DOI: 10.20103/j.stxb.202404070741

李耀,田丽慧,汪海娇,何晓帆,金耀涛.高寒沙地不同恢复年限沙棘叶片 δ^{13} C 和 δ^{15} N 变化特征及其影响因素.生态学报,2025,45(7):3267-3278. Li Y,Tian L H,Wang H J,He X F,Jin Y T.Characteristics of leaves δ^{13} C and δ^{15} N of *Hippophae Rhamnoide* along different restoration years and influencing factors in an alpine desert.Acta Ecologica Sinica,2025,45(7):3267-3278.

高寒沙地不同恢复年限沙棘叶片 δ^{13} C 和 δ^{15} N 变化特征及其影响因素

李 耀,田丽慧*,汪海娇,何晓帆,金耀涛

青海大学省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室,西宁 810016

摘要:人工植被建植是青海湖流域沙地生态恢复的有效措施,揭示典型固沙植物的水分和养分利用效率,并分析影响其时间和 空间变化的因素,有利于更好地理解固沙植被对高寒干旱环境有限资源的利用策略,为促进脆弱沙区的植被恢复提供有效的理 论依据和实践指导。以青海湖东沙地不同恢复年限(1987年、2008年和 2015年)栽植的沙棘为研究对象,利用稳定碳氮同位素 技术测定植物叶片的δ¹³C、δ¹⁵N、单位质量叶的碳(C)含量(%)、氮(N)含量(%)并计算叶的碳氮比(C/N),基于土壤含水量、 叶片含水量及局地气象因子等要素,探究δ¹³C和δ¹⁵N在季节和空间尺度的变化特征及其对局地土壤和气候环境的响应。结果 表明:(1)在时间尺度上,沙棘叶片的δ¹³C 与δ¹⁵N 在生长季呈现出先减小后增大再减小的趋势,C 含量呈先升高后降低再升高 的趋势,N 含量呈逐渐降低的趋势,而 C/N 则呈现逐渐升高的趋势。(2)在空间尺度上,幼龄林的δ¹³C 最高而老龄林最低,δ¹⁵N 值呈现相反的趋势,沙棘叶片的 C 含量、N 含量及其 C/N 均没有表现出明显的差异。(3)δ¹³C 值在不同恢复年限沙棘中受到不 同因子的影响,而δ¹⁵N 值与平均相对湿度(MRH)之间具有显著的负相关性(P<0.05)。沙棘δ¹³C 值的季节变化是气象因子综 合作用的结果,而δ¹⁵N 值的季节变化是局地气象因子与叶片养分含量综合作用的结果。随着固沙年限的增加,沙棘的δ¹³C 值 逐渐降低,而δ¹⁵N 值却在逐渐增加,固沙植被从幼龄向老龄演替进程中植物的水分利用效率(WUE)与氮素利用效率(NUE)之 间具有权衡关系。

关键词:沙棘(Hippophae rhamnoides);稳定碳同位素;稳定氮同位素;恢复年限;高寒沙地

Characteristics of leaves δ^{13} C and δ^{15} N of *Hippophae Rhamnoide* along different restoration years and influencing factors in an alpine desert

LI Yao, TIAN Lihui*, WANG Haijiao, HE Xiaofan, JIN Yaotao

State Key Laboratory of Plateau Ecology and Agriculture, Qinghai University, Xining 810016, China

Abstract: Afforestation has been an effective measure for ecological restoration of desertification in Qinghai Lake basin since the 1980s. Revealing water and nutrient use efficiency of typical sand-fixing plantations and analyzing influencing factors at spatial-temporal scales would be beneficial, offering a better understanding of sand-fixing plantations' resource utilization strategies in alpine arid environments and providing valuable insights for vegetation restoration in fragile desert areas. We selected *Hippophae rhamnoide* along revegetation chronosequence (1987, 2008, and 2015) in desert located on the eastern shore of Qinghai Lake as our study objects. Stable carbon and nitrogen isotope techniques were used to determine the δ^{13} C, δ^{15} N, carbon (C) and nitrogen (N) contents (%) per unit mass of leaves. Then we calculated the ratio of C and N. Based on soil water content, leaf water content and local meteorological data, we explored the spatio-temporal variation of δ^{13} C and δ^{15} N and their responses to pedon and local climate. The results showed that: (1) At the temporal scale, δ^{13} C

收稿日期:2024-04-07; 网络出版日期:2025-01-02

基金项目:国家自然科学基金(42301062);青海省科技厅项目(2023_ZJ_755)

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: lhtian@qhu.edu.cn

and δ^{15} N values initially decreased, then increased, and subsequently decreased from May to October. While the content of C showed a fluctuation trend of increasing- decreasing-increasing, meanwhile, the content of N gradually decreased. However, C/N showed a trend of increasing along with seasons increasing. (2) At the spatial scale, δ^{13} C values were the highest in young stands and the lowest in old plantations, while δ^{15} N values showed the opposite trend, whereas the contents of per unit mass of leaves carbon and nitrogen and their ratios did not show any significant differences. (3) The values of δ^{13} C of were affected by different factors as restoration years increasing, while there was a significant negative correlation between the values of δ^{15} N and mean relative humidity (MRH) (*P*<0.05). The seasonal variation of δ^{13} C decreased as well as δ^{15} N values increasing. There is likely a trade-off between water use efficiency (WUE) and nitrogen use efficiency (NUE) in the succession process of plantations from a stage of young to mature in the alpine desert ecosystem, which could give us an insight into the simultaneous consideration of the effects of nutrients and water on plantations in ecological restoration projects in alpine ecologically fragile area.

Key Words: Hippophae rhamnoides; stable carbon isotope; stable nitrogen isotope; restoration years; alpine desert

土地沙化是当前中国及全球面临的主要环境问题之一,严重破坏了干旱、半干旱地区生态系统的稳定性和人类的生存空间^[1]。人工固沙植被的引入和改造是预防风沙灾害、遏制土地沙化、促进沙区生态恢复的有效措施,也是提高沙化土地利用效率的有效手段^[2-3]。20世纪 60 年代,我国就已经利用人工植被进行沙害防治,固沙先锋树种多以灌木为主,植被治沙模式的成效,很大程度上取决于先锋固沙植物与周围环境因子的相适应程度^[4]。水分是生态脆弱沙区植物群落恢复和生长最重要的限制因子^[5],植物的水分利用效率(WUE)在很大程度上反映了生态系统对周围环境水分亏缺的响应^[6]。在植物水分吸收利用过程中,伴随着养分的运移。氮(N)作为植物组织的重要组成元素,是影响植物生长的关键养分之一^[7]。水分和氮素作为支撑植物生命活动不可或缺的资源,制约着植物个体、种群、群落乃至生态系统的发育、发展和演替^[8]。在高寒沙地治理过程中,固沙植被长势相对缓慢且保存率较低^[9]。在低温干旱的环境下,人工固沙植被如何适应恶劣气候条件及贫瘠土壤环境?这是高寒固沙植被长期生态适应性的基础,也是固沙植物群落演替过程中植被对有限水分与养分利用过程的关键环节。

叶片不仅是植物进行光合活动的主要光合器官,而且是对环境变化极为敏感的营养器官,其特征能够客观反映外界环境因子变化的影响^[10]。叶片的碳同位素组成(δ¹³C)取决于细胞间与环境 CO₂浓度的比值(C_i/C_a),并受气孔导度和光合速率两者之间的影响,从而使得 δ¹³C 成为一个指示植物生长季节叶片水平内在水分利用效率的综合指标^[11-12]。叶片的氮同位素组成(δ¹⁵N)受到植物吸收的氮源同位素组成以及氮吸收和同化过程中发生的同位素分馏的影响^[13],δ¹⁵N 值的差异在一定时空尺度能够综合反映氮循环特征^[14],可为理解生态系统中的氮循环提供有用的信息^[15]。已有研究表明,提高氮素有效性可以增强植物对干旱胁迫的抗性,进而提高植物的 WUE 和植株生产力^[16]。因此,结合以δ¹³C 所代表的水分利用效率和以δ¹⁵N 所代表的氮素利用效率(NUE)来揭示植物间的水分和氮素平衡,可以更好地理解植物对局地有限资源的利用策略^[17]。以往研究表明,受季节、气候、地形、林龄、叶片养分含量、叶片含水量等的影响,植物的δ¹³C 与δ¹⁵N 在时空尺度上发生极大的变化^[18-21]。关于青藏高原不同生态系统中植物的 WUE 和 NUE 大都聚焦于高寒草甸^[22]、农田^[23]和森林^[24]等生态系统,而较少关注于高寒沙地生态系统。

沙棘是胡颓子科(*Elaeagnaceae*)沙棘属(*Hippophae*)灌木,凭借其耐寒冷环境、耐干旱胁迫的特性,自然分布于中国西北、西南和北方的荒漠地区^[25]。在高寒半干旱沙地治理中,沙棘因具有较高的成活率和保存率, 且实生苗栽植技术相对简便,成为青海湖湖东沙区防风固沙的主要先锋树种之一^[26]。而以往的研究较多关 注固沙植被的水分来源,较少聚焦于固沙植物水分利用效率与养分利用效率及其影响因素,因此,通过分析不 同恢复年限典型固沙植物沙棘叶片的δ¹³C和δ¹⁵N及其单位质量叶的碳(C)、氮含量(N)和碳氮比(C/N),基 于土壤含水量、叶片含水量及局地气象因子,探讨δ¹³C和δ¹⁵N在季节尺度、空间尺度的变化特征及其对局地 土壤和气候环境的响应,有助于揭示和预测未来全球气候变化对植物水分生理和生态系统氮素循环的影响, 同时也可以将典型固沙植物水分和养分利用效率及其对局地土壤和气候环境的响应应用于高寒脆弱地区的 生态修复。

1 研究地概况

本研究的试验样地设置在青海湖湖东沙地(100°75′—100°78′E,36°77′—36°78′N),该区海拔3176— 3340m,面积约753km^{2[27]}。本区隶属于青海省海晏县,地处三大自然环境区域的交汇地带,是典型的高寒半 干旱生态脆弱区^[28]。年降水量为438.6mm,多集中在6月到9月,年蒸发量约为年降水量的4倍^[8]。年平均 气温为0.7℃,最高气温集中在7月份。本区沙棘的生长季为5月中旬到10月上旬。

本沙区是青海湖流域生态环境保护与综合治理工程和"三北"防护林等重点工程实施的重点区域。1980 年以来,该区流动沙丘经大面积麦草方格沙障和生物造林治理,逐渐形成了以固定沙丘、半固定沙丘和流动沙 丘为主的沙丘类型。通过野外调查,本研究选取 1987 年、2008 年和 2015 年栽植沙棘的沙丘作为研究样地, 各样地沙棘生长概况如表 1 所示。1987 年栽植沙棘的沙丘(87SJ)以 1.5m×1.5m 的规格铺设麦草沙障后栽植 沙棘实生苗,现以沙棘和沙蒿(Artemisia desertorum)为优势种,伴生青海苔草(Carex qinghaiensis)和赖草 (Leymus secalinus);2008 年栽植沙棘的沙丘(08SJ)铺设 1.5m×1.5m 规格麦草沙障后栽植沙棘实生苗,现以沙 棘为优势种,天然植被主要有青海苔草;2015 年栽植沙棘的沙丘(15SJ)铺设 1.5m×1.5m 规格麦草沙障后栽植 沙棘实生苗,现以沙棘为优势种,几乎无天然植被生长。在不同恢复年限的沙丘上分别设置三个 10m×10m 的 固定灌木样方,在 2021 年植物生长期(5—10 月)开展相关的野外试验观测。

	Table 1 Eco	logical characteristics of I	A.rhammoides in study si	tes	
栽植年代	高度	南北长	东西长	盖度	丰富度
Planting time	Height/cm	North-South length/cm	East-West length/cm	Coverage/%	Richness
1987(36°78'N,100°78'E)	62.21±2.46	70.52±3.29	55.27±2.59	0.45±0.04	6
2008(36°78'N,100°78'E)	67.32±2.21	71.33±2.83	60.84 ± 2.73	0.49 ± 0.04	8
2015(36°78'N,100°78'E)	70.62 ± 2.46	81.89±2.41	68.80±2.27	0.65 ± 0.04	7

表1 研究样地的沙棘生态特征

2 研究方法

2.1 植物叶片取样及指标测定

在以上设定好的9个固定样方内,分别选择至少3株优势灌木树种,从植物的不同方向,采集完整、成熟、 健康的叶片,将表面处理干净,均匀混合装入信封里,用便携式冰箱及时带回实验室。

将采集的植物叶片在 105℃烘箱中杀青,在 65℃的烘箱中烘干 48h 至恒重,利用烘干法测定植物叶片含 水量(LWC,leaf water content)。烘干后的植物叶片用 ST-M200 高通量组织研磨仪(北京旭鑫盛科仪器设备有 限公司)进行研磨,用锡箔纸杯包裹约 300—400μg 样品,利用稳定同位素质谱分析仪(Thermo Fisher Scientific 253 Plus 10 kV,USA)进行植物叶片稳定碳同位素组成(δ¹³C)和稳定氮同位素组成(δ¹⁵N)的测定,以标准品 为参照物,利用峰面积比值同时计算得出单位质量叶片的 C、N 含量(%)。同位素结果均以国际标准物质 PDB(Pee Dee River Belemnites Standard)做对比,分析精度为±0.2‰。δ¹³C 和 δ¹⁵N 的计算式^[12]:

$$\delta X = (R_{\text{sample}} / R_{\text{standard}} - 1) \times 1000\%$$
(1)

式中,*X* 表示¹³C 或¹⁵N, R_{sample} 为样品中¹³C/¹²C 和¹⁵N/¹⁴N 的相对丰度; $R_{standard}$ 为国际通用标准物质 VPDB (Vienna Pee Dee Belemnite)中¹³C/¹²C 的相对丰度。

2.2 土壤含水量测定

土壤含水量(SWC, soil water content)采用烘干法测定。2021年5—10月,每月中旬于选定的固定样方 内,用内径为5cm的土钻(AMS,USA)在植物附近采集不同深度的土壤样品(0—10cm、10—20cm、20—40cm、 40—60cm、60—80cm、80—100cm、100—120cm)。将每层三钻的土样混匀后装入提前编号的铝盒并带回室 内,小心将铝盒外表擦拭干净,用感量为0.01g的电子分析天平称其湿重后,在105℃烘箱内烘干24h至恒重 并称其干重,通过计算得出土壤质量含水量。

2.3 气象数据获取

气象数据来自于距离本区 20km 的海晏县气象数据。降水量(P, precipitation)的数据来源于研究区内放置的自计式雨量筒。

2.4 统计分析

本研究采用单因素方差分析(One-way ANOVA)探究了不同恢复年限沙棘叶片的δ¹³C和δ¹⁵N以及单位 质量叶片C、N含量和C/N的时空变化差异,利用最小显著性差异法(LSD)事后检验以确定平均值之间的显 著差异。采用Pearson相关分析法研究了气象因子、土壤含水量、叶片含水量和叶片养分与沙棘叶片δ¹³C和 δ¹⁵N之间的关系。使用SPSS 26.0软件(SPSS Inc.,USA)进行数据统计分析,使用R包"piecewiseSEM"构建 影响因子与沙棘叶片δ¹³C和δ¹⁵N之间的结构方程模型,根据Fisher's C和P值来确定模型的最优形式,利用 指数 AIC来评估模型的拟合程度。使用 Origin 9.9.0(OriginLab Corp., Northampton, MA, USA)生成图形。

3 结果与分析

3.1 气象因子的变化特征

从图 1 可知,该区 2021 年降水主要集中在 5—9 月,2021 年降雨量为 459.5mm,月平均温度(T_a ,monthly average temperature)最高为 13.8℃(7 月),月平均相对湿度(MRH,monthly average relative humidity)在 10 月达 到最大值 75.21%,大气饱和水汽压差(VPD,vapor pressure difference)在 7 月达到最大值 0.54kPa。





3.2 植物叶片 δ¹³C 和 δ¹⁵N 值的时空变化特征

由图 2 可知,时间尺度上,沙棘叶片的δ¹³C 和δ¹⁵N 从生长季初期到生长季末期平均值的变化区间分别为 -24.21‰—-27.35‰和-0.10‰—-2.12‰。其中,5 月份沙棘叶片的δ¹³C 和δ¹⁵N 都最高,显著高于其它月份 (P<0.05)。随着生长季的变化,沙棘叶片的δ¹³C 从生长季初期的-24.21‰降低到生长季末期(10 月)的 -27.35‰,最低值出现在 10 月。随季节变化,沙棘叶片的 δ¹⁵N 表现出先降低后增加再降低的趋势。15SJ 的 沙棘叶片 δ¹⁵N 值在 8 月份达到最低值(-1.89‰),87SJ 和 08SJ 的沙棘叶片 δ¹⁵N 值均在 10 月出现最低值,分 别为-2.12‰和-2.00‰。整体上,沙棘叶片的δ¹³C和δ¹⁵N在生长季初期的平均值高于生长季末期。



图 2 不同恢复年限沙棘叶片 δ¹³C 和 δ¹⁵N 的季节变化特征(平均值±标准误)

Fig.2 Temporal variation characteristics of stable carbon and nitrogen isotope (8¹³C and 8¹⁵N) ratios in H. rhammoides leaves at different restoration years (mean±SD)

不同大写字母代表同一月份不同恢复年限差异显著(P<0.05),不同小写字母代表同一恢复年限不同月份差异显著(P<0.05)

从空间尺度上来看(表 2),单因素方差分析表明沙棘叶片 δ^{13} C 和 δ^{15} N 的空间分布规律不一致。不同恢 复年限沙棘叶片的δ¹³C值由高到低为15SJ>08SJ>87SJ,虽然各样地差异性不显著,但恢复年限越长,沙棘叶 片的δ¹³C 越低。不同恢复年限沙棘叶片的δ¹⁵N 值由高到低为87SJ>08SJ>15SJ,随着恢复年限的增加,沙棘 叶片的δ¹⁵N增大。总之,随着恢复年限的增加,沙棘叶片δ¹³C逐渐减小,而δ¹⁵N逐渐增大。

Table 2 Characterization of spatial variation in <i>H. mammolaes</i> leaves at uniferent restoration years							
叶片特征	样地 Site		叶片特征 样地 Site				
Leaf characteristics	87SJ	08SJ	15SJ	Leaf characteristics	87SJ	08SJ	15SJ
δ ¹³ C/‰	$-26.33 \pm 0.25 \text{A}$	$-26.21 \pm 0.21 \mathrm{A}$	-25.69 ± 0.22 A	C 含量/%	49.36±0.72A	$50.38 \pm 0.68 \mathrm{A}$	$49.79 \pm 0.59 \mathrm{A}$
$\delta^{15}N/ {\rm \%o}$	-1.28 ± 0.20 A	-1.33 ± 0.18 A	-1.50 ± 0.12 A	N 含量/%	$3.49 \pm 0.29 \text{A}$	$3.29 \pm 0.26 \mathrm{A}$	$3.22 \pm 0.22 A$
LWC/%	30.24±3.06A	29.51±2.45A	$29.50 \pm 2.23 \text{A}$	C/N	15.54±1.04A	16.78±1.21A	$16.48 \pm 0.90 \text{A}$

87SJ:1987 年栽植沙棘沙丘 1987-H. rhammoides; 08SJ: 2008 年栽植沙棘沙丘 2008-H. rhammoides; 15SJ: 2015 年栽植沙棘沙丘 2015-H. rhammoides;LWC:沙棘的叶片含水量 leaf water content;相同大写字母代表不同恢复年限差异不显著(P>0.05)

3.3 植物叶片碳氮含量的时空变化特征

由图 3 可知,时间尺度上,不同恢复年限沙棘叶片 C、N 含量及 C/N 的平均值变化区间分别为 45.34%--55.43%,2.11%-5.70%和8.68-24.10。沙棘叶片C含量从生长季初期到末期呈先升高后降低再升高的趋 势,7月达到最大值,最低值分布在8月或9月。沙棘叶片N含量从生长季初期到生长季末期呈逐渐降低的 趋势,5月显著高于其它月份(P<0.05),在10月达到最低值。C/N则从生长季初期到生长季末期呈现出与叶

片 N 含量相反的结果,即由生长季初期到生长季末期呈逐渐升高的趋势。

从空间尺度来看(表2),单因素方差分析结果表明,沙棘叶片的C含量和N含量随着恢复年限的增加, 不具有明显的一致性的变化规律。具体而言,沙棘叶片C含量由高到低表现为:08SJ>15SJ>87SJ,N含量由高 到低表现为:87SJ>08SJ>15SJ,C/N由高到低表现为:08SJ>15SJ>87SJ。



图 3 不同恢复年限沙棘叶片 C、N 含量及 C/N 的季节变化特征(平均值±标准误)

Fig.3 Temporal variation of carbon and nitrogen contents and their ratios in *H.rhammoides* leaves at different restoration years (mean±SD)

不同大写字母代表同一月份不同恢复年限差异显著(P<0.05),不同小写字母代表同一恢复年限不同月份差异显著(P<0.05)

3.4 叶片含水量及其分布

由表3可知,不同恢复年限沙棘的叶片含水量(LWC)表现出明显的季节差异。87SJ的 LWC 最高值出现在7月,显著高于其它月份(P<0.01),15SJ的 LWC 最高值也出现在7月(P>0.05),但 08SJ的 LWC 最高值出现在6月(P<0.01)。不同恢复年限沙棘的 LWC 均在10月份达到最低值,且显著低于其它月份(P<0.01)。沙棘 LWC 在不同恢复年限间并不存在明显差异(P>0.05,表2)。

Table 3 Water content in <i>H.rhammoides</i> leaves at different restoration years							
时间(日日)	87SJ	08SJ	15SJ	时间(日日)	87SJ	08SJ	15SJ
时间(月-日) T:	1987-	2008-	2015-	时间(月-日)	1987-	2008-	2015-
Time	H.rhammoides	H.rhammoides	H.rhammoides	Time	H.rhammoides	H.rhammoides	H.rhammoides
06-21	$35.94{\pm}1.39{\rm Ac}$	$38.90{\pm}2.67{\rm Ac}$	$34.06{\pm}3.28{\rm Ab}$	09-21	$27.50{\pm}1.65{\rm Ab}$	$34.01{\pm}1.04\mathrm{Bbc}$	29.05±1.13Aab
07-21	$46.00{\pm}1.10\mathrm{Ad}$	$33.75{\pm}0.89{\rm Abc}$	$37.40{\pm}7.26{\rm Ab}$	10-21	11.67±0.80Aa	14.50±4.52Aa	18.32±1.99Aa
08-21	$30.09{\pm}2.39{\rm Ab}$	$26.38{\pm}0.76{\rm Ab}$	$28.67{\pm}1.01{\rm Aab}$				

表 3	不同恢复年限沙棘的叶片含水量(LWC,%)	
-----	-----------------------	--

87SJ:1987 年栽植沙棘沙丘 1987- H. rhammoides; 08SJ: 2008 年栽植沙棘沙丘 2008- H. rhammoides; 15SJ: 2015 年栽植沙棘沙丘 2015- H.
rhammoides;不同小写字母代表同一恢复年限下,不同月份之间的叶片含水量的差异显著(P<0.05);表中不同大写字母代表同一月份下,不同恢
复年限之间的叶片含水量的差异显著(P<0.05)

3.5 沙棘叶片δ¹³C和δ¹⁵N对环境和其叶片特征变化的响应

如图 4 所示,不同恢复年限沙棘叶片的 δ^{13} C 值与各因子之间的相关关系并不一致。87SJ 的 δ^{13} C 值与 MRH 和叶片 C/N 之间具有显著的负相关性(P<0.05),而与叶片 N 含量之间存在正相关性。08SJ 的 δ^{13} C 值

与 MRH 和叶片 C/N 具有负相关性,其中,与叶片 C/N 之间的负相关性更为显著(P < 0.05),与叶片 N 含量和 LWC 之间存在正相关性。15SJ 的 δ^{13} C 值与叶片 N 含量具有显著正相关性(P < 0.01),而与叶片 C/N 之间存 在极显著的负相关性(P < 0.001)。整体而言,不同恢复年限沙棘叶片的 δ^{13} C 与 T_a 、P、VPD 和 LWC 之间存在 正相关性,与 MRH 之间存在负相关性。总之,沙棘叶片 δ^{13} C 的季节变化主要受到气象因子综合作用的影响。

不同恢复年限沙棘叶片的 δ^{15} N 值与各因子之间的相关关系也不一致。从图 4 可知,87SJ 和 08SJ 的 δ^{15} N 值与 MRH 的负相关性最强(*P*<0.01),与 *T*_a、VPD 和 LWC 之间存在正相关性,15SJ 的 δ^{15} N 值与叶片 N 含量 具有显著的正相关性(*P*<0.05),与 MRH(*R*² = -0.88, *P*<0.05)和叶片 C/N 之间存在显著负相关性(*R*² = -0.85, *P*<0.05)。



图 4 不同恢复年限沙棘的 δ^{13} C 和 δ^{15} N 与环境因子的相关性

Fig.4 Correlation analysis between environmental factors and stable carbon and nitrogen isotope ratios in *H. rhamnoides* at different restoration years

 $T_a:$ 月平均温度 monthly average temperature; MRH:月平均相对湿度 monthly average relative humidity; P:降水量 precipitation; VPD:大气饱和水 汽压差 vapor pressure difference; 87- δ^{13} C:1987 年栽植沙棘的叶片 δ^{13} C 值; LWC:沙棘的叶片含水量 leaf water content; SWC: 栽植沙棘沙丘的 土壤含水量 soil water content; C:沙棘单位质量叶片的 C 含量(%); N:沙棘的单位质量的叶 N 含量(%); C/N:沙棘的单位质量的叶 C、N 含量比值; *表示 P<0.05; ** 代表 P<0.01; *** 代表 P<0.001

根据图 5 可知, MRH 对沙棘叶片的 δ^{13} C 和 δ^{15} N 值均具有负效应,路径系数分别为-0.850 和-0.507, 且均 达到了显著水平(P<0.05), 且 MRH 在各个因子之间的负向影响达到最大。结构方程模型结果表明,沙棘叶 片的 δ^{13} C 和 δ^{15} N 值均受到 MRH 的显著影响。C 含量与 LWC 对 δ^{13} C 值具有显著影响(P<0.05)。SWC 对沙 棘叶片的 δ^{15} N 值具有极显著的正效应(P<0.01), 而叶片 C/N 对 δ^{15} N 值具有显著的负效应(P<0.05)。

如表 4 的方差分析结果显示, δ^{13} C 和 δ^{15} N 的差异主要在植物的生长季,恢复年限对沙棘叶片 δ^{13} C 的影响达到了显著水平(P=0.023),对沙棘叶片 δ^{15} N 的影响不显著(P>0.05),而生长季和恢复年限的交互作用对



Fisher's C = 5.758, P = 0.451, AIC = 106.346 Fisher's C = 3.616, P = 0.46, AIC = 78.009

图 5 不同恢复年限沙棘的 δ¹³C 和 δ¹⁵N 与环境因子的结构方程模型

Fig.5 Piecewise structural equation model between environmental factors and stable carbon and nitrogen isotope ratios in *H. rhamnoides* at different restoration years

实线箭头表示关系显著,虚线箭头表示关系不显著。*表示 P<0.05; **表示 P<0.01; Fisher's C:卡方统计量, 衡量模型拟合程度的指标; AIC:赤池信息准则 Akaike Information Criterion 结合模型拟合度和复杂度用于模型选择的指标。

沙棘叶片 δ^{13} C 和 δ^{15} N 的影响不显著(P>0.05)。

表 4 生长季和恢复年限对沙棘叶片 δ¹³C 和 δ¹⁵N 影响的双因素方差分析

Table 4 Two factor analysis of variance (*F*-value) of effects of growing season and recovery years on δ^{13} C and δ^{15} N in *H.rhammoides* leaves

因素 Factors	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$
生长季 Growing season	13.398 ***	11.912 ***
恢复年限 Recovery years	4.232 *	0.863
生长季×恢复年限 Growing season×Recovery years	0.310	0.551

*表示 P<0.05; **表示 P<0.01; ***表示 P<0.001

4 讨论

4.1 沙棘叶片 δ¹³C 和 δ¹⁵N 时间变化的影响因素

以上研究表明,沙棘叶片 δ^{13} C 值呈现季节性的时间变化特征。生长季初期(5月), δ^{13} C 值最高(图 2)。 此时,植物新组织的快速生长主要归因于高的水分利用效率,这有利于光合器官同化额外的 C,使得叶片形成 更多的有机物^[29]。进入生长旺盛期的 8月,沙棘叶片 δ^{13} C 值呈现增大的趋势。研究区年降水量为 438.6mm, 降水具有明显的季节变化特征,从 7月的 60.4mm 升高为 8月的 125.9mm(图 1)。从图 4 可知,本区沙棘 δ^{13} C 值与年降水量之间具有正相关关系,这与 Schulze 等^[30] 对澳大利亚北部植物叶片 δ^{13} C 值随降水量变化的研 究结果一致,即植物 δ^{13} C 值与局限于 216—475mm 范围内的降雨量呈正相关关系,这表明沙棘叶片 δ^{13} C 值随 着降雨量的增加而增大。进入生长季末期(9—10月), δ^{13} C 出现最低值,此时 WUE 的下降可能主要与碳同 化率的下降有关^[31]。在生长季末期的 10月, T_a 降为整个生长季的最低值 2.80°C,此时,P 从 9月份的 84.4mm 降低为本月的 34.7mm,VPD 也降低为最小值 0.19kPa,但是,MRH 从 9月的 70.99%增大为 10月的 75.21% (图 1)。根据图 4,沙棘叶片的 δ^{13} C 值与 T_a 、P 和 VPD 均呈正相关关系,与 MRH 呈负相关关系,即沙棘叶片 δ^{13} C 随着 T_a 、P 和 VPD 的降低而减小,随着 MRH 的增大而减小。这一研究结果表明,沙棘水分利用效率的季 节变化主要是气象因子综合作用的结果。

此外,光合速率^[32]和气孔限制^[33]是影响叶片δ¹³C 值变化的重要生理机制,在叶片尺度上,内在水分利用 效率被定义为叶片光合速率与气孔导度的比值。在 C3 植物中,叶片 N 含量与光合碳同化过程密切相关,因 此与δ¹³C 值相关^[32]。即叶片 N 含量越高,植物光合速率越快,植物的δ¹³C 值越大^[32]。然而,我们的研究中 并没有测定与气孔相关的指标。未来将进一步探究影响沙棘叶片δ¹³C 变化的关键生理因素,以期揭示沙棘 如何通过调控水分利用效率应对低温和缺水的高寒干旱环境^[34]。

植物叶片稳定性氮同位素组成(δ¹⁵N)在很大程度上受到局地气候及其生长环境的影响^[35]。5月,沙棘 叶片的 δ¹⁵N 值最高(图 2),同时,叶片 N 含量也高(图 3),这说明生长季初期的植物具有较高的养分利用效 率。此时,沙棘具有高的水分利用效率,可迅速同化更多的碳,植株个体得以快速生长。在生长旺盛期的8 月,沙棘叶片δ¹⁵N值出现小低峰。进入9月,研究区降水从8月的125.9mm急剧减少至本月的84.4mm,但此 时植物叶片的δ¹⁵N值却升高。迈入生长季末期的10月,月降水量仅为34.7mm,此时沙棘叶片的δ¹⁵N值降为 整个生长季的最低值。已有研究表明,植物叶片的 $\delta^{15}N$ 随着降水量的增加呈现递减趋势^[7],但 Craine 等^[36] 认为,这种负相关关系仅适于非固氮植物,而对于那些具有潜在固氮能力的植物,它们的δ¹⁵N值与年均降水 量不存在相关性,本研究证实了这一观点,即具有根瘤菌的沙棘叶片的δ¹⁵N值与本区降水量的相关性极其微 弱(图 4)。本研究发现,T,与沙棘叶片 δ¹⁵N 值存在正相关性,但是均没有达到显著水平(P>0.05),温度对植 物 $\delta^{15}N$ 值变化的正负响应还有待进一步研究^[7]。同时,不同恢复年限沙棘的 $\delta^{15}N$ 与 MRH 之间呈显著的负 相关性(P < 0.05),相较其它气象因子,MRH 是引起沙棘叶片 δ^{15} N 季节变化的主要原因, δ^{15} N 随着 MRH 的增 大而减小。此外,植物叶片本身的养分含量也是引起δ¹⁵N季节变化的因子之一。随着植物生长,沙棘叶片 N 含量逐渐减少,δ¹⁵N值也随之降低,这是因为在高寒地区,植物为了适应低温和低土壤N有效性的极端生存 环境,会将更多的 N 用于叶片的光合器官,植物叶片的 δ¹⁵N 值与叶片 N 含量的正相关关系在本研究中得到 了证实^[36-37]。此外,沙棘叶片 C/N 与δ¹⁵N 值存在负相关性(图 4),δ¹⁵N 随着沙棘叶片 C/N 的增加而降低, 这也是影响沙棘叶片δ¹⁵N值季节变化的因素之一。综上所述,沙棘叶片δ¹⁵N值的季节变化受MRH、叶片N 含量和 C/N 综合作用的影响。

4.2 沙棘叶片 δ¹³C 和 δ¹⁵N 空间变化的影响因素

MRH 是表征空气干燥程度的指示性指标,主要通过调节叶片气孔开度来影响物种的碳水平衡^[38]。本研 究发现,87SJ 的δ¹³C 值对 MRH 变化的响应最强,表现为随着 MRH 的增加而降低(图4)。研究区的降水以小 降雨事件和小降雨强度为主,而且降雨量只有达到某一临界值才可能下渗,否则降雨结束时将全部以蒸散的 形式损耗掉^[39]。因此,本沙区的月平均降水量对沙棘δ¹³C 的间接影响转变为沙棘δ¹³C 对 MRH 变化的直接 响应,这与马剑英等对荒漠植物红砂叶片元素含量与气候因子关系的研究结果一致^[40]。沙棘为了节约自身 的可利用水分,通常会将一部分气孔关闭,进而导致沙棘叶片内部 CO₂浓度下降,此时若植物光合作用速率仍 维持正常水平,植物对 CO₂的识别能力势必降低,从而导致了沙棘叶片δ¹³C 值升高^[12],即水分利用效率提高。

叶片含水量(LWC)通常可以用来反映植物叶片组织水分含量状况,指示环境水分亏缺程度^[41]。一般而 言,降雨量越充足,蒸发量越低,植物叶片含水量也就越高。87SJ、08SJ 和 15SJ 叶片的δ¹³C 值与 LWC 具有正 相关性,而 08SJ 叶片δ¹³C 值与 LWC 的正相关性最强(图4)。其中,08SJ 叶片含水量在整个生长季表现出先 降低后升高再降低的季节变化趋势(表3)。随着 LWC 的增大,沙棘叶片气孔导度降低^[42],因而具有较高的 水分利用效率,即表现出了较高的叶片δ¹³C 值。沙棘叶片δ¹³C 与环境因子的结构方程模型显示(图5),沙棘 叶片的 LWC 对δ¹³C 具有显著的负效应(P<0.05),沙棘叶片δ¹³C 的空间变化由高到低排序为:15SJ>08SJ> 87SJ,而 LWC 的空间变化由高到低排序为:87SJ>08SJ>15SJ,这证明沙棘 LWC 是影响沙棘叶片δ¹³C 空间变 化的影响因素。

C3 植物叶片的 N 含量与其光合作用密切相关,一般情况下 C3 植物的大部分 N 存在于植物的光合器官、 光合相关酶以及其他与碳同化相关的生理生化结构中^[43],而另一部分 N 则储存于其他蛋白质和结构组分之 中^[44]。当水分不是植物生长的主要限制因子时,叶片的 δ¹³C 值受 VPD、叶片 N 含量和光照等多个因子的影 响^[45-46]。C3 植物叶片的 N 含量与光合能力和光合羧化效率之间存在正相关关系,由此推断其与 δ¹³C 值也 具有正相关性^[47]。一般而言,用于碳吸收和同化的 N 占叶片总 N 含量的比例较大,光合氮利用效率较大^[44], 进而导致植物叶片 δ¹³C 值与 N 含量之间的正相关关系^[34]。本研究中,沙棘叶片的 N 含量与 δ¹³C 值具有正 相关关系(图 4),其中,08SJ 和 15SJ 的沙棘叶片 N 含量与 δ¹³C 值的正相关性达到了显著水平(*P*<0.05),与上 述研究结论一致。 C/N 值表示植物吸收单位养分含量所获取和同化碳的能力,可反映植物体对养分的利用效率^[48]。15SJ 的δ¹³C 值与叶片 C/N 之间的负相关性达到了极显著水平(P<0.001),结合 N 含量与 C/N 对δ¹³C 的影响,证 明沙棘在有限资源的节约和获取之间具有权衡关系^[49],即沙棘拥有较高的 WUE 是以降低其 NUE 为代价的^[20]。一方面,从资源条件限制来看,15SJ 样地中沙棘的盖度、高度、南北长和东西长在所有样地中都是最大 值(表 1),这是因为在建植初期,沙棘需要投入大量的氮素用于光合器官的建设^[50],但随着沙棘林龄的增加, 光合器官的建设已经完成,影响 WUE 的因素由叶片养分限制逐渐转变为水分条件限制。另一方面,研究区 属于高寒半干旱气候,海拔高,温度低,降水少,幼龄植物因根系多分布在土壤表层,主要利用浅层土壤水,为 应对干旱逆境,且碍于群落中的水分竞争,灌木大都采取保守的用水策略,因而拥有更高的水分利用效率,即 表现出较高的叶片δ¹³C 值^[51]。随着恢复年限的增加,沙棘在应对高寒半干旱环境的过程中,根系生长到更 深的土壤层,不仅可利用夏季降水还能利用深层土壤水,形成了更灵活的用水策略^[52]。

随着恢复年限的增加,沙棘降低叶片δ¹³C 而增加叶片δ¹⁵N,这再一次证明了沙棘的WUE 与NUE 之间具 有权衡关系。由植物δ¹³C 和δ¹⁵N 与环境因子的相关分析可知(图4),老龄沙棘叶片δ¹⁵N 值与环境因子之间 的相关系数大于幼龄沙棘叶片,说明随着恢复年限的增加,沙棘叶片δ¹⁵N 值对周围环境变化表现更为敏感。 另外,植物δ¹⁵N 也会受到土壤养分供给和植物吸收的限制^[53],一方面,土壤母质中有效的氮供应影响植物的 δ¹⁵N,如富氮条件下,植物更强烈地吸收较轻的¹⁴N,从而使植物的δ¹⁵N 低于土壤的δ¹⁵N^[54];而当土壤氮供应 不足时,植物吸收氮时同位素分馏很小或不存在,植物的δ¹⁵N 与土壤相似^[55]。因此,老龄沙棘较为庞大的根 系能获得更多的土壤可利用氮,这可能是导致老龄沙棘叶片δ¹⁵N 更高的原因。但植物根系如何利用不同土 壤层的氮素,以及土壤中δ¹⁵N 的差异有待进一步研究。同时,环境因子是否会通过影响土壤δ¹⁵N,进而引起 植物的δ¹⁵N 也是值得探索的。

5 结论

在高寒半干旱沙地,沙棘叶片δ¹³C的季节变化是气象因子综合作用的结果,沙棘叶片δ¹⁵N的季节变化 受 MRH、叶片N含量和C/N等因子的影响。不同恢复年限的沙棘会采取不同的水分和养分利用策略,主要 表现为随着林龄的增加,沙棘水分利用效率降低而养分利用效率增加,影响植物水分利用效率的因素由叶片 养分限制逐渐转变为水分限制。植物的水分利用效率与氮素利用效率之间具有权衡关系,老龄植物对周围环 境的变化表现得更为敏感。

参考文献(References):

- [1] Sperry J S, Hacke U G. Desert shrub water relations with respect to soil characteristics and plant functional type. Functional Ecology, 2002, 16 (3): 367-378.
- [2] Li X R, Zhang D H, Zhang F, Zhang P. The eco-hydrological threshold for evaluating the stability of sand-binding vegetation in different climatic zones. Ecological Indicators, 2017, 83: 404-415.
- [3] Qi Y B, Chen T, Pu J, Yang F Q, Shukla M K, Chang Q R. Response of soil physical, chemical and microbial biomass properties to land use changes in fixed desertified land. CATENA, 2018, 160: 339-344.
- [4] 田丽慧, 汪海娇, 张登山, 王俏雨, 刘蕊娜. 高寒沙地典型固沙植物在沙丘不同地貌部位的水分利用特征. 生态学报, 2021, 41(15): 6215-6226.
- [5] Ehleringer J R, Dawson T E. Water uptake by plants: perspectives from stable isotope composition. Plant, Cell & Environment, 1992, 15(9): 1073-1082.
- [6] 徐庆, 冀春雷, 王海英, 李旸. 氢氧碳稳定同位素在植物水分利用策略研究中的应用. 世界林业研究, 2009, 22(4): 41-46.
- [7] 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.
- [8] Bai Y F, Han X G, Wu J G, Chen Z Z, Li L H. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. Nature, 2004, 431 (7005): 181-184.
- [9] 吴汪洋, 张登山, 田丽慧, 张明远, 周鑫. 近 10 年青海湖东沙地人工植被群落特征. 生态学报, 2019, 39(6): 2109-2121.
- [10] 李蕊希,吴雪,贡璐.塔里木河上游典型荒漠植物叶片性状及其与土壤因子的关系.生态学报,2022,42(13):5360-5370.

- [11] Cernusak L A, Ubierna N, Winter K, Holtum J AM, Marshall J D, Farquhar G D. Environmental and physiological determinants of carbon isotope discrimination in terrestrial plants. New Phytologist, 2013, 200(4): 950-965.
- [12] 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. Functional Plant Biology, 1982, 9(2): 121-137.
- [13] Högberg P. Tansley Review No. 95 ¹⁵N natural abundance in soil-plant systems. New Phytologist, 1997, 137(2): 179-203.
- [14] Swap R J, Aranibar J N, Dowty P R, Gilhooly W P III, 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.
- [15] 周咏春, 程希雷, 樊江文. 植物氮同位素组成与其影响因子的关系研究进展. 草地学报, 2012, 20(6): 981-989.
- [16] Song W Z, Ochoa-Hueso R, Cui H Y, Yang X C, Fan M C, Sun W. Effects of nitrogen addition on ecosystem-level carbon fluxes and water use efficiency are more dependent on early growing season precipitation than on annual precipitation in a semi-arid meadow steppe. Agricultural and Forest Meteorology, 2023, 330: 109316.
- [17] 王亚婷,王玺,赵天启,贾丽欣,杨阳,乔荠瑢,张峰,赵萌莉.不同放牧强度上内蒙古短花针茅草原植物功能群水分和氮素利用效率相关分析.生态环境学报,2017,26(6):964-970.
- [18] 刘超明, 唐美庆, 马坤, 刘星韵, 于涵, 张颖. 北京地区典型落叶阔叶乔木叶片含氮量和δ¹⁵N值对大气氮沉降的响应. 生态学报, 2017, 37(7): 2334-2341.
- [19] 哈丽古丽·艾尼,伊丽米努尔,管文轲,阿不都热西提·热合曼.不同生境胡杨叶片 δ¹³C 和 δ¹⁵N 及其对环境因子的响应.西北植物学报,2020,40(6):1031-1042.
- [20] 牛伟玲,陈辉,侯慧新,郭晨睿,马娇林,武建双.10年禁牧未改变藏西北高寒荒漠植物水氮利用效率.草业学报,2022,31(8):35-48.
- [21] 葛露露, 孟庆权, 林宇, 何宗明, 邱岭军, 胡欢甜, 王柯远. 滨海沙地不同树种人工林叶片和土壤表层稳定碳氮同位素及水分利用效率 研究. 西北植物学报, 2018, 38(3): 544-552.
- [22] 周春丽,李以康,曹广民,朋措吉,宋明华,徐兴良,周华坤,林丽.碳氮稳定同位素技术在青藏高原高寒草甸生态系统研究中的应用: 进展与展望.应用生态学报,2020,31(10):3568-3578.
- [23] 何启欣. 香日德-柴达木河流域不同生态系统植物水分利用效率及其影响因素研究[D]. 西宁:青海师范大学, 2022.
- [24] 张有福,陈春艳,陈拓.祁连圆柏和青海云杉叶稳定氮同位素变化及其与环境因子的关系.许昌学院学报,2020,39(2):17-22.
- [25] Che C W, Xiao S C, Ding A J, Peng X M, Su J R. Growth response of plantations *Hippophae rhamnoides* Linn. on different slope aspects and natural *Caragana opulens* Kom. to climate and implications for plantations management. Ecological Indicators, 2022, 138: 108833.
- [26] Tian L, Wu W, Zhang D S, Yu Y. Airflow field around Hippophae rhamnoides in alpine semi-arid desert. Land, 2020, 9(5): 140.
- [27] Tian L H, Wu W Y, Zhou X, Zhang D S, Yu Y, Wang H J, Wang Q Y. The ecosystem effects of sand-binding shrub *Hippophae rhamnoides* in alpine semi-arid desert in the northeastern Qinghai-Tibet Plateau. Land, 2019, 8(12): 183.
- [28] 汪海娇,田丽慧,张登山,王俏雨.青海湖东沙地不同植被恢复措施下土壤水分变化特征.干旱区研究, 2021, 38(1): 76-86.
- [29] Du B M, Zheng J, Ji H W, Zhu Y H, Yuan J, Wen J H, Kang H Z, Liu C J. Stable carbon isotope used to estimate water use efficiency can effectively indicate seasonal variation in leaf stoichiometry. Ecological Indicators, 2021, 121: 107250.
- [30] Schulze E D, Williams R J, Farquhar G D, Schulze W, Langridge J, Miller J M, Walker B H. Carbon and nitrogen isotope discrimination and nitrogen nutrition of trees along a rainfall gradient in northern Australia. Functional Plant Biology, 1998, 25(4): 413.
- [31] Ehleringer J R, Cooper T A. Correlations between carbon isotope ratio and microhabitat in desert plants. Oecologia, 1988, 76(4): 562-566.
- [32] 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.
- [33] Ares A, Fownes J H. Productivity, nutrient and water-use efficiency of *Eucalyptus saligna* and *Toona ciliata* in Hawaii. Forest Ecology and Management, 2000, 139(1/2/3): 227-236.
- [34] 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): 3700-3709.
- [35] 刘艳杰,许宁,牛海山.内蒙古草原常见植物叶片 8¹³C和 8¹⁵N 对环境因子的响应.生态学报,2016,36(1):235-243.
- [36] 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.
- [37] 马锐豪, 樊伟, 王斐, 夏开, 温正宇, 徐小牛. 不同林分类型叶片稳定碳、氮同位素的变化特征. 江苏农业学报, 2022, 38(1): 102-110.
- [38] 刘海燕,李吉跃,赵燕,黄看看.沙柳稳定碳同位素值的特点及其水分利用效率.干旱区研究,2008,25(4):514-518.
- [39] 鲁瑞洁, 唐清亮, 魏殿生, 张登山. 青海湖湖东沙地不同沙丘降雨入渗研究. 中国沙漠, 2013, 33(3): 797-803.

http://www.ecologica.cn

- [40] 马剑英,方向文,夏敦胜,段争虎,陈发虎,王刚. 荒漠植物红砂叶片元素含量与气候因子的关系. 植物生态学报, 2008, 32(4): 848-857.
- [41] 李善家,苏培玺,张海娜,周紫鹃,解婷婷.荒漠植物叶片水分和功能性状特征及其相互关系.植物生理学报,2013,49(2):153-160.
- [42] 李鹭辰,桂子洋,秦树高,张宇清,刘靓,杨凯捷.毛乌素沙地4种典型植物叶片凝结水吸收能力及其水分生理响应.北京林业大学学 报,2021,43(2):72-80.
- [43] Reich P B, Walters M B, Kloeppel B D, Ellsworth D S. Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. Oecologia, 1995, 104(1): 24-30.
- [44] 史作民,程瑞梅,刘世荣. 高山植物叶片 δ¹³C 的海拔响应及其机理. 生态学报, 2004, 24(12): 2901-2906.
- [45] Sharifi M R, Rundel P W. The effect of vapour pressure deficit on carbon isotope discrimination in the desert shrub Larrea tridentata (creosote bush). Journal of Experimental Botany, 1993, 44(2): 481-487.
- [46] Sparks J P, Ehleringer J R. Leaf carbon isotope discrimination and nitrogen content for riparian trees along elevational transects. Oecologia, 1997, 109(3): 362-367.
- [47] Hamerlynck E P, Huxman T E, McAuliffe J R, Smith S D. Carbon isotope discrimination and foliar nutrient status of Larrea tridentata (creosote bush) in contrasting Mojave Desert soils. Oecologia, 2004, 138(2): 210-215.
- [48] 赵艳艳,徐隆华,姚步青,马真,张春辉,王芳萍,周华坤.模拟增温对高寒草甸植物叶片碳氮及其同位素 δ¹³C 和 δ¹⁵N 含量的影响.西 北植物学报, 2016, 36(4): 777-783.
- [49] Querejeta J I, Prieto I, Torres P, Campoy M, Alguacil M M, Roldán A. Water-spender strategy is linked to higher leaf nutrient concentrations across plant species colonizing a dry and nutrient-poor epiphytic habitat. Environmental and Experimental Botany, 2018, 153: 302-310.
- 张秦泽,郝广,李洪远.外源输入氮的有效性及形态对植物生长与生理影响的研究进展.生态学杂志,2024,43(3):878-887. [50]
- [51] 刘飞,刘攀,曹铭,杨冲,陈婷婷,周华坤,王文颖.稳定同位素技术在植物水分关系研究中的应用综述.生态科学,2020,39(6): 224-232.
- [52] 于晓雯. 半干旱区流域植被生态过程及其与水文的响应机制研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2022.
- [53] Gebauer G, Schulze E D. Carbon and nitrogen isotope ratios in different compartments of a healthy and a declining Picea abies forest in the Fichtelgebirge, NE Bavaria. Oecologia, 1991, 87(2): 198-207.
- [54] Handley L L, Raven J A. The use of natural abundance of nitrogen isotopes in plant physiology and ecology. Plant, Cell & Environment, 1992, 15 $(9) \cdot 965 - 985.$
- [55] Fang Y T, Koba K, Yoh M, Makabe A, Liu X Y. Patterns of foliar δ^{15} N and their control in Eastern Asian forests. Ecological Research, 2013, 28 $(5) \cdot 735 - 748.$