

南亚热带人工林 16 种木本植物重要叶特征参数的相互关系

张继光^{1,2}, 傅声雷¹, 温达志^{1*}, 张玲玲¹

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要:以南亚热带退化丘陵生态恢复进程中 16 种 3 a 生木本植物为对象, 研究叶片重要特征参数间的相互关系。结果表明, 植物叶片的 N、P 含量平均值低于全国平均值, N:P 平均值则高于全国的平均水平; 成熟叶片的 N 和 P 含量之间有极显著正相关关系 ($P < 0.00001$), N:P 与 N 有弱的正相关关系 ($r = 0.322, P < 0.01$), 与 P 显著负相关, 推断植物叶 N:P 主要由 P 决定 ($r = 0.639, P < 0.00001$)。含 N 量高的植物具有高的最大净光合速率 (P_{\max})、光合 N 利用效率 (PNUE) 和低的比叶重 (LMA), 反之, 含 N 量低植物具有低的 P_{\max} 、PNUE 和高的 LMA; P_{\max} 与 PNUE 极显著正相关, LMA 与 PNUE 极显著负相关。

关键词: 木本植物; 氮; 磷; 比叶重; 光合特性

关键词: Q945

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2009)04-0395-06

Relationships of Key Leaf Traits of 16 Woody Plant Species in Low Subtropical China

ZHANG Ji-guang^{1,2}, FU Sheng-lei¹, WEN Da-zhi^{1*}, ZHANG Ling-ling¹

(1. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The nitrogen content (N), phosphorous content (P) in leaves, leaf mass per area (LMA), max. net photosynthetic rate (P_{\max}) and photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE) of 16 woody species were examined, which were used for the restoration of degraded hilly land. The results showed that contents of N and P in leaves were 18.8 mg g^{-1} , 1.07 mg g^{-1} , that were 6.9% and 26% lower than the national average levels (20.2 mg g^{-1} , 1.46 mg g^{-1}), respectively. The average N:P ratio in leaves was 18.4, 12.9% higher than the national average level (16.3 mg g^{-1}). N content in leaves was positively correlated with P content in leaves, and the N:P ratio was significantly correlated with P content in leaves, and weakly with N content in leaves. It suggested that N:P in leaves was mainly dependent on P content in leaves. The species with high N content in leaves generally had high P_{\max} , PNUE and low LMA, while those with low N content in leaves had low P_{\max} , PNUE and high LMA.

Key words: Woody plant; N:P; Leaf mass per area; Photosynthetic characteristics

全球范围植物叶 N、P 含量和 N:P 的变化幅度很大。总体而言, 植物 N、P 含量随纬度的升高而增加, N:P 则减少^[1]。叶片 N:P 在低纬度地区随纬度的升高而增加, 是由于 P 是热带成熟土壤的主要限制元素, 而 N 是温带高纬度土壤的主要限制元

素^[1]。韩文轩等对全国范围的 753 种陆地植物进行分析, 认为中国植被的 N、P 含量和 N:P 与纬度的变化表现出类似规律, 但中国植被 N:P 的平均值较全球的高, 可能是中国土壤 P 缺乏更严重^[2]。

Wright 基于全球范围植物的叶特征的研究表

明,高营养含量的植物通常具有高的最大净光合速率(P_{\max})和暗呼吸速率(R_d),短的生命周期和低的 LMA;低营养含量的植物则表现出低的 P_{\max} 和 R_d , 长的生命周期和高的 LMA^[1]。叶片 N 含量与 P_{\max} 显著正相关,与 LMA 负相关^[3-5]; P_{\max} 与光合 N 利用效率(PNUE)正相关^[5]。植物生物量和叶片中 N 在细胞壁和光合器官之间分配的矛盾导致 PNUE 和 LMA 的负相关关系^[4-5]。利用叶片 N 含量和 P_{\max} 的关系预测从叶片到全球范围内植物的光合作用^[6-7]。

迄今,关于陆地生态系统植物 N、P 及叶特征相互关系的研究已有较多报道,但对我国热带亚热带退化丘陵生态恢复树种的光合及养分生理特征研究还非常缺乏。本研究以鹤山退化丘陵植被恢复中的主要木本植物为对象,比较了 16 种植物共 97 株成熟叶片的 N、P 含量和 LMA、 P_{\max} 、PNUE 等特征参数的种间差异,并探讨它们之间的相关性,为探索退化丘陵植被恢复进程中的植物适应机制及树种选择提供科学依据。

1 研究地概况

研究地位于广东省鹤山市共和镇(E112°50', N22°34'),隶属中国科学院鹤山丘陵综合开放试验站。该区属亚热带季风气候,年均温 22.6℃,夏季湿热,冬季干冷;年均降雨量 1 700 mm,年蒸发量 1 600 mm,年辐射量 4 350.5 MJ m⁻²;土壤类型为赤红壤。生态恢复样地于 2005 年初夏营建,面积 50 hm²。

2 叶生理生态指标的测定

2.1 最大净光合速率(P_{\max})

在中国科学院鹤山丘陵综合开放试验站选取 16 种植物,沿上、中、下坡每种植物选取 5~8 株。每株植物选 1 片健康成熟叶(通常自枝条顶端的第 3 或第 4 片),用 Li-6400 便携式光合作用测定系统(Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)测定光合作用-光强响应曲线(A-PPFD)。以仪器自带标准光源提供光强,梯度分别为 1 200, 1 000, 800, 500, 300, 200, 120, 80, 50, 20, 0 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,叶室[CO₂]浓度保持在 380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$,叶室温度为 29.0±1.0℃。借助 Thornley 模型进行 A-PPFD 曲线拟合,计算最大净光合速率 P_{\max} ^[8]。

2.2 比叶重(LMA)

用便携式叶面积仪(Li-3000A, Lincoln, NE, USA)测量 10~12 片叶的面积。之后,将叶片带回实验室,在 70℃ 下烘干至恒重,电子天平(精度为 0.0001)称重,计算比叶重:LMA (g m⁻²) = 叶片干重/叶面积。

2.3 全氮、全磷含量

将带回的同株植物叶片混合粉碎后过 0.25 mm 筛。凯氏定氮法测定全 N 含量,钼锑抗比色法测定全 P 含量^[9]。

2.4 光合 N 利用效率(PNUE)

$PNUE(\mu\text{mol mol}^{-1}\text{s}^{-1}) = P_{\max}/[(N_{mass} * LMA)/14000]$ 。

2.5 数据处理

用 SPSS 13.0 for windows (SPSS Inc., Chicago, IL, USA)进行统计分析,One-way ANOVA 进行差异显著性检验,回归分析中的曲线估计进行各参数间的相关关系分析。用 Sigmaplot 10.0 和 Excel 2003 进行绘图。

3 结果

3.1 叶 N、P 含量、N: P 及相互间关系

从表 1 可见,16 种植物的叶片 N、P 含量及 N: P 存在显著的种间差异。N 含量 13.0~26.2 mg g⁻¹,平均 18.8 mg g⁻¹,桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa*)的最小,固氮植物决明(*Cassia tora*)的最大;P 含量 0.71~1.56 mg g⁻¹,平均 1.07 mg g⁻¹,桃金娘和尖叶杜英(*Elaeocarpus apiculatus*)分别为最小和最大;N: P 以尖叶杜英最小(11.3),厚荚相思(*Acacia crassicaarpa*)最大(31.7),平均 18.4。N: P 较高的有厚荚相思、尾叶桉(*Eucalyptus urophylla*)、野牡丹(*Paeonia delavayi*)、华润楠(*Machilus chinensis*),与平均值相近的有桃金娘、枫香(*Liquidambar formosana*)、决明、阴香(*Cinnamomum burmannii*)、日本杜英(*Elaeocarpus japonicas*)、大叶樟(*Cinnamomum canphora*),N: P 较低的树种是海南蒲桃(*Syzygium hainanense*)、深山含笑(*Michelia macchurei*)、火力楠(*Michelia macchurei*)、灰木莲(*Manglietia glauca*)、观光木(*Tsoongiodendron odorum*)、尖叶杜英。

16 种植物叶片的 N 与 P 含量之间为极显著正

相关($P < 0.00001$), N 与 N: P 呈弱正相关关系($r = 0.639, P < 0.00001$)(图 1)。0.322, $P < 0.01$), P 与 N: P 呈显著负相关关系 ($r =$

表 1 16 种植物成熟叶片的特征参数

Table 1 The characteristic parameters in leaves of 16 species

植物 Species	n	N (mg g ⁻¹)	P (mg g ⁻¹)	N: P	LMA (g m ⁻²)	P _{max} (μmol m ⁻² s ⁻¹)	PNUE (μmol m ⁻² s ⁻¹)
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	8	21.2 ± 2.9	1.18 ± 0.14	18.0 ± 1.8	87.2 ± 4.9	11.6 ± 2.8	89.1 ± 22
桃金娘 <i>Rhodomyrtus tomentosa</i>	5	13.0 ± 1.9	0.71 ± 0.05	18.2 ± 2.1	140 ± 13	9.15 ± 3.8	81.1 ± 34
灰木莲 <i>Manglietia glauca</i>	7	17.5 ± 3.2	1.14 ± 0.05	15.4 ± 2.9	72.2 ± 4.0	8.99 ± 3.4	97.2 ± 19
尖叶杜英 <i>Elaeocarpus apiculatus</i>	6	17.1 ± 2.7	1.56 ± 0.29	11.3 ± 2.8	75.7 ± 7.1	8.14 ± 2.0	89.4 ± 23
阴香 <i>Cinnamomum burmannii</i>	6	18.3 ± 2.4	1.06 ± 0.11	17.4 ± 1.9	89.2 ± 5.2	12.3 ± 3.1	107 ± 28
海南蒲桃 <i>Syzygium hainanense</i>	6	16.4 ± 2.5	0.99 ± 0.19	16.8 ± 1.9	112 ± 17	16.0 ± 2.4	135 ± 38
野牡丹 <i>Paeonia delavayi</i>	6	18.9 ± 1.5	0.93 ± 0.12	20.5 ± 1.8	78.5 ± 7.1	20.0 ± 3.5	190 ± 32
华润楠 <i>Machilus chinensis</i>	5	16.9 ± 2.4	0.81 ± 0.09	20.1 ± 3.7	94.9 ± 1.8	17.4 ± 2.4	161 ± 19
厚荚相思 <i>Acacia crassicaarpa</i>	7	21.8 ± 3.8	0.71 ± 0.21	31.7 ± 5.2	115 ± 16	15.4 ± 3.2	87.5 ± 15
尾叶桉 <i>Eucalyptus urophylla</i>	6	21.4 ± 2.8	0.95 ± 0.17	22.8 ± 2.3	77.4 ± 11	25.0 ± 3.2	214 ± 41
深山含笑 <i>Michelia macclurei</i>	5	14.9 ± 1.8	0.90 ± 0.15	16.7 ± 2.0	116 ± 6.0	15.4 ± 3.3	125 ± 28
日本杜英 <i>Elaeocarpus japonicus</i>	6	17.9 ± 2.6	1.03 ± 0.17	17.4 ± 0.6	83.7 ± 11	9.83 ± 2.1	95.6 ± 29
火力楠 <i>Michelia macclurei</i>	5	17.8 ± 2.1	1.15 ± 0.35	16.5 ± 4.6	101 ± 15	13.7 ± 2.9	108 ± 22
观光木 <i>Tsoongiodendron odorum</i>	4	15.5 ± 2.9	1.14 ± 0.21	13.6 ± 1.3	100 ± 18	6.88 ± 0.4	67.0 ± 25
大叶樟 <i>Cinnamomum camphora</i>	7	21.7 ± 1.8	1.29 ± 0.18	17.1 ± 2.2	91.9 ± 7.1	14.4 ± 5.9	102 ± 41
决明 <i>Cassia tora</i>	6	26.2 ± 2.5	1.47 ± 0.32	18.0 ± 2.9	63.9 ± 13	15.1 ± 5.0	136 ± 39
平均 Average		18.8	1.07	18.4	92.6	13.9	118
方差分析 ANOVA	(df = 15)	9.0***	9.22***	16.9***	20.8***	11.4***	10.5***

*** : $P < 0.001$; ** : $P < 0.01$; * : $P < 0.05$.

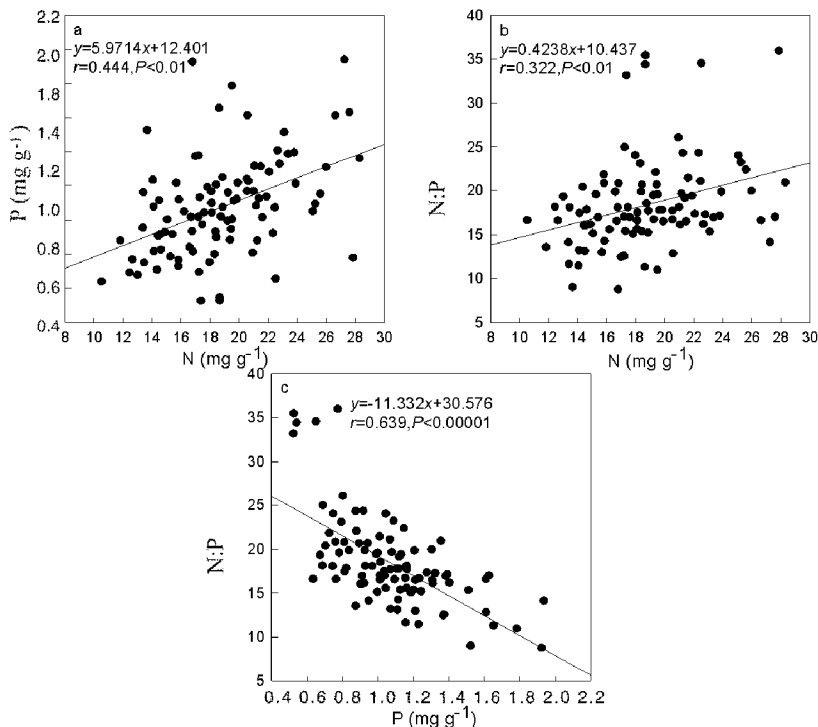


图 1 16 种植物叶片 N、P 含量和 N: P 之间的相关关系

Fig. 1 Relationships among contents of N and P in leaves, and N: P of 97 individuals in 16 species

3.2 LMA、 P_{\max} 、PNUE 的相关关系

不同树种的 LMA、 P_{\max} 、PNUE 见表 1。LMA 种间差异极显著 ($P < 0.001$), 为 63.9 g m^{-2} (决明) ~ 140 g m^{-2} (桃金娘), 平均 92.6 g m^{-2} 。LMA 较大的有桃金娘、深山含笑、厚荚相思、海南蒲桃、火力楠、观光木, 中等的有华润楠、大叶樟、阴香、枫香, 较低的是日本杜英、野牡丹、尾叶桉、尖叶杜英、灰木莲、决明。

P_{\max} 平均为 $13.9 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 与树种、叶片 N 含量密切相关: 观光木 ($6.68 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 最小, 其 N 含量 (15.5 mg g^{-1}) 仅大于桃金娘 (13.0 mg g^{-1}), 尾叶桉 ($25.0 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 的最大, 其 N 含量 (21.4 mg g^{-1}) 也较高。 P_{\max} 较大的有尾叶桉、野牡丹、华润楠、海南蒲桃、厚荚相思、深山含笑, 与平均值相近的有决明、大叶樟、火力楠、阴香, 较小的有枫香、日本杜英、桃金娘、灰木莲、尖叶杜英、观光木。

PNUE 种间差异极显著 ($P < 0.001$), 为 $67.0 \sim 214 \mu\text{mol mol}^{-1}\text{s}^{-1}$, 平均 $118 \mu\text{mol mol}^{-1}\text{s}^{-1}$, 观光木最小, 其 P_{\max} 最小且 N 含量较低, 尾叶桉的最大, 其 P_{\max} 最大, N 含量较高。尾叶桉、野牡丹、华润楠、决明、海南蒲桃、深山含笑的 PNUE 较高, 其次是火力楠、阴香、大叶樟、灰木莲, 较低的有日本杜英、尖叶杜英、枫香、厚荚相思、桃金娘、观光木。

从图 2 可见, 叶片 N 含量与 P_{\max} 呈极显著正相

关 ($P < 0.001$) (图 2a), 与 LMA 呈极显著负相关 ($P < 0.00001$) (图 2b), 与 PNUE 有弱的正相关关系 ($P = 0.258$) (图 2c)。 P_{\max} 与 PNUE 极显著正相关 ($P < 0.00001$) (图 2d)。 LMA 与 PNUE 呈极显著负相关 ($P < 0.001$) (图 2e), 与 P_{\max} 有弱的负相关关系 ($P = 0.170$) (图 2f)。

4 讨论

本研究探讨了鹤山退化丘陵植被恢复过程中 16 种木本植物 97 株个体的叶片 N、P 含量的关系。结果表明, 叶片 N 含量平均为 18.8 mg g^{-1} , 比韩文轩等对全国 753 种植物分析的平均值 (20.2 mg g^{-1}) 低 6.9% [2], 也比 Reich 等报道全球范围 1 251 种陆地植物的 N 平均值 (20.1 mg g^{-1}) 低 6.5% [1]。16 种植物叶片 P 含量平均为 1.08 mg g^{-1} , 比全国 (1.46 mg g^{-1}) 的低 26%、全球 (1.77 mg g^{-1}) 的低 39%。N:P 平均为 18.4, 均高于全国的 (16.3 mg g^{-1}) [2] 和全球的 (13.8 mg g^{-1}) [1]。N:P 高是由于植物叶片 P 含量平均比全国及世界植被的平均值小。速生树种厚荚相思、尾叶桉、阳生灌木野牡丹具有较高的 N:P (均大于 18.4), 这是因为它们的 N 含量较高, 而 P 含量较低。这些植物本身具有高 N:P 特征, 有较高的 P 利用效率, 同时也意味着受 P 限制的风险可能比其它植物高。

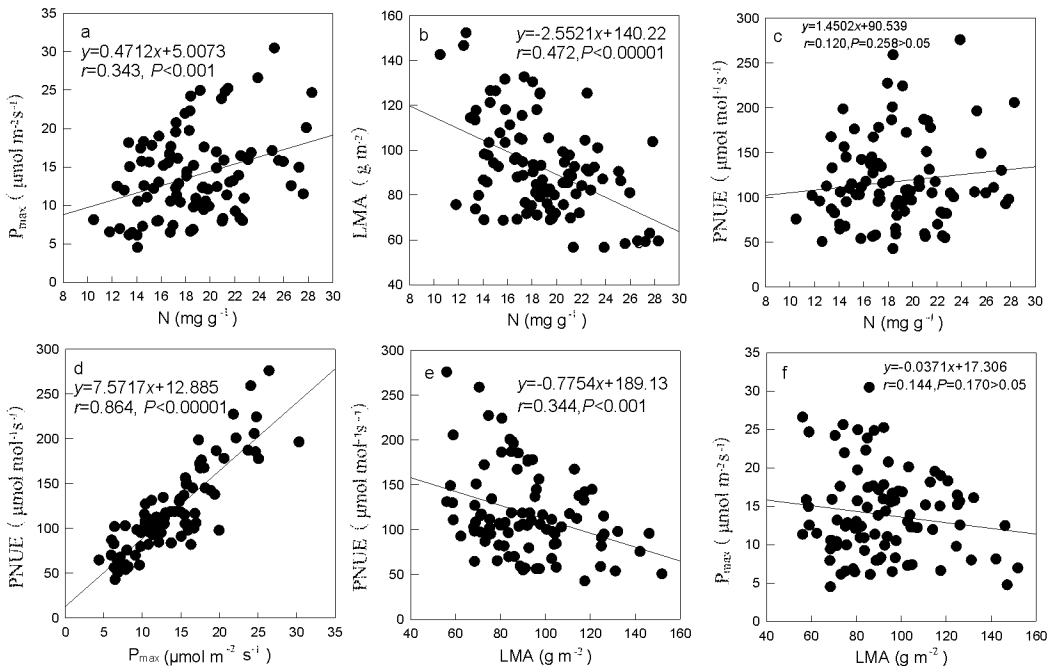


图 2 叶片 N 含量与 LMA、 P_{\max} 、PNUE 间的相关关系

Fig. 2 Relationships among N content in leaves, LMA, P_{\max} and PNUE of 97 individuals in 16 species

Reich 指出,随着纬度的降低植物叶片的 N、P 含量减少,但 N:P 增加^[1]。本研究中叶片 N 含量的平均值为 18.8 mg g^{-1} , 低于全国的 (20.2 mg g^{-1}); 叶片 P 含量的均值为 1.07 mg g^{-1} , 也低于全国的 (1.46 mg g^{-1}), 但 P 的减少明显比 N 大, 表明亚热带高温多雨的红壤地区植物受 P 限制的风险比受 N 限制的高。鹤山退化丘陵植被的 N:P 为 18.4, 大于全国的 16.3, 这与 Reich 的观点一致。

植物体和土壤中的 P 一般在生态系统水平上耦合^[10]。韩文轩报道叶片 P 含量随土壤 P 含量的增加而显著增加^[2]。中国土壤 P 养分潜力图显示, 广东省大部分地区的土壤 P 含量低于 0.30 mg g^{-1} , 属于最低含量级^[11]。鹤山位于广东省中部, 植被恢复样地土壤全 P 含量为 0.26 mg g^{-1} , 表明本地区退化丘陵植被较全国植被受土壤 P 限制更为严重。

陆地植物都有相似的最基本的生物学过程, 如光合、呼吸作用等代谢过程^[12], 所以不同种植物的成熟叶片 N 和 P 含量有较高的相关系数^[1-2, 13-15]。本研究表明, 16 种木本植物成熟叶片的 N 和 P 含量之间有极显著正相关关系 ($P < 0.00001$), 与前人结果相似。

Güsewell 提出, N:P 与 N 之间无相关关系, 但与 P 存在负相关关系, 从而推断 N:P 主要取决于 P^[16]。在本研究中, N:P 与 N 有弱的正相关关系 ($r = 0.322$, $P < 0.01$), 但与 P 之间表现显著负相关, 因此 N:P 主要由 P 决定 ($r = 0.639$, $P < 0.00001$)。

本研究中, P_{\max} 和叶片 N 含量呈极显著正相关关系 ($P < 0.001$), 这与以前的研究结果一致^[3-5, 17-19]。这可能是叶片中的大部分 N 被用于光合器官进行光合作用, 且这部分 N 较稳定^[20], 叶片 N 含量水平反映了光合蛋白的数量^[6, 19]。

虽然普遍认为 P_{\max} 和叶片 N 含量之间正相关关系, 但不同物种之间的 PNUE (P_{\max}/N) 差异显著 ($P < 0.001$)。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^[4]。 P_{\max} 与 PNUE 呈极显著正相关 ($P < 0.0001$), 表明 P_{\max} 高的植物具有高的 PNUE。尾叶桉、野牡丹、华润楠、决明、海南蒲桃、深山含笑具有较高的 P_{\max} 和 PNUE, 说明它们有较高的生长速率和生产力。

高 LMA 植物叶片的细胞壁组分中的碳含量较高, 而 N 含量较低, 因此认为 LMA 与 N 呈负相关关系^[3-4, 21]。本研究中, LMA 与 N 整体上呈极显著

负相关 ($P < 0.0001$)。已有研究表明 LMA 与叶生命周期呈正相关^[22-23], 本研究中, 桃金娘、深山含笑、厚荚相思、海南蒲桃、火力楠、观光木具有较高的 LMA 值, 也许其叶生命周期较其它物种更长。

N 在光合蛋白和结构蛋白的分配上存在矛盾, 植物为延长生命会分配多的生物量和 N 到细胞壁, 从而使细胞壁变厚以获得强的机械支持能力, 同时减少叶肉的气孔导度, 减少了光合作用器官中的 N^[21]。高 LMA 的叶片有更多的细胞壁蛋白, 导致分配到光合蛋白的 N 减少^[21, 24-25]。有研究表明随着分配到光合器官的 N 减少, PNUE 也减少^[21, 26-27]。N 在光合蛋白和结构蛋白的分配矛盾导致 LMA 和 PNUE 的负相关关系^[21]。本文结论和此观点一致, LMA 和 PNUE 呈极显著负相关关系 ($P < 0.001$)。

综上所述, 16 种 3 a 生植物叶片 N 含量、 P_{\max} 、PNUE、LMA 间存在相关关系, 高 N 含量的植物具有高的 P_{\max} 、PNUE 和低的 LMA, 相反, 低 N 含量植物具有低的 P_{\max} 、PNUE 和高的 LMA。这与 Wright 基于成年树的研究结果一致。

参考文献

- [1] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude [J]. Proc Nat Acad Sci USA, 2004, 101: 11001-11006.
- [2] Han W X, Fang J Y, Guo D L, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China [J]. New Phytol, 2005, 168: 377-385.
- [3] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The leaf economics spectrum worldwide [J]. Nature, 2004, 428: 821-827.
- [4] Hikosaka K. Interspecific difference in the photosynthesis-nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance [J]. J Plant Res, 2004, 117: 481-494.
- [5] Zheng S X (郑淑霞), Shangguan Z P (上官周平). Photosynthetic characteristics and their relationships with leaf nitrogen content and leaf mass per area in different plant functional types [J]. Acta Ecol Sin (生态学报), 2007, 27(1): 171-181. (in Chinese)
- [6] Harley P C, Baldocchi D D. Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. I. Leaf model parameterization [J]. Plant Cell Environ, 1995, 18: 1146-1156.
- [7] Larocque G R. Coupling a detailed photosynthetic model with foliage distribution and light attenuation functions to compute daily gross photosynthesis in sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) stands [J]. Ecol Model, 2002, 148: 213-232.
- [8] Thornley J H M. Mathematical Models in Plant Physiology [M]. New York, NY, USA: Academic Press, 1976: 318-323.
- [9] Dong M (董鸣). Survey, Observation and Analysis of Terrestrial Bioconmmunities [M]. Beijing: Standards Press of China, 1996: 234-

- 251.(in Chinese)
- [10] Hedin L O. Global organization of terrestrial plant-nutrient interactions [J]. Proc Nat Acad Sci, 2004, 101: 10849–10850.
- [11] Jiang B F(蒋柏藩), Lu R K(鲁如坤), Li Q K(李庆逵). The Soil Atlas of China [M]. Beijing: Cartographic Publishing House, 1989: 35–36.(in Chinese)
- [12] Duarte C M. Nutrient concentration of aquatic plants: patterns across species [J]. Limnol Oceanogra, 1992, 37: 882–889.
- [13] Güsewell S, Koerselman W. Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants [J]. Perspect Ecol Evolut Syst, 2002, 5: 37–61.
- [14] Verhoeven J T A, Koerselman W, Meulman A F M. Nitrogen- or phosphorous-limited growth in herbaceous, wet vegetation: relations with atmospheric inputs and management regimes [J]. Trend Ecol Evolut, 1996, 11: 494–497.
- [15] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? [J] J Ecol, 1996, 84: 597–608.
- [16] Güsewell S. N: P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance [J]. New Phytol, 2004, 164: 243–266.
- [17] Liu F D(刘福德), Wang Z S(王中生), Zang M(张明), et al. Photosynthesis in relation to leaf nitrogen, phosphorus and specific leaf area of seedlings and saplings in tropical montane rain forest of Hainan Island, South China [J]. Acta Ecol Sin(生态学报), 2007, 27(11): 4651–4661.(in Chinese)
- [18] Reich P B, Ellsworth D S, Walters M B, et al. Generality of leaf trait relationships: A test across six biomass [J]. Ecology, 1999, 80: 1955–1969.
- [19] Hikosaka K, Hirose T. Photosynthetic nitrogen-use efficiency in evergreen broad-leaved woody species coexisting in a warm-temperate forest [J]. Tree Physiology, 2000, 20: 1249–1254.
- [20] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants [J]. Oecologia, 1989, 78: 9–19.
- [21] Takashima T, Hikosaka K, Hirose T. Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species [J]. Plant Cell Environ, 2004, 27: 1047–1054.
- [22] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning [J]. Proc Nat Acad Sci USA, 1997, 94: 13730–13734.
- [23] Cordell S, Goldstein G, Meinzer F C, et al. Regulation of leaf life-span and nutrient-use efficiency of *Metrosideros polymorpha* trees at two extremes of a long chronosequence in Hawaii [J]. Oecologia, 2001, 127: 198–206.
- [24] Poorter H, Evans J R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific area [J]. Oecologia, 1998, 116: 26–37.
- [25] Onoda Y, Hikosaka K, Hirose T. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency [J]. Funct Ecol, 2004, 18: 419–425.
- [26] Warren C R, Adams M A. Trade-offs between the persistence of foliage and productivity in two *Pinus* species [J]. Oecologia, 2000, 124: 487–494.
- [27] Westbeek H M H, Pons T L, Cambridge M L, et al. Analysis of differences in photosynthetic nitrogen use efficiency of alpine and lowland *Poa* species [J]. Oecologia, 1999, 120: 19–26.