

# 亚高寒草甸植物叶片生理指标对坡向的响应

刘旻霞\* 赵瑞东 张 灿 李 瑞 邵 鹏

(西北师范大学地理与环境科学学院, 兰州 730070)

**摘 要** 研究了甘南亚高寒草甸不同坡向条件下矮嵩草、狼毒和棘豆叶片的叶绿素、游离脯氨酸和可溶性糖含量,以及稳定碳同位素( $\delta^{13}\text{C}$ )的变化,分析干旱胁迫条件下,植物适应干旱胁迫的生理机制.结果表明:随着坡向由北坡-西北坡-西坡-西南坡到南坡的变化,土壤含水量(北坡 $0.36\text{ g}\cdot\text{g}^{-1}$ ,南坡 $0.15\text{ g}\cdot\text{g}^{-1}$ )呈降低趋势,土壤温度(北坡 $14.76\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,南坡 $24.85\text{ }^{\circ}\text{C}$ )和光照度(北坡 $540.34\text{ lx}$ ,南坡 $744.12\text{ lx}$ )呈增加趋势;植物物种的组成也随之发生了变化,北坡主要有灌木金露梅及杂类草,而南坡主要有禾草类物种.3种植物叶片的脯氨酸、可溶性糖、叶绿素含量及稳定碳同位素( $\delta^{13}\text{C}$ )随着坡向的变化均有不同程度的变化,且物种不同,各物种的生理指标变化幅度也有差异.在坡向梯度上,3种植物的脯氨酸、可溶性糖含量和稳定碳同位素与土壤含水量均呈显著负相关,与温度和光照强度呈显著正相关;植物叶片叶绿素与土壤含水量呈显著正相关,与温度和光照强度呈显著负相关.其中,土壤含水量是坡向梯度上影响植物生长的关键因子.植物叶片生理指标(脯氨酸、可溶性糖及叶绿素等)可以作为衡量植物抗逆性的因素,3种植物的抗性大小顺序为:矮嵩草>狼毒>棘豆.

**关键词** 植物叶片; 稳定碳同位素; 环境因子; 亚高寒草甸

**Responses of physiological parameters in plants on sub-alpine meadow to slope aspects.** LIU Min-xia\*, ZHAO Rui-dong, ZHANG Can, LI Rui, SHAO Peng (Department of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China).

**Abstract:** Variations of chlorophyll, free proline, soluble sugar content and stable carbon isotope composition ( $\delta^{13}\text{C}$ ) of *Kobresia humilis*, *Stellera chamaejasme* and *Oxytropis ochrocephala* were studied on different slope aspects of sub-alpine meadow in Gannan, and the physiological mechanism of plant adaptation to drought stress was discussed as well. The results showed that soil water content (north slope  $0.36\text{ g}\cdot\text{g}^{-1}$ , south slope  $0.15\text{ g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) decreased, and soil temperature (north slope  $14.76\text{ }^{\circ}\text{C}$ , south slope  $24.85\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), light intensity (north slope  $540.34\text{ lx}$ , south slope  $744.12\text{ lx}$ ) increased from north, west north slope, west slope, west south slope and south slope. Plant species composition also changed accordingly. Main species were shrub (*Potentilla fruticosa*) and forbs on north slope, and grass on south slope. The contents of proline, soluble sugar, chlorophyll and stable carbon isotope of three plant species changed from north to south slope, and the amplitude of variation of physiological parameters also differed among species. The contents of proline, soluble sugar and stable carbon isotope showed a significant negative correlation with soil water content, and correlated significantly positively with soil temperature and light intensity. The chlorophyll content was correlated significantly positively with soil water content, and significantly negatively with soil temperature and light intensity, and soil water content was the key factor influencing plant survival growth at aspect gradient. The results showed that the physiological parameters of plant leaf could be used as an index of plant stress resistance, and the resistance of 3 species was in order of *Kobresia humilis* > *Stellera chamaejasme* > *Oxytropis ochrocephala*.

**Key words:** plant leaf;  $\delta^{13}\text{C}$ ; environmental factor; sub-alpine meadow.

叶片是陆地植物主要的光合作用器官,并且对外界环境的改变最敏感,其对环境变化的响应包括叶解剖结构和光学特性等的改变<sup>[1-2]</sup>.水分的亏缺对叶片生理特性的影响特别显著.在正常生长情况下,由于存在防御系统,植物体内自由基代谢保持平衡状态<sup>[3]</sup>.在忍受逆境胁迫的时候,植物体会产生一系列的生理生化反应.

作为渗透调节物质之一的脯氨酸,在遭受干旱等胁迫时植物体内会快速积累,这些累积的脯氨酸通过渗透调节,从而增强植物的抗逆性<sup>[4]</sup>.可溶性糖同样是植物重要的渗透调节物质之一,其含量的增加是植物对于干旱胁迫的适应机制,含量的变化也能反映其受到胁迫的程度<sup>[5]</sup>.植物进行光合作用的主要物质是叶绿素.叶绿素含量的多少与光合作用密切相关,它们影响植物生长速度的快慢和有机物质的积累<sup>[6]</sup>.稳定同位素( $\delta^{13}\text{C}$ )是反映植物叶片长期生理状况的一个较为稳定的指标<sup>[7-8]</sup>. $\text{CO}_2$ 在通过光合作用形成有机质的过程中,会产生碳同位素的分馏.这种分馏的多少不仅与植物的遗传性密切相关,而且还受到了生长环境等因素的影响<sup>[8]</sup>.由于环境的作用,同种植物的不同个体,甚至同一个体不同部位或器官的 $\delta^{13}\text{C}$ 都存在很大的差异,植物种内 $\delta^{13}\text{C}$ 差异可达3‰~6‰<sup>[9]</sup>.环境变化对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响主要是通过影响叶片的气孔导度( $g_s$ )及净光合速率( $P_n$ )而产生的.水、热和光照的差异会给叶片的光合速率和气孔开闭等造成影响,因而会影响植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的组成.

青藏高原是世界特殊或极端环境类型最多的地区之一,也是人类尚未充分开发利用的珍贵遗传资源宝库.近年来,青藏高原特殊的植物资源及其生境正面临着人类活动和全球气候变暖的威胁<sup>[10-11]</sup>.微地形坡向是青藏高原的主要地形因子之一,在几百米的尺度上,生境因子、植物群落结构、物种多样性等变化剧烈,导致其生理指标也随之发生很大变化.迄今,对青藏高原高山植物忍受极端环境(如寒冷、强辐射、降水少、气压低和频繁的疾风与冰雹等)的生理生态特性进行了大量研究<sup>[12-13]</sup>.但对于青藏高原高寒草甸植被,特别是其生理指标结合稳定同位素技术研究微地形与高山植物之间的关系还鲜有报道.为此,本文以青藏高原东北部的典型亚高寒草甸植物为研究对象,通过对不同坡向常见植物叶片生理指标及 $\delta^{13}\text{C}$ 变化的研究,探讨亚高寒草甸植物稳定碳同位素及渗透调节物质与环境因子之间的关系,旨在为从生理水平揭示高寒草甸植物的抗性机

理提供科学依据,为选育优质牧草种子提供技术支持.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于甘南藏族自治州合作市的当周沟(34°56' N, 102°54' E),海拔 3005 m.年均气温 2.1℃,年均降水量 558.9 mm.最冷的 12 月至次年 2 月平均气温-8.8℃,最热的 6—8 月平均气温为 11.6℃,≥0℃的年积温为 1732℃.南坡和西南坡主要以莎草科和禾本科植物为主;西坡主要以豆科植物为主;西北坡和北坡主要以金露梅(*Potentilla fruticosa*)灌丛及其他杂类草为主要优势种.土壤为高寒草甸土.

1.2 试验设计

于 2013 年 7—8 月进行野外试验,在当周沟附近选择 2 个南北坡差异较为明显的山地,用 360°罗盘测定坡向,在山体中部位置,采用逆时针方向布设 5 个研究样地,标记为北坡(N)、西北坡(NW)、西坡(W)、西南坡(SW)和南坡(S),样地间距 22~32 m.在每个样地中部,沿山体垂直方向布设大小均为 50 cm×50 cm 的 4 个调查样方,间隔 1 m,调查其物种数、个体数及盖度.在不同的样地分别采摘相应的健康植物标记并取样,采集每种植物的叶子 90 g,放入液氮罐中保鲜.用直径 5 cm 的土钻在每个样方内采用五点法钻取 5 钻土壤(0~20 cm 土层),混合装入铝盒.样方布设见图 1.

1.2.1 环境因子测定 用烘干法测定土壤含水量,3 次重复.用 EM50 (Decagon, USA) 测量土壤温度,3 次重复.用 Sunfleck Ceptometer (ZDS-10 型) 测量各样

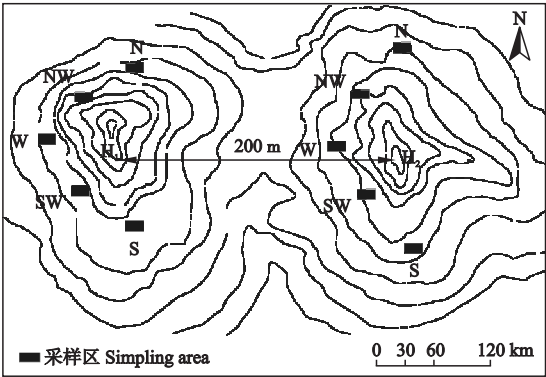


图 1 研究区样地分布  
Fig.1 Distribution of sampling plots in the study area.  
N: 北坡 North slope; NW: 西北坡 Northwest slope; W: 西坡 West slope; SW: 西南坡 Southwest slope; S: 南坡 South slope. 下同 The same below.

地光照强度,测量高度距离地面约 60 cm.

**1.2.2 植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$  值的测定** 把植物样品用超纯水洗净并自然晾干,设置 70 ℃ 烘干至恒量,粉碎至均匀后,取 2 mg 植物样品置入 TOC/TNb 分析仪中,将样品燃烧成  $\text{CO}_2$  并收集.利用碳同位素质谱仪 MAT-253 型(Finigan 公司)分析 $\delta^{13}\text{C}$  值. $\delta^{13}\text{C}=(R_{\text{sam}}/R_{\text{sta}}-1)\times 1000$ .式中: $R_{\text{sam}}$  为植物样品的 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  值; $R_{\text{sta}}$  为通用的 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  标准化石标样(一种出自美国南卡罗来纳州的碳酸盐陨石).

**1.2.3 植物叶片生理指标测定** 脯氨酸含量采用酸性茚三酮比色法测定;可溶性糖分析采用蒽酮比色法测定;叶绿素含量采用乙醇浸提法测定<sup>[14]</sup>.每个样品重复测定 3 次.

1.3 数据处理

采用 Excel 2007 软件进行数据分析,用 SPSS 17.0 软件进行 one-way ANOVA 差异性检验和相关性分析( $\alpha=0.05$ ).利用 SigmaPlot 12.0 作图,利用 CANOCO 4.5.1 进行去趋势对应分析(detrended correspondence analysis,DCA)分析.

2 结果与分析

2.1 不同坡向物种组成

所有坡向中有植物 24 科 56 属 85 种.其中,北坡和西北坡物种较多,分别为 20 科 49 属 70 种和 18 科 44 属 63 种,西坡有 16 科 39 属 49 种,西南坡和南坡的物种较少,分别有 13 科 28 属 40 种和 11 科 19 属 20 种.优势种随坡向发生了较大变化,北坡和西北坡植物群落以杂类草及灌木金露梅(*Potentilla fruticosa*)为优势种;西坡以豆科植物为优势种;而西南坡和南坡的物种较少,主要以莎草科的矮嵩草(*Kobresia humilis*)、禾本科的三刺草(*Aristida trisetata*)和龙胆科的秦艽(*Gentiana macrophylla*)等为主(图2).

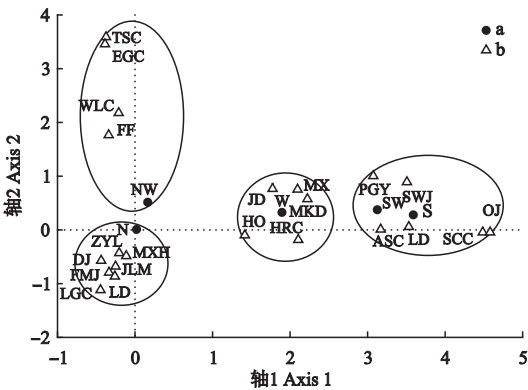


图2 坡向(a)和重要物种(b)的DCA 排序图  
Fig.2 DCA ordination diagram of slopes (a) and main species (b).

FMJ: 风毛菊 *Saussurea hieracioides*; HRC: 火绒草 *Leontopodium chunii*; PGY: 蒲公英 *Taraxacum lugubre*; SWJ: 山莴苣 *Lactuca indica*; ASC: 矮嵩草 *Kobresia humilis*; DJ: 大蓟 *Euphorbia esula*; LD: 龙胆 *Gentiana squarr*; QJ: 秦艽 *Gentiana macrophylla*; LGC: 老鹳草 *Geranium pylzowianum*; EGC: 鹅观草 *Roegneria kamoji*; SCC: 三刺草 *Aristida trisetata*; HQ: 黄芪 *Astragalus polycladus*; JD: 棘豆 *Oxytropis ochrocephala*; MKD: 米口袋 *Gueldenstaedtia verna*; MX: 苜蓿 *Medicago falcata*; ZYL: 珠芽蓼 *Polygonum viviparum*; TSC: 唐松草 *Thalictrum alpinum*; WLC: 委陵菜 *Potentilla anserina*; JLM: 金露梅 *Potentilla fruticosa*; MXH: 马先蒿 *Pedicularis kansuensis*; LD: 狼毒 *Stellera chamaejasme*; FF: 防风 *Divaricate saposchnikovia*.

矮嵩草、狼毒和棘豆是不同坡度共有种.

2.2 土壤因子随坡向的变化

由图3可以看出,两座山不同坡向梯度上,土壤含水量均是北坡较高,而南坡较低,总体表现为北坡>西北坡>西坡>西南坡>南坡,各坡向之间差异显著.土壤温度变化趋势为南坡>西南坡>西坡>西北坡>北坡,南坡高达 24.85 ℃,北坡只有 14.76 ℃,差异显著.光照强度总体表现为南坡>西南坡>西坡>西北坡>北坡,南坡最高,为 744.12 lx,而北坡只有 540.34 lx,差异显著.

2.3 植物叶片生理指标随坡向的变化

由图4可知,在不同坡向梯度上,矮嵩草、狼毒

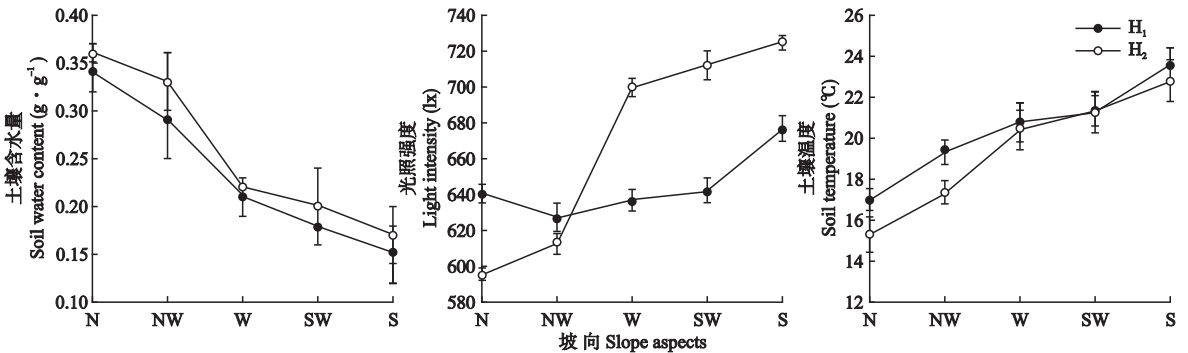


图3 不同坡向环境因子的变化  
Fig.3 Variation of environmental factors at different slopes.  
H<sub>1</sub>: 山1 Hill 1; H<sub>2</sub>: 山2 Hill 2.

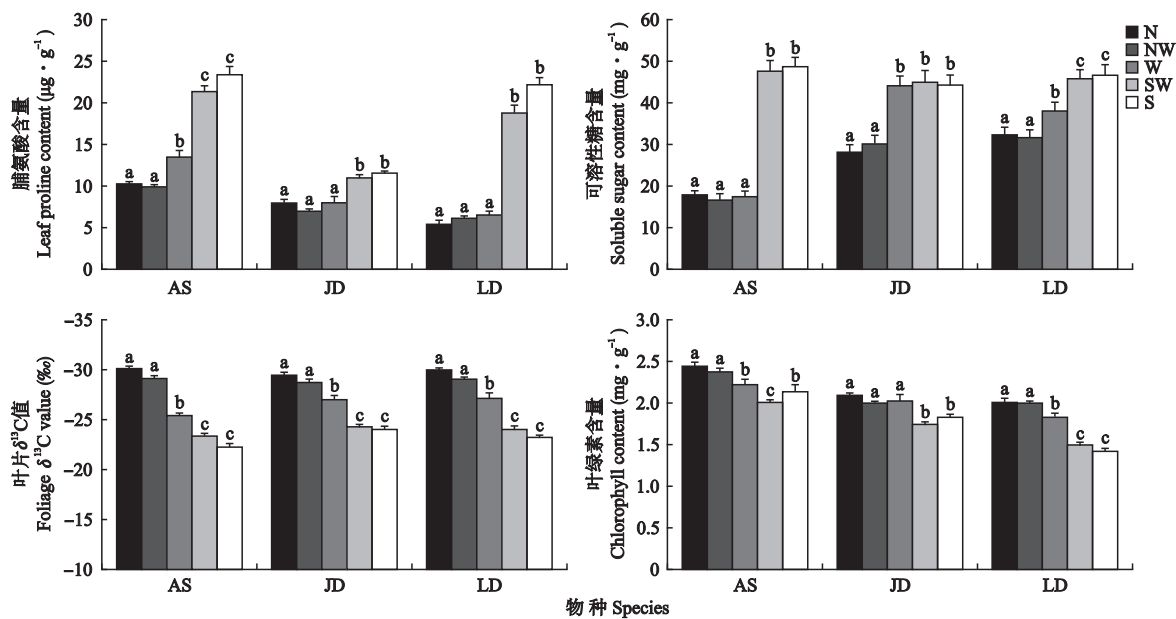


图 4 不同坡向各物种叶片生理指标的变化

Fig.4 Variation of physiological indexes of different species in different slopes.

AS: 矮蒿草 *Kobresia humilis*; JD: 棘豆 *Oxytropis ochrocephala*; LD: 狼毒 *Stellera chamaejasme*. 下同 The same below. 不同小写字母差异显著 Different small letters meant significant difference at 0.05 level.

和棘豆的脯氨酸和可溶性糖含量均显著升高.其中,棘豆的脯氨酸含量在北坡为  $7.99 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ ,南坡为  $11.48 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ ,狼毒的脯氨酸含量在北坡为  $5.43 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ ,南坡为  $22.05 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ ,而矮蒿草的脯氨酸含量从北坡的  $10.2 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$  增加到南坡的  $23.58 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ ,增加幅度在 3 个物种中最大.脯氨酸的含量依次为矮蒿草>狼毒>棘豆.棘豆、狼毒和矮蒿草的可溶性糖含量分别从北坡的 28.01、31.99 和 17.76  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$  增加到南坡的 44. 13、46. 18 和 48. 45  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ,可溶性糖含量的大小顺序为矮蒿草>狼毒>棘豆.

在北坡-西北坡-西坡-西南坡-南坡梯度上,3 种植物的叶绿素含量也发生了不同程度的变化,矮蒿草叶绿素含量在北坡最大,为  $2.56 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ,在南坡最小,为  $2.21 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ;狼毒的叶绿素含量在北坡最大,为  $2.01 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ,在南坡最小,为  $1.43 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ;而棘豆叶绿素含量在北坡最大,为  $2.09 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ,在南坡最小,为  $1.86 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ .在不同坡向梯度上,随着干旱胁迫的增强,植物叶肉细胞中叶绿体片层结构受到损伤,光合能力下降<sup>[15]</sup>.叶绿素含量增大依次依次为狼毒>棘豆>矮蒿草.在北坡-西北坡-西坡-西南坡-南坡的梯度上,3 种植物叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值均发生了变化.其中,矮蒿草为  $-30.14\text{‰} \sim -22.05\text{‰}$ ,变化幅度为  $7.08\text{‰}$ ,与前人荒漠植物红砂 (*Reaumuria songarica*) 的研究结果较为一致<sup>[16]</sup>;棘豆为  $-29.38 \sim$

$-24.05\text{‰}$ ,变化幅度为  $5.06\text{‰}$ ;狼毒为  $-29.91\text{‰} \sim -23.07\text{‰}$ ,变化幅度为  $6.58\text{‰}$ .通过  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化幅度来判断植物的长期水分利用效率,3 种植物长期水分利用效率大小为矮蒿草>狼毒>棘豆.

2.4 植物生理指标与土壤因子的关系

图 5 和图 6 表明,土壤含水量与物种的脯氨酸、可溶性糖含量呈显著负相关,而与叶绿素含量呈显著正相关.土壤温度和光照强度与植物物种的脯氨酸、可溶性糖含量呈显著正相关,与叶绿素呈显著负相关.

植物组织中的水分是光合作用不可缺少的原料,当水分不足时,植物通过关闭部分气孔减少蒸腾作用,防止过度失水,另一方面,由于气孔部分关闭,使通过气孔进入叶片的  $\text{CO}_2$  减少,引起植物叶内  $\text{CO}_2$  浓度下降,导致植物对  $\text{CO}_2$  的识别能力降低,从而使植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值升高.图 6 显示,  $\delta^{13}\text{C}$  值与土壤含水量呈显著负相关.其中,矮蒿草叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值对土壤含水量、土壤温度和光照强度的响应更为敏感.

3 讨 论

地形是一些生态过程形成的基本因素.地形的改变影响了土壤水分,从宏观上,特殊的地形可以形成一个独特的小气候并间接影响土壤水分的含量和分布,同时,通过改变太阳光辐射强度和降雨量在土



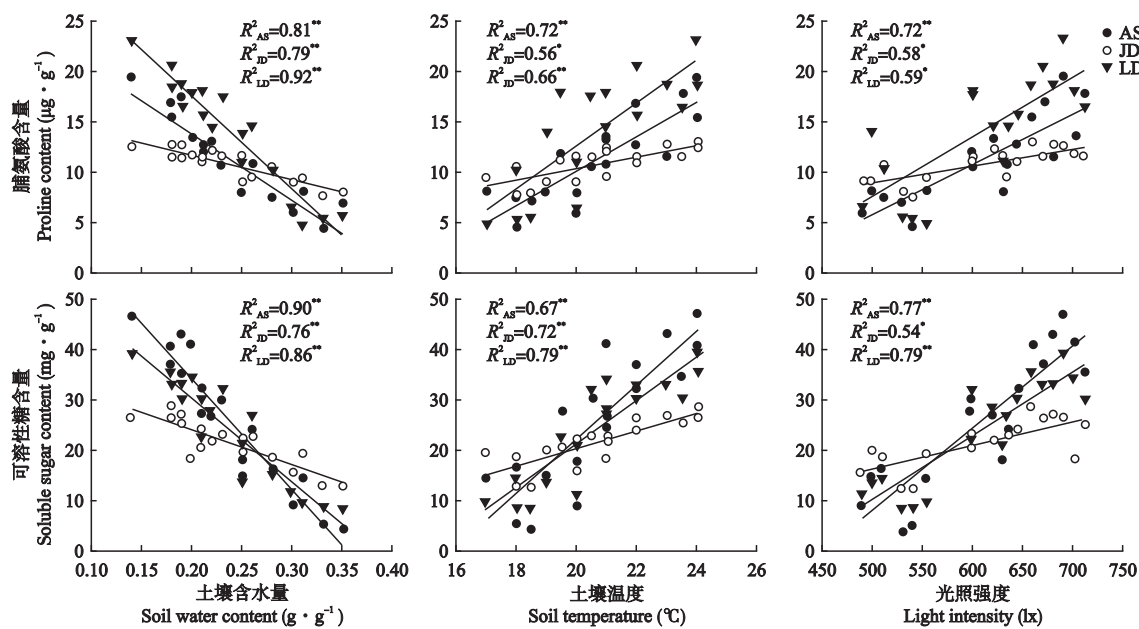


图5 不同物种叶片脯氨酸和可溶性糖含量与土壤因子的关系

Fig.5 Relationships of proline and soluble sugar contents of different species with soil factors.

\*  $P<0.05$ ; \*\*  $P<0.01$ .

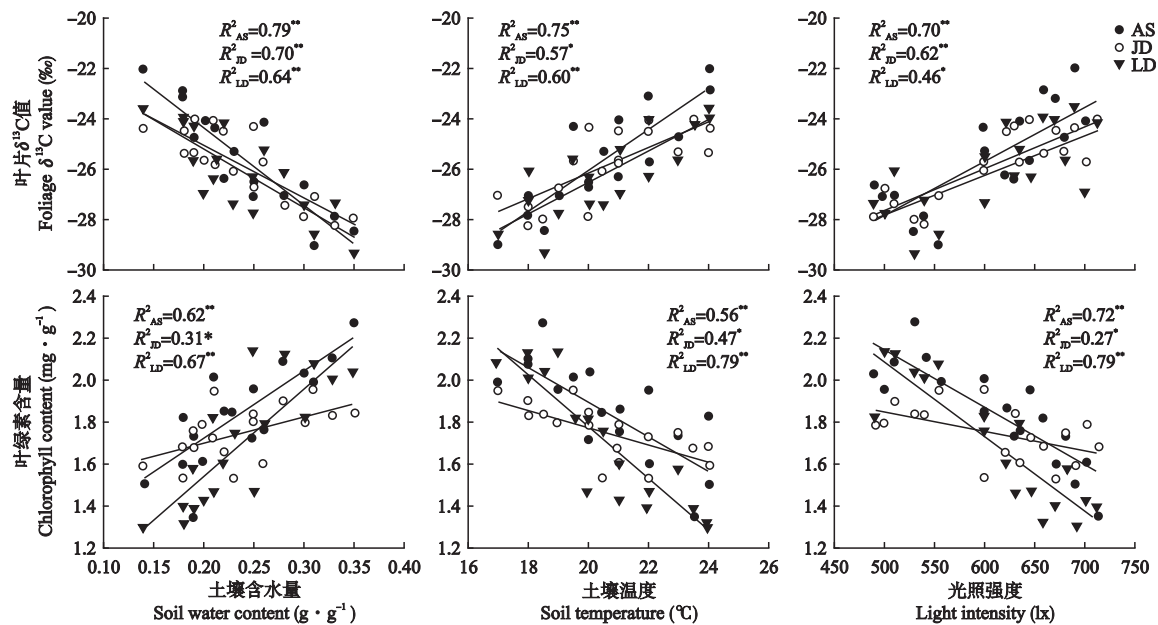


图6 不同物种叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和叶绿素含量与土壤因子的关系

Fig.6 Relationships between  $\delta^{13}\text{C}$  and chlorophyll content of different species and soil factors.

\*  $P<0.05$ ; \*\*  $P<0.01$ .

壤中的再分配进一步影响了土壤含水量.坡向是山地的主要地形因子之一.坡向之间虽然距离较短,但是其生境因子变化剧烈<sup>[17]</sup>,并且会影响植被的分布<sup>[18]</sup>以及其他生态因子的变化.本研究表明,在北坡-西北坡-西坡-西南坡-南坡的梯度上,土壤因子与植被分布均发生了较大变化(图2和图3).这与其他相关研究结果一致<sup>[19-20]</sup>.说明由光照和土温引起

的土壤水分的变化改变了植物群落结构,进而影响植物生理生态等一系列的变化.

对于高寒草甸植物来说,干旱、低温、强光照等最为普遍.因此,结合 $\delta^{13}\text{C}$ 研究高寒草甸植物体内游离脯氨酸、可溶性糖和叶绿素含量,在一定程度上可以了解高寒草甸植物遭受逆境的情况及其对逆境胁迫的抵抗能力.从图4可以看出,在坡向梯度上,3种

植物叶片的脯氨酸含量、可溶性糖含量及 $\delta^{13}\text{C}$  均有不同程度的增加,而叶绿素含量则有所下降.这说明在不同坡向梯度上,随着土壤温度和光照强度的增加,土壤含水量不断减小,干旱胁迫增加,脯氨酸和可溶性糖含量显著增加.有研究发现,在干旱胁迫下,不同生育时期甘蔗叶的可溶性糖及脯氨酸含量升高<sup>[21-22]</sup>.与不耐旱植物比较,耐旱植物的细胞可以累积更高水平的可溶性糖,而可溶性糖含量高有利于植物适应干旱生境<sup>[23]</sup>.干旱胁迫也会引起叶绿素含量发生变化.杨晓康<sup>[24]</sup> 研究发现,在中度和严重干旱胁迫下,花生叶绿素含量迅速下降.本研究表明,随着北坡向南坡的过渡,干旱胁迫增加,3 种植物叶片叶绿素含量均存在不同程度的下降(图 4),说明随着干旱胁迫的加剧,植物光合作用能力不断下降.在逆境胁迫下,植物叶肉细胞中叶绿体的片层结构容易受损,希尔反应减弱,导致光系统 II 活力下降,电子传递和光合磷酸化受抑制<sup>[15]</sup>.Gao 等<sup>[25]</sup> 在对黑麦草(*Lolium perenne*) 游离脯氨酸和可溶性糖含量与土壤含水量的相互关系研究中发现,脯氨酸和可溶性糖含量与土壤含水量呈负相关.本研究中,植物脯氨酸和可溶性糖含量与土壤含水量之间呈显著负相关(图 5),说明脯氨酸和可溶性糖含量对土壤含水量的变化反应敏感,能够反映坡向梯度上土壤含水量的变化趋势.而它们与土温和光照强度呈显著正相关,表明在干旱逆境胁迫下,随干旱时间的延长和胁迫程度的加大,脯氨酸和可溶性糖含量均增加.脯氨酸和可溶性糖作为一种有效的保护剂,其含量的增加是对胁迫程度加剧的适应性反应.叶绿素含量一方面与植物本身特性有关,另一方面与生境有关.有研究表明,红砂叶绿素含量与土壤含水量呈显著正相关<sup>[26]</sup>,这与本研究结果一致.

叶片 $\delta^{13}\text{C}$  与土壤含水量呈显著负相关,与土壤温度及光照强度呈显著正相关(图 6),这与多数研究结果一致<sup>[27]</sup>.由于在北坡-南坡梯度上,土壤温度及光照度不断增加,而土壤含水量降低,干旱胁迫加重,植物会关闭部分叶片气孔以减少水分蒸发、提高水分利用效率;而气孔是大气  $\text{CO}_2$  进入叶内的通道,气孔部分关闭将引起叶片内  $\text{CO}_2$  浓度下降,最终导致叶片 $\delta^{13}\text{C}$  值升高<sup>[28]</sup>.Farquhar 等<sup>[29]</sup> 认为,这是因为温度升高,羧化酶活性增强,植物光合速率增大,导致植物叶片  $\text{CO}_2$  浓度减小, $\delta^{13}\text{C}$  增大.Li 等<sup>[30]</sup> 认为,温度升高导致土壤水分蒸发增强,土壤含水量减少,进而植物 $\delta^{13}\text{C}$  增大.本研究中,在亚高寒草甸地区山地的坡向间,土壤含水量是影响叶片 $\delta^{13}\text{C}$  的

主要因素(图 6),因为土壤含水量是该地区限制植物生长的主要因素;也有研究表明,植物生长的限制因素往往是叶片 $\delta^{13}\text{C}$  的主要影响因素<sup>[31]</sup>.

综上所述,微地形上植物叶片生理特征受环境因子的影响显著,是其遗传特性和环境因子共同作用的结果.尤其各坡向 3 个共有物种的生理指标的变化幅度和范围都不同,表明其抗性和水分利用效率在物种间有所差异.综合分析这几项指标,3 种共有物种的抗性大小依次为矮嵩草>狼毒>棘豆.在高寒草甸退化草地恢复和植被建设中,要考虑优先选择抗性强的物种.

### 参考文献

- [1] Cai Y, Song Y. Adaptive ecology of lianas in Tiantong evergreen broad-leaved forest, Zhejiang, China. I. Leaf anatomical characters. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, **25**: 90-98
- [2] Lee DW, Bone RA, Tarsis SL, *et al.* Correlates of leaf optical properties in tropical forest sun and extreme-shade plants. *American Journal of Botany*, 1990, **77**: 370-380
- [3] McCord JM, Fridovich I. Superoxide dismutase: An enzymic function for erythrocuprein (hemocuprein). *Journal of Biological Chemistry*, 1969, **244**: 6049-6055
- [4] Bohnert HJ, Jensen RG. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. *Trends in Biotechnology*, 1996, **14**: 89-97
- [5] Xu S, An L, Feng H, *et al.* The seasonal effects of water stress on *Ammopiptanthus mongolicus* in a desert environment. *Journal of Arid Environments*, 2002, **51**: 437-447
- [6] Xu C-X (徐呈祥), Liu Y-L (刘友良), Ma Y-P (马艳萍). Effects of silicon on parameters of chlorophyll fluorescence and ultrastructure of chloroplast in *Aloe vera* under salt stress. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 2007, **34**(4): 979-984 (in Chinese)
- [7] Johnson RC, Yang L. Water relations, forage production, and photosynthesis in tall fescue divergently selected for carbon isotope discrimination. *Crop Science*, 1999, **39**: 1663-1670
- [8] Han X, Yan C, Chen L, *et al.* Stable carbon isotope characteristics of some woody plants in warm temperate zone. *Journal of Applied Ecology*, 2000, **11**: 497-500
- [9] O'Leary MH. Carbon isotopes in photosynthesis. *Bioscience*, 1988, **38**: 328-336
- [10] Song Y (宋 怡), Jin L (金 龙), Chen J-B (陈建兵). Study of the vegetation change due to the reinforcement and rebuilding along the Qinghai-Tibet Highway. *Journal of Glaciology and Geocryology* (冰川冻土), 2014, **36**(4): 1017-1025 (in Chinese)
- [11] Liu M-X (刘旻霞), Ma J-Z (马建祖). Responses of plant functional traits and soil factors to slope aspect in alpine meadow of South Gansu, Northwest China. *Chi-*

- nese *Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2012, **23**(12): 3295–3300 (in Chinese)
- [12] Ding Y-L (丁亚丽), Chen H-S (陈洪松), Nie Y-P (聂云鹏), *et al.* Water use strategy of *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* on karst hill slope based on isotope analysis. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2016, **27**(9): 1–12 (in Chinese)
- [13] Zhang S-Y (张树源), Wu H (武海), Wu S (吴姝), *et al.* Photoinhibition of photosynthesis of plants leaves in Qinghai Plateau and Shanghai Plain locality. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 1999, **19**(1): 56–66 (in Chinese)
- [14] Wang X-K (王学奎). Principles and Techniques of Plant Physiological and Biochemical Experiments. Beijing: Higher Education Press, 2007 (in Chinese)
- [15] Yang X. Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology. Cambridge: Cambridge University Press, 1992: 428
- [16] Ma JY, Chen T, Qiang WY, *et al.* Correlations between foliar stable carbon isotope composition and environmental factors in desert plant *Reaumuria soongorica* (Pall.) Maxim. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2005, **47**: 1065–1073
- [17] Gong X, Brueck H, Giese KM, *et al.* Slope aspect has effects on productivity and species composition of hilly grassland in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. *Journal of Arid Environments*, 2008, **72**: 483–493
- [18] Fang J-Y (方精云), Shen Z-H (沈泽昊), Cui H-T (崔海亭). Ecological characteristics of mountains and research issues of mountain ecology. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2004, **12**(1): 10–19 (in Chinese)
- [19] Badano EI, Cavieres LA, Molina-Montenegro MA, *et al.* Slope aspect influences plant association patterns in the Mediterranean matorral of central Chile. *Journal of Arid Environments*, 2005, **62**: 93–108
- [20] Liu M-X (刘旻霞), Wang G (王刚). Responses of plant community diversity and soil factors to slope aspect in alpine meadow. *Chinese Journal of Ecology* (生态学报), 2013, **32**(2): 259–265 (in Chinese)
- [21] Wu K-Z (吴凯朝), Huang C-M (黄诚梅), Deng Z-N (邓智年), *et al.* Effects of drought stress and re-watering on physiological biochemical characteristics in sugarcane at elongation stage. *Journal of Southern Agriculture* (南方农业学报), 2015, **46**(7): 1166–1172 (in Chinese)
- [22] Liu S-M (刘三梅), Yang Q-H (杨清辉), Li X-N (李秀年), *et al.* Effects of drought stress on morphological index and physiological characteristics of sugarcane at different growth stages. *Journal of Southern Agriculture* (南方农业学报), 2016, **8**(3): 1273–1278 (in Chinese)
- [23] Blackman SA, Wettlaufer SH, Obendorf RL, *et al.* Maturation proteins associated with desiccation tolerance in soybean. *Plant Physiology*, 1991, **96**: 868–874
- [24] Yang X-K (杨晓康). Effects of Drought Stress on Physiological Characteristics, Yield and Seed Quality of Different Drought Peanut Cultivars. Master Thesis. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2012 (in Chinese)
- [25] Gao Y, Ren A, Liu F. Relationships between free proline concentration, soil water content and leaf water content in simulated swards of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Journal of Nankai University*, 1998, **32**: 169–176
- [26] Ma J-Y (马剑英), Zhou B-C (周邦才), Xia D-S (夏敦胜), *et al.* Relationships between environmental factors and chlorophyll, proline cumulation in desert plant *Reaumuria soongorica*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2007, **27**(4): 769–775 (in Chinese)
- [27] Murphy BP, Bowman DMJS. The carbon and nitrogen isotope composition of Australian grasses in relation to climate. *Functional Ecology*, 2009, **23**: 1040–1049
- [28] Morecroft MD, Woodward FI. Experimental investigations on the environmental determination of  $\delta^{13}\text{C}$  at different altitudes. *Journal of Experimental Botany*, 1990, **41**: 1303–1308
- [29] Farquhar GD, Wong SC. An empirical model of stomata conductance. *Functional Plant Biology*, 1984, **11**: 191–210
- [30] Li C, Wu C, Duan B, *et al.* Age-related nutrient content and carbon isotope composition in the leaves and branches of *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient. *Trees*, 2009, **23**: 1109–1121
- [31] Qiang W-Y (强维亚), Liu G (刘光), Wang X-L (王勋陵). The relationship between foliar stable carbon isotope composition in *Pedicularis* L. and environmental factors. *Journal of Glaciology and Geocryology* (冰川冻土), 2003, **25**(1): 88–93 (in Chinese)

作者简介 刘旻霞, 女, 1972 年生, 博士, 教授. 主要从事植物生态学与环境生态学研究. E-mail: xiaminl@163.com

责任编辑 孙菊