

分类号_____

密级_____

UDC _____

编号_____

中国科学院研究生院

博士学位论文

半干旱区沙生植物沿降水梯度的生理生态变化机理研究

魏海霞

指导教师 罗天祥 研究员 中国科学院青藏高原研究所

吴 波 研究员 中国林科院荒漠化研究所

申请学位级别 博士 学科专业名称 自然地理学

论文提交日期 2009年12月 论文答辩日期 2009年12月

培养单位 中国科学院青藏高原研究所

学位授予单位 中国科学院研究生院

答辩委员会主席 _____

Classification NO. _____

Confidential _____

UDC _____

NO. _____

Graduate University of Chinese Academy of Sciences

Ph.D Thesis

Mechanisms for variations in eco-physiological characteristics of
sandy plants along a rainfall gradient in semi-arid regions

WEI Haixia

Advisor _____ Prof. LUO Tianxiang _____

_____ Institute of Tibetan Plateau Research, CAS _____

_____ Prof. WU Bo _____

_____ Institute of Desertification Studies, CAF _____

Application Degree _____ Doctor _____ Major _____ Physical Geography _____

Submitted Date _____ December 2009 _____ Defence Date _____ December 2009 _____

Education Unit _____ Institute of Tibetan Plateau Research, CAS _____

Degree Awarding Unit _____ Graduate University of _____

_____ Chinese Academy of Sciences _____

Chairman of committee _____

独创性声明

本人声明所提交的论文是我个人在导师指导下进行的研究工作及取得的研究成果。尽我所知，除了文中特别加以标注和致谢的地方外，论文中不包含其他人已经发表或撰写过的研究成果，也不包含为获得中国科学院或其它教育机构的学位或证书而使用过的材料。与我一同工作的同志对本研究所做的任何贡献均已在论文中作了明确的说明并表示了谢意。

研究生签名：

时间： 年 月 日

关于论文使用授权的声明

本人完全了解中国科学院有关保留、使用学位论文的规定，即：中国科学院有权保留送交论文的复印件和磁盘，允许论文被查阅和借阅，可以采用影印、缩印或扫描等复制手段保存、汇编学位论文。同意中国科学院可以用不同方式在不同媒体上发表、传播学位论文的全部或部分内容。

(保密的学位论文在解密后应遵守此协议)

研究生签名：

时间： 年 月 日

导师签名：

时间： 年 月 日

本论文得到以下项目资助

国家科技支撑计划项目“全球环境变化应对技术与示范”(2007BAC03A10)

国家科技支撑计划项目“防沙治沙关键技术与示范”(2006BAD26B01)

摘 要

在年降水量 200-440mm 的毛乌素沙地及青藏高原北部沙地，以油蒿 (*Artemisia ordosica*) 为主的沙生植物是固定、半固定沙地上的广布种，组成了相对稳定的植物群落，对当地防风固沙具有重要作用。因此，研究这些自然分布的沙生植物沿降水和退化梯度的生理生态变化机理，不仅有助于阐明干旱、半干旱地区生态系统的稳定性机制，而且也有助于了解全球变化背景下沙生植物对环境变化的适应和响应机制，并为荒漠化治理（如植被恢复和引种等）提供科学依据。

比叶面积 (SLA, specific leaf area, 单位重量的叶面积)、叶氮含量 (N_{mass} , mass-based leaf nitrogen, 单位重量的叶氮含量; N_{area} , area-based leaf nitrogen content, 单位面积的叶氮含量)、叶建成消耗 (leaf construction cost, 构建单位叶干重或叶面积的葡萄糖当量, 即新叶的构建成本) 以及叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值 (leaf carbon isotope ratio, 与叶内外 CO_2 浓度比值呈密切负相关, 表征植物长期水分利用效率) 等生理生态测定指标共同反映了植物对环境的长期适应特征。国外近期研究发现, 比叶面积 (SLA) 和叶氮含量 (N_{mass}) 的关系模式在低降水量区物种与高降水量区物种之间存在策略位移现象, 即在相同 SLA 下, 低降水量区物种具有更高的 N_{mass} (即更高的单位面积叶氮含量, $N_{\text{area}} = N_{\text{mass}} / \text{SLA}$), 从而具有更高的水分利用效率。但是, 目前仍不清楚这种策略位移现象是由于降水量减少所导致或是由于物种更替变化所导致。另外, 更高的叶氮含量很可能带来更高的叶建成消耗, 植物如何解决这一权衡关系仍不清楚。在生态系统水平上, 国际上目前仍缺乏相关的梯度测定数据对这种策略位移现象进行机理解释。本论文以低海拔的毛乌素沙地 (1200-1400 m) 与高海拔的青藏高原北部沙地 (3200-3300 m) 的油蒿群落为研究对象 (油蒿是这两个研究区域的广布物种), 通过系统分析测定上述叶性状指标沿降水的变异规律, 旨在阐明: (1) 沙生植物种内和种间叶功能性状沿降水梯度是否普遍存在策略位移现象? (2) 单位面积叶氮含量随降水减少而增加是否会导致较高的新叶构建成本? 主要结果如下:

1. 在内蒙古毛乌素沙地, 沿着一个温度差异不大的降水梯度 (270-390mm; 降水量与蒸发量比值 R/P, 0.11-0.21), 我们测定了油蒿及相关物种的 SLA、 N_{mass} 、

N_{area} 以及冠层叶面积指数 (LAI) 和土壤全氮含量等, 同时进一步利用青海高海拔沙地 (都兰, 210mm, R/P 0.11; 青海湖, 405mm, R/P 0.29) 的油蒿测定数据来验证毛乌素沙地数据结果的普适性。在毛乌素沙地, 沙生植物种内和种间 SLA- N_{mass} 的线性正相关关系在降水量最低的地区 (270mm, R/P 0.11) 与其它三个降水量较高的地区 (320-390mm, R/P > 0.15) 之间存在平行位移现象 (即斜率相同但截距不同), 并与青海高海拔沙地的油蒿测定数据相吻合。我们进一步发现, 随着降水量的减少, 油蒿种群 LAI 下降而 N_{mass} 升高, 但冠层叶氮库 (叶生物量与 N_{mass} 的乘积) 和 SLA 则没有显著变化, 导致 LAI 与 N_{area} ($N_{\text{mass}}/\text{SLA}$) 之间存在密切的负相关 ($r = -0.76, P < 0.001$)。在相同叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值下, 降水量较低地区 (210-270 mm, R/P 0.11) 的植物具有较低的 LAI 和较高的 N_{area} 。偏相关分析结果表明, 降水是决定 LAI 和 N_{mass} 变化的主要因子。因此, SLA- N_{mass} 关系的策略位移现象与冠层 LAI 和叶氮库的相对变化密切相关, 在某种干旱阈值下 (R/P = 0.11) 叶性状变化可指示生态系统水平的功能变化。

2. 低海拔与高海拔沙地的油蒿叶建成消耗测定数据进一步表明, 单位重量叶建成消耗 (CC_m) 与叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值普遍存在密切正相关 (即高的水分利用效率伴随着高的叶建成消耗)。但是, 单位面积叶建成消耗 (CC_a) 与单位面积叶氮含量 (N_{area}) 的线性正相关关系在低降水量区 (210-270 mm, R/P 0.11) 与高降水量区 (320-405 mm, R/P 0.15-0.29) 之间也存在策略位移现象, 即在相同 CC_a 下, 低降水量区植物比高降水量区植物具有更高的 N_{area} 。与湿润地区植物相比, 旱区植物具有较高的单位面积叶氮含量并没有导致其单位叶面积的构建成本增加。

水分是干旱、半干旱地区植物生长和生存的主要限制因子。上述研究结果表明, 随着降水量的减少, 以油蒿为主的沙生植物通过降低叶面积指数和提高单位面积叶氮含量的方式, 使得降水量较低地区植物与降水量较高地区植物具有相似的水分利用效率。尽管高水分利用效率伴随着高叶建成消耗, 但是, 旱区植物较高的单位面积叶氮含量并没有导致其单位叶面积的构建成本增加。这一生理生态机制在很大程度上解释了油蒿群落在固定、半固定沙地上的广泛分布特性及其生态系统的相对稳定性。

关键词: 沙生植物, 比叶面积, 叶氮含量, 建成消耗, 水分利用效率, 策略位移现象

ABSTRACT

Along an annual rainfall gradient ranging from 200 mm to 440 mm in the Mu Us sandy land (1200-1400 m) and northern Tibetan Plateau sandy land (3200-3300 m), *Artemisia ordosica* is a sub-shrub species most widely distributed in fixed and semi-fixed sandy lands, and plays important roles in reducing wind and stabilizing sands in these regions. Therefore, research on variations in eco-physiological characteristics of sandy plants along a rainfall gradient not only gives insight into the mechanism of ecosystem stability in arid and semi-arid regions, but is also crucial for understanding the response of sandy plants to global changes and the scientific basis for desertification control.

Specific leaf area (SLA, leaf area per mass), mass- and area-based leaf nitrogen concentration (N_{mass} , N_{area}), leaf construction cost (the amount of glucose required to produce per unit leaf mass or leaf area) and leaf $\delta^{13}\text{C}$ value (a good indicator of long-term water use efficiency, negatively correlated with the ratio of intercellular to ambient CO_2) together reflect the plant adaptation to environments. Recent studies indicated that there is a strategy shift in the SLA- N_{mass} relationship between species of high- and low-rainfall habitats, i.e. species from low-rainfall habitats have higher N_{mass} at a given SLA (i.e. higher N_{area} , $N_{\text{area}} = N_{\text{mass}}/\text{SLA}$), and thus have a high water use efficiency. However, it is still unclear if such a shift is caused by low rainfall or species replacement. On the other hand, higher leaf nitrogen content may result in a higher leaf construction cost, and it is unclear how plants solve this trade-off. At ecosystem level, relevant data along a rainfall gradient that provide an explanation for the shift in leaf trait relationship are still deficient. In this thesis, we measured the variations in leaf traits of *Artemisia ordosica* communities along an annual rainfall gradient in the low-altitude Mu Us sandy land (1200-1400m) and the high-altitude northern Tibetan Plateau sandy land (3200-3300m). *Artemisia ordosica* is a widespread species in these two regions. Our objective was to: (1) test if there is a general shift in the leaf trait relationship across and within species along a rainfall gradient? (2) examine if increased N_{area} with decreased rainfall may result in a higher leaf

construction cost? The major results included as follows:

1. Data for SLA, N_{mass} , N_{area} of *A. ordosica* and other relevant species and related canopy leaf area index (LAI) and soil total nitrogen were collected along a rainfall transect (270-390 mm, Ratio of rainfall to pan-evaporation, R/P, 0.11-0.21) with similar temperature in the Mu Us, Inner Mongolia. We further investigated the generality of the Mu Us data using additional data in the northern Tibetan Plateau sandy land (Dulan, 210mm, R/P 0.11; Qinghai Lake, 405mm, R/P 0.29). In the Mu Us sandy land, the positive SLA- N_{mass} relationships across and within species shifted between two plant-groups in the lowest rainfall plots (270mm, R/P 0.11) and other higher rainfall plots (320-390mm, R/P>0.15), which was confirmed by additional data in northern Tibetan Plateau sandy land. For *A. ordosica* populations, LAI decreased and N_{mass} increased with decreasing rainfall, while the foliage N-pool (the products of foliage biomass multiplied by SLA) and SLA varied little. Accordingly, LAI and N_{area} ($N_{\text{mass}}/\text{SLA}$) were negatively correlated ($r = -0.76$, $P < 0.001$). Plants at lower rainfall sites (210-270 mm, R/P 0.11) had lower LAI and higher N_{area} at a given leaf $\delta^{13}\text{C}$ value than plants growing in higher rainfall sites (320-390mm, R/P>0.15). Partial correlation analysis of multiple linear regressions indicated that rainfall was the limiting factor that determined variations in N_{mass} and LAI. Therefore, the low-rainfall induced shift in the SLA- N_{mass} relationship strongly associated with changes in LAI and foliage N-pool, suggesting that leaf characteristics can be served as good indicators of ecosystem function at a drought threshold (R/P=0.11).

2. Measurements of leaf construction cost within species of *A. ordosica* in low- and high-altitude sandy lands further indicated that leaf construction cost per mass (CC_m) positively correlated with leaf $\delta^{13}\text{C}$ value (i.e. higher water use efficiency accompanied by higher leaf construction cost). However, there was also a strategy shift in the positive CC_a (leaf construction cost per area) vs. N_{area} relationship between plant-groups in the lowest rainfall plots (210-270 mm, R/P 0.11) and other higher rainfall plots (320-390mm, R/P>0.15), i.e. plants from low-rainfall habitats have higher N_{area} at a given CC_a . Our results indicated that the high N_{area} for plants from low rainfall sites did not increase their leaf construction cost per area, compared to that of high rainfall sites.

Water is the main limiting factor for plant survival and growth in arid and semi-arid regions. As rainfall decreases, *A. ordosica* plants from lower rainfall sites have a water-use-efficiency similar to plants from higher rainfall sites through decreased LAI and increased N_{area} . Although high water use efficiency is accompanied by high leaf construction cost, the high N_{area} for plants from low rainfall sites did not increase their leaf construction cost per area. Such ecophysiological mechanisms may explain why *A. ordosica* are widespread in the fixed and semi-fixed sandy lands, and the ecosystems are relatively stable.

Key words: sandy plants, specific leaf area, leaf nitrogen concentration, leaf construction cost, water use efficiency, strategy shift

目 录

第一章 绪论	1
1.1 研究背景及意义	1
1.2 干旱、半干旱地区植物生理生态适应性研究进展	2
1.2.1 比叶面积	3
1.2.2 叶氮含量	4
1.2.3 建成消耗	5
1.2.4 叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值	7
1.3 本研究拟解决的主要科学问题	8
1.3.1 植物种间和种内SLA- N_{mass} 关系沿降水梯度是否普遍存在策略位移现象?	8
1.3.2 单位面积叶氮含量随降水减少而增加是否会导致较高的新叶构建成本?	9
1.4 研究目标和技术路线	9
1.4.1 研究目标	9
1.4.2 技术路线	10
第二章 研究区概况与研究方法	11
2.1 研究区概况	11
2.1.1 毛乌素沙地	11
2.1.2 青藏高原北部沙地	14
2.2 研究方法	16
2.2.1 采样物种的选择	16
2.2.2 野外采样与调查	18
第三章 沙生植物种间和种内比叶面积与叶氮含量关系模式沿降水梯度的策略位移现象	21
3.1 引言	21
3.2 材料与方法	23
3.2.1 毛乌素沙地的降水样带设计	23
3.2.2 毛乌素沙地降水样带植物和土壤样品的采集和测定	24
3.2.3 毛乌素沙地降水样带油蒿种群叶面积指数(LAI)和叶氮库的测定	24
3.2.4 青藏高原北部沙地油蒿种群叶性状的测定	26
3.2.5 数据分析方法	26
3.3 结果	27
3.3.1 植物种间和种内SLA- N_{mass} 关系沿降水梯度的策略位移现象	27
3.3.2 降水和土壤全氮含量对叶性状的相对影响	29
3.3.3 与降水相关的冠层LAI变化对叶氮含量的影响	29
3.3.4 LAI和叶性状与叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值的相关关系	33
3.3.5 对毛乌素沙地数据的验证	35
3.4 讨论	36
3.4.1 SLA- N_{mass} 关系沿降水梯度的策略位移是植物对有限水分资源的保护策略	36
3.4.2 LAI与干旱区植物的水分利用效率($\delta^{13}\text{C}$)	37
3.4.3 降水和土壤养分对叶性状的相对影响	38

第四章 沙生植物叶建成消耗沿降水梯度的变化规律.....	39
4.1 引言.....	39
4.2 材料与方法.....	40
4.2.1 沿毛乌素沙地降水梯度的植物和土壤样品采集.....	40
4.2.2 青藏高原北部沙地不同降水地区植物和土壤样品的采集.....	41
4.2.3 植物样品和土壤样品的分析.....	41
4.2.4 建成消耗的估算.....	41
4.2.5 数据分析.....	42
4.3 结果.....	42
4.3.1 叶建成消耗与热值、灰分以及叶氮含量的关系.....	42
4.3.2 植物种内 CC_a-N_{area} 关系沿降水梯度的策略位移现象.....	43
4.3.3 单位重量叶建成消耗与叶 $\delta^{13}C$ 值的相关关系.....	47
4.3.4 降水和土壤养分对叶建成消耗的相对影响.....	48
4.3.5 对毛乌素沙地数据的验证.....	48
4.4 讨论.....	51
4.4.1 植物种内 CC_a-N_{area} 关系沿降水梯度的策略位移现象及其生理生态学意义.....	51
4.4.2 降水和土壤养分对叶建成消耗的相对影响.....	52
第五章 结论与展望.....	55
5.1 主要结论及创新点.....	55
5.1.1 沙生植物种群 $SLA-N_{mass}$ 关系沿降水梯度的策略位移及其变化机理.....	55
5.1.2 沙生植物种群 CC_a-N_{area} 关系沿降水梯度的策略位移及其生理生态学意义.....	55
5.2 问题与展望.....	56
5.2.1 对降水量小于 200mm地区油蒿叶性状的补充测定.....	56
5.2.2 沙生植物生态解剖特征的研究.....	56
5.2.3 荒漠区生态系统的降水利用效率.....	56
参考文献.....	59
致谢.....	73
作者简介.....	74

第一章 绪论

1.1 研究背景及意义

当今，荒漠化已成为一个全球性的环境和社会经济问题。我国是世界上荒漠化面积较大、分布较广、危害较重的国家之一（Liu et al. 2003）。在全球变化背景下，我国荒漠化进程正逐步加剧（丁一汇和王守荣 2001）。青藏高原北部沙地以及内蒙古鄂尔多斯高原的毛乌素沙地是我国西部地区荒漠化较为严重的地区。据统计，柴达木盆地和共和盆地荒漠化土地总面积达 1025.36 万 hm^2 ，是高寒地区荒漠化防治的重点区域之一（齐雁冰等 2003）；毛乌素沙地总面积近 $4.0 \times 10^4 \text{km}^2$ ，是我国四大沙地之一。日趋严重的荒漠化导致这些地区土地生产力下降，可利用土地面积减少；沙压(埋)农田、草场、公路、铁路、电力和通讯设施；堵塞河道，填淤水库、湖泊，导致了生态环境的进一步恶化，严重制约了当地资源环境和社会经济的可持续发展（张学元 2006）。因此，如何保护好这些地区的生态环境以及进行有效的荒漠化治理是亟待解决的问题。在这些荒漠地区，油蒿等沙生植物是固定、半固定沙地上分布较广的物种，组成了相对稳定的植物群落（董学军等 1997；张军等 2007）。这一植被类型是自然条件对植物长期选择和植物自身演化适应的结果，具有一定的抗逆性，对当地防风固沙以及维护整个生态系统的稳定性具有重要作用。全球变化大背景下，干旱生态系统对全球变化的水热配合格局的变化具有最灵敏的响应（张新时 1994），这些地区主要沙生物种的变化必然引起该地区生态系统发生变化。因此，研究这些自然分布的沙生植物沿降水和退化梯度的生理生态变化机理，不仅有助于阐明荒漠地区生态系统的稳定性机制，而且也有助于了解全球变化背景下植物种对环境变化的适应和响应机制，进而为预测沙地生态系统变化趋势提供科学依据。

长期以来，人们对沙生植物生理生态适应性的研究主要侧重在光合、呼吸和蒸腾作用特性上（郑海雷等 1992；周海燕和黄子琛 1996；冯金朝和黄子琛 1997；高清竹等 1999；邓红英等 2000；魏玉清等 2002；张翠霞等 2007）。肖春旺（2001）人工控制实验表明施水量的增加显著提高了油蒿的光合和蒸腾速率，但是 Xu 等（2007）的研究表明柽柳和梭梭的光合速率、叶片水势和蒸腾速率在不同施水量条件下并没有显著差异。这种瞬间变化的测定指标受到太多因素的影响，很难深入理解植物生长的长

期适应机理 (Körner 1991)。比叶面积 (SLA, specific leaf area, 单位重量的叶面积)、叶氮含量 (N_{mass} , mass-based leaf nitrogen, 单位重量的叶氮含量; N_{area} , area-based leaf nitrogen content, 单位面积的叶氮含量)、叶建成消耗 (leaf construction cost, 构建单位叶干重或叶面积的葡萄糖当量, 即新叶的构建成本) 以及叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值 (leaf carbon isotope ratio, 与叶内外 CO_2 浓度比值呈密切负相关, 表征植物长期水分利用效率) 等生理生态测定指标共同反映了植物对环境的长期适应特征。国外近期研究发现, 比叶面积 (SLA) 和叶氮含量 (N_{mass}) 的关系格局在低降水量区物种与高降水量区物种之间存在策略位移现象, 即在相同 SLA 下, 低降水量区物种具有更高的 N_{mass} (即更高的单位面积叶氮含量, $N_{\text{area}} = N_{\text{mass}} / \text{SLA}$), 从而具有更高的水分利用效率 (Wright et al. 2001, 2004), 因为通过提高对光合酶的氮投资, 植物在较低的气孔导度下也能获得与湿润生境相当的光合速率 (Field & Mooney 1986; Chapin et al. 1987; Reich et al. 2003)。但是, 目前仍不清楚这种策略位移现象是由于降水量减少所导致或是由于物种更替变化所导致。另外, 更高的叶氮含量很可能带来更高的叶建成消耗, 植物如何解决这一权衡关系仍不清楚。在生态系统水平上, 国际上目前仍缺乏相关的梯度测定数据对这种策略位移现象进行机理解释。在国内, 应用叶性状解释沙生植物对环境适应性研究较少 (李永华等 2005; 李玉霖等 2005; 刘金环等 2006)。

在年降水量 200-440 mm 的毛乌素沙地及青藏高原北部沙地, 以油蒿 (*Artemisia ordosica*) 为主的沙生植物是固定、半固定沙地上的广布种, 组成了相对稳定的植物群落。本论文以低海拔的毛乌素沙地 (1200-1400 m) 与高海拔的青藏高原北部沙地 (3200-3300 m) 的油蒿群落为研究对象 (油蒿是这两个研究区域的广布物种), 通过系统分析测定上述叶性状指标沿降水的变异规律, 旨在阐明: (1) 沙生植物种内和种间叶功能性状沿降水梯度是否普遍存在策略位移现象? (2) 单位面积叶氮含量随降水减少而增加是否会导致较高的新叶构建成本? 相关研究结果将有助于理解全球变化背景下沙生植物对气候变化的适应和响应机制, 并为荒漠化治理 (如植被恢复和引种等) 提供科学依据。

1.2 干旱、半干旱地区植物生理生态适应性研究进展

水分和养分是荒漠区植物生存和生长的主要限制因子。荒漠区植物在长期的自然选择和进化过程中, 在提高水分利用效率和养分利用效率方面形成了有利于自身存活

和生长的生理生态学特征。近几年来,通过叶性因子研究植物对环境的适应机理逐渐受到生理生态学家的重视 (Wilson *et al.*1999;Garnier *et al.*2001;Wright *et al.*2004)。比叶面积 (specific leaf area)、叶氮含量 (leaf nitrogen concentration)、建成消耗 (construction cost) 以及叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值是植物叶片的基本结构和功能性状 (Reich *et al.*1991; Korner *et al.*1991; Griffin 1994), 它们共同反映了植物对环境的长期适应特征。

1.2.1 比叶面积

作为植物碳收获策略的关键叶性状之一 (Wright *et al.* 2002), 比叶面积 (Specific leaf area) 可表示为叶片光合面积与叶片质量的比值。比叶面积与植物生长和生存策略关系密切。一般来讲, 比叶面积较高的植物具有较高的叶氮含量 (Sobrado & Medina,1980; Reich & Walters 1994), 较高的潜在相对生长速率 (Muller & Garnier 1990; Garnier *et al.* 1997; Poorter *et al.* 2006), 较高的光合速率(Field & Mooney 1986; Reich *et al.* 1997; Shipley 2002)。这类植物常具有较高的养分获得能力, 比较适应于养分资源丰富和湿润的环境。另一方面, 比叶面积较低的植物通常具有较高的干物质含量、较高的细胞壁和次生化合物浓度, 较长的叶寿命(Coley *et al.* 1985; Choong *et al.* 1992; Ryser 1996; Reich *et al.*1998)。这类植物对体内资源(水分、养分)的保持能力较强, 能更好地适应养分资源贫瘠和干旱的环境。

比叶面积的大小主要取决于叶片密度和厚度, 与二者呈负相关 (Westoby *et al.* 1998; Wilson *et al.* 1999)。干旱、半干旱地区的多年生植物叶片通常具有较厚的表皮以及细胞壁, 而这些性状被认为是植物对水分胁迫的适应 (Maximov *et al.* 1929; Cunningham *et al.* 1999; Niinemets 2001)。具有这些性状的植物一般具有较低的比叶面积 (Cunningham *et al.* 1999; Fonseca *et al.* 2000)。Witkowski 和 Lamont (1991)对两个生长在干旱生境下的树种研究发现, 它们具有较低的比叶面积, 而叶片厚度和组织密度较大。从地理分布来看, 随着降水的减少, 比叶面积减小 (Reich *et al.* 1999; Wright *et al.* 2001, 2002; Luo *et al.* 2005)。比叶面积的降低通常被认为是植物提高水分利用效率的一种方式 (Araus *et al.*,1997)。这是因为较厚或密度较大的叶片一般具有较高浓度的单位面积的叶绿体和蛋白质浓度, 与较薄或密度较小的叶片相比, 具有

较高的单位面积光合能力 (Smith et al. 1997)。另一方面, 叶片厚度或密度的增加 (比叶面积的降低) 有利于增加叶片内部水分向叶片表面扩散的距离或阻力, 减少植物内部水分散失 (Cunningham et al. 1999; Fonseca et al. 2000)。

关于植物比叶面积对土壤养分的响应, 目前还存在一些争议。Hirose 等(1988)和 van Arendonk 等 (1997) 的研究发现, 随着土壤中氮素含量的下降, 比叶面积下降; Fonseca et al (2000) 在澳大利亚东部的研究发现比叶面积和叶片宽度随着土壤中磷含量的下降而下降。Wright 和 Westoby (1999) 证实了来自低磷生境下物种的比叶面积要低于磷含量较高的立地。但也有研究表明比叶面积和土壤养分之间并不存在明显的相关关系 (van der Werf et al. 1993)。

1.2.2 叶氮含量

同比叶面积一样, 叶氮含量也是植物生态学研究中的应用较为广泛的叶性状之一, 二者之间普遍存在正相关 (Sobrado & Medina 1980; Reich et al. 1994)。研究表明, 植物光合作用中光的捕获速率与叶氮含量关系密切 (Field & Mooney 1986; Evans 1989; Reich et al. 1994, 1995a, 1995b)。具有较高叶氮含量的植物通常具有较大的光合速率。这主要是因为氮素在光合器官中占有很大比重, 尤其是对于 C_3 植物来说, 约 75% 的叶氮分布在叶绿体中。叶氮的增加直接影响光合酶的含量和活性, 提高叶片对二氧化碳的同化速率, 从而提高了植物的光合能力 (张林和罗天祥 2004)。光合能力与叶氮含量的正相关关系在很多植被类型中都有发现, 从快速生长的农作物 (Friedrich & Huffaker 1980) 到荒漠一年生植物 (Mooney et al. 1981) 再到贫瘠生境下生长缓慢的树种和灌木 (Mooney et al. 1981)。

干旱区植物常具有低的比叶面积和相似或较高的单位质量叶氮含量 (N_{mass}), 从而具有较高的单位面积叶氮含量 (N_{area}) (Killingbeck & Whitford 1996; Cunningham et al. 1999)。较高的 N_{mass} 或 N_{area} 对干旱区植物光合作用中水分的保护具有重要意义, 与叶 $\delta^{13}C$ 值 (通常与水分利用效率呈正相关, Farquhar et al. 1989) 呈正相关 (Sparks & Ehleringer 1997; Hamerlynck 2004)。这可能是因为叶氮含量的增加能够增加叶片内光合酶的数量 (Field et al. 1983; Chapin III et al. 1987), 通过加强对光合酶的投资, 大大降低了胞内二氧化碳的浓度, 植物能够在较低的气孔导度下达到一个与湿润生境

相当的光合速率，减少了水分的散失。另一方面，叶氮含量的增加也能够增加叶片内部非光合器官或组织氮的投入，提高细胞内的渗透压，加强对植物体内水分的保护（Field & Mooney 1986; Osmond et al. 1987）。此外，较高的单位面积叶氮含量还可以优化利用植物所处生境中较高的光照强度（Cunningham et al. 1999）。然而，由于叶片氮含量在植物氮素储存中占有一个很大比例，单位面积叶氮含量的升高可能也会导致构建单位面积叶片的能量消耗增加。Wright（2001）等研究表明随着单位面积叶氮含量的增加，干旱区植物的呼吸消耗增加，植物从土壤中获取氮素所消耗的能量增加，植物被啃食的危险性也增加。

关于叶氮含量沿着土壤氮素的变异规律，Griffin（1993, 1996）对人工林中的 *Pinus taeda* L. 幼苗进行研究，表明增加土壤中的氮含量导致了叶片中氮含量的增加。尽管很多年来大家都认为植物叶性状在不同土壤养分生境下表现出差异性（Chapin et al. 1980），但是关于土壤养分与叶性状之间的关系却仍一直缺乏强有力的证据，因此，土壤养分和植物性状之间关系的量化仍是当今需要解决的一个问题。

1.2.3 建成消耗

建成消耗是测定植物组织生化合成途径消耗能量的综合指标（Penning de Vries et al. 1974; Bloom et al. 1985; Williams et al. 1987），常以构建单位质量（面积）叶片所需的葡萄糖当量表示。低的叶片建成消耗与较高的生长速率相联系（Lambers & Pooter 1992; Griffin 1994）。低建成消耗的物种在干旱贫瘠环境中能更有效地获取有限的资源，提高自身竞争力（Baruch & Goldstein 1999; Tsialtas et al. 2001）。因此说，建成消耗是植物在不同生境中能够成功存活和生长的主要决定因子之一。叶建成消耗可以表示为单位质量建成消耗和单位面积建成消耗。单位质量叶建成消耗主要用来解释叶片生化组分差异性的生物学意义，而单位面积叶建成消耗则主要从成本-效益的角度来评估植物进行光合作用的能量投资（Griffin 1994）。

植物叶建成消耗受到土壤养分（Lafitte & Loomis 1988; Poorter & de Jong 1999）、光照强度（Sims & Pearcy 1991; Baruch et al. 2000; Barthod & Epron 2005）、土壤水分（Merino 1987; Sobrado 1991）和二氧化碳浓度（Griffin 1993, 1996; Nagel et al. 2005）等诸多环境因子的影响。关于植物在受到环境因子胁迫时，叶建成消耗是增加

(Penning de Vries et al. 1974; Amthor 1989) 还是降低 (Pitelka 1978) 仍存在不确定性。在干旱、半干旱地区, 水分胁迫可能会导致一些化合物的累积, 这些化合物可使植物组织不易变形 (木质素) 或防止水分的散失 (脂质)。由于这些物质的合成需要较高的能量, 植物单位质量建成消耗可能增加。关于水分对叶建成消耗影响的研究很少。Merino (1987) 将地中海30种植物生长立地定性地划分为干旱和湿润生境, 发现水分对建成消耗没有影响。另一个定量研究发现, 单位面积叶建成消耗与瞬时水分利用效率 ($WUE=A_{max}/E$) 和瞬时光合氮素利用效率 (PNUE) 呈负相关 (Sobrado 1991)。建成消耗与PNUE、WUE的相关关系也许在一定程度上指示了不同生境下植物进行光合作用能量投资的生态学意义。Griffin (1994) 对Sobrado (1991) 实验数据进行重新分析, 发现光合速率与单位叶面积的建成消耗有弱的正相关, 这与其之前的研究结果相一致 (Griffin 1993)。叶建成消耗与比叶面积和叶氮含量存在相关关系。由于叶片氮含量在植物氮素储存中占有一个很大比例, 随着降水的减少, 单位面积叶氮含量的升高可能会导致构建单位面积叶片的能量消耗增加 (Wright et al. 2001)。比叶面积对叶建成消耗的影响主要体现在叶片密度上。密度较大的叶片 (比叶面积较小) 具有较高比例的木质素、厚壁组织和细胞壁组织含量 (Nagel & Griffin 2001; Niinemets et al. 2003), 这些组分的合成需要较高的能量, 导致叶建成消耗较高。比叶面积与建成消耗呈负相关 (Baruch & Goldstein 1999; 陈飞宇 2006)。

关于土壤养分对叶建成消耗的影响, Miller 和 Stoner (1979) 认为来自贫瘠生境的常绿植物的叶建成消耗要高于肥沃生境下的落叶植物。基于大田条件下, Merino (1987) 对叶建成消耗和土壤肥力之间的关系做了定性评价, 但并没有发现二者相关。Poorter 和 de Jong (1999) 通过对来自 15 个不同养分生境下物种建成消耗的测定发现, 叶建成消耗在不同生境下并没有表现出系统的变化。室内控制实验关于养分对建成消耗的影响研究表明, 随着土壤氮素浓度的增加, 叶建成消耗显著增加 (Shinano et al. 1995; Griffin et al. 1996)。对于同一物种来说, 生活在不同氮含量的土壤中, 叶片的建成消耗随着土壤速效氮含量的增加而增加 (Lafitte & Loomis 1988)。这可能是由于构建蛋白质需要很高的能量投资 (Williams et al. 1989), 蛋白质浓度的改变有可能改变建成消耗, 而叶片中氮的浓度往往指示叶片中的蛋白质的含量。

单位质量叶建成消耗的差异主要取决于植物叶片的化学组成, 即高能物质和低能物质的浓度。例如, 来自贫瘠生境的植物叶片具有高浓度的碳, 较高的碳氮比, 较高

浓度的非结构性碳水化合物和结构性碳水化合物，但它们也具有高浓度的木质素；另一方面，来自肥沃生境的植物具有较高的矿物质、有机酸、蛋白质和脂质浓度。这些物质变化之间的净平衡决定了叶建成消耗的大小。Chapin (1989) 总结了物种间叶建成消耗的恒稳性是由于高能物质之间的负相关关系，如木质素和蛋白质。另一方面，Poorter 和 Bergkotte (1992) 则认为这主要是由于高能和低能物质之间的正相关关系，如蛋白质和矿物质。因此说，叶建成消耗沿着环境因子的变异规律不仅仅取决于各个化合物变化的方向，还取决于各个化合物的耗能以及在生境间的绝对变化值。

1.2.4 叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值

叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值在植物生理生态学中最广泛的应用就是用来研究和指示植物的长期（如一个生长季）水分利用效率。诸多研究表明，植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与水分利用效率呈正相关 (Farquhar & Sharkey 1982; Bowling et al. 2002; Duquesnay et al. 1998; McDowell et al. 2003)。水分是干旱、半干旱地区植物生存和生长的主要限制因子。植物受到水分胁迫时，叶片气孔导度下降，叶片内部 CO_2 浓度降低，叶片内部对 ^{13}C 的分馏减弱，导致了叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值升高。研究表明，植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随降水量的减少而升高 (Stewart et al. 1995; Bowling et al. 2002; Wang et al. 2003)。但是，在一些降水量较低的地区（小于 300mm），叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与降水量关系的不确定性在桉属植物中已有发现 (Miller et al. 2001; Schulze et al. 1998, 2006a)，这一结果使得对叶 $\delta^{13}\text{C}$ 的生理生态学解释变得复杂化。苏波等 (2000) 基于 $\delta^{13}\text{C}$ 值对中国东北样带草原区植物长期水分利用效率的研究也发现，不同物种 $\delta^{13}\text{C}$ 值随年均降雨量呈现多种变化趋势。随着降水量的增加，一些物种的 $\delta^{13}\text{C}$ 值增加，一些物种的 $\delta^{13}\text{C}$ 值降低，而另外一些变化不显著。干旱、半干旱地区大气湿度较低，植物的叶-气水汽压差 (VPD) 因而较大。由于植物的蒸腾速率主要取决于 VPD 以及气孔对水分的扩散速度 (G_s)，所以干旱、半干旱区植物在相同 G_s 下比湿润区植物具有更高的蒸腾速率 (植物蒸腾速率 = $\text{VPD} \times G_s$)。由于气孔对 CO_2 的扩散速度 (G_c) 与 G_s 之间的比值是固定的，因此，在相同 G_c 下，干旱、半干旱区植物应具有较高的蒸腾速率，从而具有较低的水分利用效率。另一方面，干旱区植物通常具有较高的 N_{area} ，在相同 G_c 下比湿润区植物具有更高的光合能力，提高了植物的水分利用效率。因此，在干旱、半干旱地区，高 VPD

和高 N_{area} 对植物水分效率的影响可能彼此抵消，导致干旱区植物和湿润区植物具有相似的水分利用效率。

$\delta^{13}\text{C}$ 反映了叶片 CO_2 需求和供给之间的平衡。光合能力的强弱决定了植物对 CO_2 需求，植物叶片气孔导度的变化决定了对 CO_2 供应。植物的一些叶性状（如比叶面积和叶氮含量）与光合能力关系密切，因此，沿着环境梯度，这些叶性状的改变会对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值产生影响。Schulze 等（2006a, 2006b）和 Turner 等（2008）的研究表明，降水对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的直接影响很小， $\delta^{13}\text{C}$ 与比叶面积和单位面积叶氮含量有很好的相关性，降水主要是通过对比叶面积以及叶氮含量的影响间接决定了 $\delta^{13}\text{C}$ 的变化。叶片中的氮素大部分是以 RuBP 酶、叶绿素以及构建其它与光合作用有关的生化结构的形式存在。叶氮含量的增加直接影响这些化合物的含量，提高了植物光合能力，使得植物叶片内部 CO_2 浓度降低，从而减弱了对 ^{13}C 的分馏，叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值升高。叶片厚度的增加（比叶面积减少）增加了大气 CO_2 进入叶肉细胞的距离，使得叶肉细胞 CO_2 分压差降低，最终导致 ^{13}C 的分馏下降，叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值升高（李明财 2007）。密度较大的叶片（比叶面积较小）一般具有较高的单位面积叶绿体和蛋白质含量，与较薄或密度较小的叶片相比，具有较高的单位面积光合能力，导致对 ^{13}C 的分馏下降，叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值升高（李明财 2007）。

1.3 本研究拟解决的主要科学问题

油蒿等沙生植物在毛乌素沙地和青海高海拔沙地都有分布，且都跨越了一个较广的降水范围（150-400mm），成为这些地区比较稳定的植被类型。因此，本研究拟通过上述几个关键植物性状的测定，深入探讨以下两个科学问题。

1.3.1 植物种间和种内 SLA- N_{mass} 关系沿降水梯度是否普遍存在策略位移现象？

SLA- N_{mass} 关系模式在干旱地区与湿润地区的物种之间存在策略位移现象（Wright et al. 2001；李永华等 2005）。即在相同 SLA 下，干旱区植物比湿润区植物具有更高的 N_{mass} 。这一现象对解释干旱区植物的生理生态适应性具有重要意义。但是我们仍不清楚造成这一现象的原因主要是由物种的更替还是由降水的变化引起的。因此，研究油蒿等种群的 SLA- N_{mass} 关系沿着其自然分布的降水梯度是否也存在类似的策略位移现象不仅有助于解释这一现象产生的原因，也有助于从植物生理生态学角

度解释油蒿等沙生植物的广泛分布特征。

1.3.2 单位面积叶氮含量随降水减少而增加是否会导致较高的新叶构建成本？

随着降水减少， N_{area} 的增加在提高植物水分利用效率的同时(Wright *et al.* 2001; Wright & Westoby 2002; Reich *et al.* 2003)，也可能导致叶建成消耗的增加(Griffin 1994; Nagel *et al.* 2002)。也就是说，干旱区植物较高的水分利用效率可能是以较高的建成消耗为代价的。沿着一个降水梯度对植物种内叶建成消耗和 N_{area} 关系变化的研究罕见，而这样的知识对于进一步理解干旱区植物具有较高 N_{area} 的生理生态学意义是十分重要的。

1.4 研究目标和技术路线

1.4.1 研究目标

针对上述主要科学问题，本论文拟通过系统测定比叶面积、叶氮含量、叶 $\delta^{13}C$ 值及叶建成消耗等生理生态指标沿着降水梯度的变化规律，阐明油蒿等沙生植物叶性因子沿降水梯度的策略位移现象及其生理生态变化机理。通过低海拔沙地与高海拔沙地油蒿种群的比较研究，进一步认识这种生理生态变化机理是否具有普遍性，为理解全球变化背景下沙生植物对环境变化的适应和响应机制及其群落稳定性提供科学依据。

1.4.2 技术路线

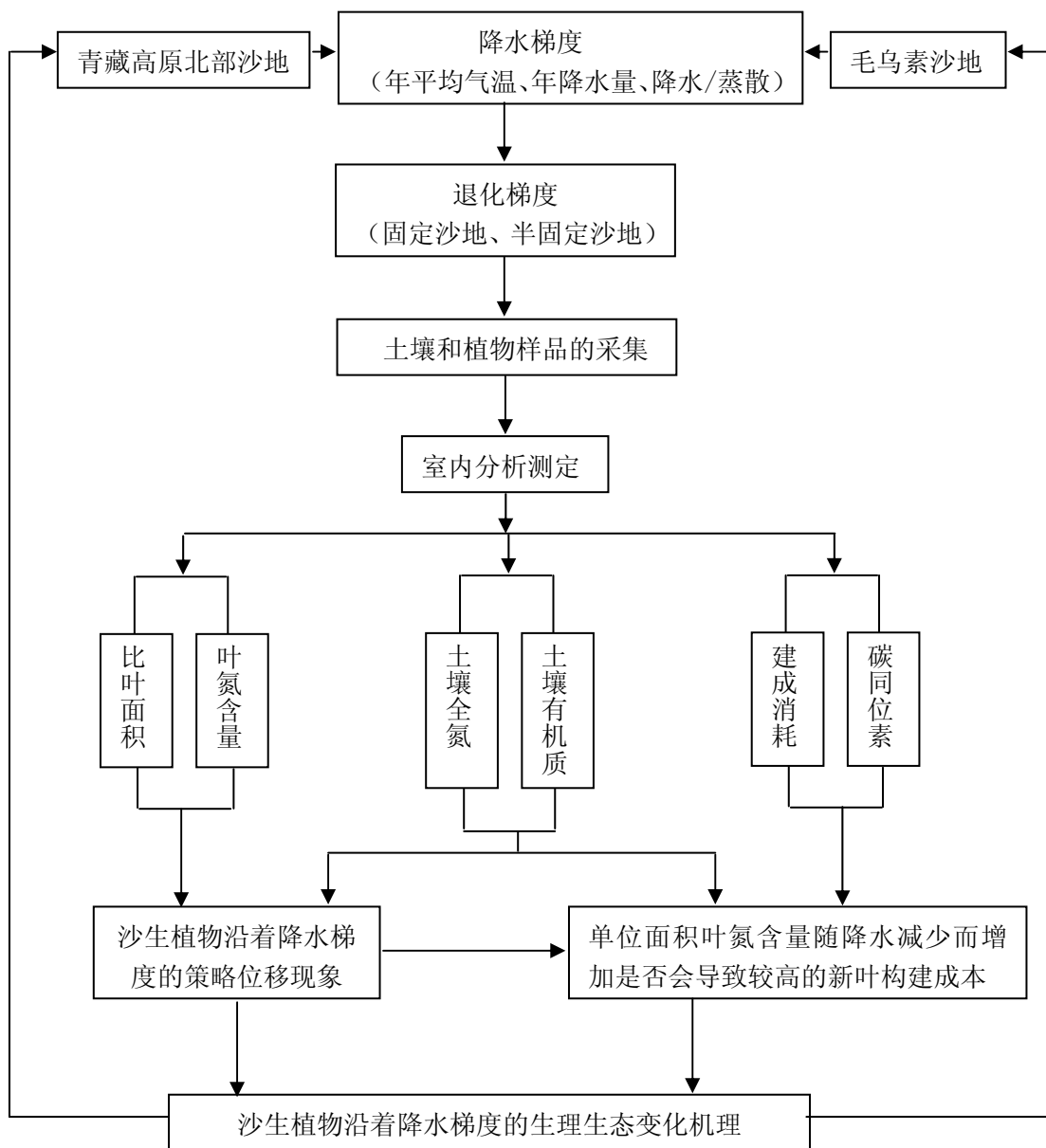


图 1-2 研究框架图

Fig1-2 Research scheme

第二章 研究区概况与研究方法

2.1 研究区概况

本研究主要在毛乌素沙地和青藏高原北部沙地进行。在毛乌素沙地选择了4个研究区域：榆林(390mm)、乌审旗(340mm)、鄂托克前旗(320mm)和鄂托克旗(270mm)。在青藏高原北部沙地选择了两个研究区域：都兰(210mm)和青海湖(405mm)。六个研究区域分布见图2-1。

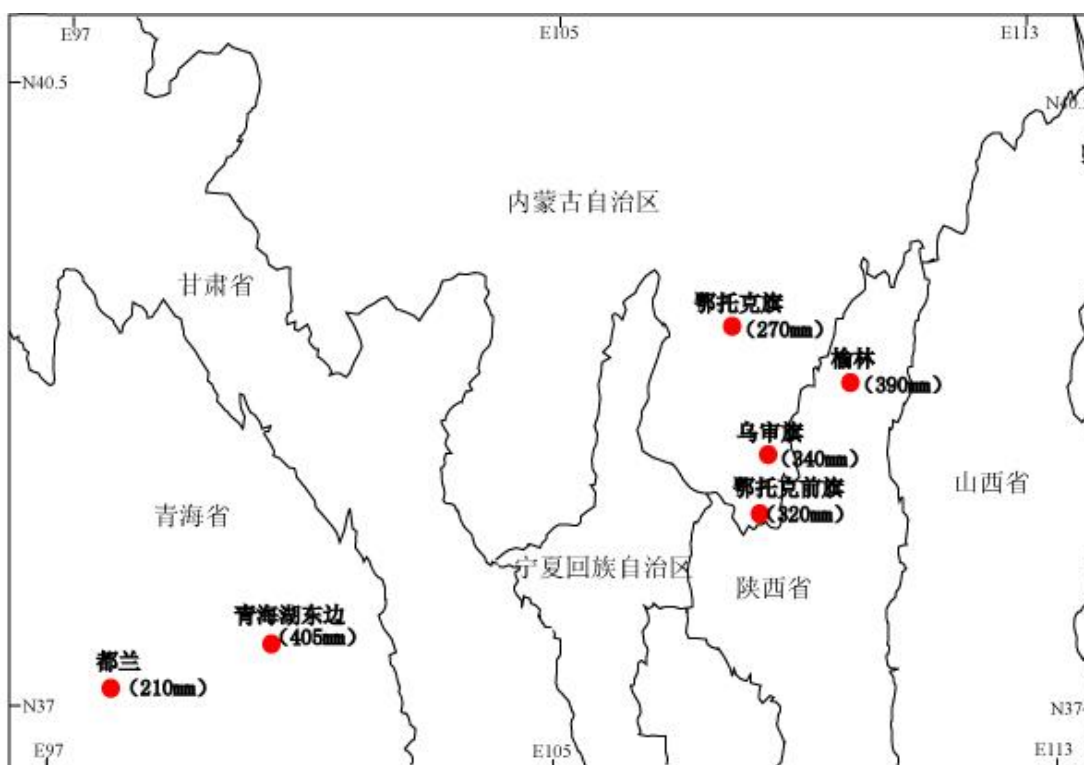


图 2-1 研究地区分布图

Fig2-1 Map of study area

2.1.1 毛乌素沙地

毛乌素沙区自然地理概况主要参考张新时(1994)、北京大学地理系等(1983)、肖春旺(2001)和李春萍(2006)。

2.1.1.1 地理位置

毛乌素沙地(37°27'30"-39°22'30"N; 107°20'-111°30'E)位于鄂尔多斯高原,横

跨内蒙古、陕西、宁夏三省区，总面积约 4 万平方公里，是我国四大沙地之一。毛乌素沙地地势自西北向东南倾斜，海拔 1200-1600m。地形主要是起伏的丘陵、梁地、缓平的洪积—冲积台地与宽阔的谷地和滩地。

2.1.1.2 气候

毛乌素沙地地处我国东部季风的尾间地区，属典型大陆性半干旱气候。沙区辐射较强，其日照时数、日照百分率与辐射量均由东南向西北增加。年日照时数在东南部为 2800-2900h，在西北部则为 3000-3100h；日照百分率从东南向西北由 62% 增到 70%；总辐射量在 138-150kcal.cm⁻²y⁻¹ 之间。沙区年均温度 6.0°C-8.5°C，最冷月（1 月）均温 -8°C--12.5°C，最热月（7 月）均温 21-24°C，≥10°C 年积温平均为 2500-3500°C。年均降水量的地理分布从东南部约 440mm，向西北递减为 250mm。降水主要集中在 7 至 9 月，占全年降水 60%-80%。降水年际变率大，而且多呈暴雨，大都集中在几次降落，降低了降水的可利用率，其中降水量多雨年为少雨年的 2 至 4 倍。年蒸发量 1800-2500mm，干燥度由东南的 0.8 递增到西北的 2.5。年平均风速 3.3m/s，大于 5m/s 的起沙风平均每年有 220-580 次。近几年来，随着人类活动的加剧，在全球变化大环境下，毛乌素沙地有向暖、干化变化的趋势（罗玉昌等 2007；杨永梅等 2007）。

2.1.1.3 植被与土壤

毛乌素沙地处于我国北方的农牧交错带（陈仲新和张新时 1996）。其大部分位于淡栗钙土干草原地带，向西北过渡为棕钙土半荒漠地带，向东南过渡为黄土高原黑垆土地带。土壤以风沙土为主，按照沙地上土壤的发育阶段，可分为流动风沙土（包括流沙和半流沙）、半固定风沙土和固定风沙土。

毛乌素沙地的植被大致划分为三个地带与三大类群。随着降水量由西北到东南的递增，其植被地带由西北边缘的荒漠草原亚地带，逐渐过渡到中部和东部的干草原亚地带，到了东南边缘，从气候带上来看开始向森林草原过渡。

本区的三大植被类群是梁地上的草原与灌丛植被；半固定、固定沙丘与沙地上的沙生灌丛；滩地上的草甸、盐生与沼泽植被。由于地面广泛覆沙，沙生植被构成毛乌素沙地植被的主体。其中沙生灌丛是毛乌素沙地最有代表性和分布最广的植被类群，主要类型有油蒿（*Artemisia ordosica*）、杨柴（*Hedysarum laeve*）、柠条（*Caragana intemedia*）、沙地柏（*Sabina vulgaris*）、沙柳（*Salix cheilophila*）和白沙蒿（*Artemisia sphaerocephala*）。油蒿是毛乌素沙地中分布最广的沙生植物群落优势种，其分布跨越

了 250-440mm 降水范围，普遍分布于半固定和固定沙丘上（姚月锋等 2007）。

2.1.1.4 研究区域概况

沿着一个温度差异不大的降水梯度，本研究在毛乌素沙地选择了 4 个研究区域：榆林、乌审旗、鄂托克前旗和鄂托克旗（图 2-1），四个研究区域的气候和土壤状况见第三章表 3-1。这四个研究区域在毛乌素沙地自东南向西北分布，其多年平均降水量分别为 390mm、340mm、320mm 和 270mm，基本上覆盖了毛乌素沙地的降水范围，反映了天然降水的梯度变化。而且 4 个研究区域都分布有生长于固定和半固定沙地上的油蒿群落，为本研究提供了非常理想的研究材料。

（1）榆林：

榆林市位于陕西省西北部，毛乌素沙地东南部，地处陕甘宁蒙晋五省（区）交界接壤地带，平均海拔 1300 米，位于东经 107°28'-111°15'，北纬 36°57'-39°34'之间。榆林气候属暖温带和温带半干旱大陆性季风气候，四季分明，日较差大，无霜期短，年平均气温 10℃，平均降水 400 毫米左右，无霜期 150 天左右。榆林沙区的地带性植被为草原，是整个欧亚草原区的一部分。从东南到西北，随着降水量的减少和干燥度的增加，植被逐渐从森林草原地带向典型草原地带过渡。常见的植物群落主要有生长于流沙上的以沙蓬（*Agriophyllum squarrosum*）、白沙蒿（*Artemisia sphaerocephala*）和沙竹（*Psammochloa mortgolica*）为主的植物群落，生长于固定和半固定沙地上的以油蒿（*Artemisia ordosica*）、牛心朴子（*Pycnostehna lateriflorum*）、臭柏（*Sabina vulgaris*）和沙柳（*Salix cheilophila*）等为主的植物群落等（刘飞雄和马俊梅 2009）。

（2）乌审旗：

乌审旗位于内蒙古自治区鄂尔多斯市西南部，毛乌素沙地中部，地理坐标为北纬 37°38'54"-39°23'50"，东经 108°17'36"-109°40'22"，海拔一般在 1300-1400 米。乌审旗属温带极端大陆性气候，受蒙古高压影响极大，西北冷空气控制时间长，降水少，干旱多风，蒸发强烈，日照充足，无霜期偏短。年降水量 350 毫米（南部略少于北部），第三季度降水量占全年降水量的 70%左右；年蒸发量约 2592 毫米；无霜期 140 天-150 天；年平均气温 6℃-8℃。乌审旗属于典型草原带，常见的植物群落有由沙米（*Agriophyllum squarrosum*）、沙竹（*Psammochloa villosa*）和白沙蒿（*Artemisia sphaerocephala*）形成的沙地先锋植物群落；生长于固定和半固定沙地上的油蒿群落（*Artemisia ordosica*）、臭柏灌丛（*Sabina vulgaris*）和中间锦鸡儿灌丛（*Caragana*

intemedia) 以及由沙柳 (*Salix cheilophila*) 和乌柳 (*Salix microstachya*) 组成的柳湾林等 (李瑞凯等 2001)。

(3) 鄂托克前旗:

鄂托克前旗位于内蒙古自治区鄂尔多斯市西南部, 毛乌素沙地西南部, 地处北纬 37°44'-38°44', 东经 106°26'-108°32', 境内海拔一般在 1300-1400 米。该区属于典型的温带干旱、半干旱草原气候, 其基本特征是干旱、风多、沙大, 日照长, 辐射强。年平均气温 7.1°C。年平均降水量 291.4mm, 降水由西北向东南渐增, 雨量高度集中在 7-9 月, 占全年降水量的 60%。年蒸发量 2515mm。鄂托克前旗东部为干旱草原栗钙土地带, 西北为草原荒漠化棕钙土地带, 西南部则为荒漠草原。植被以旱生、沙生和盐生灌木、小灌木为主, 油蒿 (*Artemisia ordosica*) 分布最广 (朱振华等 2008)。

(4) 鄂托克旗:

鄂托克旗位于内蒙古自治区鄂尔多斯市西部, 毛乌素沙地西北部, 地处北纬 38°18'-40°11', 东经 106°41'-108°54'。鄂托克旗境内属于典型的温带大陆性季风气候, 日照丰富, 四季分明, 无霜期短, 降水少且时空分布极为不均, 蒸发量大。年日照时数 3000 小时左右, 年平均气温 6.4°C 左右, 年降水量为 250 毫米左右, 年蒸发量 3000 毫米左右, 降水主要集中在 7-9 月份, 无霜期 122 天左右。全旗主要植被有干草原、荒漠草原、草原化荒漠三类。其中干草原, 优势植物为油蒿 (*Artemisia ordosica*), 草本以沙竹 (*Psammochloa mongolica*)、画眉草 (*Eragrostis pilosa*)、冠芒草 (*Enn eapogon brachystachyum*) 和狗尾草 (*Setaria viridis*) 为主; 荒漠化草原, 优势植物是油蒿 (*Artemisia ordosica*) 和狭叶锦鸡儿 (*Caragana stenophylla*), 草本以沙竹、骆驼蓬 (*Peganum nigellastrum*) 为主 (胡文清 2005)。

2.1.2 青藏高原北部沙地

我国高寒荒漠区主要分布在青海和西藏两省。其中青海省约为 1124 万 hm^2 , 主要分布在柴达木盆地、共和盆地、青海湖盆地区及“江河源”地区。柴达木盆位于青海省的西北部, 荒漠化土地总面积达 1025.36 万 hm^2 , 占总土地面积的 40.06%, 其中严重和中度荒漠化土地高达 91.06%, 是高寒地区荒漠化防治的重点区域之一 (齐雁冰等 2003)。柴达木盆地东南缘沙地的都兰地区和青海湖湖东沙地, 其多年平均降水

量分别为 210mm 和 405mm，而且都有生长于沙地的油蒿群落分布，因此被选择作为本研究的两个研究区域。更为重要的是，尽管这两个研究区域与毛乌素沙地年平均气温上有很大的差异，但这两个区域的研究地点之间却具有相似的湿润指数（年降水量与年蒸发量的比值，R/P），分别是：都兰与鄂托克旗（0.11 vs. 0.11），青海湖与榆林（0.29 vs. 0.21）（详见第三章表 3-1）。

2.1.2.1 研究区域概况

（1）都兰：

都兰地处柴达木盆地东南隅，地处北纬 35°15'-37°27'，东经 95°29'-99°16'，地形以高原山地为主，地势西高东低，最高海拔 5536 米，最低海拔 2677 米。属高原干旱大陆性气候，表现为寒冷、干旱、富日照、多风、昼夜温差大等特点。年均气温 2.7°C，最低极端气温为-29.8°C，最高极端温度达 33°C。年均降水量 179.1mm，蒸发量 1358-1765mm，年日照时数 2903.9-3252.5h。土壤以灰钙土为主，有部分风沙土和盐渍土。植被属温带荒漠型，其中灌木荒漠包括梭梭 (*Haloxylon ammodendron*)、怪柳 (*Cacumen Tamaricis*)、沙蒿 (*Artemisia desertorum*)、油蒿 (*Artemisia ordosica*) 和沙竹 (*Psammochloa mongolica*) 等（樊光辉和张广楠 2005）

（2）青海湖湖盆地区：

青海湖湖盆地区自然地理概况主要参考周兴民等（1987）、陈桂琛等（1994, 1995）和李凤霞等（2003）。

青海湖位于青海省东北部，祁连山的东段，其东部和北部为日月山和大通山脉，南部为青海南山，西部为布哈河谷底，形成高原湖盆地貌。地理位置为东经 97° 50'-101° 20'，北纬 36° 15'-38° 20'。青海湖地区处于我国东部季风区、西北部干旱区和西南部高寒区的交汇地带，并有其自身的湖泊效应，因而具有明显的地区性气候特点，干旱、少雨、多风，太阳辐射强烈，气温日较差大，属高原半干旱高寒气候。湖区多年平均气温为-0.7°C，最热月（7 月）平均气温 10.4°C-15.2°C，最冷月（1 月）平均气温 -10.4°C--14.7°C，极端最高气温 28°C，极端最低气温-31°C。

湖区降水多集中在 6-8 月份，据湖周五个气象台站资料，多年平均降水量为 319-395mm，降水的分布特点为由湖心向湖周山区递增。研究表明青海湖区年内降水很不均匀，湖外降水多，湖内降水少；湖区东南部降水多而西北部降水少。青海湖区年蒸发量在 800-1100mm 之间，一般湖滨平原大于湖周山地。一年之中夏季蒸发量最

大, 每年 6-9 月的蒸发量占全年总量的 60%, 冬、春季节蒸发量很小, 最小值多集中于 12 月至翌年 1 月。

青海湖地区属于高寒灌丛、高寒草甸草原地区。围绕在青海湖东面、西面、南面滩地大面积分布着以芨芨草 (*Achnatherum splendens*) 为优势的草原植被, 沙地上生长有油蒿 (*Artemisia ordosica*)、唐古特青兰 (*Dracocephalum tanguticum*)、青海固沙草 (*Orinus kokonorica*) 等。在湖区的北面, 草甸草原发育较好。阳坡分布着小嵩草 (*Kobresia pygmaea*)、异针茅 (*Stipa aliena*) 为主的草甸草原。青海湖西侧面临茶卡盆地, 受干燥气团的影响较大, 因而气候比较干燥, 常见植物有长芒草 (*Stipa bungeana*)、羊茅 (*Festuca ovina*) 等。但是向西到天峻和布哈河的上游, 由于海拔升高, 气候较冷, 草甸草原充分发育, 主要以小嵩草为优势。在周围山地阴坡, 则分布着以金露梅 (*Dasiphora fruticosa*)、毛枝山居柳 (*Salix oritrepha*) 为主的高寒灌丛。

土壤和植被类型组合呈现明显的垂直分布及环带分布特征。青海湖地区土壤分布具有明显的湖盆分布特征, 湖盆地带以栗钙土为主, 四周山地为高山灌丛草甸土和高山草甸土, 海拔 4000m 以上分布有高山寒漠土。此外, 湖东地带、鸟岛附近及二郎尖等地有风沙土分布, 局部地段还分布有沼泽土和盐渍化草甸土等。

2.2 研究方法

2.2.1 采样物种的选择

沿着一个降水梯度, 本论文在毛乌素沙地选择了 4 个采样点, 在青藏高原北部沙地选择了 2 个采样点。在每一个采样点, 我们在固定、半固定沙地生境上按不同生活型 (灌木、半灌木和多年生草本) 选取代表性物种及常见种进行植物样品的采集, 主要采样物种见表 2-1。

油蒿 (*A. ordosica*): 菊科, 蒿属, 半灌木, 广布于我国北方沙区, 7-9 月份为生长盛期。油蒿具有发达的根系, 以便吸取沙层中有限的水分和养分, 主根一般扎深 1-2 米, 侧根分布于 50 厘米左右深度的范围内。油蒿群落是毛乌素沙地分布面积最大的群落, 普遍分布于固定、半固定沙丘上, 分布面积占毛乌素沙地总面积的 31.2% (北京大学地理系等 1983)。

牛心朴子 (*C. komarovii*): 萝藦科, 鹅绒藤属, 多年生草本。牛心朴子为强旱生适阳植物, 喜光, 极为耐旱, 耐高温。牛心朴子是在沙化进程中适应环境而保存下来的沙漠生态型植物, 也有人称牛心朴子的出现是草场沙化的标志, 也是草原逆行演替过程中的指示物种。

表 2-1 研究区域采样物种一览表

Table2-1. A list of sampling species in the four study sites

Study sites	Species	Life forms	Sandy land habitats
榆林 (390mm)	油蒿(<i>A. ordosica</i>)	半灌木	固定、半固定
	牛心朴子(<i>C. komarovii</i>)	多年生草本	固定、半固定
	沙柳(<i>S. cheilophila</i>)	灌木	半固定
乌审旗 (340mm)	油蒿(<i>A. ordosica</i>)	半灌木	固定、半固定
	牛心朴子(<i>C. komarovii</i>)	多年生草本	固定、半固定
	中间锦鸡儿(<i>C. intermedia</i>)	灌木	固定
	沙柳(<i>S. cheilophila</i>)	灌木	半固定
	杨柴(<i>H. leave</i>)	灌木	半固定
鄂托克前旗 (320mm)	油蒿(<i>A. ordosica</i>)	半灌木	固定、半固定
	牛心朴子(<i>C. komarovii</i>)	多年生草本	固定、半固定
	中间锦鸡儿(<i>C. intermedia</i>)	灌木	固定
鄂托克旗 (270mm)	油蒿(<i>A. ordosica</i>)	半灌木	固定、半固定
	牛心朴子(<i>C. komarovii</i>)	多年生草本	固定、半固定
	中间锦鸡儿(<i>C. intermedia</i>)	灌木	固定
	杨柴(<i>H. leave</i>)	灌木	半固定
青海湖 (405mm)	油蒿(<i>A. ordosica</i>)	半灌木	固定、半固定
都兰 (210mm)	油蒿(<i>A. ordosica</i>)	半灌木	固定、半固定

沙柳 (*S. cheilophila*): 杨柳科, 柳属, 灌木或小乔木, 高可达 4m。主要分布在流动沙丘与半固定沙丘的丘间低地或沙丘与滩地边缘成带状蜿蜒的柳灌丛中, 沙柳与乌柳分别构成群落或二者混生的群落。

杨柴 (*H. leave*): 豆科, 小灌木, 高 1-2 米。灌丛主要分布在毛乌素沙地半固定

和固定沙丘与波状起伏的固定沙地上。杨柴对流沙有良好的适应性，在本区可广泛用于飞机播种，而在流沙上形成茂密的灌丛。

中间锦鸡儿 (*C. intermedia*): 豆科锦, 鸡儿属, 多年生落叶灌木。株高 1-1.5 米, 俗称柠条, 灌丛自然分布于硬梁覆沙地上。覆盖度高, 可以起到防风固沙、保持水土的作用。同时柠条根系发达, 入土深达 5 米以上, 有根瘤, 能固定空气中的游离氮, 可以增加土壤含氮量, 改良土壤, 改善生态环境。

2.2.2 野外采样与调查

2.2.2.1 固定、半固定沙地生境的界定

研究表明, 在草原的荒漠化评估中, 植被因子是重要的考虑因子, 自然植被随着荒漠化程度的改变而改变 (An 2006)。固定、半固定和流动沙地是毛乌素沙地的 3 个主要沙地生境类型, 对于三者之间的界定, 很多学者往往首先考虑植被因子 (朱震达等 1984; 丁国栋等 2004)。基于此, 本研究野外调查对固定和半固定沙地生境的界定主要依据植被盖度, 并适当考虑结皮盖度。丁国栋 (2004) 根据测定的不同植被盖度下风速输沙率的结果, 将不同沙地生境的植被盖度界定为 (表 2-2):

表 2-2 不同沙地生境的植被盖度

Table 2-2 Vegetation cover in different sandy land habitats

沙丘生境	流动	半流动	半固定	固定
植被盖度	<10%	10-35%	35-50%	>50%
地表结皮特征	无结皮出现	灌丛下有薄片状结皮, 厚度小于 5mm	灌丛附近有较紧密片状结皮, 厚度 5-10mm	覆盖黑褐色复合型生物结皮或紧密的片、块状结皮, 厚度大于 10mm

2.2.2.2 样方调查与样品采集

本研究采样的沙地类型主要为固定沙地和半固定沙地。在样方选择时, 考虑到所选样地应远离牧民居住地, 处于相对稳定的状态。在 6 个采样点中, 对于这两种沙地

生境分别选取 3-7 个 5m×5m 的样方。用 GPS 记录样方中心的地理位置，记录样方所在沙地的固定程度、植被盖度及土壤结皮盖度和厚度。记录样方内植物种的名称、高度、多度和盖度。对于油蒿占优势的样方，同时测量样方内每株油蒿的长冠幅、短冠幅和植株的高度。在每个样方内随机取土样，取样深度 0-20cm，分析土壤的有机质和全氮含量。

在所选样方内，对研究的植物种（油蒿、牛心朴子、沙柳、杨柴、中间锦鸡儿）进行植物样品的采集。采样植株应生长良好，同时记录采样植株的基本情况。对于灌木和半灌木物种来说，在四个方向上选取灌丛外部的 4-5 个分枝作为采样枝，选取采样枝的中上部分进行采样。采集样品主要用于比叶面积、叶氮含量、热值、灰分含量、叶片碳同位素的分析，样品分析方法详见以下各章节。

第三章 沙生植物种间和种内比叶面积与叶氮含量关系模式沿降水梯度的策略位移现象

目前仍不清楚叶性状在干旱区物种与湿润区物种之间的位移现象是由于降水变化的直接影响或是由于物种更替变化所导致,因为植物叶性状在不同物种间和不同生境间存在显著差异。本研究的目的是检测在中国北部的半干旱沙地,植物种内和种间比叶面积(SLA)和叶氮含量(N_{mass})的关系沿着降水梯度是否普遍发生策略位移现象。在内蒙古毛乌素沙地,沿着一个温度差异不大的降水梯度(270-390mm),我们测定了主要物种的SLA、 N_{mass} 以及相关的冠层和土壤变量。同时,进一步测定青藏高原北部沙地的油蒿种群以验证毛乌素沙地数据结果的普遍性。油蒿是这两个研究区域的广布物种。在毛乌素沙地,沙生植物种内和种间SLA- N_{mass} 的线性正相关关系在降水量最低的地区(270mm, R/P 0.11)与其它三个降水量较高的地区(320-390mm, R/P > 0.15)之间存在平行位移现象(即斜率相同但截距不同),并与青藏高原北部沙地的油蒿测定数据相吻合。我们进一步发现,随着降水量的减少,油蒿种群LAI下降而 N_{mass} 升高,但冠层叶氮库(叶生物量与 N_{mass} 的乘积)和SLA则没有显著变化,导致LAI与 N_{area} ($N_{\text{mass}}/\text{SLA}$)之间存在密切的负相关($r = -0.76, P < 0.001$)。在相同叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值下,降水量较低地区(210-270 mm, R/P 0.11)的植物具有较低的LAI和较高的 N_{area} 。偏相关分析结果表明,降水是决定LAI和 N_{mass} 变化的主要因子。因此,SLA- N_{mass} 关系的策略位移现象与冠层LAI和叶氮库的相对变化密切相关,在某种干旱阈值下(R/P = 0.11)叶性状变化可指示生态系统水平的功能变化。

3.1 引言

比叶面积(Specific leaf area, SLA)和叶氮含量(leaf mass-based nitrogen concentration, N_{mass})是植物叶片的两个关键性状,分别表征了植物捕获光能以及同化 CO_2 的能力。跨越不同物种和生境之间,SLA和 N_{mass} 通常存在一种正相关关系(Reich *et al.* 1997; Wright *et al.* 2004),尽管这种相关性的普遍性还有待于进一步探讨(Garnier *et al.* 1997; Niinemets 1999)。Wright (2001)等进一步提出,SLA和 N_{mass} 关系在干旱区和湿润区的物种之间存在策略位移现象,即在相同SLA下,干旱区植

物比湿润区植物具有更高的 N_{mass} ，或在相同 N_{mass} 下，干旱区植物比湿润区植物具有更小的 SLA。SLA- N_{mass} 关系在青藏高原东部的湿润区森林植物与半干旱区沙地植物之间也出现类似的策略位移现象（李永华等 2005）。干旱、半干旱地区植物具有较低 SLA 或较高 N_{mass} 对提高植物的水分利用效率具有重要意义（Wright *et al.* 2001; Wright & Westoby 2002; Reich *et al.* 2003）。但是，已有的研究都是跨越物种进行的，我们不清楚 SLA- N_{mass} 的关系在干旱区物种与湿润区物种之间的策略位移现象是由于降水变化的直接影响或是由于物种更替变化所导致，因为不同物种和不同生境间叶性状存在显著差异（Garnier *et al.* 2004; 李永华等 2005; Luo *et al.* 2005）。在植物种内水平上，决定比叶面积大小的两个因素（叶片厚度和叶片密度）沿着环境梯度的变化是相对独立的，这进一步导致了 SLA- N_{mass} 关系的多变性（Witkowski & Lamont 1991; Díez *et al.* 1997; Garnier *et al.* 1997）。沿降水梯度对植物种内叶性状关系变化的研究很少，对这些关系的认识对于从生理生态角度方面深入理解干旱区植物的适应性具有重要意义。

在冠层水平上，干旱地区叶面积指数的降低可以补偿土壤中水分的亏缺（Prior *et al.* 2005）。在对生长地气候条件适应的情况下，植物会形成一个与土壤中水分和可利用性氮含量密切相关的最佳叶面积指数（Woodward *et al.* 1995; Hirose *et al.* 1997）。水分利用效率和光合氮素利用效率常表述为碳同化速率分别与蒸腾速率和叶片氮素浓度的比值，植物在提高水分利用效率的同时可能会导致光合氮素利用效率的下降（Field 1983）。基于冠层水分和氮素利用效率优化模型理论，在给定一个冠层含氮量下，随着降水量的下降，冠层总叶面积下降，而单位面积的叶氮含量增加（ N_{area} , $N_{\text{mass}}/\text{SLA}$ ）（Farquhar *et al.* 2002）。但是，这种模型预测仍有待验证，尤其需要同一物种沿降水梯度的观测数据，这将为理解 SLA- N_{mass} 关系的策略位移现象提供一种生态系统水平的机理解释。

在内蒙古毛乌素沙地（海拔 1200-1400m）和青藏高原北部沙地（海拔 3200-3300m），沿着 200mm-440mm 的降水梯度，油蒿是固定和半固定沙地上分布最广的物种。王铁娟等（2004）的研究认为，生长于不同地区的油蒿种群在遗传学上并没有显著差异。这种物种的分布模式为我们研究植物种内叶性状关系沿着降水梯度是否也存在策略位移现象提供了一个理想的平台。在本研究中，我们旨在检测植物种内 SLA- N_{mass} 关系在半干旱沙地沿着一个降水梯度是否发生策略位移现象。首先，在毛

乌素沙地沿着一个温度差异不大的降水梯度，检测植物种间和种内 SLA- N_{mass} 关系模式沿着降水梯度是否存在策略位移现象，并进一步以青藏高原北部沙地的试验数据来验证毛乌素沙地数据结果的普遍性。其次，分析植物叶性状与降水和土壤养分含量的偏相关关系，以进一步理解植物种内 SLA 和 N_{mass} 的变化在多大程度上是由环境因子引起的。最后，我们检测与降水相关的冠层叶面积指数和叶氮库的变化及其与单位面积叶氮含量 (N_{area}) 的关系，以期能在生态系统水平上解释 SLA- N_{mass} 关系模式沿着降水梯度的策略位移现象。

3.2 材料与方法

3.2.1 毛乌素沙地的降水样带设计

毛乌素沙地是中国北部最大沙地之一，位于内蒙古、陕西和宁夏的交界地带 (N 37° 27'- N 39° 22'; 107° 20'- E 111° 30')，海拔 1200m-1600m，总面积近 40,000 km²。气候是典型的半干旱大陆性气候。从东南到西北，年平均温度从 9.0 °C 下降到 6.0 °C，年均降水量从 440mm 下降到 250mm，其中 60%-80% 的年降水量集中在 7 到 8 月份。年日照时数从东南部的 2800h-2900h 增加到西北部的 3000h-3100h。油蒿群落是这一地区的主要植被类型，特别是在固定和半固定沙地上。在毛乌素沙地，沿着一个从东南到西北的降水梯度，选择了四个温度相近的研究地点：榆林，年降水量 390mm；乌审旗，年降水量 340mm；鄂托克前旗，年降水量 320mm；鄂托克旗，年降水量 270mm。四个研究地点的气候数据分别来自于距离最近的气象站 1985-2004 年的观测资料 (表 3-1)。

在每一个研究地点，选择两种土壤养分含量存在显著差异的沙地生境 (固定沙地和半固定沙地) 进行植物样品的采集以检测土壤养分对叶片性状的影响。在每一研究地点分别两种沙地生境，各选择 3-7 个 5 × 5 m² 的植被调查样方，分别进行植物叶片和土壤样品的采集。我们一共设置了 33 个调查样方。在这些样方中，我们采集了建群种油蒿和其它四种多年生物种，分别代表了灌木 (杨柴、沙柳、中间锦鸡儿)、半灌木 (油蒿) 和多年生草本 (牛心朴子) 三种生活型。与其它三种灌木相比，油蒿和牛心朴子在四个研究地区的固定和半固定沙地上都有分布。

3.2.2 毛乌素沙地降水样带植物和土壤样品的采集和测定

在建立的 33 个样方的每一样方中按物种各选取 3 株健康的植株。2007 年 8 月，在每一植株的冠层外部采集完全展开且保持完整的成熟叶片。在这 33 个样方中，一共从 105 个植株上采集到 5 个物种的 105 个叶片样品。对于 105 个叶样品中的 99 个叶样品，各随机选取 30-50 片新鲜叶进行叶面积的测定。其中，阔叶植物用硫酸纸称重法（利用透明硫酸纸将叶片按其大小画于纸上，沿所画痕迹剪下后称重，除单位硫酸纸重即得样品叶面积）；针叶植物用游标卡尺直接测定叶面积。比叶面积为样品叶面积总和与叶干重（70°C 烘干 48h）之比。将野外采集的植物样品在实验室中于 70°C 烘箱中烘干 48h 至恒重，用粉碎机粉碎，过 80 目筛，进行叶氮含量和叶碳同位素的测定。以凯氏定氮法测定植物叶样品的全氮含量 (N_{mass})，单位面积的叶氮含量 (N_{area}) 为单位质量叶氮含量 (N_{mass}) 与比叶面积 (SLA) 的比值。在中国林业科学院稳定同位素实验室用质谱仪测定植物叶样品的稳定性碳同位素比值。以 PDB (Pee Dee Belemnite)(Craig 1957) 为标准，根据下面公式进行计算： $\delta^{13}\text{C}=[(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_s/(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{sta}}-1] \times 1000$ ， $(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_s$ 和 $(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{sta}}$ 分别是测定植物样品和 PDB 标样的稳定同位素比值。

在每一个样方中，采集 0-20cm 深度的土壤，用于土壤全氮含量和有机质含量的分析。其中，土壤全氮含量用凯氏定氮法，土壤有机质含量用 $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_4\text{-H}_2\text{SO}_4$ 氧化法。

3.2.3 毛乌素沙地降水样带油蒿种群叶面积指数 (LAI) 和叶氮库的测定

在 33 个样方中，油蒿是其中 24 个样方的单一建群种。我们测量了这 24 个样方每一样方中所有油蒿植株的长冠幅和短冠幅。植株冠面积是在测定上述冠幅的基础上计算得到的植株冠层椭圆形投影面积。在每一个降水区，选择 18 株具有不同冠面积的油蒿植株，以收获法测定各植株的叶干物质产量，据此建立了油蒿植株叶干物质产量与冠面积的回归方程（表 3-2）。根据建立的回归方程和每一样方的油蒿冠面积测定数据，估算这 24 个样方 ($5 \times 5 \text{ m}^2$) 的叶生物量。LAI 和叶氮库 (N-pool) 是叶生物量分别与比叶面积和单位质量叶氮含量的乘积。

表 3-1 研究地区的气候和土壤特征。土壤总氮浓度在不同研究地区（大写字母）和沙地生境间（小写字母）的差异采用 Tukey-Kramer 多重比较。行间和列间的不同字母表示有显著性差异（ $P < 0.05$ ）。

Table 3-1. Climatic and soil characteristics of the study sites. Differences in soil total N concentration between different rainfall areas (capital) and between two sandy land habitats (lowercase) were tested by the Tukey-Kramer comparison. Different letters within a row and a column show significant differences at a 0.05 level, respectively.

Climatic and soil factors	Mu Us sandy land				Northern Tibetan Plateau sandy land	
	Yulin	Uxin	Otog Qian	Otog	Qinghai Lake	Dulan
Annual rainfall (mm)	390	340	320	270	405	210
Annual pan-evaporation (mm)	1890	2322	2133	2450	1420	1852
Ratio of rainfall to evaporation	0.21	0.15	0.15	0.11	0.29	0.11
Mean annual temperature (°C)	8.8	8.7	8.7	7.6	0.4	3.5
Soil total N concentration (mg g^{-1}) in:						
Fixed sandy land (3-5 plots per site)	0.28±0.049 ^{aBC}	0.24±0.012 ^{aC}	0.32±0.052 ^{aAB}	0.37±0.039 ^{aA}	0.22±0.049 ^{aC}	0.18±0.059 ^{aC}
Semi-fixed sandy land (3-5 plots per site)	0.18±0.075 ^{bAB}	0.074±0.016 ^{bC}	0.19±0.038 ^{bA}	0.19±0.018 ^{bA}	0.14±0.034 ^{aAB}	0.11±0.012 ^{aBC}

Locations of study sites (latitude, longitude, altitude): Yulin, N38° 37', E109° 51', 1210m; Uxin, N38° 09', E108° 38', 1270m; Otog Qian, N37° 42', E108° 27', 1320m; Otog, N39° 03', E108° 03', 1420m; Qinghai Lake, N36° 43', E100° 46', 3289m; Dulan, N36° 15', E98° 11', 3284m.

表 3-2 毛乌素沙地油蒿植株投影面积与叶干物质产量的异速生长回归方程

Table3-2. Allometric regression equations between leaf dry mass per clump (y , g) and projected area of a crown (x , m^2) of *Artemisia ordosica* in the Mu Us sandy land.

Study sites	Allometric equations	R^2	Samples	P
Yulin	$y = 42.612x + 10.501$	0.87	18	0.000
Uxin	$y = 46.842x + 25.249$	0.85	18	0.000
Otog Qian	$y = 45.062x + 17.355$	0.80	18	0.000
Otog	$y = 31.236\ln(x) + 64.06$	0.89	18	0.000

3.2.4 青藏高原北部沙地油蒿种群叶性状的测定

都兰位于青海省柴达木盆地的东南部。青海湖位于青海南山北部。2008年8月,在这两个高海拔沙地设置的12个样方中($5 \times 5 m^2$),采用统一的取样方法,分别测定了油蒿的比叶面积和叶氮含量以及土壤全氮含量和有机质含量。与毛乌素沙地相似,油蒿也是这12个样方的单一建群种。两个研究地点分别代表了两个不同降水区:都兰,年降水量210mm;青海湖,年降水量405mm。在中国西北部,250mm的年降水等雨量线通常是干旱和半干旱区的分界线(杨建平等2002)。尽管毛乌素沙地和青藏高原北部沙地在年平均气温上有很大差异,但这两个区域的研究地点之间却具有相似的湿润指数(年降水量与年蒸发量的比值, R/P),分别是:都兰与鄂托克旗(0.11 vs. 0.11),青海湖与榆林(0.29 vs. 0.21)。都兰和青海湖的气候数据来自于距离最近的气象站1985-2004年的观测资料(表3-1)。叶性状和土壤养分含量的测定方法与毛乌素沙地相同。我们综合分析了青藏高原北部沙地和毛乌素沙地的测定数据,以检测 $SLA-N_{mass}$ 关系模式沿着降水梯度的策略位移现象是否具有普遍性。

3.2.5 数据分析方法

不同沙地生境和研究地区间叶性状、冠层变量和土壤全氮浓度的差异采用单因素方差分析和 Tukey 多重比较,当各研究地区间样本数不同时,则采用 Tukey-Kramer 多重比较。

在分析植物种间和种内比叶面积和叶氮含量的相关关系时,我们对数据进行

了 \log_{10} 的转换,这种转换在分析叶性状相关关系时被广泛采用(Reich *et al.* 1997; Niinemets 2001; Wright *et al.* 2004)。不同研究地区间叶性状关系的差异 (N_{mass} 为因变量, SLA 为协变量, 降水为分组变量) 用协方差进行分析 (ANCOVA)。协方差分析常用来检验几条回归线之间斜率和截距的差异。我们首先检验不同降水地区 SLA- N_{mass} 关系斜率的相似性, 之后分析截距的差异。我们把斜率和截距没有显著差异的不同研究地区的数据汇集在一起。

采用多元线性回归的偏相关分析评价气候和土壤因子对叶性状和冠层变量的相对影响。由于土壤有机质含量和全氮含量密切相关($r = 0.84, n = 33, P < 0.001$), 而降水是半干旱区植物生长的最主要限制因子 (Wright *et al.* 2001)。因此, 我们在偏相关分析中只采用了年降水量和土壤全氮含量两个环境因子。所有的数据分析都是在 SPSS 16.0 中进行, 所有显著性水平都是 $P < 0.05$ 。

3.3 结果

3.3.1 植物种间和种内 SLA- N_{mass} 关系沿降水梯度的策略位移现象

对于所有物种和同一物种油蒿来说, SLA- N_{mass} 关系的斜率在毛乌素沙地四个研究地区间差异不显著($P > 0.05$, 表 3-3)。但是, 其截距在降水量最低的地区(鄂托克旗, 270mm)与其它三个降水量较高的地区(榆林, 乌审旗及鄂托克前旗, 320-390mm)间有显著差异 ($P < 0.001$, 表 3-3)。三个降水量较高的地区间截距差异不显著($P > 0.05$, 表 3-3)。对于所有物种和同一物种来说, 在相同比叶面积下, 降水量最低地区植物比降水量较高地区的植物具有更高的叶氮含量(图 3-1, a, b, c)。类似的策略位移现象在固定沙地植物和半固定沙地植物间并没有出现(数据未展示), 尽管这两种沙地生境在土壤全氮含量上有显著差异 ($P < 0.05$, 表 3-1)。

表 3-3 毛乌素沙地不同研究地区 $\log_{10}(N_{\text{mass}})$ 与 $\log_{10}(\text{SLA})$ 关系斜率和截距的差异性检验(协方差分析, ANCOVA)。不同研究地区的成对比较只在协方差分析结果显著时进行。不同字母表示有显著性差异 ($P < 0.05$)

Table 3-3. Differences in the slopes and intercepts (slope elevations) of single linear regressions of $\log_{10}(N_{\text{mass}})$ against $\log_{10}(\text{SLA})$ among different rainfall areas were tested by the analysis of covariance (ANCOVA). Pairwise comparisons were made when the results of ANCOVA were

significant. Values followed by different letters within a row show significant differences at a 0.05 level.

Coefficients	Yulin	Uxin	Otog Qian	Otog	Qinghai Lake	Dulan	F	P
All species (n=99)								
Slope	0.88	1.31	0.81	0.68	—	—	2.28	0.09
Intercept	-0.39 ^b	-1.20 ^b	-0.22 ^b	0.20 ^a	—	—	47.54	<0.001
<i>Artemisia ordosica</i> (n=92)								
Slope	0.56	0.85	0.37	0.54	0.79	1.12	0.62	0.68
Intercept	0.21 ^c	-0.33 ^c	0.62 ^{ac}	0.46 ^{bd}	-0.23 ^c	-0.63 ^d	75.71	<0.001

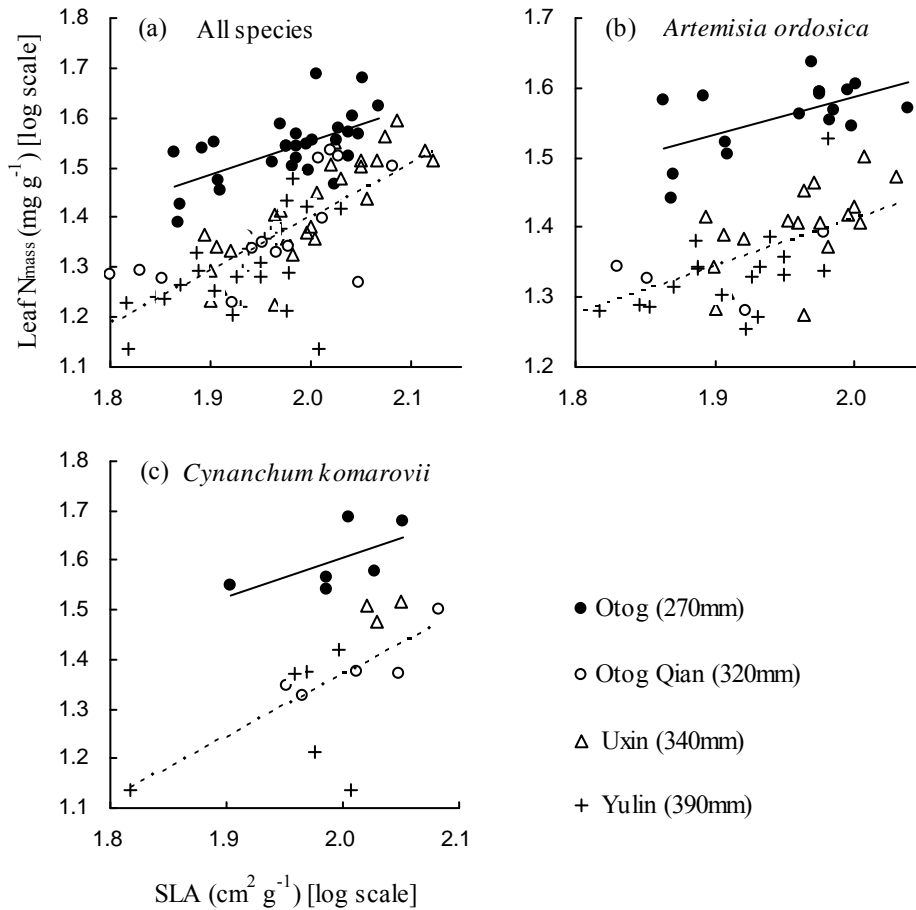


图 3-1 毛乌素沙地植物种间 (a) 和种内 (b, c) SLA 和 N_{mass} 的相关关系。实线表示降水量最低地区 (270mm) 植物 SLA 与 N_{mass} 的关系, 虚线表示降水量较高的三个地区 (320-390mm) 植物 SLA 与 N_{mass} 的关系。相关系数: (a) $r_{solid} = 0.62$, $P < 0.001$, $n = 29$; $r_{dashed} = 0.77$, $P < 0.001$, $n = 70$; (b) $r_{solid} = 0.57$, $P < 0.02$, $n = 17$; $r_{dashed} = 0.62$, $P < 0.001$, $n = 42$; (c) $r_{solid} = 0.59$, ns, $n = 6$; $r_{dashed} = 0.59$, $P < 0.05$, $n = 14$.

Fig. 3-1 Relationships between SLA and leaf N_{mass} across all species (a) and within species (b, c) along a rainfall gradient in the Mu Us sandy land. The solid trend line was for the data from the lowest rainfall area (270 mm), and the dashed trend line was for the data from other three higher rainfall areas (320-390 mm).

3.3.2 降水和土壤全氮含量对叶性状的相对影响

对于同一物种油蒿和牛心朴子来说, N_{mass} 和 N_{area} 在降水量最低的地区最高 (鄂托克旗, N_{mass} 31-45 mg g^{-1} , N_{area} 3.4-4.2 g m^{-2}), 而在其它三个降水量较高的地区较低 (N_{mass} 18-32 mg g^{-1} , N_{area} 1.7-2.9 g m^{-2}) ($P < 0.05$, 表 3-4)。SLA 在四个地区之间变化没有规律。在三个降水量较高的地区, 固定沙地植物的 SLA 和 N_{mass} 要高于 ($P < 0.05$) 或稍高于 ($P < 0.10$) 半固定沙地植物。但是, 在降水量最低的地区, 固定沙地植物的 SLA 和 N_{mass} 要低于 ($P < 0.05$) 或稍低于 ($P < 0.10$) 半固定沙地植物。尽管 SLA 和 N_{mass} 在两个沙地生境间存在差异, N_{area} 在四个研究区域的固定和半固定沙地间差异并不显著, 除了牛心朴子的 N_{area} 在榆林两个沙地生境间存在显著差异。对于所有物种和同一物种来说, 降水量最低地区植物的 N_{area} 要高于 3.4 g m^{-2} , 而其它三个降水量较高地区植物的 N_{area} 要低于 3.0 g m^{-2} 。

关于降水和土壤全氮对叶性状的相对影响, 偏相关分析表明, 降水是决定 N_{mass} 和 N_{area} 变化的主要因子 (表 3-5)。一般来说, 在植物种内, 随着降水量的减少, N_{mass} 和 N_{area} 增加, 但是 SLA 变化不大 (表 3-5)。

3.3.3 与降水相关的冠层 LAI 变化对叶氮含量的影响

沿毛乌素沙地降水梯度的 24 个样方数据表明, 油蒿种群的 LAI 随着降水的减少而降低, 但在不同土壤养分含量生境下差异不显著; 叶氮库沿着降水和土壤养分梯度无显著变化 (表 3-5 和表 3-6)。从平均值来看, LAI 在降水量最低的地区 (鄂托克旗, 270mm) 最低 (0.28 $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$), 在其它三个地区 (榆林, 乌审旗, 鄂托克前旗, 320-390mm) 较高 (0.35-0.38 $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$); 而叶氮库在四个研究地区间并无显著差异。因此, 沿着降水梯度, N_{area} 随着 LAI 的下降而增加 ($r = -0.76$, $P < 0.001$, 图 3-2)。

表 3-4 毛乌素沙地不同降水和退化梯度下 5 个主要物种的比叶面积 (SLA)、单位质量叶氮含量 (N_{mass}) 和单位面积叶氮含量 (N_{area}) (平均值 \pm 标准差)。行间和列间的不同字母分别表示植物种内叶性状在四个研究地区 (大写字母) 和两种沙地生境间 (小写字母) 有显著性差异 ($P<0.05$)。

Table 3-4. Leaf traits of SLA ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$), N_{mass} (mg g^{-1}) and N_{area} (g m^{-2}) for dominant species across two sandy habitats and different rainfalls in the Mu Us sandy land (Mean \pm SD). Different letters within a row and a column show significant differences in leaf traits between different rainfalls (capital) and between two sandy land habitats (lowercase) at a 0.05 level, respectively. Species abbreviations: AO = *Artemisia ordosica*; CK = *Cynanchum komarovii*; CM = *Caragana intermedia*; SC = *Salix cheilophila*; HL = *Hedysarum leave*.

Species	Yulin			Uxin			Otog Qian			Otog		
	SLA	N_{mass}	N_{area}	SLA	N_{mass}	N_{area}	SLA	N_{mass}	N_{area}	SLA	N_{mass}	N_{area}
Fixed sandy land:												
AO (n=9)	82.9 \pm 8.9 ^{bB}	20.7 \pm 3.8 ^{bB}	2.50 \pm 0.31 ^{aB}	93.6 \pm 9.0 ^{cA}	23.3 \pm 3.4 ^{dB}	2.50 \pm 0.34 ^{bB}	84.5 \pm 12.3 ^{bAB}	20.8 \pm 1.7 ^{cB}	2.48 \pm 0.17 ^{bB}	84.2 \pm 8.8 ^{cB}	30.8 \pm 4.9 ^{cA}	3.64 \pm 0.25 ^{abA}
CK (n=3)	94.5 \pm 4.3 ^{abB}	24.5 \pm 1.6 ^{aC}	2.60 \pm 0.05 ^{aC}	108.0 \pm 3.9 ^{bA}	31.7 \pm 1.4 ^{bB}	2.93 \pm 0.14 ^{abB}	103.3 \pm 8.2 ^{aA}	21.8 \pm 3.2 ^{bcC}	2.05 \pm 0.55 ^{bD}	91.3 \pm 9.7 ^{bB}	35.7 \pm 1.1 ^{cA}	3.94 \pm 0.44 ^{aA}
CM (n=3)	—	—	—	126.0 \pm 5.6 ^{aA}	36.8 \pm 3.6 ^{aAB}	2.93 \pm 0.42 ^{abB}	104.4 \pm 2.6 ^{aC}	33.5 \pm 0.6 ^{aB}	3.21 \pm 0.08 ^{aB}	112.1 \pm 4.2 ^{aB}	39.8 \pm 2.3 ^{bA}	3.55 \pm 0.11 ^{abA}
Semi-fixed sandy land:												
AO (n=9)	80.2 \pm 8.4 ^{bC}	18.0 \pm 1.4 ^{bC}	2.26 \pm 0.25 ^{aB}	88.5 \pm 8.6 ^{cB}	21.5 \pm 2.7 ^{dB}	2.43 \pm 0.22 ^{bB}	71.4 \pm 10.8 ^{cC}	18.6 \pm 1.4 ^{cBC}	2.67 \pm 0.55 ^{bB}	98.7 \pm 4.8 ^{bA}	33.8 \pm 1.7 ^{cA}	3.43 \pm 0.25 ^{bA}
CK (n=3)	87.2 \pm 19.0 ^{bA}	14.6 \pm 1.5 ^{cC}	1.72 \pm 0.37 ^{bC}	—	29.3 \pm 0.4 ^{cB}	—	100.9 \pm 17 ^{aA}	25.1 \pm 5.7 ^{bB}	2.47 \pm 0.16 ^{bB}	106.9 \pm 5.7 ^{aA}	44.7 \pm 6.0 ^{aA}	4.19 \pm 0.63 ^{aA}
SC (n=3)	97.2 \pm 9.1 ^{aB}	25.3 \pm 2.3 ^{aB}	2.61 \pm 0.23 ^{aA}	121.5 \pm 9.7 ^{aA}	32.2 \pm 4.6 ^{abA}	2.65 \pm 0.37 ^{abA}	—	—	—	—	—	—
HL (n=3)	—	—	—	111.4 \pm 5.3 ^{bA}	33.4 \pm 2.0 ^{abA}	3.00 \pm 0.31 ^{aA}	—	—	—	107.8 \pm 3.2 ^{aA}	34.0 \pm 4.1 ^{cA}	3.15 \pm 0.33 ^{bA}

表 3-5 毛乌素沙地叶性状、冠层叶面积指数 (LAI) 和叶氮库 (N-pool) 分别与气候和土壤因子的偏相关分析。

Table 3-5. Partial correlation coefficients of multiple linear regressions for relationships of leaf traits and canopy LAI and foliage N-pool to climatic and soil variables in the Mu Us transect.

Dependent variables	Total soil N (mg g ⁻¹)	Annual rainfall (mm)
All species (n=99):		
SLA	-0.187	-0.295**
N _{mass}	-0.041	-0.680***
N _{area}	0.273**	-0.698***
δ ¹³ C	0.45***	0.12
<i>Artemisia ordosica</i> (n=59):		
SLA	-0.155	-0.271
N _{mass}	0.223	-0.728***
N _{area}	0.400**	-0.683***
δ ¹³ C	0.32*	0.02
<i>Cynanchum komarovii</i> (n=20)		
SLA	-0.042	-0.248
N _{mass}	-0.130	-0.741***
N _{area}	-0.008	-0.708***
δ ¹³ C	0.45*	-0.03
Canopy variables of <i>Artemisia ordosica</i> community:		
LAI (n = 24)	-0.310	0.696**
N-pool (n = 24)	-0.056	-0.262

*P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001.

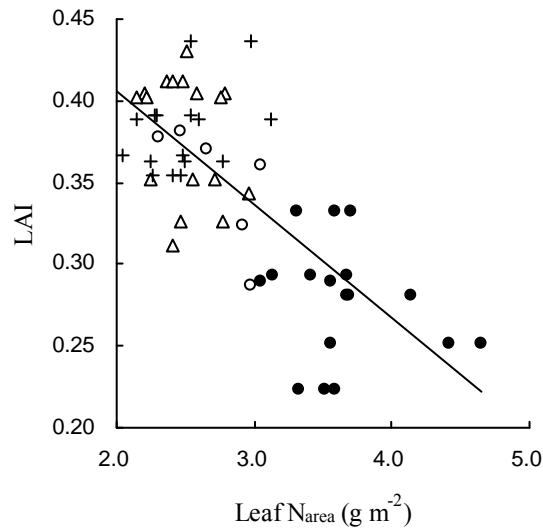


图 3-2 毛乌素沙地 24 个样方中油蒿种群 LAI 与 N_{area} 的相关关系 ($LAI = 0.544 - 0.0691N_{area}$, $r = -0.76$, $P < 0.001$, $n = 58$)。在每一个样方, 测定了 2-3 株油蒿灌丛的 N_{area} 。图例标识见图 3-1。
 Fig. 3-2 Relationship between stand LAI and leaf N_{area} for 24 plots of *Artemisia ordosica* along a rainfall gradient in the Mu Us sandy land ($LAI = 0.544 - 0.0691N_{area}$, $r = -0.76$, $P < 0.001$, $n = 58$). Leaf N_{area} was measured for 2-3 individual clumps sampled within a plot. Symbols are in Fig. 3-1.

表 3-6 毛乌素沙地不同研究地区油蒿冠层叶面积指数 (LAI) 和叶氮库 (N-pool) (平均值±标准差, 每一个研究区域有 6 个样方)。不同研究地区冠层变量的差异采用单因素方差分析的 Tukey 多重比较。不同字母表示有显著性差异 ($P < 0.05$)

Table 3-6. Canopy LAI (m^2/m^2) and foliage N-pool ($kg\ ha^{-1}\ land$) for *Artemisia ordosica* across different rainfalls in the Mu Us sandy land (Mean \pm SD, six plots per site). Differences in these two canopy variables between different rainfall areas were tested by one-way analysis of variance and the Tukey comparison. Different letters within a row show significant differences at a 0.05 level.

Canopy variables	Yulin	Uxin	Otog Qian	Otog
LAI (m^2/m^2)	0.38 \pm 0.03 ^a	0.37 \pm 0.05 ^a	0.35 \pm 0.04 ^a	0.28 \pm 0.03 ^b
N-pool ($kg\ ha^{-1}\ land$)	9.2 \pm 1.0 ^a	9.1 \pm 0.95 ^a	8.9 \pm 0.76 ^a	10.0 \pm 1.3 ^a

3.3.4 LAI 和叶性状与叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值的相关关系

对于同一物种油蒿和牛心朴子来说, 叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值在毛乌素沙地四个降水地区之间变化无规律。偏相关分析表明, 叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值随着土壤全氮含量的增加而升高, 但与降水量相关性不显著 (表 3-5)。

油蒿种群 LAI 与 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈显著负相关, 这一关系在降水量最低地区 (270mm) 和其它三个降水量较高地区 (320-390mm) 之间同样存在策略位移现象 (图 3-3, 斜率 -6.76 vs. -8.19, $P>0.05$; 截距, $P<0.05$)。在同样的叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值下, 降水量最低地区的植物 (270mm) 具有更小的 LAI。

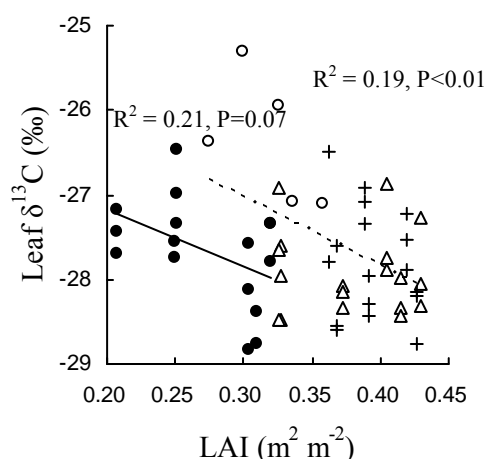


图 3-3 毛乌素沙地 24 个样方中油蒿种群 LAI 与叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的相关关系。在每一个样方中测定了 2-3 株油蒿灌丛的叶 $\delta^{13}\text{C}$ 。图例标识见图 3-1。

Fig. 3-3 Relationship between stand LAI and leaf $\delta^{13}\text{C}$ for 24 plots of *Artemisia ordosica* along a rainfall gradient in the Mu Us sandy land. Leaf $\delta^{13}\text{C}$ was measured for 2-3 individual clumps sampled within a plot. Symbols are in Fig. 3-1.

回归分析表明, 油蒿和牛心朴子的叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值分别与 SLA (图 3-4b-c) 和 N_{mass} (图 3-4e-f) 没有显著相关关系。但是, 叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值与 N_{area} 在所有物种和同一物种油蒿中均呈正相关 (图 3-4g-h)。进一步, $N_{\text{area}}-\delta^{13}\text{C}$ 的正相关关系在降水量最低地区 (270mm) 的植物与其它三个降水量较高地区 (320-390mm) 的植物之间也出现了策略位移现象: 对于所有物种 (图 3-4g), $N_{\text{area}}-\delta^{13}\text{C}$ 关系斜率 (0.89-1.25) 没有显著差异 ($P>0.05$), 但其截距差异显著 ($P<0.001$); 对于同一物种油蒿 (图 3-4h), $N_{\text{area}}-\delta^{13}\text{C}$ 关系斜率 (1.18-1.62) 没有显著差异 ($P>0.05$), 但其截距差异

显著 ($P < 0.001$)。也就是说, 在相同叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值下, 降水量最低地区的植物比降水量较高地区的植物具有更高的 N_{area} 。

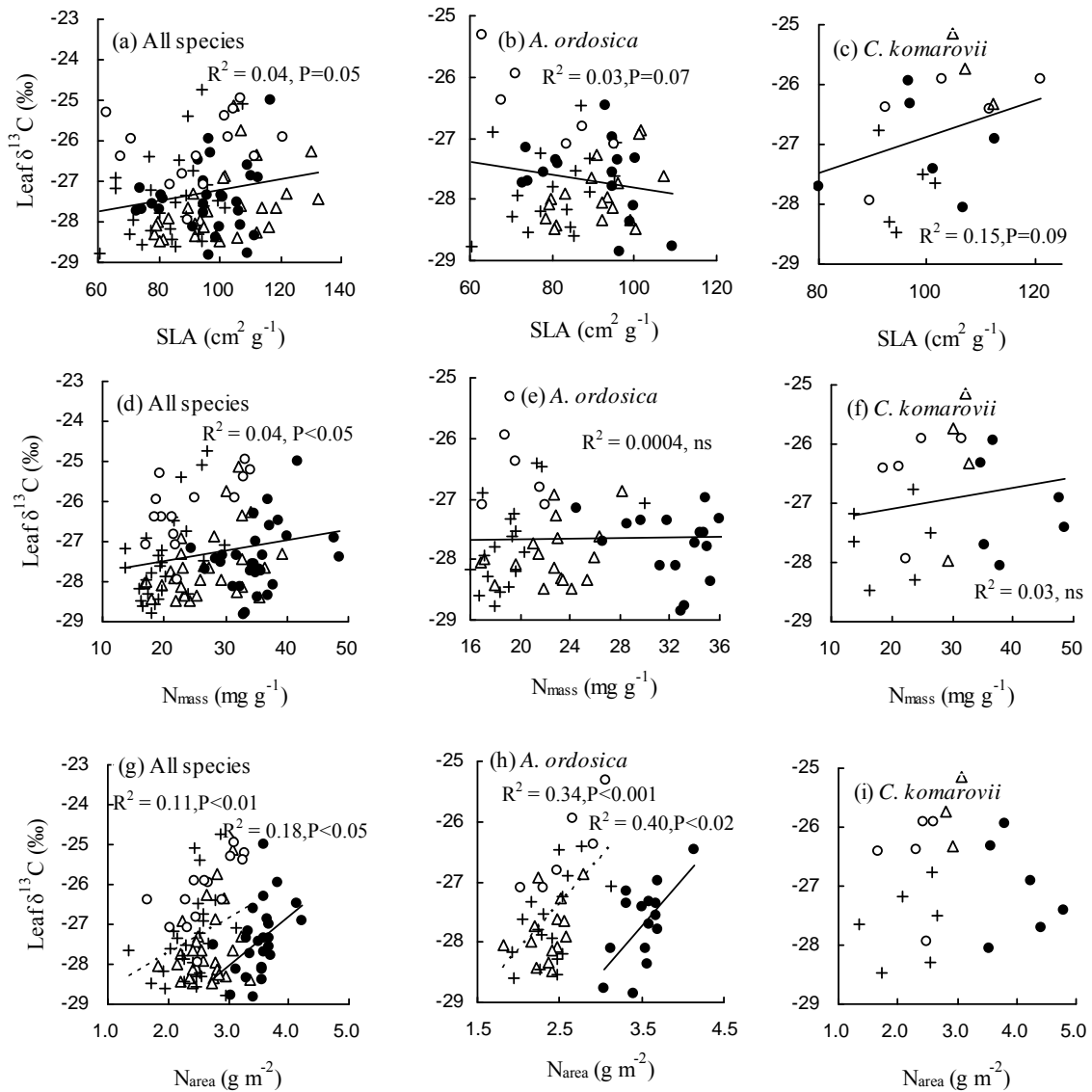


图 3-4 毛乌素沙地植物种间和种内稳定碳同位素比值 ($\delta^{13}\text{C}$) 分别与比叶面积 (a-c), 单位质量叶氮含量 (d-f) 以及单位面积叶氮含量 (g-i) 的相关关系。实线表示降水量最低地区 (270mm) 植物 $N_{\text{area}}-\delta^{13}\text{C}$ 关系, 虚线表示三个降水量较高地区 (320-390mm) 植物 $N_{\text{area}}-\delta^{13}\text{C}$ 关系。图例见图 3-1。

Fig. 3-4 Relationships of leaf $\delta^{13}\text{C}$ values to specific leaf area (a-c), leaf N_{mass} (d-f) and leaf N_{area} (g-i) across and within species along a rainfall gradient in the Mu Us sandy land. The solid trend line was for the data from the lowest rainfall area (270 mm), and the dashed trend line was for the data from other three higher rainfall areas (320-390 mm). Symbols are in Fig. 3-1.

3.3.5 对毛乌素沙地数据的验证

来自都兰和青海湖高海拔沙地的 12 个样方测定数据进一步证实了油蒿种群 $SLA-N_{mass}$ 关系沿降水梯度策略位移现象的普遍性 (图 3-5, 表 3-3)。综合分析毛乌素沙地和青藏高原北部沙地的油蒿测定数据, $SLA-N_{mass}$ 关系斜率在这六个降水地区间没有显著差异 ($P = 0.68$, 表 3-3), 但其截距在两个较为干旱地区 (年降水量 210mm-270mm, R/P 0.11) 与其它四个比较湿润地区 (年降水量 320mm-405mm, R/P 0.15-0.29) 之间存在显著差异 ($P < 0.001$, 表 3-3 和图 3-5)。

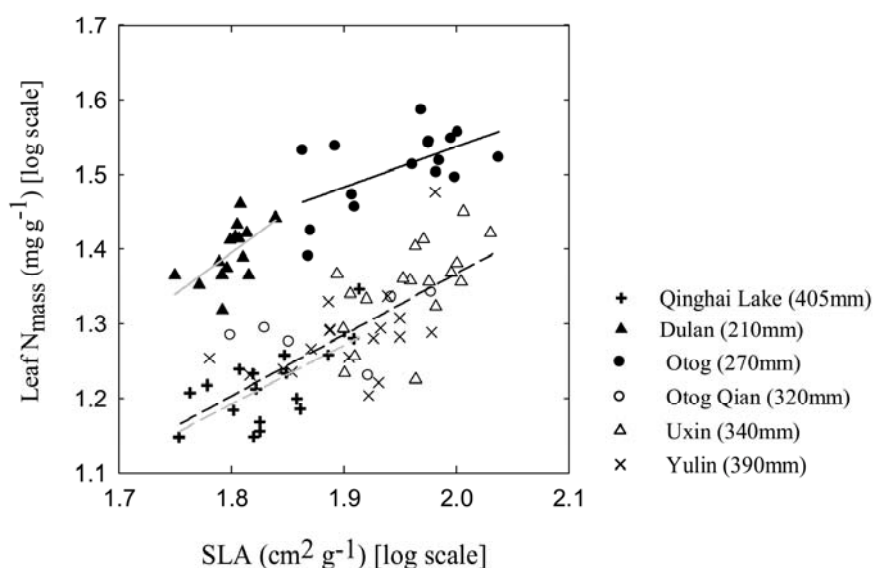


图 3-5 青藏高原北部沙地油蒿数据 (都兰和青海湖, 12 个样方) 验证了毛乌素沙地数据 (24 个样方) 的普遍性, 即干旱气候导致种内 $SLA-N_{mass}$ 关系沿降水梯度的策略位移。灰线表示青藏高原北部沙地油蒿 $SLA-N_{mass}$ 的关系 (相关系数: $r_{solid} = 0.61$, $P < 0.01$, $n = 16$; $r_{dashed} = 0.69$, $P < 0.01$, $n = 18$), 黑线表示毛乌素沙地油蒿 $SLA-N_{mass}$ 的关系 (相关系数: $r_{solid} = 0.57$, $P < 0.02$, $n = 17$; $r_{dashed} = 0.62$, $P < 0.001$, $n = 42$)。

Fig. 3-5 A test for the generality of the shift in within-species (*Artemisia ordosica*) $SLA-N_{mass}$ relationship between high- and low-rainfall habitats with pooled data from the 12 additional plots in northern Tibetan Plateau sandy land (Dulan and Qinghai Lake) and the 24 plots along the Mu Us transect. The grey trend lines were for the data from northern Tibetan Plateau sandy land (correlation coefficients: $r_{solid} = 0.61$, $P < 0.01$, $n = 16$; $r_{dashed} = 0.69$, $P < 0.01$, $n = 18$), and the black trend lines were for the data from the Mu Us (correlation coefficients: $r_{solid} = 0.57$, $P < 0.02$, $n = 17$; $r_{dashed} = 0.62$, $P < 0.001$, $n = 42$).

3.4 讨论

3.4.1 SLA- N_{mass} 关系沿降水梯度的策略位移是植物对有限水分资源的保护策略

植物种间和种内叶功能性状对环境胁迫的相似响应通常被称为‘co-gradient variation’ (Lusk *et al.* 2008)。毛乌素沙地为我们研究植物种间和种内叶性状关系沿着温度相近的降水梯度是否普遍存在策略位移现象提供了一个理想的平台。毛乌素沙地降水梯度的研究结果表明,在 5 个主要物种种间水平以及两个广布物种种内水平, SLA- N_{mass} 关系在降水量最低地区 (270mm) 的植物和其它三个降水量较高地区 (320-390mm) 的植物之间出现了策略位移现象 (图 3-1)。我们在青藏高原北部沙地的油蒿测定数据进一步证实了这一现象的普遍性 (图 3-5)。

毛乌素沙地研究结果进一步表明,对于油蒿种群来说,随着降水量的减少,其冠层 LAI 降低,但叶氮库变化不大 (表 3-5 和表 3-6),导致 LAI 与 N_{area} 之间呈显著负相关 (图 3-2)。这一结果支持 Farquhar 等 (2002) 提出的理论模型,为 SLA- N_{mass} 关系沿降水梯度的策略位移现象提供了一种生态系统水平的机理解释。Farquhar 等 (2002) 运用数学方法将早期 Cowan (1977) 和 Field (1983) 的理论联系在一起,认为在冠层碳收获过程中同时存在一个最佳水分利用效率和最佳氮素利用效率的平衡点。从理论上讲,为了获得最大碳收益,植物冠层存在一个最适的 N_{area} 、气孔导度和 LAI (McMurtrie *et al.* 2008)。在一个给定可利用氮总量下,随着可利用水分的减少, LAI 下降,而 N_{area} 增加 (Farquhar *et al.* 2002; McMurtrie *et al.* 2008)。 N_{area} 随着降水量减少而增加这一现象在桉属植物 (Schulze *et al.* 1998, 2006; Turner *et al.* 2008) 和其它多年生物种中 (Wright *et al.* 2001) 都有发现。

对于干旱区植物来说,具有较高的 N_{area} 具有重要的生理生态学意义。沿着毛乌素降水梯度,油蒿 N_{area} 与叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值 (通常与水分利用效率呈正相关, Farquhar *et al.* 1989) 的正相关关系在降水量最低地区 (270mm) 的植物与其它三个降水量较高地区 (320-390mm) 的植物之间也出现了策略位移现象 (图 3-4h)。在相同叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值下,降水量最低地区的植物比降水量较高地区的植物具有更高的 N_{area} 。理论上讲,叶氮含量与较强的光合能力和较高的 $\delta^{13}\text{C}$ 是相关的 (Livingston *et al.* 1998; Macfarlane *et al.* 2004)。在降水量较低的地区 (小于 300mm), 叶片 $\delta^{13}\text{C}$

值与降水量关系的不确定性在桉属植物中已经发现 (Miller *et al.* 2001; Schulze *et al.* 1998, 2006), 而这一结果使得对叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值的生理生态学解释变得复杂化。Seibt 等(2008)认为叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值并不能很好的指示植物的长期水分利用效率, 因为在光合过程中 ^{13}C 的分馏对叶绿体 CO_2 浓度与大气 CO_2 浓度的比值 (叶肉细胞导度) 更为敏感, 而不是胞间 CO_2 浓度和大气 CO_2 浓度的比值 (气孔导度)。为了适应更为干旱的环境, 植物叶片形态最终会朝着圆柱形状进化, 这种叶片形态有利于光和 CO_2 在叶片内部的交迭分布, 而叶片内部的叶肉细胞导度变化很小 (Smith *et al.* 1997)。一般来讲, 随着降水量的下降, 叶片厚度和 N_{area} 增加, 导致吸收 CO_2 的叶肉细胞表面积增加, 水分利用效率增加 (Smith *et al.* 1997)。因此, 干旱区植物具有较高的 N_{mass} 或 N_{area} 对加强植物光合作用中水分的保护方面具有重要意义, 因为通过提高对光合酶的氮投资, 植物在较低的气孔导度下能获得与湿润区植物相当的光合速率 (Field & Mooney 1986; Chapin *et al.* 1987; Reich *et al.* 2003)。对于地理分布范围较广的物种来说, 其叶性状对环境的可塑性可使植物在不同环境条件下都能保持其适合性 (Díez *et al.* 1997)。

3.4.2 LAI 与干旱区植物的水分利用效率 ($\delta^{13}\text{C}$)

干旱区植物叶面积指数的降低可以补偿土壤中水分的亏缺 (Prior *et al.* 2005)。沿着毛乌素降水梯度, 油蒿种群 LAI 与叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值 (通常与水分利用效率呈正相关, Farquhar *et al.* 1989) 的负相关关系在降水量最低地区 (270mm) 的植物与其它三个降水量较高地区 (320-390mm) 的植物之间也出现了策略位移现象 (图 3-3)。表明干旱区植物种群可通过降低 LAI 获得与湿润区植物相似的水分利用效率 ($\delta^{13}\text{C}$)。Schulze 等 (2006a, 2006b, 2008) 近年的一些研究表明, 降水对叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值的直接影响很小, 而主要是通过通过对植物叶性状的影响间接决定了 $\delta^{13}\text{C}$ 的变化。从地理分布来看, LAI 与土壤水分状况 (Gier & Running, 1977; Woodward 1987; Neilson 1995; Luo *et al.* 2002) 以及年降水量 (Luo *et al.* 2004) 关系密切。因此, LAI 沿着一个环境因子梯度的变异规律能够更好地反映植物生长环境的水分状况以及植物的水分利用策略。

3.4.3 降水和土壤养分对叶性状的相对影响

干旱地区植物通常都具有较高的 N_{area} ($N_{\text{mass}}/\text{SLA}$) (Cunningham *et al.* 1999)。与湿润区植物相比, 干旱区植物具有较小的比叶面积和相似的 N_{mass} , 从而导致 N_{area} (Cunningham *et al.*, 1999; Wright *et al.* 2001) 升高。相应地, 干旱区植物也可通过较高的 N_{mass} 和相似的 SLA 来获得较高的 N_{area} , 特别是那些沿着一个降水梯度具有广泛地理分布范围的物种, 但至今没有相关测定数据证明。人们到现在仍不清楚植物种内 SLA 和 N_{mass} 的变化在多大程度上是由环境因子引起的。我们的研究表明, 对于同一物种油蒿和牛心朴子来说, 随着降水量的下降, N_{mass} 增加, 但 SLA 变化不大 (表 3-5)。偏相关分析进一步表明了降水是决定叶性状变化的主要因子 (表 3-5)。我们在青藏高原北部沙地对油蒿叶性状的测定数据也表明, 降水量较低地区 (都兰, 210mm) 的 N_{mass} 要比湿润区的 N_{mass} (青海湖, 405mm) 高 50%, 但其比叶面积只下降了 8%。对于具有不同生产力的立地来说, SLA 在植物种间的变化要大于植物种内的变化, 而 N_{mass} 在植物种内的变化要大于植物种间的变化 (Garnier *et al.* 2001)。

一些研究认为, 植物 SLA 和 N_{mass} 随着土壤全氮含量的降低而降低 (Hirose & Bazzaz 1998; Van Arendonk *et al.* 1997), 但其它研究并没有得出类似的结果 (Van der Werf *et al.* 1993)。对于毛乌素沙地的油蒿种群来说, 当控制了降水这一环境因子的影响时, 只有 N_{area} 与土壤全氮含量呈正相关 (表 3-5)。这也许是因为在沙地生态系统中, 土壤全氮含量与降水存在一个负相关关系 ($R^2 = 0.21, P < 0.01$)。在沙地生态系统中, 降水量较高的季节温度也比较高, 土壤养分的淋失和分解的加速也许是导致较湿润地区土壤全氮含量较低的原因。

第四章 沙生植物叶建成消耗沿降水梯度的变化规律

在内蒙古毛乌素沙地, 沿着 270mm-390mm 的降水梯度, 沙生植物种间和种内 SLA- N_{mass} 关系在降水量最低地区 (年降水量 270mm, R/P 0.11) 和其它三个降水量较高地区 (年降水量 320-390 mm, R/P 0.15-0.29) 的植物之间存在策略位移现象, 导致了较为干旱地区的植物具有更高的 N_{area} 。青藏高原北部沙地的油蒿测定数据进一步证实了这一现象的普遍性。在本研究中, 我们旨在检测植物 N_{area} 随降水减少而增加是否会引起植物叶建成消耗的增加。毛乌素沙地和青藏高原北部沙地的测定数据均表明, 油蒿单位重量叶建成消耗 (CC_m) 与叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值普遍存在密切正相关 (即高的水分利用效率伴随着高的叶建成消耗)。但是, 单位面积叶建成消耗 (CC_a) 与单位面积叶氮含量 (N_{area}) 的线性正相关关系在低降水量区 (210-270 mm, R/P 0.11) 与高降水量区 (320-405 mm, R/P 0.15-0.29) 之间也存在策略位移现象, 即在相同 CC_a 下, 低降水量区植物比高降水量区植物具有更高的 N_{area} 。与湿润地区植物相比, 旱区植物具有较高的单位面积叶氮含量并没有导致其单位叶面积的构建成本增加。

4.1 引言

叶建成消耗 (Leaf construction cost) 表征了植物在碳收获过程中所必需的成本投资, 常以构建单位质量 (面积) 的叶片所需要的葡萄糖当量表示 (Penning de Vries et al. 1974; Bloom et al. 1985; Williams et al. 1987)。单位质量叶建成消耗 (CC_m) 常用来解释叶片生化组分差异性, 而单位面积叶建成消耗 (CC_a) 则主要从成本-效益的角度来评估植物进行光合作用的能量投资 (Griffin 1994)。建成消耗与植物光合速率之间的相关关系反映了植物叶片能量获得和消耗之间的权衡。植物建成消耗受到土壤养分 (Lafitte & Loomis 1988; Poorter & Jong 1999)、光照强度 (Sim & Pearcy 1991; Baruch 2000; Barthod & Epron 2005)、土壤水分 (Merino 1987; Sobrado 1991) 和二氧化碳浓度 (Griffin 1993, 1996; Nagel et al. 2005) 等诸多环境因子的影响。因此, 叶建成消耗沿着这些环境因子梯度的变异规律很可能反映了植物对生长环境的生理生态适应性。

与湿润地区植物相比, 干旱区植物往往具有更高的单位面积叶氮含量 (N_{area})

(Cunningham *et al.* 1999; Wright *et al.* 2001), 较高的 N_{area} 对提高植物的水分利用效率具有重要意义。这是因为叶氮含量很大部分用于光合酶的构建, 通过提高对光合酶的投资, 植物在较小的气孔导度下能获得与湿润区植物相当的光合速率, 减少了水分的散失 (Field & Mooney 1986; Chapin *et al.* 1987; Reich *et al.* 2003)。但是, N_{area} 的增加在提高植物水分利用效率的同时, 也可能导致植物叶建成消耗的增加, 建成消耗的增加不利于物种的竞争。研究表明, 具有较低比叶面积和较高叶氮含量的叶片往往具有较高的建成消耗 (Penning de Vries *et al.* 1974; Williams *et al.* 1987; Griffin 1994)。此外, 氮含量较高的叶片, 其维持消耗也高 (Merino *et al.* 1984)。Nagel 等 (2002) 研究了美国东部森林几个共生树种在叶片能量投资上的差异, 结果表明, 单位面积叶建成消耗与单位面积叶干物质质量 (LMA) 和单位面积叶氮含量 (N_{area}) 存在正相关。对于降水梯度上植物种内叶建成消耗和 N_{area} 关系变化的研究很少, 对这些关系的认识对于进一步理解干旱区植物具有较高 N_{area} 的生理生态学意义是十分重要的。

在内蒙古毛乌素沙地 (海拔 1200-1400m) 和青藏高原北部沙地 (海拔 3200-3300m), 沿着 200mm-440mm 的降水梯度, 油蒿 SLA- N_{mass} 关系在降水量较低的两个地区 (降水量 210-270mm; R/P 0.11) 和其它四个降水量较高的地区 (降水量 320-405mm; R/P 0.15-0.29) 之间存在策略位移现象, 导致了两个较为干旱地区的植物具有更高的 N_{area} 。在本研究中, 我们旨在检测植物种内 N_{area} 沿着一个降水梯度的增加是否会引起植物叶建成消耗的增加。首先, 在毛乌素沙地沿着一个温度差异不大的降水梯度, 我们检测了植物种内 CC_a - N_{area} 关系沿着降水梯度的变异规律, 并进一步用青藏高原北部沙地的试验数据来验证毛乌素沙地数据结果的普遍性。其次, 我们分析了植物建成消耗与降水和土壤养分含量的偏相关关系, 以进一步理解植物种内叶建成消耗的变化在多大程度上是由降水变化所导致。

4.2 材料与方法

4.2.1 沿毛乌素沙地降水梯度的植物和土壤样品采集

在毛乌素沙地, 沿着一个降水梯度 (270-390mm) 进行植物和土壤样品的采

集。采集方法及采集的物种详见第三章。

4.2.2 青藏高原北部沙地不同降水地区植物和土壤样品的采集

分别在都兰（210mm）和青海湖（405mm）对沙地油蒿种群进行植物和土壤样品的采集。采集方法详见第三章。

4.2.3 植物样品和土壤样品的分析

土壤样品主要用于全氮含量和有机质含量的分析。其中土壤全氮含量用凯氏定氮法，土壤有机质含量用 $K_2Cr_2O_4-H_2SO_4$ 氧化法。

将野外采集的植物样品在实验室中于 $70^{\circ}C$ 烘箱中烘干 48h 至恒重，用粉碎机粉碎，过 80 目筛用来进行叶氮含量、灰分含量和叶片热值的测定。叶氮含量的测定采用凯氏定氮法。灰分含量采用直接灰化法测定。将空的瓷坩埚洗净，置于 $550^{\circ}C$ 高温电炉内灼烧 15min 以上，取出，置于干燥器中冷却后称重，记录坩埚质量。带坩埚称样 2g，将坩埚置于电炉上，在通风柜里缓缓加热，烧至无烟。之后将坩埚移到马弗炉内在 $500^{\circ}C$ 下燃烧 3-4 小时，烧至灰分近于白色为止，冷却后称重。植株粗灰分 (%) = $((\text{坩埚重} + \text{灰重}) - \text{坩埚重}) \times 100 / ((\text{坩埚重} + \text{样品重}) - \text{坩埚重})$ 。直接用 SDCM-IIIa 氧弹式热量计测定干重热值。每一个样品 2 次重复，两次重复间的相对变化率不超过 1%。

4.2.4 建成消耗的估算

对于叶建成消耗的测定，主要有 3 种方法，最早是 Penning de Vire 等（1974）提出用生化分析方法测定生物合成的成本效率问题；之后 McDermitt（1981）提出用元素分析的方法来测定植物器官的建成消耗；Williams 等（1987）在二者的理论基础上提出了热量测定法，并对上述三种测定方法进行了比较。用元素分析法和热量测定法测定的建成消耗值较为一致，其中元素分析的值稍微低一些。因为 McDermitt（1981）和 Penning de Vire 等（1974）的测定技术需要较复杂的实验分析，并且成本较高，目前叶建成消耗测定主要采用 Williams 等（1987）的方法。Williams 等（1987）给出的叶建成消耗计算公式：

$$C = [(0.06968 \times \Delta Hc - 0.065) \times (1 - A) + (kN / 14.0067) \times 180.15 / 24] / E_G$$

其中 C 为单位质量叶建成消耗 (单位: g 葡萄糖当量 / g 干物质); ΔHc 为热值 (kJ / g 干物质); A 为灰份含量 (g 灰份 / g 干物质); k 为含氮化合物中氮的价态 (硝态氮为+5, 铵态氮为-3); N_{mass} 为叶片中的单位质量叶氮含量 (g 氮 / g 干物质); E_G 为生长效率。根据大量研究, E_G 一般为 0.89 (Williams et al., 1987)。在计算中, 我们假设所有植物种的氮素来源均为硝态氮, 因为在大多数生境下硝态氮是高等植物最主要的氮源 (Villar & Merino 2001), 而铵态氮仅在苔原地区是植物的主要氮素来源 (Atkin et al. 1993)。

4.2.5 数据分析

不同沙地生境和研究地区间叶建成消耗的差异采用单因素方差分析和 Tukey 多重比较, 当各研究地区间样本数不同时, 则采用 Tukey-Kramer 多重比较。

简单线性回归分析植物种间和种内单位面积建成消耗 (CC_a) 与单位面积叶氮含量 (N_{area}) 的相关关系。不同研究地区间叶性状关系的差异 (CC_a 为因变量, N_{area} 为协变量, 降水为分组变量) 用协方差进行分析 (ANCOVA)。协方差分析常用来检验几条回归线之间斜率和截距的差异。首先检验不同降水地区 CC_a - N_{area} 关系斜率的相似性, 之后分析截距的差异。我们把斜率和截距没有差异的不同研究区域数据汇集在一起。

采用多元线性回归的偏相关分析评价气候和土壤因子对叶建成消耗的相对影响。由于土壤有机质含量和全氮含量密切相关 ($r = 0.84, n = 33, P < 0.001$), 而降水是半干旱区植物最主要的限制因子 (Wright et al. 2001), 因此, 我们在偏相关分析中只采用了降水和土壤全氮含量两个环境因子。所有的数据分析都是在 SPSS 16.0 中进行, 所有显著性水平都是 $P < 0.05$ 。

4.3 结果

4.3.1 叶建成消耗与热值、灰分以及叶氮含量的关系

CC_m 对热值、灰分含量以及叶氮含量三个指标的敏感性以及这三个指标沿着

环境梯度的实际变化值共同决定了叶建成消耗的变化。对于同一物种油蒿或牛心朴子来说,在榆林(390mm)、鄂托克前旗(320mm)和鄂托克旗(270mm)三个研究地区,固定沙地植物的热值要高于($P < 0.05$)或稍高于($P < 0.10$)半固定沙地植物(表 4-1);但是,其灰分含量要低于($P < 0.05$)或稍低于($P < 0.10$)半固定沙地植物(表 4-1)。油蒿叶片热值和灰分含量沿着降水梯度的变异规律在固定和半固定沙地生境间存在差异。固定沙地油蒿的热值在降水量最高的地区(榆林)最高($P < 0.05$, 表 4-1),在其它三个研究地区间差异不显著;而其灰分含量在四个研究地区间差异均不显著。在半固定沙地生境下,油蒿叶片热值沿着降水梯度没有发生变化($P > 0.10$, 表 4-1),灰分含量在鄂托克前旗和乌审旗较低($P < 0.05$, 表 4-1)。

关于 CC_m 与热值、灰分含量以及叶氮含量的相关关系,跨越所有物种和在同一物种内, CC_m 与热值均呈显著正相关(图 4-1a,d, $R^2=0.86-0.88$, $P < 0.001$),与灰分含量均呈显著负相关(图 4-1b,e, $R^2=0.65-0.76$, $P < 0.001$),与叶氮含量呈正相关(种间,图 4-1c, $R^2=0.18$, $P < 0.001$)或相关性不显著(种内,图 4-1f, $R^2=0.05$, $P=0.01$)。其中,热值与 CC_m 的相关性最强,是决定 CC_m 的主要因子。

4.3.2 植物种内 CC_a-N_{area} 关系沿降水梯度的策略位移现象

叶氮含量是估算叶建成消耗的因子之一,为了消除这一影响,在分析 CC_a-N_{area} 关系时,我们同时分析了单位面积叶片热值与 N_{area} 的关系,因为热值是决定建成消耗的主要因子(图 4-1a,d)。对于毛乌素沙地所有物种来说, CC_a 和单位叶面积热值与 N_{area} 的关系在降水量最低的地区(270mm)呈正相关,但在其它三个降水量较高地区(320-390mm)相关关系不显著(图 4-2a-b)。毛乌素沙地油蒿 CC_a 和单位叶面积热值与 N_{area} 的正相关关系在降水量最低地区(270mm)和其它三个降水量较高地区(320-390mm)之间出现了策略位移现象(图 4-2c,斜率 31.11 vs. 29.27, $P > 0.05$, 截距 $P < 0.05$; 图 4-2d,斜率 386 vs. 393, $P > 0.05$, 截距 $P < 0.05$)。在相同叶 CC_a 和单位叶面积热值下,降水量最低地区的植物比降水量较高地区植物具有更高的 N_{area} 。可能是由于样本数太少,在另一物种牛心朴子中并没有发现与油蒿类似的 CC_a-N_{area} 相关关系(图 4-2e-f)。

表 4-1 毛乌素沙地不同降水和退化梯度下 5 个主要物种叶片的热值 (Hc, KJ g⁻¹) 和灰分含量 (Ash, g g⁻¹) (平均值±标准差)。行间和列间的不同字母分别表示物种内热值和灰分含量在四个研究地区间 (大写字母) 和两种沙地生境之间 (小写字母) 有显著性差异 (P<0.05)。

Table 1. Heat of combustion (Hc) and ash content for five dominant species across two sandy habitats and different rainfalls in the Mu Us sandy land (Mean ± SD). Different letters within a row and a column show significant differences in within-species Hc and ash content between different rainfalls (capital) and between two sandy land habitats (lowercase) at a 0.05 level, respectively.

Species	Yulin		Uxin		Otog Qian		Otog	
	H _c	Ash	H _c	Ash	H _c	Ash	H _c	Ash
Fixed sandy land:								
<i>A. ordosica</i>	20.13±0.39 ^{aA}	0.105±0.008 ^{aA}	18.87±1.11 ^{aB}	0.133±0.039 ^{aA}	18.79±0.090 ^{aB}	0.101±0.012 ^{aA}	19.35±0.62 ^{aB}	0.110±0.013 ^{aA}
<i>C. komarovii</i>	19.67±0.41 ^{aA}	0.102±0.009 ^{aB}	20.33±0.63 ^A	0.104±0.018 ^B	20.75±0.13 ^{aA}	0.112±0.001 ^{aB}	19.65±1.01 ^{aA}	0.134±0.016 ^{aA}
<i>C. intermedia</i>			20.41±0.23 ^{AB}	0.081±0.008 ^B	20.87±0.59 ^A	0.096±0.005 ^{AB}	19.71±0.59 ^B	0.114±0.022 ^A
Semi-fixed sandy land:								
<i>A. ordosica</i>	18.82±0.54 ^{bA}	0.121±0.016 ^{bA}	19.34±0.39 ^{aA}	0.112±0.013 ^{aAB}	19.37±0.35 ^{aA}	0.102±0.011 ^{aB}	18.91±0.38 ^{aA}	0.121±0.009 ^{aA}
<i>C. komarovii</i>	18.92±0.16 ^{bB}	0.108±0.020 ^{aA}	19.55	—	20.02±0.44 ^{bA}	0.132±0.001 ^{bA}	19.37±0.756 ^{aAB}	0.114±0.010 ^{bA}
<i>S. cheilophila</i>	21.12±0.09 ^A	0.0720±0.003 ^B	20.00±0.10 ^B	0.088±0.007 ^A				
<i>H. laeve</i>			19.51±0.42 ^A	0.074±0.011 ^A			19.53±0.35 ^A	0.094±0.010 ^A

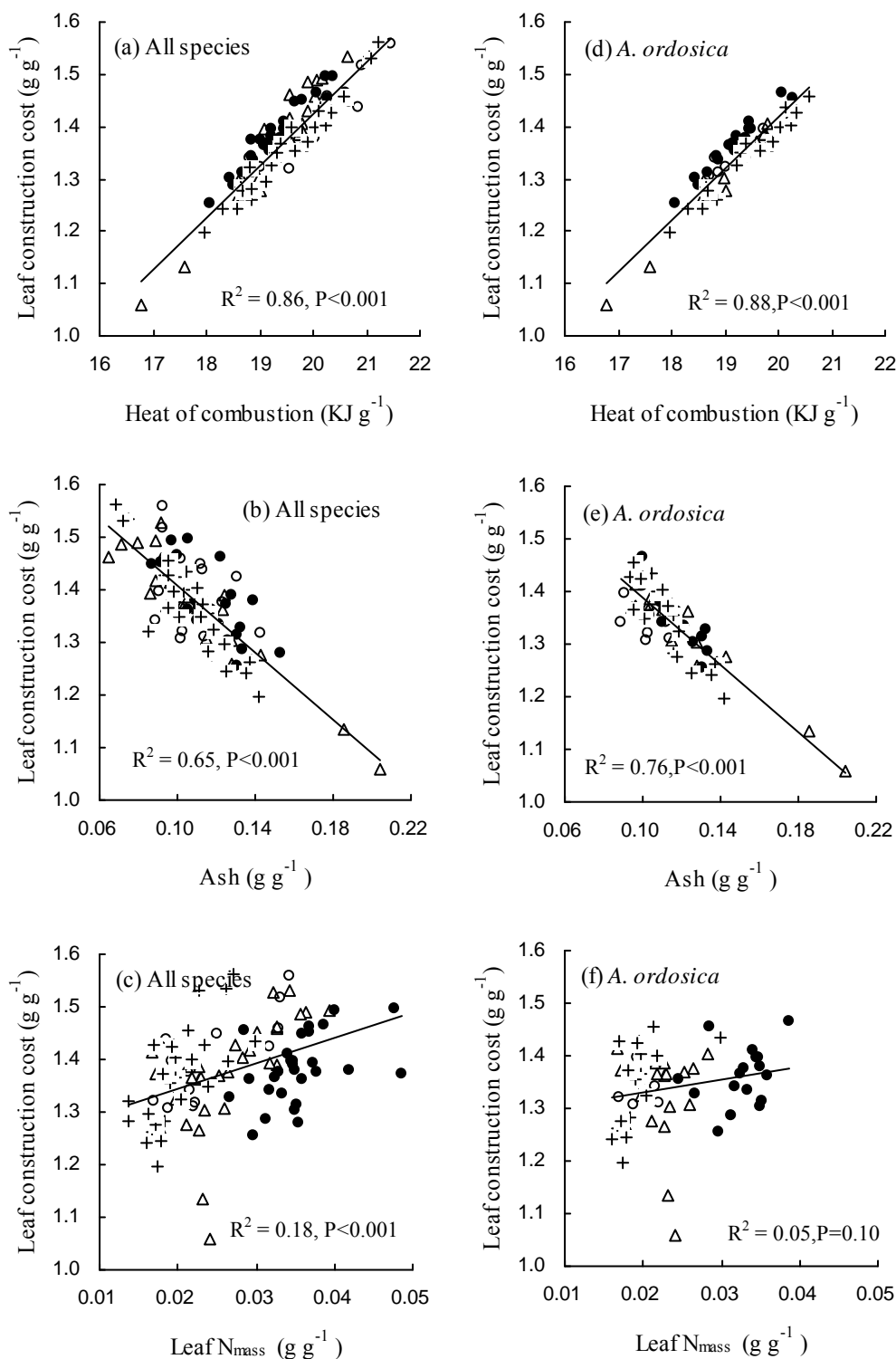


图 4-1 毛乌素沙地植物种间和种内单位质量叶建成消耗与热值 (a, d)、叶氮含量 (b, e) 和灰份含量 (c, f) 的关系。● Otog (270mm); ○ Otog Qian (320mm); △ Uxin (340mm); + Yulin (390mm)

Fig. 4-1 Relationships of mass-based leaf construction cost to the heat of combustion (a, d),

nitrogen concentration (b, e) and ash concentration (c, f) of leaves across and within species in the Mu Us sandy land.

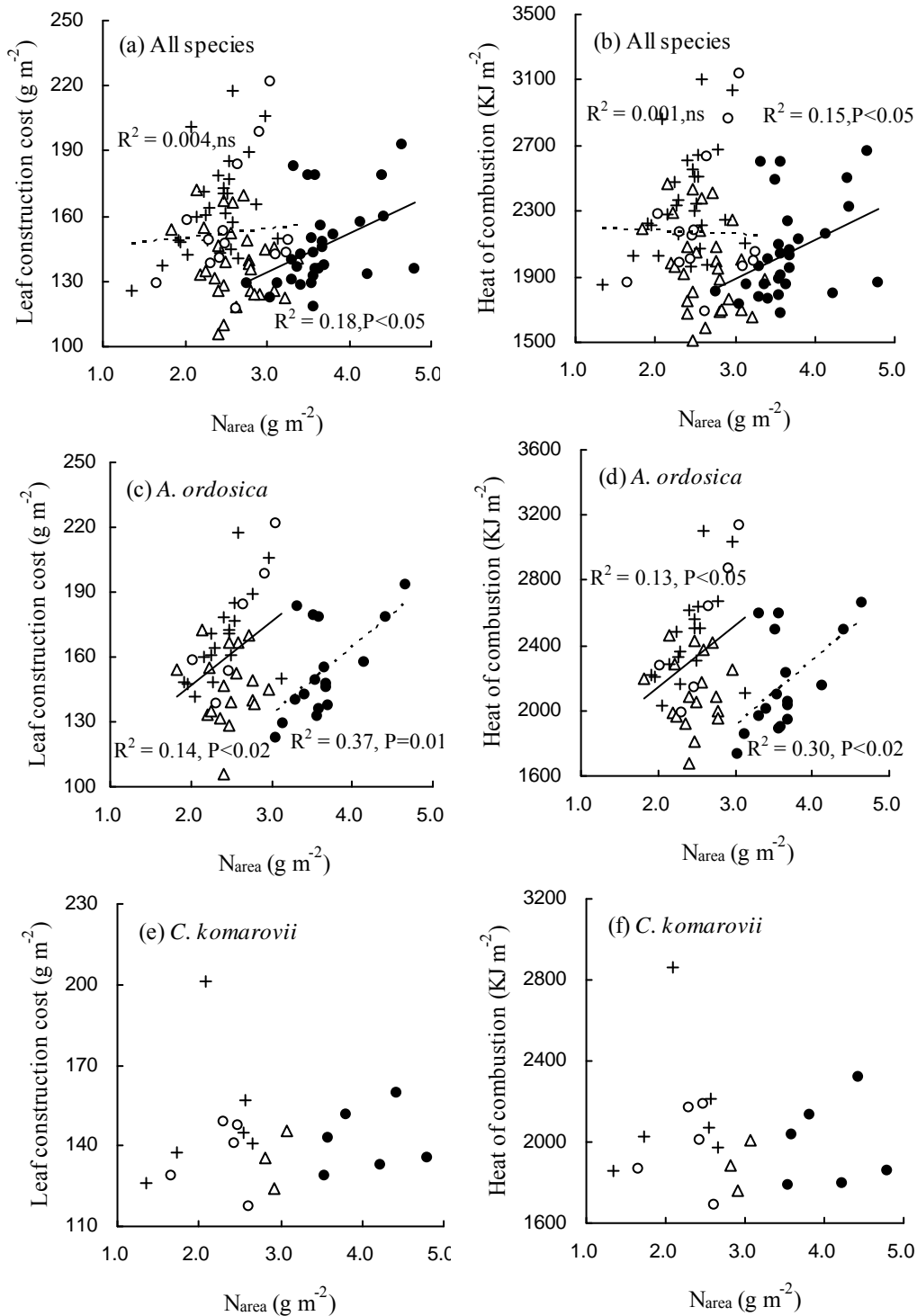


图 4-2 毛乌素沙地植物种间 (a-b) 和种内 (c-f) 单位面积叶氮含量 (N_{area}) 分别与单位面积叶建成消耗 (CC_a) 和单位叶面积热值 (Hc) 的相关关系. 图例见图 4-1.

Fig. 4-2 Relationships of area-based leaf nitrogen content (N_{area}) to (a, c, e) area-based leaf

construction cost (CC_a) and (b, d, f) heat of combustion per leaf area across and within species in the Mu Us sandy land. Symbols are in Fig. 4-1.

4.3.3 单位重量叶建成消耗与叶 $\delta^{13}C$ 值的相关关系

回归分析表明, 对于所有物种和同一物种油蒿和牛心朴子来说, 叶 $\delta^{13}C$ 值与 CC_m 呈显著正相关 (图 4-3a-c)。

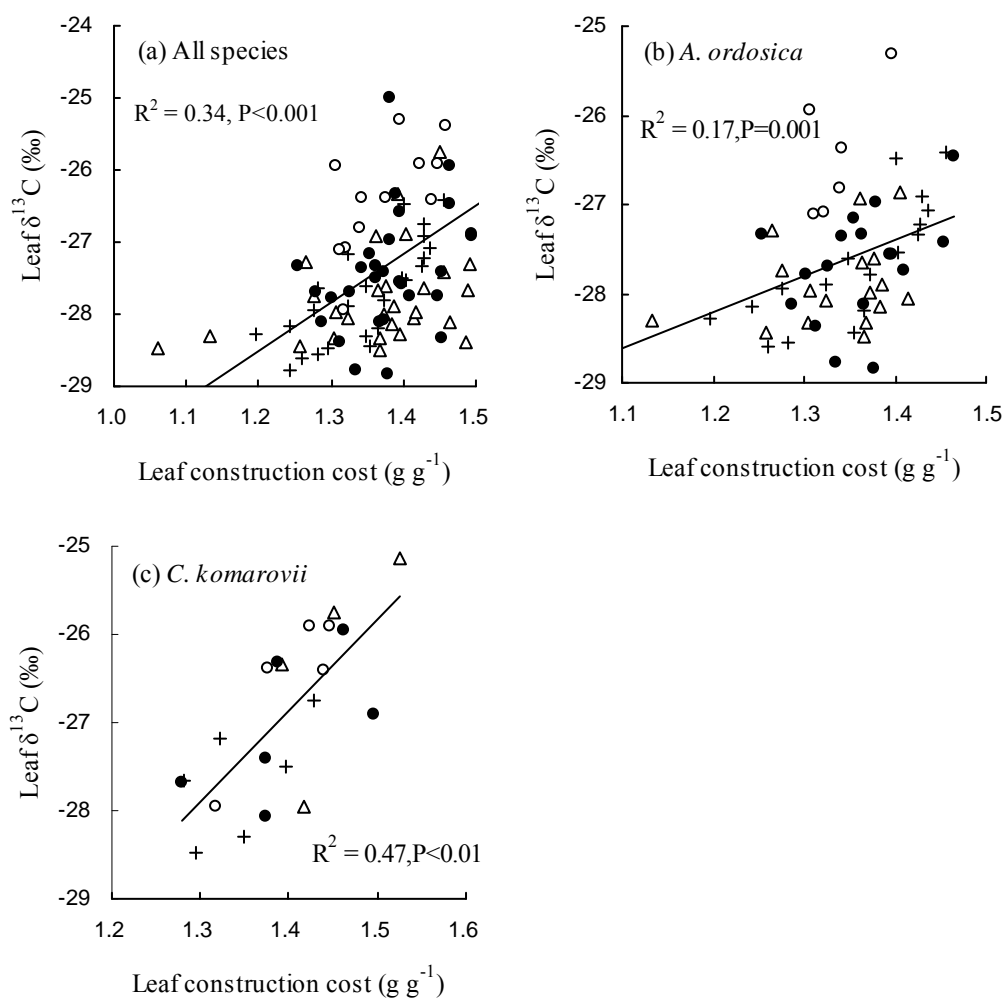


图 4-3 毛乌素沙地植物种间 (a) 和种内 (b-c) 稳定碳同位素比值 ($\delta^{13}C$) 与单位质量叶建成消耗 (CC_m) 的相关关系. 图例见图 4-1.

Fig. 4-3 Relationships between leaf $\delta^{13}C$ values and leaf CC_m across and within species in the Mu Us sandy land. Symbols are in Fig. 4-1.

4.3.4 降水和土壤养分对叶建成消耗的相对影响

对于油蒿和牛心朴子来说, CC_m 在固定和半固定沙地生境间的差异只存在于降水量最高的榆林 ($P < 0.05$, 表 4-2), 而 CC_a 在两个沙地生境间的差异则只存在于降水量最低的鄂托克旗 ($P < 0.05$, 表 4-2)。由于热值在 CC_m 的变化上起主导作用, 而比叶面积是影响 CC_a 变化的主导因子, 所以榆林两个沙地生境上热值的显著差异 (固定, 20.13 ± 0.39 ; 半固定, 18.82 ± 0.54) 以及鄂托克旗两个沙地生境上比叶面积 (SLA) 的显著差异 (固定, 84.2 ± 8.8 ; 半固定, 98.7 ± 4.8) 在一定程度上解释了 CC_m 和 CC_a 在两个沙地生境间的变化。无论是对于固定沙地还是半固定沙地来说, CC_m 在四个不同研究地区间差异不显著 ($P > 0.05$, 表 4-2), CC_a 在四个研究地区间变化没有规律。

偏相关分析表明, 对于所有物种和同一物种来说, CC_m 与年均降水量无相关关系 ($P > 0.05$, 表 4-3), 但随着土壤全氮含量的增加而增加 ($P < 0.05$, 表 4-3)。 CC_a 在所有物种和同一物种油蒿中与降水和土壤均呈正相关 ($P < 0.05$, 表 4-3)。

4.3.5 对毛乌素沙地数据的验证

青藏高原北部沙地两个不同降水地区的 12 个样方测定数据进一步证实了油蒿种内 CC_a-N_{area} 关系沿降水梯度的策略位移现象 (图 4-4a, 斜率 28.87 vs. 40.04, $P > 0.05$, 截距 $P < 0.05$; 图 4-4b, 斜率 372 vs. 517, $P > 0.05$, 截距 $P < 0.05$)。回归分析表明, 同毛乌素沙地研究结果一致, CC_m 与叶 $\delta^{13}C$ 值呈显著正相关 (图 4-5)。

表 4-2 毛乌素沙地不同降水和退化梯度下 5 个主要物种单位质量叶建成消耗(CC_m)和单位面积叶建成消耗(CC_a) (平均值±标准差)。行间和列间的不同字母分别表示物种内 CC_m 和 CC_a 在四个研究地区间 (大写字母) 和两种沙地生境之间 (小写字母) 有显著性差异 (P<0.05)。

Table 4-2. Leaf CC_m (g g⁻¹) and CC_a (g m⁻²) for five dominant species across two sandy habitats and different rainfalls in the Mu Us sandy land (Mean ± SD). Different letters within a row and a column show significant differences in within-species leaf CC_m and CC_a between different rainfalls (capital) and between two sandy land habitats (lowercase) at a 0.05 level, respectively.

Species	Yulin		Uxin		Otog Qian		Otog	
	CC _m	CC _a	CC _m	CC _a	CC _m	CC _a	CC _m	CC _a
Fixed sandy land:								
<i>A. ordosica</i>	1.41±0.04 ^{aA}	172±22 ^{aA}	1.32±0.10 ^{aA}	143±12 ^{aB}	1.32±0.02 ^{aA}	158±23 ^{aAB}	1.38±0.06 ^{aA}	169±17 ^{aA}
<i>C. komarovii</i>	1.39±0.04 ^{aA}	148±8 ^{aA}	1.46±0.07 ^A	135±11 ^A	1.44±0.01 ^{aA}	135±8 ^{aA}	1.38±0.09 ^{aA}	151±8 ^{aA}
<i>C. intermedia</i>			1.51±0.03 ^A	120±3 ^B	1.51±0.05 ^A	145±4 ^A	1.42±0.06 ^A	127±9 ^B
Semi-fixed sandy land:								
<i>A. ordosica</i>	1.29±0.06 ^{bA}	167±20 ^{aAB}	1.34±0.04 ^{aA}	153±15 ^{aBC}	1.35±0.04 ^{aA}	193±32 ^{aA}	1.34±0.04 ^{aA}	136±8 ^{bC}
<i>C. komarovii</i>	1.30±0.02 ^{bA}	155±41 ^{aA}	1.42	—	1.37±0.05 ^{aA}	138±18 ^{aA}	1.41±0.07 ^{aA}	132±3 ^{bA}
<i>S. cheilophila</i>	1.54±0.02 ^A	160±14 ^A	1.46±0.03 ^B	120±9 ^B				
<i>H. laeve</i>			1.45±0.05 ^A	130±9 ^A			1.42±0.05 ^A	132±4 ^A

表 4-3 毛乌素沙地主要物种叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值、 CC_m 和 CC_a 与降水和土壤养分的偏相关分析
 Table 4-3. Partial correlation coefficients for relationships of leaf traits to annual rainfall and total soil nitrogen in the Mu Us sandy land

Dependent variables	Total soil N (mg g^{-1})	Annual rainfall (mm)
All species (n=99):		
CC_m	0.20*	0.04
CC_a	0.23*	0.23*
<i>Artemisia ordosica</i> (n=59):		
CC_m	0.28*	0.03
CC_a	0.27*	0.32*
<i>Cynanchum komarovii</i> (n=20)		
CC_m	0.16	-0.07
CC_a	0.08	0.22

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

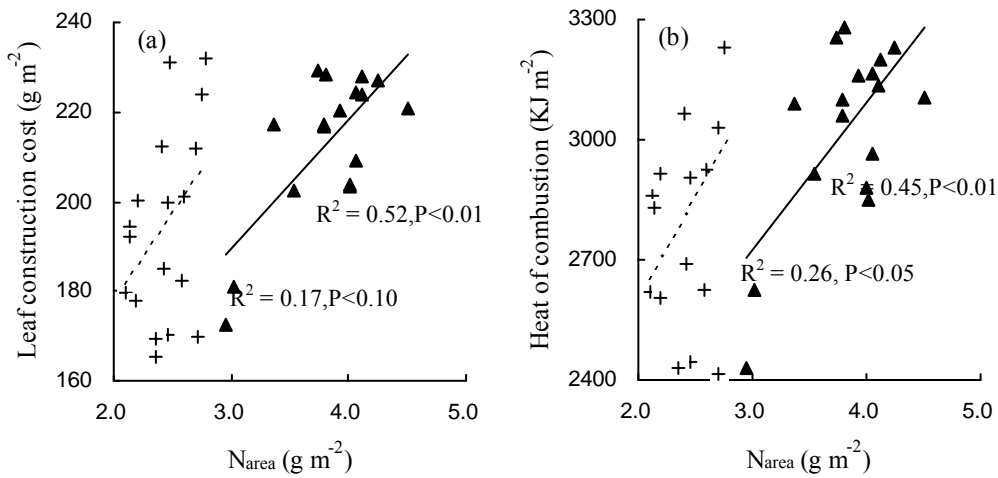


图 4-4 青藏高原北部沙地油蒿单位面积叶氮含量分别与单位面积叶建成消耗 (a) 和单位叶面积热值 (b) 的相关关系。

Fig. 4-4 Relationships of area-based leaf nitrogen content (N_{area}) to (a) area-based leaf construction cost (CC_a) and (b) heat of combustion per leaf area within species of *A. ordosica* in northern Tibetan Plateau sandy lands.

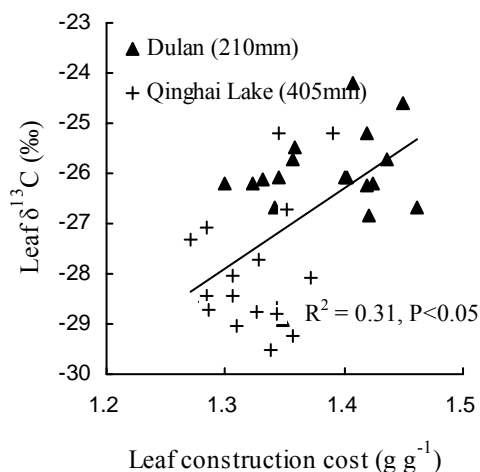


图 4-5 青藏高原北部沙地油蒿稳定碳同位素比值 ($\delta^{13}\text{C}$) 与单位质量叶建成消耗 (CC_m) 的相关关系。

Fig. 4-5 Relationships between leaf $\delta^{13}\text{C}$ values and leaf CC_m within species of *A. ordosica* in northern Tibetan Plateau sandy lands.

4.4 讨论

4.4.1 植物种内 CC_a - N_{area} 关系沿降水梯度的策略位移现象及其生理生态学意义

沿降水梯度, 干旱区植物 N_{area} 的增加在提高植物水分利用效率 (Wright *et al.* 2001; Wright & Westoby 2002; Reich *et al.* 2003) 的同时, 可能也导致植物叶建成消耗的增加 (Nagel *et al.* 2002)。毛乌素沙地油蒿 N_{area} 随降水的增加而增加这一研究结果, 为我们研究这一问题提供了基础。研究表明, 油蒿 CC_a - N_{area} 正相关关系在降水量最低地区 (鄂托克旗, 270mm) 的植物和其它三个降水量较高地区 (榆林, 乌审旗和鄂托克前旗, 320-390mm) 的植物之间也出现了策略位移现象 (图 4-2)。我们在青藏高原北部沙地的测定数据进一步证实了这一现象的普遍性 (图 4-4)。在相同 CC_a 下, 降水量最低地区的植物比降水量较高地区的植物具有更高的 N_{area} 。

CC_a (CC_m/SLA) 沿着环境因子梯度的变化可归咎于生物化学的变化 (CC_m) 和形态学 (SLA) 的变化 (Griffin 1994)。研究认为, 对于给定植物的特定组织来说, 其 CC_m 基本上是恒定的, 因为生境的差异不足以引起其化学组成成分的

改变,从而不会引起建成消耗的改变 (Penning de Vries et al. 1974; Poorter & Bergkotte 1992; Poorter & Villar 1997)。也有研究认为,生长于不同生境下的植物虽然具有不同的化学组成,但高能物质(蛋白质、木质素)之间的正相关关系以及高能物质与低能物质之间的负相关关系平衡了建成消耗的差异 (Chapin 1989; Poorter & DeJong 1999; Villar & Merino 2001)。在干旱生境下,植物叶片形态最终向圆柱形进化(叶肉的远轴面和近轴面全部分化为栅栏组织),这种叶片形态有利于光和 CO_2 在叶片内部的交迭分布,提高了叶片的光合能力和水分利用效率 (Smith et al. 1997)。CC_a 表征了植物进行光合作用的能量投资,因此,要达到一个同等的光合速率或水分利用效率,与湿润区植物相比,干旱区植物可能需要更小的 CC_a。山宝琴和贺学礼 (2007) 对降水量最低地区鄂托克旗油蒿的解剖特征进行了研究,结果表明,油蒿的叶片栅栏组织极为发达并具环栅结构。油蒿叶片的这种解剖特征在一定程度上解释了 CC_a-N_{area} 关系沿着降水梯度的策略位移现象。

4.4.2 降水和土壤养分对叶建成消耗的相对影响

关于植物叶建成消耗对环境因子的响应仍旧存在争议。一些研究者认为,植物在受到环境因子胁迫时,叶建成消耗会增加 (Penning de Vries et al., 1974; Amthor 1989)。与此相反, Pitelka (1978) 则认为植物在受到环境胁迫时,植物建成消耗会降低以提高自身对环境的适应性。Villar & Merino (2001) 测定了 14 个不同生境下(从荒漠到雨林) 162 个物种的建成消耗,结果表明,冻原和荒漠植物分别具有最高和中间水平的建成消耗。我们在毛乌素沙地的研究表明,对于所有物种和同一物种来说,CC_m 沿着降水没有发生明显变化(表 4-2 和表 4-3),这与 Merino (1987) 的研究结果一致。Merino (1987) 将地中海 30 种植物生长环境定性地划分为干旱和湿润生境,发现水分对建成消耗没有影响。植物叶建成消耗沿着降水梯度变异规律可能与叶片在不同生境下具有不同的生化组分有关。水分胁迫可以导致一些化合物的累积,这些化合物可以使得植物组织不易变形(木质素)或防止水分的散失(蜡质和脂质),但这些物质的合成需要较高的能量,使得植物的建成消耗可能升高。另一方面,植物叶片中高能量投资组分与低能量投资组分呈正相关,如蛋白质和矿质元素 (Chapin 1989; Poorter 1994;

Poorter & Villar 1997); 高能量投资组分间存在着负相关, 如蛋白质和油脂, 油脂和丹宁酸(Chapin 1989)。因此叶片虽然具有不同的化学组成, 但也可能导致相似的叶建成消耗。因此说, 叶建成消耗沿着环境梯度的变异规律不仅仅与各个化合物变化的方向有关, 还与各个化合物的耗能以及在生境间的绝对变化值有关。

研究认为, CC_m 随着土壤全氮含量的增加而增加 (Laffite & Loomis 1988; Shinano et al.,1995; Griffin et al. 1993; Griffin et al.,1996)。但其它研究并没有得出类似的结果 (Merino 1987; Poorter & Bergkotte 1992; Poorter & Villar 1997)。我们的研究表明, 毛乌素沙地油蒿种群叶 CC_m 随着土壤全氮含量的增加而增加。Griffin 等 (1996) 研究认为, 土壤中全氮含量的增加导致了叶片中氮含量的增加, 因叶片中的氮主要用于蛋白质的构建, 因此叶片蛋白质含量增加降低了总体的非结构碳骨架的的比率, 增加了高能量投资组分的比率, 从而增加了单位质量叶建成消耗。由第三章研究结果可知, 土壤全氮含量的增加并没有增加毛乌素沙地油蒿种群的叶氮含量 (表 3-5), 油蒿叶氮含量与 CC_m 相关性不显著。因此, 土壤全氮含量对 CC_m 的影响可能并不是通过影响叶氮含量而实现的。

第五章 结论与展望

5.1 主要结论及创新点

5.1.1 沙生植物种群 SLA- N_{mass} 关系沿降水梯度的策略位移及其变化机理

SLA- N_{mass} 关系模式在干旱地区与湿润地区的物种之间存在策略位移现象,使得干旱区物种具有更高的 N_{area} ($N_{\text{mass}}/\text{SLA}$),从而具有更高的水分利用效率。但是目前仍不清楚这种策略位移现象是由于降水变化的直接影响或是由于物种更替变化所导致。毛乌素沙地降水梯度的研究表明,沙生植物种内 SLA- N_{mass} 关系在降水量最低地区 (270mm) 的植物和其它三个降水量较高地区 (320-390mm) 的植物之间出现了策略位移现象,青藏高原北部沙地的油蒿测定数据与此一致。我们的结果证实了低降水引起 SLA- N_{mass} 关系策略位移现象的普遍性。

目前对 SLA- N_{mass} 关系沿着降水梯度的策略位移现象仍旧缺乏机理解释。毛乌素沙地研究结果进一步表明,随着降水量的减少,油蒿种群冠层 LAI 降低,但叶氮库变化不大(表 3-5 和表 3-6),导致 LAI 与 N_{area} 之间呈显著负相关($r = -0.76$, $P < 0.001$),为 SLA- N_{mass} 关系沿降水梯度的策略位移现象提供了一种生态系统水平的机理解释。

5.1.2 沙生植物种群 CC_a - N_{area} 关系沿降水梯度的策略位移及其生理生态学意义

SLA- N_{mass} 关系沿降水梯度的策略位移现象导致降水量较低地区植物具有更高的 N_{area} , N_{area} 增加是否会导致较高的新叶构建成本仍存在不确定性。毛乌素沙地与青藏高原北部沙地的测定数据表明,油蒿种群 CC_a - N_{area} 的正相关关系沿降水梯度也存在策略位移现象,在相同 CC_a 下,降水量最低地区 (270mm) 的植物比其它三个降水量较高地区 (320-390mm) 的植物具有更高的 N_{area} 。我们的结果证实了 N_{area} 沿降水的增加并没有导致单位面积的新叶构建成本增加。这一生理生态机制在很大程度上解释了油蒿群落在毛乌素沙地和青藏高原北部沙地的广泛分布特性及其生态系统的相对稳定性。

5.2 问题与展望

5.2.1 对降水量小于 200mm 地区油蒿叶性状的补充测定

油蒿群落是荒漠和荒漠草原地区固定和半固定沙地上最大的植物群落之一，其分布跨越了 100-400mm 的年降水量范围。本研究的六个降水点代表了一个 200-400mm 的降水范围，由于时间等客观因素限制，对降水量低于 200mm 的地区油蒿生理生态适应的研究没有涉及。第三章研究表明，SLA- N_{mass} 的正相关关系在降水量小于 300mm (R/P, 0.11) 地区和降水量大于 300mm (0.15-0.29) 地区的植物之间存在策略位移现象。因此，对更干旱地区 (降水量 < 200mm, R/P < 0.11) 油蒿叶性状的补充测定将有助于从生理生态与生物地理角度深入理解油蒿群落的自然地理分布范围及其稳定性机制。

5.2.2 沙生植物生态解剖特征的研究

比叶面积的大小主要取决于叶片密度和厚度之间的权衡。叶厚度的增加可以使得吸收 CO_2 的叶肉细胞表面积增加，有利于提高叶片单位面积光合能力。叶密度的增加主要反映了叶片内细胞壁物质的增加，表现为叶肉细胞体积小、排列紧密，不利于叶肉内 CO_2 的扩散。研究表明，叶厚度对 N_{mass} 的影响弱于叶密度 (van Arendonk & Poorter 1994; Garnier & Vancaeyzeele 1994; Garnier & Laurent 1994)。因此，SLA 与 N_{mass} 的相关关系可能在很大程度上取决于叶厚度和叶密度的变化及其对 SLA 的贡献程度。对沙生植物解剖特征的研究能够使我们更好地理解 SLA、 N_{mass} 和 N_{area} 沿着降水梯度变化的生理生态学意义。

5.2.3 荒漠区生态系统的降水利用效率

生态系统水分利用效率 (water use efficiency, WUE) 是深入理解生态系统水碳循环间耦合关系的重要指标，揭示生态系统 WUE 的时空变异特征及机制有助于预测未来气候变化对生态系统水、碳过程的影响 (Baldocehi 1994; Yu et al. 2004; Scanlon & Albertson 2004; Ponton et al. 2006)。目前，人们普遍采用降水利用效率 (Rainfall use efficiency, RUE) 来分析生态系统沿气候梯度水分利用的空

间变异特征 (Le Houerou 1984)。第三章的研究表明, 干旱区植物种群可通过 LAI 的降低使得干旱区植物与湿润区植物具有相似的水分利用效率 ($\delta^{13}\text{C}$)。在冠层稀疏的生态系统中, LAI 是影响生态系统 RUE 的主要因子 (Kato et al. 2004; Hu et al. 2008)。将个体水平上水分利用效率通过尺度扩展上推至区域是当前面临的重大挑战。因此, 今后我们将在现有研究结果的基础上进行荒漠区生态系统 RUE 的研究, 从而在生态系统水平上认识荒漠区植被对全球变化的适应与响应机制。

参考文献

- [1] 北京大学地理系, 中国科学院自然资源综合考察委员会, 中国科学院兰州沙漠研究所, 中国科学院兰州冰川冻土研究所. 1983. 毛乌素沙区自然条件及其改良利用. 北京: 科学出版社.
- [2] 陈飞宇. 2006. 江西九连山常绿阔叶林主要树种叶建成消耗的比较研究. 硕士学位论文. 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京.
- [3] 陈桂琛, 彭敏, 周立华, 赵京. 1994. 青海湖地区生态环境演变与人类活动关系的初步研究. 生态学杂志, 13, 44-49.
- [4] 陈桂琛, 彭敏, 周立华. 1995. 青海湖地区人类活动对生态环境影响及其保护对策. 干旱区地理, 18, 57-62.
- [5] 邓红英. 2002. 毛乌素沙地优势植物种群对模拟降水量变化的影响. 云南大学学报, 24(1), 75-80.
- [6] 丁国栋. 2004. 区域荒漠化评价中植被的指示性及盖度分级标准研究——以毛乌素沙区为例. 水土保持学报, 18, 158-160.
- [7] 丁一汇, 王守荣 主编. 2001. 中国西北地区气候与生态环境概论. 北京: 气象出版社.
- [8] 董学军, 张新时. 1997. 依据野外的蒸腾速率对几种沙地灌木水分平衡的初步研究. 植物生态学报, 21(3), 208-225.
- [9] 樊光辉, 张广楠. 2005. 柴达木盆地荒漠地自然植被调查初报. 青海科技, 5, 33-36.
- [10] 冯金朝, 黄子琛. 1997. 环境植物生理学定量研究的若干进展. 中国沙漠, 17(1), 89-94.
- [11] 高清竹, 杨劼, 乌力吉, 田青松. 1999. 库布齐沙地油蒿光合作用特性与环境因子的关系. 中国沙漠, 19(3), 276-279.
- [12] 胡文清. 2005. 鄂托克旗基本草牧场发展对策. 草业科学, 22, 55-58.
- [13] 李春萍. 2006. 内蒙古毛乌素沙地不同生境油蒿灌丛地碳动态研究. 博士学位论文. 中国科学院植物研究所, 北京.
- [14] 李凤霞等. 2003. 青海湖环湖重点区域生态环境研究. 北京: 气象出版社.
- [15] 李明财. 2007. 藏东南高山林线不同生活型植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值及相关生理生态学特

- 性研究. 博士学位论文. 中国科学院青藏高原研究所, 北京.
- [16]李瑞凯, 赵淑贤, 黄玉忠. 2001. 乌审旗沙漠化土地的变化分析与思考. 内蒙古林业调查设计, 24, 16-19.
- [17]李永华, 罗天祥, 卢琦, 田晓娅, 吴波, 杨恒华. 2005. 青海省沙珠玉治沙站 17 种主要植物叶性因子的比较. 生态学报, 25, 994-999.
- [18]李玉霖, 崔建垣, 苏永中. 2005. 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, 25, 304-311.
- [19]刘飞雄, 马俊梅. 2009. 榆林沙区植被资源初探. 山东林业科技, 1, 46-47.
- [20]刘金环, 曾德慧. 2006. 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系. 生态学杂志, 25, 921-925.
- [21]罗玉昌, 刘志宏, 刘瑞芳, 孟根. 2007. 鄂尔多斯境内毛乌素沙地近 47 年气候变化分析. 内蒙古气象, 6, 18-19.
- [22]齐雁冰, 常庆瑞, 贾科利, 熊广成. 2003. 高寒地区荒漠化现状与防治途径探讨. 水土保持学报, 17(5), 39-41.
- [23]苏波, 韩兴国. 2000. 中国东北样带草原区植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值及水分利用效率对环境梯度的响应. 植物生态学报, 24, 648-655.
- [24]王铁娟, 杨持, 马静, 乔淑军, 李大旭. (2004) 油蒿种群遗传分化的 RAPD 分析. 内蒙古大学学报, 35, 399-403.
- [25]魏玉清, 许兴, 郑国琦, 米海莉, 李树华. 2002. 毛乌素沙地牛心朴子叶片的光合特征研究. 西北植物学报, 22(6), 1365-1371.
- [26]肖春旺. 2001. 毛乌素沙地优势植物对全球气候变化的响应研究. 博士学位论文. 中国科学院植物研究所, 北京.
- [27]杨建平, 丁永建, 陈仁升, 刘连友. (2002) 50a 来我国干湿气候界线的空间变化分析. 冰川冻土, 24, 731-736.
- [28]杨永梅, 杨改河, 冯永忠. 2007. 近 45 年毛乌素沙地的气候变化及其与沙漠化的关系. 西北农林科技大学学报, 35, 87-92.
- [29]姚月锋, 满秀玲, 刘畅, 刘鑫. 2007. 封育对沙地油蒿群落生物量及其土壤水分影响. 东北林业大学学报, 35, 37-43.
- [30]张翠霞, 张秋良, 常金宝. 2007. 库布其沙漠几种植物的光合蒸腾及水分利用

- 效率. 南京林业大学学报, 31(4), 81-84.
- [31]张军, 黄永梅, 焦会景, 夏显东. 2007. 毛乌素沙地油蒿群落演替的生理生态学机制. 中国沙漠, 27(6), 977-983
- [32]张新时. 1994. 毛乌素沙地的生态背景及其草地建设的原则与优化模式. 植物生态学报, 18(1), 1-16
- [33]张学元. 2006. 青海高寒地区荒漠化现状、危害及防治对策. 河北林业科技, 4, 32-33.
- [34]郑海雷, 黄子琛, 董学军. 1992. 毛乌素沙地油蒿和牛心朴子生理生态学研究. 植物生态学与地植物学学报, 16(3), 197-208.
- [35]周海燕, 黄子琛. 1996. 不同时期毛乌素沙区主要植物种光合作用和蒸腾作用的变化. 植物生态学报, 20(2), 120-131.
- [36]周兴民, 王质斌, 杜庆. 1987. 青海植被. 西宁: 青海人民出版社.
- [37]朱振华, 银晓瑞, 章海波, 刘红梅, 董建林, 刘清泉, 李建荣, 阮小平. 2008. 基于遥感影像的鄂托克前旗森林资源监测分析. 内蒙古林业科技, 34, 45-48.
- [38]Amthor J.S. 1989. Respiration and crop productivity. New York, USA: Springer-Verlag.
- [39]An P., Inanaga S., Zhu N.W., Li X.J., Fadul H.M., Mars M. 2006. Plant species as indicators of the extent of desertification in four sandy rangelands. African Journal of Ecology, 45, 94-102.
- [40]Araus, J.L., Amaro, T., Zuhair, Y., Nachit, M.M.1997. Effects of leaf structure and water status on carbon isotope discrimination in field-grown durum wheat. Plant Cell and Environment, 20, 1484-1494
- [41]Baldocchi D. 1994. A comparative study of mass and energy exchange rates over a closed C₃ (wheat) and an open C₄ (corn) crop: II. CO₂ exchange and water use efficiency. Agricultural and Forest Meteorology, 67, 291-321.
- [42]Barthod S., Epron D. 2005. Variations of construction cost associated to leaf area renewal in saplings of two co-occurring temperate tree species (*Acer platanoides* L. and *Fraxinus excelsior* L.) along a light gradient. Ann. For. Sci., 62, 545-551.
- [43]Baruch Z., Goldstein G. 1999. Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii. Oecologia, 121,

183-192.

- [44] Baruch Z., Pattison R.R., Goldstein G. 2000. Responses to light and water availability of four invasive Melastomataceae in the Hawaiian islands. *International Journal of Plant Science*, 161, 107-118.
- [45] Bloom A.J., Chapin III F.S., Mooney H.A. 1985. Resource limitation in plants: an economics analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 363–392.
- [46] Bowling D.R., McDowell N.G., Bond B.J., Law B.E., Ehleringer J.R. 2002. $\delta^{13}\text{C}$ content of ecosystem respiration is linked to precipitation and vapor pressure deficit. *Oecologia*, 131, 113-124.
- [47] Chapin III, F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual review of ecology and systematics*, 11, 233-260
- [48] Chapin III, F. S., A. J. Bloom, C. B. Field & R. H. Waring. 1987. Plant response to multiple environmental factors. *Bio-Science*, 37, 49-57.
- [49] Chapin F.S. 1989. The cost of tundra plant structures: evaluation of concepts and currencies. *American Naturalist*, 133, 1–19.
- [50] Choong M.F., Lucas P.W., Ong J.S.Y., Pereira B., Tan H.T.W., Turner I.M. 1992. Leaf fracture toughness and sclerophylly: their correlations and ecological implications. *New Phytologist*, 121, 597 – 610.
- [51] Coley P.D., Bryant J.P., Chapin III F. S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230, 895-899.
- [52] Cowan I.R. 1977. Stomatal behaviour and environment. *Advances in Botanical Research*, 4, 117-228.
- [53] Craig H. 1957. Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 12, 133-149.
- [54] Cunningham S.A., Summerhayes B., Westoby M. 1999. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecological Monographs*, 69, 569-588.
- [55] Díez P.C., Salvador P.V., Rontome C.P., Martínez M.M., Martí G.M. 1997. Leaf morphology and leaf chemical composition in three *Quercus* (*Fagaceae*) species

- along a rainfall gradient in NE Spain. *Trees*, 11, 127-134.
- [56] Duquesnay A., Breda N., Stievenard M., Dupouey J.L. 1998. Changes of tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ and water use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern France during the past century. *Plant Cell and Environment*, 21, 565-572.
- [57] Evans J.R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia*, 78, 9-19.
- [58] Farquhar G.D., Buckley T.N., Miller J.M. 2002. Optimal stomatal control in relation to leaf area and nitrogen content. *Silva Fennica*, 36, 625-637.
- [59] Farquhar G.D., Ehleringer J.R., Hubick K.T. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40, 503-537.
- [60] Farquhar G.D., Sharkey T.D. 1982. Stomatal Conductance and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33, 317-345.
- [61] Field C. 1983. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia*, 56, 341-347.
- [62] Field C., Mooney H.A. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: T.J. Givnish (ed). *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge, UK: 25-55.
- [63] Fonseca C.R., Overton J.M., Collins B., Westoby M. 2000. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology*, 88, 964-977.
- [64] Friedrich J.W., Huffaker R.C. 1980. Photosynthesis, Leaf Resistances, and Ribulose-1, 5-Bisphosphate Carboxylase Degradation in Senescing Barley Leaves. *Plant Physiology*, 65, 1103-1107.
- [65] Garnier E., Cordonnier P., Guillermin J.L., Sonié L. 1997. Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia*, 111, 490-498
- [66] Garnier E., Cortez J., Billes G., Navas M.L., Roumet C., Debussche M., Laurent G., Blanchard A., Aubry D., Bellmann A., Neill C., Toussaint J.P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession.

- Ecology, 85, 2630-2637.
- [67] Garnier E., Laurent G., Bellmann A., Debain S., Berthelie P., Ducout B., Roumet C., Navas M.L. 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 152, 69-83.
- [68] Grier C.C., Running S.W. 1977. Leaf area of mature northwestern coniferous forests: relation to site water balance. *Ecology*, 58, 893-899.
- [69] Griffin K.L. 1994. Calorimetric estimates of construction cost and their use in ecological studies. *Functional ecology*, 8, 551-562.
- [70] Griffin K.L., Thomas R.B., Strain B.R. 1993. Effects of nitrogen supply and elevated carbon-dioxide on construction cost in leaves of *Pinus-Taeda* (L) seedlings. *Oecologia*, 95, 575-580.
- [71] Griffin K.L., Winner W.E., Strain B.R. 1996. Construction cost of loblolly and ponderosa pine leaves grown with varying carbon and nitrogen availability. *Plant Cell and Environment*, 19, 729-739.
- [72] Hamerlynck E.P., Huxman T.E., McAuliffe J.R., Smith S.D. 2006. Carbon isotope discrimination and foliar nutrient status of *Larrea tridentata* (creosote bush) in contrasting Mojave Desert soils. *Oecologia*, 138, 210-215.
- [73] Hirose T., Ackerly D.D., Traw M.B., Ramseier D., Bazzaz F.A. 1997. CO₂ elevation, canopy photosynthesis, and optimal leaf area index. *Ecology*, 78, 2339-2350.
- [74] Hirose T., Bazzaz F.A. 1998. Trade-off between light- and nitrogen-use efficiency in canopy photosynthesis. *Annals of Botany*, 82, 159-202.
- [75] Hirose T., Werger M.J.A., Pons T.L., van Rheezen J.W.A. 1988. Canopy structure and leaf nitrogen distribution in a stand of *Lysimachia vulgaris* L. as influenced by stand density. *Oecologia*, 77, 145-150.
- [76] Hu Z.M., Yu G.R., Fu Y.L., Sun X.M., Li Y.N., Shi P.L., Wang Y.F., Zheng Z.M. 2008. Effects of vegetation control on ecosystem water use efficiency within and among four grassland ecosystems in China. *Global Change Biology*, 14, 1609-1619.
- [77] Kato T., Kimura R., Kamichika M. 2004. Estimation of evapotranspiration,

- transpiration ratio and water-use efficiency from a sparse canopy using a compartment model. *Agricultural Water Management*, 65, 173-191.
- [78] Killingbeck K.T., Whitford W.G. 1996. High foliar nitrogen in desert shrubs: An important ecosystem trait or defective desert doctrine? *Ecology*, 77, 1728-1737.
- [79] Körner C.H. 1991. Some often overlooked plant characteristics as determinants of plant growth: a reconsideration. *Functional Ecology*, 5, 162-173.
- [80] Lafitte H.R., Loomis R.S. 1988. Calculation of growth yield, growth respiration, and heat content of grain sorghum from elemental and proximal analyses. *Annual Botany*, 62, 353-361.
- [81] Lambers H., Poorter H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 23, 187-261.
- [82] Le Houerou H.N. 1984. Rain use efficiency: A unifying concept in arid land ecology. *Journal of Arid Environments*, 7, 213-247.
- [83] Liu Y.S., Gao J., Yang Y.F. 2003. A holistic approach towards assessment of severity of land degradation along the great wall in northern Shanxi Province, China. *Environmental Monitoring and Assessment*, 82, 187-202.
- [84] Livingston N.J., Whitehead D., Kelliher F.M., Wang Y.P., Grace J.C., Walcroft A.S., Byers J.N., McSeveny T.M., Millard P. 1998. Nitrogen allocation and carbon isotope fractionation in relation to intercepted radiation and position in a young *Pinus radiata* D. Don tree. *Plant, Cell and Environment*, 21, 795-803.
- [85] Luo T., Li W., Zhu H. 2002. Estimated biomass and productivity of natural vegetation on the Tibetan Plateau. *Ecological Applications*, 12, 980-997.
- [86] Luo T., Pan Y., Ouyang H., Shi P., Luo J., Yu Z., Lu Q. 2004. Leaf area index and net primary productivity along subtropical to alpine gradients in the Tibetan Plateau. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 345-358.
- [87] Luo T.X., Luo J., Pan Y. 2005. Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, eastern Tibetan Plateau. *Oecologia*, 142, 261-273.
- [88] Lusk C.H., Reich P.B., Montgomery R.A., Ackerly D.D., Bares J.C. 2008. Why

- are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 299-303.
- [89] Macfarlane C., Adams M.A., White D.A. 2004. Productivity, carbon isotope discrimination and leaf traits of trees of *Eucalyptus globulus* Labill. in relation to water availability. *Plant, Cell and Environment*, 27, 1515-1524.
- [90] Maximov N. A. 1929. Internal factors of frost and drought resistance in plants. *Protoplasma*, 7, 259-291.
- [91] McDowell N., Brooks J.R., Fitzgerald S.A., Bond B.J. 2003. Carbon isotope discrimination and growth response of old *Pinus ponderosa* trees to stand density reductions. *Plant Cell and Environment*, 26, 631-644.
- [92] McMurtrie R.E., Norby R.J., Medlyn B.E., Dewar R.C., Pepper D.A., Reich P.B., Barton C.V.M. 2008. Why is plant-growth response to elevated CO₂ amplified when water is limiting, but reduced when nitrogen is limiting? A growth-optimisation hypothesis. *Functional Plant Biology*, 35, 521—534.
- [93] Merino J.A. 1987. The costs of growing and maintaining leaves of mediterranean plants. In: Tenhunen J.D., Catarino F.M., Lange O.L., Oechel W.C., ed. *Plant response to stress*. Berlin, Germany: Springer-Verlag. 1987. 553-564.
- [94] Miller J.M., Williams R.J., Farquhar G.D. 2001. Carbon isotope discrimination by a sequence of *Eucalyptus* species along a subcontinental rainfall gradient in Australia. *Functional ecology*, 15, 222-232.
- [95] Miller P.C., Stoner W.A. 1979. Canopy structure and environmental interactions. Solbrig O.T., Jain S., Johnson G.B., Raven P.H. ed. *Topics in Plant Population Biology*. New York: Columbia University Press, 428-458.
- [96] Mooney H.A., Field C., Gulmon S.L., Bazzaz F.A. 1981. Photosynthetic capacity in relation to leaf position in desert versus old-field annuals. *Oecologia*, 50, 109-112.
- [97] Muller B., Garnier E. 1990. Components of relative growth rate and sensitivity to nitrogen availability in annual and perennial species of *Bromus*. *Oecologia*, 8, 513- 518.
- [98] Nagel J.M., Griffin K.L. 2001. Construction cost and invasive potential:

- comparing *Lythrum Salicaria* (Lythraceae) with co-occurring native species along pond banks. *American Journal of Botany*, 88, 2252-2258.
- [99] Nagel J.M., Wang X.Z., Lewis J.D., Fung H.A., Tissue D.T., Griffin K.L. 2005. Atmospheric CO₂ enrichment alters energy assimilation, investment and allocation in *Xanthium strumarium*. *New Phytologist*, 166, 513-523.
- [100] Neilson R.P. 1995. A model for predicting continental-scale vegetation distribution and water balance. *Ecological Applications*, 5, 362-385.
- [101] Niinemets Ü. 1999. Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist*, 144, 35-47.
- [102] Niinemets Ü. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82, 453-469.
- [103] Niinemets Ü., Valladares F., Ceulemans R. 2003. Leaf-level phenotypic variability and plasticity of invasive *Rhododendron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium* co-occurring at two contrasting European sites, *Plant Cell and Environment*, 26, 941-956.
- [104] Osmond C.B., Austin M.P., Berry J.A., Billings W.D., Boyer, J.S., Dacey, J.W.H., Nobel P.S., Smith S.D., Winner W.E. 1987. Stress physiology and the distribution of plants. *Bio-Science*, 37, 38-47.
- [105] Penning de Vries F.W.T., Brusting A.H.M., van Laar H.H. 1974. Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach. *Journal of Theoretical Biology*, 45, 339-377.
- [106] Pitelka L.F. 1978. Variation in caloric values of annual and perennial lupines (*Lupinus* : Leguminosae). *American Midland Naturalist*, 99, 454-462.
- [107] Ponton S., Flanagan L.B., Alstad K.P., Johnson B.G., Morgenstern K., Kljun N., Black T.A., Barr A.G. 2006. Comparison of ecosystem water-use efficiency among Douglas-fir forest, aspen forest and grassland using eddy covariance and carbon isotope techniques. *Global Change Biology*, 12, 294-310.
- [108] Poorter H., Bergkotte M. 1992. Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Cell and Environment*, 15, 221-229.

- [109]Poorter H., de Jong R. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist*, 143, 163-176.
- [110]Poorter H., Pepin S., Rijkers T., Jong Y., Evans J.R., Körner C.H. 2006. Construction costs, chemical composition and payback time of high- and low-irradiance leaves. *Journal of Experimental Botany*, 57, 355-371.
- [111]Prior L.D., Bowman D.M.J.S., Eamus D. 2005. Intra-specific variation in leaf attributes of four savanna tree species across a rainfall gradient in tropical Australia. *Australian Journal of Botany*, 53, 323-335.
- [112]Reich P.B., Uhl C., Walters M.B., Ellsworth D.S. 1991. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia*, 86, 16-24.
- [113]Reich P.B., Walters M.B., Ellsworth D.S., Vose J.M., Volin J.C., Gresham C., W.D. Bowman. 1998. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia*, 114, 471-482.
- [114]Reich P.B., Walters M.B., Ellsworth, D.S. 1997. From tropics to tundra convergence in plant functioning. *Proceedings National Academy of Science, USA*, 94, 13730-13734.
- [115]Reich P.B., Wright I.J., Cavender-Bares J., Craine J.M., Oleksyn J., Westoby M., Walters M.B. 2003. The Evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164, 143-164.
- [116]Reich P.B., Walters M.B., Kloeppel B.D., Ellsworth D.S. 1995a. Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. *Oecologia*, 104, 24-30.
- [117]Reich, P.B., Ellsworth D.S., Walters M.B., Vose J.M., Gresham C., Volin J.C., Bowman W.D. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80, 1955-1969.
- [118]Reich, P.B., Koike T., Gower S.T., Schoettle A.W. 1995b. Causes and

- consequences of variation in conifer leaf life span. In: Smith, W. K. & T.M. Hinckley eds. *Ecophysiology of coniferous forest*. San Diego: Academic Press. 225-254.
- [119] Reich, P.B., Walters M.B., Ellsworth D.S., Uhl C. 1994. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. *Oecologia*, 97, 62-72.
- [120] Ryser P. 1996. The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: A comparison of five ecologically contrasting grasses. *Functional Ecology*, 10, 717-723.
- [121] Scanlon T.M., Albertson J.D. 2003. Canopy scale measurements of CO₂ and water vapor exchange along a precipitation gradient in southern Africa. *Global Change Biology*, 10, 329-341.
- [122] Schulze E.D., Turner N.C., Nicolle D., Schumacher J. 2006a. Leaf and wood carbon isotope ratios, specific leaf areas and wood growth of *Eucalyptus* species across a rainfall gradient in Australia. *Tree Physiology*, 26, 479-492.
- [123] Schulze E.D., Turner N.C., Nicolle D., Schumacher J. 2006b. Species differences in carbon isotope ratios, specific leaf area and nitrogen concentrations in leaves of *Eucalyptus* growing in a common garden compared with along an aridity gradient. *Physiologia Plantarum*, 127, 434-444.
- [124] Schulze E.D., Williams R.J., Farquhar G.D., Schulze W., Langridge J., Miller J.M., Walker B.H. 1998. Carbon and nitrogen isotope discrimination and nitrogen nutrition of trees along a rainfall gradient in northern Australia. *Australian Journal of Plant Physiology*, 25, 413-425.
- [125] Shinano T., Osaki M., Tadano T. 1995. Comparison of growth efficiency between rice and soybean at the vegetative growth stage. *Soil Science and Plant Nutrition*, 41, 471-480.
- [126] Shipley B. 2002. Trades-off between net assimilation rate and specific leaf area in determining relative growth rate: relationship with daily irradiance. *Functional Ecology*, 16, 682-689.
- [127] Sims D.A., Pearcy R.W. 1991. Photosynthesis and respiration in *Alocasia macrorrhiza* following transfers to high and low light. *Oecologia*, 86, 447-453.

- [128]Smith W.K., Vogelmann T.C., DeLucia E.H., Bell D.T., Shepherd K.A. 1997. Leaf form and photosynthesis. *Bioscience*, 47, 785-793.
- [129]Sobrado M.A. 1991. Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species. *Functional Ecology*, 5, 608-616.
- [130]Sobrado M.A., Medina E. 1980. General morphology, anatomical structure, and nutrient content of sclerophyllous leaves of the 'bana' vegetation of amazonas. *Oecologia*, 45, 341-345.
- [131]Sparks J.P., Ehleringer J.R. 1997. Leaf carbon isotope discrimination and nitrogen content for riparian trees along elevational transects. *Oecologia*, 109, 362-367.
- [132]Stewart G.R., Turnbull M.H., Schmidt S., Erskine P.D. 1995. ^{13}C natural abundance in plant communities along a rainfall gradient: a biological integrator of water availability. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22, 51-55.
- [133]Tsialtas J.T., Handley L.L., Kassioumi M.T., Veresoglou D.S., Gagianas A.A. 2001. Interspecific variation in potential water-use efficiency and its relation to plant species abundance in a water-limited grassland. *Functional Ecology*, 15, 605- 614.
- [134]Turner N.C., Schulze E.D., Nicolle D., Schumacher J., Kuhlmann I. 2008. Annual rainfall does not directly determine the carbon isotope ratio of leaves of *Eucalyptus* species. *Physiologia Plantarum*, 132, 440-445.
- [135]Van Arendonk J.J.C.M., Niemann G.J., Boon J.J., Lambers H. 1997. Effects of nitrogen supply on the anatomy and chemical composition of leaves of four grass species belonging to the genus *Poa*, as determined by image-processing analysis and pyrolysis-mass spectrometry. *Plant, Cell and Environment*, 20, 881-897.
- [136]Van der Werf A., Van Nuenen M., Visser A.J., Lambers H. 1993. Contribution of physiological and morphological plant traits to a species' competitive ability at high and low nitrogen supply: a hypothesis for inherently fast- and slow-growing monocotyledonous species. *Oecologia*, 94, 434-440.
- [137]Wang G.A., Han J.M., Liu D.S. 2003. The carbon isotope composition of C_3

- herbaceous plants in loess area of northern China. *Science in China*, 46, 1069-1076.
- [138] Westoby M. 1998. A leaf height seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and soil*, 199, 213-227.
- [139] Williams K., Field C.B., Mooney H.A. 1989. Relationships among leaf construction cost, leaf longevity, and light environment in rain-forest plants of the genus *Piper*. *American Naturalist*, 133, 198-211.
- [140] Williams K., Percival F. 1987. Tissue construction cost from heat of combustion and organic nitrogen content. *Plant Cell and Environment*, 10, 725-734.
- [141] Wilson P.J., Thompson K., Hodgson J.G. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143, 155-162
- [142] Witkowski E.T.F., Lamont B.B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 88, 486-493.
- [143] Woodward F.I. 1987. *Climate and plant distribution*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- [144] Woodward F.I., Smith T.M., Emanuel W.R. 1995. A global land primary productivity and phytogeography model. *Global Biogeochemical Cycles*, 9, 471-490.
- [145] Wright I.J., Reich P.B., Westoby M. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 15, 423-434.
- [146] 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 H., Prior L., Pyankov V.I., Roumet C., Thomas S.C., Tjoelker M.G., Veneklaas E.J., Villar R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821-827.
- [147] Wright I.J., Westoby M. 1999. Differences in seedling growth behaviour among

- species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology*, 87, 85-97.
- [148] Wright I.J., Westoby M. 2002. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist*, 155, 403-416.
- [149] Xu H., Li Y., Xu G.Q., Zou T. 2007. Ecophysiological response and morphological adjustment of two Central Asian desert shrubs towards variation in summer precipitation. *Plant, Cell and Environment*, 30, 399-409.
- [150] Yu G.R., Wang Q.F., Zhuang J. 2004. Modelling the water use efficiency of soybean and maize plants under environmental stresses: application of a synthetic model of photosynthesis-transpiration based on stomatal behavior. *Journal of Plant Physiology*, 161, 303-318.

致 谢

在论文即将完成之际,首先向我的导师罗天祥研究员和吴波研究员表示衷心的感谢和深深的敬意。从论文的选题、野外样品的采集、样品的室内分析测定以及到论文的撰写和修改,两位老师都给予了精心的指导。三年来,罗老师严谨的科研态度和对学术领域前沿问题的精确把握给我留下了深刻的印象并深深影响我。在撰写我的第一篇外文科研论文时,罗老师从引言的写作、高质量图表的制作到讨论的写作都给予了我细心的指导,让我对如何撰写高质量的科研论文有所领悟,使我终生受益。吴老师一直从事干旱、半干旱地区的景观生态学和荒漠化防治方面的研究工作,专业知识渊博。特别感谢吴老师对我野外科研工作的指导和支持,使我获得很好的样品和数据。

感谢中国林业科学研究院贾子毅博士和张军红师弟、北京林业大学郭建英博士、原内蒙古农业大学的崔利强和李禾师弟在野外试验过程中所提供的帮助。没有他们的支持,野外工作是无法顺利开展的。感谢青海省林业局沙珠玉治沙站和青海省农科院的杨占武主任等在青海省野外采样中提供的大力支持与帮助。

感谢中科院青藏高原研究所所有帮助过我的老师。特别感谢研究生部吴薇老师在学业和生活上所给予的关怀和鼓励。

感谢张林师兄在植物样品热值分析和论文撰写上对我的帮助。感谢孔高强、刘新圣、王忠师弟和李瑞成同学在样品室内分析测定以及数据处理中所给予的帮助。

感谢 06 级博士班的每一位同学对我在学习和生活上的帮助。感谢好友王茉、韦利杰和谢曼平,她们的陪伴使我在青藏高原研究所的学习和生活更开心。

特别感谢我的家人,谢谢他们一直以来对我的关心和支持,他们一直是我学习和前进的动力。

最后感谢所有关心和帮助过我的人,祝他们幸福、快乐。

魏海霞

2009 年 12 月

作者简介

魏海霞，女，汉族，1981年生，山东菏泽人

主要学习经历

2003.9~2006.7 山东农业大学林学院，森林培育专业，农学硕士

2006.9~2009.12 中国科学院青藏高原研究所，自然地理专业，博士

博士期间发表学术论文

Haixia Wei, Bo Wu, Wenbin Yang, Tianxiang Luo. Low-rainfall induced shift in leaf trait relationship within species along a semi-arid sandy land transect in northern China. *Plant Biology* (Accepted, in press)