

北京东灵山不同坡位辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 叶属性的比较

祁 建, 马克明*, 张育新

(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)

摘要:植物在山地环境中生存不仅受到海拔等大尺度地形因子的影响,坡位等小尺度地形因子也会对植物产生影响.不同坡位上光照、温度、土壤养分和水分等均会影响到植物的资源利用策略.为比较不同坡位对辽东栎资源利用策略的影响,在北京东灵山海拔 1000~1800 m 的辽东栎分布范围内对比叶面积、叶氮含量和叶干物质含量 3 个重要的叶属性进行了研究. ANOVA 统计分析发现,地形和土壤养分及水分等环境因子在不同坡位上出现变化,但只有土壤有机质含量有显著差异.在叶属性中,干物质含量在上坡位最高,下坡位最低,在坡位间差异极显著.比叶面积与叶干物质含量在不同坡位间均成反比关系,在上坡位比叶面积变化一定的情况下,叶干物质含量的变化幅度最小;而比叶面积与叶氮含量仅在上坡位成反比关系.这些结果说明坡位对辽东栎的叶属性有一定的影响,尤其是上坡位的影响最大.

关键词:坡位;叶属性;辽东栎;东灵山

文章编号:1000-0933(2008)01-0122-07 中图分类号:Q145, Q948, S718.5 文献标识码:A

Comparisons on leaf traits of *Quercus liaotungensis* Koidz. on different slope positions in Dongling Mountain of Beijing

QI Jian, MA Ke-Ming*, ZHANG Yu-Xin

State Key Laboratory of Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Science, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China
Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(1): 0122 ~ 0128.

Abstract: Plant survival in mountain environments is determined by both macro- and micro-scale topographical factors, such as altitude and slope positions. However, how do slope positions affect leaf traits along altitudinal gradient is remained unknown. Specific leaf area, mass-based leaf nitrogen concentration, and leaf dry matter content of *Quercus liaotungensis* Koidz. were investigated on different slope positions along the altitudinal distribution gradient of the species. The result of ANOVA showed that there were no significant differences of topographical factor and soil nutrient conditions among slope positions, except soil organic matter content. Remarkable distinctions of leaf dry matter content were found among slope positions, and the highest value appeared on top slopes, whereas the lowest on bottom slopes. There were no significant differences of specific leaf area and leaf nitrogen concentration on different slope positions. Specific leaf area had negative correlations with leaf dry matter content on all slopes, however, leaf dry matter content varied least per unit specific leaf

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资助项目(40621061);中国科学院野外台站基金资助项目

收稿日期:2007-04-25; **修订日期:**2007-10-30

作者简介:祁建(1980~),男,安徽淮南人,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@cees.ac.cn

Foundation item: The project was financially 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: 2007-04-25; **Accepted date:** 2007-10-30

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

area on top slopes. Unlike previous results, specific leaf area correlated negatively with leaf nitrogen concentration on top slopes, while no obvious relationships were found between them on middle and bottom slopes. Slope positions may affect leaf traits and their relationships of *Q. liaotungensis*, especially top slopes in Dongling Mountain.

Key Words: slope position; leaf traits; *Quercus liaotungensis*; resource-use strategy

植物特征(包括生理、形态和解剖等特征)与环境的关系一直是植物生态学关注的热点。海拔、坡位、坡向和坡度等地形因子能通过影响光照、温度、降水等因子的分布,进而对植物的生长和分布产生间接作用^[1]。在这些地形因子中,海拔是重要的大尺度因子。海拔的变化造成了植物生存环境的差异,它为植物对环境的形态和生理响应研究提供了独特的野外实验条件,而且在一定程度还可以用来解释未来气候变化造成的环境差异对植物的影响^[2]。坡位作为较小尺度上的因子,对土壤的深度,质地和矿物质含量都有影响。侵蚀过程将土壤细粒搬运到下坡,并在地势较低的地方沉积,因此坡底和山谷的沉积区土壤较厚,有机质含量较高。沉积区为植物根系和微生物提供了更多的土壤养分,物质稳定性好于上坡^[3],基于以上原因,不同坡位上森林结构与植物物种特征均有较大差异^[4,5]。

在众多植物特征中,叶属性最能反映植物对环境变化的适应性^[6]。在选择叶属性时,通常的标准是用少数几个叶属性反映出尽可能多的植物生长与资源利用策略方面的信息,同时又便于测量^[7]。目前普遍采用的是比叶面积(specific leaf area, SLA, 单位叶干重的叶面积),叶氮含量(mass-based or area-based leaf nitrogen, N_{mass} or N_{area})和叶干物质含量(leaf dry mass content, LDMC)。这些指标也是植物最重要的特征指标之一。

由于地形的变化,水分和养分等也会有显著的变化。如对河滨谷地和山脊的一些暖温带落叶乔木研究发现,植物的水分利用效率有明显差异^[8]。从坡底至坡顶,植物的叶氮含量和比叶面积呈现下降趋势^[9],反映出植物对不同坡位上光照,水分及养分状况的适应。但这些工作大多选择山体的某一个坡面进行研究,缺乏对在整个植物海拔分布大尺度范围内不同坡位上植物特征的比较,在对北京东灵山海拔 1000 ~ 1800 m 的辽东栎(*Quercus liaotungensis* Koidz.)分布范围内叶属性变化研究^[10]的基础上,选择辽东栎的比叶面积,叶氮含量和干物质含量 3 个叶属性,研究它们在不同坡位上的差异,进一步认识辽东栎在其海拔分布范围内不同坡位上的适应特征,为东灵山植被保护和恢复提供科学依据。

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 月在北京东灵山中国科学院北京森林生态系统定位研究站进行。定位站位于 40°00' ~ 40°03'N, 115°26' ~ 115°30'E。东灵山为小五台山余脉,属太行山系砂岩中山区。地貌以山地侵蚀结构类型为主,土壤类型为棕壤^[11]。年降水量 500 ~ 600 mm,年平均温 5 ~ 10℃。典型地带性植被是暖温带落叶阔叶林,主要类型包括辽东栎(*Quercus liaotungensis*)、桦木林(*Betula* spp.)、山杨林(*Populus davidiana*),及其它落叶阔叶混交林,如椴树(*Tilia* spp.)、槭树(*Acer* spp.)、核桃楸(*Juglans mandshurica*)以及大叶白蜡(*Fraxinus rhynchophylla*)等^[12]。

1.2 野外调查和样品采集

本研究采用样方调查法,选择若干山体的西坡长势较好的辽东栎林,海拔范围为 1000 ~ 1800 m,是辽东栎在东灵山的海拔分布范围。共设立了 10 条样线,样线内样方大小为 10 m × 10 m,共 119 个样方,海拔分别为 1330, 1752 m 和 1764 m 的 3 个样方内没有辽东栎。样方内大部分辽东栎树龄在 20a 以上,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,将叶片装入密封袋中,放进盛有冰块保温桶里,带回实验室。同时记录样方的地形因子(如海拔(LE)、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 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》^[13] 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^[14]。

1.3 辽东栎叶实验方法

每样方选取 10 片完整叶片,剪去叶柄,将叶片放入水中,在 5℃ 水中放置 12h,取出用吸水纸迅速擦去叶表面的水分,在万分之一的电子天平上称重,即为饱和鲜重。用 EPSON PERFECTION 4870 扫描仪将叶片扫描成图片文件,再用 WinFOLIA 2004a 软件分析叶面积(leaf area, LA),将叶片放入在 70℃ 烘箱下烘 48h 至恒重,再将叶片称重,即为叶干重。比叶面积为叶面积和叶干重的比值,叶干物质含量为叶干重与饱和鲜重的比值^[15]。叶氮含量的测定方法与土壤全氮测定方法一致,采用凯氏定氮法。

表 1 地形与土壤养分不同坡位上的比较

Table 1 Comparisons of topographical and soil nutrient factors on different slope positions

项目 Item	样方数 Sample number			p
	上坡位 Top slope 40	中坡位 Middle slope 46	下坡位 Bottom slope 33	
坡度 Slope gradient (°)	33.6 ± 5.9	33.9 ± 5.2	33.3 ± 5.4	0.871
pH (5:1)	6.68 ± 0.45	6.62 ± 0.42	6.59 ± 0.54	0.731
有机质 Soil organic matter content (%)	5.90 ± 1.09	6.18 ± 1.21	6.63 ± 1.30	0.037
速效磷 Available phosphorus (mg·kg ⁻¹)	9.84 ± 2.72	10.55 ± 3.96	11.00 ± 4.49	0.407
速效钾 Available potassium (mg·kg ⁻¹)	132.08 ± 41.14	138.04 ± 48.58	143.95 ± 50.34	0.559
全氮 Total nitrogen (g·kg ⁻¹)	3.08 ± 0.63	3.13 ± 0.60	3.37 ± 0.62	0.120
含水量 Soil water content (%)	25.91 ± 4.49	26.99 ± 2.82	27.52 ± 2.64	0.123

表里的数值是平均数 ± 标准偏差 The values in the table are mean ± standard deviation

表 2 辽东栎叶属性在不同坡位上的比较

Table 2 Comparisons of leaf traits of *Q. liaotungensis* on different slope positions

项目 Item	样方数 Sample number			p
	上坡位 Top slope 38	中坡位 Middle slope 46	下坡位 Bottom slope 32	
比叶面积 Specific leaf area (m ² /kg)	10.04 ± 1.26	10.70 ± 1.44	10.44 ± 1.65	0.120
叶氮含量 Leaf nitrogen content (g/kg)	24.47 ± 3.20	24.23 ± 2.76	24.26 ± 2.82	0.928
干物质含量 Leaf dry matter content	0.484 ± 0.020	0.463 ± 0.025	0.458 ± 0.028	0.001

表里的数值是平均数 ± 标准偏差 The values in the table are mean ± standard deviation

表 3 不同坡位上土壤有机质和叶干物质含量的多重比较(LSD 法)

Table 3 Multiple comparisons for soil organic matter content and leaf dry matter content (LSD)

	(I) 坡位 Slope position	(J) 坡位 Slope position	MD (I-J)	SE	p
有机质 Soil organic matter content	1	2	-0.2833	0.2591	0.276
		3	-0.7305	0.2818	0.011
	2	1	0.2833	0.2591	0.276
		3	-0.4472	0.2733	0.105
	3	1	0.7305	0.2818	0.011
		2	0.4472	0.2733	0.105
干物质含量 Leaf dry matter content	1	2	0.0205	0.0055	<0.001
		3	0.0254	0.0060	<0.001
	2	1	-0.0205	0.0060	<0.001
		3	0.0049	0.0057	0.394
	3	1	-0.2543	0.0060	<0.001
		2	-0.0049	0.0057	0.394

1 上坡位 Top slope; 2 中坡位 Middle slope; 3 下坡位 Bottom slope

2 研究结果

2.1 不同坡位上地形、土壤养分和辽东栎叶属性的差异

居于上、中、下坡位的样方数分别为 38、46、32 个,分布范围均为海拔 1000 ~ 1800m。表 1 显示,除土壤有机质含量以外,其他地形与土壤养分因子在坡位间差异均不显著,其中上坡位的土壤有机质含量与下坡位的有显著差异(表 3),说明下坡位的土壤肥力高于上坡位。辽东栎的比叶面积、干物质含量和叶氮含量在上坡位的变化率依次是 12.8%、4.3% 和 13.4%;中坡位为 13.5%、5.5% 和 11.4%;下坡位是 15.8%、6.2% 和 11.6%。反映出比叶面积和干物质含量在下坡位的变化率最大,而叶氮含量在上坡位的变化率最大。叶干物质含量在坡位间有极显著差异,而比叶面积和叶氮含量差异不显著(表 2)。上坡位的叶干物质含量与中坡位和下坡位均有显著差异,而中坡位和下坡位之间差异不显著(表 3)。

2.2 不同坡位上比叶面积与叶干物质含量和叶氮含量的关系

图 1 给出了在不同坡位上比叶面积与叶干物质含量和叶氮含量的关系。从图中可以看出,在 3 个坡位上,比叶面积与叶干物质含量呈负相关。当比叶面积变化一定的情况下,上坡位辽东栎干物质含量变化率最小,中坡位的变化率最大。

由于比叶面积和叶氮含量在不同坡位上没有显著差异,在不同坡位上二者的关系也不明确。在上坡位比叶面积与叶氮含量成反比关系,而在中坡位和下坡位,二者之间没有明显的关系。在下坡位,二者虽有曲线相关趋势,但不够显著($p = 0.072$)。

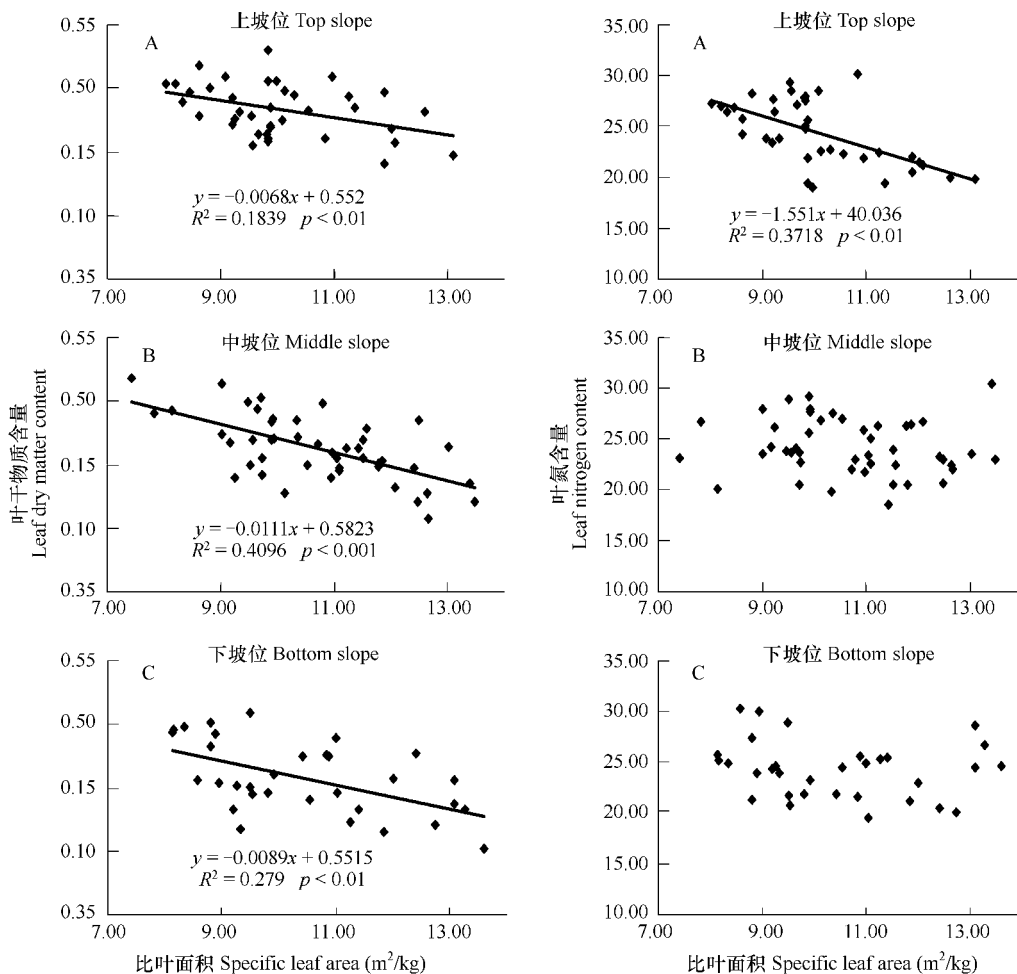


图 1 不同坡位上辽东栎比叶面积与叶干物质含量和叶氮含量的关系

Fig. 1 Relationships between SLA and LDMC and N_{mass} of *Q. liaotungensis* on different slope positions

3 讨论

3.1 辽东栎叶属性不同坡位上的差异

辽东栎叶属性在东灵山其海拔分布范围内有不同的变化形式,如比叶面积,叶面积和气孔大小及密度表现出曲线形式,在海拔 1400 m 处达到极值,而叶氮、磷和钾含量则随海拔的升高而增大^[10],这主要是在不同海拔段各个环境因子的影响及辽东栎对环境变化适应的结果。除了海拔对辽东栎的叶属性的总体影响外,坡位也对辽东栎叶属性及其关系产生影响。本研究中,不同坡位间除土壤有机质含量有显著性差异外,其他环境因子均未表现出显著性差异,表明土壤有机质可能是指示东灵山土壤肥力的主要指标。比叶面积主要反映了植物对碳的获取与利用的平衡关系,即碳源与汇的关系,与植物的相对生长速率和资源利用有紧密的关系^[7,16]。比叶面积大的植物能很好的适应资源丰富环境,而比叶面积小的植物在贫瘠的环境中适应性更强^[17,18]。叶氮含量沿环境梯度的变化形式很复杂。若生境中土壤氮含量较高,则植物组织中氮含量相对于生长在贫瘠土壤的同种植物要高,但许多植物即使生长在相同土壤上,氮含量也有差异^[3]。有时随着光照条件的变化,叶氮含量并没有明显的变化^[19]。比叶面积和叶氮含量受土壤养分,光照,温度和水分的影响可能是导致二者在坡位间无显著差异的原因。比叶面积与叶氮含量在坡位间无显著差异,说明不同坡位上辽东栎的相对生长率和光合能力没有显著差别。

比叶面积是叶片厚度和组织组成的综合反映^[20,21],而叶干物质含量更能明确地反映二者之一的变化。Wilson 等^[7]发现在英国植物区系里,叶干物质含量相对于比叶面积能更好的预测植物在资源利用轴上的位置。不同坡位间只有叶干物质含量有极显著差异,可能是坡位间土壤有机质含量差异显著的一种响应,说明对于辽东栎,叶干物质含量更适合指示对养分利用的效率。在本研究中,叶干物质含量沿上中下坡位随土壤有机质的升高而降低,说明上坡位的辽东栎相对于中下坡位的辽东栎能更好地保持叶片的养分。

这些叶属性在不同坡位上的差异也可能源自于辽东栎长期对不同坡位上微环境的适应而产生的遗传基因分化,形成不同的基因型,有关这方面的工作还有待进一步研究。

3.2 不同坡位上比叶面积与干物质含量和叶氮含量的关系

已有研究显示比叶面积与干物质含量成反比关系^[22]。叶干物质含量的优点是在重复测定中较为稳定,很少受叶片厚度的影响。这使它成为一些学者预测植物资源利用策略的一个主要指标。叶干物质含量主要反映的是植物对养分元素的保有能力。Saura-Mas 等^[23]认为地中海地区火后再发芽植物在一年中叶干物质含量较高,说明营养物质的保持效率较高。由于比叶面积与植物的生长率和光合能力有紧密的正相关关系,比叶面积变化一定的情况下,即生长率和光合能力变化一定的条件下,在上坡位的叶干物质含量变化幅度最小,说明上坡位的辽东栎较中下坡位的保持营养物质的效率更稳定,有利于适应上坡位相对贫瘠的环境。中下坡位的土壤有机质含量较高,可能导致植物密度增大,使植物对资源的竞争更加激烈^[24],对资源变化更敏感。

许多学者对全世界植物叶属性的研究显示,在不同功能型和群落中,叶属性之间有一些普遍的相关关系,如比叶面积与单位干重叶氮含量成正比,两者又与光合能力成正比等^[25~28]。但辽东栎比叶面积与叶氮含量只在上坡位成反比。比叶面积和叶氮含量都与水分利用效率密切相关。叶氮含量的增加能够同时增加光合器官或组织氮的投入,使光合能力增加^[29],提高细胞内部的渗透压,加强对植物体内水分的保护^[30,31]。比叶面积与干物质含量呈负相关,叶干物质含量的增加,即比叶面积的减小,使叶片内部水分向叶片表面扩散的距离或阻力增大^[32],降低植物内部水分散失。比叶面积的降低会使叶光合能力降低,而单位质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^[33],但是在二者“权衡”的关系作用下,一定范围内比叶面积的减少和叶氮含量的增加仍能够提高植物水分利用效率^[34]。在中下坡位,叶氮含量随比叶面积的变化没有明显的变化,说明其他环境因子对二者有更为复杂的影响。

References:

- [1] Li Bo ed. Ecology. Beijing: Higher Education Press, 2000. 14.

- [2] Shi Z M, Cheng R M, Liu S R. Response of leaf $\delta^{13}\text{C}$ to altitudinal gradients and its mechanism. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(12): 2901 — 2906.
- [3] Chapin F S, Matson P A, Mooney H A eds. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York: Springer-Verlag New York, Inc, 2002.
- [4] H Ischer D, Schmitt S, Kupfer K. Growth and leaf traits of four broad-leaved tree species along a hillside gradient. *Forstw. Cbl.*, 2002, 121, 229 — 239.
- [5] Nagamatsu D, Hirabuki Y, Mochida Y. Influence of micro-landforms on forest structure, tree death and recruitment in a Japanese temperate mixed forest. *Ecological Research*, 2003, 18 (5): 533 — 547.
- [6] 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.
- [7] Wilson P, Thompson K, Hodgson J. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 1999, 143: 155 — 162.
- [8] Garten C T, Taylor G E J. Foliar $\delta^{13}\text{C}$ within a temperate deciduous forest: spatial, temporal, and species sources of variation. *Oecologia*, 1992, 90: 1 — 7.
- [9] Hanba Y T, Noma N, Umeki K. Relationships between leaf characteristics, tree sizes and species distribution along a slope in a warm temperate forest. *Ecological Research*, 2000, 15: 393 — 403.
- [10] Qi J, Ma K M, Zhang Y X. The altitudinal variation of leaf traits of *Quercus liaotungensis* and associated environmental explanations. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27 (3): 930 — 937.
- [11] FAO-UNESCO. *Soil Map of the World, Revised Legend*. World Soil Resources Report 60 Rome, 1988.
- [12] Chen L Z. The importance of Donglingshan mountain region in warm temperate zone deciduous broad-leaved forests. In: Chen L. Z. ed. *Study on the structure and function of forest ecosystem in warm temperate zone*. Beijing: Chinese Science Press, 1997. 1 — 9.
- [13] Bao S D ed. *Analysis method of soil agricultural chemistry*. Third edition. Beijing: Chinese Agricultural Press, 2000. 264 — 271.
- [14] 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.
- [15] Garnier E, Shipley B, Roumet C, *et al.* Standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 2001, 15, 688 — 695.
- [16] Garnier E. Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *Journal of Ecology*, 1992, 80: 665 — 675.
- [17] Van der Werf A, Geerts R H E M, Jacobs F H H, *et al.* The importance of relative growth rate and associated traits for competition between species during vegetation succession. In: Lambers H, Poorter H, Van Vuuren M M I, eds. *Inherent variation in plant growth, physiological mechanisms and ecological consequences*. Leiden, The Netherlands: Backhuys, 1998. 489 — 502.
- [18] Grime J P, Cornelissen J H C, Thompson K, *et al.* Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos*, 1996, 77: 489 — 494.
- [19] Reich P B, Walters M B. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species II. variation in nitrogen vis-à-vis. specific leaf area influences mass- and area-based expressions. *Oecologia*, 1994, 97: 73 — 81.
- [20] Garnier E, Cordonnier P, Guillermin J L, *et al.* Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia*, 1997, 111: 490 — 498.
- [21] Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 1998, 199: 213 — 227.
- [22] Vile D, Garnier E, Shipley B, *et al.* Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany*, 2005, 96: 1129 — 1136.
- [23] Saura-Mas S, Lloret F. Leaf and shoot water content and leaf dry matter content of Mediterranean woody species with different post-fire regenerative strategies. *Annals of Botany*, 2007, 99 (3): 545 — 554.
- [24] Li Y L, Cui J Y, Su Y Z. Specific leaf area and leaf dry matter content of some plants in different dune habitats. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (2): 304 — 311.
- [25] 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.
- [26] 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.
- [27] 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.
- [28] 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.
- [29] 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.

- [30] 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.
- [31] Osmond C B, Austin M P, Berry J A. Stress physiology and the distribution of plants. BioScience, 1987, 37(1): 38—47.
- [32] 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.
- [33] Schulze E D, Kelliher F M, Kerner C. 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.
- [34] Li Y H, Luo T X, Lu Q, *et al.* Comparisons of leaf traits among 17 major plant species in Shazhuyu Sand Control Experimental Station of Qinghai Province. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(5): 994—999.

参考文献:

- [1] 李博 主编. 生态学. 北京:高等教育出版社, 2000. 14.
- [2] 史作民,程瑞梅,刘世荣. 高山植物叶片 $\delta^{13}C$ 的海拔响应及其机理. 生态学报,2004,24(12): 2901~2906.
- [6] 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.
- [10] 祁建,马克明,张育新. 辽东栎叶特性沿海拔梯度的变化及其环境解释. 生态学报, 2007, 27(3):930~937.
- [12] 陈灵芝. 东灵山地区暖温带落叶阔叶林的重要性. 见:陈灵芝,黄建辉主编. 暖温带森林生态系统结构与功能的研究. 北京:科学出版社, 1997. 1~9.
- [13] 鲍士旦主编. 土壤农化分析(第三版). 北京:中国农业出版社, 2000. 264~271.
- [14] 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.
- [24] 李玉霖,崔建垣,苏永中. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较. 生态学报,2005, 25(2): 304~311.
- [34] 李永华,罗天祥,卢琦,等. 青海省沙珠玉治沙站 17 种主要植物叶性因子的比较. 生态学报,2005, 25(5): 994~999.