

黄土高原优势灌丛营养器官化学计量特征的环境分异和机制

李单凤^{1,2} 于顺利^{1*} 王国勋^{1,3} 方伟伟^{2,4}

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中国科学院大学, 北京 100049; ³西北大学生命科学学院, 西安 710069; ⁴中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085

摘要 为了探究黄土高原灌丛群落中优势物种的根、茎和叶等营养器官之间碳(C)、氮(N)、磷(P)及其比值等化学计量特征的环境分异性及其与土壤养分的耦合性, 在甘肃省和宁夏回族自治区境内的3个灌丛集中分布区(甘肃南部、宁夏北部和甘肃西部)沿水热梯度选取41个样点进行样地调查。结果显示: 1)甘肃、宁夏灌丛群落的有机物质含量及P资源相对匮乏, 而N资源相对丰富。2)从甘肃南部、宁夏北部到甘肃西部, 生长季温度递增、年降水量递减, 与此耦合, 土壤养分也逐级递减, 沿着土壤养分梯度, 黄土高原优势灌丛根、茎和叶的C、N、P储量减少, 根和茎的C:N下降, 根、茎和叶的N:P上升, 但在宁夏北部和甘肃西部间差异不显著。同时, 3个优势灌丛分布区的优势灌丛各器官间营养元素的分配格局不同。3)土壤养分相对较高的区域优势灌丛间各器官营养元素储量无差异, 而土壤养分较低区域亲缘关系较远的优势灌丛间各器官的营养元素储量差异显著, 而亲缘关系较近的优势灌丛各器官营养元素储量差异不显著。黄土高原优势灌丛各器官C、N、P化学计量特征是植物体与土壤中化学元素耦合的结果, 当土壤养分逐渐升高时, 植物体内的化学元素储量也逐渐增多。该研究不仅有助于认识黄土高原优势灌丛化学计量环境分异规律, 而且有助于洞察不同土壤条件下C、N、P在优势灌丛营养器官间的分配格局和植物资源分配策略, 并为黄土高原植被的管理和恢复提供一定的理论基础。

关键词 化学计量特征, 黄土高原灌丛群落, 耦合性, 水热梯度, 资源分配

引用格式: 李单凤, 于顺利, 王国勋, 方伟伟 (2015). 黄土高原优势灌丛营养器官化学计量特征的环境分异和机制. 植物生态学报, 39, 453–465. doi: 10.17521/cjpe.2015.0044

Environmental heterogeneity and mechanism of stoichiometry properties of vegetative organs in dominant shrub communities across the Loess Plateau

LI Dan-Feng^{1,2}, YU Shun-Li^{1*}, WANG Guo-Xun^{1,3}, and FANG Wei-Wei^{2,4}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Changes, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710069, China; and ⁴Research Center for Eco-Environmental Science, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

Abstract

Aims Exploring variation patterns of C, N, P contents and their ratios of plant vegetative organs along environmental gradient can provide insight on the resource allocation strategy of plants. In order to search the environmental heterogeneity and mechanism of stoichiometry properties of plant vegetative organs (including root, stem and leaf), we investigated the influences of different soil nutrients conditions on the element allocation among plant vegetative organs in the dominant shrub communities along a hydro-thermic gradient across Loess Plateau.

Methods The species compositions and structures of 123 small quadrats (5 m × 5 m) of dominant shrub communities in 41 sites were investigated by standard community sampling method along the declined hydro-thermic conditions from southern Gansu Province to northern Ningxia Hui Autonomous Region and western Gansu. The data about height, coverage and number of the dominant shrub were recorded. At least 369 biological samples of plant vegetative organs (root, stem and leaf) of dominant shrubs were collected and their fresh and dry mass were measured, respectively. About 123 soil samples were taken by earth boring auger and ring knife. C, N and P contents of all biological and soil samples were measured after lapping and sieving.

Important findings 1) Organic matter content (mean concentration of leaf C ((424.11 ± 42.21) mg·g⁻¹) in Gansu and Ningxia Hui Autonomous Region was relatively low, and nitrogen (mean concentration of leaf N ((23.00 ± 8.09) mg·g⁻¹) was higher while phosphorous (mean concentration of leaf P ((1.18 ± 0.50) mg·g⁻¹) was relatively

deficient. 2) Along the increasing growing season temperature and declining annual precipitation from southern Gansu to northern Ningxia Hui Autonomous Region and western Gansu, soil nutrients content decreased, and the storage of C, N and P in root, stem and leaf decreased. The shift trends of C:N agreed with the N storage's shift trends in root and stem while N:P in all organs were contrary to the P storage's shift trends. Meanwhile, the allocation patterns of C, N and P among vegetative organs among the three regions dominated by shrub communities were much different. 3) In the region with high soil nutrients, the nutrient storage in vegetable organs were similar among different species in the same dominant shrub regions, but in the regions with low soil nutrients, the nutrient storage in vegetable organs displayed high variations. The variations of nutrient storage of vegetable organs for the same shrub communities from different regions were not significant.

Key words stoichiometry properties, dominant shrub communities across Loess Plateau, coupling, hydro-thermic factors, resource allocation

Citation: Li DF, Yu SL, Wang GX, Fang WW (2015). Environmental heterogeneity and mechanism of stoichiometry properties of vegetative organs in dominant shrub communities across the Loess Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 453–465. doi: 10.17521/cjpe. 2015.0044

碳(C)、氮(N)、磷(P)是生物体的三大基本组成元素, 长期以来备受生物学者关注。C元素构成本植物的基本骨架(Freudenberg, 1959; Freudenberg & Neish, 1968), 并为植物的新陈代谢、生长发育和繁殖等提供能源物质, 同时, 不少生态学者用其作为衡量生态系统有机物质储量的一个指标(方精云等, 1996)。N、P元素被认为是生态系统的限制性元素, 其含量和比值常用作预测生态系统中限制性元素的工具(Koerselman & Meuleman, 1996; Güsewell *et al.*, 2003; Drenovsky & Richards, 2004; Elser *et al.*, 2007), 两者彼此独立又存在一定的关联, 各自组成不同的物质, 功能上彼此独立, 但又息息相关, 例如蛋白质(主要含N)的合成需要在核糖RNA (富含P)上完成, 因此成为连接基因和生态系统的桥梁(Elser *et al.*, 2000b)。C、N、P化学元素的化学计量特征关系到生物个体的生长发育(Niklas *et al.*, 2005)、种群的增长(Andersen *et al.*, 2004)、群落生物多样性(陈军强等, 2013)、群落的结构和动态(Evans-White & Lamberti, 2006; Hillebrand *et al.*, 2009)以及生态系统的功能和过程(Cease *et al.*, 2012; Fanin *et al.*, 2013), 在生态学上具有较为重要的研究意义。

生物体对环境表现出适应性, 在水热因子、土壤资源存在差异的生境中, 植物体的化学计量甚至营养器官的化学计量也会呈现一定的环境分异规律。有关海洋生物化学计量学研究认为生物体的C、N、P化学计量具有内稳性(Redfield, 1958), 但有关陆生植物化学计量的研究却表明陆生植物的化学计量不具有内稳性(庾强, 2009), 有关凋落物—分解者生态系统中消费者化学计量的研究表明消费者的化

学计量也不具有内稳性(Fanin *et al.*, 2013), 黄土高原优势灌丛营养器官的化学计量是否表现出系统发育内稳性有待深入研究。土壤养分与植物体的营养元素相互回馈、相互耦合(Burke *et al.*, 1998), 叶N浓度随着向土壤中添加N、P元素而升高, 且叶P浓度也随着向土壤中添加P元素而增加(Ordoñez *et al.*, 2009)。那么, 黄土高原优势灌丛各器官的化学元素与土壤养分也将存在耦合性。资源分配是植物更好地适应环境变化的策略(Bazzaz & Grace, 1997), 其途径有两种: 同种元素在不同器官中的分配和不同元素在同一器官中的分配(Yang *et al.*, 2014)。19世纪末20世纪初, 有关植物生物量在植物体不同器官间分配的模式和机制等研究就受到了生态学者们的关注(Holleman & Jaeger, 1914; Cheplick, 1995; Pieters & Baruch, 1997; de la Rosa *et al.*, 1998; Bazzaz & Grace, 1997), Niklas和Enquist (2002)用异速生长理论预测了生物量在植物器官间的分配, 并认为叶、茎、根的生长呈同速生长。一些生态学者发现植物体生物量分配与化学元素分配存在相关性, 但这些研究多集中在草本植物(Abrahamson & Caswell, 1982; Konings *et al.*, 1992; Xie *et al.*, 2005; Craine, 2006)、乔木植物(Witkowski & Lamont, 1996), 也有一些生态学者关注灌木植物的生物量分配(Mooney & Chu, 1974; Wallace & Rundel, 1979; Delph, 1990), 但很少涉及灌木植物各器官间化学元素的分配(Yang *et al.*, 2014), 开展优势灌丛C、N、P化学元素在植物体各器官间分配的研究具有一定的理论意义。

黄土高原是我国四大高原之一, 因覆盖黄土而得名, 是世界上最大的黄土沉积区。甘肃和宁夏位于黄土高原的核心区, 常年降水稀少, 且集中于夏

季, 导致夏季水土流失、冬季干冷多风沙的局面。由于受水热等环境因子的限制, 灌丛成为黄土高原核心区的主要植被类型。作为一种典型的植被类型, 灌丛具有个体小、茎根分枝短的特点, 这些特点会削弱营养器官间化学元素分配的“稀释效应”(Yang *et al.*, 2014), 那么优势灌丛营养器官间的化学元素分配状况将能够反映出土壤环境的营养状况, 更清晰地表现出与土壤养分的耦合性。尽管郑淑霞和上官周平(2006)已经就陕西省境内的植被展开过有关黄土高原植物叶片化学元素空间格局的研究, 但其并未涉及化学元素与土壤养分的耦合性、不同营养器官间化学元素的分配等, 并且灌丛也只是其研究对象的一小部分。因此, 了解黄土高原甘肃和宁夏的优势灌丛营养器官的化学计量与土壤养分的耦合性, 将有助于全面地认识黄土高原优势灌丛群落的化学元素分配格局, 并洞察植物体的资源分配策略, 为黄土高原植被的管理提供理论依据。

1 研究区概况

甘肃省地处黄土高原、青藏高原和内蒙古高原三大高原交汇地带, 境内地形复杂, 海拔相差悬殊, 高山、盆地、平川、沙漠和戈壁等兼而有之。从东南到西北包括了北亚热带湿润区、高寒区、干旱区各种气候类型, 夏季气温逐渐升高, 冬季气温逐渐降低, 降水也呈减少趋势。其中甘肃南部年平均气温7.71℃, 月平均最高气温23.68℃, 月平均最低气温-10.34℃, 年降水量606.62 mm, 月降水量最多113.77 mm, 最少2.77 mm; 甘肃西部年平均气温8.52℃, 月平均最高气温30.81℃, 月平均最低气温-15.58℃, 年降水量56.88 mm, 月降水量最大14.76 mm, 最小不足1 mm。宁夏回族自治区地处中温带半干旱区向中温带干旱区的过渡地带, 气温较高, 降水相对充足。宁夏北部年平均气温8.51℃, 月平均最高气温达29.35℃, 月平均最低气温-15.16℃; 年降水量204.45 mm, 月降水量最大达56.55 mm, 最小1 mm, 黄土高原这样的水热条件适合灌木植物的生长。

2 研究方法

2.1 生物和土壤样品的采集方法

在甘肃南部、宁夏北部和甘肃西部灌丛覆盖率>30%的优势灌丛区, 按面积权重, 采用分层随机

法, 依次选择13、11、17个样地(详细信息见附录1)。在群落水平上, 为了能够使灌丛群落呈现其自然状态, 在每个样地内布设3个5 m×5 m的样方。统计样方内植物的物种名, 所有物种均依据专业的植物分类知识进行鉴定。同时, 统计样方内优势灌木的株(丛)数、株高、基径、盖度等测量指标, 并在样方附近选取3-5株灌丛作为标准株(丛), 将其连同根系拔出后, 按根、茎、叶收获其生物量(其中根是指植株基径以下所有部分, 茎是植株基径以上除去叶片的所有部分), 分别称量鲜物质质量后适当取样, 将样品运回实验室后, 先阴干再在65℃下烘干至恒重, 称量干物质质量后, 研磨并过100目的分样筛, 以备测定其化学成分。

土壤样品用土钻采样, 土钻总长1 m, 由钻杆和圆锥形钻头组成, 并带有10 cm间距的刻度。生物样品采集完成后, 于每个样方对角线的3等分点处用土钻打1 m深的土柱, 并依次按0-10、10-20、20-30、30-50、50-70和70-100 cm 6个土柱深度分层采集土样, 随后分别于自封袋上标记取样地点、样方编号、取样深度等。运回实验室后, 每个样方的每一层土样阴干后均匀混合、除根、研磨, 并过100目的分样筛, 以备测量其化学成分。

2.2 C、N、P测定方法

植物样品(叶、茎、根)的C、N浓度和土壤全C、全N浓度通过元素分析仪(2400II CHNS, Perkin-Elmer, Boston, USA)测定获得。称取待测的生物样品和土壤样品各20 mg, 在分析仪中先后经过950和500℃的氧化、还原, 最终释放出CO₂、N₂, 从而测得C、N含量。土壤全P浓度和植物样品(叶、茎、根)的P浓度通过酸溶-钼锑抗比色法(严格按照GB7852-1987)测定获得。取待测的生物和土壤样品各20 mg, 分别溶解在H₂SO₄-HCl₄溶液中, 用钼锑抗比色法测全P含量。

2.3 数据分析方法

土壤样品的P浓度符合正态分布, 优势灌丛分布区间的土壤P的差异性比较采用单因素方差分析(one-way ANOVA)方法, 并通过Tukey检验进行两两比较。由于生物样品的C、N、P浓度, 储量及其比值和土壤样品的C、N浓度均不符合正态分布, 优势灌丛营养器官的C、N、P浓度和储量及其比值的比较、优势灌丛分布地间土壤C、N的差异性的比较, 以及同一优势灌丛分布区内不同物种间化学计量的

比较均采用 Kruskal-Wallis (K-W) 检验, 并用 Nemenyi 进行两两比较。为展现营养元素在优势灌丛各器官间的分配, 结合标准株(丛)各部分(根、茎和叶)的鲜物质质量、样品鲜质量、样品干物质质量和营养元素含量换算出标准株(丛)各部分的营养元素储量。由于 0–10 cm 层土壤养分与另外 5 层高度相关, 本研究仅采用该层数据, 并对土壤养分和水热因子作回归分析。为了解系统发生对优势灌丛各器官营养元素储量的影响, 对同一优势灌丛分布区内不同优势物种所在属间各器官元素储量及不同分布区的相同优势物种所在属间各器官元素储量进行了比较分析。

统计分析及作图均利用 RStudio 分析软件完成。用于系统发育方面比较分析的系统发育树通过 Phylomatic 在线软件平台及 Fig Tree 软件对所有优势物种建树获得。

3 结果

3.1 黄土高原优势灌丛不同营养器官 C、N、P 浓度和储量及其比值的比较

黄土高原优势灌丛叶与根、茎之间的 C、N、P 浓度及 C:N、C:P 存在显著差异, C 元素在茎中的浓度显著高于根、叶中的浓度 ($p < 0.01, n = 101$), 在根中的浓度又略高于叶中的 ($p > 0.01, n = 101$)。N、P 元素的浓度在根、茎、叶间的变化趋势相同, 均表现为叶中的 N、P 浓度显著高于茎、根中的 ($p < 0.01, n = 125, 129$)。与此相对应, 叶中的 C:N、C:P 均显著低于茎、根中的, 而 N:P 在根、茎、叶间无显著差异 ($p > 0.05, n = 129, 125, 101$)。此外, 根、茎之间除 C 元素外, N、P 元素及 C:N、C:P 的差异均不显著 ($p > 0.05; n = 129, 125$) (表 1)。

与黄土高原优势灌丛各器官间营养元素浓度的变化趋势相比, 各器官间营养元素储量的变化趋势有所不同。叶 C 含量显著少于茎、根中的量 (图 1A, p

< 0.01), 叶 N、P 含量显著少于茎、根中的量 (图 1A, $p < 0.01$)。虽然茎 C 浓度较叶和根的高, 但是茎 C 含量与根 C 含量无显著差异 (图 1A, $p > 0.05$), 且前者稍少于后者。茎中 N 含量不像其 N 浓度, 显著少于根中的含量 (图 1A, $p < 0.01$), 且显著多于叶中的含量 (图 1A, $p < 0.01$)。根、茎的 P 含量也分别显著多于叶中的含量 (图 1A, $p < 0.01$)。除茎的 C:N 显著高于叶和根的外 (图 1B, $p < 0.01$), 优势灌丛器官间营养元素含量比值的变化趋势与浓度比值的变化趋势相同。从资源分配的角度考虑, 分配给叶片的营养元素最少, 而分配给根的营养元素最多 (图 1A、图 1B)。

3.2 不同灌丛分布区间优势物种植物器官间的 C、N、P 储量

黄土高原优势灌丛分布区的土壤养分 (C、N、P) 随着生长季温度升高而降低, 随着年降水量的增加而升高 (表 2)。从甘肃南部到宁夏北部、甘肃西部, 由于优势灌丛分布区的生长季温度逐渐升高、年降水量逐渐减少, 土壤养分逐渐减少, 而宁夏北部和甘肃西部间差异不显著 (表 3)。在这种土壤环境及水热因子条件下, 甘肃南部、宁夏北部、甘肃西部 3 个区域的优势灌丛的 C、N、P 化学元素在各器官间的分配出现差异 (图 2)。

随着土壤养分递增 (表 3), 黄土高原优势灌丛根、茎、叶的 C、N、P 储量表现出相似的变化规律: 叶 C、N 储量在甘肃南部和宁夏北部、宁夏北部和甘肃西部间差异不显著, 但在甘肃南部和甘肃西部间差异显著 (图 2A、图 2B, $p > 0.05$)。叶 P 储量与根、茎的 C、N、P 储量一样, 在甘肃南部和宁夏北部、甘肃西部优势灌丛分布区间差异显著 (图 2A、图 2B、图 2C, $p < 0.05$), 而在宁夏北部和甘肃西部之间差异不显著 (图 2A、图 2B、图 2C, $p > 0.05$)。同时, 宁夏北部的根 C 储量显著低于甘肃西部的储量 (图 2A, $p < 0.05$)。总体而言, 叶、茎、根的 C、N、P 储量随着土壤养分的递增而逐渐增加。叶 C:N (图 3A, $p >$

表 1 黄土高原优势灌丛植物营养器官的碳(C)、氮(N)、磷(P)浓度及其比值(平均值±标准偏差)
Table 1 Concentrations of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorous (P) of plant vegetative organs in the dominant shrubs communities across the Loess Plateau (mean ± SD)

器官 Organs	<i>n</i>	C (mg·g ⁻¹)	N (mg·g ⁻¹)	P (mg·g ⁻¹)	C:N	C:P	N:P
叶 Leaf	101	421.40 ± 46.66 ^c	23.43 ± 8.00 ^a	1.20 ± 0.50 ^a	20.23 ± 7.62 ^b	411.46 ± 194.76 ^b	20.81 ± 6.15 ^a
茎 Stem	125	459.55 ± 24.50 ^a	10.58 ± 3.79 ^b	0.56 ± 0.21 ^b	51.22 ± 24.13 ^a	922.88 ± 353.36 ^a	20.06 ± 8.04 ^a
根 Root	129	444.87 ± 29.13 ^b	11.40 ± 4.85 ^b	0.57 ± 0.29 ^b	48.68 ± 26.05 ^a	974.25 ± 472.28 ^a	22.54 ± 10.33 ^a

同列不同小写字母表示差异显著 ($p < 0.05$).
Different lowercase letters in every column indicate significant differences ($p < 0.05$).

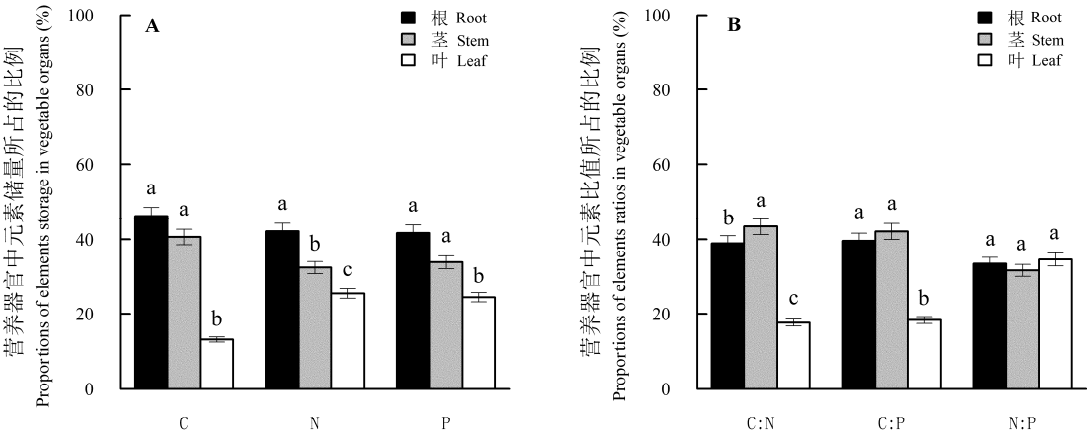


图1 黄土高原优势灌丛的各营养器官分配的C、N、P量(A)及C:N、C:P、N:P占总量的比例(B)(平均值±标准偏差)。不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。
Fig. 1 Percentage content allocated to each vegetative organ of C, N, P (A) and C:N, C:P, N:P in dominant shrub communities (B) across the Loess Plateau (mean ± SD). Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

表2 黄土高原优势灌丛分布区土壤养分与气候因子逐步回归分析表
Table 2 Stepwise regression analysis of soil nutrients and climate factors in the dominant shrub communities across the Loess Plateau

依变量 Dependent variable	自变量 Independent variable	回归系数 Regression coefficient	p
土壤全碳 Soil total carbon	生长季气温 Growing season temperature	-0.89	0.028*
	年降水量 Annual precipitation	5.04	0.009**
	生长季降水量 Growing season precipitation	-5.32	0.01*
土壤全氮 Soil total nitrogen	生长季气温 Growing season temperature	-1.33	0.03*
	年降水量 Annual precipitation	0.64	0.000***
土壤全磷 Soil total phosphorous	生长季气温 Growing season temperature	-0.63	0.007**
	年降水量 Annual precipitation	0.13	0.01*

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.0001$.

表3 黄土高原优势灌丛分布区间的土壤养分差异(平均值±标准偏差)
Table 3 Differences of soil nutrients in the dominant shrub communities across the Loess Plateau (mean ± SD)

养分 Nutrients	n	甘肃南部 Southern Gansu	宁夏北部 Northern Ningxia	甘肃西部 Western Gansu
土壤全碳 Soil total carbon ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	39	3.35 ± 2.03^a	1.24 ± 0.55^b	1.48 ± 0.27^b
土壤全氮 Soil total nitrogen ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	51	0.230 ± 0.17^a	0.074 ± 0.06^b	0.024 ± 0.01^b
土壤全磷 Soil total phosphorous ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	33	0.73 ± 0.16^a	0.46 ± 0.16^b	0.43 ± 0.14^b

同行数据中不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。
Different lowercase letters in each row of the data indicate significant differences ($p < 0.05$).

0.05)和C:P (图3B, $p > 0.05$)、茎C:P (图3B, $p > 0.05$) 在3个优势灌丛分布区间的差异不显著。根和茎的C:N与N元素储量在3个优势灌丛区间的变化规律一致(图2B, 图3A), 而根、茎和叶的N:P与P元素储量在3个优势灌丛区间的变化规律相反(图2C, 图3C)。
甘肃、宁夏的优势灌丛从土壤养分的差异使化学元素在营养器官间的分配产生不同的格局。甘肃南部优势灌丛分布区中优势灌丛根C储量显著高于茎、叶C储量(图2D, $p < 0.01$), 且叶C储量显著低于

根C储量(图2D, $p < 0.01$); 宁夏北部优势灌丛分布区的茎与根及根与叶的C储量差异不显著(图2D, $p > 0.05$), 但茎C储量显著高于叶C储量(图2D, $p < 0.05$); 甘肃西部优势灌丛分布区茎C储量与根C储量差异不显著(图2D, $p > 0.05$), 且均极显著高于叶C储量(图2D, $p < 0.01$)。与C元素相似, 甘肃南部优势灌丛的N、P元素也呈现出在根、茎、叶中的储量显著减少的趋势(图2E, $p < 0.05$)。宁夏北部优势灌丛各器官间的N、P储量及甘肃西部优势灌丛各器官

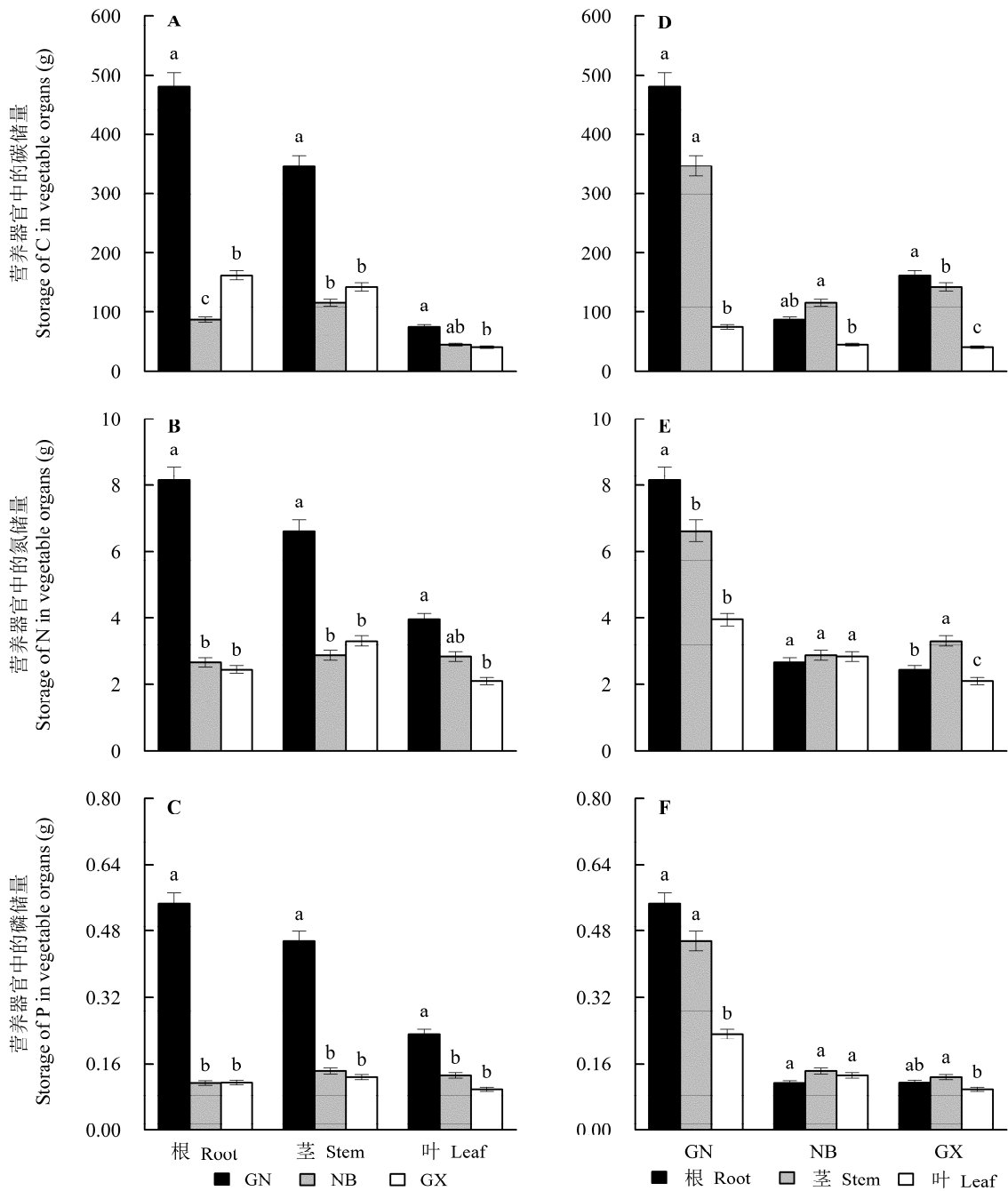


图2 3个优势灌丛分布区优势灌丛各器官间元素储量的差异(平均值±标准偏差)。GN, 甘肃南部; GX, 甘肃西部; NB, 宁夏北部。不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 2 Differences of element storage among plant organs in shrubs from the three dominant shrub regions (mean ± SD). GN, southern Gansu; GX, western Gansu; NB, northern Ningxia. Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

间的P储量差异不显著(图2E、图2F, $p > 0.05$)。同时, 甘肃西部优势灌丛茎的N储量显著高于根和叶的(图2E, $p < 0.05$), 而根、叶间N储量无显著差异(图2E, $p > 0.05$)。总体而言, 甘肃南部的优势灌丛分配给叶的营养元素量最少, 分配给根的最多, 宁夏北部的优势灌丛除分配给茎的C元素量较多外, 其他

均相当, 而甘肃西部的优势灌丛各器官间C、N、P元素分配关系复杂。

3.3 同一分布区内不同物种间及不同分布区相同物种间营养器官的化学计量

比较甘肃南部、宁夏北部及甘肃西部优势灌丛分布区内的优势物种不同属间的营养器官的化学计

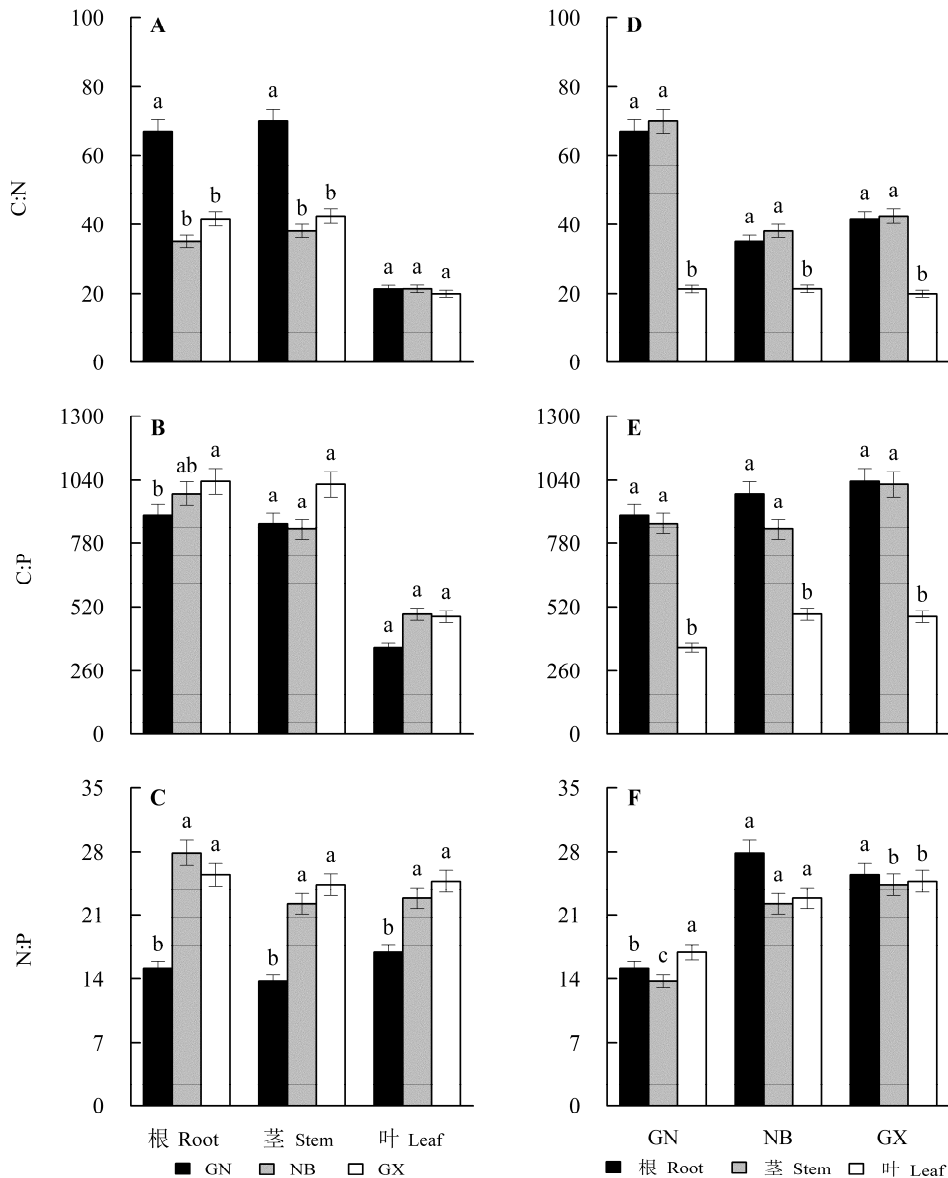


图3 3个优势灌丛分布区优势灌丛各器官间元素比的差异(平均值±标准偏差)。GN, 甘肃南部; GX, 甘肃西部; NB, 宁夏北部。不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 3 Differences of element' ratios among plant organs in shrubs from the three dominant shrub regions (mean \pm SD). GN, southern Gansu; GX, western Gansu; NB, northern Ningxia. Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

量发现, 甘肃南部优势灌丛区内的植物体C、N、P元素的化学计量差异不显著(图4A、图4B、图4C, $p > 0.05$)。宁夏北部优势灌丛的叶C、叶N、叶P、茎C、茎N、茎P差异显著(图4D、图4E、图4F, $p < 0.05$), 但茎P、根C、根N、根P差异不显著(图4, $p > 0.05$)。甘肃西部优势灌丛的植物体的C、N、P差异极显著(图4G、图4H、图4I, $p < 0.01$)。分析由优势物种建立的系统发育树发现: 在甘肃南部优势灌丛分布区内, 无论物种亲缘关系如何, 其各器官的营养元素储量差异均不显著($p > 0.05$), 而在宁夏北部和甘肃西部

的优势灌丛分布区内亲缘关系较远的物种间各器官营养元素储量差异显著($p < 0.05$), 亲缘关系较近的物种间的营养元素储量差异不显著($p > 0.05$)。

比较不同优势灌丛区间相同物种的化学计量时统计发现: 仅甘肃西部和宁夏北部优势灌丛分布区间存在相同的优势灌丛, 而且仅有3对优势物种群落: 草麻黄(*Ephedra sinica*)、红砂(*Reaumuria soongarica*)和西伯利亚白刺(*Nitraria sibirica*)灌丛。但是经过K-W检验发现, 不同分布区的相同优势群落的化学计量的差异不显著($p > 0.05$)。

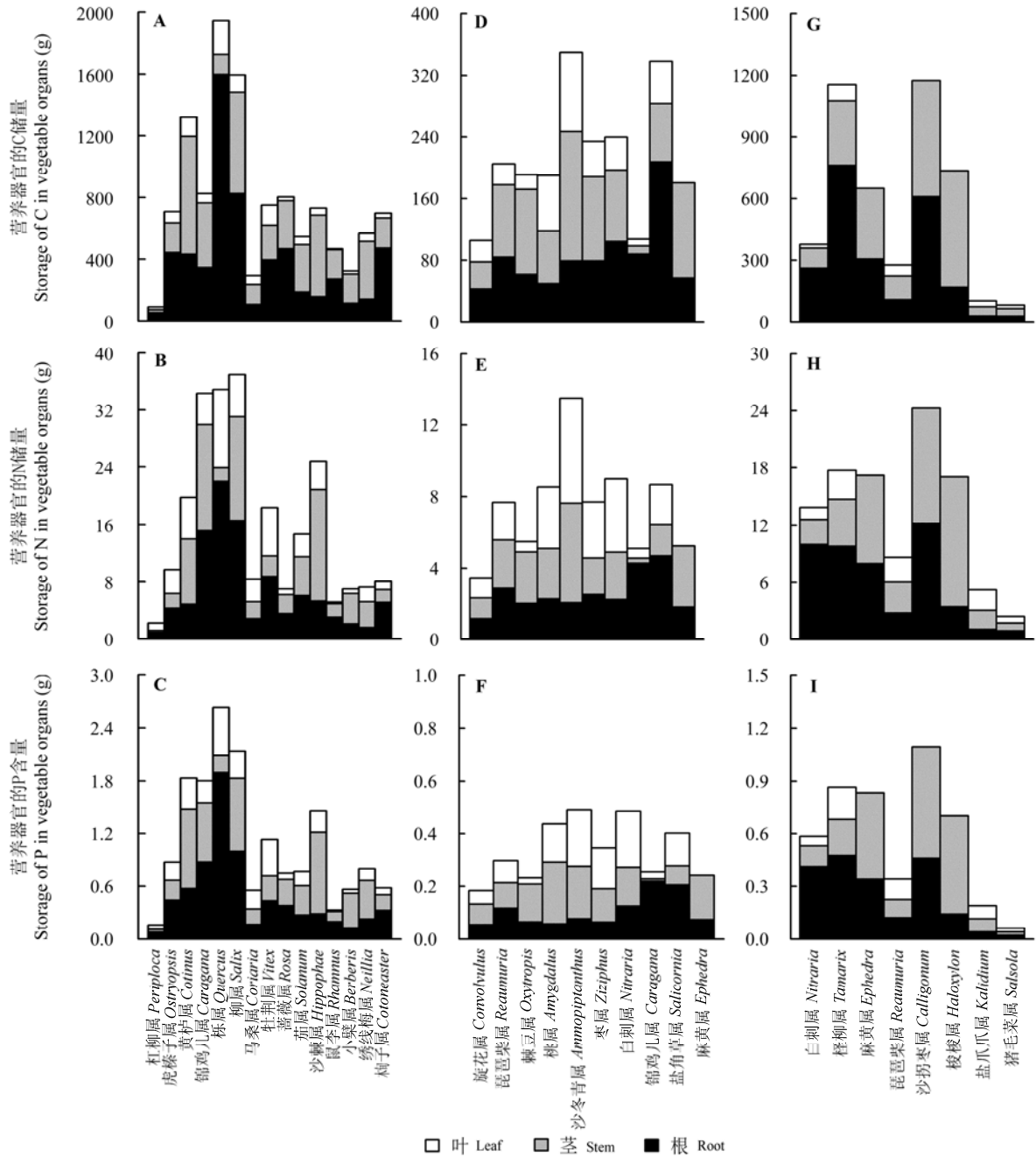


图4 黄土高原3个优势灌丛区同区内优势物种不同属间各营养器官C、N、P储量的差异(平均值)。A, 甘肃南部优势物种各器官的C储量。B, 甘肃南部优势物种各器官的N储量。C, 甘肃南部优势物种各器官的P储量。D, 宁夏北部优势物种各器官的C储量。E, 宁夏北部优势物种各器官的N储量。F, 宁夏北部优势物种各器官的P储量。G, 甘肃西部优势物种各器官的C储量。H, 甘肃西部优势物种各器官的N储量。I, 甘肃西部优势物种各器官的P储量。

Fig. 4 Difference of vegetable organs' C, N and P storages among genus from the three shrub regions across Loess Plateau (mean). A, C storage in plant organs in Southern Gansu; B, N storage in plant organs in Southern Gansu; C, P storage in plant organs in Southern Gansu. D, C storage in plant organs in Northern Ningxia; E, N storage in plant organs in Northern Ningxia; F, P storage in plant organs in Northern Ningxia. G, C storage in plant organs in Western Gansu; H, N storage in plant organs in Western Gansu; I, P storage in plant organs in Western Gansu.

4 讨论

4.1 黄土高原优势灌丛的化学计量特征

黄土高原优势灌丛分布区的有机物质相对匮

乏, 其叶C浓度显著低于全球的叶C浓度 ($464 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, $p < 0.01$) (Elser *et al.*, 2000a), 与郑淑霞和上官周平(2006)的研究结果基本一致 ($p = 0.07$)。植物器官尤其是叶片的N、P元素及其比值常用于预测群

落的限制性营养元素(Koerselman & Meuleman, 1996; Güsewell *et al.*, 2003; Tessier & Raynal, 2003)或者判断限制性营养元素是否匮乏(Drenovsky & Richards, 2004)。叶片N:P高达 20.81 ± 6.15 , 显著高于全球水平(11.35 , $p < 0.01$)(Reich & Oleksyn, 2004), 说明黄土高原地区优势灌丛的限制性元素是P元素(Tessier & Raynal, 2003)。黄土高原优势灌丛叶N浓度($23.43 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)显著高于全国753种植物的叶N浓度($19.1 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, $p < 0.01$)(Han *et al.*, 2005)和全球叶N浓度($20.1 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, $p < 0.01$)(Reich & Oleksyn, 2004), 部分地区如宁夏北部优势灌丛分布区叶N浓度与全球水平叶N浓度基本一致($p = 0.97$), 这说明黄土高原优势灌丛分布区N元素更丰富。黄土高原优势灌丛叶P浓度($1.20 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)与Han等(2005)的研究结果一致($p = 0.39$), 显著低于郑淑霞和上官周平(2006)有关黄土高原陕西境内植物群落叶P浓度($1.55 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, $p < 0.01$), 低于全球水平($1.77 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, $p < 0.01$)(Reich & Oleksyn, 2004)。而甘肃南部和宁夏北部优势灌丛叶P浓度与郑淑霞和上官周平(2006)的研究基本一致($p > 0.05$), 甘肃西部优势灌丛叶P浓度却显著低于郑淑霞和上官周平(2006)的研究($p < 0.01$), 将黄土高原优势灌丛植物体整体P浓度拉低, 这或许是本研究中P元素浓度比郑淑霞和上官周平(2006)的研究结果更低的一个原因。前人认为高温促进土壤风化速率, 降水促进营养元素淋溶(汪涛等, 2008), 甘肃西部优势灌丛分布区全年低温少水, 不利于P的风化, 但生长季高温多雨, 又促进了砂质土壤的P淋溶, 从而使该地区的土壤P浓度较低($0.53 \pm 0.19 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)。

4.2 黄土高原优势灌丛营养器官间化学元素分配与土壤养分、水热因子的耦合性

植物资源的分配反映其对环境适应。在干旱条件下, 植物体往往会增强吸水能力和保水能力以抵抗干旱。根是植物体吸收水分的主要器官, 为了获取足够的水分, 植物体将较多的生物量分配给根。而叶片是植物的“排水”(蒸腾作用)器官, 为了增强保水能力, 植物体分配给叶片的生物量较少。但叶片又是植物进行光合作用的主要场所, 富含与光合作用有关的酶、ATP、ADP等富含N、P元素的物质, 故叶片N、P浓度较根和茎的高。

灌木等木质植物的输导组织主要由木质素和纤维素等富含C元素的多糖物质组成(Freudenberg &

Neish, 1968), 这些多糖物质是植物体的骨架性物质。植物体的这一结构性质决定了其根、茎中C元素浓度高于叶中, 同时黄土高原地区优势灌丛植物分配给根、茎的生物量较多(数据未出示), 因此在3个优势灌丛分布区出现根、茎C储量高于叶C储量的现象。植物器官的N、P浓度是植物长期适应土壤养分条件的结果(Thompson *et al.*, 1997; Güsewell, 2004)。在不同的土壤养分条件下, 植物体为了满足生长发育、繁殖等一些生理需求会适当调节器官内的功能物质(Bazzaz & Grace, 1997; 李玉霖等, 2010), 进而影响组成这些物质的化学元素, 尤其是N、P的浓度。本研究发现: 从甘肃南部到宁夏北部、甘肃西部, 土壤N、P养分逐渐降低, 与降水相耦合, 而与温度逐渐升高的变化趋势相反。与此相对应, 3个优势灌丛区的优势灌丛根、茎和叶的N、P储量也逐渐减少。虽然黄土高原地区N元素相对丰富, 但P元素贫乏, 尤其是宁夏北部和甘肃西部地区。在水热因子、土壤养分的共同限制下, 这两个地区的优势灌丛生物量较甘肃南部的低, 同时, 这两个地区优势灌丛各器官间营养元素的分配相比于甘肃南部相对均衡, 尽管分配给叶的C量较少, 或者甘肃西部地区分配给茎的N量较多。在N元素丰富、P元素匮乏的条件下, 植物体叶片中N、P储量相对根、茎中的较低, 表现出N、P在根与叶、茎与叶间的异速生长, 这与Yang等(2014)的研究结果一致。这或许是由于N元素是酶等蛋白质的重要组成成分, 而P元素是ATP、rRNA等物质的重要组成成分, 无论环境中N、P元素是充裕还是匮乏, 植物体为满足自身对营养元素的需求而维持根茎吸收、运输营养元素的能力, 进而维持根茎中相应蛋白(酶)、rRNA及ATP的量。因此, 黄土高原优势灌丛区根茎中的N、P储量与叶中的相比相对较高, 虽然宁夏北部和甘肃西部地区的差异不显著。

4.3 黄土高原优势灌丛化学计量的系统发育相关性

在土壤养分相对较高的区域, 其优势物种无论亲缘关系远近, 各器官营养元素储量差异不显著, 土壤养分相对较低的区域, 亲缘关系较远的植物种即使生活在相同的生境中, 植物营养器官的营养元素储量也表现出差异性, 而亲缘关系较近的物种生活在不同生境中植物营养器官的营养元素储量差异不显著。这或许表明土壤养分和系统发生对黄土高

原优势灌丛物种间营养元素储量差异性起决定作用, 但与Yang等(2014)的研究结果相悖。这或许是本研究的尺度相对较小所致。系统发育是否影响优势灌丛器官间的化学计量? 这需要进行更深入、更大尺度的研究。

5 结语

本研究对黄土高原优势灌丛植物营养器官的C、N、P化学计量特征进行了研究, 研究发现: 1)黄土高原优势灌丛的有机物质含量与前人有关黄土高原的研究结果一致, N元素资源较为丰富, P元素资源较为匮乏。2)随着土壤养分沿甘肃南部、宁夏北部到甘肃西部的逐级递减, 黄土高原优势灌丛根中C、根和茎中N元素浓度先增大后减小, 而叶中C、P元素浓度却逐渐增大。并且, 在3个优势灌丛区之间, 除C元素外, N和P元素在营养器官间的分配格局相似。3)黄土高原优势灌丛物种间各器官的营养元素储量由土壤养分和系统发生共同决定。

基金项目 中国科学院战略性先导科技专项中国灌丛生态系统的固碳现状、变化和机制(XDA05050-300)和国家自然科学基金面上项目(41171041)。

致谢 项目野外调查中得到中国科学院植物研究所的张小凤、山东潍坊学院的李本政同学和青岛滨海学院的高世莲同学等人的大力帮助, 在此表示感谢!

参考文献

Abrahamson WG, Caswell H (1982). On the comparative allocations of biomass, energy, and nutrients in plants. *Ecology*, 63, 982–991.

Andersen T, Elser JJ, Hessen DO (2004). Stoichiometry and population dynamics. *Ecology Letters*, 7, 884–900.

Bazzaz FA, Grace J (1997). *Plant Resource Allocation*. Academic Press, San Diego, USA. 303.

Burke IC, Lauenroth WK, Vinton MA, Hook PB, Kelly RH, Epstein HE, Aguiar MR, Robles MD, Aguilera MO, Murphy KL, Gill RA (1998). Plant-soil interactions in temperate grasslands. *Biogeochemistry*, 42, 121–143.

Cease AJ, Elser JJ, Ford CF, Hao SQ, Kang L, Harrison JF (2012). Heavy livestock grazing promotes locust outbreaks by lowering plant nitrogen content. *Science*, 335, 467–469.

Chen JQ, Zhang R, Hou YC, Ma LN, Ding LM, Long RJ, Shang ZH (2013). Relationships between species diversity and C, N and P ecological stoichiometry in plant communities of sub-alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 979–987. (in Chinese with English abstract)

[陈军强, 张蕊, 侯尧宸, 马丽娜, 丁路明, 龙瑞军, 尚占环 (2013). 亚高山草甸植物群落物种多样性与群落C、N、P生态化学计量的关系. *植物生态学报*, 37, 979–987.]

Cheplick GP (1995). Life history trade-offs in *Amphibromus scabrivalvis* (Poaceae): Allocation to clonal growth, storage, and cleistogamous reproduction. *American Journal of Botany*, 82, 621–629.

Craine JM (2006). Competition for nutrients and optimal root allocation. *Plant and Soil*, 285, 171–185.

de la Rosa TM, Aphalo PJ, Lehto T (1998). Effects of far-red light on the growth, mycorrhizas and mineral nutrition of Scots pine seedlings. *Plant and Soil*, 201, 17–25.

Delph LF (1990). Sex-differential resource allocation patterns in the subdioecious shrub *Hebe subalpina*. *Ecology*, 71, 1342–1351.

Drenovsky RE, Richards JH (2004). Critical N:P values: Predicting nutrient deficiencies in desert shrublands. *Plant and Soil*, 259, 59–69.

Elser JJ, Bracken MES, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10, 1135–1142.

Elser JJ, Fagan WF, Denno RF, Dobberfuhl DR, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham SS, McCauley E, Schulz KL, Siemann EH, Sterner RW (2000a). Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 408, 578–580.

Elser JJ, Sterner RW, Gorokhova E, Fagan WF, Markow TA, Cotner JB, Harrison JF, Hobbie SE, Odell GM, Weider LJ (2000b). Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 3, 540–550.

Evans-White MA, Lamberti GA (2006). Stoichiometry of consumer-driven nutrient recycling across nutrient regimes in streams. *Ecology Letters*, 9, 1186–1197.

Fang JY, Liu GH, Xu SL (1996). Biomass and net production of forest vegetation in China. *Acta Botanica Sinica*, 16, 497–508. (in Chinese with English abstract) [方精云, 刘国华, 徐嵩龄 (1996). 我国森林植被的生物量和净生产量. *生态学报*, 16, 497–508.]

Fanin N, Fromin N, Buatois B, Hättenschwiler S (2013). An experimental test of the hypothesis of non-homeostatic consumer stoichiometry in a plant litter-microbe system. *Ecology Letters*, 16, 764–772.

Freudenberg K (1959). Biosynthesis and constitution of lignin. *Nature*, 183, 1152–1155.

Freudenberg K, Neish AC (1968). *Constitution and Biosynthesis of Lignin*. Springer-Verlag, Berlin. 199.

Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *The New Phytologist*, 164, 243–266.

- Güsewell S, Koerselman W, Verhoeven JTA (2003). Biomass N:P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands. *Ecological Application*, 13, 372–384.
- Han WX, Fang JY, Guo DL, Zhang Y (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *The New Phytologist*, 168, 377–385.
- Hillebrand H, Borer ET, Bracken MES, Cardinale BJ, Cebrian J, Cleland EE, Elser JJ, Gruner DS, Harpole WS, Ngai JT, Sandin S, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE, Smith MD (2009). Herbivore metabolism and stoichiometry each constrain herbivory at different organizational scales across ecosystems. *Ecology Letters*, 12, 516–527.
- Holleman AF, Jaeger FM (1914). The allocation of grants, given by the Van T. Hoff foundation, for the encouragement of the study of pure and applied chemistry. *Elsvier Science Bv*, 33, 204–205.
- Koerselman W, Meuleman AFM (1996). The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441–1450.
- Konings H, Verhoeven JT, de Groot R (1992). Growth characteristics and seasonal allocation patterns of biomass and nutrients in *Carex* species growing in floating fens. *Plant and Soil*, 147, 183–196.
- Li YL, Mao W, Zhao XY, Zhang TH (2010). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in typical desert and desertified regions, North China. *Environmental Science*, 31, 1716–1725. (in Chinese with English abstract) [李玉霖, 毛伟, 赵学勇, 张铜会 (2010). 北方典型荒漠及荒漠化地区植物叶片氮磷化学计量特征研究. 环境科学, 31, 1716–1725.]
- Mooney HA, Chu CL (1974). Seasonal carbon allocation in *Heteromeles arbutifolia*, a California evergreen shrub. *Oecologia*, 14, 295–306.
- Niklas KJ, Enquist BJ (2002). On the vegetative biomass partitioning of seed plant leaves, stems, and roots. *The American Naturalist*, 159, 482–497.
- Niklas KJ, Owens T, Reich PB, Cobb ED (2005). Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. *Ecology Letters*, 8, 636–642.
- Ordoñez JC, Van Bodegom PM, Witte JPM, Wright IJ, Reich PB, Aerts R (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 137–149.
- Pieters A, Baruch Z (1997). Soil depth and fertility effects on biomass and nutrient allocation in jaragua grass. *Journal of Range Management*, 50, 268–273.
- Redfield AC (1958). The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*, 46, 205–221.
- Reich PB, Oleksyn J (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 11001–11006.
- Tessier JT, Raynal DJ (2003). Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *Journal of Applied Ecology*, 40, 523–534.
- Thompson K, Parkinson JA, Band SR, Spencer RE (1997). A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora. *The New Phytologist*, 136, 679–689.
- Wallace CS, Rundel PW (1979). Sexual dimorphism and resource allocation in male and female shrubs of *Simmondsia chinensis*. *Oecologia*, 44, 34–39.
- Wang T, Yang YH, Ma WH (2008). Storage, patterns and environmental controls of soil phosphorus in China. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 44, 549–556. (in Chinese with English abstract) [汪涛, 杨元合, 马文红 (2008). 中国土壤磷库的大小、分布及其影响因素. 北京大学学报(自然科学版), 44, 549–556.]
- Witkowski ETF, Lamont BB (1996). Disproportionate allocation of mineral nutrients and carbon between vegetative and reproductive structures in *Banksia hookeriana*. *Oecologia*, 105, 38–42.
- Xie YH, An SQ, Wu BF (2005). Resource allocation in the submerged plant *Vallisneria spiralis* related to sediment type, rather than water-column nutrients. *Freshwater Biology*, 50, 391–402.
- Yang X, Tang ZY, Ji CJ, Liu HY, Ma WH, Mohamot A, Shi ZY, Sun W, Wang T, Wang XP, Wu X, Yu SL, Yue M, Zheng CY (2014). Scaling of nitrogen and phosphorus across plant organs in shrubland biomes across Northern China. *Scientific Reports*, 4, 5448.
- Yu Q (2009). *Ecological Stoichiometric Study on Vascular Plants in the Inner Mongolia Steppe*. PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. 108. (in Chinese with English abstract) [庾强 (2009). 内蒙古草原植物化学计量生态学研究. 博士学位论文, 中国科学院植物研究所, 北京. 108.]
- Zheng SX, Shanguan ZP (2006). Spatial pattern of the plant leaf nutrient elements in the area of Loess Plateau. *Progress in Natural Science*, 16, 965–973. (in Chinese) [郑淑霞, 上官周平 (2006). 黄土高原地区植物叶片养分组成的空间分布格局. 自然科学进展, 16, 965–973.]

责任编辑: 储诚进 责任编辑: 王 薇

附录1 黄土高原优势灌丛群落样地的环境因子概况

Appendix 1 General situations of environmental factors of sample sites for the dominant shrub communities across the Loess Plateau

地点 Site	优势物种 Dominant species	纬度 Latitude (°)	经度 Longitude (°)	海拔 Altitude (m)	年平均气温 Mean annual air tempera- ture (°C)	年降水量 Annual precipitation (mm)	生长季温度 Growing season temperature (°C)	生长季降水量 Growing season precipitation (mm)
甘肃南部 Southern Gansu								
礼县 Li County	虎榛子 <i>Ostryopsis davidiana</i>	34.32	105.25	1 591	9.8	606	18.6	313
礼县 Li County	蔷薇-栒子 <i>Rosa prattii</i> - <i>Cotoneaster acutifolius</i>	34.43	105.23	1 811	8.4	613	17.1	317
舟曲县 Zhouqu County	荆条-杠柳 <i>Vitex negundo</i> - <i>Periploca sepium</i>	33.78	104.33	1 430	10.5	568	18.6	288
宕昌县 Dangchang County	虎榛子 <i>Ostryopsis davidiana</i>	34.08	104.28	1 964	7.7	613	15.9	309
岷县 Min County	秦岭小檗 <i>Berberis circumserrata</i>	34.44	103.97	2 356	6.9	597	15.3	307
卓尼县 Zhuoni County	水栒子 <i>Cotoneaster multiflorus</i>	34.58	103.50	2 635	3.6	605	11.9	315
武山县 Wushan County	沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>	34.44	105.05	2 228	7.0	625	15.6	321
徽县 Hui County	黄栌 <i>Cotinus coggygria</i>	33.74	106.10	861	13.0	682	21.9	369
徽县 Hui County	白刺花 <i>Sophora davidii</i>	33.85	106.21	1 030	12.8	681	21.8	367
成县 Cheng County	马桑 <i>Coriaria nepalensis</i>	33.53	105.82	1 107	13.3	673	21.9	366
临夏县 Linxia County	箭叶锦鸡儿 <i>Caragana jubata</i>	35.57	102.98	2 181	5.4	507	14.5	279
临夏县 Linxia County	吉拉柳 <i>Salix gilashanica</i>	35.56	102.85	2 605	3.4	524	12.2	288
临夏县 Linxia County	硬叶柳 <i>Salix sclerophylla</i>	35.55	102.55	2 508	1.6	592	6.7	331
甘肃西部 Western Gansu								
瓜州县 Guazhou County	西伯利亚白刺 <i>Nitraria sibirica</i>	40.31	94.80	1 063	10.0	37	24.1	24
瓜州县 Guazhou County	刚毛怪柳 <i>Tamarix hispida</i>	40.29	94.78	1 060	10.0	37	24.0	24
敦煌市 Dunhuang City	泡泡刺 <i>Nitraria sphaerocarpa</i>	40.15	94.91	1 082	10.1	41	24.2	26
敦煌市 Dunhuang City	蒙古沙拐枣 <i>Calligonum mongolicum</i>	40.14	94.92	1 080	10.1	41	24.3	26
敦煌市 Dunhuang City	膜果麻黄 <i>Ephedra przewalskii</i>	40.00	94.28	1 327	9.1	34	22.7	22
敦煌市 Dunhuang City	泡泡刺 <i>Nitraria sphaerocarpa</i>	40.27	93.93	1 044	10.2	28	24.3	18
阿克塞县 Aksay County	沙拐枣 <i>Calligonum mongolicum</i>	39.64	94.36	1 677	7.7	32	21.1	22
阿克塞县 Aksay County	红砂 <i>Reaumuria soongarica</i>	39.66	94.37	1 646	7.7	32	21.1	22
敦煌市 Dunhuang City	梭梭 <i>Haloxylon ammodendron</i>	39.69	94.35	1 589	7.8	33	21.3	22
敦煌市 Dunhuang City	膜果麻黄 <i>Ephedra przewalskii</i>	39.69	94.35	1 602	7.8	33	21.3	22
敦煌市 Dunhuang City	塔里木沙拐枣 <i>Calligonum roborowskii</i>	39.76	94.36	1 518	8.3	33	21.8	22
金塔县 Jinta County	红砂 <i>Reaumuria soongarica</i>	39.86	98.66	1 391	8.2	85	21.3	51
金塔县 Jinta County	多花怪柳 <i>Tamarix hohenackeri</i>	39.93	98.87	1 287	8.6	80	21.9	48
肃南县 Sunan County	红砂 <i>Reaumuria soongarica</i>	39.65	98.32	1 786	6.6	105	19.5	66
酒泉市 Jiuquan City	膜果麻黄 <i>Ephedra przewalskii</i>	39.49	98.96	1 528	7.6	103	20.4	62
高台县 Gaotai County	盐爪爪 <i>Kalidium foliatum</i>	39.29	99.29	1 728	6.5	126	19.1	78
金塔县 Jinta County	大白刺 <i>Nitraria roborowskii</i>	39.98	98.30	1 492	8.5	87	21.9	53

附录1 (续) Appendix 1 (continued)

地点 Site	优势物种 Dominant species	纬度 Latitude (°)	经度 Longitude (°)	海拔 Altitude (m)	年平均气温 Mean annual air tempera- ture (°C)	年降水量 Annual precipitation (mm)	生长季温度 Growing season temperature (°C)	生长季降水量 Growing season precipitation (mm)
宁夏北部 Northern Ningxia								
西夏区 Xixia District	刺旋花 <i>Convolvulus tragacanthoides</i>	38.62	105.96	1 376	8.5	197	20.3	120
西夏区 Xixia District	麻黄 <i>Ephedra sinica</i>	38.59	105.97	1 260	8.5	197	20.3	120
贺兰县 Helan County	细叶锦鸡儿 <i>Caragana stenophylla</i>	38.73	106.01	1 388	7.8	203	19.6	124
灵武市 Lingwu City	尖叶盐爪爪 <i>Kalidium cuspidatum</i>	38.33	106.42	1 153	8.4	213	20.0	131
灵武市 Lingwu City	刺叶柄棘豆 <i>Oxytropis aciphylla</i>	38.11	106.49	1 237	8.4	229	19.8	139
灵武市 Lingwu City	红砂 <i>Reaumuria soongarica</i>	38.09	106.48	1 246	8.4	229	19.8	139
陶乐县 Taole County	西伯利亚白刺 <i>Nitraria sibirica</i>	38.42	106.55	1 205	8.5	213	20.1	130
平罗县 Pingluo County	酸枣 <i>Ziziphus jujuba</i>	38.87	106.18	1 230	8.8	180	20.7	111
平罗县 Pingluo County	蒙古扁桃 <i>Amygdalus mongolica</i>	38.73	106.14	1 420	9.0	185	20.9	113
平罗县 Pingluo County	小果白刺 <i>Nitraria sibirica</i>	38.88	106.66	1 094	8.8	190	20.9	119
平罗县 Pingluo County	沙冬青 <i>Ammopiptanthus mongolicus</i>	38.45	106.55	1 162	8.5	213	20.1	130

气象资料从网站 www.worldclim.org 获得。Meteorological data come from the website: www.worldclim.org.