

不同组成群落 3 种共有植物光合生理特征研究

刘旻霞, 陈世伟, 安 琪

(西北师范大学 地理与环境科学学院, 兰州 730070)

摘 要: 为研究物种在不同群落中光合生理特征的变化, 以亚高寒草甸围封恢复地为研究对象, 对样地内 3 个不同组成群落进行样方调查, 测定了物种高度及各群落垂直方向上光照强度以及群落中 3 个共有种披碱草(*Elymus dahuricus*)、刺儿菜(*Cirsium setosum*) 和紫花苜蓿(*Medicago sativa*) 的净光合速率(A_{area})、叶片氮含量(N_{mass})、比叶重(LMA)及光合氮利用效率($PNUE$)。结果表明: (1) 3 个样地的群落组成有明显的差异, 豆科植物的增多可以一定程度上改善群落氮养分状况, 但植物叶片 N_{mass} 还受到群落优势种竞争的影响。 (2) 同一物种在不同群落的高度不同, 不同群落垂直方向上光照强度也不相同, 导致同一物种在不同群落中能够获得的光照强度有一定差异。 (3) 在养分、光照强度有差异的情况下, 不同植物的 A_{area} 、 LMA 及 $PNUE$ 在不同群落中的变化趋势不尽相同, 而 N_{area} 与 A_{area} 的关系在总体上、群落间及物种间变化不大, 基本上显示了较强的正相关关系。由此可见, 群落组成、结构引起的光照及氮素差异是导致同一物种光合生理特征在不同群落中变化的重要因素, 但不同物种光合生理特征对光照及氮素变化的响应不同。

关键词: 群落结构组成; 叶片氮含量; 光照强度; 光合生理特征; 亚高寒草甸

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Photosynthetic and Physiological Characteristics of Three Common Species in Different Communities

LIU Minxia, CHEN Shiwei, AN Qi

(College of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: The article focuses on the enclosed grassland in sub-alpine meadow. We examined the composition of three different communities by the methods of quadrat survey, measured area-based leaf CO_2 assimilation rate (A_{area}), foliar nitrogen content (N_{mass}), leaf mass per area (LMA) and photosynthetic nitrogen-use efficiency ($PNUE$) of three common species *Elymus dahuricus*, *Cirsium setosum* and *Medicago sativa* to study the variation of plant photosynthetic and physiological characteristics in different communities. The results show that: (1) there is obvious composition difference between three sample areas, community composition, particularly leguminous plants can improve nutrient status. However, plant foliar nitrogen content is influenced by dominant interspecific competition; (2) the same species has different height in different communities and the different communities have different vertical light intensity as well, which lead to significant different of light intensity that same species can obtain in different communities; structure including plant height alter light intensity that plants enable harvested significantly; (3) the illuminance and nutrient are variant between communities, though the variation tendencies of A_{area} , LMA and $PNUE$ are not same to different plants. However, the strong relationship between N_{area} and A_{area} is little changed in general, between communities and among species, basically shows a significant positive correlation. Thus it can be seen that

收稿日期: 2014-12-21; 修改稿收到日期: 2015-03-29

基金项目: 国家自然科学基金项目(31360114)

作者简介: 刘旻霞(1972—), 女, 博士, 教授, 主要从事植物生理生态方面的研究。E-mail: xiaminl@163.com

the difference in nitrogen and light intensity caused by community composition and structure is an important factor which lead to different photosynthetic physiological characteristics with same species, while different species have different photosynthetic adaptive mechanism to changing environment.

Key words: community composition and structure; foliar nitrogen content; light intensity; photosynthetic physiological characteristics; sub-alpine meadow

光合能力反映了植物同化物质的能力,不同物种之间,尤其是不同功能型植物及不同生活型植物光合生理特征间存在显著差异,同种植物在不同养分状况及不同生境地的光合生理特征间也有差异,这反映了物种的不同生活史策略及物种对不同环境变化的适应机制^[1]。光是光合作用的主导因子之一^[2],在一定光强范围内,净光合速率随光照强度的增加而增加^[3]。氮是影响植物光合能力的重要因素^[4],叶片氮含量与植物光合特征密切相关,因为叶片氮主要集中于卡尔文循环和类囊体的蛋白质中^[5]。另外,光照强度还可以影响植物叶片氮分配^[6],低光强下生长能大大增加氮分配到叶绿体和类囊体中的比例^[5],从而降低光合作用对氮素的限制。

目前有关氮素及光照对植物光合能力影响的研究主要集中在人为资源添加及控制方面,资源添加引起养分可利用性及环境因子的短暂改善,而自然条件下养分状况及环境因子相对稳定,能更好地反映植物生理状况的实际情况^[7]。不同物种组成群落提供了自然条件下不同的养分及环境因子梯度。自然状况下,不同群落对植物生态特征的影响主要表现在两个方面:一是群落组成对群落养分氮的影响,且主要是豆科植物对群落氮的改善。豆科植物是生态系统中影响氮同化的主要因子^[8-9],添加豆科植物后,土壤全氮含量有了明显的增加,豆科植物固定的氮随着时间的推移可以转移到群落中其他的植物中^[10],禾本科和豆科植物对群落生态特征有正的协同作用^[11];二是群落结构引起光照空间异质性,这主要是由于不同高度物种分布导致群落垂直方向上光照强度的差异,处于群落上层的植株可以获取更多的光照,而下层的植物获取的光强依次减少。

群落组成、结构引起氮素及光照强度的改变对植物的光合生理特征必然会产生影响,本研究主要选取了 3 个不同组成群落,测定了不同群落中 3 种共有种的叶片氮含量、比叶重、净光合速率及光合氮利用效率。从而探讨以下假设:(1)同一物种在不同群落中的叶片氮含量不同,植物叶片氮含量会随着群落中豆科植物的增多而增加;(2)不同组成群落光

照的垂直分布不同;(3)群落组成、结构引起的植物叶片氮含量和可以获得的光照强度的差异会导致其光合生理特征的变化。

1 材料和方法

1.1 研究区自然概况

研究地位于甘南藏族自治州合作市兰州大学高寒草甸与湿地生态系统定位研究站(34.55°N,102.53°E),处于青藏高原东北边缘,为寒温湿润高原气候;海拔 2 900~3 000 m,该地年平均气温 2℃,年均降雨量 557.8 mm;主要植被为禾本科、莎草科及多种双子叶植物。

1.2 研究方法

试验样地是一块围封禁牧区,约 120 hm² 左右,尽管样地尺度较小,但在坡向坡度一致的区域形成以不同优势种植物建立的群落样带。本研究选择以披碱草(*Elymus dahuricus*)、刺儿菜(*Cirsium setosum*)、紫花苜蓿(*Medicago sativa*)为优势种建立的 3 个不同群落样带(分别称为 A、B、C 样带,这 3 个物种也是 3 个样带中的共有种),在每个群落样带中设置 8 个 0.5 m×0.5 m 的小样方,样方之间相隔约 10 m,共设置 24 块样方。于 8 月上旬调查样方中物种数、多度及高度,测定各群落垂直水平上光照强度的分布,并测定 3 个样地中披碱草、刺儿菜、紫花苜蓿的净光合速率、比叶重及叶片氮含量,最终通过刈割烘干法获得各样地生物量组成数据。

1.3 参数测定

1.3.1 叶片光合气体交换参数 在 2013 年 8 月中旬,选择晴朗天气,利用便携式光合仪(Li-6400;LiCOR, Lincoln, NE, USA),于早上 9:30~11:30 之间测定各样地物种叶片的气体交换参数。选取开放式气路,空气流速为 0.5 L·min⁻¹,在外界 CO₂ 浓度下(大约为 350 μmol·mol⁻¹),用红蓝光源提供 1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹ 光强进行测定。同一群落分别选定长势良好的有代表性的同种植物 3~5 株,取植株中段成熟健康叶片进行测定,待数据稳定后每个叶片取 3 个读数,3 个群落循环交替测 3 组重复。测定的参数包括基于面积的 CO₂ 同化速率(A_{area}),

气孔导度(G_s),蒸腾速率(T_r)等。本研究中我们用 A_{area} 来代替植物的净光合速率,而光合氮利用效率($PNUE$)可以用 A_{area} 跟基于面积的叶片氮含量(N_{area})的比值来算得。

1.3.2 比叶重 将测定光合气体交换参数的植物叶片带回实验室,用扫描仪扫描叶片面积,然后将扫描图片导入 Image J 软件,算出对应叶面积;在 65 °C 下将叶片烘干至恒重,用电子天平(精确度 0.000 1 g)称重;最后计算比叶重(LMA), $LMA = \text{叶干物质量重} / \text{叶面积} (g \cdot m^{-2})$ 。

1.3.3 叶片氮含量 将烘干叶片研磨、过筛,采用 $H_2SO_4-H_2O_2$ 消煮法消煮,然后在化学分析仪(smartchem 200; WestCo Scientific Instruments, Brookfield, CT, USA)上测定基于质量的叶片氮含量(N_{mass} , %),而基于面积的叶片氮含量 $N_{area} = \frac{N_{area} \times LMA \times 1\,000}{14} (mmol \cdot m^{-2})$ 。

1.3.4 群落照度 在测定光合期间,于早上 11:30 利用 HT-8313 照度计测定群落照度。每个群落取 3 个不同测定点,每个测定点沿垂直方向从群落冠层开始每 10 cm 为一个梯度,依次测到群落底部,每个梯度读取 3~5 个数取平均值。

1.4 数据处理

用 Canoco 4.5 对不同群落及其物种组成做 DCA 排序,同一物种在群落间光合生理特征差异在 SPSS 19.0 里做单因素方差分析(One-way ANOVA),用 Origin 8.0 对 N_{area} 与 A_{area} 做线性拟合分析。

2 结果与分析

2.1 不同群落物种组成及多样性变化

本研究所选的 A、B、C 3 个群落中共调查到物种 54 种,分属于 20 科 43 属。其中,A 群落 14 科 26 属 29 种,B 群落 15 科 29 属 31 种,C 群落 17 科 38 属 47 种。3 个群落物种组成有明显的差异,图 1 显示,在 DCA 排序图中 3 个群落样地分别形成明显不同的聚集区。

A 群落是以披碱草、老鹳草(*Geranium wilfordii*)、二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)为优势种的群落,B 群落优势种有刺儿菜、甘青蒿(*Artemisia tangutica*)、鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*),C 群落优势种为紫花苜蓿、甘青蒿、矮嵩草(*Kobresia humilis*)。A、B 群落物种丰富度显著低于 C 群落;A 群落中禾本科植物显著少于 B、C 群落,B、C 群落中除 3 个群落中共有的禾本科植物披碱草、鹅观草

(*Roegneria kamoji*)、早熟禾(*Poa annua*)、羊茅(*Festuca ovina*)外,还有禾本科植物落草(*Koeleria cristata*)、矮嵩草;具有最大物种丰富度的 C 群落包含有较多种类的豆科植物(表 1),其除含有 A、B 样

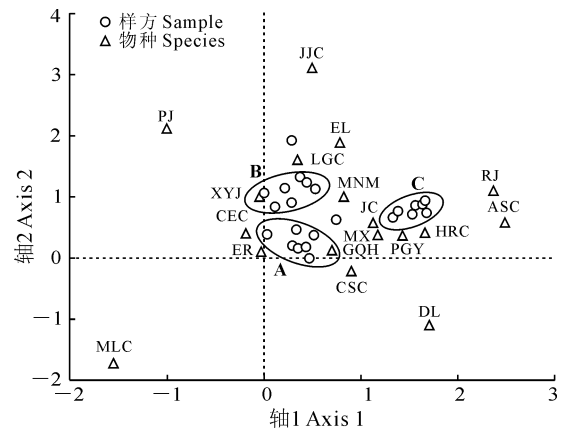


图 1 样地及主要物种 DCA 二维排序图

A、B、C 分别代表以披碱草、刺儿菜和紫花苜蓿为优势种的群落;

ASC. 矮嵩草;CEC. 刺儿菜;CSC. 草石蚕;DL. 多裂委陵菜;

EL. 二裂委陵菜;ER. 鹅绒委陵菜;GQH. 甘青蒿;

HRC. 川甘火绒草;JC. 圆叶堇菜;JJC. 节节草;LGC. 老鹳草;

MLC. 毛连菜;MNM. 牻牛儿苗;MX. 紫花苜蓿;PGY. 蒲公英;

PJ. 披碱草;RJ. 乳浆大蓟;XYJ. 细叶亚菊。下同

Fig. 1 Two-dimensional DCA ordination diagram of samples and main species

A, B and C stand for communities with dominant species

Elymus dahuricus, *Cirsium setosum* and *Medicago sativa*,

respectively; ASC, *Kobresia humilis*; CEC, *Cirsium setosum*;

CSC, *Stachys sieboldii*; DL, *Potentilla multifida*; EL, *Potentilla*

bifurca; ER, *Potentilla anserina*; GQH, *Artemisia tangutica*;

HRC, *Leontopodium chuii*; JC, *Viola pseudo-bambusetorum*;

JJC, *Equisetum ramosissimum*; LGC, *Geranium wilfordii*;

MLC, *Picris hieracioides*; MNM, *Erodium stephanianum*;

MX, *Medicago sativa*; PGY, *Taraxacum mongolicum*;

PJ, *Elymus dahuricus*; RJ, *Euphorbia esula*;

XYJ, *Artemisia desertorum*. The same as below

表 1 不同群落物种丰富度

Table 1 Difference in species richness in different communities (Mean \pm SD)

物种 Species	丰富度 Richness		
	A	B	C
禾本科 Grass	1.86 \pm 0.38c	3.57 \pm 0.53b	4.43 \pm 1.13a
豆科 Legume	1.43 \pm 0.79b	1.29 \pm 0.49b	2.57 \pm 0.53a
其他科 Forb	14.29 \pm 1.38b	15.57 \pm 1.51b	24.43 \pm 3.55a
总物种 Total species	17.57 \pm 1.72b	20.43 \pm 1.81b	31.43 \pm 6.59a

注:同行不同小写字母表示群落间在 0.05 水平存在显著性差异;下同。

Note: Values in rows marked by the different normal letters are significantly different at 0.05 level among communities; the same as below.

地中共有的紫花苜蓿、少花米口袋(*Gueldenstaedtia verna*)外,还有豆科植物斜茎黄耆(*Astragalus adsurgens*)和野豌豆(*Vicia sepium*)。

从 3 个群落地上生物量组成来看,A 群落是以禾本科植物占多数的群落,而 B、C 群落均是以其他科植物占多数的群落,但 C 群落中豆科植物生物量明显多于其他两个群落;禾本科和其他科植物作为优势种对群落生物量贡献较大,而豆科植物一般不会像它们那样作为群落中的优势种,群落中增多的豆科植物更多的是通过自身固氮作用改善群落氮状况(图 2)。

2.2 不同群落间优势种光照的空间异质性

图 3 显示,不同群落光照强度的垂直分布趋势不同,其照度变化范围表现为B>A>C;图中字母

代号所在位置表示 3 个优势物种在该样地高度及其能够获得的光照强度的大小,它们在不同群落中的高度不同,获得的相应照度也存在差异。其中,紫花苜蓿始终处于各群落底层,尽管其高度差异不大,但其获得的照度间差异显著,表现为 C 群落>B 群落>A 群落;披碱草高度表现为 A 群落>B 群落>C 群落,而其获得照度表现为 A、C 群落明显大于 B 群落;刺儿菜高度表现为 B 群落>A 群落>C 群落,其获得照度在 B 群落明显大于 A、C 群落。

2.3 不同群落间优势种的光合生理特征差异

图 4, I 披碱草和紫花苜蓿净光合速率(A_{area})在 3 个群落中有相同的变化趋势,表现为 A、C 群落中较大,而在 B 群落中较小,其最大值分别是最小值的 2.3、1.9 倍;而刺儿菜净光合速率在 3 个群落中没有显著差异。可见,刺儿菜作为优势种对于其群

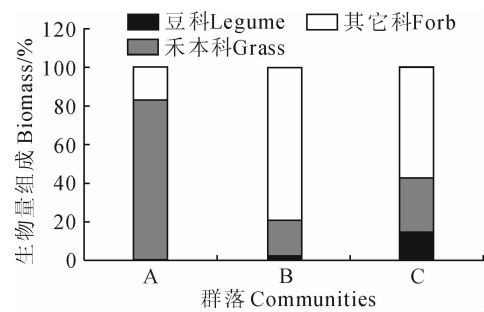


图 2 3 个群落地上生物量组成
Fig. 2 The composition of aboveground biomass in three different communities

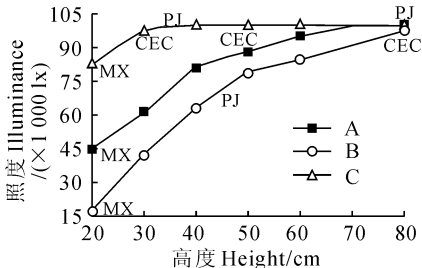


图 3 光照强度在不同群落的垂直分布
Fig. 3 Vertical distribution of the illuminance in different communities

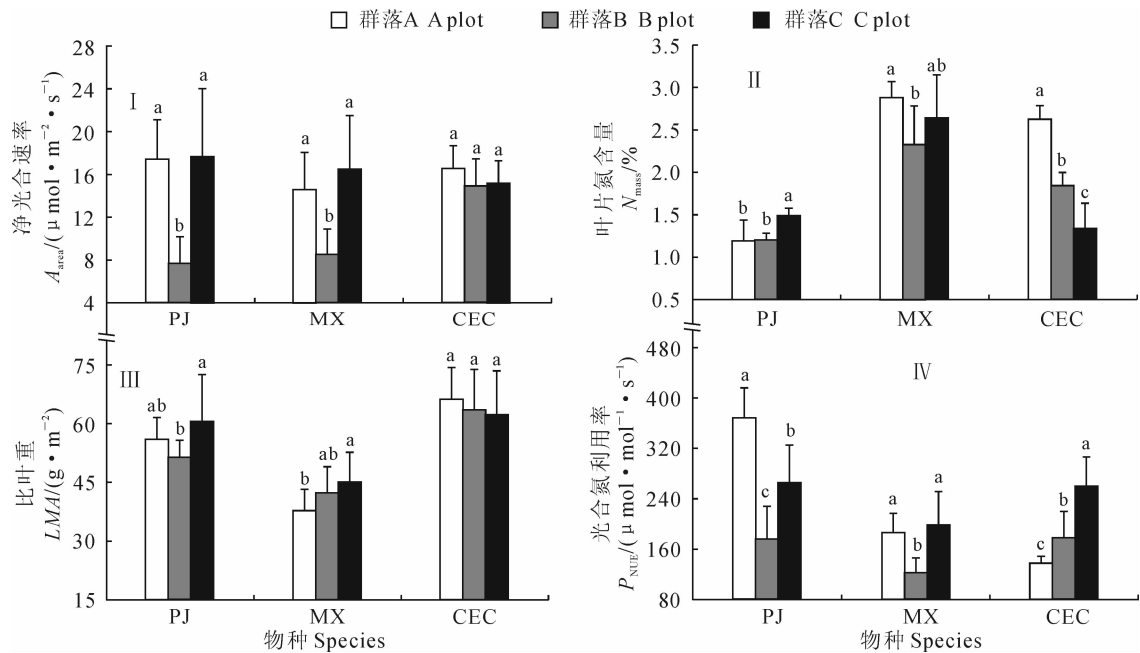


图 4 3 种植物在不同群落中的净光合速率(I)、叶片氮含量(II)、比叶重(III)和光合氮利用效率(IV)
Fig. 4 The area-based leaf CO₂ assimilation rate(I), foliar nitrogen content(II), leaf mass per area(III) and photosynthetic nitrogen-use efficiency(IV) of three plants in different communities

落中的披碱草与紫花苜蓿光合能力的影响较大,而刺儿菜本身光合竞争力受其他两个优势种的影响较小。其次,披碱草和紫花苜蓿叶片氮含量(N_{mass})在3个群落间的变化范围较小,其最大值分别是最小值的1.3和1.2倍,而刺儿菜叶片氮含量在3个群落中有显著的差异,最大值是最小值的2.0倍(图4, II)。再次,披碱草的比叶重(LMA)在群落间的变化趋势与其 A_{area} 大体一致,即在 A、C 群落中较大,在 B 群落中最小,且 B、C 之间存在显著性差异;紫花苜蓿比叶重表现为 $C > B > A$, 且 A、C 之间存

在显著性差异;而刺儿菜 LMA 在3个群落中却没有显著性差异(图4, III)。另外,3种优势植物的光合氮利用效率($PNUE$)在群落间的变化范围均较大,且除 A、C 群落间紫花苜蓿外均达到显著差异水平。其中,披碱草和紫花苜蓿的 $PNUE$ 均表现为 A、C 群落大于 B 群落,而刺儿菜的 $PNUE$ 却表现为 $C > B > A$;披碱草、刺儿菜、紫花苜蓿 $PNUE$ 在3个群落中的最大值分别是最小值的2.09、1.88和1.61倍(图4, IV)。以上结果说明同一物种的大部分光合生理特征在不同群落中有显著的差异,这可能是植物对不同群落引起的环境差异性的适应结果。

2.4 不同群落中优势种叶片氮含量与其净光合速率的关系

披碱草 N_{area} 与 A_{area} 在 A、B、C 3 个群落中均呈正相关,这种相关性在 A 样地中达到极显著水平($R^2 = 0.781, P < 0.001$),而在 B、C 样地未达到显著水平;3 个群落综合考虑,披碱草 N_{area} 与 A_{area} 呈极显著正相关($R^2 = 0.385, P < 0.001$;图5, I)。刺儿菜 N_{area} 与 A_{area} 关系在3个群落中的差异较大,在 C 样地中呈显著正相关($R^2 = 0.552, P < 0.05$),在 A 样地中呈不显著正相关($R^2 = 0.307, P > 0.05$),而在 B 样地中它们之间却没有相关性;3 个群落综合考虑,刺儿菜 N_{area} 与 A_{area} 呈显著正相关($R^2 = 0.103, P < 0.05$;图5, II)。紫花苜蓿 N_{area} 与 A_{area} 在3个群落中均呈正相关,在 A、B 群落中这种相关性达到显著水平($R^2 = 0.575, P < 0.05$; $R^2 = 0.362, P < 0.05$),而在 C 群落中不显著($R^2 = 0.247, P > 0.05$);3 个群落综合考虑,紫花苜蓿的 N_{area} 与 A_{area} 呈极显著的正相关($R^2 = 0.452, P < 0.001$;图5, III)。以上结果可以看出,尽管植物的各项光合生理特征值在不同群落中有不同的变化趋势,但是其 N_{area} 与 A_{area} 在总体上及各群落中基本上都表现出正相关关系,且在很多情况下表现为显著正相关。

3 讨论

氮是植物的基本营养元素之一,也是陆地生态系统最普遍的限制元素^[12]。本研究中, C 群落中豆科植物种类及其生物量在总生物量中所占的比重远远高于其他两个群落,该群落较其他两个群落具有更良好的氮素状况,受这种影响该群落中披碱草叶片 N_{mass} 比 A、B 群落中高,而刺儿菜和紫花苜蓿叶片 N_{mass} 却没有这种趋势,可能与优势种在不同群落中对有限氮资源的竞争能力有关。张仁懿等的研究

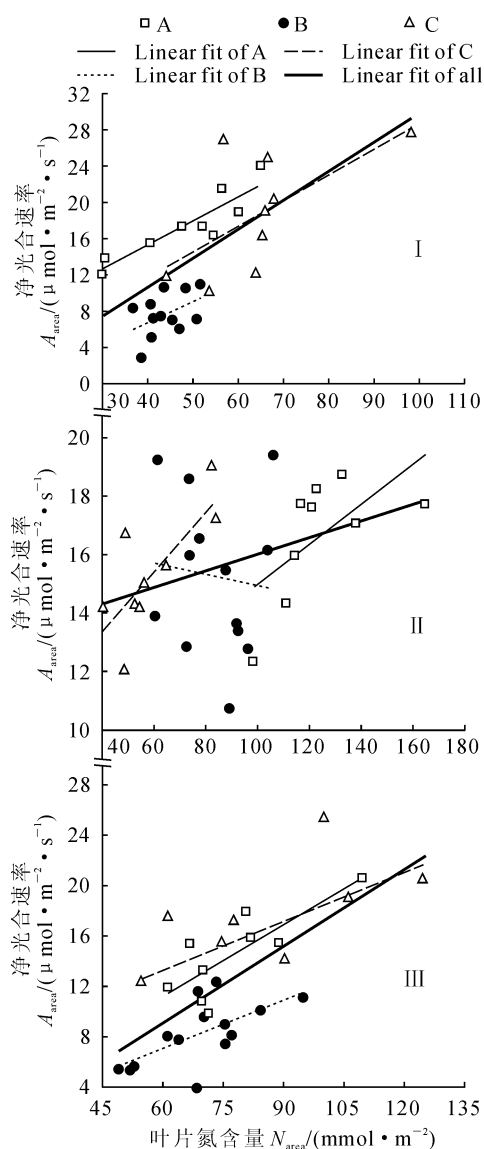


图5 不同群落中披碱草(I)、刺儿菜(II)和紫花苜蓿(III) N_{area} 与 A_{area} 的关系

Fig. 5 The relationship between leaf nitrogen concentration based on area (N_{area}) and area-based leaf CO_2 assimilation (A_{area}) of *Elymus dahuricus* (I), *Cirsium setosum* (II) and *Medicago sativa* (III) in different communities

表明该地区自然植被主要受氮素限制^[13],植物对有限资源的竞争决定植物群落种类组成及演替动态^[14]。叶片光合能力对不同生长光环境的适应主要通过 4 个特征值来响应,即比叶重、叶片氮含量、光合氮利用效率和氮在光合组分中的分配^[15],本研究中 3 个优势物种的净光合速率(A_{area})、叶片氮含量(N_{mass})、比叶重(LMA)及光合氮利用效率($PNUE$)在不同群落间有一定的差异,说明群落引起环境变化对植物光合生理特征产生了影响。

在一定光强范围内,光合作用效率会随着光照强度的增加而增加^[16],这是因为生长在高光照下的植物其 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶(Rubisco)含量和活性较高^[2,17],具有较强的光合能力,能够利用更多的光能。柳凤娟等对亚热带常绿阔叶林的研究表明,处于林窗的个体叶片的净光合速率大于林下植物^[18],本研究中的紫花苜蓿和披碱草在不同群落中的净光合速率变化与其在群落中所获得的光照强度变化趋势一致,这与柳凤娟的研究结果一致;尽管刺儿菜在 3 个群落中的高度不同,所获得的光照强度也不相同,但刺儿菜净光合速率在 3 个群落中却没有差异,可能的原因是刺儿菜在 3 个群落中均已达到光饱和状态。

LMA 能够综合反映叶片厚度和密度^[19],一般情况下,植物 LMA 随光照强度的升高而增加^[20],高 LMA 的植物具有相对较厚的叶片;Oguchi 等的研究表明,叶片厚度在叶片发育阶段由光照强度决定,而当叶片发育成熟后就很少受光照强度的影响^[2]。本研究中刺儿菜 LMA 在不同光照强度下没有显著差异,可能是生长前期刺儿菜在各群落能够获得的光照强度没有差异。

$PNUE$ 是一个与叶经济、生理、策略^[21]及植物竞争能力^[22]有关的重要叶片特征值。有研究表明 $PNUE$ 的高低是植物对光合同化速率和本身持久性权衡的结果,氮在光合机构中的分配被认为是导致种间 $PNUE$ 不同的主要原因^[23],低 $PNUE$ 物种将更多的叶片氮投入到与细胞壁有关的结构蛋白中,厚的细胞壁能够增加叶韧性起到机械保护作用,而高 $PNUE$ 物种需要投入更多的氮到光合机构中^[22]。另外,高光照强度下叶片会分配更多的氮到

卡尔文循环相关的酶里面,从而导致光合速率的增加^[24],本研究中 A 群落披碱草具有较低的叶片氮含量,在光照充裕的条件下将大量的叶片氮含量投入到光合机构中,从而具有较大的 $PNUE$,而刺儿菜 $PNUE$ 较低,在光照强度较高的群落中将更多的氮投入到了用于防御机制的化合物中。

叶片氮含量与植物光合特征密切相关,以面积表示的光合能力(A_{area})和叶片氮含量(N_{area})是研究植物生理特征的重要指标^[20]。 A_{area} 与 N_{area} 间存在显著的相关性,这种相关性可以在不同的生长光照强度、不同的可利用的养分状况^[19]及不同冠层梯度^[25]的植物叶片中保持不变。本研究中,3 种优势种植物总体及其在不同光照、养分条件下的 A_{area} 与 N_{area} 基本呈现显著正相关关系,与前人的研究一致。刺儿菜在 B 群落中 A_{area} 与 N_{area} 没有相关性,可能受到了优势种对养分竞争等其他因素的影响。 N_{area} 是一个能够反映 N_{mass} 及 LMA 变化的综合指标,因为 N_{area} 可以表示为 N_{mass} 与 LMA 的乘积。自然条件下,不同环境的变化会引起叶片 LMA 和 N_{mass} 的变化,而有研究表明 LMA 与 N_{mass} 呈负相关^[19,26],因此,研究其单个变化对于光合能力的影响变得非常复杂,而 A_{area} 与 N_{area} 的关系受环境变化的影响却很小。

总之,对不同优势种组成群落中 3 个物种可以获得的光照强度、叶片氮含量、光合生理特征的研究,其结果可以验证前面的假设(2)是正确的:不同组成群落光照的垂直分布不同;假设(1)中,尽管理论上豆科植物的增多会增加植物叶片氮含量,但群落中植物叶片氮含量还受到优势种竞争的很大影响;对于假设(3),3 个群落中植物的 A_{area} 、 $PNUE$ 和 LMA 只在某个物种或某些条件下才有显著的差异,假设(3)是不成立的,说明不同物种对于光照及氮素变化的响应是不同的。植物最优化的叶片特征取决于生境地的可利用资源及其他扰动,不同物种的叶片特征不尽相同^[22],正是这种不同使得不同物种能够在群落中可以共存。在不同光照强度及养分状况下,与植物光合生理特征的变化相比, A_{area} 与 N_{area} 的正相关性在总体上和不同群落中却表现得比较稳定。

参考文献:

- [1] JIANG G M(蒋高明), HE W M(何维明). Species-and habitat-variability of photosynthesis, transpiration and water use efficiency of different plant species in Maowusu Sand Area[J]. *Acta Botanica Sinica*(植物学报), 1999, **41**(10): 91–101.

- [2] OGUCHI R,HIKOSAKA K,HIROSE T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy[J]. *Plant,Cell & Environment*,2003,**26**(4):505—512.
- [3] LUO W CH(罗维成),ZENG F J(曾凡江),LIU B(刘 波),*et al.* Photosynthetic and physiological characteristics of introduced plants at the desert-oasis ecotone[J]. *Acta Prataculturae Sinica*(草业学报),2013,**22**(2):273—280(in Chinese).
- [4] NOVRIYANTI E,WATANABE M,MAKOTO K,*et al.* Photosynthetic nitrogen and water use efficiency of acacia and eucalypt seedlings as afforestation species[J]. *Photosynthetica*,2012,**50**(2):273—281.
- [5] EVANS J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants[J]. *Oecologia*,1989,**78**(1):9—19.
- [6] ANTEN N P R,MIYAZAWA K,HIKOSAKA K,*et al.* Leaf nitrogen distribution in relation to leaf age and photon flux density in dominant and subordinate plants in dense stands of a dicotyledonous herb[J]. *Oecologia*,1998,**113**(3):314—324.
- [7] ZHANG R Y(张仁懿),XU D H(徐当会),CHEN L Y(陈凌云),*et al.* Plant N status in the alpine grassland of the Qinghai-Tibet Plateau: base on the N:P stoichiometry[J]. *Environment Science*(环境科学),2014,**35**(3):1 131—1 137(in Chinese).
- [8] HECTOR A,BEALE A J,MINNS A,*et al.* Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment[J]. *Oikos*,2000,**90**(2):357—371.
- [9] FORNARA D A,TILMAN D,HOBIE S E. Plant functional composition influences rates of soil carbon and nitrogen accumulation[J]. *Journal of Ecology*,2008,**96**(2):314—322.
- [10] JIA J J(贾举杰),LI J H(李金花),WANG G(王 刚),*et al.* Effects of the introduction of legume species on soil nutrients and microbial biomass of abandonde-fields[J]. *Journal of Lanzhou University*(Nat. Sci. Edi.)(兰州大学学报·自然科学版),2007,**43**(5):33—37(in Chinese).
- [11] LI W J,LI J H,LU J F,*et al.* Legume - grass species influence plant productivity and soil nitrogen during grassland succession in the eastern Tibet Plateau[J]. *Applied Soil Ecology*,2010,**44**(2):164—169.
- [12] ZHAO J(赵 君),ZHANG R Y(张仁懿),LI X E(李新娥),*et al.* Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Potentilla fruticosa* L. affected by internal and external factors in the subalpine in Gannan[J]. *Journal of Lanzhou University*(Nat. Sci. Edi.)(兰州大学学报·自然科学版),2011,**47**(2):88—92(in Chinese).
- [13] ZHANG R Y(张仁懿),XU D H(徐当会),YANG ZH Y(杨智勇),*et al.* The indicative function of N:P stoichiometry characteristic on the nutrient limitation on the sub-alpine grassland[J]. *Chinese Journal of Grassland*(中国草地学报),2014,**36**(3):79—83(in Chinese).
- [14] MCLENDON T,REDETE E F. Nitrogen and phosphorus effects on secondary succession dynamics on a semi-arid sagebrush site[J]. *Ecology*,1991,**72**(6):2 016—2 024.
- [15] ZHANG Y J(张亚杰),FENG Y L(冯玉龙). The relationships between photosynthetic capacity and lamina mass per unit area,nitrogen content and partitioning in seedlings of two *Ficus* species grown under different irradiance[J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*(植物生理与分子生物学学报),2004,**30**(3):269—276(in Chinese).
- [16] JENNIFER B,JOHN E T,LI P(李 平). The effects of light intensity on plant photosynthesis[J]. *Chinese Flowers and Horticulure*(中国花卉园艺),2011,12:50(in Chinese).
- [17] POORTER H,EVANS J R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area[J]. *Oecologia*,1998,**116**(1—2):26—37.
- [18] LIU F J(柳凤娟),XIANG SH(向 双),YANG X CH(阳小成),*et al.* Comparison of leaf mass per area,photosynthetic capacity and chemical defense traits of four evergreen broad-leaved tree species under contrasting light conditions[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*(应用与环境生物学报),2010,**16**(4):462—467(in Chinese).
- [19] NIINEMETS Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area,density,and thickness in trees and shrubs[J]. *Ecology*,2001,**82**(2):453—469.
- [20] VINCENT G R. Leaf photosynthetic capacity and nitrogen content adjustment to canopy openness in tropical forest tree seedlings[J]. *Journal of Tropical Ecology*,2001,**17**(4):495—509.
- [21] WRIGHT I J,REICH P B,WESTOBY M,*et al.* The worldwide leaf economics spectrum[J]. *Nature*,2004,**428**(6 985):821—827.
- [22] HIKOSAKA K. Interspecific difference in the photosynthesis - nitrogen relationship: patterns,physiological causes,and ecological importance[J]. *Journal of Plant Research*,2004,**117**(6):481—494.
- [23] JI Q Q(纪倩倩),LI D ZH(李德志),LIU W(刘 微),*et al.* Content and allocation of nitrogen in leaves of 8 tree and shrub species of the evergreen broad-leaved forest and the relation with their photosynthetic abilities[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*(西北植物学报),2014,**34**(7):1 426—1 431(in Chinese).
- [24] HIKASAKA K,TERASHIMA I. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C₃ plants to sun and shade with respect to nitrogen use[J]. *Plant,Cell & Environment*,1995,**18**(6):605—618.
- [25] ANTEN N P R,SCHIEVING F,WERGER M J A. Patterns of light and nitrogen distribution in relation to whole canopy carbon gain in C₃ and C₄ mono-and dicotyledonous species[J]. *Oecologia*,1995,**101**(4):504—513.
- [26] TAKASHIMA T,HIKOSAKA K,HIROSE T. Photosynthesis or persistence:nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species[J]. *Plant,Cell & Environment*,2004,**27**(8):1 047—1 054.

(编辑:裴阿卫)