

青海省沙珠玉治沙站 17 种主要植物叶性因子的比较

李永华^{1,5}, 罗天祥^{2*}, 卢琦³, 田晓娅¹, 吴波³, 杨恒华⁴

(1. 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; 2. 中国科学院青藏高原研究所, 北京 100085;
3. 中国林业科学研究院, 北京 100091; 4. 青海省沙珠玉治沙试验站, 青海省共和县 813005; 5. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要:国外大量研究结果表明,具有高叶氮含量和低比叶面积的干旱地区植物往往具有较高的水分利用效率。选取青海省沙珠玉治沙站地区 17 种主要植物(野生 9 种,人工 8 种),分别测定其比叶面积(SLA),单位重量叶氮含量(N_{mass})及单位面积叶氮含量(N_{area}),并与贡嘎山湿润森林样带测定数据进行比较分析。结果表明, N_{mass} 随 SLA 的增加而增加,但 N_{mass} 与 SLA 关系格局在固定沙丘野生多年生草本-灌木植物(类群 1, $N_{area} > 3.0 \text{ g m}^{-2}$)与流动沙丘野生短命草本植物(类群 2, $N_{area} < 3.0 \text{ g m}^{-2}$)之间存在策略位移现象,即在相同 SLA 下,类群 1 比类群 2 具有更高的叶氮含量,或在相同 N_{mass} 时类群 1 比类群 2 具有更小的比叶面积。在 8 个人工物种中,柠条锦鸡儿、中间锦鸡儿、绵柳和西北沙柳等灌木属于类群 1,而甘草、小叶锦鸡儿、怪柳和青杨属于类群 2,前者比后者具备更好的干旱适应机制,建议在生产上优先考虑前者。流动沙丘野生短命草本植物具有较低的叶氮含量和较高的比叶面积,这一特征与流动沙丘土壤贫瘠及其生长期降水集中和土壤水分含量相对丰富密切相关。

关键词:单位重量叶氮含量;单位面积叶氮含量;比叶面积;水分利用效率;高寒沙区

文章编号:1000-0933(2005)05-0994-06 中图分类号:Q143, Q948 文献标识码:A

Comparisons of leaf traits among 17 major plant species in Shazhuyu Sand Control Experimental Station of Qinghai Province

LI Yong-Hua^{1,5}, LUO Tian-Xiang^{2*}, LU Qi³, TIAN Xiao-Ya¹, WU Bo³, YANG Heng-Hua⁴ (1. *Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, CAS, Beijing 100101, China*; 2. *Institute of Tibetan Plateau Research, CAS, Beijing 100085, China*; 3. *Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China*; 4. *Shazhuyu Sand Control Experimental Station of Qinghai Province, Gonghe 813005, Qinghai, China*; 5. *Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China*). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (5): 994~999.

Abstract: Much evidence indicates that in arid environments, higher leaf nitrogen concentration and lower specific leaf area are generally correlated with higher water use efficiency. We measured specific leaf area (SLA), mass-based (N_{mass}) and area-based (N_{area}) leaf nitrogen concentrations for 17 native or introduced plant species in Shazhuyu Desert Control Experimental Station of Qinghai Province. The data were further compared with our previous data collected in the wet forests in the Gongga Mountains, eastern Tibetan Plateau. In general, N_{mass} increased with increasing SLA . We found that there was a strategy shift in the N_{mass} vs SLA relation patterns between the native perennial grasses and shrubs growing in the fixed sandy dune (Group-1, $N_{area} > 3.0 \text{ g m}^{-2}$) and the native short-lived grasses growing in the moving sandy dune (Group-2, $N_{area} < 3.0 \text{ g m}^{-2}$). Compared with Group-2 species, Group-1 species had a higher N_{mass} at a given SLA or a lower SLA at a given N_{mass} . Among the eight introduced species, four shrubs for *Aragana korshinskii*, *Caragana davazamcii*, *Salix suchowensis* and *Salix cheilophila* belonged to Group-1, whereas others for *Caragana microphylla*, *Amarix chinensis*, *Glycyrrhiza uralensis* and *Populus*

基金项目:国家科技攻关计划资助项目(2002BA517A-09-03-03);国家自然科学基金资助项目(30370290);中国科学院院长基金特别支持资助项目(2002)

收稿日期:2004-11-11; **修订日期:**2005-03-11

作者简介:李永华(1978~),男,河南漯河人,硕士生,主要从事生产力生态学研究. E-mail: liyongh@igsnr.ac.cn

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: luotx@itpcas.ac.cn

Foundation item: The Key Technologies R & D Program of China (No. 2002BA517A-09-03-03), the National Natural Science Foundation of China (No. 30370290), the Special President Foundation of Chinese Academy of Sciences (No. 2002)

Received date: 2004-11-11; **Accepted date:** 2005-03-11

Biography: LI Yong-Hua, Master candidate, mainly engaged in ecology of plant productivity. E-mail: liyongh@igsnr.ac.cn

cathayana belonged to Group-2. We believe that the Group-1 introduced species would be more adaptive to the arid climate than the Group-2 planted species. The short-lived grasses (Group-2) for *Agriophyllum squarrosum* and *Corispermum hyssopifolium* had much higher SLA but relatively lower leaf nitrogen concentrations than the other species. The characteristics appear to be related to the low soil nitrogen content in the moving sandy dune and the relatively high soil water availability during the short growing seasons.

Key words: area-based leaf nitrogen content; mass-based leaf nitrogen concentration; specific leaf area; water use efficiency; alpine desert

全球变化背景下,我国荒漠化进程正逐步加剧^[1]。认清荒漠地区,特别是高寒荒漠地区植物生长及结构特征与相关因子的关系对我国西部高寒荒漠地区植被重建与恢复具有重要的实践意义和经济价值。青海省沙珠玉治沙站始建于 1958 年,自建立以来通过不断引种试验,现已拥有近 300 种沙生植物。本研究于 2003 年 8 月选取该试验区 17 种野生或引种的主要植物作为研究对象,分别测定其比叶面积和叶氮含量,以从植物生理生态的角度对当地特定环境背景下不同物种生长及适应特征加以探讨。

长期以来,人们习惯采用气体交换测定指标去理解植物生长过程(忽略了一些植物性状指标的重要性),但是这种瞬间变化的测定指标(如光合/呼吸速率)是难以深入解释植物生长的长期适应机理^[2]。叶氮和比叶面积是描述植物叶片结构性状的基本参数,其变化反映了不同物种在长期进化过程中对其生存环境的适应特征^[3~9]。从地理分布来看,随降水减少比叶面积减少^[8, 10~13],而叶氮含量则有增加趋势^[4, 8, 10, 14],所以干旱地区植被一般具有较低的比叶面积和较高的叶氮含量^[8, 11, 14]。叶氮含量的增加不仅能够提高叶片光合能力^[15~18]同时可以提高植物水分利用效率^[16, 19],而比叶面积的减少可以防止植物体内水分散失。因此,在相似的环境条件下,具有高叶氮含量和低比叶面积的植物往往具有较高水分利用效率^[5, 8~9, 14]。

应用叶性因子研究植物对环境的适应机理是生理生态学领域近几年研究中新的突破点^[9],国内叶性因子的相关研究基本尚属空白^[10, 20]。在本研究将从高寒地区植物叶氮含量及比叶面积入手,对以下两个问题做具体探讨:(1) 比较分析当地人工引入种及野生物种在相同生境条件下表现出来的相似性及差异性,为在当地固定及半固定沙丘上科学引种提供可靠数据,并为进一步研究固定及半固定沙丘的生物多样性和生境的稳定性保育提供基础;(2) 探索高寒荒漠地区流动沙丘野生短命植物的适应特征,为当地流动沙丘治理寻找科学依据。

1 数据与方法

1.1 研究地区概况

青海省沙珠玉治沙站位于北纬 36°16',东经 100°16',海拔 2 871 m。该区具有显著的高原大陆性气候特征,1 月份平均气温 -12.5℃,7 月份平均气温 14.6℃,年平均气温 2.4℃,年降水量 246.3 mm,年蒸发量 1 716.7 mm,年太阳总辐射 158 431×4.18kJ/cm²^[21]。主要植被类型包括人工乔木(主要为青杨),人工灌木,野生灌木,野生草本。下垫面主要由固定沙丘,半固定沙丘及流动沙丘组成。

1.2 叶样采集

在沙珠玉治沙站试验园区内,选取 20 世纪 60 年代和 80 年代人工固定沙丘以及近几年治理的半固定沙丘和没有治理的流动沙丘设置样点,在样点上按不同生活型(乔木,灌木,草本)分别选取当地代表性物种(建群种及常见种),在植被生长盛期(7~8 月份)采集其完全展开且保持完整的成熟叶片 50~100g 装入大信封中,带回室内分析。

1.3 比叶面积(SLA)的测定

采用随机抽样法从每种叶片中选取 50 枚,根据每种植物不同叶形,或者用纸重法(将叶片蒙在匀质透明的硫酸纸上,沿叶边缘描下叶的轮廓,按叶形剪取后称重,最后根据纸重计算叶片面积),或者用游标卡尺直接测定叶面积,将每片叶子面积相加得到每种植物 50 枚叶片的有效光合面积。把所测量叶片置入烘箱,在 105℃下杀青(30min)后温度调至 75℃烘干 24h,然后测定其干重。以每种植物的 50 枚叶片的有效光合面积除以对应叶片干重得到该种的 SLA。

1.4 单位重量叶氮(N_{mass})的测定及单位面积叶氮含量(N_{area})的确定

采用凯氏定氮法测定每种植物叶片 N_{mass}。而 N_{area}=N_{mass}/SLA。

2 研究结果

2.1 单位重量叶氮含量

表 1 表明,研究地区 17 种植物 N_{mass} 的总体变化率仅为 8.6%,反映干旱地区植物 N_{mass} 具有相似性,这与国外相关研究结果是一致的^[3, 14]。其中,固定沙丘野生多年生草本植物变化最小(2.6%),其次为流动沙丘野生短命草本植物(6.5%)和野生固沙灌木(6.7%),而人工固沙灌木的变化率最大(10.7%)。人工的柠条锦鸡儿(*Aragana korshinskii* Kom.)和中间锦鸡儿(*Caragana davazamcii* Sancz) 分别具有最低(24.8 mg/g)和最高(34.2 mg/g)的单位重量叶氮含量,变化率高达 32%,表明不

同人工灌木种类存在较明显的生理特性差异。

2.2 比叶面积

研究地区 17 种植物 *SLA* 的总体变化率为 28%(表 1),反映干旱地区植物比叶面积存在较大的变异性,这与国外相关研究结果一致^[14]。其中,人工固沙灌木的变异最大(31.7%),其次为流动沙丘野生短命草本植物(26%)和野生固沙灌木(25%),而固定沙丘野生多年生草本植物变化最小(2.6%,可能与样本数少有关)。人工柠条锦鸡儿和野生沙米(*Agriophyllum squarrosum* (L.) Moq.)分别具有最低(42.6 cm²/g)和最高(140.8 cm²/g)的比叶面积,其差值高达 98.2 cm²/g,表明 *SLA* 是进一步分析干旱地区不同植物种类之间生理生态特征变化的重要参数。

2.3 单位面积叶氮含量

N_{area} 综合反映了 *N_{mass}* 和 *SLA* 的变化。由于 *N_{mass}* 变化较小,因此 *SLA* 的较大变化导致了 *N_{area}* 的同步变化,即人工固沙灌木的变异最大(36%),其次为流动沙丘野生短命草本植物(21%)和野生固沙灌木(20%),而固定沙丘野生多年生草本植物变化最小(0.3%)(表 1)。Wright 等提出,较高的单位面积叶氮含量反映了干旱区植物对水分胁迫的适应策略^[14]。野生的灌木和多年生草本植物的 *N_{area}* 一般均在 3.0 g/m² 以上(表 1),似乎反映了该地区植物适应干旱胁迫生境的一种阈值特征。人工引种的柠条锦鸡儿、中间锦鸡儿、绵柳(*Salix suchowensis*)、西北沙柳(*Salix cheilophila*)等灌木的 *N_{area}* 均在 3.0 g/m² 以上,其中人工柠条锦鸡儿高达 5.83 g/m²(表 1),表明这些人工灌木种类具有与当地物种相似的生理生态适应策略。但是,流动沙丘野生短命草本植物则具有最低的 *N_{area}* (2.07~2.74 g/m²),平均值比固定沙丘野生多年生草本植物和野生固沙灌木低 32%和 35%(表 1),表现出明显不同的生理生态适应特征(即对于干旱沙区养分贫瘠环境的适应策略,见讨论部分)。

2.4 N_{mass}-SLA 关系的变异性

在研究地区 17 种植物中,单位重量的叶氮含量(*N_{mass}*)均随比叶面积(*SLA*)的增加而增加,但其相关格局表现为几乎平行的两大类群(图 1)。类群 1 包括了 *N_{area}* > 3.0 g/m² 的物种(见表 1 的种类编号 3-11, 15-16),而类群 2 则包括了其它 *N_{area}* < 3.0 g/m² 的物种(见表 1 的种类编号 1-2, 12-14, 17)。也就是说,在相同 *SLA* 下,类群 1 比类群 2 具有更高的叶氮含量,或在相同 *N_{mass}* 时类群 1 比类群 2 具有更小的比叶面积。值得注意的是,类群 2 中包括了人工种植的甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)、小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla* Lam.)、怪柳(*Amarix chinensis*)和青杨(*Populus cathayana*)等乔木和灌木,具有与流动沙丘野生短命草本植物(沙米和虫实)相似的 *N_{mass}* 与 *SLA* 关系格局,相关机理有待进一步考证。

3 讨论

3.1 青海沙珠玉治沙站 17 种主要植物叶性因子相关规律

关于叶性因子之间相互关系,前人研究表明,不同功能类群(functional group)的植物相关叶性因子之间具有相似的回归特征,并可以用方程 $Y=a \times X^b$ 或 $\log(Y)=a+b \times \log(X)$ 表示^[9~12, 18, 22]。Wright 等进一步提出,这种关系模式在干旱地区与湿润地区的物种之间存在平行位移现象(或称之为策略位移现象)^[14]。通过比较分析贡嘎山东坡垂直样带数据^[10],进一步证实了位于青藏高原地区的高寒荒漠固沙植被同样具有上述特征(图 2),即在相同 *SLA* 下,干旱区植物比湿润区植物具有更高的叶氮

表 1 青海沙珠玉治沙站 17 个主要物种单位重量叶氮含量(*N_{mass}*, mg/g), 单位面积叶氮含量(*N_{area}*, g/m²)及比叶面积(*SLA*, cm²/g)

Table 1 Measurements of *N_{mass}*, *N_{area}*, *SLA* for 17 plant species in Shazhuyu Desert Control Experimental Station of Qinghai Province

植物种类编号 Plant species (No.)	单位重量叶 氮含量 <i>N_{mass}</i>	比叶面积 <i>SLA</i>	单位面积叶 氮含量 <i>N_{area}</i>
流动沙丘野生短命草本植物 short-lived grasses			
1. 沙米 <i>Agriophyllum squarrosum</i> (L.) Moq.	29.2	140.8	2.07
2. 虫实 <i>Corispermum hyssopifolium</i>	26.6	97.1	2.74
平均值 average	27.9±1.8	119±31	2.41±0.5
固定沙丘野生多年生草本植物 perennial grasses			
3. 赖草 <i>Aneurolepidium dasystachys</i>	30.7	87.1	3.53
4. 针茅 <i>Stipa capillata</i>	31.8	89.8	3.54
平均值 Average	31.3±0.8	88±2	3.53±0.1
野生固沙灌木 native shrubs			
5. 油蒿(黑沙蒿) <i>Artemisia ordosica</i>	32.7	108.4	3.02
6. 白刺 <i>Nitraria schoberi</i>	27.2	67.1	4.06
7. 川青锦鸡儿 <i>Caragana tibetica</i> Kom.	30.1	65.9	4.57
8. 马氏锦鸡儿 <i>Caragana maximovicziana</i> Kom.	30.8	105.5	2.92
9. 刺叶柄棘豆 <i>Oxytropia acphylla</i>	29.2	71.4	4.09
平均值 Average	30.0±2.0	84±21	3.73±0.73
人工固沙灌木 introduced shrubs			
10. 柠条锦鸡儿 <i>Aragana korshinskii</i> Kom.	24.8	42.6	5.83
11. 中间锦鸡儿 <i>Caragana davazamcii</i> Sancz	34.2	100.3	3.41
12. 小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i> Lam.	32.4	136.2	2.38
13. 怪柳 <i>Amarix chinensis</i>	27.9	98.2	2.84
14. 甘草 <i>Glycyrrhiza uralensis</i>	31.5	137.7	2.29
15. 绵柳(簸箕柳, 杞柳) <i>Salix suchowensis</i>	33.1	99.0	3.34
16. 西北沙柳 <i>Salix cheilophila</i>	32.5	103.4	3.14
平均值 Average	30.9±3.3	103±32	3.32±1.19
人工固沙乔木 introduced arbor			
17. 青杨 <i>Populus cathayana</i>	28.7	120.5	2.38
样品总体平均值 Average in total	30.2±2.6	98±27	3.30±0.95

含量,或在相同 N_{mass} 时干旱区植物比湿润区植物具有更小的比叶面积。研究进一步发现, N_{mass} - SLA 关系在流动沙丘短命草本植物(类群 2)与固定沙丘多年生草本-灌木植物(类群 1)之间也出现策略位移现象,类群 2 比类群 1 更接近于湿润区森林植物的叶性状(图 2)。

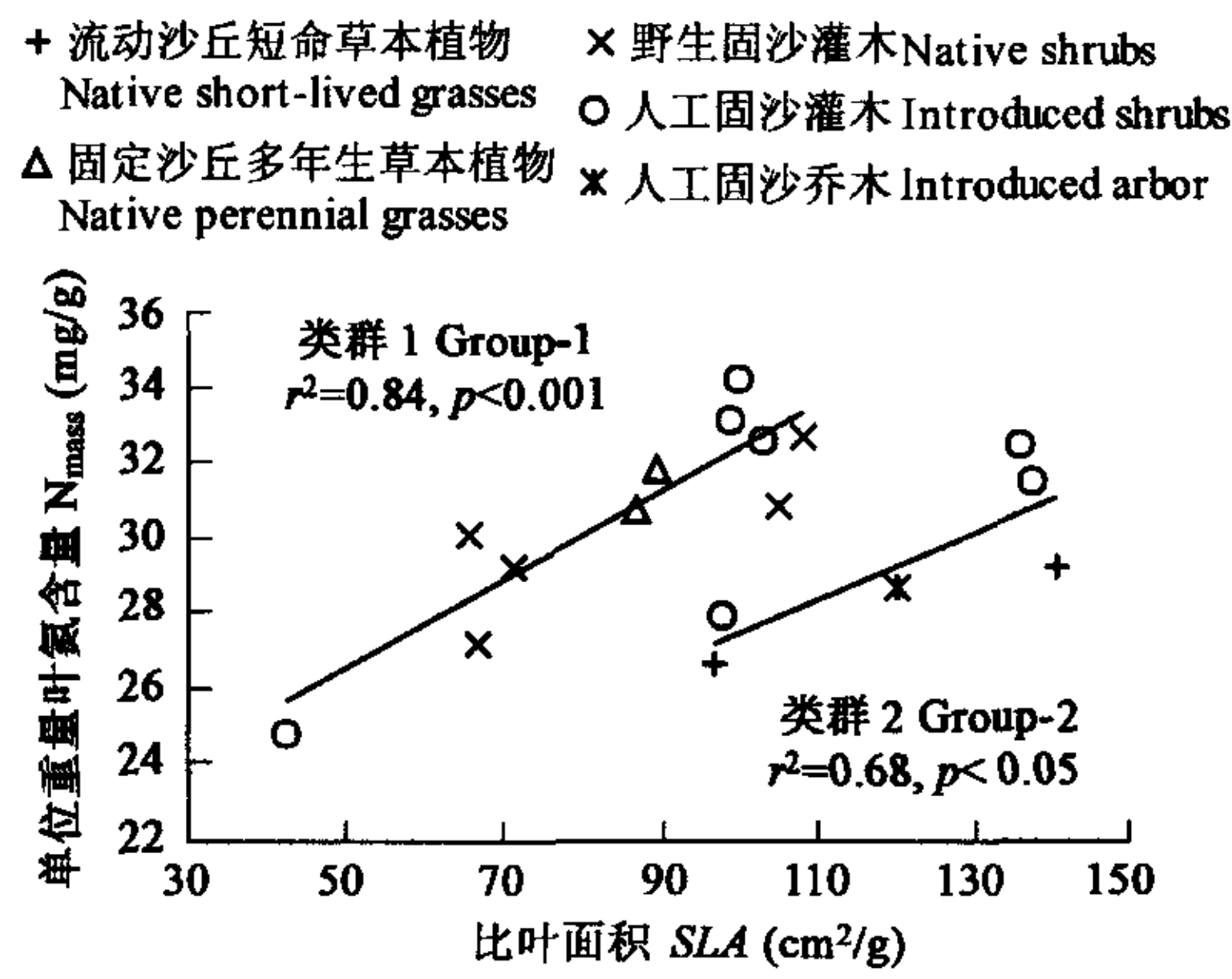


图 1 沙珠玉地区 17 个主要物种单位重量叶氮含量(N_{mass})与比叶面积(SLA)的关系

Fig. 1 Relationship between N_{mass} and SLA for 17 major plant species in Shazhuyu Desert Control Experimental Station of Qinghai Province

类群 1: $N_{\text{mass}} = 8.0739SLA^{0.3012}$; 类群 2: $N_{\text{mass}} = 5.234SLA^{0.3597}$

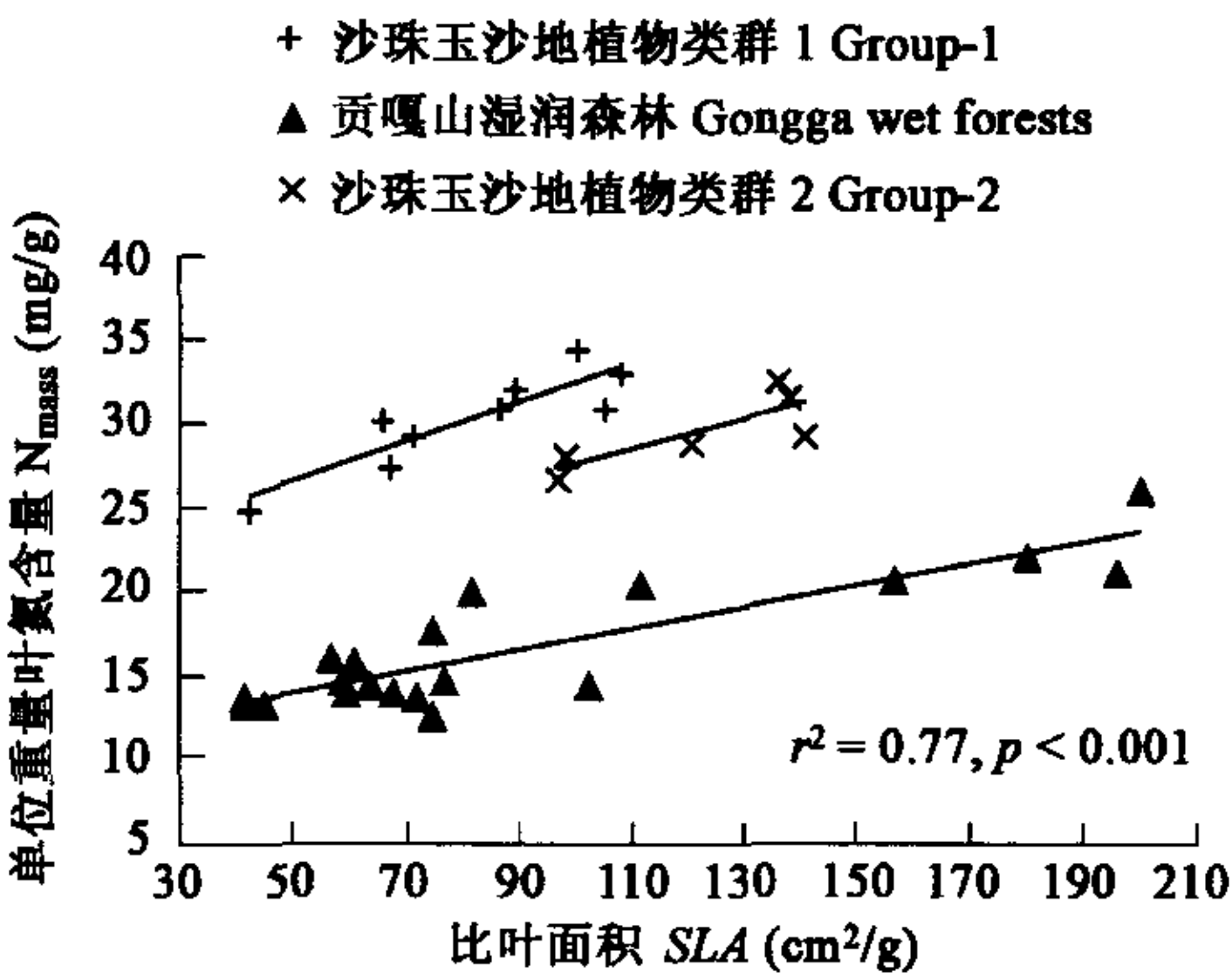


图 2 沙珠玉干旱区 17 种植物(本研究)与贡嘎山湿润区 21 个树种^[10]的 N_{mass} 与 SLA 关系的策略位移现象

Fig. 2 Strategy shifts in the N_{mass} vs SLA relation patterns between 17 major plant species from the arid Shazhuyu Desert Control Experimental Station of Qinghai Province (this study) and 21 woody species from the wet eastern slope of Gongga Mountains^[10]

3.2 干旱区植物的水分利用效率与叶性策略

水分利用效率与叶氮含量及比叶面积密切相关。叶氮含量的增加能够增加叶片内部光合作用酶的数量^[16, 23],提高叶片光合速率,同时叶氮含量的增加也能够增加叶片内部非光合器官或组织氮的投入,提高细胞内部的渗透压,加强对植物体内水分的保护^[17, 19]。比叶面积与叶片厚度或密度具有负相关关系^[11~13],叶片厚度或密度的增加(比叶面积减少)有利于增加叶片内部水分向叶片表面扩散的距离或阻力^[24],降低植物内部水分散失。虽然单位重量叶氮含量的增加能够增加气孔导度,加速植物体内水分散失,降低水分利用效率^[25],而比叶面积的降低也会降低叶片光合作用能力^[14, 26],但是在二者共同作用下,一定范围内植物叶氮的增加和比叶面积的减少仍就能够提高植物水分利用效率^[11, 27]。Wright 等研究表明,在相同的叶氮含量或比叶面积下,与湿润区植物相比,干旱区植物具有较低的光合速率和气功导度(即胞间 CO_2 浓度降低,水分利用效率提高),以及较高的呼吸速率,以达到单位叶面积的水分蒸散量与湿润区植物相同或相似,这种适应策略是以较高的呼吸消耗作为代价的^[14]。

因此, SLA 和 N_{area} 对植物水分利用效率具有重要的指示意义。大量研究数据表明,叶碳稳定同位素值($\delta^{13}\text{C}$,与胞间 CO_2 浓度成负相关,与内在水分利用效率成正相关)与 N_{area} 成正相关,而与 SLA 成负相关^[28~31]。柠条锦鸡儿被沙坡头地区称为沙生植物中最抗旱的一种^[32],其在沙珠玉表现为最高的单位面积叶氮含量和最小的比叶面积。青杨是沙珠玉地区种植面积较大的人工乔木。据沙珠玉治沙站记载,近几年来该区青杨有大面积死亡趋势,同时宁夏沙坡头地区也有相关记录。由此推断青杨并不适宜在干旱地区生长。我们的测定数据表明,青杨属于图 1 中的类群 2, N_{area} 较低而 SLA 较高,具有低水分利用效率的特征,在干旱环境下面临激烈的种间及种内竞争时不具备强的水分竞争能力,所以随着树龄增长及对水分需求的增加必然会出现水分供需矛盾,从而造成青杨的死亡。同属类群 2 的甘草、小叶锦鸡儿和怪柳等人工灌木是否适宜干旱地区生长将有待进一步考证,建议在生产上优先考虑类群 1 中的人工灌木种类(柠条锦鸡儿、中间锦鸡儿、绵柳和西北沙柳)。

3.3 流动沙丘野生短命草本植物

流动沙丘上生长的野生短命草本植物沙米和虫实是青海省荒漠沙化地区较常见的两种主要先锋物种。考虑采样期间虫实已经进入生殖期,所采集样品中带有相当数量种子,所以会造成叶氮测量值偏高和比叶面积的降低,但是从样品分析结果来看流动沙丘野生短命草本植物仍具有低单位面积叶氮含量($2.41 \pm 0.5 \text{ g/m}^2$)及高比叶面积($119.0 \pm 30.8 \text{ g/m}^2$)的特征(表 1,图 1)。为何先锋物种沙米和虫实会具有较高的比叶面积和较低的叶氮含量?通过进一步分析发现,二者这一特征是与其生长期土壤及气候特征密切相关。

土壤是陆地高等植物的立足点和营养库,土壤有机质以及氮含量也会直接影响植物体内氮素含量的高低^[33]。根据申建友

等^[34]及青海省共和县综合农牧业区划报告^①提供的数据,沙珠玉地区流动沙丘、半固定沙丘及原生土壤有机质含量分别为 0.067%,0.421%和 3.602%,土壤全氮含量分别为 0.005mg/g,0.028 mg/g 和 0.232 mg/g。由此可见,流动沙丘土壤最为贫瘠,同时这也决定了沙米和虫实作为沙丘上先锋物种具有相对较低的叶氮含量。

生态系统演化趋向于获得最大碳收益方向,自然界中植物对资源的组织利用必将尽可能地提高限制资源的利用效率^[23, 35]。沙米和虫实生长期主要集中在夏季,在这一时期降水较为集中,同时流动沙丘上降落的雨水可以更快下渗,减少了地表蒸散,从而在干旱地区相同的降水条件下流动沙丘中水分含量相对较高^[36]。在雨水集中的生长季,流动沙丘上相对良好的水分条件,突出了植物体内氮含量过低对光合速率的限制作用。比叶面积的增加,有利于增加叶片内光合有效氮的比例^[9, 17],减少叶片内部荫庇作用^[37],加速叶片内外气体的交换速度^[38],这样在一定程度上增加了氮的利用效率,同时也加速了叶片光合速率(碳的回收率)^[16~17, 35, 39~40]。

References:

- [1] Ding Y H, Wang S R. Introduction of Climate and Ecological environment in the Northwest of China. Beijing: China Meteorological Press, 2001.
- [2] Körner, C H. Some often overlooked plant characteristics as determinants of plant growth; a reconsideration. *Functional Ecology*, 1991, **5**: 162~173.
- [3] Cunningham S A, Summerhayes B, Westoby M. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecological Monographs*, 1999, **69**: 569~588.
- [4] Körner C H, Bannister P, Mark A F. Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. *Oecologia*, 1986, **69**: 577~588.
- [5] Reich P B, Wright I J, Cavender-Bares J, *et al.* The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, **164**(3 Suppl.): 143~164.
- [6] Turner I M. Sclerophylly: primarily protective? *Functional Ecology*, 1994, **8**: 669~675.
- [7] Wright I J, Cannon K. Relationships between leaf lifespan and structural defences in low nutrient, sclerophyll flora. *Functional Ecology*, 2001, **15**: 351~359.
- [8] Wright I J, Westoby M. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist*, 2002, **155**: 403~416.
- [9] Wright I J, Reich P B, Westoby M, *et al.* The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, **428**: 821~827.
- [10] Luo T X, Luo J, Pan Y D. Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, Eastern Tibetan Plateau. *Oecologia*, 2005, **142**: 261~273.
- [11] Reich P B, Ellsworth D S, Walters M B, *et al.* Generality of leaf trait relationships: a test across six biomass. *Ecology*, 1999, **80**: 1955~1969.
- [12] Wright I J, Westoby M, Reich P B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology*, 2002, **90**: 534~543.
- [13] Witkowski E F, Lamont B B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 1991, **88**: 486~493.
- [14] Wright I J, Reich P B, Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 2001, **15**: 43~434.
- [15] Field C. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia*, 1983, **56**: 341~347.
- [16] Field C, Merino J, Mooney H A. Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia*, 1983, **60**: 384~389.
- [17] Field C, Mooney H A. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: Givnish T. J. ed. *On the economy of plant form and function*. Cambridge: Cambridge University Press, 1986.
- [18] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra convergence in plant functioning. *Proceedings National Academy of Science, USA*, 1997, **94**: 13730~13734.
- [19] Osmond C B, Austin M P, Berry J A, *et al.* Stress physiology and the distribution of plants. *BioScience*, 1987, **37**(1): 38~47.
- [20] Zhang L, Luo T X. Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits. *Acta Phytocological Sinica*, 2004, **28**(6):

① 内部资料

844~852.

- [21] Li F, Sun S H. A preliminary research o landscape ecology application in desertification monitoring and assessment——A case study. *Acta Ecologica Sinica*. 2001, **21**(3): 481~485.
- [22] Reich P B, Uhl C, Walters M B, *et al.* Leaf lifespans as a determinant of leaf structure and function among as Amazonian tree species. *Oecologia*, 1991, **86**: 16~24.
- [23] Chapin III F S, Bloom A B, Field C B, *et al.* Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience*, 1987, **37**(1): 49~57. -
- [24] Wilkins W b. *Advanced plant physiology*. Pitman Publishing Inc. , 1984.
- [25] Schulze E D, Kelliher F M, Körner C, *et al.* Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate, and plant nitrogen nutrition: a global ecology scaling exercise. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1994, **25**: 629~660.
- [26] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monograph*, 1992, **62**: 365~392.
- [27] Radomiljac A M, McComb J A, Pate J S. Gas Exchange and Water Relations of the Root Hemi-parasite *Santalum album* L. in Association with Legume and Non-legume. *Hosts Annals of Botany*, 1999, **83**: 215~224.
- [28] Ehleringer J R, Cooper T A. Correlations between carbon isotope ratio and microhabitat in desert plants. *Oecologia*, 1988, **76**: 562~566.
- [29] Hultine K R, Marshall J D. Altitudinal trends in conifer leaf morphology and stable carbon isotope composition. *Oecologia*, 2000, **123**: 32~40.
- [30] Morecroft M D, Woodward F I, Marrs R H. Altitudinal trends in leaf nutrient contents, leaf size and $\delta^{13}\text{C}$ of *Alchemilla alpina*. *Functional Ecology*, 1992, **6**: 730~740.
- [31] Sparks J P, Ehleringer J R. Leaf carbon isotope discrimination and nitrogen content for riparian trees along elevational transects. *Oecologia*, 1997, **109**: 362~367.
- [32] Institute of Desert Research in Lanzhou, Chinese Academy of Sciences and ShaPotou Sand Control Experimental Station, Ningxia. Research on moving sand dune in ShaPotou, Teng-Geli Desert. Yinchuan: Ningxia People's Publishing House, 1980. 78~84
- [33] Vitousek P. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, 1982, **119**: 553~572.
- [34] Shen J Y, Dong G R, Li C Z, *et al.* Changes in soil properties and desertification. *Journal of Desert Research*, 1992. **12**(1): 40~48.
- [35] Chapin III F S. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1980, **11**: 233~260.
- [36] Jiang F Q, Cao C Y, Zeng D H. *Deterioration and restoration of sand ecosystem in Kerqin*. Beijing: China Forestry Publishing House, 2002. 70~74
- [37] Terashima I, Hirosaka K. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, 1995, **18**: 1111~1128.
- [38] Parkhurst D F. Diffusion of CO_2 and other gases inside leaves. *New Phytologist*, 1994, **126**: 449~479.
- [39] Hirose T, Bazzaz F A. Trade-off between light- and nitrogen-use efficiency in canopy photosynthesis. *Annals of Botany*, 1998, **82**: 159~202.
- [40] Reich P B, Ellsworth D S, Walters M B. Leaf structure (specific leaf area)modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology*, 1998, **12**: 948~958.

参考文献:

- [1] 丁一汇, 王守荣编. 中国西北地区气候与生态环境概论. 北京: 气象出版社, 2001.
- [20] 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. 植物生态学报, 2004, **28**(6): 844~852.
- [21] 李锋, 孙司衡. 景观生态学在荒漠化监测与评价中应用的初步研究——以青海沙珠玉地区为例. 生态学报, 2001, **21**(3): 481~485.
- [32] 中国科学院兰州沙漠研究所, 沙坡头沙漠科学研究所. 腾格里沙漠沙坡头地区流动沙丘治理研究. 银川: 宁夏人民出版社, 1980. 78~84.
- [34] 申建友, 董光荣, 李长治, 等. 沙漠化与土壤物质含量变化. 中国沙漠, 1992, **12**(1): 40~48.
- [36] 姜凤歧, 曹成有, 曾德慧. 科尔沁沙地生态系统退化与恢复. 北京: 林业出版社, 2002. 70~74.