

黄土高原水蚀风蚀交错带不同生境植物的叶性状

白文娟^{1,3}, 郑粉莉^{1,2,*}, 董莉丽⁴, 丁晓斌²

(1. 中国科学院水利部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, 陕西 杨凌 712100;

2. 西北农林科技大学资源环境学院, 陕西 杨凌 712100; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100039;

4. 陕西师范大学旅游与环境学院, 陕西 西安 710062)

摘要: 研究不同生境和不同植被演替阶段的叶性状, 将为区域植被建设提供重要科学指导。以黄土高原水蚀风蚀交错带的典型区——神木六道沟流域为研究地点, 研究了不同生境植物叶性状的种间和种内差异、退耕地植被演替过程中叶性状的变化及其相互关系。结果表明: (1) 不同生境植物的光合特征和叶片结构特征的种间差异较大, 这可能是植物长期适应生态环境的结果, 同时也与其本身固有的遗传特性有关。(2) 在物种水平上, 最大光合速率($P_{\max}$)、光合氮素利用效率($PNUE$)和比叶面积(SLA)随退耕年限的增加呈显著下降趋势, 而水分利用效率(WUE)、叶氮含量(N_{mass})与退耕年限相关关系不显著。在群落水平上, 除 SLA 与退耕年限的相关性不显著以外, 其它指标皆与物种水平的变化趋势一致。(3) 研究区 32 个物种的 $P_{\max}$ 与 WUE 、 $PNUE$ 、 N_{mass} 呈显著正相关($P < 0.05$), 而与 SLA 的相关关系不显著。 $PNUE$ 与 WUE 、 SLA 呈显著正相关($P < 0.001$), 而与 N_{mass} 的相关性不显著; 物种的 N_{mass} 与 SLA 呈显著正相关($P < 0.001$)。同其它地区相比, 研究区物种的 $P_{\max}$ 、 $PNUE$ 、 SLA 较低。具有较低 $P_{\max}$ 、 $PNUE$ 、 SLA 的物种可能更适宜研究区土壤贫瘠的生境。

关键词: 植被演替; 叶性状; 光合生理适应性; 水蚀风蚀交错带; 黄土高原

Leaf traits of species in different habits in the water-wind erosion region of the Loess Plateau

BAI Wenjuan^{1,3}, ZHENG Fenli^{1,2,*}, DONG Lili⁴, DING Xiaobin²

1 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

2 College of Resources and Environment, Northwest A & F University, Yangling 712100, China

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

4 College of Tourism and Environment, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China

Abstract: Understanding leaf traits in different habitats and succession stages can provide useful scientific guidance for vegetation construction. This paper characterized inter-species and intra-species differences of leaf traits in different habitats, their temporal changes during vegetation recovery after abandonment of cultivation and their relationships across all species in the Liudaogou catchment of Shenmu County in a typical water-wind erosion crossover region on the Loess Plateau. The results showed that large inter-species differences existed in all habitats, probably reflecting the adaptation of species to the environment and strong influence of their genetic nature. At the species level, the maximum photosynthesis rate ($P_{\max}$), photosynthetic nitrogen use efficiency ($PNUE$), and specific leaf area (SLA) showed significant decreasing trends as time elapsed since abandonment, while water use efficiency (WUE) and nitrogen content (N_{mass}) were not significantly correlated to years elapsed since abandonment. At the community level, the trends were consistent with those at the species level except for SLA . Among the 32 plant species in the studied area, $P_{\max}$, while not correlated with SLA , was significantly positively correlated with the WUE 、 $PNUE$ and N_{mass} ($P < 0.05$); the $PNUE$, while not correlated with N_{mass} , was

基金项目: 中国科学院西部行动计划(二期)资助项目(KZCX2-XB2-05-03); 西北农林科技大学创新团队建设计划资助项目(01140202)

收稿日期: 2009-05-19; **修订日期:** 2010-03-16

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

significantly positively correlated with the WUE and SLA ($P < 0.001$); and the N_{mass} was significantly positively related to SLA ($P < 0.001$). Compared with other studies in other regions, the species in the study area had lower P_{max} , $PNUE$ and SLA . Those lower values may be a result of the plant species adapting to infertile soil and harsh habitats of the study area.

Key Words: succession; leaf traits; photosynthetic physiological adaptabilities; water-wind erosion region; Loess Plateau

植物对环境的适应特征是植物生态学研究的重点内容,其研究结果可以预测植物种群、群落乃至整个生态系统对竞争、气候变化及土地利用变化的响应^[1],因此一直是生态学研究的核心问题。植物性状作为植物与环境之间的桥梁,能够表达植物对外部环境的适应性^[2],而叶片是最易受外部环境影响的器官之一^[3],其性状特征如最大光合速率(P_{max})、光合氮素利用效率($PNUE$)、水分利用效率(WUE)、比叶面积(SLA)、叶片含氮量(包括单位质量的氮含量 N_{mass} 和单位面积的氮含量 N_{area})等,直接影响到植物的基本行为和功能,反映了植物适应环境变化所形成的生存对策,因此一直受到广泛关注^[4-6]。对这些基本性状的研究,可以深入解释植物对环境的适应机理,对于退化生态系统植被恢复和重建具有重要的理论和实践意义^[7]。

黄土高原水蚀风蚀交错带是黄土高原侵蚀最严重的地区,该区气候变化剧烈,植被稀疏,是典型的生态脆弱区^[8]。1999 年国家启动了“退耕还林(草)”政策以增加林草植被覆盖、减少土壤侵蚀,从而改善生态环境。目前,生态恢复虽然取得了一定成效,但植被建设中仍存在成活率低、保存率低和效益低等问题,其中一个重要原因就是植物适应环境的机理研究不够深入。再者,目前有关黄土高原水蚀风蚀交错带不同生境和退耕地植被演替过程中叶性状的研究并不多见^[9]。本研究以黄土高原水蚀风蚀交错带的典型区——神木六道沟流域不同生境的植物和退耕地植被不同演替阶段为研究对象,研究不同生境植物叶性状的种间和种内差异,分析退耕演替过程中叶性状和退耕年限的关系,以及叶性状之间的关系,试图从植物叶片生理生态角度揭示黄土高原水蚀风蚀交错带植物对环境变化的适应性,为人工调控促进植被演替和退化生态系统的植被恢复建设提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区自然概况

研究区位于陕西省神木县六道沟流域($38^{\circ}47'N, 110^{\circ}21'E$),属于黄土高原水蚀风蚀交错带。流域面积约 6.89 km^2 ,海拔变化范围为 $1081\text{—}1274\text{m}$ 。该区气候属中温带半干旱气候,冬天寒冷干燥,夏天温暖湿润,年均温 8.4°C ,1 月和 7 月份的平均气温分别为 -9.7°C 和 23.7°C ^[10]。年均降水量为 437 mm ,其中 6—9 月份的降水量占全年的 80.93% ,而且多暴雨^[11]。水分是该区植被恢复的主要限制因子。

研究区分布面积最大的是侵蚀砂壤质新成土。土壤颗粒组成为砂粒占 $45.4\%\text{—}50.9\%$,粉粒占 $30.1\%\text{—}44.5\%$,粘粒占 $11.2\%\text{—}13.4\%$ ^[12]。目前,退耕地主要是由猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)、达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)、草木樨状黄耆(*Astragalus melitoides*)、长芒草(*Stipa bungean*)等组成的处于不同演替阶段的草本植物群落。该区境内没有天然森林,人工林以旱柳(*Salix matsudana*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、小叶杨(*Populus simonii*)为主。2004 年流域内土地利用类型为:农地占 43% 、灌木 23% 、草地 32% ,人工林 2% ^[13]。

1.2 样地调查

2007 年 7 月,在野外详细调查的基础上,选定了几乎没有人为干扰的不同生境样地 17 个,包括不同退耕年限的样地 11 个、人工疏林 3 个、人工灌木(柠条)1 个、荒坡 1 个以及农地 1 个(表 1),样地面积大部分集中在 $500\text{—}1000 \text{ m}^2$ 。采用样方调查法,在各退耕地内随机选择 5 个 $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ 的样方进行地上植被调查,具体包括植物的种类、盖度、数量、高度和频度等。对于人工疏林和人工灌木,在具代表性地段分别设置 $10 \text{ m} \times 10 \text{ m}$ 和 $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ 样方,乔木测定树木胸径、树高,灌木则测定株高和冠幅。

表 1 研究区样地描述
Table 1 Descriptions of plots in the study area

样地号 Plot no.	退耕年限/林龄 Years since abandonment or stand age/a	优势种 Dominat species of Standing vegetation	地理位置 Geographic location	海拔 Elevation /m	坡向 Slope aspect	坡度 Slope/(°)
1	1	猪毛菜 <i>Salsola ruthenica</i>	N38°47'25.7" E110°22'19.7"	1238	EN20°	9
2	2	猪毛菜 <i>Salsola ruthenica</i>	N38°47'26.0" E110°21'47.7"	1207	WS45°	12
3	3	猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	N38°47'24.0" E110°22'22.4"	1234	EN10°	16
4	5	草木樨状黄耆 <i>Astragalus melitoides</i> 糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	N38°47'27.9" E110°21'41.8"	1190	NW35°	16
5	8	草木樨状黄耆 <i>Astragalus melitoides</i>	N38°47'13.7" E110°22'01.6"	1238	ES15°	15
6	15	长芒草 <i>Stipa bungeana</i> 达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	N38°47'19.2" E110°22'09.2"	1220	WS45°	16
7	20	长芒草 <i>Stipa bungeana</i> 达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	N38°47'26.0" E110°22'15.9"	1236	NE12°	9
8	25	达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i> 长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	N38°47'25.7" E110°21'49.0"	1219	SW35°	15
9	25	长芒草 <i>Stipa bungeana</i> 达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	N38°47'32.5" E110°22'13.4"	1239	WS25°	15
10	30	长芒草 <i>Stipa bungeana</i> 达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	N38°47'50.6" E110°21'26.3"	1202	SE35°	10
11	40	长芒草 <i>Stipa bungeana</i> 达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	N38°47'29.6" E110°22'15.9"	1244	WS35°	15
12	23	柠条 <i>Caragana korshinskii</i>	N38°47'56.1" E110°21'08.3"	1233	SE15°	12
13	25	旱柳 <i>Salix matsudana</i>	N38°47'54.9" E110°21'16.8"	1218	SE15°	10
14	40	刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	N38°47'47.8" E110°21'31.6"	1212	S	16
15	40	小叶杨 <i>Populus simonii</i>	N38°47'56.8" E110°21'14.6"	1220	SE15°	18
16	荒坡	沙蒿 <i>Artemisia desertorum</i>	N38°47'49.7" E110°21'31.5"	1191	SE10°	16
17	农地	黄豆 <i>Glycine max</i>	N38°47'24.7" E110°22'16.3"	1220	SE15°	5

1.3 生理生态指标测定

2007 年 8 月中旬,利用 Li-6400 便携式光合作用测定系统(Li-COR Inc,USA)于天气晴朗的 9:30—11:30 选取乔木林冠中下部、灌木冠层中上部、草本植物顶部充分展开的健康、成熟叶片进行 $P_{\max}$ 测定。对于较大叶片的植物来说,同种植物各选 3 株,每株植物测定 3 个叶片,每叶片重复测定 2—3 次。对于小叶片植物来说,是将复叶小枝条表面平放到叶室进行测定。测定时要求用标准光源(Li-6400-02B, Li-COR, USA)提供光强,乔木、灌木、草本植物的光强分别为 1000、1500、1800 $\mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,各光强值达到植物的光饱和点以上,且对植物的生理过程不产生抑制作用^[9]。另外,测定时使用开放式气路,空气流速为 $0.5 \text{ dm}^3 \text{ min}^{-1}$,待数值稳定 2 min 后读数。测定的指标包括:叶片 $P_{\max}$ 、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(g_s)、胞间 CO_2 浓度以及一些环境参数。 $P_{\max}$ 测定结束后选取有代表性的功能叶片 10—50 片(其中包括用于测定 $P_{\max}$ 的叶片),具体数量根据叶片的大小而定,用 Li-3000A 型便携式叶面积仪测量其叶片面积,并在 70 °C 条件下烘干至恒重,用精度为 0.001 g 电子天平称其干重,然后计算 SLA ($SLA = \text{叶面积}/\text{叶片干重} (\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1})$)。比叶重(LMA)为 SLA 的倒数。植物 SLA 测定后,将烘干的叶片粉碎后用凯氏定氮法^[14]测定叶片全氮含量(以单位质量的叶氮含量表

示, N_{mass}), 每种植物重复测定 3 次。最后利用测定的 P_{max} 、 Tr 、 LMA 和 N_{mass} 数据计算 WUE 和 $PNUE$ 。 WUE 为 P_{max} 和 Tr (蒸腾速率) 之比^[15]。 $PNUE$ ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$) = $P_{\text{max}} / (1/14 N_{\text{mass}} \times LMA)$ ^[16]。需要说明的是由于客观原因的限制, 选取乔木中下部的叶片性状代表整个乔木的叶性状, 这样可能会高估乔木的 SLA 以及相关性状^[17-18]。

1.4 数据分析

在物种水平上, 物种各指标值采用其均值。在群落水平上, 各群落的叶性状值 = $\sum \text{trait}_i \times IV_i$, trait_i 为第 i 种物种的特征值, IV_i 为第 i 种物种的重要值, $IV = (\text{相对密度} + \text{相对盖度} + \text{相对频度})/3$ ^[5]。

采用国际通用 SPSS13.0 软件包对数据进行统计分析。进行相关分析前, 将各类数据转换为自然对数形式 (以 10 为底), 以满足相关分析的基本假定; 用 LSD 法 (最小显著差法) 进行多重比较。

2 结果

2.1 光合生理特征的种间变化

不同物种的 P_{max} ($0.35—24.86 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、 WUE ($0.25—8.26 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)、 $PNUE$ ($1.64—267.30 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$) 的变化范围较大 (表 2)。 P_{max} 值以沙蒿最大, 为 $24.86 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 退耕地 (退耕年限为 25a) 的长芒草最小, 为 $0.35 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 差值高达 71 倍。32 种植物的 P_{max} 可分为 4 个水平: 72% 的物种 (23 个种) 集中在 $2—10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围内; 19% (6 个种) 在 $10—20 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间; 小于 $1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (1 个种) 和大于 $20 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (2 个种) 的物种共占 9%。狗尾草、刺槐、草木樨状黄耆 (退耕年限为 8a 和 40a 的退耕地)、柠条 (人工灌木) 等具有 C_4 光合途径或具有固氮能力的豆科植物具有较强的光合能力, 最大光合速率均大于 $11 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。 WUE 的变化范围在 $0.25—8.26 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ 之间, 以长芒草 (退耕年限为 25a 退耕地) 最小, 小叶杨最大, 相差 33 倍。81% 的物种 WUE 在 $1—5 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ 之间。32 种植物中, 退耕年限为 25a 退耕地长芒草的 $PNUE$ 最低, 仅 $1.64 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$, 而狗尾草最高, 达 $267.30 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

表 2 研究区不同生境植物的叶性状 (平均值 $\pm$ 标准误)

Table 2 Leaf traits of different habits in the study area (Mean $\pm$ SE)

植物 Species	生活型 Life form	退耕年限/林龄 Years since abandonment or stand age/a	$P_{\text{max}}/$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$WUE/$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)	$PNUE/$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$)	SLA /(m^2/kg)	N_{mass} /%
猪毛菜 <i>Salsola ruthenica</i>	A	1	9.64 $\pm$ 0.03	4.76 $\pm$ 0.004	25.04	2.28 $\pm$ 0.2	1.22 $\pm$ 0.09
小薊 <i>Cirsium segetum</i>	P	1	7.66 $\pm$ 0.58	3.37 $\pm$ 0.3	75.43	12.61 $\pm$ 3.41	1.72 $\pm$ 0.12
猪毛菜 <i>Salsola ruthenica</i>	A	2	6.73 $\pm$ 0.18	2.96 $\pm$ 0.08	21.78	4.08 $\pm$ 0.52	1.75 $\pm$ 0.02
苦菜 <i>Sonchus oleraceus</i>	A	2	11.39 $\pm$ 0.81	2.41 $\pm$ 0.19	99.06	15.23 $\pm$ 1.13	2.44 $\pm$ 0.22
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	A	2	14.72 $\pm$ 0.6	4.36 $\pm$ 0.14	267.30	19.10 $\pm$ 3.03	1.44 $\pm$ 0.15
猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	A	3	6.38 $\pm$ 0.2	3.49 $\pm$ 0.14	35.50	7.30 $\pm$ 0.90	1.82 $\pm$ 0.04
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	P	5	4.40 $\pm$ 0.29	2.26 $\pm$ 0.07	14.20	2.67 $\pm$ 0.54	1.13 $\pm$ 0.12
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	S	5	3.93 $\pm$ 0.03	2.50 $\pm$ 0.14	27.53	12.93 $\pm$ 4.28	2.42 $\pm$ 0.23
草木樨状黄耆 <i>Astragalus melitoides</i>	P	5	11.77 $\pm$ 1.35	2.08 $\pm$ 0.08	66.59	18.57 $\pm$ 2.49	4.54 $\pm$ 0.11
草木樨状黄耆 <i>Astragalus melitoides</i>	P	8	14.79 $\pm$ 3.78	1.83 $\pm$ 0.49	60.74	15.71 $\pm$ 7.43	4.73 $\pm$ 0.17
长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	P	15	3.78 $\pm$ 0.11	2.37 $\pm$ 0.08	13.37	3.85 $\pm$ 0.11	1.52 $\pm$ 0.11
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	S	15	4.60 $\pm$ 0.02	6.45 $\pm$ 0.03	23.23	9.31 $\pm$ 1.83	2.52 $\pm$ 0.05
长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	P	20	3.27 $\pm$ 0.21	2.21 $\pm$ 1.24	13.27	3.50 $\pm$ 0.33	1.20 $\pm$ 0.15
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	S	20	3.92 $\pm$ 0.66	4.71 $\pm$ 0.82	24.44	10.01 $\pm$ 1.28	2.22 $\pm$ 0.04
草木樨状黄耆 <i>Astragalus melitoides</i>	P	20	7.43 $\pm$ 0.12	3.48 $\pm$ 0.03	23.37	9.91 $\pm$ 0.83	4.39 $\pm$ 0.19
长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	P	25	3.31 $\pm$ 0.04	1.68 $\pm$ 0.02	17.23	4.00 $\pm$ 0.55	1.06 $\pm$ 0.10
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	S	25	3.13 $\pm$ 0.62	3.32 $\pm$ 0.95	19.06	10.32 $\pm$ 0.84	2.36 $\pm$ 0.10
草木樨状黄耆 <i>Astragalus melitoides</i>	P	25	5.21 $\pm$ 1.01	4.70 $\pm$ 0.90	16.28	10.69 $\pm$ 1.41	4.74 $\pm$ 0.06
长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	P	25	0.35 $\pm$ 0.06	0.25 $\pm$ 0.06	1.64	4.68 $\pm$ 0.20	1.39 $\pm$ 0.01
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	S	25	2.23 $\pm$ 0.25	1.61 $\pm$ 0.38	8.61	6.12 $\pm$ 0.27	2.22 $\pm$ 0.07

续表							
植物 Species	生活型 Life form	退耕年限/林龄 Years since abandonment or stand age/a	$P_{\max}/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	$WUE/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$)	$PNUE/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$)	SLA (m^2/kg)	N_{mass} /%
长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	P	30	7.51 ± 1.15	2.57 ± 0.58	24.52	3.44 ± 0.31	1.47 ± 0.03
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	S	30	3.20 ± 0.01	1.74 ± 0	24.85	13.68 ± 0.53	2.46 ± 0.05
长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	P	40	2.54 ± 0.01	2.19 ± 0.02	11.18	3.53 ± 0.05	1.12 ± 0.08
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	S	40	3.73 ± 0.1	1.21 ± 0.11	9.46	3.46 ± 0.27	1.91 ± 0.02
草木樨状黄耆 <i>Astragalus melilotoides</i>	P	40	13.00 ± 0.01	2.46 ± 0.01	24.08	5.84 ± 0.52	4.42 ± 0.16
刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	W	40	15.20 ± 1.98	7.40 ± 0.69	74.28	10.55 ± 2.83	2.89 ± 0.14
黄豆 <i>Glycine max</i>	C	农地	7.31 ± 0.32	2.60 ± 0.11	57.65	14.61 ± 1.60	2.57 ± 0.04
柠条 <i>Caragana korshinskii</i>	W	23	21.93 ± 2.27	7.54 ± 0.65	43.69	4.66 ± 0.45	3.25 ± 0.10
长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	P	23	8.23 ± 0.05	1.38 ± 0.01	33.43	4.29 ± 0.46	1.47 ± 0.03
沙蒿 <i>Artemisia desertorum</i>	S	荒坡	24.86 ± 3.23	5.47 ± 0.63	70.75	5.87 ± 0.85	2.85 ± 0.06
小叶杨 <i>Populus simonii</i>	W	40	8.91 ± 0.54	8.26 ± 0.55	85.82	12.54 ± 1.08	1.81 ± 0.01
旱柳 <i>Salix matsudana</i>	W	25	9.79 ± 0.89	8.19 ± 1.40	76.71	7.55 ± 0.12	1.35 ± 0.01

$P_{\max}$ 为最大光合速率; WUE 为水分利用效率; $PNUE$ 为光合氮素利用效率; SLA 为比叶面积; N_{mass} 为叶片含氮量; P: 多年生; A: 一年生; W: 木本植物(包括乔木和灌木); S: 半灌木; C: 农作物

为了更进一步分析物种 $P_{\max}$ 、 WUE 和 $PNUE$ 之间的规律性差异,对物种数 ≥ 4 的科(豆科、禾本科、菊科)的 $P_{\max}$ 、 WUE 、 $PNUE$ 进行比较(表3)。结果表明: $P_{\max}$ 和 WUE 的变化趋势为:菊科 > 豆科 > 禾本科,只有禾本科和菊科的 $P_{\max}$ 差异显著; $PNUE$ 的变化趋势为:菊科 > 禾本科 > 豆科,但其差异不显著。

表3 主要物种科间的 $P_{\max}$ 、 WUE 和 $PNUE$ (平均值 ± 标准误)

科名 Families	$P_{\max}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$WUE/(\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1})$	$PNUE/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}\cdot\text{s}^{-1})$
豆科 Leguminosae	8.09 ± 1.52ab	3.57 ± 0.55a	33.59 ± 5.51a
禾本科 Gramineae	5.35 ± 1.42a	2.14 ± 0.36a	44.02 ± 28.07a
菊科 Compositae	12.57 ± 4.23b	3.68 ± 0.64a	70.18 ± 13.12a

数值后不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著

2.2 光合生理特征的种内变化

根据 LSD 统计分析,不同退耕年限同种植物种的 $P_{\max}$ 呈现出较大差异(表4)。相关分析表明,长芒草、达乌里胡枝子和草木樨状黄耆 3 种植物的 $P_{\max}$ 和退耕年限没有明显关系。

表4 3种优势种 $P_{\max}$ 的种内差异(平均值 ± 标准误)

物种 Species	退耕年限 Years since abandonment/a							
	5	8	15	20	25	25	30	40
长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	—	—	3.78 ± 0.11a	3.27 ± 0.21b	0.35 ± 0.06c	3.31 ± 0.04ab	7.51 ± 1.15d	2.54 ± 0.01e
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	3.93 ± 0.03a	—	4.60 ± 0.02ab	3.92 ± 0.66ad	2.23 ± 0.25c	3.13 ± 0.62e	3.20 ± 0be	3.73 ± 0.10abd
草木樨状黄耆 <i>Astragalus melilotoides</i>	11.77 ± 1.35a	14.79 ± 3.78b	—	7.43 ± 0.12c	—	5.21 ± 1.01d	—	13.00 ± 0ab

数值后不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著

2.3 叶片结构性状的种间变化和种内变化

不同物种间的叶片结构性状参数 N_{mass} 、 SLA 变异范围也较大。 N_{mass} 的变异范围为 1.06% (退耕年限为25a 退耕地的长芒草)到 4.74% (草木樨状黄耆)。具体来看,豆科植物 N_{mass} 均大于 1.9% (1.9—4.74%),而非豆

科植物 N_{mass} 小于 1.9% (苦菜和沙蒿除外), 前者显著大于后者 ($P < 0.01$)。狗尾草 SLA 最大 ($19.10 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$), 而猪毛菜最小 ($2.28 \text{ m}^2/\text{kg}$)。

经 LSD 统计分析, 不同退耕年限的长芒草、达乌里胡枝子、草木樨状黄耆的 N_{mass} 值都没有显著差异, 而其 SLA 有一定的差异 (表 2)。相关分析表明, 草木樨状黄耆 SLA 与退耕年限呈显著负相关 ($r = -0.964, P < 0.01$), 而长芒草和达乌里胡枝子 SLA 随退耕年限的增加呈现一定的下降趋势, 但关系不显著 (图 1)。

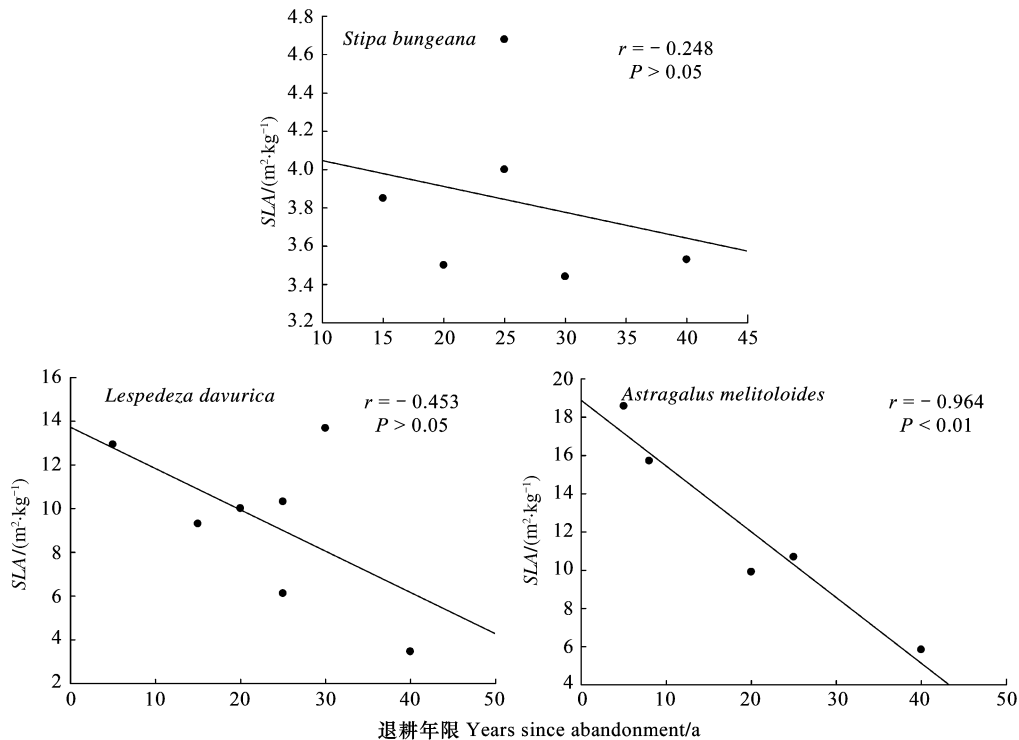


图 1 长芒草、达乌里胡枝子、草木樨状黄耆的 SLA 值与退耕年限的关系

Fig. 1 Relationships between years since abandonment and SLA of *Stipa bungeana*, *Lespedeza davurica* and *Astragalus melitoides*

2.4 叶片光合特征和结构特征随退耕年限的变化

在物种水平上, P_{max} 、 $PNUE$ 和 SLA 随退耕年限的增加呈显著下降趋势 (图 2A, B, C), 但 WUE 、 N_{mass} 与退耕年限关系不显著 (图 2D, E)。

在群落水平上, P_{max} 、 $PNUE$ 随退耕年限的增加呈显著下降趋势, 而 WUE 、 SLA 和 N_{mass} 与退耕年限关系不显著 (表 5)。

2.5 光合特征参数与叶片结构性状之间的相互关系

研究区 32 种植物的 P_{max} 与 $PNUE$ 、 WUE 、 N_{mass} 呈显著正相关 (图 3A, B, C), 与 SLA 关系不显著 (图 3D)。 $PNUE$ 与 WUE 、 SLA 呈显著正相关 (图 3E, F), 而与 N_{mass} 无一定的相关性 (图 3G)。所有植物 N_{mass} 与 SLA 均呈显著正相关 (图 3H)。

3 讨论

3.1 植物光合生理特征与叶片结构的种间差异和种内差异

研究表明, 即使在相似生境中, 叶片的光合生理特征和结构特征仍存在较大的种间差异^[15, 19-20]。这是植物长期适应环境的结果, 同时也与其遗传特性有关。本研究也支持这一观点。总体而言, 狗尾草、柠条、刺槐、草木樨状黄耆等具 C_4 光合途径或具有固氮能力的豆科植物具有较大的光合能力 (最大光合速率大于 $11 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 这一点已在内蒙古浑善达克沙地证实^[15, 21]。理论上讲, 豆科植物由于体内含氮量高和库容量大等双重作用, 使其具有高光合速率^[22-23]。但本研究发现, 并不是所有的豆科植物都比非豆科植物的光

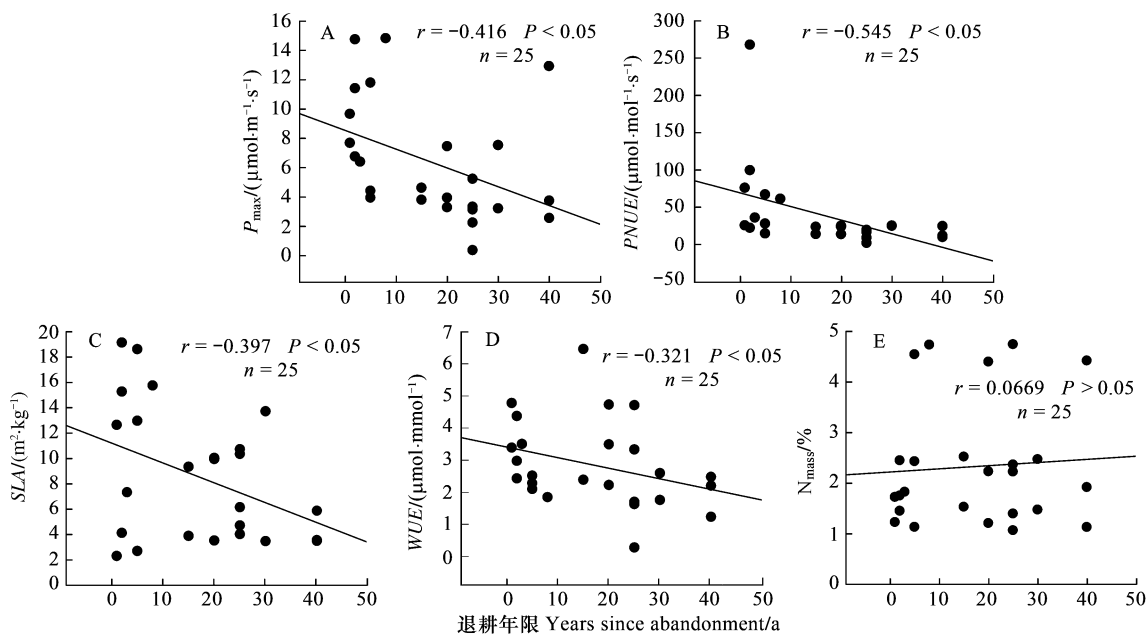


图 2 退耕年限和叶性状的关系(物种水平上)

Fig. 2 Relationships between years since abandonment and leaf traits (at the species level)

表 5 退耕年限和群落水平叶性状值的相关关系

Table 5 Correlation between years since abandonment and leaf traits (at the community level)					
退耕年限 Years since abandonment	$P_{\max}/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	$PNUE/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}\text{s}^{-1}$)	$WUE/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$)	$SLA/$ (m^2/kg)	N_{mass} /%
1	6.77	23.79	3.30	2.80	0.94
2	7.60	65.41	2.35	8.13	1.58
3	4.52	25.14	2.47	5.17	1.29
5	4.71	24.68	1.58	7.51	1.83
8	5.48	22.52	0.68	5.82	1.75
15	2.37	10.11	2.37	3.57	1.12
20	3.85	17.94	3.17	6.32	1.84
25	3.17	16.92	2.50	6.94	1.82
25	0.89	3.61	0.65	4.52	1.47
30	4.09	16.23	1.53	4.32	1.17
40	3.83	10.26	1.52	3.08	1.55
相关系数 Pearson	-0.625 *	-0.609 *	-0.313NS	-0.347NS	0.126NS

表中最后一行指的是退耕年限和各叶性状之间的相关系数;NS, 不显著; * 表示相关性在 0.05 水平上显著

合能力强,如达乌里胡枝子虽然属于豆科植物,但其最大光合速率平均为 $3.53\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 低于许多非豆科植物。这可能主要是由于其 PNUE 较低的缘故。 C_4 植物的光合速率之所以比 C_3 植物高,主要是因为 C_4 植物具有高 PEP 羧化酶活性,并且也与植物的花环型结构有关^[24]。作为 C_3 植物的沙蒿,其光合能力在所测植物中最高,甚至高于 C_4 植物。这可能是由于其特殊的光合机制造成的,因为其 N 含量(2.85%)并不是最高的,处于实验中所测植物种的平均水平(2.29%)。崔骁勇等在内蒙古半干旱草原区也发现了类似现象^[25]。牛书丽曾指出在不适宜的环境条件下, C_4 植物并不一定表现出比 C_3 植物高的光合速率,因为不适宜的生存环境限制了 C_4 植物高光合速率的表达^[26]。本实验得出乔木(小叶杨、旱柳、刺槐)和灌木(柠条)的 WUE 要高于草本植物。这一结果与 Zheng 和 Shangguan^[27]在黄土高原 7 个样点、陈拓等^[28]在新疆阜康沙漠用稳定性碳同位素($\delta^{13}\text{C}$)所表征的水分利用效率的研究结果一致。这也从一定程度上说明利用光合仪测定植物的瞬时水

分利用效率是可行的。另外,还发现位于演替后期的长芒草(本研究区稳定的草原群落) WUE 较低(平均为 $1.81 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$),这与王国宏^[29]在黄土高原安塞县纸坊沟流域的研究结果类似。有研究表明在水分限制条件下维持高 WUE 对植物并不是有利的^[30-31],低 WUE 植物较耐旱,具有一定的竞争性^[32]。黄土高原水土侵蚀交错带降雨量少、气候干旱,植被生长明显受到水分条件的限制。因此,低 WUE 植物在这种环境条件下可能具有较强的竞争性,如本研究中的长芒草群落主要出现在演替后期,且最终达到本地区稳定的群落。这一程度上是从 WUE 的角度对演替的生态学过程机理解释。

长芒草、达乌里胡枝子、草木樨状黄耆这 3 种植物的叶性状在不同环境中表现出一定的种内差异(表 4, 图 1)。同种植物在不同环境中可能有不同的表现型,这主要是由于植物基因型的变异或表型可塑性引起的^[1]。基因型变异是指遗传物质发生变化而引起的表型变异。表型可塑性是植物与环境相互作用而表现出的一种适应能力。可塑性能够使植物改变形态、生理或发展性状,最大限度地达到其表型与生存环境相对一致^[33]。本研究区气候干旱,土壤贫瘠,属生态脆弱区。长芒草、达乌里胡枝子、草木樨状黄耆这三种植物的 SLA 值随退耕年限的增加呈现出一定的下降趋势,反映了植物对研究区资源贫瘠和干旱环境的适应。因为, SLA 可以反映植物获取资源的能力,高 SLA 植物较适应资源丰富环境,而低 SLA 植物较为适应资源贫瘠和干旱的环境^[1, 34]。另外,积极的可塑性能够拓宽物种的环境忍耐力,进而发展为广泛性分布^[35]。本研究选取的物种主要分布在六道沟小流域的东部,而且样地距离较近,因此,基本可以推测不同退耕年限样地的同种植物应该属于相同的基因型。所以这些物种的种内差异可能主要归因于植物的表型可塑性,但这仅是推测性的,还需要设计相关的控制实验去验证。

实验中所测植物各指标的平均值与其它地区研究结果相比, $P_{\max}$ 较低, LMA 较高, N_{mass} 介于中间(表 6)。造成这种现象的原因可能是所选物种的不同以及测定季节的差异。另外也与本研究区气候干旱、土壤贫瘠的环境条件有关。Tsialtas 等^[36]指出环境贫瘠地区的物种其 $P_{\max}$ 、 $PNUE$ 、 SLA 都比较低。本研究与郑淑霞等^[9]在神木的研究结果有所不同,这可能与物种差异有关,郑淑霞等测定的 12 个物种仅有 4 个物种与本研究相同。

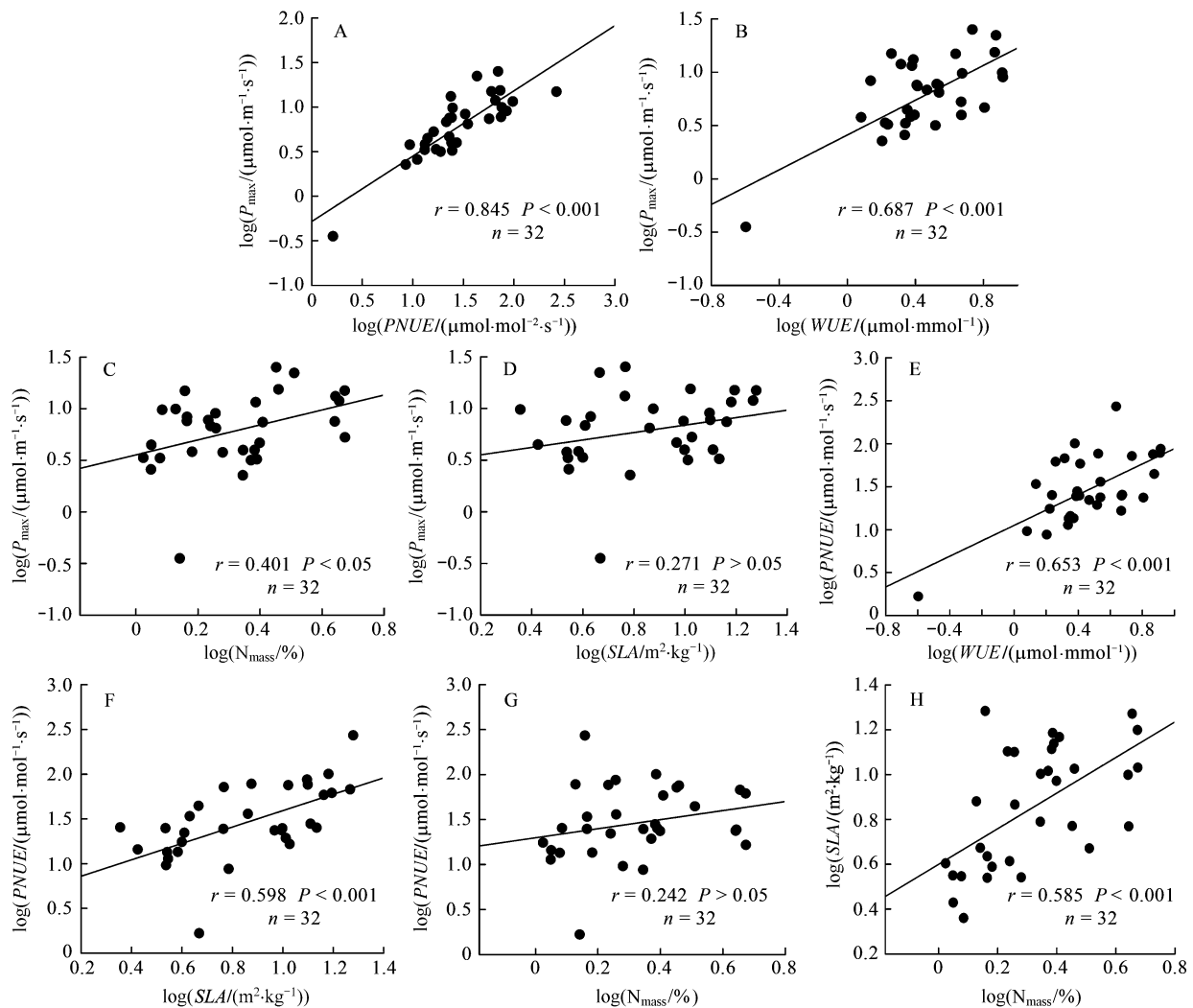
表 6 研究区叶性状与其他研究的对比

Table 6 Leaf traits in the study area in comparison with other dataset

	$P_{\max}$	$PNUE$	LMA ($1/SLA$)	$N_{\text{mass}} /$ ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	参考文献 References
全球水平 Global dataset	11.5	—	127.7	19.3	[37]
青藏高原 The Tibetan Plateau	12.7	—	78.7	28.0	[4]
纸坊沟流域 Zhifanggou drainage	—	—	112.6	18.05	[5]
神木 Shenmu	14.46	113.67	102.31	22.9	[9]
神木 Shenmu	7.96	43.44	169.37	23.3	本研究

3.2 退耕年限与光合特征和叶片结构性状的关系

已有研究表明,演替早期物种的 $P_{\max}$ 、 N 要比演替后期物种的大^[38-41]。本研究也证实了 $P_{\max}$ 无论在物种水平还是群落水平都与退耕年限呈显著负相关,这是植物适应环境的结果。因为高光合能力物种适应资源丰富环境,但其对于胁迫环境中的物种是不利的^[36]。本研究区属于胁迫环境,所以会出现这种趋势。这也在一定程度上从光合生理生态的角度揭示了演替机理。另外,本研究结果还表明:在物种水平上, SLA 随退耕年限的增加呈显著的下降趋势;在群落水平上 SLA 虽然随退耕年限的增加也呈现下降趋势,但与退耕年限的关系不显著,而叶片 N 在物种水平和群落水平都与退耕年限的关系不显著。Wang^[5]在黄土丘陵区纸坊沟流域的研究结果表明:在群落水平上, SLA 起初降低,但在演替的最后阶段升高;而 N_{mass} 随退耕年限的趋势正好与 SLA 相反。Garnier 等^[42]在法国地中海的研究表明无论在物种水平还是群落水平, N_{mass} 和 SLA 都随退耕年限的增加而显著降低。Gleeson 和 Tilman^[43]在美国明尼苏达州一个养分贫瘠地区的研究表明 N_{mass} 和演替时间

图3 $P_{\max}$ 、 WUE 、 $PNUE$ 、 N_{mass} 、 SLA 之间的相关性Fig. 3 Relationships of $P_{\max}$, WUE , $PNUE$, N_{mass} and SLA

没有显著关系。本研究结果与 Gleeson 和 Tilman 类似。说明 SLA 和 N 与演替时间的关系仍需做更深入的研究。 $PNUE$ 反映了叶片 N 在光合作用过程中的利用效率,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,反映了其生长较快,生产力较高^[9]。从物种水平上来说,叶性状随演替发展的变化是因为演替前期一些快速生长的物种被慢速生长的物种所代替^[42]。因此 $PNUE$ 随退耕年限的增长呈显著下降趋势。

演替过程中叶性状的变化是由种间变化、种内变化或者是由二者共同引起的^[42]。大部分研究表明种内变化要比种间变化小很多^[41, 44],即物种的更替(种间变化)是最主要的原因^[5, 40]。本研究中同一物种的光合生理特征和叶片结构性状存在一定差异,但是与退耕年限之间的相关性并不显著,而且种内变化也比种间变化小。因此本研究也支持大多数研究的观点。

3.3 植物光合生理特征与叶片结构之间的关系

本实验中 $P_{\max}$ 与 $PNUE$ 成极显著正相关,这与郑淑霞和上官周平等^[9]对黄土高原近 60 种植物的研究一致。 $P_{\max}$ 与 N 之间的关系非常复杂,但大部分认为 $P_{\max}$ 与 N 成线性正相关关系^[6, 9, 32, 40]。本研究结果与此一致。其原因是 N 在光合器官中占有很大比重,是光合物质代谢与植物生长的关键因子,叶氮的增加直接影响光合酶的含量和活性,进一步增加对 CO_2 的同化速率,从而表现出高的光合能力^[45]。 $PNUE$ 与 N 之间的关系

也比较复杂,并非简单的线性相关。一般情况下,随 N 含量的增加光合速率迅速增加,进而 $PNUE$ 也随之升高,但是当 N 的增加超过一定的阈值时,由于光合速率的增加幅度小于叶 N 的增加幅度,有些物种的 $PNUE$ 就会出现下降的趋势^[46]。本研究结果表明 $PNUE$ 与 N 无显著相关关系。 SLA 作为重要的叶性状之一,与植物的生长和生存对策有紧密的联系^[1]。研究表明, SLA 与 N、 $PNUE$ 成正相关关系^[9,47]。一般 SLA 高的物种其 N_{mass} 、 $PNUE$ 也比较高^[47-48]。本文的研究结果也证实了这一观点。另外,关于 $PNUE$ 和 WUE 的关系目前仍存在不确定性。Field 等^[49]对于加利福尼亚五种常绿树种和 Delucia 等^[32]在美国大盆地沙漠和内华达山区乔木和灌木的研究表明 $PNUE$ 和 WUE 存在负相关关系(或平衡关系 trade-off),而本研究得出了相反的研究结果。这可能与本实验所选物种主要是草本植物有关。此外,也有研究表明,如果高 WUE 不是由气孔导度降低引起,则 $PNUE$ 和 WUE 之间可能并不存在平衡关系^[50]。

总之,同其它研究区^[4-5, 37]相比,本研究所测物种 P_{max} 、 $PNUE$ 、 SLA 皆较低,可能体现了物种对资源贫瘠(土壤水分和养分)环境的适应。虽然利用光合仪测定植物的瞬时水分利用效率是可行的,但是因为其只代表某一特定时间内植物部分叶片的行为,且易受测定时间、生长季节和外界环境条件变化的影响^[51]。因此,今后的研究中还需测定 $\delta^{13}C$ 值,以便更准确地判定植物 WUE 的变化。另外,本文仅研究了叶性状,尚未涉及枝条性状、根性状和种子性状等;今后需要测定物种的多个性状,以建立物种与环境、生态功能间的联系,进而更准确地表达植物与环境之间的关系^[52]。

致谢:承蒙中国科学院水利部水土保持研究所神木侵蚀与环境试验站提供野外工作条件,黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室徐宣斌老师、郭太龙、王兵同学在野外调查工作中给予极大帮助,特此致谢。

References:

- [1] Li Y L, Cui J Y, Su Y Z. Specific leaf area and leaf dry matter content of some plants in different dune habits. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (2): 304-311.
- [2] McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J, Forbes TDA. Disturbance response in vegetation towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10: 621-630.
- [3] Nevo E, Bolshakova M A, Martyn G I, Musatenko, L I, Sytnik K, Pavlík T, Beharav A. Drought and light anatomical adaptative leaf strategies in three woody species caused by microclimatic selection at "Evolution Canyon", Israel. *Israel Journal of Plant Sciences*, 2000, 48, 33-46.
- [4] He J S, Wang Z H, Wang X P, Schmid B, Zuo W Y, Zhou M, Zheng C Y, Wang M F, Fang J Y. A test of the generality of leaf traits relationships on the Tibetan Plateau. *New Phytologist*, 2006, 170: 835-848.
- [5] Wang G H. Leaf traits co-variation, response and effect in a chronosequence. *Journal of Vegetation Science*, 2007, 18: 563-570.
- [6] Wright I J, Groom P K, Lamont B B, Poot P, Prior L D, Reich P B, Schulze E D, Veneklaas E J, Westoby M. Leaf trait relationships in Australian plant species. *Functional Plant Biology*, 2004, 31: 551-558.
- [7] Li Y H, Luo T X, L Q, Tian X Y, Wu B, Yang H H. Comparison s 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.
- [8] Tang K L, Hou Q C, Wang B K, Zhang P C. The environment background and administration way of wind-water erosion crisscross region and Shenmu experimental area on the Loess Plateau. *Memoir of NISWC, Academia Sinica and Ministry of Water Resources*, 1993, 18: 2-15.
- [9] Zheng S X, Shangguan Z P. Photosynthetic characteristics and their relationships with leaf nitrogen content and leaf mass per area in different plant functional types. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(1): 171-181.
- [10] Huo Z, Shao M A, Horton R. Impact of Gully on Soil Moisture of Shrubland in Wind-Water Erosion Crisscross Region of the Loess Plateau. *Pedosphere*, 2008, 18: 674-680.
- [11] Cha X, Tang K L. Study on comprehensive control model of small watershed eco-environment in water and wind crisscrossed erosion zone. *Journal of Natural Resources*, 2000, 15(1): 97-100.
- [12] Zhu Y J, Shao M A. Variability and pattern of surface moisture on a small-scale hillslope in Liudaogou catchment on the northern Loess Plateau of China. *Geoderma*, 2008, 47: 185-191.
- [13] Kimura R, Fan J, Zhang X C, Takayama N, Kamichika M, Matsuoka N. Evapotranspiration over the grassland field in the Liudaogou Basin of the Loess Plateau, China. *Acta Oecologica*, 2006, 29: 45-53.
- [14] Bremner J M, Mulvaney C S. Regular Kjeldahl method//Page A L, Miller R H, Keeney D R eds. *Methods of Soil Analysis, Part 2. Chemical and*

- Microbiological Properties. Madison: American Society of Agronomy Presss, 1982: 595-624.
- [15] Niu S L, Jiang G M, Gao L M, Li Y G, Liu M Z. Comparison of gas exchange traits of different plant species in Hunshandak sand area. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(3): 318-324.
- [16] Poorter H, Evans J R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific area. *Oecologia*, 1998, 116: 26-37.
- [17] Monserud R A, Marshall J D. Allometric crown relations in three northern Idaho conifer species. *Canadian Journal of Forest Research*, 1999, 29: 521-535.
- [18] England J R, Attiwill P M. Changes in leaf morphology and anatomy with tree age and height in the broadleaved evergreen species, *Eucalyptus regnans* F. Muell. *Trees-Structure and Function*, 2006, 20: 79-90.
- [19] Smith E C, Griffiths H. Intraspecific variation in photosynthetic responses of trebouxoid lichens with reference to the activity of a carbon concentrating mechanism. *Oecologia*, 1998, 113: 360-439.
- [20] Bassow S L, Bazzaz F A. Intra- and inter-specific variation in canopy photosynthesis in a mixed deciduous forest. *Oecologia*, 1997, 109: 507-515.
- [21] Jiang G M, He W M. Species- and Habitat-variability of photosynthesis, transpiration and water use efficiency of different plant species in Maowusu sand area. *Acta Botanica Sinica*, 1999, 41(10): 1114-1124.
- [22] Niu S L, Jiang G M. The importance of legume in China grassland ecosystem and the advances in physiology and ecology studies. *Chinese Bulletin Botany*, 2004, 21(1): 9-18.
- [23] Alejandro J P, Matthew J P, David W L. Low sink demand limits photosynthesis under Pi deficiency. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52: 1083-1091.
- [24] Li H S. *Modern Plant physiology Physiology*. Beijing: Higher Education Press, 2002: 141.
- [25] Cui X Y, Du Z C, Wang Y F. Photosynthetic characteristics of semi-arid sandy grassland community in Inner Mongolia. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(5): 541-546.
- [26] Niu S L, Jiang G M, Li Y G. Environmental regulation of C₃ and C₄ plants. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(2): 308-314.
- [27] Zheng S X, Shangguan Z P. Spatial patterns of foliar stable carbon isotope composition of C₃ plant species in the Loess Plateau of China. *Ecological Research*, 2007, 22: 342-353.
- [28] Chen T, Feng H Y, Xu S J, Qiang W Y, An L Z. Stable carbon isotope composition of desert plant leaves and water-use efficiency. *Journal of Desert Research*, 2002, 22(3): 288-291.
- [29] Wang G H. Ecological basis supporting the practice of vegetation restoration and the establishment of an optimal industry on the Loess Plateau. Report for postdoctoral research, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, 2003.
- [30] Cohen D. The expected efficiency of water utilization in plants under different competition and selection regimes. *Israel Journal of Botany*, 1970, 19: 50-54.
- [31] Passioura J B. Water in the soil-plant-atmosphere continuum. *Encyclopedia of Plant Physiology*, 1982, 12: 5-33.
- [32] Delucia E H, Schlesinger W H. Resource-use efficiency and drought tolerance in adjacent great basin and Sierran plants. *Ecology*, 1991, 72(1): 51-58.
- [33] Hu Q P, Guo Z H, Li C Y, Ma L Y. Advance at phenotypic plasticity in plant responses to abiotic factors. *Scientia Silvae Sinicae*, 2008, 44(5): 135-142.
- [34] Cunningham S A, Summerhayes B, Westoby M. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradient. *Ecology Monographs*, 1999, 69: 569-588.
- [35] Sultan S E. An emerging focus on plant ecological development. *New Phytologist*, 2005, 166: 1-5.
- [36] Tsialtas J T, Pritsa T S, Veresoglou D S. Leaf physiological traits and their importance for species success in a Mediterranean grassland. *Photosynthetica*, 2004, 42(3): 371-376.
- [37] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W J, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428: 821-827.
- [38] Bazzaz F A. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1979, 10: 351-371.
- [39] Bazzaz F A, Pickett S T. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1980, 11, 287-310.
- [40] Reich P B, Ellsworth D S, Uhl C. Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of differing successional status in an oligotrophic Amazonian forest. *Functional Ecology*, 1995, 9: 65-76.
- [41] Ellsworth D S, Reich P B. Photosynthesis and leaf nitrogen in five Amazonian tree species during early secondary succession. *Ecology*, 1996, 77

(2): 581-594.

- [42] Garnier E, Cortez J, Billes G, Navas M L, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint J P. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 2004, 85(9): 2630-2637.
- [43] Gleeson S, Tilman D. Allocation and the transient dynamics of competition during succession on poor soils. *Ecology*, 1990, 71: 1144-1155.
- [44] Garnier E, Laurent G, Bellmann A, Debain S, Berthelie P, Ducout B, Roumet C, Navas M L. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 2001, 152: 69-83.
- [45] Zhang L, Luo T X. Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(6): 844-852.
- [46] Niu S L. Photosynthesis research on the predominant legume species in Hunshandak sandland. Dissertation for Doctor's Degree of Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, 2004.
- [47] Poorter H, Evans J R. . Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in species leaf area. *Oecologia*, 1998, 116: 26-37.
- [48] Poorter H, Bergkotte M. Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Cell Environment*, 1992, 15: 221-229.
- [49] 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.
- [50] Hikosaka K, Hanba Y T, Hirose T, Terashima I. Photosynthetic nitrogen-use efficiency in leaves of woody and herbaceous species. *Functional Ecology*, 1998, 12: 271-283.
- [51] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology & Plant Molecular Biology*, 1989, 40: 503-507.
- [52] Feng Q H, Shi Z M, Dong L L. Response of plant functional traits to environment and its application. *Scientia Silvae Sinicae*, 2008, 44(4): 125-131.

参考文献:

- [1] 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.
- [7] 李永华, 罗天祥, 卢琦, 田晓娅, 吴波, 杨恒华. 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.
- [8] 唐克丽, 侯庆春, 王斌科, 张平仓. 黄土高原水蚀风蚀交错带神木试区的环境背景及整治方向. *中国科学院水利部西北水土保持研究所集刊*, 1993, 18: 2-15.
- [9] 郑淑霞, 上官周平. 不同功能型植物光合特性及其与叶氮含量、比叶重的关系. *生态学报*, 2007, 27(1): 171-181.
- [11] 查轩, 唐克丽. 水蚀风蚀交错带小流域生态环境综合治理模式研究. *自然资源学报*, 2000, 15(1): 97-100.
- [15] 牛书丽, 蒋高明, 高雷明, 李永庚, 刘美珍. 内蒙古浑善达克沙地 97 种植物的光合生理特征. *植物生态学报*, 2003, 27(3): 318-324.
- [22] 牛书丽, 蒋高明. 豆科植物在中国草原生态系统中的地位及其生理生态研究. *植物生理学通讯*, 2004, 21(1): 9-18.
- [24] 李合生主编. *现代植物生理学*. 北京: 高等教育出版社, 2002: 141.
- [25] 崔晓勇, 杜占池, 王艳芬. 内蒙古半干旱草原区沙地植物群落光合特征的动态研究. *植物生态学报*, 2000, 24(5): 541-546.
- [26] 牛书丽, 蒋高明, 李永庚. C_3 与 C_4 植物的环境调控. *生态学报*, 2004, 24(2): 308-314.
- [28] 陈拓, 冯虎元, 徐世建, 强维亚, 安黎哲. 荒漠植物叶片碳同位素组成及其水分利用效率. *中国沙漠*, 2002, 22(3): 288-291.
- [29] 王国宏. 黄土高原植被恢复与新产业带形成的生态学基础研究. 中国科学院植物所博士后研究报告, 2003.
- [33] 胡启鹏, 郭志华, 李春燕, 马履一. 植物表型可塑性对非生物环境因子的响应研究进展. *林业科学*, 2008, 44(5): 135-142.
- [45] 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.
- [46] 牛书丽. 浑善达克沙地优势豆科植物光合生理特性研究. 中国科学院植物所博士学位论文, 北京, 2004.
- [52] 冯秋红, 史作民, 董莉莉. 植物功能性状对环境的响应及其应用. *林业科学*, 2008, 44(4): 125-131.