

不同功能型植物光合特性及其与
叶氮含量、比叶重的关系

郑淑霞^{1 3}, 上官周平^{1 2,*}

(1. 中国科学院水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室 杨陵 712100 ;
2. 西北农林科技大学 杨陵 712100 3. 中国科学院研究生院 北京 100039)

摘要 :以秦岭南部的宁陕县和黄土高原地区的富县和神木为研究地点 ,研究不同气候带区乔木、灌木和草本植物的光合特性及其与叶片氮含量 (N_{mass})、比叶重 (LMA)的作用关系。结果表明 ,宁陕、富县和神木 3 个地区之间的乔木、灌木和草本植物的光饱和速率 (P_{max})、光合氮利用效率 ($PNUE$)、PS II 电子传递量子效率 ($\Phi_{\text{PS II}}$)、 N_{mass} 和 LMA 差异均达显著水平 ($p < 0.05$) ,神木地区乔木、灌木和草本植物的 P_{max} 均显著高于宁陕和富县。3 个地区的乔木、灌木和草本植物之间的 P_{max} 、 $PNUE$ 、 $\Phi_{\text{PS II}}$ 、PS II 最大光能转换效率 (F_v/F_m)、 N_{mass} 和 LMA 差异均达显著水平 ($p < 0.05$) ,草本植物的 P_{max} 和 $PNUE$ 明显高于灌木和乔木。由南向北分布的宁陕、富县和神木 3 个地区 ,随着气候干旱的加剧 ,乔木、灌木和草本植物的 LMA 均呈增加的趋势 ,且不同功能型植物的 LMA 的大小比较为 :乔木 > 灌木 > 草本植物。

宁陕、富县和神木地区近 60 种植物 (包括乔木、灌木和草本植物)的 LMA 与 N_{mass} 、 $PNUE$ 与 LMA 均呈极显著的负相关 ($p < 0.01$) ,而 P_{max} 与 N_{mass} 呈显著的正相关 ($p < 0.05$)。对光合参数之间的相关分析表明 , P_{max} 与 $PNUE$ 呈极显著的正相关 ($p < 0.01$) ,而 P_{max} 与 $\Phi_{\text{PS II}}$ 呈极显著的负相关 ($p < 0.01$)。

关键词 光饱和速率 ;光合氮利用效率 ;PS II 电子传递量子效率 ;氮含量 ;比叶重 ;功能型
文章编号 :1000-0933 (2007) 01-0171-11 中图分类号 :Q948 文献标识码 :A

Photosynthetic characteristics and their relationships with leaf nitrogen content
and leaf mass per area in different plant functional types

Zheng Shuxia^{1 3}, Shangguan Zhouping^{1 2,*}

1 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau , Institute of Soil and Water Conservation , Chinese Academy of Sciences , Yangling 712100 , China
2 Northwest A & F University , Yangling 712100 , China
3 Graduate School of Chinese Academy of Sciences , Beijing 100039 , China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (01) 0171 ~ 0181.

Abstract : Quantifying correlations among leaf traits and trait differences between plant functional types (PFTs) not only gives insight into selective pressures that have shaped vegetation evolution , but also plays a crucial role in predicting

基金项目 :国家自然科学基金资助项目 (30270230) ;中国科学院西部行动计划 ;国家科技支撑资助项目 (2006BAD09B04) ;中国科学院西部之光人才培养计划联合学者资助项目 (2005LH01)

收稿日期 :2005-10-10 ;修订日期 :2006-03-26

作者简介 :郑淑霞 (1980 ~) 女 ,天津人 ,博士生 ,主要从事植物生理生态与全球变化研究。E-mail :zsx@ms.iswc.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail :shangguan@ms.iswc.ac.cn

Foundation item : The project was financially supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30270230) , West-action Program in Chinese Academy of Science , the National Sci-Tech Supporting Item of China (No. 2006BAD09B04) and the United Scholar's Item of Talent Training Program in West China of Chinese Academy of Sciences (No. 2005LH01)

Received date 2005-10-10 ; **Accepted date** 2006-03-26

Biography Zheng Shuxia , Ph. D. , mainly engaged in the study on plant physio-ecology and global change. E-mail :zsx@ms.iswc.ac.cn

vegetation productivity shift with climate and land use change. The photosynthetic characteristics, leaf nitrogen content (N_{mass}), leaf mass per area (LMA), as well as their relationships in trees, shrubs and grasses growing in three sites, Ningshan County located in Qinling Mountain, Fuxian County and Shenmu County both located in the Loess Plateau were studied. The results showed that there were significant differences ($p < 0.05$) in the saturated photosynthetic rate (P_{max}), photosynthetic nitrogen use efficiency ($PNUE$), quantum yield of PS II electron transport (Φ_{PSII}), leaf nitrogen content (N_{mass}) and leaf mass per area (LMA) of three PFTs among Ningshan County, Fuxian County and Shenmu County. Trees, shrubs and grasses in Shenmu County had significantly higher mean values of P_{max} than those in Ningshan County and Fuxian County. The P_{max} , $PNUE$, Φ_{PSII} , potential efficiency of primary conversion of light energy of PS II (F_v/F_m), N_{mass} and LMA differed significantly ($p < 0.05$) among trees, shrubs and grasses in three sites, and grasses had higher mean values of P_{max} and $PNUE$ than shrubs and trees did. The LMA s of trees, shrubs and grasses increased as climatic drought increased gradually from Ningshan County through Fuxian County to Shenmu County. The mean values of LMA for the three PFTs ranked in the order of trees > shrubs > grasses, and the LMA in trees was about twice times that in grasses.

In 60 plant species including trees, shrubs and grasses growing in Ningshan County, Fuxian County and Shenmu County, the LMA was significantly negatively correlated with the N_{mass} and $PNUE$ ($p < 0.01$), while the P_{max} was positively correlated with the N_{mass} ($p < 0.05$). The correlation analysis among photosynthetic parameters showed that the P_{max} was significantly positively correlated with the $PNUE$ ($p < 0.01$), but negatively correlated with the Φ_{PSII} ($p < 0.01$).

Key Words: saturated photosynthetic rate; photosynthetic nitrogen use efficiency; quantum yield of PS II electron transport; nitrogen content; leaf mass per area; plant functional type

植物的光合能力依赖于光合器官各成分的生理特征,氮是合成叶绿素和有关光合蛋白的重要成分,植物体内 75% 的氮都集中于叶绿体中,且大部分都用于光合器官的构建,因此它是光合物质代谢和植物生长的关键性因子^[1,2]。作为最重要的营养元素之一,氮在叶片中的含量和利用效率与叶片的光合能力密切相关^[3-5]。很多研究表明植物叶片氮含量与光合速率(P_n)、PS II 电子传递量子效率(Φ_{PSII})存在明显的正相关关系^[1-4,6,7],但也有一些学者认为不同物种间 P_n 与叶片氮含量呈负相关^[8],甚至无相关性^[9],其关系依赖于物种及其环境因子^[1]。比叶重(LMA)是一个衡量植物种相对生长速率的重要参数^[10],它把单位干重水平和单位叶面积水平的叶片指标联系在一起,理论上讲,高 LMA 的植物叶片的细胞壁组分和碳含量较高,而其叶片水分含量、叶片含氮量较低,因此大部分研究认为叶片 P_n 和氮含量都与 LMA 相关^[2,3,11,12]。

氮利用效率是衡量植物利用氮营养和合理分配氮的能力,是氮对植物光合生产力乃至生长产生影响的重要指标。只有氮对植物所有生理过程起同等限制作用时,植物对氮的分配才达到最大效率。因此有学者认为光合能力与叶片氮素的比率是评估氮素投入光合效率的有效指标,统称潜在光合氮素利用效率($PNUE$, P_{max} - N 关系的斜率)^[3],它是氮利用效率与固定 CO_2 关系的瞬时测度。尽管植物 P_n 与氮含量的正相关关系已普遍存在,但对于不同功能型、不同代谢途径的物种或相同物种在不同生长条件下,其 $PNUE$ 有着显著的差异^[1,5,13-16]。植物光合特性与叶片氮含量及 $PNUE$ 的关系较为复杂,目前研究中存在的各种争议表明其可能还涉及到更深层次的生理生态机理问题,有待进一步深入研究。

本文以秦岭南部的宁陕县和黄土高原地区的富县和神木为研究地点,研究不同气候带区植物的光合能力与叶片氮含量、 LMA 的作用关系,明确不同功能型植物的氮素利用效率差异,以期为提高各个地区植被的初级生产力提供理论依据。尤其是在黄土高原地区,探讨不同功能型植物的光合作用对氮素的依赖程度,可以针对不同的生境或不同的植物类型采取相应的恢复措施,从而进行植被的快速恢复与重建。

1 材料与方法

1.1 研究地自然概况

以位于秦岭南部的宁陕县火地塘林区、黄土高原中部的富县子五岭林区和北部的神木六道沟地区为研究

地点,3个研究点由南向北依次分布,且气候、植被、地形、土壤等类型均不相同,气象要素差异较大,各地区气候地理概况详见表1。

表1 3个研究样点(宁陕、富县和神木)的气候地理概况

Table 1 Climate and geographical conditions in the three experimental sites of Ningshan County ,Fuxian County and Shenmu County									
研究地区 Experimental sites	地貌类型 Terrain	地理位置 Geographical location	海拔 Altitude (m)	气候、植被类型 Climate and vegetation	土壤类型 Soil type	年降水 MAP (mm)	年均温 MAT (℃)	年日照 ASR (h)	干燥度 Aridity index
宁陕火地塘 Huoditang , Ningshan County	山地 Mountainous terrain	33° 26' N、 108° 26' E	1614	北亚热带湿润常绿阔叶林带 North subtropical humid climate and evergreen broadleaf forest zone	棕色森林土 Brown forest soil	1023	12.4	1668	0.75
富县子五岭 Ziwuling , Fuxian County	黄土高原丘陵沟壑区 Hilly and gully loess region	36°04'N、 108°32'E	1353	暖温带半湿润落叶阔叶林 Warm temperate semi-humid climate and deciduous broadleaf forest zone ,	灰褐土 Calcareous oam	570	9.1	2492	1.09
神木六道沟 Liudaogou , Shenmu County	水蚀风蚀交错带 Water and wind erosion region	38°47'N , 110°21'E	1255	中温带干旱半干旱荒漠草原带 Moderate temperate arid or semi-arid climate and deserted grass-land zone	沙黄土 Sandy loess	441	8.5	2876	1.80

* Mean annual precipitation (MAP) , Mean annual temperature (MAT) , Annual solar radiation (ASR)

1.2 植物功能型确定

以各研究区的地带性植物或优势种为研究对象,所选植物种尽可能相同,按植物功能型划分为乔木、灌木和草本植物,乔木主要在半阴、半阳坡分布,灌木和草本植物主要在阳坡分布。所选植物共有42种,分别属于16科,其中乔木8种、灌木19种、草本植物15种,C₃植物40种,C₄植物2种。各研究地所选植物类型详见表2。实验于2005年6月进行,选取晴天进行测定,整个实验工作重复3次。

1.3 生理生态指标的测定

1.3.1 叶片光饱和速率(P_{max})的测定

利用Li-6400便携式光合作用测定系统(Li-cor,USA),于9:30~11:30时测定植物叶片的光饱和速率(P_{max},μmolCO₂·m⁻²s⁻¹),首先利用该仪器估测植物的光饱和点,再用标准光源提供光强,宁陕的乔木、灌木和草本植物的测定光强分别为500、800、1000μmol photons·m⁻²s⁻¹,富县的乔木、灌木和草本植物分别为800、1200、1500μmol photons·m⁻²s⁻¹,神木的乔木、灌木和草本植物分别为1000、1500、1800μmol photons·m⁻²s⁻¹,各植物的控制光强均达到植物光饱和点以上,且并未对植物的生理过程产生抑制作用。测定时使用开放式气路,空气流速为0.5dm³·min⁻¹,温度25℃,相对湿度50%,CO₂浓度390μmol·mol⁻¹,每个点稳定2min后读数。选取乔木林冠下部、灌木冠层上部和草本植物上充分展开的叶片进行活体测定,同种植物各10株,每株植物测定3个叶片,每叶片重复2~3次。

1.3.2 叶绿素荧光参数的测定

利用FMS 2.02脉冲调制式荧光仪(Hansatech,UK),于9:00~11:30时测定自然条件下植物的叶绿素荧光参数。选取植物枝条顶端向阳叶片中充分展开的叶片中部进行活体测定,同种植物各10株,每株植物测定3个叶片,每叶片重复2~3次。在叶片自然生长角度不变的情况下测定稳态荧光(F_s),同时记录叶表光强和叶温,随后加一个强闪光(5000μmol photons·m⁻²s⁻¹,脉冲时间0.7s),测定光下最大荧光(F'_m),同时将叶片遮光,关闭作用光5s后暗适应3s,再打开远红光5s后测定光下最小荧光(F'_o)。叶片暗适应30min后测定初始荧光(F_o),随后加一个强闪光(5000μmol photons·m⁻²s⁻¹,脉冲时间0.7s),测定最大荧光(F_m)。按Roháček^[7]公式计算如下参数:光系统II(PSII)最大光能转换效率(F'_v/F'_m)=(F'_m-F'_o)/F'_m和PSII电子传递量子效率Φ_{PSII}=(F'_m-F_s)/F'_m。

1.3.3 叶片比叶重 (LMA)

用 LI-3000A 型便携式叶面积仪 (Li-cor , USA)测量用于气体交换测定的植物叶片的叶面积 ,在 70℃ 条件下烘干至恒重 ,用电子天平 (精度为 0. 0001)称重 ,然后计算比叶重 $LMA = \text{叶片干重} / \text{叶面积} (g \cdot m^{-2})$ 。

1.3.4 叶片全氮含量 (N_{mass})

采集每株植物用于气体交换测定的叶片 1 ~ 2 片 ,于 105℃ 下杀青 10min ,70℃ 下烘干至恒重 ,同种植物的叶片混合粉碎后过 1mm 筛备用。用凯氏定氮法^[18]进行叶片全氮含量 (以单位干物质重的叶氮含量表示 , N_{mass})的测定。根据 Poorter & Evans^[1] ,光合氮素利用效率 ($PNUE , \mu mol CO_2 \cdot mol^{-1} s^{-1}$) = $P_{max} / (1/14N_{mass} \times LMA)$ 。

表 2 富县、神木和宁陕县测定的 3 种功能型植物

样点 Sites	功能型 PFTs		
	乔木 Trees	灌木 Shrubs	草本 Grasses
富县子五岭 Ziwuuling , Fuxian County 32 种植物 :乔木 7 种、灌木 14 种、草本植物 11 种 32 species including 7 kinds of trees , 14 kinds of shrubs and 11 kinds of grasses	油松 (松科) ^① 、刺槐 (豆科) ^② 、辽东栎 (壳斗科) ^③ 、山杨 (杨柳科) ^④ 、小叶杨 (杨柳科) ^⑤ 、白桦 (桦木科) ^⑥ 、白榆 (榆科) ^⑦	酸枣 (鼠李科) ^⑧ 、悬钩子 (蔷薇科) ^⑨ 、土庄绣线菊 (蔷薇科) ^⑩ 、黄蔷薇 (蔷薇科) ^⑪ 、杜梨 (蔷薇科) ^⑫ 、灰栒子 (蔷薇科) ^⑬ 、紫丁香 (蔷薇科) ^⑭ 、虎榛子 (桦木科) ^⑮ 、狼牙刺 (豆科) ^⑯ 、沙棘 (胡颓子科) ^⑰ 、胡颓子 (胡颓子科) ^⑱ 、刚毛忍冬 (忍冬科) ^⑲ 、忍冬 (忍冬科) ^⑳ 、毛栎木 (山茱萸科) ^㉑	达乌里胡枝子 (豆科) ^㉒ 、牛尾蒿 (菊科) ^㉓ 、铁杆蒿 (菊科) ^㉔ 、星毛委陵菜 (蔷薇科) ^㉕ 、白头翁 (毛茛科) ^㉖ 、箭头唐松草 (毛茛科) ^㉗ 、杠柳 (杠柳科) ^㉘ 、大批针苔草 (莎草科) ^㉙ 、白草 (禾本科) ^㉚ 、冰草 (禾本科) ^㉛ 、白羊草 (禾本科) ^㉜
神木六道沟 Liudaogou , Shenmu County 12 种植物 :乔木 3 种、灌木 4 种、草本植物 5 种 12 species including 3 kinds of trees , 4 kinds of shrubs and 5 kinds of grasses	油松、小叶杨、白榆	酸枣 ^⑧ 、柠条 (豆科) ^③ 、沙棘 ^⑰ 、沙柳 (杨柳科) ^③	达乌里胡枝子 ^㉒ 、紫花苜蓿 (豆科) ^㉕ 、沙打旺 (豆科) ^㉔ 、铁杆蒿 ^㉔ 、冰草 ^㉛
宁陕火地塘 Huoditang , Ningshan 15 种植物 :乔木 3 种、灌木 6 种、草本植物 6 种 15 species including 3 kinds of trees , 6 kinds of shrubs and 6 kinds of grasses	油松、刺槐、锐齿槲栎 (壳斗科) ^⑤	白叶悬钩子 (蔷薇科) ^③ 、榛子 (桦木科) ^⑨ 、胡颓子 ^⑱ 、刚毛忍冬 ^⑲ 、忍冬 ^㉑ 、山茱萸 (山茱萸科) ^㉑	短梗胡枝子 (豆科) ^⑪ 、牛尾蒿 ^㉓ 、铁杆蒿 ^㉔ 、星毛委陵菜 ^㉕ 、大叶唐松草 (毛茛科) ^㉔ 、大批针苔草 ^㉔

① *Pinus tabulaeformis* Carr. (Pinaceae) ② *Robinia pseudoacacia* L. (Leguminosae) ③ *Quercus liaotungensis* Koidz. (Fagaceae) ④ *Populus davidiana* Dode (Salicaceae) ⑤ *Populus simonii* Carr. (Salicaceae) ⑥ *Betula platyphylla* Sukats. var. *japonica* Hara. (Betulaceae) ⑦ *Ulmus pumila* L. (Ulmaceae) ⑧ *Zizyphus jujuba* Mill. var. *spinosa* Hu. (Rhamnaceae) ⑨ *Rubus parvifolius* L. (Rosaceae) ⑩ *Spiraea pubescens* Thunb. (Rosaceae) ⑪ *Rosa hugonis* Hemsl. (Rosaceae) ⑫ *Pyrus betulifolia* Bge. (Rosaceae) ⑬ *Cotoneaster acutifolia* Turcz. (Rosaceae) ⑭ *Syringa oblata* (Rosaceae) ⑮ *Ostryopsis davidiana* Decne. (Betulaceae) ⑯ *Sophora viciifolia* Hance. (Leguminosae) ⑰ *Hippophae reamnoidea* L. (Elaeagnaceae) ⑱ *Elaeagnus pungens* Thunb. (Elaeagnaceae) ⑲ *Lonicera hispidula* Pall. (Caprifoliaceae) ⑳ *Lonicera japonica* Thunb. (Caprifoliaceae) ㉑ *Cornus macrophylla* Wall. (Cornaceae) ㉒ *Lepedeza davurica* (Laxm.) Schindl. (Leguminosae) ㉓ *Artemisia subdigitata* Mattf. (Compositae) ㉔ *Artemisia sacrorum* Ledeb. var. *incana* Mattf. (Compositae) ㉕ *Potentilla acaulis* L. (Rosaceae) ㉖ *Pulsatilla chinensis* Rgl. (Ranunculaceae) ㉗ *Thalictrum simplex* L. (Ranunculaceae) ㉘ *Periploca sepium* (Petrosaviaceae) ㉙ *Carex lanceolata* Boott. (Cyperaceae) ㉚ *Imperata cylindrica* var. *major* (Nees) C. E. Hubb. Ex Hub (Gramineae) ㉛ *Agropyron cristatum* Gaertn. (Gramineae) ㉜ *Bothriochloa ischemum* (L.) Keng. (Gramineae) ㉝ *Caragana korshinskii* Kom. (Leguminosae) ㉞ *Salix mongolica* Siuz. (Salicaceae) ㉟ *Medicago sativa* L. (Leguminosae) ㊱ *Astragalus adsurgens* Pall. (Leguminosae) ㊲ *Quercus aliena* var. *acuteserrata* (Fagaceae) ㊳ *Rubus innominatus* S. Moore (Rosaceae) ㊴ *Corylus heterophylla* Fisch. (Betulaceae) ㊵ *Cornus officinalis* Sieb. Et Zucc. (Cornaceae) ㊶ *Lepedeza cyrtobotrya* Miq. (Leguminosae) ㊷ *Thalictrum baicalense* Turcz. (Ranunculaceae)

1.3.5 土壤含水量

在宁陕火地塘、富县子五岭和神木六道沟地区的油松林地内选 3 个点 ,采用土钻法 ,取土深度为 100 cm ,每隔 10cm 取土 1 次 ,土壤水分的测定采用烘干法。

计算公式：

$W(\%) = (M_1 - M_2) / (M_2 - M_0)$

式中 M_0 为烘干空铝盒质量 (g) , M_1 为烘干前铝盒及土样质量 (g) , M_2 为烘干后铝盒及土样质量 (g)。

1.4 数据分析

采用 SPSS 统计分析软件包 (SPSS 12.0 for Windows , Chicago , USA)对数据进行相关分析、回归分析和 One-Way ANOVA 方差分析 ,并用 LSD 法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 不同地区同一功能型植物叶片光合特征参数、 N_{mass} 和 LMA 的比较 宁陕、富县和神木 3 个地区之间的乔木、灌木和草本植物的 P_{max} 、 $PNUE$ 、 LMA 差异均达极显著水平 ($p < 0.001$) (图 1) , Φ_{PSII} 、 N_{mass} 差异达显著水平 ($p < 0.05$) 3 个地区之间乔木和灌木的 F_v/F_m 差异达极显著水平 ($p < 0.01$) ,但草本植物的 F_v/F_m 差异不显著 表明不同气候带区同一功能型植物光合生理特性和叶片性状参数差异较大。

神木地区乔木、灌木和草本植物的 P_{max} 均显著高于气候相对湿润的宁陕和富县 ,宁陕乔木的 P_{max} 高于富县 ,但两地区之间灌木和草本植物的 P_{max} 相差不大。与 P_{max} 的比较结果不同 ,宁陕乔木、灌木和草本植物的 Φ_{PSII} 明显高于富县和神木 ,神木地区灌木和草本植物的 Φ_{PSII} 显著高于富县 ,但乔木的 Φ_{PSII} 显著低于富县。3 个地区乔木、灌木和草本植物的 F_v/F_m 均在 0.8 以上 ,表明测定时植物的光合生理过程并未受到抑制。神木地区乔木和灌木的 F_v/F_m 显著高于宁陕和富县 ,但 3 个地区草本植物的 F_v/F_m 相差不大。

宁陕、富县和神木 3 个地区乔木、灌木和草本植物的 $PNUE$ 变化并不一致 ,乔木的 $PNUE$ 比较结果为宁陕 > 神木 > 富县 ,灌木为神木 > 宁陕 > 富县 ,草本植物为宁陕 > 富县 > 神木 ,说明不同功能型植物在同一气候环境条件下的 $PNUE$ 表现并不相同。与 $PNUE$ 的变化相似 3 个地区乔木、灌木和草本植物的 N_{mass} 变化也不一致 ,乔木的 N_{mass} 比较结果为宁陕 > 富县 > 神木 ,灌木为神木 > 富县 > 宁陕 ,草本植物为神木 > 宁陕 > 富县 ,总之 ,乔木的 N_{mass} 以宁陕最高 ,而灌木和草本植物以神木最高。

由南向北分布的宁陕、富县和神木 3 个地区 ,乔木、灌木和草本植物的 LMA 比较结果均为神木 > 富县 > 宁陕 ,且神木地区乔木、灌木和草本植物 LMA 均约为最低宁陕的 2 倍。因此 ,随着气候干旱的加剧 3 种功能型植物的 LMA 均呈增加趋势。总体看来 3 个地区不同功能型植物的光合特征参数 (P_{max} 、 $PNUE$ 、和 Φ_{PSII}) 以草本植物的变化幅度最大 ,而叶片性状参数 (N_{mass} 和 LMA) 以乔木的变化幅度最大。

2.2 同一地区不同功能型植物叶片光合特征参数、 N_{mass} 和 LMA 的比较

宁陕、富县和神木 3 个地区的乔木、灌木和草本植物之间的 P_{max} 、 $PNUE$ 、 Φ_{PSII} 、 N_{mass} 和 LMA 差异均达极显著水平 ($p < 0.01$) , F_v/F_m 差异也达显著水平 ($p < 0.05$) ,表明在相同的气候环境下 ,不同功能型植物的光合生理特性和叶片性状参数差异较大 (表 3)。

宁陕 3 种功能型植物的 P_{max} 、 $PNUE$ 的大小比较均为 :草本植物 > 灌木 > 乔木 ,草本植物的 P_{max} 约为乔木的 1.6 倍、 $PNUE$ 分别约为乔木和灌木的 2.5 倍和 1.8 倍 ,表明在同一气候环境下 ,不同功能型植物的光合能力差异较大 ,草本植物的光合能力明显优于灌木和乔木。与 P_{max} 、 $PNUE$ 的变化相反 3 种功能型植物的 Φ_{PSII} 比较结果为乔木 > 灌木 > 草本植物 ,但灌木与草本植物的 Φ_{PSII} 差异不显著。乔木和草本植物的 F_v/F_m 相近 ,且显著高于灌木。宁陕乔木和草本植物的 N_{mass} 接近 ,且显著高于灌木。不同功能型植物的 LMA 的大小比较为 :乔木 > 灌木 > 草本植物 ,且乔木的 LMA 分别约为灌木和草本植物的 1.6 倍和 2 倍。

与宁陕相似 ,富县 3 种功能型植物的 P_{max} 、 $PNUE$ 的大小比较也均为 :草本植物 > 灌木 > 乔木 ,草本植物的 P_{max} 分别约为乔木和灌木的 2.4 倍和 1.5 倍 , $PNUE$ 分别约为乔木和灌木的 2.6 倍和 1.5 倍 ,也表明在相同气候环境下 ,草本植物的光合能力较强。与宁陕相似 ,富县不同功能型植物的 Φ_{PSII} 的比较结果也为乔木 > 灌木 > 草本植物 ,但草本植物的 F_v/F_m 显著高于乔木和灌木。3 种功能型植物的 N_{mass} 比较结果为灌木 > 草本植物 > 乔木 , LMA 为 :乔木 > 灌木 > 草本植物 ,且乔木的 LMA 约为灌木的 1.4 倍和草本植物的 1.5 倍 ,与在富县的研究结果相近。

神木 3 种功能型植物的 P_{max} 大小比较为 :草本植物 > 灌木 > 乔木 ,草本植物的 P_{max} 分别约为乔木和灌木的 2 倍和 1.3 倍 ,但灌木和草本植物的 $PNUE$ 相差不大 ,约为乔木的 2 倍。与宁陕、富县不同 ,神木地区灌木的 Φ_{PSII} 显著高于乔木和草本植物 ,而乔木和灌木的 F_v/F_m 显著高于草本植物。与 $PNUE$ 的比较结果相同 ,灌

木和草本植物的 N_{mass} 较为接近,且显著高于乔木。与在宁陕、富县的研究结果相同,不同功能型植物的 LMA 的大小比较为:乔木 > 草本植物 > 灌木,且乔木的 LMA 约为灌木的 1.9 倍和草本植物的 1.7 倍。

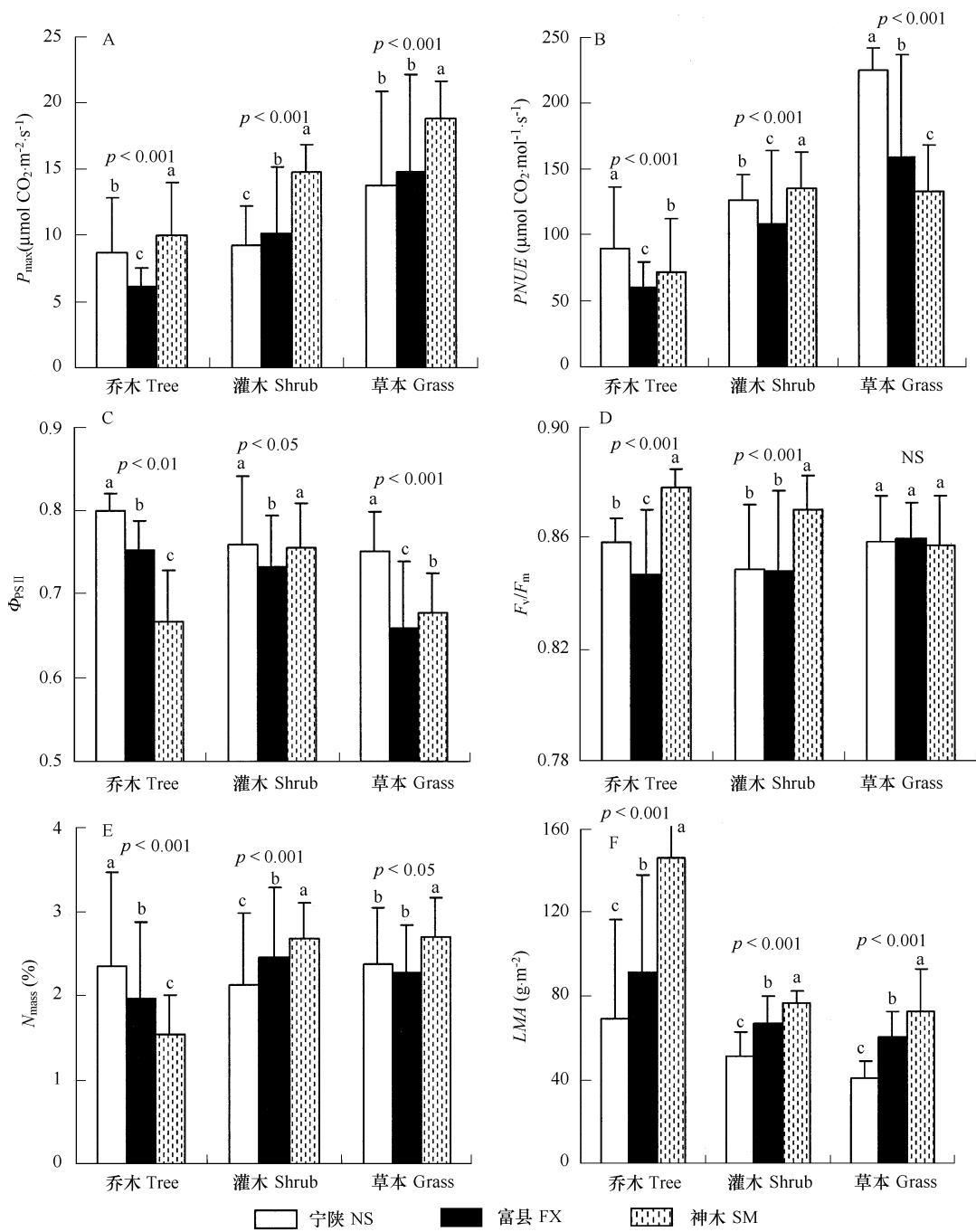


图1 宁陕、富县和神木3个样点之间不同功能型植物的 P_{max} (1A)、 $PNUE$ (1B)、 Φ_{PSII} (1C)、 F_v/F_m (1D)、 N_{mass} (1E)和 LMA (1F)比较

Fig.1 Comparison of leaf P_{max} (1A), $PNUE$ (1B), Φ_{PSII} (1C), F_v/F_m (1D), N_{mass} (1E) and LMA (1F) of trees, shrubs and grasses among three sites of Ningshan County, Fuxian County and Shenmu County

* P_{max} : 光饱和速率 saturated photosynthetic rate; $PNUE$: 光合氮利用效率 photosynthetic nitrogen use efficiency; Φ_{PSII} : PS II 电子传递量子效率 quantum yield of PS II electron transport; F_v/F_m : PS II 最大光能转换效率 potential efficiency of primary conversion of light energy of PS II; N_{mass} : 氮含量 leaf nitrogen content; LMA : 比叶重 leaf mass per area; 下同 the same below

** 宁陕、富县和神木3个样点之间乔木、灌木和草本植物的多重比较中,相同小写字母代表同一测定指标在0.05水平上不显著,NS表示差异不显著。In the multiple comparison of trees, shrubs and grasses among three sites of Ningshan County, Fuxian County and Shenmu County, the results with same small letters are not significantly different at $p < 0.05$ according to LSD's tests; NS denotes none significant at statistical level

2.3 3个地区不同功能型植物光合特征参数、 N_{mass} 、 LMA 之间的相关分析

2.3.1 P_{max} 、 $PNUE$ 、 Φ_{PSII} 与 N_{mass} 、 LMA 之间的相关性

宁陕、富县和神木近 60 种植物 (包括乔木、灌木和草本植物) 的 P_{max} 与 N_{mass} 呈显著的正相关 ($p < 0.05$), 而 $PNUE$ 、 Φ_{PSII} 与 N_{mass} 无一定的相关性 (图 2)。3 个地区所有植物的 $PNUE$ 与 LMA 呈极显著的负相关 ($p < 0.01$) ,其中以乔木的负相关性最强,相关系数 (r) 为 -0.693 , 而 P_{max} 、 Φ_{PSII} 与 LMA 的负相关性均不显著,但就不同功能型植物而言,乔木的 Φ_{PSII} 与 LMA 的负相关性达到显著水平 ($r = -0.669$, $p < 0.05$)。

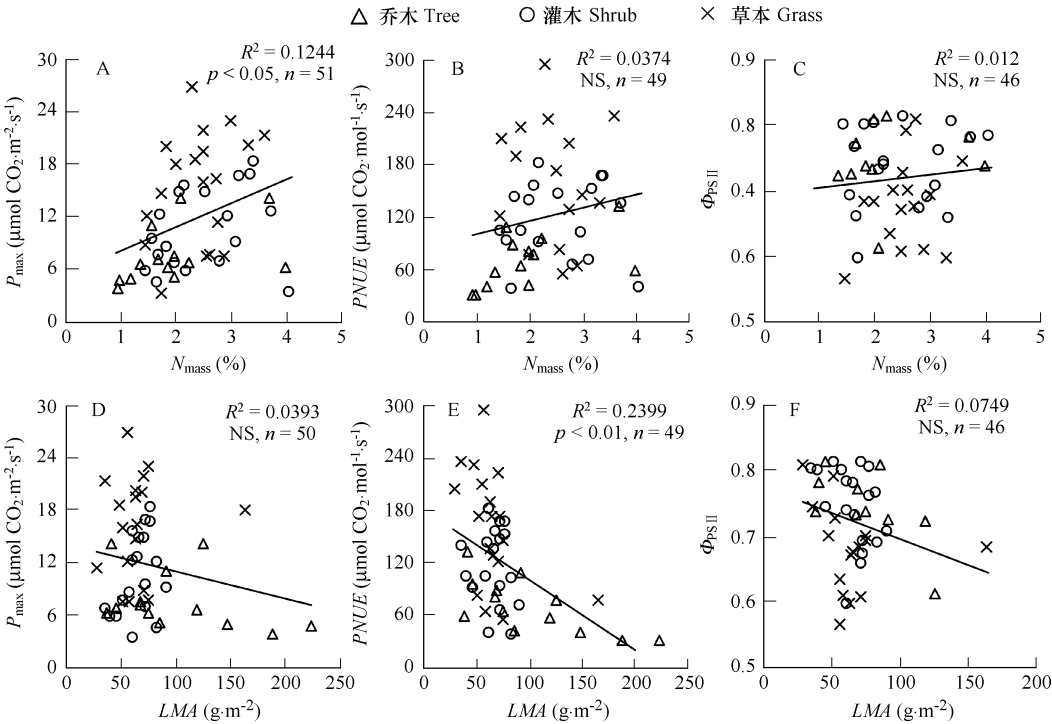


图2 宁陕、富县和神木3个地区乔木、灌木和草本植物的 P_{max} 、 $PNUE$ 、 Φ_{PSII} 与 N_{mass} 、 LMA 间的相关性

Fig. 2 Relationships between leaf P_{max} , $PNUE$, Φ_{PSII} and N_{mass} , LMA in trees, shrubs and grasses in three sites of Ningshan County, Fuxian County and Shenmu County

2.3.2 P_{max} 、 $PNUE$ 、 Φ_{PSII} 之间的相关性

宁陕、富县和神木地区乔木、灌木和草本植物的 P_{max} 与 $PNUE$ 无论从 3 种功能型植物个体还是整体上 ($r = 0.814$) 均呈极显著的正相关 ($p < 0.01$), 而乔木、灌木和草本植物的 P_{max} 与 Φ_{PSII} 整体上呈极显著的负相关 ($p < 0.01$), $PNUE$ 与 Φ_{PSII} 的负相关性不显著 (图 3)。

2.3.3 N_{mass} 与 LMA 之间的相关性

宁陕、富县和神木地区所有乔木、灌木和草本植物的 LMA 与 N_{mass} 呈极显著的负相关 ($p < 0.05$), 其中以乔木的负相关性最强 ($r = -0.756$) (图 4)。

3 讨论

本实验中, 宁陕、富县和神木 3 个地区之间的乔木、灌木和草本植物的 P_{max} 、 $PNUE$ 、 Φ_{PSII} 、 F_v/F_m (草本植物除外)、 N_{mass} 和 LMA 差异均达显著水平 ($p < 0.05$), 说明不同气候带区同一功能型植物的光合生理特性和叶片的性状参数差异很大, 其原因主要与气候环境条件差异有关。由南向北分布的宁陕、富县和神木 3 个地区分别属于不同的气候带类型, 且年均温度、年降水量依次减少, 位于秦岭宁陕县的年降水量约为位于黄土高原地区的富县和神木的 2 倍 (表 1)。各地区降水量的多少直接影响着该区的土壤含水量, 研究表明, 宁陕、富县和神木 3 个地区的土壤含水量的差异达极显著水平 ($p < 0.001$) (图 5), 且表现为由南向北土壤含水量显著降低。在距地表 0~50cm 3 个地区的土壤含水量差异最显著, 宁陕的土壤含水量约为富县的 2 倍, 约为神木的

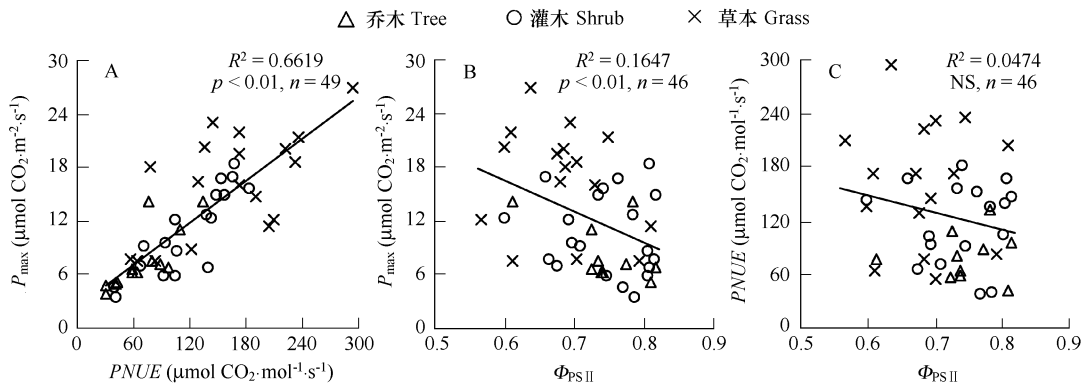


图3 宁陕、富县和神木3个地区乔木、灌木和草本植物的 $P_{\max}$ 、 $PNUE$ 、 Φ_{PSII} 之间的相关性

Fig. 3 Relationships between leaf $P_{\max}$, $PNUE$ and Φ_{PSII} in trees, shrubs and grasses in three sites of Ningshan County, Fuxian County and Shenmu County

2~5倍,距地表50cm以下3个地区的土壤含水量差异逐渐减小。3个地区不同功能型(乔木、灌木和草本植物)之间的 $P_{\max}$ 、 $PNUE$ 、 Φ_{PSII} 、 F_v/F_m 、 N_{mass} 和 LMA 差异也达显著水平 ($p < 0.05$),说明不同功能型植物对同一气候环境的适应能力存在明显的差异。

神木地区乔木、灌木和草本植物的 $P_{\max}$ 均显著高于宁陕和富县,这主要与光照强度有关,因为植物的 P_n 受外界光强影响较大,生长在高光强下的植物其 Rubisco 含量和活性较高,因而具有较强的光合能力,在强光下能利用更多的光能, P_n 较高^[3,8,19],神木地区的光照强度和年日照时数明显高于宁陕和富县(表1),以致该区植物的光合能力较高,而宁陕和富县地区,湿润的气候条件虽然有利于植物的生长,但就植株个体而言,其单位叶片水平的光合能力较低。

本实验中,宁陕、富县和神木地区乔木、灌木和草本植物的 $P_{\max}$ 与 $PNUE$ 呈极显著的正相关 ($p < 0.01$),而 $P_{\max}$ 、 $PNUE$ 与 Φ_{PSII} 呈负相关关系, $P_{\max}$ 与 Φ_{PSII} 的变化并不一致,这主要是因为植物的 P_n 除了与 $PSII$ 光化学效率有关外,还与叶绿素含量、胞间 CO_2 分压、光合酶的活性、氮在光合器官与非光合器官之间的分配^[1,2],以及氮在光合器官内部各组分之间的分配比例等有关,比如氮在光能的吸收、电子传递以及 CO_2 的固定等部分分配比例的不同^[9,20] 均会影响 $P_{\max}$ 与 Φ_{PSII} 的作用关系。宁陕、富县和神木3个地区乔木、灌木和草本植物的 $PNUE$ 变化并不一致,这是因为 $PNUE$ 的大小取决于 $P_{\max}$ 与 N_{mass} 的相对变化,任何影响 $P_{\max}$ 和 N_{mass} 的因素都将引起 $PNUE$ 的变化。已有研究表明,不同的物种^[6,15] 或同一物种在不同的生长条件下^[6] 其 $PNUE$ 有着显著的差异。本实验中,宁陕、富县和神木3个地区乔木、灌木和草本植物的 $P_{\max}$ 和 N_{mass} 变化并不一致,以致不同功能型植物的 $PNUE$ 在3个地区的变化较为复杂。

对于 P_n 和叶片氮含量之间的关系,已有大量研究,大部分认为光饱和点下的 P_n 与氮含量成线性正相关关系^[2,13,15,21]。本研究中,宁陕、富县和神木地区近60种植物的 $P_{\max}$ 与 N_{mass} 呈显著的正相关 ($p < 0.05$),也支持上述观点。尽管植物 P_n 与氮含量之间的正相关关系被普遍认同,但不同植物的 $PNUE$ 却有着显著的差异。研究表明,在一年生草本植物和常绿乔木之间 $PNUE$ 可相差2倍^[15] 甚至3倍之多^[13], C_3 和 C_4 植物之

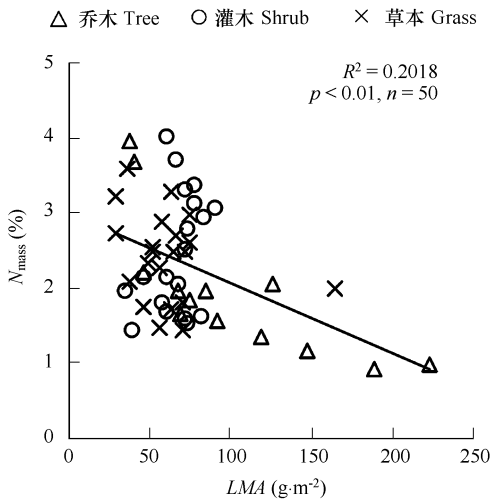


图4 宁陕、富县和神木3个地区乔木、灌木和草本植物的 N_{mass} 与 LMA 之间的相关性

Fig. 4 Relationships between leaf N_{mass} and LMA in trees, shrubs and grasses in three sites of Ningshan County, Fuxian County and Shenmu County

间^[14, 22],甚至 C_4 植物亚型之间^[6]都有显著的差异。本实验中,宁陕、富县和神木地区草本植物和灌木的 P_{max} 、 $PNUE$ 均显著大于乔木的相应值,且草本植物的 P_{max} 、 $PNUE$ 约为乔木的 2~3 倍。Niu 等^[23]测定了浑善达克沙地不同功能型植物的 $PNUE$,发现草本植物的 $PNUE$ 在单位干重水平上分别是乔木和灌木的 2.33 倍和 1.34 倍,与本实验的结果较为接近。Pooter & Evans^[3]认为草本植物的 $PNUE$ 之所以较高,是因为草本植物中分配于 Rubisco 的光合氮比乔木和灌木明显要高。 $PNUE$ 是一个与叶片生理、形态及适应环境机制有关的重要指标,植物 $PNUE$ 较高,意味着其生长较快,生产力较高。叶片氮在光合器与非光合器之间的分配模式,决定了植物在增大 $PNUE$ 以提高光合效率与增加 LMA 以提高防御能力之间的关系较为矛盾,以致 $PNUE$ 与 LMA 呈负相关,目前,多数研究都支持此观点^[2, 3, 9, 24]。本实验中 3 个地区近 60 种植物的 $PNUE$ 与 LMA 整体上呈极显著的负相关 ($p < 0.01$),其中以乔木的负相关性最强。

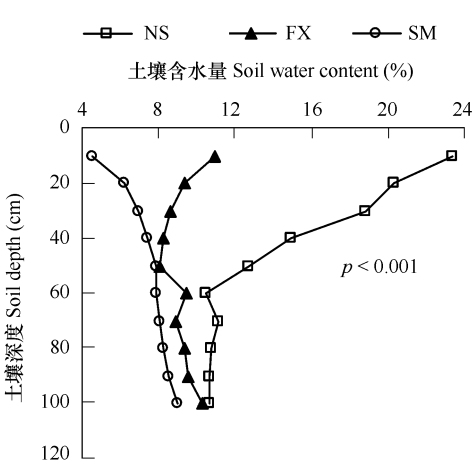


图5 宁陕(NS)、富县(FX)和神木(SM)3个样点土壤含水量(0~100cm)变化

Fig.5 Soil water contents in soil depth increased from 0 to 100cm in three sites of Ningshan County, Fuxian County and Shenmu County

* 3个地点土壤含水量的方差分析达极显著水平 ($p < 0.001$)

Analysis of variance of soil water contents in three sites is significantly different at $p < 0.001$

表3 宁陕、富县和神木不同功能型植物的光合参数及叶片性状参数比较

Table 3 Leaf photosynthetic parameters and leaf traits of three PFTs in Ningshan County, Fuxian County and Shenmu County							
样点 Sites	功能型 Plant functional types	P_{max} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$PNUE$ (μmol $\text{CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$)	Φ_{PSII} (relative unit)	F_v/F_m (relative unit)	N_{mass} (%)	LMA ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)
宁陕 Ningshan County	乔木 Trees	8.69 ± 4.86c (n = 3)	90.13 ± 46.53c (n = 3)	0.799 ± 0.023a (n = 2)	0.859 ± 0.004a (n = 2)	2.35 ± 1.26a (n = 3)	77.63 ± 60.31a (n = 3)
	灌木 Shrubs	9.27 ± 3.12b (n = 5)	125.97 ± 19.21b (n = 5)	0.758 ± 0.089b (n = 5)	0.848 ± 0.026b (n = 5)	2.12 ± 0.91b (n = 5)	49.92 ± 12.48b (n = 6)
	草本植物 Grasses	13.67 ± 8.09a (n = 4)	224.26 ± 16.87a (n = 3)	0.752 ± 0.053b (n = 3)	0.859 ± 0.016a (n = 3)	2.37 ± 0.71a (n = 6)	39.00 ± 7.75c (n = 5)
	Sig.	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.01$	$p < 0.05$	$p < 0.001$	$p < 0.001$
富县 Fuxian County	乔木 Trees	6.10 ± 1.27c (n = 7)	60.25 ± 19.71c (n = 7)	0.752 ± 0.032a (n = 6)	0.847 ± 0.023b (n = 6)	1.95 ± 0.97c (n = 7)	91.35 ± 48.99a (n = 7)
	灌木 Shrubs	10.11 ± 5.09b (n = 12)	107.76 ± 55.69b (n = 10)	0.732 ± 0.054b (n = 12)	0.848 ± 0.024b (n = 12)	2.45 ± 0.84a (n = 12)	66.99 ± 13.08b (n = 12)
	草本植物 Grasses	14.69 ± 6.70a (n = 10)	158.84 ± 76.96a (n = 10)	0.659 ± 0.070c (n = 8)	0.860 ± 0.011a (n = 8)	2.26 ± 0.58b (n = 11)	60.13 ± 12.79c (n = 11)
	Sig.	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.01$	$p < 0.001$	$p < 0.001$
神木 Shenmu County	乔木 Trees	9.97 ± 4.77c (n = 3)	72.15 ± 39.49b (n = 3)	0.669 ± 0.080b (n = 2)	0.878 ± 0.071a (n = 2)	1.53 ± 0.55b (n = 3)	146.33 ± 68.47a (n = 3)
	灌木 Shrubs	14.69 ± 2.31bb (n = 3)	134.73 ± 27.34a (n = 3)	0.756 ± 0.062a (n = 3)	0.870 ± 0.089a (n = 3)	2.66 ± 0.48a (n = 4)	76.96 ± 5.95c (n = 3)
	草本植物 Grasses	18.71 ± 2.93a (n = 5)	132.34 ± 34.91a (n = 5)	0.677 ± 0.048b (n = 5)	0.857 ± 0.018b (n = 5)	2.69 ± 0.50a (n = 5)	83.64 ± 45.57b (n = 5)
	Sig.	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.01$	$p < 0.05$	$p < 0.001$	$p < 0.001$

* 乔木、灌木和草本植物之间的多重比较中,同一列数值后的相同小写字母代表同一测定指标在 0.05 水平上不显著,括号内的数字为测定植物种数 In the multiple comparison of trees, shrubs and grasses, values within a column followed by the same letter are not significantly different at $p < 0.05$ according to LSD's tests; n = sampling size

** Sig. 表示同一测定指标在乔木、灌木和草本植物之间的差异显著性检验 Sig. denotes significant difference tests of the same parameter among trees, shrubs and grasses

理论上讲,高 LMA 的植物叶片的细胞壁组分和碳含量较高,而其叶片水分含量、叶片氮含量较低,因此大部分研究认为 LMA 与氮含量呈负相关关系^[2,3,11,12]。本实验中,宁陕、富县和神木地区所有乔木、灌木和草本植物的 LMA 与 N_{mass} 整体上呈极显著的负相关 ($p < 0.01$),也支持上述观点。由南向北分布的宁陕、富县和神木 3 个地区,随着气候干旱的加剧,乔木、灌木和草本植物的 LMA 均呈增加的趋势。说明随着气候和土壤干旱的加剧,不同功能型的植物为了适应胁迫环境,其在叶片结构性状上均做出了一定的适应策略。理论上讲,干旱生境下,植物通过根系从土壤中吸收的矿质养分贮存在叶片中,其中很大一部分物质用于构建保卫构造,如分配较多的氮于非溶性蛋白纤维以增强其细胞壁韧性或者增加叶肉细胞密度以防止高温损伤或失水过多^[25],同时植物体内积累脯氨酸或蔗糖等可溶性化合物以降低植物的水势^[26],其结果是形成厚度较大而面积较小的叶片,单位叶面积的干物质增加,即叶片 LMA 增大,而与植物的光合作用密切相关的叶片氮含量和叶绿素含量降低^[27]。Wright 等^[12]基于全球 175 个样点 2548 种植物的叶性分析,表明 LMA 随着降雨量的减少和光照辐射的增加而增大,而叶片氮含量呈下降趋势,与本文的研究结论一致。宁陕、富县和神木地区不同功能型植物的 LMA 的大小比较为:乔木 > 灌木 > 草本植物,且乔木的 LMA 约为草本植物的 2 倍。这主要与不同物种对叶片氮的分配策略有关,乔木和灌木往往分配较多的生物量和氮于细胞壁以增强叶片韧性,同时积累较多的光合产物为越冬和翌年的生长做准备,因此其 LMA 较高,分配到光合器中的氮较少,以致其光合能力较低^[9,15,24,]。而草本植物分配较多的有机氮于类囊体和 RuBP 羧化酶中使其具有较高的光合能力,植物生长加快,尤其是地上部分生长迅速,叶片较薄,叶面积增大, LMA 较低^[2,12]。

总之,通过不同功能型植物在宁陕、富县和神木 3 个地区的光合特征参数与叶片性状参数的比较,神木地区乔木、灌木和草本植物的 P_{max} 均显著高于宁陕和富县,表明神木地区植物的光合能力较强,而草本植物的 P_{max} 和 $PNUE$ 明显高于乔木和灌木,表明在野生环境条件下草本植物的竞争能力较强。本文通过对不同气候带区 3 种功能型植物的光合特性与叶片性状的分布规律及其相互关系进行研究,由于光合特征参数对测定条件较为敏感,因此,空间分布上光合参数测定的数据的可比性可能远不及定位实验所得数据。在实验中,尽量严格控制在不同地区、不同时间测定时的测定条件,且测定植物样品数量较多,因此所得数据仍能较准确地反映不同功能型植物光合特性的种间差异及空间分布的规律性,对区域植被的恢复与重建具有指导意义。

References :

- [1] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants. *Oecologia*, 1989, 78 : 9 – 19.
- [2] Takashima T, Hikosake K, Hirose T. Photosynthesis or persistence : nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant Cell and Environment*, 2004, 27 : 1047 – 1054.
- [3] Poorter H, Evans J R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific area. *Oecologia*, 1998, 116 : 26 – 37.
- [4] Shangguan Z P, Shao M A, Dyckmans J. Effects of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat. *Journal of Plant Physiology*, 2000, 156 : 46 – 51.
- [5] Hikosaka K. Interspecific difference in the photosynthesis-nitrogen relationship : patterns, physiological causes, and ecological importance. *Journal of Plant Research*, 2004, 117 : 481 – 494.
- [6] Taub D R, Lerdau M T. Relationship between leaf nitrogen and photosynthetic rate for three NAD-ME and three NADP-ME C_4 grasses. *American Journal of Botany*, 2000, 87 : 412 – 417.
- [7] Shangguan Z P, Zheng S X, Zhang L M, *et al.* Effect of nitrogen fertilization on leaf chlorophyll fluorescence in field-grown winter wheat under rainfed conditions. *Agricultural Sciences in China*, 2005, 4 (1) : 15 – 20.
- [8] Zhao P, Kriebitzsch W, Zhang Z Q. Gas exchange, chlorophyll and nitrogen contents in leaves of three common trees in middle Europe under two contrasting light regimes. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 1999, 7 (2) : 133 – 139.
- [9] Warren C R, Adams M A. Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 2004, 9 : 270 – 274.
- [10] Lambers H, Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants : a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 1992, 23 : 187 – 261.
- [11] Meziane D, Shipley B. Direct and indirect relationships between specific leaf area, leaf nitrogen and leaf gas exchange-Effects of irradiance and nutrient supply. *Annals of Botany*, 2001, 88 : 915 – 927.

[12] Wright I J , Reich P B , Westoby M , *et al.* The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* ,2004 ,428 :821 — 827.

[13] 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. 25 — 55.

[14] Anten N P R , Schieving F , Werger M J A. Patterns of light and nitrogen distribution in relation to whole canopy gain in C3 and C4 mono- and dicotyledonous species. *Oecologia* ,1995 ,101 :504 — 513.

[15] Hikosaka K , Hanba Y T , Hirose T , *et al.* Photosynthetic nitrogen-use efficiency in leaves of woody and herbaceous species. *Functional Ecology* , 1998 ,12 :896 — 905.

[16] Pierce S , Stirling C M , Baxter R. Pseudoviviparous reproduction of *Poa alpine* var. *vivipara* L. (Poaceae) during long-term exposure to elevated atmospheric CO₂. *Annals of Botany* ,2003 ,91 :613 — 622.

[17] Roháček K. Chlorophyll fluorescence parameters : the definitions , photosynthetic meaning and mutual relationships. *Photosynthetica* ,2002 ,40 (1) :13 — 29.

[18] Page A L , Miller R H , Keeney D R. *Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and Microbiological Properties* ,2nd edn. Madison : American Society of Agronomy Press ,1982.

[19] Oguchi R , Hikosaka K , Hirose T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy ? *Plant Cell and Environment* ,2003 ,26 : 505 — 512.

[20] Warren C R , Adams M A. Trade-offs between the persistence of foliage and productivity in two *Pinus* species. *Oecologia* ,2000 ,124 :487 — 494.

[21] Wright I J , Reich P B , Cornelissen J H C , *et al.* Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography* ,2005 ,14 :411 — 421.

[22] Niu S L , Jiang G M , Li Y G. Environmental regulation s of C₃ and C₄ plants. *Acta Ecologica Sinica* ,2004 ,24 (2) :308 — 314.

[23] Niu S L , Jiang G M , Gao L M , *et al.* Comparison of photosynthesis and water use efficiency between three plant functional types in Hunshandak sandland. *Acta Ecologica Sinica* ,2005 ,25 (4) :699 — 704.

[24] Onoda Y , Hikosaka K , Hirose T. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Functional Ecology* ,2004 , 18 :419 — 425.

[25] Turner I M. Sclerophylly : primarily protective ? *Functional Ecology* ,1994 ,8 :669 — 675.

[26] Comstock J , Mencuccini M. Control of stomatal conductance by leaf water potential in *Hymenoclea salsola* , a desert subshrub. *Plant Cell and Environment* ,1998 ,21 :1029 — 1038.

[27] Flexas J , Medrano H. Drought-inhibition of photosynthesis in C₃ plants : stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany* ,2002 , 89 :183 — 189.

参考文献：

[8] 赵平 , Kriebitzsch W , 张志权. 欧洲 3 种常见乔木幼苗在两种光环境下叶片的气体交换、叶绿素含量和氮素含量. *热带亚热带植物学报* , 1999 ,7 (2) :133 — 139.

[22] 牛书丽 , 蒋高明 , 李永庚. C₃ 与 C₄ 植物的环境调控. *生态学报* ,2004 ,24 (2) :308 ~ 314.