

辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 叶特性沿 海拔梯度的变化及其环境解释

祁 建^{1,2} 马克明^{1,*} 张育新^{1,2}

(1. 中国科学院生态环境研究中心 城市与区域生态国家重点实验室,北京 100085 2. 中国科学院研究生院,北京 100039)

摘要 植物对环境的适应一直是生态学研究的核心问题之一。山地由于海拔剧烈变化造成显著的环境差异,成为研究植物对环境适应性变化的理想对象。为阐明辽东栎 (*Quercus liaotungensis* Koidz.) 叶对环境的适应性变化,在北京东灵山地区辽东栎海拔分布范围 (1000 ~ 1800 m) 内研究了叶特性的变化规律及其与地形和土壤养分的关系。回归分析发现:辽东栎气孔密度、气孔长度和叶面积随海拔的升高呈现曲线变化形式。在海拔约 1400 m 处,气孔密度最小而气孔长度和叶面积最大;气孔密度和长度成反比,叶长宽比没有明显变化,叶绿素 (a + b) 含量和单位干重叶氮、磷和钾含量沿海拔梯度呈上升趋势,同时叶绿素含量和叶氮含量有较弱的正相关。偏相关分析显示,叶绿素含量和坡位有显著的相关关系,叶磷含量与坡度关系显著,但叶养分与土壤养分之间未表现出明显的相关关系,地形和土壤养分与气孔密度、长度和叶面积等形态指标的关系均不显著。方差分析表明上坡位与中、下坡位的叶绿素含量有显著差异,上坡位的叶绿素含量最高。辽东栎大部分叶特性在其海拔分布范围内有显著的变化,并且形态特征和养分特征的变化形式不同,海拔 1400 m 左右是辽东栎叶形态特征变化最显著的范围。这些叶特征的变化与土壤养分的关系不明显。

关键词 地形 土壤养分 叶形态 叶养分 生态适应性

文章编号:1000-0933 (2007) 03-0930-08 中图分类号:Q948 文献标识码:A

The altitudinal variation of leaf traits of *Quercus liaotungensis* and associated environmental explanations

QI Jian^{1,2}, MA Ke-Ming^{1,*}, ZHANG Yu-Xin^{1,2}

1 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (3) 0930 ~ 0937.

Abstract: The relationship between leaf traits and environment is an important issue in plant ecology, where leaf traits variation along altitudinal gradient was paid much more attention. However, former studies were failed to consider the integrative effects of topography and soil properties on leaf traits. To improve the understanding on leaf trait variations of *Quercus liaotungensis* and the integrative effects of topography and soil nutrients on these changes, 119 continuous plots of 10 transects were investigated along altitudinal gradient (1000 — 1800 m) within the distribution range of *Q. liaotungensis*.

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (30470315); 国家自然科学基金委创新研究群体基金项目 (40311101); 中国科学院野外台站基金资助项目

收稿日期 2006-05-16; **修订日期** 2006-12-01

作者简介 祁建 (1980 ~) 男,安徽人,博士生,主要从事植物生态学研究. E-mail: qi_jian@mails.gucas.ac.cn

* **通讯作者** Corresponding author. E-mail: mkm@rcees.ac.cn

Foundation item The project was supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30470315); Foundation of Innovational Research Group of NSFC (No. 40311101); Foundation of Field Research Station of CAS

Received date 2006-05-16; **Accepted date** 2006-12-01

Biography QI Jian, Ph. D. candidate, mainly engaged in plant ecology. E-mail: qi_jian@mails.gucas.ac.cn

in Dongling Mountain near Beijing. Regression analysis showed that leaf morphological and nutritional responses to the altitudinal gradient varied differently. Stomatal density (SD), stomatal length (SL) and leaf area (LA) were non-linear with increasing altitude. Below 1400 m, SL and LA increased with increasing altitude, whereas SD decreased significantly. In contrast, when altitude was above 1400 m, these traits had reverse patterns, but blade length/width ratio (L/W) did not change significantly. Mass basis chlorophyll (a + b) content (ChlC), leaf nitrogen (N_{mass}), phosphorus (P_{mass}) and potassium concentration (K_{mass}) increased with altitude linearly. SD and SL negatively correlated and ChlC had marginally positive relationship with N_{mass} . Moreover, partial correlation analysis screened out that ChlC significantly correlated with slope position (POS) and P_{mass} correlated with slope gradient (GRA), but SD, SL and LA did not correlate with POS, GRA and soil nutrient, neither did leaf nutrient concentrations with soil nutrient conditions. Significant differences were found among the ChlC on bottom, middle and top slopes, where ChlC on top slopes was the highest. Although leaf traits of *Q. liaotungensis* had different variation patterns along the altitudinal gradient, 1400 m might be a critical altitude for most morphological traits.

Key Words : topography ; soil nutrient ; leaf morphology ; leaf nutrient ; ecological adaptation

近年来,植物叶特性与环境的定量关系受到越来越多的关注^[1,2]。叶是植物与环境接触面积最大的器官,其特性的变化被认为是对特定环境的适应性表现,并且这些特性在植物碳的同化、水分关系和能量平衡方面有重要作用^[3]。研究植物叶特性沿环境梯度的变化可以更好地认识植物对环境的适应机制。

海拔是一个重要的地形因子,各种环境因子在海拔梯度上也表现出梯度性变化,这为研究植物生理形态对环境的响应提供了很好的条件。例如,气温、气压、 CO_2 分压随海拔升高而降低^[4],而光照强度增加^[5],但由于微地形的差异,各种环境因子又有不同,这对植物叶特征产生复杂的影响,所以植物叶特性对环境的响应也具有多样性。如随海拔升高,许多植物叶面积(LA)减小^[6],但也有增大^[7]和先增大后减小的现象^[8]。气孔特征因受到植物本身生理和水热环境的影响,变化形式也很复杂。研究表明,随海拔升高,有些植物气孔变小,气孔密度(SD)增大^[9,10],而高山栎组植物的气孔增大,密度减小^[11]。叶绿素和氮元素是植物光合器官重要的物质组分,因而对光合作用有重要作用。研究还发现,叶绿素含量(ChlC)沿海拔梯度呈下降趋势^[12,13],但有的变化不明显^[4]。叶养分含量有两种表示方式,一种为单位叶面积的养分含量,另一种为单位干重的养分含量。很多植物基于单位叶面积的氮含量(N_{area})与海拔成正相关^[14,15],有些针叶植物却基本保持不变^[16],而有的随海拔的升高而降低^[17]。基于单位叶干重的氮含量(N_{mass})沿海拔梯度的变化趋势同样具有多样性^[8,14,18,19]。单位叶干重磷含量(P_{mass})和钾含量(K_{mass})沿海拔梯度变化的研究比较少,但叶氮、磷和钾含量三者之间有时也表现出显著的相关关系^[20]。总之,叶特性对环境变化的响应形式非常复杂。由于叶特征的海拔响应没有统一的规律,因此单一的环境因子的变化不能解释叶特征的响应机理。值得提出的是,这些变化趋势许多是通过在不连续海拔梯度上取样的实验结果得出的,并且这些实验的地点在一定区域内相隔较远^[21]。

辽东栎(*Quercus liaotungensis* Koidz.)是壳斗科栎属(*Quercus* L.)的落叶树种,是我国暖温带阔叶落叶林主要优势种之一^[22]。辽东栎林在东灵山地区是分布最广的林型,是该地区的地带性植被^[23],这种连续的垂直分布非常适合进行辽东栎叶特性沿海拔梯度的变异研究。由于人类活动,尤其是20世纪50至60年代进行的皆伐,致使在低山地区很难找到成片的栎林。因此,保护和恢复辽东栎林对该地区的环境改善,可持续发展和物种多样性保护都有重要意义^[24],同时为制订经济有效的保护措施和恢复对策也需要充分了解山地环境和辽东栎适应性之间的相互关系。

以往已开展了一些关于辽东栎叶生理生态及养分动态的研究^[22,25],但对辽东栎在其海拔分布范围内叶特性的变化情况的研究却很少有报道。因此,在进行野外环境调查的基础上,选择气孔密度、气孔长度、叶面积、叶长宽比、叶绿素含量、单位叶干重氮、磷和钾含量等有代表性的指标来研究:(1)在1000~1800 m连续

的海拔梯度上,这些特征是否有明显的变化规律? (2)如果有明显的变化规律,变化的形式是否相同? (3)在 (1)和 (2)基础上探讨叶特性的变化与环境因子的关系。

1 研究区域和调查实验方法

1.1 研究地点概况

本研究于 2003 年和 2004 年 7~8 月在中国科学院北京森林生态系统定位研究站进行,有关研究地点的自然概况和植被情况见文献^[22]。

1.2 野外调查和样品采集

本研究采用样方调查法,在西坡选择若干山体组成连续的海拔梯度,范围为 1000~1800 m,该范围是辽东栎在东灵山的海拔分布范围。共设立了 10 条样线,样方大小为 10 m×10 m,共 119 个样方。在每个样方内选择 60~80 片冠层上方受光条件较好的正常生长的成熟叶片,其中海拔分别为 1330、1752 和 1764 m 的 3 个样方内没有辽东栎,同时记录样方的地形因子(如海拔(ELE)、坡位(POS)和坡度(GRA))等。

每个样方内土壤为 3 重复随机采样,由于东灵山石质较多,土壤取样相对困难,取样深度为 0~30 cm。土壤养分的测定为 3 重复取平均值。土壤理化分析按照《土壤农化分析》^[26]有关方法测定,选取的指标有土壤 pH 值(pH)、土壤有机质含量(SOM)、速效磷(AP)、速效钾(AK)和全氮含量(TN)。这些指标反映了土壤的肥力水平和土壤之间的变异^[27]。

1.3 辽东栎叶实验方法

每样方取 10 片叶进行叶绿素含量测定。叶绿素 a 和 b 的吸光度采用日产岛津(SHIMADZU)UV-1700 型分光光度计测定,计算公式采用 Leegood 方程^[28]。

气孔密度和长度的测定采用印痕法^[29]。每样方取 5 片叶作为重复,取平均值。

每样方选取 48 片完整叶片用 EPSON PERFECTION 4870 扫描仪扫描成图片文件,再用 WinFOLIA 2004a 软件分析叶面积和长宽比(L/W)取平均值。

单位叶干重氮、磷和钾含量的实验方法参见文献^[26]。

2 数据处理方法

本研究中,采用了回归分析和偏相关分析法。使用回归分析的目的在于了解辽东栎在其分布的海拔范围内叶特性的变化情况。在此之后,还要探讨产生这种变化的原因。海拔、坡位和坡度等地形因子为间接生态因子,它们能影响光照、温度和土壤养分等直接生态因子的分布^[30]。土壤养分状况在不同的海拔梯度上的变化也是引起植物生理形态变化的根本原因之一。运用偏相关分析目的是了解在植物、地形和土壤的复杂关系中,哪些关系具有显著性。以上方法采用 Excel 2003 并结合 SPSS 13.0 软件运行。

3 结果

3.1 叶特性沿海拔梯度的变化

辽东栎气孔密度、气孔长度和叶面积等形态特征沿海拔梯度呈现曲线的变化形式(图 1)。在海拔约 1400 m 处,叶面积和气孔长度的平均值达到最大(分别为 46.42 cm²和 25.67 μm),而气孔密度的平均值达到最小(537 个 mm⁻²);在海拔约 1400 m 以下,平均每上升 100 m,叶面积增大 1.98%,气孔长度增大 0.61%,气孔密度减小 40.50%;而在海拔 1400 m 以上,平均每上升 100 m,叶面积减小 6.30%,气孔长度减小 0.46%,而气孔密度增大 25.5%。叶长宽比沿海拔梯度没有明显变化,说明叶的形状变化不显著。叶绿素含量和叶氮、磷和钾含量等指标沿海拔梯度呈现线性升高趋势。进一步分析发现,气孔密度和长度成反比(图 2),叶绿素含量和叶氮含量有正比关系,但显著性不强(图 3)。

3.2 叶特性与地形及土壤因子的相关性

偏相关分析发现,叶绿素含量与坡位极显著相关,叶磷含量与坡度关系显著,叶氮、磷和钾含量与土壤养分之间没有显著性关系,并且气孔密度、气孔长度和叶面积与地形和土壤养分之间均未表现出显著相关(表 1)。方差分析显示 3 种坡位的叶绿素含量有显著差别(表 2),多重比较(LSD 法)表明,上坡位和中、下坡位

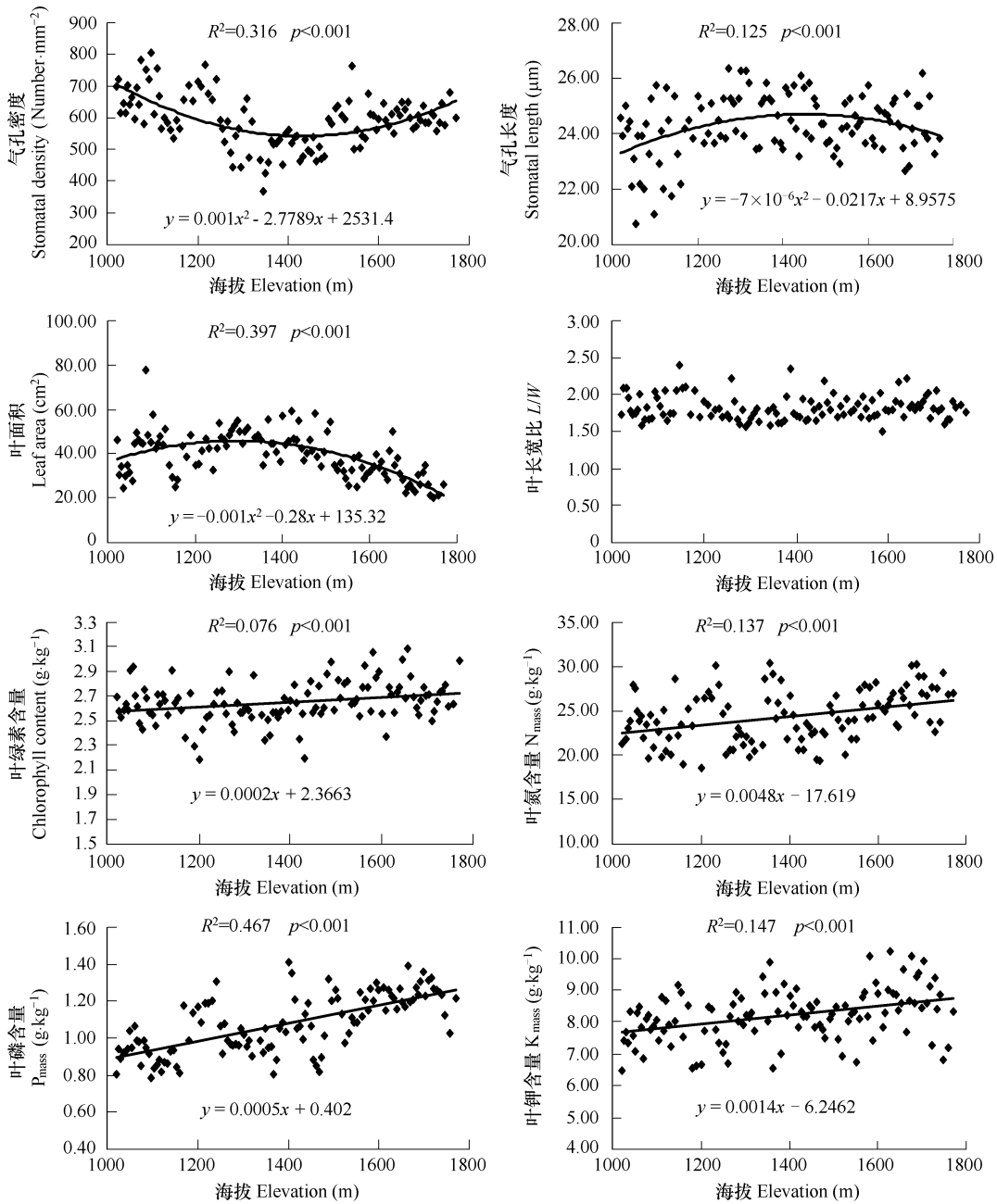


图 1 辽东栎叶特性沿海拔梯度的变化 (N=116)

Fig.1 The variation of leaf traits of *Quercus liaotungensis* along altitudinal gradient (N=116)

表 1 叶特性与地形及土壤因子的偏相关系数 (N=116)

Table 1 Partial correlation coefficients between leaf traits ,topography and soil nutrient conditions (N=116)

	坡位 POS	坡度 GRA	pH 值 pH	土壤有机质 SOM	速效磷 AP	速效钾 AK	全氮 TN
气孔密度 Stomatal density	-0.050	-0.023	0.035	-0.127	0.104	0.083	0.139
气孔长度 Stomatal length	0.061	0.064	-0.189	-0.103	0.108	-0.024	-0.004
叶面积 Leaf area	0.117	0.056	-0.091	-0.061	0.103	0.017	-0.016
叶绿素含量 Chlorophyll (a+b) content	-0.299 **	-0.075	0.050	-0.027	-0.095	-0.277	0.207
叶氮含量 Nmass	0.029	0.076	0.123	-0.011	0.083	0.067	-0.074
叶磷含量 Pmass	0.078	0.190 *	-0.174	-0.047	-0.066	0.137	0.038
叶钾含量 Kmass	0.077	-0.041	-0.017	-0.024	-0.050	-0.047	-0.014

** p<0.01 , * p<0.05

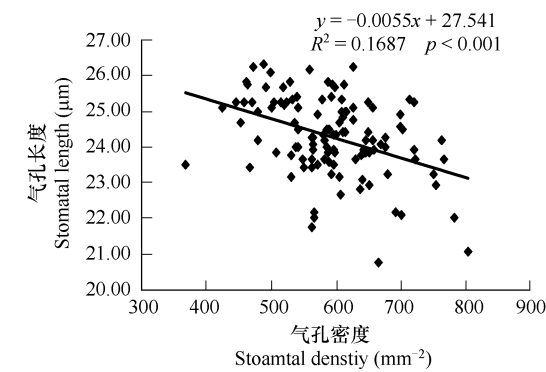


图2 辽东栎气孔密度与气孔长度的关系

Fig. 2 Relationship between SD and SL of *Q. liaotungensis*

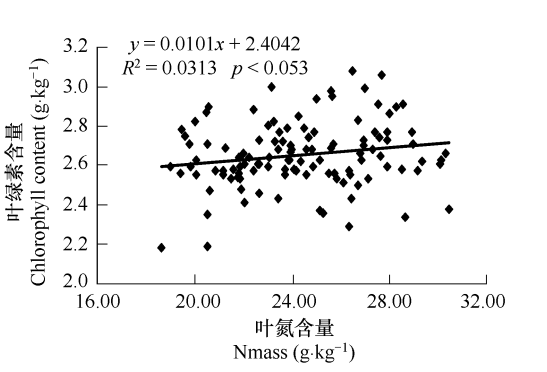


图3 辽东栎叶氮含量与叶绿素含量的关系

Fig. 3 Relationship between N_{mass} and ChlC of *Q. liaotungensis*

的叶绿素含量有显著性差异,而中坡位和下坡位的叶绿素含量没有显著性差别(表3),上坡位的叶绿素含量最高(2.805 ± 0.275) $g\ kg^{-1}$ 。虽然在偏相关分析中,叶磷含量与坡度有显著关系,但 Pearson 相关分析却显示二者之间关系不显著($p = 0.465$)。

4 讨论

植物的生长发育不仅取决于自身生理特性,也受到环境条件的影响。随海拔升高,植物生长发育逐渐受到温度和水分限制,因而适应性会发生显著变化,尤其叶片对环境变化反应更为敏感。气孔是陆生植物叶片上十分重要的结构,一方面它决定着植物和外界的气体交换,另一方面它还是植物水分散失的主要通道^[31]。植物必须持续地从土壤吸收水分再运输到叶片,以维持光合作用,而气孔对环境的快速响应在很大程度上反映了这一过程。研究表明,气孔长度与气孔对干旱的敏感性成反比,大气孔开闭运动缓慢,在干旱环境下容易导致植物水分平衡失调,而通常与密度较大相对应的小气孔开闭运动较快,在环境适宜的情况下,可以快速提高气孔导度,使 CO_2 在叶片内的扩散速率最大化^[32]。在东灵山低海拔地区气候温暖,年降水量较少而蒸散率较高,因而环境较为干旱,随海拔的升高,降水量增大,温度降低^[33],由于低温使土壤中的水分不易被植物根系所吸收导致水分胁迫,因此小而多的气孔使辽东栎可以适应低海拔和高海拔的这种环境,对水分调节非常有效^[11]。而在约 1400 m 的中海拔地区,环境比较适宜,这两种胁迫效应较小,因而出现了大而少的气孔。但是 Körner 等认为气孔密度的增加可能是因为高山植物生长周期缩短,造成表皮细胞生长减少,形成多量的气孔可以弥补这种影响^[34-35];同时气孔密度沿海拔梯度的增加还被认为是 CO_2 分压降低的补偿^[17],但在东灵山地区辽东栎的海拔分布范围高差仅 800 m, CO_2 分压的差异可以忽略,因而这种解释不适用于本研究。

在单种植物分布的海拔范围内应有其相对适宜的生长环境,叶特性在此范围内表现出显著的变化,这也为有些研究所证明^[7,8,19]。辽东栎气孔密度、气孔长度和叶面积沿海拔梯度的曲线变化形式与这些研究结果有相似性。在低海拔地区,较小的叶片在相对干热的环境里可以减少水分的散失。随海拔的升高,各种环境

表2 不同坡位上叶绿素含量方差分析

Table 2 ANOVA for chlorophyll content on different slope positions

	SS	df	MS	F	p
组间 Between Groups	0.281	2	0.140	5.493	0.005
组内 Within Groups	2.889	113	0.026		
合计 Total	3.170	115			

表3 不同坡位上叶绿素含量多重比较(LSD法)

Table 3 Multiple comparisons for chlorophyll content on different slope positions (LSD)

(1) 坡位 POS	(2) 坡位 POS	MD (I-J)	SE	p
1	2	0.097 *	0.038	0.012
	3	0.109 *	0.035	0.002
2	1	-0.097 *	0.038	0.012
	3	0.012	0.037	0.751
3	1	-0.109 *	0.035	0.002
	2	-0.011	0.037	0.751

1 上坡位叶绿素含量 ChlC on top slopes 2 下坡位叶绿素含量 ChlC on bottom slopes 3 中坡位叶绿素含量 ChlC on middle slopes ; * $p < 0.05$

条件有所好转,叶片的增大有利于充分采集光照;当海拔上升到 1400 m 以上时,温度逐渐成为辽东栎生长的限制因子。低温使叶的生长季相对较短,细胞生长缓慢^[36],因而普遍产生较小的叶片。另外一种解释是高海拔土壤中氮元素的不足是产生小而厚且养分消耗量少的叶片的原因^[37],但土壤碱解氮含量沿海拔梯度也呈现出升高的趋势($R^2=0.116$, $p<0.01$),并且偏相关分析显示土壤养分含量与辽东栎叶养分含量之间没有显著的关系,所以本研究不支持这一解释。还有学者认为,在高海拔下,风速比较大,小叶片不容易受到风的伤害^[38],这可能也是辽东栎叶面积在高海拔地区逐渐减小的原因。

周党卫^[12]和韩发等^[13]在青藏高原对珠芽蓼和矮嵩草研究时发现,两种植物的叶绿素含量随海拔的升高呈下降趋势。二者的研究地点的海拔范围为 2200~4000 m,光照强度很大,因此得出的结论是叶绿素含量的降低可能有利于减少叶片对可见光的吸收,使植物免受强辐射的损伤,而本研究地点辽东栎的海拔分布范围在 1000~1800 m,且处于暖温带地区,环境与前者相差很大,而且研究对象的生活型也不同,可能是产生不同结果的原因。辽东栎叶绿素含量的上升应是对随海拔升高光照增强的一种适应方式,以利于在有限的叶面积下充分进行光合作用。在山地环境中,坡位直接影响到光照条件。上坡位太阳辐射和紫外线照射最强,实验表明,蓝光和蓝紫光对叶绿素的形成和积累有明显的促进作用^[39],因此上坡位的叶绿素含量要明显高于中、下坡位。

在高海拔地区,低温可以促使植物产生氮和光合作用酶含量较高的叶片,这样的叶片能促使羧化作用与能量供应保持平衡^[40]。叶大部分氮存在于光合酶和叶绿体中,所以通常光合能力与叶氮含量成正相关^[41],叶绿素含量和叶氮含量成正比也应基于这种原因,但在本研究中这种关系不够显著。以往研究发现,植物磷含量与土壤磷含量是相关的^[42,43]。坡度直接影响到土壤养分的贮存与流失。在本研究中,偏相关分析显示叶磷含量与坡度显著相关,而 Pearson 相关分析表现为二者关系不显著,其原因有待进一步研究。磷在植物体内不仅是核酸、磷脂的组分,也是许多辅酶的组分,直接参与氧化磷酸化和光合磷酸化,因而在能量代谢中起特殊作用。钾不仅能够调节水分代谢和能量代谢,提高植物的抗性,也是酶的激活剂^[44]。随海拔的升高,辽东栎将更多的氮、磷、钾等元素分配到光合器官和保护组织中以适应低温、强光照和水分胁迫的环境。叶氮、磷和钾含量沿海拔梯度的升高一方面说明叶的光合能力在增大,另一方面说明叶的水分和能量代谢及抗性也在增强。

5 结论

在东灵山地区,辽东栎在其海拔分布范围内叶特性有明显的变化,并且叶特征的变化形式不同,气孔密度、气孔长度和叶面积等形态特征呈现曲线变化形式,而叶绿素含量和养分元素含量则为线性。本研究还发现在东灵山地区,辽东栎在其海拔分布范围内叶养分含量与土壤养分含量没有显著的相关关系。

References :

[1] Niinemets U. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 2001, 82 :453—469.

[2] Wright I J, Westoby M. Leaves at low versus high rainfall :coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist*, 2002, 155 :403—416.

[3] Ackerly D D, Knight C A, Weiss S B, *et al.* Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral plants :contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 2002, 130 :449—457.

[4] Kao W Y, Chang K W. Altitudinal trends in photosynthetic rate and leaf characteristics of *Miscanthus* populations from central Taiwan. *Australian Journal of Botany*, 2001, 49 :509—514.

[5] Friend A D, Woodward F I. Evolutionary and ecophysiological responses of mountain plants to the growing season environment. *Advances in Ecological Research*, 1990, 20 :59—124.

[6] Jordan D N, Smith W K. Radiation frost susceptibility and association between sky exposure and leaf size. *Oecologia*, 1995, 103 :43—48.

[7] Li F L, Bao W K, Liu J H. Leaf characteristics and their relationship of *Cotinus coggygria* in arid river valley located in upper reaches of Minjiang river with environmental factors depending on its altitude gradients. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, 25 (11) :2277—2284.

[8] Luo J X, Zang R G, Li C Y. Physiological and morphological variations of *Picea asperata* populations originating from different altitudes in the

mountains of southwestern China. *Forest Ecology and Management*, 2006, 221 : 285 — 290.

- [9] Ma S R, Yan X F, Chen B L, *et al.* Comparative study on stomatal morphology of *Adenophora lobophylla* and *A. potaninii* in different altitude. *Journal of Northeast Forestry University*, 1999, 27 (6) : 94 — 97.
- [10] Duan X H, Sun L F, M S R, *et al.* The study of blade of *Adenophora potaninii* in different altitude. *Bulletin of Botanical Research*, 2003, 23 (3) : 334 — 337.
- [11] He J S, Chen W L, Wang X L. Morphological and anatomical features of *Quercus* section *Suber* and its adaptation to the ecological environment. *Acta Phytocologica Sinica*, 1994, 18 (3) : 219 — 227.
- [12] Zhou D W, Zhu W Y, Teng Z H, *et al.* Antioxidative compounds of *Polygonum viviparum* L. from different altitudes. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2003, 9 (5) : 489 — 492.
- [13] Han F, Ben G Y, Shi S B. Comparative study on the resistance of *Kobresia humilis* grown at different altitudes in Qinghai-Xizang Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 1998, 18 (6) : 654 — 659.
- [14] Cordell S, Goldstein G, Meinzer F C, *et al.* Allocation of nitrogen and carbon in leaves of *Metrosideros polymorpha* regulates carboxylation capacity and ^{13}C along an altitudinal gradient. *Functional Ecology*, 1999, 13 : 811 — 818.
- [15] Hikosaka K, Nagamatsu D, Ishii H S, *et al.* Photosynthesis-nitrogen relationships in species at different altitudes on Mount Kinabalu, Malaysia. *Ecological Research* 2002, 17 : 305 — 313.
- [16] Hultine K R, Marshall J D. Altitude trends in conifer leaf morphology and stable carbon isotope composition. *Oecologia*, 2000, 123 : 32 — 40.
- [17] Zhang S B, Zhou Z K, Hu H, *et al.* Photosynthetic performances of *Quercus pannosa* vary with altitude in the Hengduan Mountains, southwest China. *Forest Ecology and Management*, 2005, 212 : 291 — 301.
- [18] Kogami H, Hanba Y T, Kibe T, *et al.* CO_2 transfer conductance, leaf structure and carbon isotope composition of *Polygonum cuspidatum* leaves from low and high altitudes. *Plant, Cell and Environment*, 2001, 24 : 529 — 538.
- [19] Li C Y, Zhang X J, Liu X L, *et al.* Leaf morphological and physiological responses of *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient. *Silva Fennica*, 2006, 40 (1) : 5 — 13.
- [20] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, *et al.* Assessing the generality of global leaf trait relationship. *New Phytologist*, 2005, 166 : 485 — 496.
- [21] Velázquez-Rosas N, Meave J. Elevational variation of leaf traits in mountain rain forest tree species at La Chinantla, Southern Mexico. *Biotropica*, 2002, 34 (4) : 534 — 546.
- [22] Sun S C, Chen L Z. Leaf nutrient dynamics and resorption efficiency of *Quercus liaotungensis* in the Dongling Mountain region. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25 (1) : 76 — 82.
- [23] Zhou H F, Ma K M, Fu B J. Analysis of the impacts of human activity on landscape patterns in Dongling Mountain area of Beijing. *Journal of Natural Resources*, 1999, 14 (2) : 117 — 122.
- [24] Li Q K, Ma K P. Factors affecting establishment of *Quercus liaotungensis* Koidz. under mature mixed oak forest overstory and in shrubland. *Forest Ecology and Management*, 2003, 176 : 133 — 146.
- [25] Sun S C, Chen L Z. Leaf growth and photosynthesis of *Quercus liaotungensis* in Dongling Mountain region. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20 (2) : 212 — 217.
- [26] Bao S D ed. Analysis method of soil agricultural chemistry. Third edition. Beijing : Chinese Agricultural Press. 2000, 264 — 271.
- [27] Liu C M, Li C Z, Shi M H, *et al.* Multivariate statistical analysis techniques applied in differentiation of soil fertility. *Acta Ecologica Sinica*, 1996, 16 : 444 — 447.
- [28] Leegood R C. Carbon metabolism. In : Hall D O, Scurlock J M O, Bolh r-Nordenkamp H R, *et al.* eds : Photosynthesis and Production in a Changing Environment. A Field and Laboratory Manual. London : Bellhaven Press, 1993. 247 — 267.
- [29] Lü H F. Comparative study on the stomatic distribution on plants *Setereasea purpurea* boom, *Zebrina pedula* Schnizl and *Commelina communis* linn. *Chinese Bulletin of Botany*, 2000, 17 (4) : 375 — 380.
- [30] Li Bo ed. *Ecology*. Beijing : Higher Education Press, 2000. 14.
- [31] Yan C R, Han X G, Chen L Z. The relationship between the ecophysiological features and leaf characteristics of some woody plants in Beijing mountain zone. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20 (1) : 53 — 60.
- [32] Aasamaa K, S ber A, Rahi M. Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2001, 28 : 765 — 774.
- [33] Jiang H, Huang J H, Chen L Z, *et al.* DCA ordination, quantitative classification and environmental interpretation of plant communities in Dongling Mountain. *Acta Botanica Sinica*, 1994, 36 (7) : 539 — 551.
- [34] K mer C, Bannister P, Mark A F. Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. *Oecologia (Berlin/West)*, 1986, 69 : 577 — 588.

[35] Körner C , Neumayer M , Menendez-Riedl S P. Functional morphology of mountain plants. *Flora* ,1989 ,182 :353 — 383.

[36] Leigh E G. Structure and climate in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* ,1975 ,6 :67 — 86.

[37] Tanner E V , Vitousek P M , Cuevas E. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology* ,1998 ,79 :10 — 22.

[38] Kappelle M , Leal M E. Changes in leaf morphology and foliar nutrient status along a successional gradient in a Costa Rican , upper montane *Quercus* forest. *Biotropica* ,1996 ,28 :331 — 344.

[39] Liu Z M , Yang J D , Liu X M. Effects of several environmental factors on plant physiology in Qinghai-Xizang Plateau. *Journal of Desert Research* ,2000 ,20 (3) :309 — 313.

[40] Berry J , Björkman. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* ,1980 ,31 :491 — 543.

[41] Reich P B , Ellsworth D S , Walters M B , *et al.* Generality of leaf trait relationships : A test across six biomes. *Ecology* ,1999 ,80 :1955 — 1969.

[42] Hedin L O. Global organization of terrestrial plant-nutrient interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences , USA* ,2004 ,101 :10849 — 10850.

[43] Han W X , Fang J Y , Guo D L , *et al.* Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist* ,2005 ,168 :377 — 385.

[44] Bai B Z , Xu K Z , Zhao J Y , eds. *Plant Physiology*. Beijing : China Agricultural Science and Technology Press ,2001. 46 — 47.

参考文献：

[7] 李芳兰 ,包维楷 ,刘俊华. 岷江上游干旱河谷海拔梯度上四川黄栌叶片特征及其与环境因子的关系. *西北植物学报* ,2005 ,25 (11) :2277 ~ 2284.

[9] 马书荣 ,阎秀峰 ,陈柏林 ,等. 不同海拔裂叶沙参和泡沙参气孔形态的对比研究. *东北林业大学学报* ,1999 ,27 (6) :94 ~ 97.

[10] 段喜华 ,孙立夫 ,马书荣 ,等. 不同海拔高度泡沙参叶片形态研究. *植物研究* ,2003 ,23 (3) :334 ~ 337.

[11] 贺金生 ,陈伟烈 ,王勋陵. 高山栎叶的形态结构及其与生态环境的关系. *植物生态学报* ,1994 ,18 (3) :219 ~ 227.

[12] 周党卫 ,朱文琰 ,滕中华 ,等. 不同海拔珠芽蓼抗氧化系统的研究. *应用与环境生物学报* ,2003 ,9 (5) :489 ~ 492.

[13] 韩发 ,贲桂英 ,师生波. 青藏高原不同海拔矮蒿草抗逆性的比较研究. *生态学报* ,1998 ,18 (6) :654 ~ 659.

[22] 孙书存 ,陈灵芝. 东灵山地区辽东栎叶养分的季节动态与回收效率. *植物生态学报* ,2001 ,25 (1) :76 ~ 82.

[23] 周华锋 ,马克明 ,傅伯杰. 人类活动对北京东灵山地区景观格局影响分析. *自然资源学报* ,1999 ,14 (2) :117 ~ 122.

[25] 孙书存 ,陈灵芝. 东灵山地区辽东栎叶的生长及其光合作用. *生态学报* ,2000 ,20 (2) :212 ~ 217.

[26] 鲍士旦 主编. *土壤农化分析*. 第3 版. 北京 :中国农业出版社 ,2000. 264 ~ 271.

[27] 刘创民 ,李昌哲 ,史敏华 ,等. 多元统计分析在森林土壤肥力类型分辨中的应用. *生态学报* ,1996 ,16 (4) :444 ~ 447.

[29] 吕洪飞. 紫竹梅、吊竹梅和鸭跖草气孔分布与比较. *植物学通报* ,2000 ,17 (4) 375 ~ 380.

[30] 李博 主编. *生态学*. 北京 :高等教育出版社 ,2000. 14.

[31] 严昌荣 ,韩兴国 ,陈灵芝. 北京山区落叶阔叶林优势种叶片特点及其生理生态特性. *生态学报* ,2000 ,20 (1) :53 ~ 60.

[33] 江洪 ,黄建辉 ,陈灵芝 ,等. 东灵山植物群落的排序、数量分类与环境解释. *植物学报* ,1994 ,36 (7) :539 ~ 551.

[39] 刘志民 ,杨甲定 ,刘新民 ,青藏高原几个主要环境因子对植物的生理效应. *中国沙漠* ,2000 ,20 (3) :309 ~ 313.

[44] 白宝璋 ,徐克章 ,赵景阳 主编. *植物生理学*. 北京 :中国农业科技出版社 ,2001. 46 ~ 47.