

不同降水条件下两种荒漠植物的水分利用策略

周雅聃^{1,2} 陈世苹¹ 宋维民^{1,2} 卢琦³ 林光辉^{1,4*}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院研究生院, 北京 100049; ³中国林业科学研究院荒漠化研究所, 北京 100091; ⁴清华大学地球系统科学研究中心, 北京 100084

摘要 自然降水是干旱、半干旱地区荒漠植物重要的水分来源。为了说明自然降水量的变化对干旱、半干旱地区荒漠植物水分利用策略的影响, 研究了两种常见荒漠植物油蒿(*Artemisia ordosica*)和白刺(*Nitraria tangutorum*)在3个不同自然降水地区(内蒙古的杭锦旗和磴口县及甘肃的民勤县)的水分来源、水分利用效率及植物的抗逆能力的变化。测定了不同地区的植物茎水、各潜在水源(降水、地下水和土壤水)的 δD 和 $\delta^{18}O$ 值, 并利用IsoSource模型分析了这两种植物在不同地区对这些潜在水源的选择性利用情况; 同时测定了叶片的 $\delta^{13}C$ 和游离脯氨酸浓度。结果表明: 在年降水量最高的杭锦旗, 这两种植物对浅层土壤水的利用比例最高, 其中油蒿主要利用0–50 cm土层中的水源; 在年降水量相对较低的磴口和民勤, 植物利用的主要水源为深层土壤水和地下水。随着年降水量的增加, 这两种植物的水分利用效率逐渐降低。白刺的脯氨酸浓度大于油蒿, 与水分利用效率无关, 但油蒿的水分利用效率和脯氨酸浓度成正比。研究表明, 荒漠植物能通过改变其水分利用策略和其他生理特性适应自然降水量的变化, 但不同植物种采用的策略可能有所不同。

关键词 干旱、半干旱地区, 油蒿, IsoSource模型, 白刺, 脯氨酸, 稳定同位素, 水分利用效率

Water-use strategies of two desert plants along a precipitation gradient in northwestern China

ZHOU Ya-Dan^{1,2}, CHEN Shi-Ping¹, SONG Wei-Min^{1,2}, LU Qi³, and LIN Guang-Hui^{1,4*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³Institute of Desertification Studies, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; and ⁴Center for Earth System Science, Tsinghua University, Beijing 100084, China

Abstract

Aims In arid and semiarid regions, precipitation is the most important water source for plants. Our objective was to investigate the water-use strategies of two dominant desert plants along a precipitation gradient in northwestern China.

Methods We determined stable hydrogen and oxygen isotope compositions of the stem water from *Artemisia ordosica* and *Nitraria tangutorum* and potential water sources (rain water, groundwater and soil water) at three study sites with different annual precipitation (Hanggin Banner and Dengkou County of Inner Mongolia Autonomous Region and Minqin County of Gansu Province). The IsoSource model was then used to calculate probable contributions of potential water sources to total plant water uptake. We also determined foliar carbon isotope ratios and free proline contents of both species to indicate water use efficiency and osmotic-adjustment ability.

Important findings At the Hanggin Banner site (highest annual precipitation), both species obtained the highest proportion of water from shallow soil water and *A. ordosica* took up water mostly from the 0–50 cm soil layer. However, they depended mainly on deep soil water or groundwater at the Dengkou and Minqin sites with lower annual precipitation. The water use efficiency of both species decreased with increasing annual precipitation. There was a positive correlation between carbon isotope ratio and free proline content in *A. ordosica*. These results suggest that desert plants can adjust their capabilities for up-take from different water sources and other physiological properties with variation in natural precipitation, but the strategies are species-specific.

Key words arid and semiarid region, *Artemisia ordosica*, IsoSource model, *Nitraria tangutorum*, proline, stable isotope, water use efficiency

在干旱、半干旱生态系统中,水是植物生长最主要的限制因子(Raich *et al.*, 1991; Haase *et al.*, 1999),植物利用的水源主要是降水和地下水(Ehleringer *et al.*, 1991)。尽管每次降水事件的降水量不同,但都能被群落中不同的植物所吸收利用(Cheng *et al.*, 2006)。降水格局决定了植物的水分来源和水分利用策略,进而影响了群落的物种组成和结构(Pausas & Austin, 2001)。在美国犹他州和亚利桑那州, *Quercus gambelii*在降水量最大的地区利用的主要是浅层地下水,而在其他地区利用的都是深层地下水(Williams & Ehleringer, 2000)。在不同降水条件下,植物的水分利用效率也不同(苏波等, 2000; Miller *et al.*, 2001)。据预测,未来20–100年北半球中高纬度地区的降水量将显著增加(李克让等, 2000),而降水的增加势必会导致干旱、半干旱地区植物的水源利用格局发生变化,因此有必要通过研究自然降水梯度下干旱、半干旱地区植物水分利用策略的变化来分析自然降水增加对植物水源、水分利用效率和抗旱能力的可能影响。

在自然生态系统中,由于植物根系的类型或分布深度的不同,导致不同功能型(Flanagan *et al.*, 1992; Schwinning *et al.*, 2005)或者不同年龄(Dawson & Ehleringer, 1991; Liu *et al.*, 2010)的植物利用不同深度的水源。而且,不同物种对水源利用的分化会影响生态系统的水分平衡、植被对气候变化的响应以及特定地区物种的自然分布格局(Fowler, 1986; Neilson, 1995; Schulze *et al.*, 1996)。用稳定同位素技术研究植物的水分来源被认为是植物和土壤破坏性较低而精确度较高的方法,已经广泛应用于环境脆弱、植被稀少的干旱、半干旱地区(Eggemeyer *et al.*, 2009; Yang *et al.*, 2010)。除了极少数盐生植物外(Lin & Sternberg, 1993; Ellsworth & Williams, 2007),陆地植物根系吸收的水分在通过茎木质部运输到未栓化的幼嫩枝条或者叶片之前一般不发生同位素分馏现象(Ehleringer & Dawson, 1992),所以通过比较植物茎水和各潜在水源的氢氧同位素值,就可估算植物对各水源的可能利用比例。以往的研究一般通过线性混合模型(linear mixing model)计算出这些水源对植物的相对贡献(White *et al.*, 1985),但是这种模型利用D和 ^{18}O 的同位素值最多只能计算出3种水源的利用比例。当潜在水源超过3个时,就需要采用IsoSource模型计算

植物对多种水源的相对利用。与线性混合模型不同,该模型只能得出植物对各种水源利用比例的范围(Phillips & Gregg, 2003; Phillips *et al.*, 2005)。近年来, IsoSource模型已经被广泛应用于研究潜在水源数量较多的生态系统的水分来源中(Querejeta *et al.*, 2007; Schachtschneider & February, 2010)。Ellsworth和Williams (2007)发现旱生植物的茎在输送水分的过程中, D同位素可能会发生分馏,所以本文仅用 ^{18}O 的同位素值,通过IsoSource模型来计算植物对各水源的相对利用。

油蒿(*Artemisia ordosica*)和白刺(*Nitraria tangutorum*)是我国西北地区常见的优势荒漠植物,在很多荒漠地区形成了以它们为建群种的单优群落。以往对它们的研究多集中在生理特性、抗旱性及群落功能方面(何炎红等, 2005; 赵长明等, 2005; 李清河等, 2008; 王继和等, 2010),也有少量关于其水分来源和水分利用效率方面的研究(Cheng *et al.*, 2006; 朱雅娟等, 2010),但沿自然降水梯度对比研究这两种荒漠植物的水分利用策略还未见报道。

本文选择纬度相近但年降水量递增的3个荒漠地区(甘肃省的民勤、内蒙古的磴口和杭锦旗)设立研究样地,测定了白刺和油蒿茎水及其潜在水源(雨水、土壤水和地下水)的 δD 和 $\delta^{18}\text{O}$ 值以及这两种荒漠植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,并测定了叶片的脯氨酸含量。目的是对比不同自然降水条件下,油蒿和白刺的水分来源和水分利用效率的变化,初步阐明这两种常见荒漠植物水分利用策略对干旱生境的适应机制。

1 材料和方法

1.1 研究地点概况

研究地点分别位于甘肃省民勤县、内蒙古自治区磴口县和杭锦旗,取样点表层20 cm内的土壤有机碳和全氮及酸性没有明显差异($p > 0.05$) (表1)。

民勤县的取样点位于民勤沙生植物园8 km的绿洲-荒漠过渡带,该地区位于腾格里沙漠西缘,平均海拔1 378 m,属温带大陆性干旱气候。年平均降水量只有113 mm,主要集中在7–9月(占全年的66.0%);年平均蒸发量2 581 mm;多年平均气温7.6℃。地带性土壤为灰棕漠土。天然群落的优势种为白刺(赵长明等, 2005)。

磴口县的取样点在磴口沙生植物园外围,位于

表1 3个研究样点的概况
Table 1 Major characteristics of three sites

| 研究样点 Study site | 经纬度 Latitude and longitude | 年平均降水量 Annual precipitation (mm) | 地下水位 Water table (m) | 植被类型 Vegetation type | 优势种 Dominant species | $\delta^{18}\text{O}$ value of potential water source (%) | | 有机碳 Organic C (g·kg ⁻¹) | 全N Total N (g·kg ⁻¹) | 全P Total P (g·kg ⁻¹) | pH |
|---|-------------------------------|-------------------------------------|-------------------------|-------------------------|---|---|--------------------|--|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------|
| | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | 降水 Precipitation | 地下水 Groundwater | | | | |
| 甘肃民勤 Minqin, Gansu 内蒙古磴口 Dengkou, Inner Mongolia | 38°36' N, 102°56' E | 113 | 10–20 | 灌丛化荒漠 Desert shrub | 白刺 <i>Nitraria tangutorum</i> | –4.04 | –9.27 | 1.58 ± 0.13 | 0.16 ± 0.02 | 0.08 ± 0.01 | 8.67 ± 0.09 |
| | 40°18' N, 106°56' E | 145 | 1.5–3.0 | 灌丛化荒漠 Desert shrub | 白刺 <i>Nitraria tangutorum</i> , 油蒿 <i>Artemisia ordosica</i> | –7.60 | –9.63 | 1.83 ± 0.07 | 0.18 ± 0.04 | | 8.93 ± 0.07 |
| | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | |
| 内蒙古杭锦旗 Hanggin Banner, Inner Mongolia | 40°28' N, 108°37' E | 258 | 1.7 | 灌丛化荒漠 Desert shrub | 油蒿 <i>Artemisia ordosica</i> | –0.81 | –9.64 | 1.78 ± 0.09 | 0.13 ± 0.01 | | 8.70 ± 0.21 |
| | | | | | | | | | | | |

乌兰布和沙漠东北边缘, 平均海拔1 044 m, 属温带半干旱大陆性气候。年平均降水量145 mm, 主要集中在7-9月(占全年的67.2%), 年平均蒸发量2 381 mm; 年平均气温7.5 ℃。地带性土壤为棕漠土。油蒿、白刺和沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)为当地常见的沙生灌木和半灌木(朱雅娟等, 2010)。

杭锦旗的取样点在杭锦旗独贵塔拉镇, 位于库布齐沙漠中部, 海拔1 185 m, 属温带大陆性气候。年平均降水量258 mm, 6-8月的降水量占全年降水量的64.7%; 年蒸发量2 450 mm; 年平均气温7.6 ℃。地带性土壤为棕钙土。研究地点的建群种为油蒿及伴生植物沙蓬(*Agriophyllum squarrosum*)和蒙古虫实(*Corispermum mongolicum*)等。

1.2 样品的采集和测定

1.2.1 样品采集

2009年7月分别在民勤、磴口和杭锦旗采集油蒿和白刺的茎、叶及土壤样品, 同时收集雨水和井水(代表地下水)。

在每个样点中地势相对均一的地方挖3个1.5 m深的土壤剖面, 分别采集0-10、10-50、50-100及100-150 cm土层的土壤, 每个土层取3个重复。样品采集后立即放入采样瓶中, 用封口膜密封, 冷藏保存。杭锦旗研究点的剖面只取到100 cm深, 因为120 cm以下有地下水溢出。在每个土壤剖面附近10 m之内, 选取4-5株生长旺盛的同种植物, 在其阳面中部采集一段4-5 cm长的非绿色枝条, 除去韧皮部, 保留木质部, 装入取样瓶中, 用封口膜密封、冷藏保存, 每种植物采集3个样品作为重复, 在3个站点所采集的都是形态特征相似的植物(表2)。收集离取样点最近的深井井水代表样点的地下水, 收集取样前最近一次降水, 装入取样瓶中, 用封口膜密封、冷藏保存, 3个重复。

在采集植物茎样的同时, 在每株植物阳面中部采集多片完全展开的健康叶片, 混合作为一份样品, 用于测定其 $\delta^{13}\text{C}$ 值和脯氨酸含量; 每种植物采集3个重复。

1.2.2 样品测定

先用低温真空抽提法抽提植物茎样和土壤样品的水分, 抽提出的水分放在玻璃样品瓶中低温保存(2 ℃)。植物叶片在105 ℃下杀青1 h, 80 ℃烘干24 h后研磨, 过80目筛。在中国林业科学研究院的稳定同位素比率质谱实验室用稳定同位素质谱仪

表2 3个采样地点白刺和油蒿灌丛的形态特征
Table 2 Morphological characteristics of *Artemisia ordosica* and *Nitraria tangutorum* in three study sites

| | | 冠幅 | 高 | 地径 | 根深 |
|----------------------------------|-----------------------|---------------------|----------------|--------------------------------|-----------------|
| | | Crown diameter (cm) | Height (cm) | Diameter at ground height (cm) | Root depth (cm) |
| 白刺 <i>Nitraria tangutorum</i> | 民勤 Minqin | 323.33 ± 39.10 | 70.33 ± 7.67 | 0.89 ± 0.04 | >200 |
| | 磴口 Dengkou | 331.75 ± 3.79 | 85.28 ± 4.92 | 0.81 ± 0.05 | >200 |
| | 杭锦旗 Hanggin Banner | 355.67 ± 18.22 | 120.33 ± 12.91 | 0.93 ± 0.11 | >150 |
| 油蒿 <i>Artemisia ordosica</i> | 民勤 Minqin | 108.00 ± 2.2 | 89.50 ± 4.99 | 1.24 ± 0.10 | 150.00 ± 32.15 |
| | 磴口 Dengkou | 120.00 ± 6.76 | 82.25 ± 3.54 | 1.26 ± 0.17 | 133.33 ± 36.09 |
| | 杭锦旗 Hanggin Banner | 129.75 ± 9.75 | 81.75 ± 5.27 | 1.22 ± 0.09 | 88.00 ± 18.90 |

(Thermo Finnigan, MAT, Bremen, Germany)测量植物木质部水和土壤水中稳定H、O同位素比率，以及植物叶片稳定C同位素比率：

$$\delta X (\text{‰}) = (R_{\text{sam}}/R_{\text{std}} - 1) \times 1000$$

其中， R_{sam} 是样品中元素的重轻同位素丰度之比(如： $D/H, ^{18}O/^{16}O, ^{13}C/^{12}C$)， R_{std} 是国际通用标准物(氢、氧稳定同位素采用v-SMOW，碳稳定同位素采用v-PDB)的重轻同位素丰度之比。用酸性茚三酮显色法测定植物叶片的脯氨酸含量。

1.3 数据统计和分析

采用IsoSource混合模型(Philips & Gregg, 2003)计算每种植物对不同水源的相对利用比例(<http://www.epa.gov/wed/pages/models/stableIsotopes/isosource/isosource.htm>)。本文采用5个完全不同的水源(0–10、10–50、50–100和100–150 cm的土壤水及地下水)的 $\delta^{18}O$ 值进行模型计算。模型参数中的来源增量(source increment)为1‰，质量平衡公差(mass balance tolerance)为0.1‰。

采用SPSS 16.0对实验数据进行相关分析，并用Duncan检验对数据进行多重比较，检验其差异的显著性。用SigmaPlot 10.0进行图表绘制。

2 结果

2.1 降水分布和降水的稳定同位素组成

3个样点从西到东，降水量随着经度的增加逐渐增大，雨水的 $\delta^{18}O$ 各不相同(图1)。在民勤，7月有3次降水，总降水量为8.9 mm，雨水的 $\delta^{18}O$ 分别为–8.8‰、–10.0‰和–4.0‰；在磴口，7月的降水量为29.3 mm，取样前的降水量为12.8 mm， $\delta^{18}O$ 为–7.6‰；在杭锦旗，7月的降水量为124.5 mm，在取样前两天有一场较大的降水(11.7 mm)，其 $\delta^{18}O$ 值为–0.8‰。

2.2 土壤水的稳定同位素组成和来源

在3个研究点，表层土壤水的 $\delta^{18}O$ 值最高；随着土壤深度的增加， $\delta^{18}O$ 值逐渐降低(图2)。在民勤，除了10–30和30–50 cm的土壤水 $\delta^{18}O$ 值差异不显著($p > 0.05$)外，其余各土层差异显著($p < 0.05$)。在磴口，只有30–50和50–100 cm土壤水的 $\delta^{18}O$ 值相近($p > 0.05$)。在杭锦旗，50–70和70–100 cm土壤水的 $\delta^{18}O$ 值差异不显著($p > 0.05$)。

在地下水埋深最深的民勤，地下水的 $\delta^{18}O$ 值极显著小于100–150 cm的土壤水($p < 0.001$)，50–100 cm土壤水的 $\delta^{18}O$ 值与雨水非常接近(图3)，表明在民勤土壤水主要是靠降水补给。在磴口，虽然地下水的 $\delta^{18}O$ 值极显著小于土壤水($p < 0.001$)，降水的 $\delta^{18}O$ 值在100–150 cm土壤水的范围内(图3)，附近的黄河渠水的 $\delta^{18}O$ 值和150 cm深处的土壤水相近(渠水 $\delta^{18}O = -8.54\text{‰}$ ， $p = 0.96$)，说明在磴口土壤水的来源主要是雨水和黄河渗透水(渠水渗透)。在地下水埋深最浅的杭锦旗，100 cm深处的土壤水的 $\delta^{18}O$ 值和地下水相近($p = 0.333$)，雨水的 $\delta^{18}O$ 值在0–50 cm土壤水的 $\delta^{18}O$ 值范围内(图3)，这表明在杭锦旗土壤水不但来自降水补给，还有由于毛细作用上升的地下水的贡献。

2.3 植物木质部水的 $\delta^{18}O$ 值

在3个研究点，两种荒漠植物木质部水的 $\delta^{18}O$ 值都位于全球大气降水线(GMWL)右侧区域(图2)，说明这些植物所利用的水源的氢氧同位素组成受到了由蒸发作用引起的同位素富集现象的影响。

在3个地区，油蒿木质部水的 $\delta^{18}O$ 值都显著大于白刺($p < 0.01$)。在民勤，油蒿木质部水的 $\delta^{18}O$ 值在10–50以及50–100 cm土壤水之间；白刺木质部水的 $\delta^{18}O$ 值极显著小于100–150 cm土层的值($p < 0.001$)，显著大于地下水的 $\delta^{18}O$ 值($p = 0.031$) (图3)。

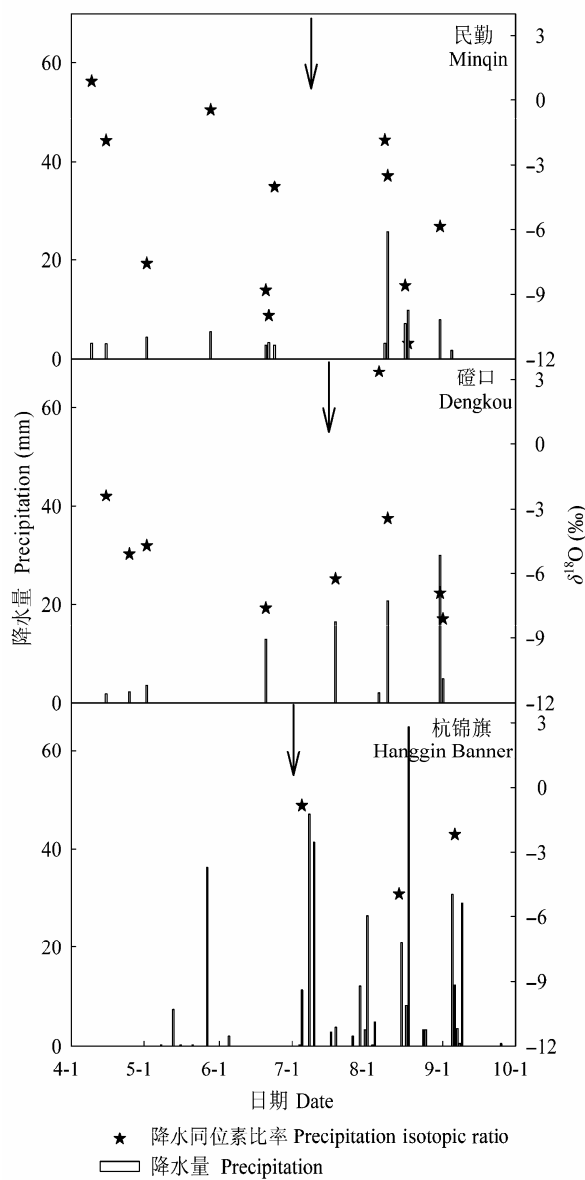


图1 2009年3个研究样点降水量的分布和取样前雨水的 $\delta^{18}\text{O}$ 值。箭头指示的是植物茎样取样时间。

Fig. 1 Precipitation distribution and the $\delta^{18}\text{O}$ value of precipitation before sampling in 2009 at three study sites. The arrows indicate the date when plant stem samples were collected.

在磴口, 油蒿木质部水的 $\delta^{18}\text{O}$ 值与土层100–150 cm处的值相近; 白刺木质部水的 $\delta^{18}\text{O}$ 值和地下水无显著差别(图3)。在杭锦旗, 油蒿木质部水的 $\delta^{18}\text{O}$ 值和10–50 cm土层近似; 白刺木质部水的 $\delta^{18}\text{O}$ 值在10–50与50–100 cm土层之间(图3)。

2.4 植物对各潜在水源的利用比例

在民勤, 油蒿对各层土壤水的可能利用比例大致相同, 其中对土壤水的利用比例共为85.2%; 白

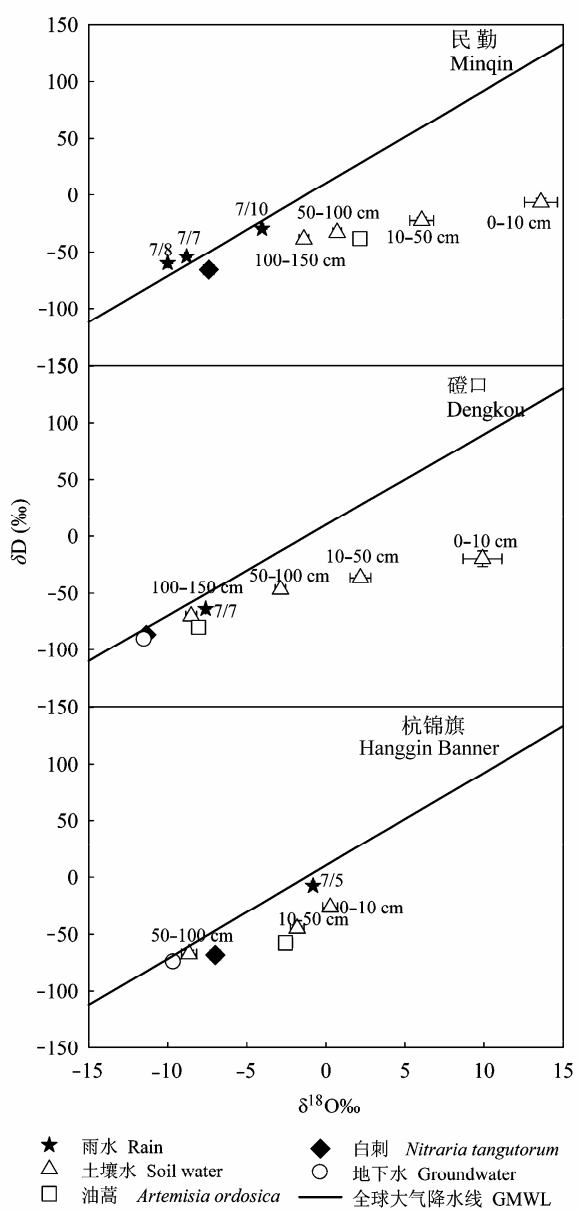


图2 3个站点植物茎水、雨水和地下水氢氧同位素值的分布特征。直线为全球大气降水线(GMWL) ($\delta\text{D} = 8.17 \times \delta^{18}\text{O} + 10.35$; Rozanski *et al.*, 1993), 土壤水旁边的标记为土层深度, 雨水旁边的标记为降水日期, 误差线为标准误差 ($n = 3$)。

Fig. 2 Distribution characteristics of δD and $\delta^{18}\text{O}$ values of stem water, rain and groundwater at three study sites. The straight line is global meteoric water line (GMWL) ($\delta\text{D} = 8.17 \times \delta^{18}\text{O} + 10.35$; Rozanski *et al.*, 1993). The soil depth was listed next to the symbols for soil water and the date besides the rain symbols indicated the time of each rain event. Error bar represents *SE* ($n = 3$).

刺的大部分水源来自地下水供给(83.9%左右), 还有一小部分可能来自土壤水的补充(表3)。在磴口, 油蒿可能有49.9%的水源来自地下水, 40%的水源来

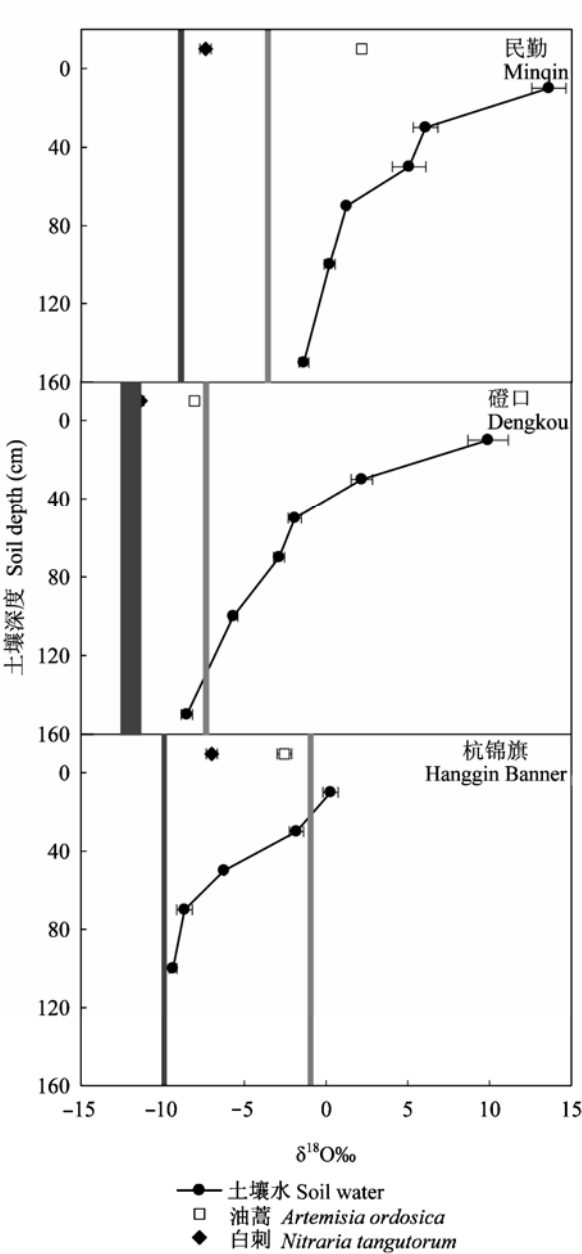


图3 3个研究样点植物茎水、土壤水、取样前雨水以及地下水的 $\delta^{18}\text{O}$ 值。浅灰色阴影指示取样前的雨水氧同位素比值范围，深灰色阴影指示地下水氧同位素比值范围。误差线为标准误差($n=3$)。

Fig. 3 $\delta^{18}\text{O}$ of stem water, soil water, rain before sampling and groundwater at three study sites. The light dark shadow bars indicate the ranges of $\delta^{18}\text{O}$ for rain water, and the deep dark bars indicate those of groundwater. Error bar represents SE ($n=3$).

自50 cm以下的土壤水；白刺几乎完全依赖地下水，而对土壤水的利用仅占全部水源的3.5% (表3)。在杭锦旗，土壤水是油蒿的主要水源(89.7%)，其中有78.3%的水源是来自50 cm以上土壤水的供给；白刺

表3 3个研究样点油蒿和白刺对各水源的利用比例(平均值(最小值-最大值))

| 水分来源 Water source | $\delta^{18}\text{O}\text{‰}$ | | | $\delta^{18}\text{O}\text{‰}$ | | | $\delta^{18}\text{O}\text{‰}$ | | | $\delta^{18}\text{O}\text{‰}$ | | |
|----------------------|-------------------------------|----------------------------|----------------------------|-------------------------------|--------------------------|----------------------------|-------------------------------|--------------------------|----------------------------|-------------------------------|---------------------------|----------------------------|
| | 油蒿 <i>A. ordosica</i> | 民勤 <i>N. tangutorum</i> | 白刺 <i>N. tangutorum</i> | 油蒿 <i>A. ordosica</i> | 磴口 <i>A. ordosica</i> | 白刺 <i>N. tangutorum</i> | 油蒿 <i>A. ordosica</i> | 磴口 <i>A. ordosica</i> | 白刺 <i>N. tangutorum</i> | 油蒿 <i>A. ordosica</i> | 杭锦旗 <i>A. ordosica</i> | 白刺 <i>N. tangutorum</i> |
| 土壤深度 Soil depth | | | | | | | | | | | | |
| 0–10 cm | 13.6 | 16.70 (0–50) | 1.90 (0–8) | 9.90 | 3.90 (0–16) | 0 (0–1) | 0.30 | 40.60 (0–72) | 11.60 (0–27) | | | |
| 10–50 cm | 6.1 | 23.00 (0–75) | 3.00 (0–12) | 2.20 | 6.30 (0–25) | 0.20 (0–1) | –1.80 | 37.70 (0–91) | 14.50 (0–35) | | | |
| 50–100 cm | 0.7 | 23.90 (0–89) | 4.90 (0–19) | –2.90 | 10.30 (0–41) | 0.60 (0–2) | –8.70 | 11.40 (0–32) | 37.10 (0–82) | | | |
| 100–150 cm | –1.4 | 21.60 (0–77) | 6.40 (0–25) | –8.50 | 29.70 (0–97) | 2.70 (0–8) | | | | | | |
| 地下水 Groundwater | –9.3 | 14.90 (0–50) | 83.90 (75–92) | –11.50 | 49.90 (0–84) | 96.50 (92–99) | –9.60 | 10.30 (0–29) | 36.80 (0–74) | | | |

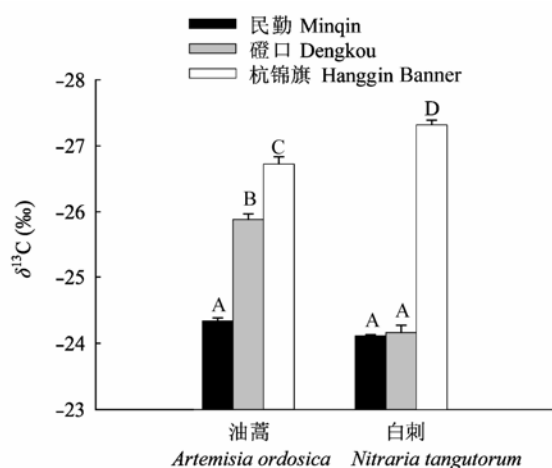


图4 3个研究样点油蒿和白刺叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值比较(平均值 \pm 标准误差, $n=3$)。不同大写字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 4 Comparison of foliar $\delta^{13}\text{C}$ values of *Artemisia ordosica* and *Nitraria tangutorum* among three study sites (mean \pm SE, $n=3$). Different capital letters designate significant difference at $p < 0.05$.

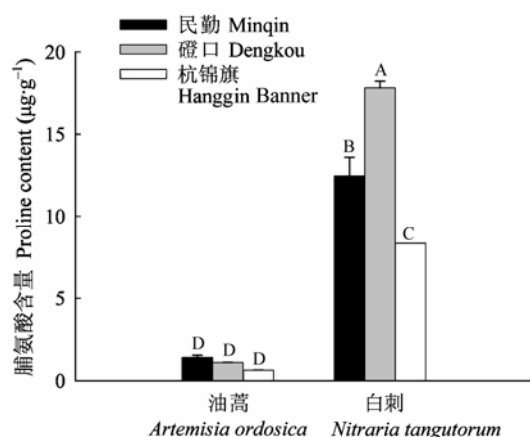


图5 3个研究样点间两种荒漠植物叶片脯氨酸含量的比较(平均值 \pm 标准误差, $n=3$)。不同大写字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 5 Comparison of foliar proline contents of *Artemisia ordosica* and *Nitraria tangutorum* in three study sites (mean \pm SE, $n=3$). Different capital letters designate significant difference at $p < 0.05$.

有63.2%的水源是来自土壤水, 其中50–100 cm土壤水占白刺所利用水源的37.1% (表3)。

2.5 不同地区植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的比较

在不同地区, 同种植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值存在显著差异($p < 0.05$)。随着降水量逐渐增大, 油蒿的 $\delta^{13}\text{C}$ 值逐渐降低, 在民勤最高, 杭锦旗最低(图4)。白刺的 $\delta^{13}\text{C}$ 在降水量相对较低的两个地区(民勤、磴口)

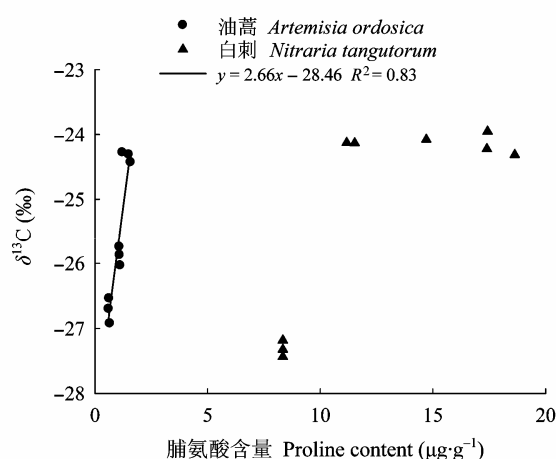


图6 两种荒漠植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值和脯氨酸浓度的关系。

Fig. 6 Relationship between foliar $\delta^{13}\text{C}$ value and proline content in two desert plant species.

之间差异不显著, 但在降水量最高的杭锦旗显著降低。在民勤, 白刺和油蒿的 $\delta^{13}\text{C}$ 值相似($p = 0.072$); 在磴口, 白刺的 $\delta^{13}\text{C}$ 值极显著高于油蒿($p < 0.001$); 而在杭锦旗, 油蒿的 $\delta^{13}\text{C}$ 值极显著高于白刺($p < 0.001$)。

2.6 不同地区植物叶片脯氨酸浓度的比较

3个研究点之间油蒿叶片的脯氨酸浓度差异不显著($p > 0.05$) (图5)。白刺叶片的脯氨酸浓度在年降水量最高的杭锦旗最低, 在年降水量中等的磴口浓度最高(图5)。油蒿叶片的脯氨酸浓度和叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈正相关关系($R^2 = 0.83$, $p = 0.001$; $n = 9$), 但对白刺不存在这种相关关系(图6)。

3 讨论

3.1 不同降水条件下植物水分来源的比较

这3个研究点的土壤根据其含水量的不同可以分为3层: 土壤水分低值层(干沙层)、水分活跃层和土壤水分相对稳定层(秦佳琪等, 2004; 格日乐等, 2006)。干沙层易受蒸发和降水影响, 含水量低、变化幅度小, 在3个研究点的深度都不超过50 cm; 水分活跃层在干沙层之下, 水分变化剧烈, 易受上层土壤含水量的影响; 土壤水分相对稳定层在土壤水分活跃层以下, 不易受地面气象要素和植物根系活动的影响。根据我们取样时的观察, 3个地点在土壤深度100 cm左右都开始出现黏土层, 因此地下水能够以毛细上升的形式补充该层的土壤水分。土壤水

分相对稳定层在杭锦旗的深度距地表80–120 cm、磴口为60–100 cm、民勤为120–200 cm (俄有浩等, 2001; 刘发民等, 2002; 秦佳琪等, 2004; 格日乐等, 2006; 李朝生等, 2007)。不同土壤水同位素值的差异也进一步证实了土壤含水量是受不同水源影响的(图3): 即由于强烈的蒸发分馏效应, 表层土壤水的 $\delta^{18}\text{O}$ 值显著高于其他层; 土层越深, 土壤水的 $\delta^{18}\text{O}$ 值越接近地下水。

白刺和油蒿的根生物量主要分布在0–50 cm的土层中(肖春旺等, 2002; 柴成武等, 2009), 而且所有植物的主根能到达能够由地下水补充的土壤水分相对稳定层(表3)。在干旱、半干旱条件下, 植物分布在表层土壤中的根吸收的主要是由降水补充的土壤水, 而更深的根吸收的是由冬季、春季降水或者地下水补充的土壤水(Williams & Ehleringer, 2000; Chimner & Cooper, 2004)。由于表层土壤中的根在干旱情况下可能处于不活动状态(Flanagan *et al.*, 1992), 因此在降水输入较少时, 表层含水量低, 植物只能依赖深根从土壤中吸收水分(Ehleringer & Dawson, 1992), 而在雨水输入较多时, 由雨水补充的表层土壤水增多, 植物就会增加对浅层土壤水的利用(Lin *et al.*, 1996; Williams & Ehleringer, 2000; Duan *et al.*, 2008)。只有在降水达到一定量以上时, 有些植物才利用较大降水补充的较深层的土壤水(Williams & Ehleringer, 2000; Cheng *et al.*, 2006)。在本研究中, 随着自然降水量的增加, 白刺和油蒿都增加了对降水补充的浅层土壤水的利用比例, 但是增加的程度不同。在降水量相对较高(>250 mm)的杭锦旗, 白刺主要利用的是50 cm深度以下的土壤水和地下水, 油蒿主要利用的是浅层(小于50 cm)的土壤水(表3), 表明此地的降水能够补充油蒿主要利用的土壤水, 但是没有影响到白刺根系主要吸收的土层。在降水量相对较低(<200 mm)的两个研究点(民勤和磴口), 油蒿和白刺依赖的都主要是地下水和深层土壤水(表3), 这可能是由于这两个研究点的降水量很小, 导致表层土壤水不足以满足两种植物的需求。在磴口, 两种植物对地下水的利用程度比降水量更低的民勤要大(表3), 这是由于磴口处于黄河灌区, 不论是土壤水还是地下水都有黄河渠水的补充(王葆芳等, 2004), 地下水资源充沛, 所以油蒿和白刺在磴口对地下水的利用比例较高。

3.2 不同降水条件下两种植物水分利用效率和渗透调节能力的比较

白刺和油蒿都属于 C_3 植物。对于 C_3 植物而言, 叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值能指示植物的长期水分利用效率: 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值越小, 其水分利用效率越低(Farquhar *et al.*, 1982; Farquhar & Richards, 1984), 一些学者通过实验也证明了用植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 来指示植物长期水分利用效率的可靠性(樊廷录等, 2011)。在干旱生态系统中, 有较高的 $\delta^{13}\text{C}$ 的植物的水分利用效率更高, 有利于植物适应长期的水分限制环境(Ehleringer & Cooper, 1988)。以前的研究已经发现, 一些植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与降水量呈负相关关系(陈拓等, 2002; Ma *et al.*, 2005; 郑淑霞和上官周平, 2005)。油蒿和白刺叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值都是民勤最大, 杭锦旗最小; 其在民勤和磴口(<200 mm)的水分利用效率要高于在降水量较高的杭锦旗(>250 mm) (图4), 这与以前的研究结果一致。当水分受限制时, 一些植物的气孔导度降低, 光合速率与蒸腾速率的比值增大, 并伴随着细胞间 CO_2 浓度的降低(Ehleringer, 1995), 使得植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值增大, 水分利用效率提高(Morecroft & Woodward, 1990)。肖春旺等(2002)和何炎红等(2005)已经证实, 随着水分可利用性的降低, 白刺和油蒿的气孔导度都会降低, 这说明白刺和油蒿能够通过调节叶片的气孔导度而改变水分利用效率来适应不同的水分条件。

Passioura (1982)提出, 在干旱、半干旱地区, 植物对水分的利用存在不同的策略, 即保守型和粗放型, 保守型植物的水分利用效率较高, 粗放型植物的水分利用效率较低。白刺的长期水分效率在降水量小于200 mm的民勤和磴口比在杭锦旗要高, 沿着降水梯度由低到高, 油蒿的长期水分利用效率逐渐降低。根据Passioura的定义, 白刺在降水量相对较低的民勤和磴口的水分利用策略是保守型, 在降水量相对较高的杭锦旗是粗放型; 沿着降水梯度由低到高, 油蒿的水分利用策略由保守型向粗放型过渡。这些变化可能是由于白刺和油蒿各自的生理特性对环境的不同适应导致的。

许多植物受到胁迫时, 细胞内会大量积累脯氨酸, 这些胁迫包括干旱、高盐 and 高温等(Treichel *et al.*, 1984; Chang & Lee, 1999; Maggio *et al.*, 2000)。脯氨酸是细胞内一种重要的渗透调节物质(Le Rudulier *et al.*, 1984; Yoshida *et al.*, 1997), 在细胞脱

水的情况下对生物大分子具有保护作用(Yancey *et al.*, 1982)。在本研究中, 我们发现3个地区间白刺的脯氨酸浓度差异显著(磴口>民勤>杭锦旗), 但油蒿的差异不显著, 说明白刺能够通过调节脯氨酸浓度来适应环境的变化, 而油蒿的这种调节能力相对较弱。同时我们发现, 3个地区中白刺叶片的脯氨酸浓度均显著高于油蒿(图5), 说明白刺的渗透调节能力强于油蒿。在水分胁迫时, 脯氨酸的累积能增强植物的水分利用效率(Naidu *et al.*, 2000; Chen *et al.*, 2007); 同时也有研究认为脯氨酸的变化对水分利用效率没有影响(Ludlow *et al.*, 1990)。本研究的结果表明: 油蒿叶片的脯氨酸含量和其 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈正相关关系; 而磴口的白刺脯氨酸含量最高, 叶片脯氨酸含量和 $\delta^{13}\text{C}$ 值关系不大(图6)。这说明油蒿的水分利用效率与植物的抗旱能力有关, 当油蒿水分利用效率较大时, 油蒿的脯氨酸浓度越高, 这就说明此时油蒿的抗旱能力较强。除了磴口外, 民勤的白刺水分利用效率高于降水量较高的杭锦旗, 而且其抗旱能力强于杭锦旗。磴口白刺的脯氨酸浓度的异常可能是由于盐分胁迫引起的。在干旱、半干旱地区, 除了干旱胁迫外, 盐分胁迫也会引起脯氨酸的积累(Maggio *et al.*, 2000; 马剑英等, 2007)。在磴口, 地下水和土壤水受到黄河水的补充, 强烈的蒸发作用导致土壤盐渍化程度增加, 深层土壤盐渍化程度要大于浅层(王葆芳等, 2004), 这会导致磴口的白刺细胞内脯氨酸含量的积累。由此可见, 渗透调节能力较弱的油蒿的水分利用效率对干旱胁迫更敏感, 而渗透调节能力强的白刺能通过增加细胞内的脯氨酸浓度来保持较高的水分利用效率。

综上所述, 在年平均降水量低于200 mm的两个站点, 植物主要利用的都是深层土壤水和地下水; 在年平均降水量相对较高的杭锦旗, 植物对浅层土壤水的利用增加, 如油蒿主要利用的是50 cm以上的表层土壤水。在降水量最低的民勤, 植物的水分利用效率最高。随着降水量的增加, 油蒿和白刺的水分利用效率逐渐降低。降水量的增加对两种物种的影响不同, 油蒿的脯氨酸浓度在3个样点无显著差异, 而白刺的脯氨酸浓度在降水量最高的杭锦旗最低, 磴口最高。在3个研究点, 只有油蒿的水分利用效率和叶片的脯氨酸浓度成正比。以上结果表明: 荒漠植物能通过改变水分利用策略和其他生理特性来适应自然降水量的变化, 但不同植物种采

用的策略可能有所不同。

致谢 中国林业科学研究院院长基金(CAFYBB-2007008)、国家基础研究发展规划(973)项目(2010-CB833501)和国家自然科学基金青年基金(30800-141)资助。感谢中国林业科学研究院的吴波、褚建民、朱雅娟、贾子毅、张金鑫和内蒙古磴口县中国林业科学研究院沙漠林业实验中心的张景波在野外采样以及中国科学院植物研究所的任婷婷在室内分析工作中给予的帮助。

参考文献

- Chai CW (柴成武), Xu XY (徐先英), Tang WD (唐卫东), Wang FL (王方琳), Wang L (王龙) (2009). Root system of the main sand fixing plants in desert zone of Shiyanghe river basin. *Journal of Northwest Forestry University* (西北林学院学报), 24(4), 21–26. (in Chinese with English abstract)
- Chang YC, Lee TM (1999). High temperature-induced free proline accumulation in *Gracilaria tenuistipitata* (Rhodophyta). *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 40, 289–294.
- Chen S, Bai Y, Lin G, Huang J, Han X (2007). Isotopic carbon composition and related characters of dominant species along an environmental gradient in Inner Mongolia, China. *Journal of Arid Environments*, 71, 12–28.
- Chen T (陈拓), Feng HY (冯虎元), Xu SJ (徐世建), Qiang WY (强维亚), An LZ (安黎哲) (2002). Stable carbon isotope composition of desert plant leaves and water-use efficiency. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 22, 288–291. (in Chinese with English abstract)
- Cheng XL, An SQ, Li B, Chen JQ, Lin GH, Liu YH, Luo YQ, Liu SR (2006). Summer rain pulse size and rainwater uptake by three dominant desert plants in a desertified grassland ecosystem in northwestern China. *Plant Ecology*, 184, 1–12.
- Chimner RA, Cooper DJ (2004). Using stable oxygen isotopes to quantify the water source used for transpiration by native shrubs in the San Luis Valley, Colorado U.S.A. *Plant and Soil*, 260, 225–236.
- Dawson TE, Ehleringer JR (1991). Streamside trees that do not use stream water. *Nature*, 350, 335–337.
- Duan DY, Ouyang H, Song MH, Hu QW (2008). Water sources of dominant species in three alpine ecosystems on the Tibetan Plateau, China. *Journal of Integrative Plant Biology*, 50, 257–264.
- E YH (俄有浩), Wang J (汪杰), Zhang JC (张锦春), Li AD (李爱德) (2001). Study on relationship between water resource variety and forestry soil moisture condition variety in Minqin area. *Journal of Gansu Forestry Science and Technology* (甘肃林业科技), 26(4), 19–23. (in Chinese)

- with English abstract)
- Eggemeyer KD, Awada T, Harvey FE, Wedin DA, Zhou XH, Zanner CW (2009). Seasonal changes in depth of water uptake for encroaching trees *Juniperus virginiana* and *Pinus ponderosa* and two dominant C₄ grasses in a semi-arid grassland. *Tree Physiology*, 29, 157–169.
- Ehleringer JR (1995). Variation in gas exchange characteristics among desert plants. *Ecological Studies*, 100, 361–387.
- Ehleringer JR, Cooper TA (1988). Correlations between carbon isotope ratio and microhabitat in desert plants. *Oecologia*, 76, 562–566.
- Ehleringer JR, Dawson TE (1992). Water uptake by plants: perspectives from stable isotope composition. *Plant, Cell & Environment*, 15, 1073–1082.
- Ehleringer JR, Phillips SL, Schuster WSF, Sandquist DR (1991). Differential utilization of summer rains by desert plants. *Oecologia*, 88, 430–434.
- Ellsworth PZ, Williams DG (2007). Hydrogen isotope fractionation during water uptake by woody xerophytes. *Plant and Soil*, 291, 93–107.
- Fang TL (樊廷录), Ma MS (马明生), Wang SY (王淑英), Li SZ (李尚中), Zhao G (赵刚) (2011). Stable carbon isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$) in flag leaves of different genotypes of winter wheat and its relation to yield and water use efficiency. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 35, 203–213. (in Chinese with English abstract)
- Farquhar GD, O'Leary MH, Berry JA (1982). On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 9, 121–137.
- Farquhar GD, Richards RA (1984). Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology*, 11, 539–552.
- Flanagan LB, Ehleringer JR, Marshall JD (1992). Differential uptake of summer precipitation among co-occurring trees and shrubs in a pinyon-juniper woodland. *Plant, Cell & Environment*, 15, 831–836.
- Fowler N (1986). The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 89–110.
- Gerile (格日乐), Zhang L (张力), Liu J (刘军), Ning RX (宁瑞些), Wuren TD (乌仁陶德), Gao Y (高岩) (2006). Soil moisture dynamic rule of artificial *Haloxylon ammodendron* forest in Kubuqi Desert. *Journal of Arid Land Resources and Environment* (干旱区资源与环境), 20, 173–177. (in Chinese with English abstract)
- Haase P, Pugnaire FI, Clark SC, Incoll LD (1999). Environmental control of canopy dynamics and photosynthetic rate in the evergreen tussock grass *Stipa tenacissima*. *Plant Ecology*, 145, 327–339.
- He YH (何炎红), Guo LS (郭连生), Tian YL (田有亮) (2005). Photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence of *Nitraria tangutorum* at different leaf water potentials. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 25, 2226–2233. (in Chinese with English abstract)
- Le Rudulier D, Strom AR, Dandekar AM, Smith LT, Valentine RC (1984). Molecular biology of osmoregulation. *Science*, 224, 1064–1068.
- Li CS (李朝生), Yang XH (杨晓晖), Zhang KB (张克斌), Yu CT (于春堂), Ci LJ (慈龙骏) (2007). Response characteristics of precipitation, soil moisture and groundwater level in desert-oasis system. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 29(4), 129–135. (in Chinese with English abstract)
- Li KR (李克让), Chen YF (陈育峰), Huang M (黄玫), Li XB (李晓兵), Ye ZJ (叶卓佳) (2000). Model studies of the impacts of climate change on land cover and its feedback. *Acta Geographica Sinica* (地理学报), 55(Suppl. 1), 58–63. (in Chinese with English abstract)
- Li QH (李清河), Zhang JB (张景波), Li HQ (李慧卿), Jiang ZP (江泽平), Wang ZG (王志刚) (2008). Responses of different provenances of *Nitraria tangutorum* seedlings in photosynthetic physiological and growth characteristics to water gradients. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 44, 52–56. (in Chinese with English abstract)
- Lin GH, Phillips SL, Ehleringer JR (1996). Monosoonal precipitation responses of shrubs in a cold desert community of the Colorado Plateau. *Oecologia*, 106, 8–17.
- Lin GH, Sternberg LSL (1993). Hydrogen isotopic fractionation by plant roots during water uptake in coastal wetland plants. In: Ehleringer JR, Hall AE, Farquhar GD eds. *Stable Isotopes and Plant Carbon/Water Relations*. Academic Press, New York.
- Liu FM (刘发民), Zhang YH (张应华), Wu YQ (仵彦卿), Zhang XJ (张小军) (2002). Soil water regime under the shrubberies of *Haloxylon ammodendron* in the desert regions of the Heihe River watershed. *Arid Zone Research* (干旱区研究), 19, 27–31. (in Chinese with English abstract)
- Liu WJ, Liu WY, Li PJ, Duan WP, Li HM (2010). Dry season water uptake by two dominant canopy tree species in a tropical seasonal rainforest of Xishuangbanna, SW China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 150, 380–388.
- Ludlow MM, Santamaria JM, Fukai S (1990). Contribution of osmotic adjustment to grain yield in *Sorghum bicolor* (L.) Moench under water-limited conditions. II. Water stress after anthesis. *Australian Journal of Agricultural Research*, 41, 67–78.
- Ma JY, Chen T, Qiang WY, Wang G (2005). Correlations between foliar stable carbon isotope composition and environmental factors in desert plant *Reaumuria soongorica* (Pall.) Maxim. *Journal of Integrate Plant Biology*, 47,

- 1065–1073.
- Ma JY (马剑英), Zhou BC (周邦才), Xia DS (夏敦胜), Zhang HW (张慧文), Jiang XL (江小雷) (2007). Relationships between environmental factors and chlorophyll, proline cumulation in desert plant *Reaumuria soongorica*. *Acta Botanica Borealo-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 27, 769–775. (in Chinese with English abstract)
- Maggio A, Reddy MP, Joly RJ (2000). Leaf gas exchange and solute accumulation in the halophyte *Salvadora persica* grown at moderate salinity. *Environmental and Experimental Botany*, 44, 31–38.
- Miller JM, Williams RJ, Farquhar GD (2001). Carbon isotope discrimination by a sequence of *Eucalyptus* species along a subcontinental rainfall gradient in Australia. *Functional Ecology*, 15, 222–232.
- Morecroft MD, Woodward FI (1990). Experimental investigations on the environmental determination of $\delta^{13}\text{C}$ at different altitudes. *Journal of Experimental Botany*, 41, 1303–1308.
- Naidu BP, Paleg LG, Jones GP (2000). Accumulation of proline analogues and adaptation of *Melaleuca* species to diverse environments in Australia. *Australian Journal of Botany*, 48, 611–620.
- Neilson RP (1995). A model for predicting continental-scale vegetation distribution and water balance. *Ecological Applications*, 5, 362–385.
- Passioura JB (1982). Water in the soil-plant-atmosphere continuum. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H eds. *Physiological Plant Ecology II: Water Relations and Carbon Assimilation. Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol 12B*. Springer-Verlag, Berlin. 5–33.
- Pausas JG, Austin MP (2001). Patterns of plant species richness in relation to different environments: an appraisal. *Journal of Vegetation Science*, 12, 153–166.
- Phillips DL, Gregg JW (2003). Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*, 136, 261–269.
- Phillips DL, Newsome SD, Gregg JW (2005). Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. *Oecologia*, 144, 520–527.
- Qin JQ (秦佳琪), Tuoya (托亚), Ye DM (叶冬梅), He YH (何炎红), Tian YL (田有亮), Guo LS (郭连生) (2004). The research on soil moisture characteristics of different sandy land types in Wulanbuhe. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University (Natural Science Edition)* (内蒙古农业大学学报(自然科学版)), 25(2), 23–26. (in Chinese with English abstract)
- Querejeta JJ, Estrada-Medina H, Allen MF, Jiménez-Osornio JJ (2007). Water source partitioning among trees growing on shallow karst soils in a seasonally dry tropical climate. *Oecologia*, 152, 26–36.
- Raich JW, Rastetter EB, Melillo JM, Kicklighter DW, Steudler PA, Peterson BJ, Grace AL, Moore B, Vorosmarty CJ (1991). Potential net primary productivity in south America: application of a global model. *Ecological Applications*, 1, 399–429.
- Rozanski K, Araguds-Araguds L, Gonfanti R (1993). Isotopic patterns in modern global precipitation. In: Swart PK, Lohman KC, McKenzie J, Savin S eds. *Climate Change in Continental Isotopic Records—Geophysical Monograph* 78. American Geophysical Union, Washington DC. 1–36.
- Schachtschneider K, February EC (2010). The relationship between fog, floods, groundwater and tree growth along the lower Kuiseb River in the hyperarid Namib. *Journal of Arid Environments*, 74, 1632–1637.
- Schulze ED, Mooney HA, Sala OE, Jobbagy E, Buchmann N, Bauer G, Canadell J, Jackson RB, Loreti J, Osterheld M, Ehleringer JR (1996). Rooting depth, water availability, and vegetation cover along an aridity gradient in Patagonia. *Oecologia*, 108, 503–511.
- Schwinning S, Starr BI, Ehleringer JR (2005). Summer and winter drought in a cold desert ecosystem (Colorado Plateau) part I: effects on soil water and plant water uptake. *Journal of Arid Environment*, 60, 547–566.
- Su B (苏波), Han XG (韩兴国), Li LH (李凌浩), Bai YF (白永飞), Huang JH (黄建辉), Qu CM (渠春梅) (2000). Responses of $\delta^{13}\text{C}$ value and water use efficiency of plant species to environmental gradients along the grassland zone Northeast China Transect. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 648–655. (in Chinese with English abstract)
- Treichel S, Brinckmann E, Scheitler B, von Willert DJ (1984). Occurrence and changes of proline content in plants in southern Namib Desert in relations to increasing and decreasing drought. *Planta*, 162, 236–242.
- Wang BF (王葆芳), Yang XH (杨晓辉), Jiang ZP (江泽平) (2004). Utilization of water resources and soil salinization control in the Dengkou irrigated area, Inner Mongolia. *Arid Zone Research* (干旱区研究), 21, 139–143. (in Chinese with English abstract)
- Wang JH (王继和), Jin HJ (靳虎甲), Ma QL (马全林), Zhang DK (张德魁), Liu YJ (刘有军), Xu BY (胥宝一) (2010). Structure and distribution pattern of *Artemisia ordosica* population in arid region. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 30, 534–539. (in Chinese with English abstract)
- White JWC, Cook ER, Lawrence JR, Broecker WS (1985). The D/H ratios of sap in trees: implications for water sources and tree ring D/H ratios. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 49, 237–246.
- Williams DG, Ehleringer JR (2000). Intra- and interspecific variation for summer precipitation use in pinyon-juniper woodlands. *Ecological Monographs*, 70, 517–537.
- Xiao CW (肖春旺), Zhou GS (周广胜), Ma FY (马风云) (2002). Effect of water supply change on morphology and

- growth of dominant plants in Maowusu sandland. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 26, 69–76. (in Chinese with English abstract)
- Yancey PH, Clark ME, Hand SC, Bowlus RD, Somero GN (1982). Living with water stress: evolution of osmolyte systems. *Science*, 217, 1214–1222.
- Yang H, Auerswald K, Bai YF, Han XG (2010). Complementarity in water sources among dominant species in typical steppe ecosystems of Inner Mongolia, China. *Plant and Soil*, 340, 303–313.
- Yoshida Y, Kiyosue T, Nakashima K, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K (1997). Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants under water stress. *Plant & Cell Physiology*, 38, 1095–1102.
- Zhao CM (赵长明), Wei XP (魏小平), Yu QS (尉秋实), Deng JM (邓建明), Cheng DL (程栋梁), Wang GX (王根轩) (2005). Photosynthetic characteristics of *Nitraria tangutorum* and *Haloxylon ammodendron* in the ecotone between oasis and desert in Minqin, Region, Country. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 25, 1908–1913. (in Chinese with English abstract)
- Zheng SX (郑淑霞), Shangguan ZP (上官周平) (2005). Variation in the $\delta^{13}\text{C}$ value of typical plants in Loess plateau over the last 70 years. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 29, 289–295. (in Chinese with English abstract)
- Zhu YJ (朱雅娟), Jia ZQ (贾志清), Lu Q (卢琦), Hao YG (郝玉光), Zhang JB (张景波), Li L (李磊), Qi YL (綦艳林) (2010). Water use strategy of five shrubs in Ulanbuh desert. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 46, 16–21. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 黄振英 实习编辑: 黄祥忠