

北京东灵山地区现代植物氮同位素组成及其对海拔梯度的响应

刘贤赵^{①*}, 王国安^②, 李嘉竹^①, 王庆^①

① 鲁东大学地理与规划学院, 烟台 264025;

② 中国农业大学资源与环境学院土壤-植物教育部重点实验室, 北京 100094

* E-mail: xianzhaoliu@sina.com

收稿日期: 2008-11-26; 接收日期: 2009-08-20

国家自然科学基金(批准号: 40673017)和鲁东大学建设经费资助

摘要 通过对北京东灵山地区现代植物氮同位素($\delta^{15}\text{N}$)的系统调查, 初步探讨了植物 $\delta^{15}\text{N}$ 的组成特征、不同功能型植物 $\delta^{15}\text{N}$ 组成之间的差异, 以及植物 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔的变化规律, 揭示了环境因素对植物 $\delta^{15}\text{N}$ 的影响. 结果显示: 东灵山地区植物 $\delta^{15}\text{N}$ 分布区间为 -8.0‰ ~ 14.0‰ , 平均值为 -1.03‰ ; 不同功能型植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值表现为乔木>灌木>草本, 对土壤中具有不同 $\delta^{15}\text{N}$ 值氮源的选择性吸收可能是其主要原因; 植物平均 $\delta^{15}\text{N}$ 值与海拔呈二次型曲线关系, 低于 1350 m 时植被 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔增加而偏负, 而高于此值时则随海拔增加而偏正, 分析表明前者水分是植物 $\delta^{15}\text{N}$ 分馏的主要控制因子, 后者温度是主要限制因子; 单个植物种 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔上升表现为增加、降低和变化不明显 3 种模式, 这与植物本身的遗传特性、氮的代谢过程等有关; 植物 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔的变化与不同海拔高度上土壤的氮同位素组成有关, 其中由海拔引起的气温、降水的变化起到了关键作用, 而叶片 N 含量不是控制植物 $\delta^{15}\text{N}$ 分馏的关键因子.

关键词
氮同位素
海拔
温度
降水
北京东灵山

现代植物稳定氮同位素($\delta^{15}\text{N}$)在生态系统氮循环研究、植物生理生态研究、动植物种间营养关系研究以及全球变化研究等领域中得到了广泛的应用. 植物 $\delta^{15}\text{N}$ 除受其本身对氮的生理代谢过程控制外, 很大程度上还受各种环境因素的影响, 因而其同位素组成在形成过程中能可靠记录物源信息和植物所处的环境变化^[1]. 因此, 探讨当前环境因子与植物氮同位素组成的关系有助于揭示生态系统氮素走向和预测未来全球变化对植物生理生态的影响, 同时也可以将获得的植物 $\delta^{15}\text{N}$ 与环境因子关系的结果应用于古气候、古环境和古食性研究中^[2-9]. 高大山体因

其具有在较小距离内环境条件随海拔高度变化显著的特点, 而成为研究植物 $\delta^{15}\text{N}$ 与环境因子关系的理想场所. 目前, 关于植物 $\delta^{15}\text{N}$ 组成随海拔高度的变化, 国外已有较多的研究^[10-13], 国内学者近年来也有所涉及^[14,15]. 尽管如此, 但对于植物 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔高度变化规律的认识, 当前学术界仍存在分歧. 多数研究结果显示^[10-12], 不管是单个植物种还是整体植物, 其 $\delta^{15}\text{N}$ 均具有随海拔高度增加而逐渐变轻的趋势, 如刘晓宏等^[14]对东非大裂谷 C_3 植物氮同位素组成随海拔变化的结果显示, 海拔每增加 1000 m, 植物平均 $\delta^{15}\text{N}$ 偏负 2.0‰. Yi 等^[15]和 Vitousek 等^[13]得到的结果却与之

引用格式: Liu X Z, Wang G A, Li J Z, et al. Nitrogen isotope composition characteristics of modern plants and their variations along an altitudinal gradient in Dongling Mountain in Beijing. *Sci China Ser D-Earth Sci*, 2009, doi: 10.1007/s11430-009-0175-z

相反,发现植物氮同位素组成随海拔升高而逐渐变重. 对于这两种截然不同的结论, Mariotti等^[10]把法国山区植物 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔高度增加而逐渐偏负归结为随海拔上升所引起的降水增加和温度降低的影响,而Yi等^[15]则认为植物 $\delta^{15}\text{N}$ 与海拔出现正相关的情形可能与海拔升高形成降水减少和蒸发量增大而引起的水分胁迫有关. Amundson等^[16]在总结已发表的结果后认为,在全球范围内,在海拔梯度上陆地植物 $\delta^{15}\text{N}$ 组成与植物生长温度呈正相关,而与降水量呈负相关. 但在局部地区植物氮同位素随海拔的变化也可能出现正相关或变化趋势不明显的情形,这主要是由于植物 $\delta^{15}\text{N}$ 组成不仅受到局部微生境的影响,而且植物 $\delta^{15}\text{N}$ 组成还经历了复杂的植物生理、土壤氮素转化等一系列氮的生物地球化学过程. 至于植物 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔变化趋势的机制仍然不十分清楚,目前各学者似乎还难以给出十分合理的、明确的解释.

此外,植物 $\delta^{15}\text{N}$ 因受环境变化与植物生理调节和响应的影响,海拔梯度引起的环境条件的改变也可以影响到植物对稳定同位素的代谢过程,因而 $\delta^{15}\text{N}$ 值在植物种内和种间存在显著差异^[17~20]. 近年来,尽管对热带一些地区和高山区的植物种类和生长环境对植物 $\delta^{15}\text{N}$ 的种间差异及其对生长环境响应方面的研究有了新进展^[14,21~24],但涉及不同功能型植物氮同位素组成与海拔关系的正式报道还很少,而且人们对植物种类和环境引起的氮同位素组成变化及其指示的气候环境意义也并不完全清楚,这就有可能限制植物氮同位素在古环境、古生态和古食性等研究领域研究中的进一步应用.

北京东灵山地区地处暖温带,受人为影响较小,植被以暖温带落叶阔叶林为主. 区域内山峰海拔多在1000 m以上,主峰东灵山海拔2303 m. 随着海拔的上升和地理环境的变化,温度和降水呈现出较为明显的差异(表1),良好的自然条件使得依托海拔梯度的变化来研究现代植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 对气候环境的响应

成为可能. 本研究通过对北京东灵山地区现代植物叶片的 $\delta^{15}\text{N}$ 组成特征进行系统调查,探讨海拔梯度上不同功能型植物 $\delta^{15}\text{N}$ 组成之间的差异及其原因,并分析植物 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔的变化规律以及探讨影响植物 $\delta^{15}\text{N}$ 组成沿海拔高度变化的环境因子,为我国古气候、古环境和古食性研究提供科学依据.

1 材料与方法

1.1 研究区自然概况

东灵山地区(39°48′~40°02′N, 115°24′~115°36′E)位于北京市门头沟区西部,地理上属太行山系,小五台山东部余脉,主要包括东灵山主峰区(海拔2303 m)、小龙门林区和部分荒山半荒山农田退耕区,生境类型丰富. 该区属暖温带半湿润性季风气候,年均气温6.3℃,最热月18.3℃,最冷月-10.1℃;年平均降水量612 mm,主要集中在6~8月,相对湿度为66%. 土壤主要为褐土,土壤有机质为8.8%,pH值为6.34,全N含量为0.45%. 植被类型以暖温带落叶阔叶林为主,就垂直分布而言,在海拔1700~2300 m的范围内,主要由蒿草、苔草和多种亚高山成分的杂生草组成的亚高山草甸,在海拔约1100~1700 m,是由油松林、华北落叶松林、辽东栎林、核桃楸林和落叶阔叶混交林组成的典型森林植被,在1100 m以下至400 m的低山丘陵地区,主要是由荆条、山杏等组成的灌丛. 该地区海拔400,1100和1700 m处的气温、降水变化情况如表1,其它海拔高度处的气象资料依据气温、降水随海拔梯度的变化推算获得.

1.2 样品采集与处理

样品是于2002年7月中旬从海拔400 m的斋堂镇到海拔2303 m的东灵山主峰以海拔每上升100 m为间隔进行沿途采集的(图1),共采集了28种常见植物种的叶片样品和多个土壤样品. 在每一采样高度上,每种植物采集5~7株,并根据叶片的大小分别从

表1 北京东灵山气候条件^{a)}

气象站名	经度	纬度	海拔/m	多年平均气温/℃	多年平均夏季气温/℃	多年平均降水量/mm	多年平均夏季降水量/mm
ZTZ	115°34'E	39°50'N	400	10.1	20.6	458.9	214.8
BFERS	115°26'E	40°00'N	1100	4.8	15.0	611.9	494.0
LSQXZ	115°30'E	40°01'N	1700	2.4	11.4	632.2	499.0

a) ZTZ, 斋堂镇; BFERS, 中国科学院北京森林生态系统研究站; LSQXZ, 灵山气象站

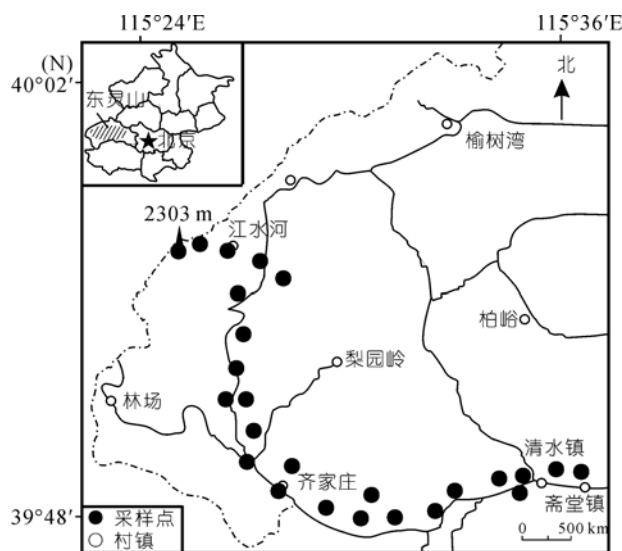


图 1 北京东灵山采样点示意图

每株植物上采集相同数目的成熟叶片进行混合, 组成一种植物的样品. 采样时, 草本和灌木是采集其顶部叶片, 乔木是在离地 8~10 m 处分别从四个方向采集相同数目的叶片进行混合作为一个样品(同种植物采集的高度一致). 所有样品均采自开阔、光照充足、距离村落较远的环境下, 避免局部地貌与微环境的影响. 样品用清水洗净后晾干, 置于烘箱中在 60℃ 下烘干, 研磨至粉状, 供测试用. 土壤样品也是在每上升 100 m 的高度上采集相应的植株下的土壤(采样深度为 0~15 cm), 将同一高度上采集的数个植株下的土样混合成一个土壤样品, 过 2 mm 目筛, 用 0.5 mol·L⁻¹ 的盐酸溶液浸泡 24 h, 以去除土壤中的碳酸盐, 随后用去离子水洗涤至中性, 并于 60℃ 烘干后磨细, 供测试用.

1.3 样品氮同位素测定

样品测试在中国农业大学稳定同位素实验室进行. 用德国 Finnigan 公司生产的连续流 Delta^{Plus}XP 质谱仪(带元素分析仪)测试样品的氮同位素值和氮含量, 其中氮同位素组成的计算公式为

$$\delta^{15}\text{N}(\text{‰}) = [(R_{\text{样品}} - R_{\text{标准}}) / R_{\text{标准}}] \times 1000$$

式中, $R_{\text{样品}}$ 和 $R_{\text{标准}}$ 分别表示测试样品和标准样品的氮同位素比值. 样品的氮同位素结果采用相对大气氮 (Atmosphere N₂) 的 δ 值表示, 分析误差小于 0.15‰.

1.4 数据分析

用 SAS8.01(USA, 1999) 进行统计分析, 数据以均值±标准差表示. 不同海拔高度处植物氮同位素组成与各环境因子间的关系均在 $P < 0.05$ 的显著水平下用回归分析和 t 检验来确定.

2 结果

2.1 植物叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 组成特征

在本次研究中我们共采集了东灵山地区 18 个科的 28 种植物, 其中草本植物 25 种, 灌木 2 种, 乔木 1 种(表 2). 在测试的 28 种植物的 179 个样品中, 植物 $\delta^{15}\text{N}$ 的平均值为 -1.03‰, 所测试植物 $\delta^{15}\text{N}$ 的分布区间在 -8.0‰ 和 14.0‰ 之间(图 2), 其中 95.9% 的数据分布在 -6.0‰~+6.0‰ 之间, 3.49% 的数据分布在 6.0‰~14.0‰ 之间, 分布在 -8.0‰~-6.0‰ 的植物不足 0.6%, 表明东灵山植物叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 因植物种类和海拔高度的不同表现出较大的变率(表 2、图 2). 此外, 表 2 还显示了不同功能型植物叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 组成亦具有显著差异, 在此次调查的所有植物样品中, $\delta^{15}\text{N}$ 均值以乔木(白桦, *Betula platyphylla*) 最高 (7.69‰±1.28‰, $n=9$), 灌木次之 (3.46‰±0.51‰, $n=10$), 草本植物最低 (-1.51‰±2.02‰, $n=160$), 这表明 3 种不同功能型植物具有不同的氮代谢过程和不同的氮循环.

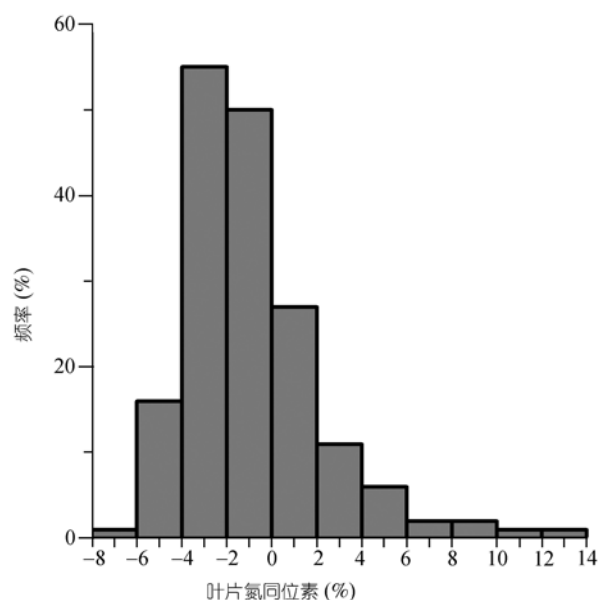
图 2 北京东灵山地区现代植物叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 频率分布

表 2 东灵山地区植物氮同位素($\delta^{15}\text{N}$)组成^{a)}

植物中文名	植物拉丁名	科名	分布高度/m	$\delta^{15}\text{N} \pm \text{SE}/\text{‰}$	样本数量(n)	植物功能型
平车前	<i>Plantago depressa</i>	车前科	600~2300	-2.65 ± 0.34	15	草本
瓣蕊唐松草	<i>Thalictrum petaloideum</i>	毛茛科	500~1900	-1.54 ± 0.43	9	草本
藜	<i>Chenopodium album</i>	藜科	400~1500	-3.46 ± 0.26	6	草本
直穗鹅观草	<i>Roegneria turczaninovii</i>	禾本科	1500~1800	-1.91 ± 0.53	3	草本
地榆	<i>Sanguisorba officinalis</i>	蔷薇科	900~2300	-2.16 ± 0.45	11	草本
红柴胡	<i>Bupleurum scorzonerifolium</i>	伞形科	1800~2000	-2.79 ± 0.85	3	草本
竖立鹅观草	<i>Roegneria japonensis</i>	禾本科	1400~1600	-4.01 ± 0.27	2	草本
羽茅	<i>Achnatherum sibiricum</i>	禾本科	1400~1500	-3.02 ± 0.92	2	草本
野罂粟	<i>Papaver nudicaule</i>	罂粟科	1700~2300	-2.83 ± 0.89	7	草本
蓝花棘豆	<i>Oxytropis coerulea</i>	豆科	1400~2200	-1.02 ± 0.19	9	草本
白羊草	<i>Bothriochloa ischcemum</i>	禾本科	600~1125	-2.77 ± 1.36	5	草本
瞿麦	<i>Dianthus superbus</i>	石竹科	1700~2300	-1.46 ± 1.06	7	草本
岩茴香	<i>Ligusticum tachiroei</i>	伞形科	1800~2200	-0.55 ± 0.09	5	草本
卷耳	<i>Cerastium arvense</i>	石竹科	1800~2300	1.60 ± 0.46	6	草本
茵陈蒿	<i>Artemisia capillaris</i>	菊科	400~1600	-0.76 ± 1.48	7	草本
金莲花	<i>Trollius chinensis</i>	毛茛科	1600~2100	-3.51 ± 0.27	6	草本
蓬子菜	<i>Galium verum</i>	茜草科	1400~1900	0.41 ± 0.63	5	草本
问荆	<i>Equisetum arvense</i>	木贼科	1300~2100	0.96 ± 0.89	5	草本
狗尾草	<i>Setaria viridis</i>	禾本科	400~1700	1.20 ± 0.65	9	草本
达乌里秦艽	<i>Gentiana dahurica</i>	龙胆科	1500~2300	-0.59 ± 0.37	9	草本
钝萼附地菜	<i>Trigonotis amblyosepala</i>	紫草科	1500~2300	-1.40 ± 0.57	8	草本
华北蓝盆花	<i>Scabiosa tschiliensis</i>	川续断科	1500~1900	-3.14 ± 0.44	5	草本
白莲蒿	<i>Artemisia sacrorum</i>	菊科	500~1600	-3.77 ± 0.41	7	草本
披碱草	<i>Elymus dahuricus</i>	禾本科	1125~1700	-1.99 ± 0.46	4	草本
反枝苋	<i>Amaranthus retroflexus</i>	苋科	400~1300	-1.91 ± 0.73	5	草本
荆条	<i>Vitex negundo</i>	马鞭草科	400~900,2000	2.56 ± 0.53	6	灌木
山杏	<i>Armeniaca sibirica</i>	蔷薇科	500~900	4.17 ± 0.47	4	灌木
白桦	<i>Betula platyphylla</i>	桦木科	1500~2200	7.69 ± 1.28	9	乔木

a) 表中同位素值为不同海拔高度上同种植物所有样品同位素的平均值 $\pm$ 标准偏差

2.2 植物 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔高度的变化

就整个植物而言, 东灵山地区植物平均 $\delta^{15}\text{N}$ 组成随海拔高度的变化表现为明显的二次型曲线(图 3), 在海拔 400~1350 m 左右, 植物 $\delta^{15}\text{N}$ 平均值随海拔升高而逐渐变轻, 而在海拔 1350~2300 m 范围内则随海拔升高而逐渐变重, 表明在整个海拔范围内, 植物 $\delta^{15}\text{N}$ 分馏在海拔 1350 m 处发生了转换。

对于单个植物种而言, 植物叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔增加的变化趋势不同(图 4)。在选取的 24 个植物种中(直穗鹅观草(*Roegneria turczaninovii*)、红柴胡(*Bupleurum scorzonerifolium*)、竖立鹅观草(*Roegneria japonensis*)和羽茅(*Achnatherum sibiricum*) 4 种植物因样品数量少于 4 个且海拔分布范围相对狭窄而未进行统计分析), $\delta^{15}\text{N}$ 对海拔变化的响应大致可以划分为 3 种模式。第一种模式是植物叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔高度增加未表现出明显的增加或降低趋势, 植物 $\delta^{15}\text{N}$ 对海拔高

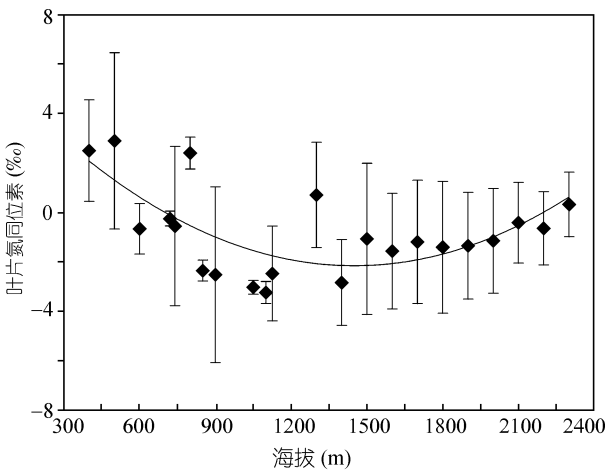


图 3 植被氮同位素随海拔高度的变化

图中数据点为相应海拔高度处所有样品 $\delta^{15}\text{N}$ 的平均值, 垂直线代表 ± 1 个标准偏差

度变化反应不敏感(图 4(a)~(e)); 第二种模式是随海拔高度增加, 植物叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 随之变重(图 4(f)~(j)),

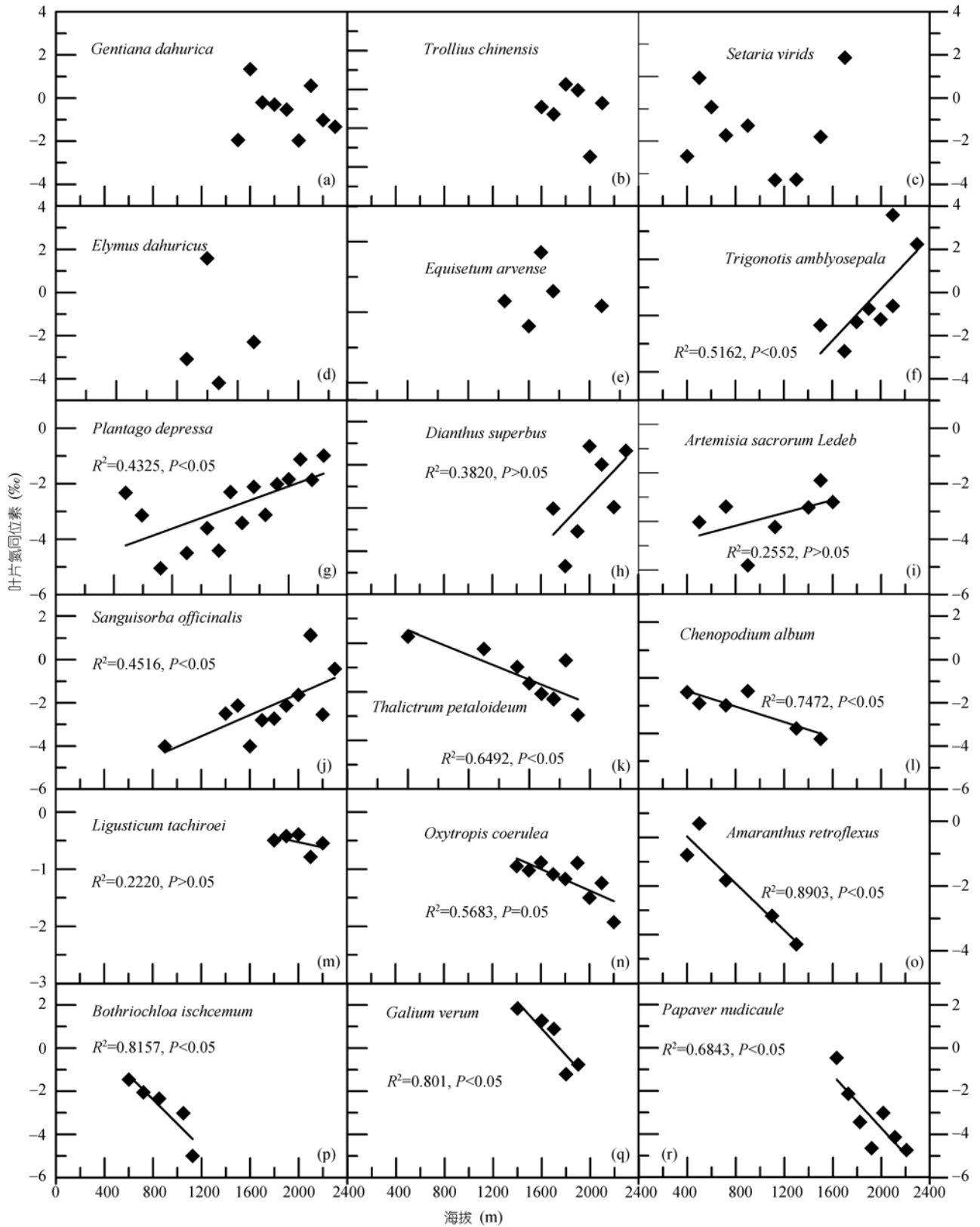


图 4 (接下页)

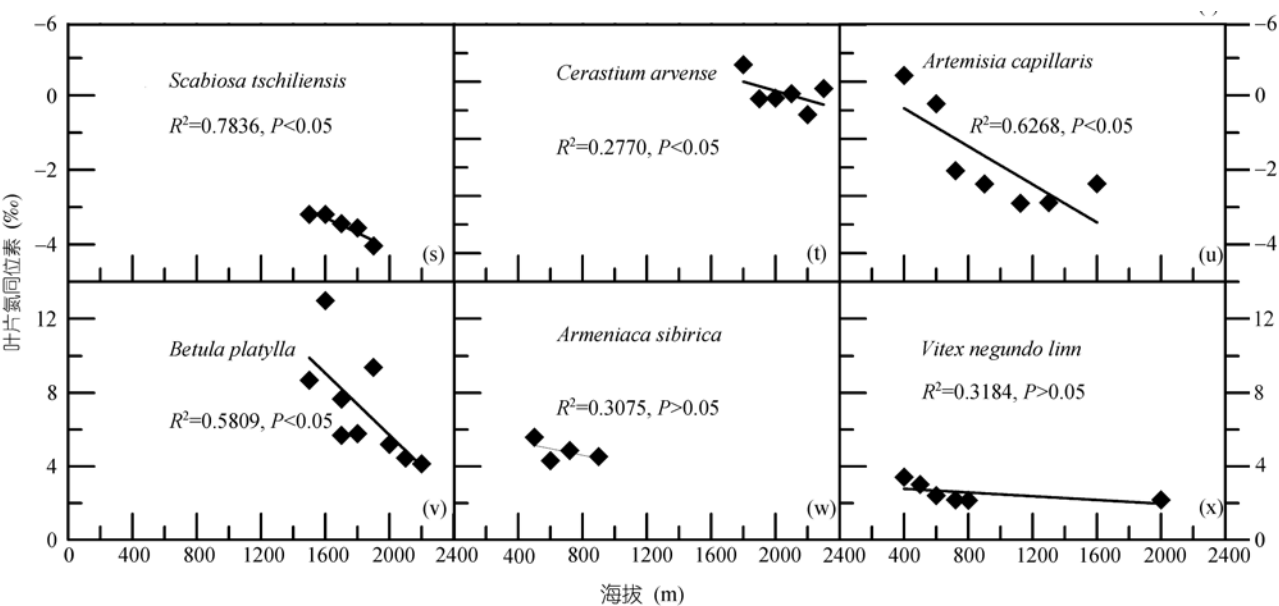


图 4 24 种植物叶片氮同位素组成随海拔高度的变化

除瞿麦 (*Dianthus superbus*)、白莲蒿 (*Artemisia sacrorum*) 2 种植物外, 其他 3 种植物叶片 $\delta^{15}N$ 与海拔高度之间表现为显著的正线性关系, 变重幅度因物种和小生境不同而有程度不同的差异; 第三种模式是植物叶片 $\delta^{15}N$ 随海拔高度增加而变轻(图 4(k)~(x)), 除卷耳 (*Cerastium arvense*)、岩茴香 (*Ligusticum tachiroei*)、山杏 (*Armeniaca sibirica*) 和荆条 (*Vitex negundo*) 4 种植物的 $\delta^{15}N$ 值未表现出与海拔高度的显著相关外, 其他 10 种植物叶片 $\delta^{15}N$ 与海拔之间呈显著负线性关系。

2.3 植物 $\delta^{15}N$ 与温度、降水的关系

较多研究认为温度和降水是影响植物氮同位素组成最重要的环境因子^[2,25-27]。为了区分本次研究中不同功能型植物氮同位素对温度、降水等环境因子的响应, 我们将乔木、灌木和草本植物从中挑出, 分别对乔木、灌木、草本不同功能型植物氮同位素组成与温度、降水的关系进行分析。图 5(a)和(b)显示, 单个乔木、灌木的氮同位素组成均随年均温度增加呈上升趋势, 且乔木的 $\delta^{15}N$ 与年均温度之间呈显著正线性关系。草本植物 $\delta^{15}N$ 与年均温度符合二次曲线关系(图 5(c)), 当温度低于 3.5℃ 时, 植物 $\delta^{15}N$ 随温度增加而偏负, 而当高于此值时 $\delta^{15}N$ 随温度增加而偏正。植物 $\delta^{15}N$ 与降水量的关系除山杏因样本数据点较少而随

降水量增加变轻不显著外, 其它植物均与降水量呈显著线性负相关关系(图 5(d)~(f))。

3 讨论

3.1 植物 $\delta^{15}N$ 组成以及不同功能型植物 $\delta^{15}N$ 的差异

在自然生态系统中, 植物 $\delta^{15}N$ 组成不仅在不同环境条件下会发生变化, 而且在植物种内和种间均存在显著差异^[23,28,29], 同种植物叶片的氮同位素组成随海拔高度也会发生不同程度的变化^[30]。本研究显示, 在东灵山地区, 植物种内和种间氮同位素均存在明显差异(表 2), 所测 28 种植物叶片的 $\delta^{15}N$ 变化在 -8.0‰~+14.0‰ 之间, 平均值为 -1.03‰, $\delta^{15}N$ 的这种分布范围要比 Dijkstra 等^[31] 调查的来自森林和草地两个生态系统(彼此相距不到 200 m) 的 16 种植物的 $\delta^{15}N$ 范围(-1.04‰~+1.080‰) 宽广得多, 几乎与全球植物 $\delta^{15}N$ 的分布范围(-10.0‰~+20.0‰) 接近^[32]。出现这种现象的原因可能是: 1) 研究区内同种植物对水分、温度等环境因子的变化反应不一, 植物为了适应环境条件的变化会从形态、生态及生理特性上表现出较大的差异(如有人沿水分环境梯度研究发现, 随环境变干, 植物叶片由大变小, 由薄变厚, 单位叶面积重增加^[33]); 2) 植物种间影响植物氮同位素组成的生理过程(如硝化还原酶同化氮过程、谷氨酸盐合成酶过程

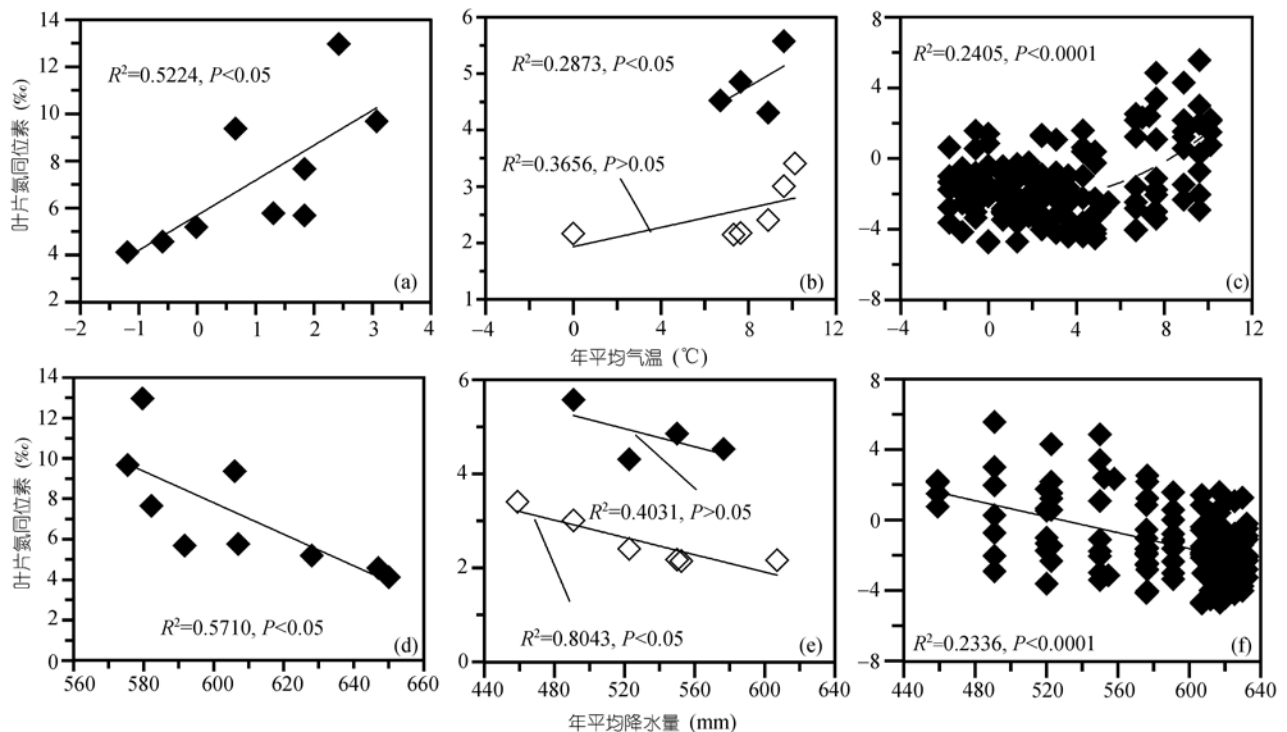


图 5 植物叶片氮同位素与气温和降水量的关系

(a)和(d)表示乔木(白桦, *Betula platyphylla*); (b)和(e)表示 2 种灌木, 其中实心钻石形代表山杏(*Armeria sibirica*), 空心钻石形代表荆条(*Vitex negundo*); 图 5(c)和(f)表示所有草本植物

等)可能存在较大差异; 3) 本研究区采样点因海拔梯度引起的气候环境条件可能彼此相差较大, 而 Dijkstra 等^[31]的研究区采样点气候环境条件可能彼此大致接近。

关于不同功能型植物氮同位素的研究, Dijkstra 等^[31]曾基于森林和草地两个生态系统 16 种植物(归属于豆科植物、非禾本草植物和禾本科植物 3 种植物功能型)的 139 个样品的氮同位素进行了分析, 结果是豆科植物 $\delta^{15}\text{N}$ 略偏负, 而禾本科植物和非禾本草植物 $\delta^{15}\text{N}$ 均偏正, 并把豆科植物氮同素偏负的原因解释为植物固定了大气氮所致。由于 Dijkstra 等^[31]在研究过程中采用的植物功能型分类标准与我们存在差异, 加上本次所调查的植物种与 Dijkstra 等^[31]调查的植物种几乎不同, 故二者的研究结果很难进行比较。但在本次研究中, 对于乔木、灌木和草本植物, 无论是单个植物种的 $\delta^{15}\text{N}$ 组成还是整个海拔范围内整体功能型植物 $\delta^{15}\text{N}$ 的平均值均具有显著差异, 氮同位素值的大小依次为乔木>灌木>草本, 表明不同功能型植物对海拔引起的气候环境因子的变化的适

应能力存在明显差异, 从而导致不同的氮代谢过程和氮循环。最近 Aranibar 等^[34]测定了南非不同土地利用梯度下不同功能型植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值, 发现相同土地利用梯度下草本植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值均显著小于乔木、灌木的相应值, 与本研究的结果相似。Ometto 等^[35]和 Aranibar 等^[34]认为草本植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 之所以显著低于乔木和灌木, 是因为草本植物从土壤中吸收的氮源($\delta^{15}\text{N}\text{-NO}_3$)的 $\delta^{15}\text{N}$ 值比乔木和灌木从土壤中吸收的氮源($\delta^{15}\text{N}\text{-NH}_4$)的 $\delta^{15}\text{N}$ 值明显要低。我们认为这种解释是比较合理的, 并且也适合于解释本次的研究结果, 其主要依据有 2 点: 1) 获取土壤中的无机氮(主要是铵态氮和硝态氮)是大多数植物的主要氮源(虽然一些植物也能通过叶片气孔或表皮直接从大气中吸收气态 NH_3 , 但此过程中的氮同位素分馏很小, 同位素分馏值与大气 N_2 的同位素效应极为接近), 而不同的氮源具有不同的氮同位组成, 目前普遍认为土壤无机氮中铵态氮的 $\delta^{15}\text{N}$ 值较硝态氮明显要高^[36]。根据 Aranibar 等的报道^[34,37], 喀拉哈里沙漠土壤铵态氮的 $\delta^{15}\text{N}$ 可比同一采样点的硝态氮高出 7‰(表 3)。尽管本

次研究没有测定土壤中不同氮源的 $\delta^{15}\text{N}$ 值,但我们可以推测研究区土壤中不同氮源的 $\delta^{15}\text{N}$ 可能也会具有这种特性。2) 不同功能型植物对土壤中不同化学形态氮源的吸收具有选择性。一般情况下,铵态氮是高大乔木和灌木偏向于优先吸收的氮源^[38],而硝态氮是草本植物偏向于优先吸收的氮源^[35]。例如,禾本科的马唐(*Digitaria sanguinalis*)(草本植物)偏向吸收硝态氮^[39],而针叶树种红杉(乔木)则偏向吸收铵态氮^[40]。本研究中,作为东灵山地区优势树种之一的白桦,其叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 显著高于相应灌木和草本植物,这在一定程度上又印证了我们的推测。但另一方面,根据Aranibar等^[34]的报道,不同功能型植物 $\delta^{15}\text{N}$ 组成与土壤氮库的矿化/硝化速率有关。由于土壤氮素矿化与硝化作用都是由微生物调控的生物过程来完成的,因此当土壤微生物或动物固持的土壤无机氮素,特别是铵态氮较多时,乔木、灌木优先吸收的氮源的有效性就会降低,这将在一定程度上又将影响乔木、灌木的 $\delta^{15}\text{N}$ 值组成,这意味着不同功能型植物 $\delta^{15}\text{N}$ 组成差异的原因还有待于进一步证实。

表 3 喀拉哈里沙漠土壤不同氮源 $\delta^{15}\text{N}$ 比较^{a)}

样点	土壤整体 $\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$	土壤铵态氮 $^{15}\text{N}/\text{‰}$	土壤硝态氮 $^{15}\text{N}/\text{‰}$
Tshane (356)	13.4	12.3	5.2
Okwa (407)	9.5	-0.3	-3.4
Maun (460)	7.8	5.5	4.3
Mongu (879)	4.8	5.8	1.4

a) 表中数据引自文献[34, 37], 括号内数据为样点年平均降水量, 单位为 mm

3.2 影响植物 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔变化的因素

整个研究区所采集的 28 种植物 179 个样品的平均 $\delta^{15}\text{N}$ 值与海拔的关系表现为二次型曲线。在 400~2300 m 的范围内,当海拔低于 1350 m 时植被 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔的增加而偏负,而高于此值时则随海拔的增加而偏正。说明在海拔低于 1350 m 时,水分是植物氮同位素分馏的主要控制因子,而当海拔高于 1350 m 时,随温度的逐步降低和降水量的增加,温度对氮同位素分馏的控制作用加强,温度成为氮同位素分馏的主要限制因子。北京东灵山地区属暖温带半湿润气候区,在海拔 1350 m 以下,气候干暖,而在 1350 m 以上则降水量相对丰富,气候湿冷,植物 $\delta^{15}\text{N}$ 随海

拔变化在 1350 m 处出现拐点,可能正是由于水热条件在此处发生了突变,从而导致整个研究区植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 与海拔的关系表现为二次型曲线。而在东非大裂谷埃塞俄比亚段,在 800~4000 m 的海拔范围内植被 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔增加表现出一致的负相关关系^[14]。Sah 和 Brumme^[11]也得出相同的结果,即针叶林西藏长叶松(*Pinus roxburghii*)叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 与海拔(1200~2200 m)表现为显著线性负相关关系。Mariotti 等^[10]把植物 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔高度增加逐渐偏负的原因解释为随海拔高度增加所引起的降水增加和温度降低的氮同位素效应。对于单个植物种而言,植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值并没有表现出随海拔增加而变化趋势完全一致的情形(图 4)。在分析的 24 种植物中(采集的 28 种植物中有 4 种植物受样本数的限制而未进行统计分析),有 14 种植物 $\delta^{15}\text{N}$ 值随海拔增加而降低,这与 Katja 等^[12]在瑞士阿尔卑斯山对豆科植物 $\delta^{15}\text{N}$ 与海拔关系的研究结果以及 Mariotti 等^[10]对法国山地植物 $\delta^{15}\text{N}$ 与海拔关系的研究结果接近。至于图 4 中的其他 10 个植物种,其中有 5 个显示出叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔上升呈变重的趋势(图 4(f)~(j)),而另外 5 种植物 $\delta^{15}\text{N}$ 则没有表现出明显的上升或下降趋势(图 4(a)~(e)),前者与 Yi 和 Yang^[15]对青藏高原植物 $\delta^{15}\text{N}$ 与海拔关系研究的结果一致,后者与 Vitousek 等观察的 *Metrosideros polymorpha* 叶片的 $\delta^{15}\text{N}$ 值随海拔变化的结果相似^[13]。上述单个植物种 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔变化所表现出的差异性可能有 3 个原因,首先是部分植物由于本身的遗传特性而不表现出随海拔变化的特征,其次是植物为了适应环境的变化改变其自身的生理结构而引起植物氮同位素分馏产生的种间差异,再者,个别植物的样品点太少可能也是出现上述结果的原因。

植物氮同位素组成随海拔高度的变化与改变的气候环境有关。海拔高度的变化会同时伴随气温、降水、光照和土壤条件(如土壤温度、水分、养分以及细菌活性等)以及叶片形态、植物生理特性等方面的变化,而这些变化又都是影响植物氮同位素分馏的重要因子,从而对植物叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 产生影响。由于本次研究在样品采集时尽可能地采集空旷、光照充足地区的植物,避开了局部阴影的影响,故光照对植物 $\delta^{15}\text{N}$ 在不同海拔高度上的影响是很小的。

温度是影响植物 $\delta^{15}\text{N}$ 组成的重要因子。Miller 和

Bowman^[24]研究发现, 植物氮同位素组成与土壤无机氮的有效性呈正相关. 根据Garten^[19]的结果, 高海拔地区因温度较低土壤的净硝化潜力明显要低于低海拔地区, 从而导致高海拔地区土壤无机氮的有效性降低, 而土壤无机氮又是植物获取的主要氮源. 因此, 植物叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 随温度降低(海拔增加)应该变轻. 本研究结果显示, 在海拔梯度上温度和乔木、灌木的 $\delta^{15}\text{N}$ 值之间分别存在显著正相关和弱正相关关系, 而与草本植物 $\delta^{15}\text{N}$ 之间存在显著二次型曲线关系, 说明温度对不同功能型植物 $\delta^{15}\text{N}$ 分馏均有不同程度的影响. 乔木、灌木 $\delta^{15}\text{N}$ 组成与年均温度之间的正相关关系与前人的研究结果一致, 如Liu等^[14]对东非裂谷带植物 $\delta^{15}\text{N}$ 组成与温度的关系研究、Martinelli等^[26]对来自美国、巴西、泰国、非洲和欧洲一些地区的植物平均 $\delta^{15}\text{N}$ 组成与温度关系的调查以及Muzuka^[41]对南非和坦桑尼亚两区域植物 $\delta^{15}\text{N}$ 与温度的关系研究都报道过植物 $\delta^{15}\text{N}$ 随温度增加而变重的现象. 草本植物 $\delta^{15}\text{N}$ 和温度之间的这种二次曲线关系又与植物 $\delta^{15}\text{N}$ 沿海拔的变化一致. 尽管乔木、灌木 $\delta^{15}\text{N}$ 组成与温度之间存在正相关关系, 但由于本研究所涉及的 28 种植物中只有 1 种乔木和 2 种灌木, 样本数量远小于所有草本植物(表 2), 因此草本植物 $\delta^{15}\text{N}$ 组成与温度的关系就成为影响整个植物 $\delta^{15}\text{N}$ 组成沿海拔变化的重要方面. 此外, 根据草本植物 $\delta^{15}\text{N}$ 与温度的这种关系, 我们认为在东灵山海拔 1350 m 以上地区, 温度可能是控制植物氮同位素随海拔变化的主要因子. 原因有 3 点: 1) 植物 $\delta^{15}\text{N}$ 随温度的变化可能与植物生长季温度高于或低于植物生长的最适温度有关. 2) 在东灵山海拔 1350 m 以上地区温度可能是植物生长的限制因子. 特别是夏季温度格外低, 例如在 1400, 2000 和 2300 m 处夏季(6~9 月)平均温度分别只有 16, 13 和 11℃ 左右. 而植物生长的限制因子往往也是植物同位素分馏的控制因子, 因此, 在东灵山 1350 m 以上地区, 植物 $\delta^{15}\text{N}$ 与温度之间可能存在负相关性, 这一点可从图 4 给出的 5 种植物 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔增加而变重(图 4(f)~(j))中得到体现. 3) 前人也有过类似的结果, 如Yi和Yang^[15]曾报道过在海拔 3250~4300 m 范围高寒草甸植物 $\delta^{15}\text{N}$ 随温度降低而增加的现象.

降水量也是影响植物 $\delta^{15}\text{N}$ 组成的一个重要因素. 当降水量过多或土壤湿度过大时, 土壤微生物活性

降低, 土壤呼吸速率剧减, 引起土壤中贫 ^{15}N , 从而影响植物组织的 $\delta^{15}\text{N}$. 在全球尺度上, 通常降水量增加会使植物氮同位素变轻, 降水量减少会使植物氮同位素变重^[16,26,37,42~45]. 本研究显示, 东灵山地区植物氮同位素组成与年均降水量之间存在显著的负相关关系(除山杏外, 图 5(e)), 与目前国际上对其它地区的研究结果相似^[16,37,44,45], 说明降水对该区植物氮同位素组成具有明显的分馏作用. 尽管如此, 但我们认为在东灵山海拔 1350 m 以上地区, 年降雨量不会是植物氮同位素组成随海拔变化的主要控制因子, 而在 1350 m 以下地区, 降水量则是影响植物氮同位素分馏的主要限制因子. 其理由是: 正如前面所述, 植物生长的限制因子通常也是控制植物同位素变化的关键因子. 在东灵山海拔 1350 m 以上地区, 年降雨量都在 620 mm 以上, 2000 m 以上地区甚至接近 650 mm^[46]. 尽管植物可利用的有效水分并不一定与年雨量成正比, 尤其是在高海拔的山区, 由于温度较低, 即使土壤并非一直处于冻结状态, 但土壤粘性增大, 因而植物可利用的水分反而减少, 但我们在东灵山 1350 m 以上的高海拔地区并未发现植物受到干旱胁迫的现象, 反而在低海拔处见到了植物受到水分胁迫的迹象(这是因为低海拔地区气温较高导致土壤水分蒸发加强, 使土壤中可利用的水分减少). 由此认为在东灵山 1350 m 以上地区植物生长不受水分限制, 这一点除了可以从我们调查的表土含水量随海拔增加而增大得到反映(图 6(a))外, 做为东灵山地区优势树种之一的白桦也是一个很好的例证, 原因是白桦具有喜湿冷的生活特性, 较适宜海拔高的生境, 海拔越高, 温度越低且湿度越大. 东灵山地区整体植物 $\delta^{15}\text{N}$ 之所以与海拔呈二次型曲线关系, 就在于在 1350 m 以上随海拔增加引起降低的温度对植物氮同位素分馏的控制作用加强, 也即增加降水量导致的植物氮同位素组成偏负效应小于受温度降低导致的植物氮同位素组成偏正效应.

根据Eshetu等^[47]和Aranibar等^[37]的研究, 除温度、降水等气候因素外, 植物氮同位素的富集主要来源于植物对土壤无机氮的吸收或对大气N素的固定. 鉴于本研究所采集的 28 种植物中只有 1 种植物为豆科植物(蓝花棘豆), 故在讨论影响植物氮同位素组成的因素中, 植物对大气氮素的固定在此不予考虑. 正

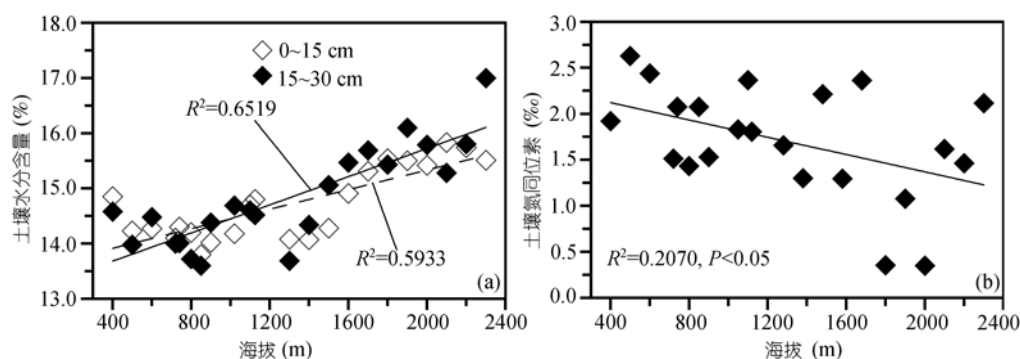


图6 土壤水分含量(a)与土壤氮同位素(b)随海拔梯度的变化

如前面所述, 植物 $\delta^{15}\text{N}$ 主要受到土壤中各种氮素源(硝酸盐和铵盐)同位素组成及其有效性的影响^[48], 因而植物 $\delta^{15}\text{N}$ 与土壤氮源的氮同位素密切相关^[36]. 本研究中, 尽管少数植物 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔上升而增加或变化很小, 但多数植物种 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔增加是减少的(图 4). 主要原因可能有两点: 1) 土壤氮素的矿化/硝化作用可以指示土壤的氮素有效性, 土壤的净氮矿化/硝化作用越强说明土壤氮素的有效性越高^[49]. 通常植物氮同位素与土壤净硝化作用呈正相关, 高海拔地区土壤的净硝化作用明显要低于低海拔地区^[24], 从而导致高海拔地区土壤无机氮的有效性降低; 2) 土壤氮同位素的分馏过程与微生物活动有关^[50], 微生物的活性与种群大小又和土壤温度、水分含量等密切相关. 在东灵山低海拔地区, 由于土壤温度相对较高而降水相对较少, 较干暖的环境使土壤硝化细菌和氨化细菌活动加强, 土壤矿化/硝化速率较高, 土壤 NO 等气体通量增大, 而微生物在吸收同化无机氮的过程中优先吸收同化 ^{14}N , 从而导致土壤富集 ^{15}N ^[37], 使植物 $\delta^{15}\text{N}$ 变重. 而在东灵山高海拔地区, 降雨量较多但温度较低, 冷湿的环境使土壤微生物活性降低, 土壤呼吸速率剧减, 土壤中轻同位素 ^{14}N 富集(土壤中贫 ^{15}N), 相对于低海拔地区植物则贫 ^{15}N ^[51]. 因此, 东灵山多数植物叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔增加而偏负可能与潮湿环境下土壤呼吸速率降低引起土壤随海拔上升而贫 ^{15}N 有关(图 6(b)). 但在东灵山 1350 m 以上地区植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 整体沿海拔呈上升趋势, 表明除水分条件对植物 $\delta^{15}\text{N}$ 分馏的影响外, 温度的影响可能会叠加在降水作用之上, 同时也包括植物所生长的环境要素如土壤类型、地貌等对植物同位素分馏的影响.

随着海拔增加, 植物叶片N含量增加(也有降低

的, 如Sah和Brumme^[11]曾报道过针叶林植物叶片N含量沿海拔增加而降低), 并且与其叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 在海拔高度上呈显著正相关关系^[26,52,53]. 本研究中基于叶片干重的N含量随海拔变化呈二次型曲线(图 7(a)), 与植物平均 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔的变化相似(图 3), 且叶片氮含量与植物氮同位素之间呈显著的正相关关系(图 7(b)), 说明叶片N含量对植物 $\delta^{15}\text{N}$ 组成产生一定影响. Schulze等^[54]曾报道过阿拉斯加北部沿海拔梯度云杉属植物($R^2=0.53$, $n=19$, $P<0.001$)和葡萄属植物($R^2=0.32$, $n=12$, $P<0.01$)氮同位素组成与叶片氮含量的关系, 与本研究的结果类似. 至于叶片N含量随海拔变化呈二次型曲线我们认为主要有3点原因: 1) 植物叶片氮含量与土壤氮的有效性、植物生长速度以及氮在植物地上、地下器官的分配有关. 土壤氮的有效性越低, 或氮素分配给植物地下组织的越多和植物生长速度越慢, 叶片氮含量就越低^[53]. 如前所述, 在东灵山海拔 1350 m 以下的地区, 土壤的净氮硝化作用随海拔降低而加强, 土壤氮的有效性增加, 植物叶片氮含量因而较高. 2) 在 1350 m 以上的地区, 叶片N含量随海拔升高而增加可能是高海拔植物叶片受低温和生长季较短的影响, 植物对其生存环境的进化适应而使更多的N分配到叶片的光合器官内, 因而使得叶N含量增加^[55]. 对此前人也有类似的结果, 如Körner^[56], Friend和Wodward^[57]曾报道过高海拔地区植物叶片氮含量随海拔上升而增加的现象. 3) 大气氮沉降通常沿海拔上升而增加^[58], 因此也不排除来自大气氮沉降的高氮供应可能也是东灵山海拔 1350 m 以上地区植物叶片N含量增加的原因. 然而, 尽管植物 $\delta^{15}\text{N}$ 与叶片N含量呈正相关关系, 但我们

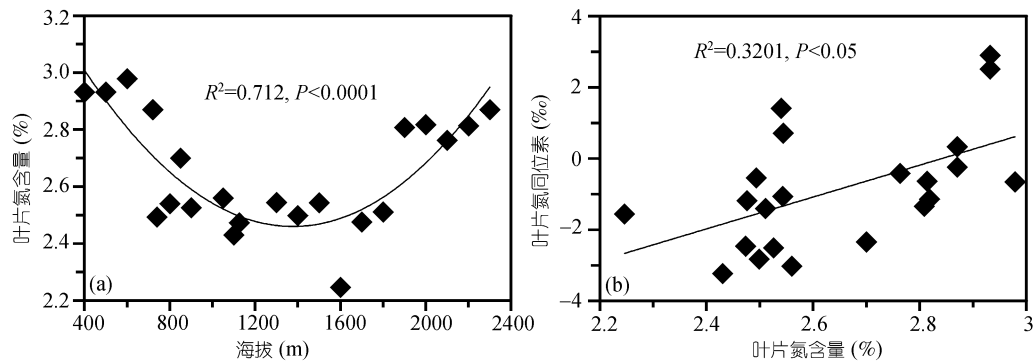


图 7 植物叶片氮含量随海拔高度的变化(a)及其与植物叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 的关系(b)

认为这只是一表象, 叶片 N 含量不会是控制植物 $\delta^{15}\text{N}$ 变化的关键因子, 原因是在不考虑植物对大气氮素固定的情况下, 植物 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔的变化是由不同海拔高度上土壤的氮同位素组成所决定的, 而由海拔引起的一系列环境因素中的气温、降水的变化往往起到了关键作用, 同时随海拔梯度改变的温度效应和水分效应引起的植物对氮同位素的生理代谢过程和分馏机制的改变也是不可忽视的重要原因. 当然, 影响植物氮同位素变化的机制非常复杂, 是否还有其他因素的影响仍需要进一步的研究.

4 结论

(1) 东灵山地区植物叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 值分布范围为 -8.0‰ ~ 14.0‰ , 均值为 -1.03‰ ; 乔木、灌木和草本 3 类不同功能型植物 $\delta^{15}\text{N}$ 值的大小依次为乔木>灌木>草本. 除植物个体和种间存在差异外, 不同功能型植物对土壤中具有不同 $\delta^{15}\text{N}$ 值氮源的选择性吸收可能

是主要原因.

(2) 研究区 28 种植物平均 $\delta^{15}\text{N}$ 值与海拔呈二次型曲线关系, 低于 1350 m 时植被 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔增加而偏负, 而高于此值时则随海拔增加而偏正. 前者水分是植物氮同位素分馏的主要控制因子, 后者温度是氮同位素分馏的主要限制因子. 单个植物种 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔上升表现为增加、降低和变化不明显 3 种模式, 植物本身的遗传特性、植物适应环境改变其自身的生理结构而引起植物氮同位素分馏产生的种间差异以及个别植物样品数量较少可能是主要原因.

(3) 年均降雨量与植物 $\delta^{15}\text{N}$ 呈显著线性负相关关系(山杏除外), 而年均温度与乔木、灌木 $\delta^{15}\text{N}$ 呈正相关关系, 与草本植物 $\delta^{15}\text{N}$ 呈显著二次曲线关系. 叶片 N 含量不是控制植物 $\delta^{15}\text{N}$ 分馏的关键因子, 植物 $\delta^{15}\text{N}$ 随海拔的变化与不同海拔高度上土壤的氮同位素组成有关, 其中由海拔引起的气温、降水的变化起到了关键作用.

致谢 感谢马燕工程师在氮同位素分析过程中提供的帮助. 同时对评审专家提出的建设性的修改意见, 在此谨表谢意.

参考文献

- 1 Dawson T E, Mambelli S, Plamboeck A H, et al. Stable isotopes in plant ecology. *Ann Rev Ecol Syst*, 2002, 33: 507—509[doi]
- 2 Handley L L, Austin A T, Robinson D, et al. The ^{15}N natural abundance ($\delta^{15}\text{N}$) of ecosystem samples reflects measures of water availability. *Aust J Plant Physiol*, 1999, 26: 185—199[doi]
- 3 Herczeg A L, Smith A K, Dighton J C. A 120-year record of changes in nitrogen and carbon cycling in Lake Alexandrina, South Australia: C/N, $\delta^{15}\text{N}$, and $\delta^{13}\text{C}$ in sediments. *Appl Geochem*, 2001, 16: 73—84[doi]
- 4 Müller A, Voss M. The palaeoenvironments of coastal lagoons in the southern Baltic Sea, II. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ ratios of organic matter-sources and sediments. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 1999, 145: 17—32[doi]

- 5 Altabet M A, Franeois R, Murray D W, et al. Climate-related variations in denitrification in the Arabian Sea from sediment $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratios. *Nature*, 1995, 373: 506—509[[doi](#)]
- 6 Teranes J L, Bernaseconi S M. The record of nitrate utilization and productivity limitation provided by $\delta^{15}\text{N}$ values in lake organic matter—a study of sediment trap and core sediments from Bal-deggersee, Switzerland. *Limnol Oceanogr*, 2000, 45: 801—813
- 7 胡耀武, Ambrose S H, 王昌燧. 贾湖遗址人骨的稳定同位素分析. *中国科学 D 辑: 地球科学*, 2007, 37(1): 94—101
- 8 Heaton T H E. The $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratios of plants in South Africa and Namibia: Relationship to climate and coastal/saline environments. *Oecologia*, 1987, 74: 236—246[[doi](#)]
- 9 万祎, 胡建英, 安立会, 等. 利用稳定氮和碳同位素分析渤海湾食物网主要生物种的营养层次. *科学通报*, 2005, 50(7): 708—712
- 10 Mariotti A, Pierre D, Vedy J C, et al. The abundance of natural nitrogen 15 in the organic matter of soils along an altitudinal gradient. *Catena*, 1980, 7: 293—300
- 11 Sah S P, Brumme R B. Altitudinal gradients of natural abundance of stable isotopes of nitrogen and carbon in the needles and soil of a pine forest in Nepal. *J For Sci*, 2003, 49(1): 19—26
- 12 Katja A J, Andress L, Josef N, et al. Symbiotic N_2 fixation of various legume species along an altitudinal gradient in the Swiss Alps. *Soil Biol Biochem*, 2000, 32: 1043—1052[[doi](#)]
- 13 Vitousek P M, Shearer G, Daniel H K. Foliar ^{15}N natural abundance in Hawaiian rainforest: patterns and possible mechanisms. *Oecologia*, 1989, 78: 383—388[[doi](#)]
- 14 刘晓宏, 赵良菊, Menassie G, 等. 东非大裂谷埃塞俄比亚段内 C_3 植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 及其环境指示意义. *科学通报*, 2007, 52(2): 199—206
- 15 Yi X F, Yang Y Q. Enrichment of stable carbon and nitrogen isotopes of plant populations and plateau pikas along altitudes. *J Animal Feed Sci*, 2006, 15: 661—667
- 16 Amundson R, Austin A T, Schur E A, et al. Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen. *Global Biogeochem Cycles*, 2003, 17(1): 1031[[doi](#)]
- 17 Handley L L, Raven J A. The use of natural abundance of nitrogen isotopes in plant physiology and ecology. *Plant Cell Environ*, 1992, 15: 965—985[[doi](#)]
- 18 Robinson D. $\delta^{15}\text{N}$ as an integrator of the nitrogen cycles. *Trends Ecol Evol*, 2001, 16: 153—162[[doi](#)]
- 19 Garten C T J. Variation in foliar ^{15}N abundance and the availability of soil nitrogen on Walker Branch Watershed. *Ecology*, 1993, 74: 2098—2113[[doi](#)]
- 20 Garten C T, van Miegrot H. Relationships between soil nitrogen dynamics and natural ^{15}N abundance in plant foliage from the Great Smoky Mountain National Park. *Canadian J For Res*, 1994, 24: 1636—1645[[doi](#)]
- 21 Codron J, Codron D, Lee-Thorp J A, et al. Taxonomical, anatomical and spatial-temporal variations in the stable carbon and nitrogen isotopic compositions of plants from an African savanna. *J Archaeol Sci*, 2005, 32: 1757—1772[[doi](#)]
- 22 Schulze E D, Gebauer G, Ziegler H. Estimates of nitrogen fixation by trees on an aridity gradient in Namibia. *Oecologia*, 1991, 88: 451—455[[doi](#)]
- 23 Handley L L, Odee D, Scrimgeour C M. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ patterns in savanna vegetation: dependence on water availability and disturbance. *Funct Ecol*, 1994, 8: 306—314[[doi](#)]
- 24 Miller A E, Bowman W D. Variation in ^{15}N natural abundance and nitrogen uptake traits among co-occurring alpine species: do species partition by nitrogen form? *Oecologia*, 2002, 130: 609—616[[doi](#)]
- 25 Austin A T, Sala O E. Foliar $\delta^{15}\text{N}$ is negatively correlated with rainfall along the IGBP transect in Australia. *Aust J Plant Physiol*, 1999, 26: 293—295[[doi](#)]
- 26 Martinelli L A, Piccolo M C, Townsend A R, et al. Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: tropical versus temperate forests. *Biogeochemistry*, 1999, 46: 45—65
- 27 Schuur E A G, Matson P A. Net primary productivity and nutrient cycling across a mesic to wet precipitation gradient in Hawaiian montane forest. *Oecologia*, 2001, 128: 431—442[[doi](#)]
- 28 Evans R D. Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition. *Trends Plant Sci*, 2001, 6: 121—126[[doi](#)]
- 29 Kolb K J, Evans R D. Implications of leaf nitrogen recycling on the nitrogen isotope composition of deciduous plant tissues. *New Phytol*, 2002, 156: 57—64[[doi](#)]
- 30 Garten C T, Schwab A B, Shirshac T L. Foliar retention of ^{15}N tracers: implications for net canopy exchange in low-and high-elevation forest ecosystems. *For Ecol Manag*, 1998, 103: 211—216[[doi](#)]
- 31 Dijkstra P, Williamson C, Menyailo O, et al. Nitrogen stable isotope composition of leaves and roots of plants growing in a forest and a meadow. *Isotopes Environ Health Stud*, 2003, 39(1): 29—39[[doi](#)]
- 32 Peterson B J, Fry B. Stable isotopes in ecosystem studies. *Ann Rev Ecol Syst*, 1987, 18: 293—320[[doi](#)]

- 33 Castro-Diez P, Villar-Savador P, Perez-Rontome C, et al. Leaf morphology and leaf chemical composition in three *Quercus* (Fagaceae) species along a rainfall gradient in NE Spain. *Trees*, 1997, 11: 127—134
- 34 Aranibar J N, Anderson I C, Epstein H E, et al. Nitrogen isotope composition of soils, C₃ and C₄ plants along land use gradients in southern Africa. *J Arid Environ*, 2008, 72: 326—337[[doi](#)]
- 35 Ometto J, Ehleringer J, Domingues T, et al. The stable carbon and nitrogen isotopic composition of vegetation in tropical forests of the Amazon Basin, Brazil. *Biogeochemistry*, 2006, 79: 251—274[[doi](#)]
- 36 Höglberg P. ¹⁵N natural abundance in soil-plant systems. *New Phytol*, 1997, 137: 179—203[[doi](#)]
- 37 Aranibar J N, Otter L, Macko S A. Nitrogen cycling in the soil-plant system along a precipitation gradient in the Kalahari sands. *Glob Change Biology*, 2004, 10: 359—373[[doi](#)]
- 38 Stewart G R, Schmidt S. Evolution and ecology of plant mineral nutrition. In: Press M C, Scholes J D, Barker M G, eds. *Physiological Plant Ecology*. Oxford: Blackwell Science, 1999. 91—114
- 39 Wolfson M M, Cresswell C F. The effect of nitrogen on the development and photosynthetic activity of *Digitaria eriantha* Steud. subsp. *eriantha*. *J Grassland Soc South Afr*, 1984, 1: 33—36
- 40 Bowden R D, Beihalle G T, Bowden W B. Foliar uptake of ¹⁵N from simulated cloud water by red spruce (*Picea rubens*) seedling. *Can J For Res*, 1989, 19: 382—386[[doi](#)]
- 41 Muzuka A N. Isotopic compositions of tropical East African flora and their potential as source indicators of organic matter in coastal marine sediments. *J Afr Earth Sci*, 1999, 3: 757—766[[doi](#)]
- 42 Schulze E D, Farquhar G D, Miller J M, et al. Interpretation of increased foliar $\delta^{15}\text{N}$ in woody species along a rainfall gradient in northern Australia. *Aust J Plant Physiol*, 1999, 26: 296—298
- 43 Swap R J, Aranibar J N, Dowty P R, et al. Natural abundance of ¹³C and ¹⁵N in C₃ and C₄ vegetation of southern Africa: patterns and implications. *Global Change Biol*, 2004, 10: 350—358[[doi](#)]
- 44 David R. $\delta^{15}\text{N}$ as an integrator of the nitrogen cycle. *Trends Ecol Evol*, 2001, 16(3): 153—162[[doi](#)]
- 45 Brenner D L, Amundson R, Baisden W T, et al. Soil N and ¹⁵N variation with time in a California annual grassland ecosystem. *Geochem Cosmo Chin Acta*, 2001, 65(22): 4171—4186[[doi](#)]
- 46 Wang G, Han J, Faiia A, et al. Experimental measurements of leaf carbon isotope discrimination and gas exchange in the progenies of *Plantago depressa* and *Setaria viridis* collected from a wide altitudinal range. *Physiol Plant*, 2008, 134: 64—73[[doi](#)]
- 47 Eshetu Z, Hogberg P. Effects of land use on ¹⁵N natural abundance of soils in Ethiopian highlands. *Plant Soil*, 2000, 22: 109—117[[doi](#)]
- 48 Shearer G B, Kohl D H. Estimates of N₂ fixation in ecosystems: the need and basis of the ¹⁵N natural abundance method. In: Rundel P W, Ehleringer J R, Nagy K A, eds. *Stable Isotopes in Ecological Research*. New York: Springer-Verlag, 1989. 342—374
- 49 Binkley D, Hart S C. The component of nitrogen availability assessment in forest soil. *Adv Soil Sci*, 1989, 10: 57—112
- 50 Delwiche C C, Steyn P L. Nitrogen isotope fractionation in soils and microbial reactions. *Environ Sci Tech*, 1970, 4: 929—935[[doi](#)]
- 51 Koch P L, Behrensmeyer A K, Fogel M. The isotopic ecology of plants and animals in Amboseli National Park, Kenya. *Geophysical Laboratory, Carnegie Institute Year Book 1990/1991*, 1991. 163—171
- 52 Hikosaka K, Nagamatsu D, Ishii H S. Photosynthesis-nitrogen relationships in species at different altitudes on Mount Kinabalu, Malaysia. *Ecol Res*, 2002, 17: 305—313[[doi](#)]
- 53 Agren G I, Bosatta E. *Theoretical Ecosystem Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996
- 54 Schulze E D, Chapin F S III, Gebauer G. Nitrogen nutrition and isotope differences among life forms at the northern tree-line of Alaska. *Oecologia*, 1994, 100: 406—412[[doi](#)]
- 55 Körner C, Diemer M. *In situ* photosynthesis responses to light, temperature, and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. *Funct Ecol*, 1987, 1: 179—194[[doi](#)]
- 56 Körner C. The nutritional status of plants from high altitudes: a worldwide comparison. *Oecologia*, 1989, 81: 379—391
- 57 Friend A D, Woodward F I. Evolutionary and ecophysiological responses of mountain plants to the growing season environment. *Adv Ecol Res*, 1990, 20: 59—124[[doi](#)]
- 58 Fowler D, Cape N, Leith I D, et al. The influence of altitude on rainfall composition at Great Dun Fell. *Atmos Environ*, 1988, 22: 1355—1366[[doi](#)]