红, 史作民, 董莉莉, 刘世荣. 南北样带温带区栎属树种功能性状对气象因子的响应. 生态学报, 2010, 30(21): 5781-5789.
- [8] 王瑞丽,于贵瑞,何念鹏,王秋凤,赵宁,徐志伟.中国森林叶片功能属性的纬度格局及其影响因素.地理学报,2015,70(11): 1735-1746.
- [9] 苏文华, 施展, 杨波, 杨建军, 赵冠华, 周睿. 滇石栎沿纬度梯度叶片功能性状的种内变化. 植物分类与资源学报, 2015, 37(3): 309-317.
- [10] 李永华,卢琦,吴波,朱雅娟,刘殿君,张金鑫,靳占虎.干旱区叶片形态特征与植物响应和适应的关系.植物生态学报,2010,36(1): 88-98.
- [11] 蔡海霞,吴福忠,杨万勤.干旱胁迫对高山柳和沙棘幼苗光合生理特征的影响.生态学报,2011,31(9):2430-2436.
- [12] 何季, 吴波, 贾子毅, 曹燕丽, 姚斌. 白刺光合生理特性对人工模拟增雨的响应. 林业科学研究, 2013, 26(1): 58-64.
- [13] Wright I J, Westoby M, Reich P B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. Journal of Ecology, 2002, 90(3): 534-543.
- [14] Reich P B, Wright I J, Cavender-Bares J, Craine J M, Oleksyn J, Westoby M, Walters M B. The Evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. International Journal of Plant Sciences, 2003, 164(S3): S143-S164.
- [15] Wright I J, Reich P B, Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. Functional Ecology, 2001, 15(4); 423-434.
- [16] 李玉霖, 崔建垣, 苏永中. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较. 生态学报, 2005, 25(2): 304-311.
- [17] Easlon H M, Nemali K S, Richards J H, Hanson D T, Juenger T E, McKay J K. The physiological basis for genetic variation in water use efficiency and carbon isotope composition in *Arabidopsis thaliana*. Photosynthesis Research, 2014, 119(1/2): 119-129.
- [18] Mohale K C, Belane K A, Dakora F D. Symbiotic N nutrition, C assimilation, and plant water use efficiency in Bambara groundnut (*Vigna subterranea* L. Verdc) grown in farmers' fields in South Africa, measured using ¹⁵N and ¹³C natural abundance. Biology and Fertility of Soils, 2014, 50(2): 307-319.
- [19] Dawson T E, Mambelli S, Plamboeck A H, Templer P H, Tu K P. Stable isotopes in plant ecology. Annual Review of Ecology and Systematics, 2002, 33: 507-559.
- [20] Horton J L, Kolb T E, Hart S C. Physiological response to groundwater depth varies among species and with river flow regulation. Ecological Applications, 2001, 11(4): 1046-1059.
- [21] Dudley S A. Differing selection on plant physiological traits in response to environmental water availability: a test of adaptive hypotheses. Evolution, 1996, 50(1): 92-102.
- [22] Pardo L H, Templer P H, Goodale C L, Duke S, Groffman P M, Adams M B, Boeck P, Boggs J, Campbell J, Colman B, Compton J, Emmett B, Gundersen P, Kjønaas J, Lovett G, Mack M, Magill A, Mbila M, Mitchell M J, McGee G, McNulty S, Nadelhoffer K, Ollinger S, Ross D, Rueth H, Rustad L, Schaberg P, Schiff S, Schleppi P, Spoelstra J, Wessel W. Regional assessment of N saturation using foliar and root δ¹⁵N. Biogeochemistry, 2006, 80(2): 143-171.
- [23] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Falster D S, Groom P K, Hikosaka K, Lee W, Lusk C H, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Warton D I, Westoby M. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. Global Ecology and Biogeography, 2005, 14(5): 411-421.
- [24] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Falster D S, Garnier E, Hikosaka K, Lamont B B, Lee W, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Villar R, Warton D I, Westoby M. Assessing the generality of global leaf trait relationships. New Phytologist, 2005, 166(2): 485-496.
- [25] Liu C, Wang X P, Wu X, Dai S, He J S, Yin W L. Relative effects of phylogeny, biological characters and environments on leaf traits in shrub biomes across central Inner Mongolia, China. Journal of Plant Ecology, 2013, 6(3): 220-231.
- [26] Gratani L, Meneghini M, Pesoli P, Crescente M F. Structural and functional plasticity of Quercus ilex seedlings of different provenances in Italy.

Trees, 2003, 17(6): 515-521.

- [27] Robson T M, Rasztovits E, Aphalo P J, Alia R, Aranda L. Flushing phenology and fitness of European beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances from a trial in La Rioja, Spain, segregate according to their climate of origin. Agricultural and Forest Meteorology, 2013, 180: 76-85.
- [28] 蒋艾平,姜景民,刘军. 檫木叶片性状沿海拔梯度的响应特征. 生态学杂志, 2016, 35(6): 1467-1474.
- [29] Baldos A P, Corre M D, Veldkamp E. Response of N cycling to nutrient inputs in forest soils across a 1000-3000 m elevation gradient in the Ecuadorian Andes. Ecology, 2015, 96(3): 749-761.
- [30] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境和生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.
- [31] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [32] He J S, Fang J Y, Wang Z H, Guo D L, Flynn D F B, Geng Z. Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. Oecologia, 2006, 149(1): 115-122.
- [33] Fonseca C R, Overton J M, Collins B, Westoby M. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. Journal of Ecology, 2000, 88(6): 964-977.
- [34] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 2004, 428(6985): 821-827.
- [35] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, ter Steege H, Morgan H D, van der Heijden M G A, Pausas J G, Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 2003, 51(4): 335-380.
- [36] Richards J H, Caldwell M M. Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by Artemisia tridentata roots. Oecologia, 1987, 73(4): 486-489.
- [37] Xu Q, Li H B, Chen J Q, Cheng X L, Liu S R, An S Q. Water use patterns of three species in subalpine forest, Southwest China: the deuterium isotope approach. Ecohydrology, 2011, 4(2): 236-244.
- [38] 韩家懋, 王国安, 刘东生. C4植物的出现与全球环境变化. 地学前缘, 2002, 9(1): 233-243.
- [39] 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.
- [40] 刘光琇,陈拓,安黎哲,王勋陵,冯虎元.青藏高原北部植物叶片碳同位素组成特征的环境意义.地球科学进展,2004,19(5):749-753.
- [41] 周咏春, 樊江文, 钟华平, 张文彦. 青藏高原草地群落植物碳同位素组成与海拔梯度的关系. 中国科学: 地球科学, 2013, 43(1): 120-130.
- [42] 苏波,韩兴国,李凌浩,黄建辉,白永飞,渠春梅.中国东北样带草原区植物δ¹³C值及水分利用效率对环境梯度的响应.植物生态学报, 2000,24(6):648-655.
- [43] Stuiver M, Braziunas T F. Tree cellulose ¹³C/¹²C isotope ratios and climatic change. Nature, 1987, 328(6125): 58-60.
- [44] 马剑英,陈发虎,夏敦胜,孙惠玲,段争虎,王刚. 荒漠植物红砂叶片 δ¹³C 值与生理指标的关系. 应用生态学报, 2008, 19(5): 1166-1171.
- [45] Ares A, Fownes J H. Productivity, nutrient and water-use efficiency of *Eucalyptus saligna* and *Toonaciliata* in Hawaii. Forest Ecology and Management, 2000, 139(1/3): 227-236.
- [46] 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.
- [47] 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.
- [48] 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.
- [49] 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 δ¹³C 和 δ¹⁵N 及其环境指示意义. 科学通报, 2007, 52(2): 199-206.
- [50] 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):2917-2924.
- [51] 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.
- [52] Hobbie E A, Macko S A, Williams M. Correlations between foliar δ^{15} N and nitrogen concentrations may indicate plant-mycorrhizal interactions. Oecologia, 2000, 122(2): 273-283.
- [53] Körner C. The nutritional status of plants from high altitudes. Oecologia, 1989, 81(3): 379-391.