

梭梭次生木质部解剖特征及其可塑性研究

周朝彬, 辛慧慧, 宋于洋*

(石河子大学 农学院, 新疆 石河子 832000)

摘要:为揭示梭梭对于干旱环境的适应性,对古尔班通古特沙漠南缘梭梭次生木质部解剖结构进行观测,研究次生木质部解剖特征的可塑性。结果表明:梭梭次生木质部解剖结构中,导管有宽导管和窄导管2种,导管频率和导管复孔率较高,导管个数较多,导管壁和纤维壁明显增厚,Vulnerability值和Mesomorphy值较小,因此梭梭对于干旱环境的适应性强。2种土壤类型中,沙质类型的导管壁厚、导管频率、导管复孔率、导管长度和纤维壁厚显著高于土质类型,而纤维长度则极显著低于土质类型,表明沙质类型梭梭比土质类型具有更强的抗旱性。梭梭次生木质部解剖结构对水分条件具有较强的可塑性,使古尔班通古特沙漠的梭梭具有更宽的生态幅和更好的抗旱性,从而成为该沙漠的优势种。

关键词:古尔班通古特沙漠;沙土类型;土质类型;梭梭;解剖结构;可塑性

中图分类号:S718.1

文献标志码:A

文章编号:1001-7461(2014)-02-0208-05

Secondary Xylem Anatomical Structure and Its Plasticity of *Haloxylon ammodendron*

ZHOU Chao-bin, XIN Hui-hui, SONG Yu-yang*

(College of Agriculture, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832000, China)

Abstract:In order to reveal the environment adaptability of *Haloxylon ammodendron* to drought stress, the anatomical structures of secondary xylem of *H. ammodendron* in southern Gurbantünggüt desert were examined, and the plasticity of secondary xylem anatomical structures were studied in this paper. The results showed that the secondary xylem with the narrow and wide vessel elements, the high vessel frequency, the low percentage single pores, the numerous vessels, thick-walled vessels and fibres, could lead to smaller vulnerability and mesomorphy value. Therefore, the adaption of *H. ammodendron* to drought was high. Compared with the loam type, the thickness, frequency and length of vessels, percentage of pores in clusters and thickness of fibres were significantly higher in sandy type. The length of fibres was significantly lower in sandy type, which indicated that the plant in sandy type was more drought resistant than in loam type. It was concluded that, the secondary xylem anatomical structures of *H. ammodendron* with high plasticity for water stress lead to wider ecological amplitude and better drought resistance. *H. ammodendron* become a dominant species in Gurbantünggüt desert consequently.

Key words:Gurbantonggut desert; sandy type; loam type; *H. ammodendron*; anatomical structures; plasticity

可塑性是指有机体针对环境变异调整分配格局、形态和生理的能力,可塑性问题是植物适应进化的基本问题^[1]。通过对植物的适应特征与可塑性的分析,可以解释植物在不同生存环境中的生态应对策略^[2]。表型可塑性使得物种具有更宽的生态幅和

更好的耐受性,可以占据更加广阔的地理范围和更加多样化的生境,从而成为广幅种^[3]。植物生长受诸多环境因素的影响,其中水是最普遍的因素,植物可通过形态、结构和生理上的变化来抵御或减轻干旱的损伤,其中形态特征变化最快^[4]。

收稿日期:2013-07-26 修回日期:2013-10-28

基金项目:国家自然科学基金项目(31160158);石河子大学青年骨干教师培养计划项目;石河子大学优秀青年基金(2013ZRKXYQ10)。

作者简介:周朝彬,男,副教授,研究方向:林业生态。E-mail: zhchbsicau@126.com

*通信作者:宋于洋,男,教授,研究方向:天然林保护与利用。E-mail: syy_agr@shzu.edu.cn

梭梭 (*Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge) 属于藜科 (Chenopodiaceae) 梭梭属 (*Haloxylon* Bunge) 小乔木, 植株高度一般在 2~3 m, 以其为建群种的梭梭荒漠, 在亚、非荒漠区有大面积分布, 并形成水平地带性独特景观^[5]。古尔班通古特沙漠是我国梭梭分布最集中的地区, 约占我国梭梭总面积的 68.2%^[6]。梭梭对维护当地生境的稳定具有重要的生态价值。梭梭作为超旱生植物, 已有研究探讨了梭梭光合器官(梭梭叶退化, 由同化枝代替叶进行光合作用) 对于干旱环境的适应性^[7]。然而, 植物长期生长在干旱的恶劣环境中, 在形态结构及生理功能上形成的适应特征不仅仅表现在植物叶片形态结构适应性上^[8], 还体现在向叶片持续输送水分的能力, 即木质部解剖结构和水分输送有效性及安全性的适应性上^[9]。目前, 已有关于灰毛滨藜^[10]、贺兰丁香^[11]、麻黄^[12]、扁担木^[13]、胡杨^[14]等植物木质部解剖结构对环境适应性的报道, 未见梭梭次生木质部解剖结构对于干旱荒漠环境的形态可塑性方面的研究报道。拟通过研究古尔班通古特沙漠南缘 2 种土壤类型梭梭次生木质部解剖结构特征, 揭示梭梭次生木质部形态解剖对于干旱环境的可塑性。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

古尔班通古特沙漠是中国第 2 大沙漠, 地理位置 44°15—46°50' N, 84°50'—91°20' E 之间, 玛纳斯河以东及乌伦古河以南地区, 准噶尔盆地的中央, 面积 4.88×10⁴ km², 海拔 300~600 m。沙漠区为温带干旱荒漠气候, 年平均温度 5~5.7℃, 极端最高气温 40℃以上, 极端最低气温<-40℃, 年蒸发量 2 000~2 800 mm, >17.2 m·s⁻¹ 的大风天数沙漠中部到边缘 25~77 d 不等。沙漠中几乎无地表径流, 地下水位较深, 边缘>5 m, 内部>16 m, 年降雨量为 80~160 mm。冬季一般积雪深度 10~30 cm。沙漠土壤以固定、半固定风沙土占绝对优势。固定风沙土主要出露于垄间低地及沙垄中下部, 半固定风沙土多分布于沙垄中部和中上部。与塔克拉玛干沙漠等一些著名沙漠相比, 该沙漠中沙生和耐旱植物种类较丰富, 生活型多样。

1.2 研究方法

1.2.1 样品采集 根据制片的目的是要求, 选择具有代表性的试验材料。在本试验中, 分别取土质类型(垄间)和沙质类型(迎风坡)2 种不同土壤类型, 每土壤类型随机选择树龄为 5~6 年生的梭梭 4 株, 共选择 8 株(2 种土壤类型梭梭外貌及树轮数量

特征分别见图 1、表 1)。在基径处截取圆盘, 用锋利的刀片将材料分割成矩形块, 分割块宜小不宜大, 放入 FAA 固定液里固定。



注:a.土质类型, b.沙质类型

图 1 2 种土壤类型梭梭外貌

Fig. 1 Appearance of *H. ammodendron* in loam and sandy tape

表 1 不同土壤类型梭梭树轮特征

Table 1 Tree-ring characteristics of *H. ammodendron* in different edaphic type

指标	沙质类型	土质类型	<i>F_v</i> 值	<i>p_v</i>
树轮宽度/mm	1.21	1.25	8.764**	0.008 5
浅棕色带宽度/mm	0.51	0.57	0.502*	0.045 4
浅棕色带比例/%	42.25	47.45	0.492*	0.036

1.2.2 次生木质部解剖特征测定 将 FAA 固定液里固定的样本分为两部分: 一部分取靠近形成层的边材用做离析材料, 用硝酸-铬酸离析液进行组织离析, 再用番红染色后制成临时装片, 在 100 倍光学显微镜下测量纤维分子长度、宽度、壁厚, 导管分子长度、宽度、壁厚等指标, 每项指标随机测量 50 组以上, 取其平均值。另一部分材料劈成火柴杆大小(约 1 cm 长、3 mm×3 mm 的长条), 水煮软化后, 进行徒手切片, 切取横切面和径切面 2 个切面的切片, 厚度约 16 μm。用番红和苏木精的混合液染色, 酒精漂洗, 二甲苯透明, 中性树胶封片。显微镜下测量导管个数、导管频率、导管复孔率、射线条数等指标, 每项指标测量 50 组。其中导管频率为横切面上导管的面积占树轮总面积的比例, 导管复孔率为横切面上复导管孔的面积占导管孔总面积的比例, 测量导管和纤维长度时从其尾部算, 宽度取最宽处。Vulnerability 值为平均导管直径除以单位面积导管数

量;Mesomorphy 值为 Vulnerability 值乘以平均导管长度^[15]。可塑性指数(Plasticity index, PI)参考 Ashton^[16]等(1998)的计算公式: $PI=1-x/X$,其中, x 为各性状的最小平均值, X 为最大平均值。

2 结果与分析

2.1 梭梭树轮形态特征

梭梭的树轮大多纹理清晰,越接近髓心部分树轮的颜色越深。树轮由深棕色带和浅棕色带组成。一条深棕色带和一条浅棕色带组成一条完整生长带(生长轮)。梭梭树轮上可以观察到数量很多明显的裂痕,大小不一,多数呈纵向指向髓心,使得梭梭的年轮线不能闭合,呈现断轮现象,同时裂痕周围的年轮向内收缩,这是劈裂生长的一个明显特征—缢缩(图 2)。

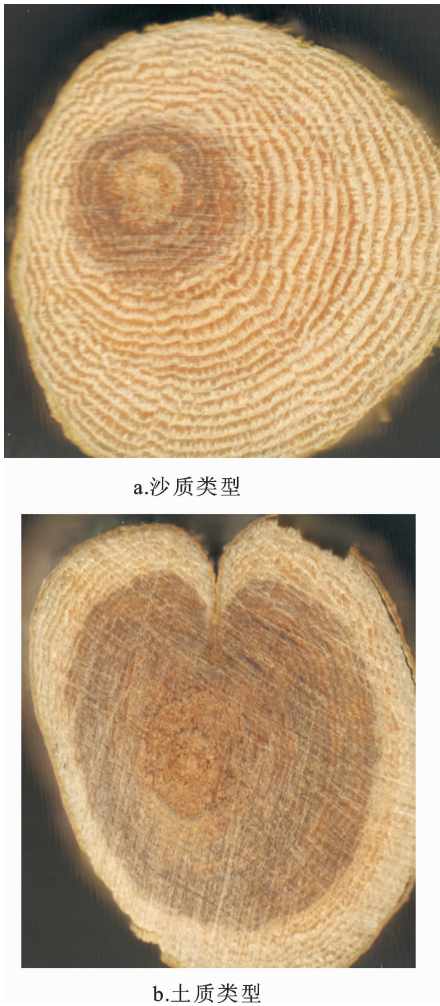


图 2 梭梭树轮扫描图片

Fig. 2 Scanning image of cross section of *H. ammodendron*

2.2 梭梭次生木质部解剖结构

从梭梭次生木质部横切面观察发现,梭梭生长

轮线清晰可见,生长轮内深棕色带和浅棕色带之间的过渡不明显,属于渐变(图 2,图 3A,图 3B)。次生木质部的导管有宽导管和窄导管 2 种(图 3A,图 3B),形状多为圆形(图 4A,图 4D)或纺锤形(图 4B,图 4C)。导管分布频率约为 68%(表 2),2~18 个导管聚集分布形成复孔呈倒“V”字形,“V”开口方向都由年轮中的深棕色带指向浅棕色带(图 3A,图 3B),复孔率>60%(表 2);大多数导管分布于深棕色带中(图 3A,图 3B)。梭梭次生木质部具射线细胞,射线细胞多数为长椭圆形,单列或多列排列,射线细胞壁有明显增厚现象(图 3A,图 3B,图 5a),这可能是梭梭适应干旱荒漠气候的表现,具体原因有待进一步研究。从次生木质部径切面可以看出导管呈束状分布,且导管和纤维交替分布(图 3C,图 3D)。纤维细胞壁明显增厚(图 5b)。沙质类型和土质类型梭梭 Vulnerability 值分别为 0.11 和 0.12,差异不显著;2 种土壤类型间 Mesomorphy 值差异不显著(表 2)。

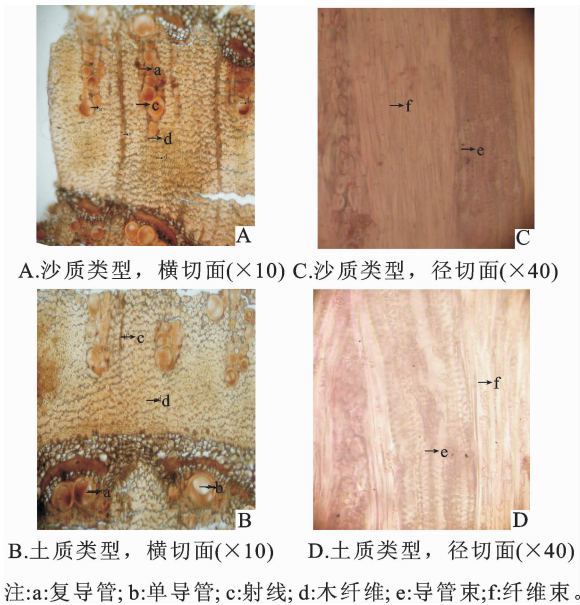


图 3 梭梭树轮解剖结构

Fig. 3 Anatomical structure in *H. ammodendron* tree-ring

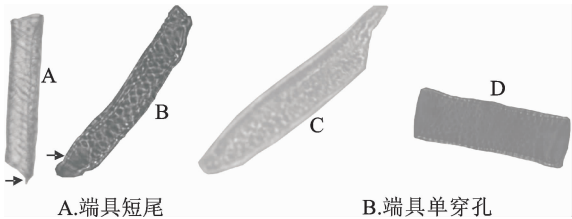


图 4 梭梭导管结构(沙质类型,×100)

Fig. 4 Vessel structure of *H. ammodendron* (Sandy type, ×100)

表 2 梭梭次生木质部解剖结构

Table 2 Anatomical characteristics of secondary xylem of

H. ammodendron.

指标(平均值)	沙质类型	土质类型	<i>F</i>	<i>P</i>
导管个数/(n·mm ⁻²)	119.00	118.00	0.053	2.046
导管长度/μm	101.97	91.44	12.675 *	0.005
导管内径/μm	12.65	14.06	3.623	0.964
导管壁厚/μm	2.75	2.67	5.095 *	0.027
导管频率/%	69.73	66.26	6.068 *	0.049
导管复孔率/%	67.73	63.69	6.901 *	0.043
纤维长度/μm	321.43	325.59	109.845 **	0.007
纤维宽度/μm	12.63	13.2	2.129	1.752
纤维壁厚/μm	4.14	3.67	6.271 *	0.049
射线条数/(n·mm ⁻²)	8.00	8.00	3.685	0.875
Vulnerability 值	0.11	0.12	2.413	0.143
Mesomorphy 值	10.84	10.90	0.027	0.871

导管分子的数量、大小影响木材的粗糙度、孔隙率、表面涂饰性和用途等,也一定程度反映该树种的进化程度。沙质类型的导管个数、导管内径、纤维宽度以及射线条数与土质类型差异不显著。沙质类型的导管壁厚、导管频率、导管复孔率和纤维壁厚显著高于土质类型($p<0.05$)。沙质类型导管长度极显著高于土质类型($p<0.01$),而纤维长度则极显著低于土质类型($p<0.01$,表 2)。

2.2 梭梭次生木质部解剖结构可塑性

梭梭在不同土壤类型中的进化导致了更宽的环境适应^[17],这种适应表现在表型可塑性上。结果表明,沙质类型和土质类型梭梭次生木质部结构各指标均表现出一定的可塑性。土质类型梭梭次生木质部特征的可塑性大于沙质类型。2 种土壤类型次生木质部解剖特征中,纤维长度和射线高度的可塑性最低;导管壁厚的可塑性最高,沙土类型和土质类型分别达 0.26 和 0.50(图 6)。

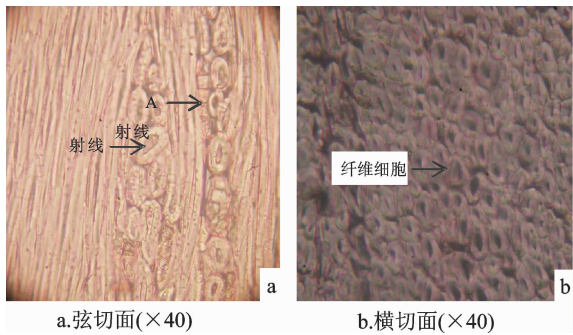


图 5 沙土类型梭梭射线和纤维结构

Fig. 5 Ray and fiber tissue structure of *H. ammodendron* in sandy type

3 结论与讨论

3.1 梭梭次生木质部解剖结构对干旱环境的适应性

古尔班通古特沙漠多年平均降水在 70~150 mm 之间,蒸发量>2 000 mm,属典型干旱内陆气

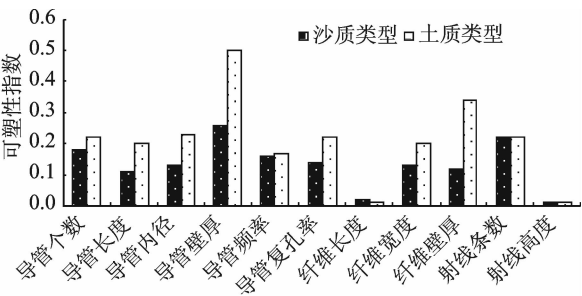


图 6 梭梭次生木质部各指标的可塑性指数

Fig. 6 Secondary xylem plasticity indices of *H. ammodendron*

候。长期生长在干旱环境下,2 种土壤上梭梭次生木质部在均表现出明显的抗旱性。Vulnerability 值和 Mesomorphy 值是 Carlquist^[15](1992)提出的,值的大小表征着次生木质部输水分和养分的有效性和安全性。低的 Vulnerability 值和 Mesomorphy 值(分别<1 和 50)表明该植物具超旱生性。梭梭次生木质部的值分别为 0.11 和 10.85(表 2),说明梭梭旱生性能十分突出。梭梭次生木质部有宽、窄 2 种类型的导管,并相伴存在,导管壁增厚,导管频率和导管复孔率都较高,导管个数较多,纤维壁较厚等特点^[18]。在土壤和大气干旱双重作用下,梭梭导管壁厚度达 2.67~2.75 μm(表 2),导管壁增厚是木质素渗入细胞壁并填充细胞壁构架的结果,从而加大细胞壁的硬度,增强了导管壁的机械支持力或抗压强度,可有效降低大口径导管的脆弱性^[19]。梭梭纤维壁也较厚,平均达 3.91 μm(表 2,图 5b)。厚壁的机械组织(导管和纤维组织)可以使梭梭抗御沙漠地区风大沙多所造成的损伤,具有积极的生态学意义^[10-20]。梭梭次生木质部宽、窄导管并存(图 3A,图 3B),这是因为在沙漠中,降水稀少,为了维持生存,首先要保证植物体内水分运输的安全性,因此梭梭具有较多的窄导管。同时,在偶尔脉冲式降水时梭梭还需要进行高的代谢活动和蒸腾作用,梭梭次生木质部中也具有直径相对较大的宽导管,提高水分运输效率^[21]。梭梭导管复孔率高,平均为 65.71%(表 2)。复孔率高意味着导管共有的相邻壁面积增加,相邻的细胞壁纹孔可形成途径通道。这样一条通道堵塞了,水分和养分仍然可通过复合通道的其他途径继续运输^[22]。

3.2 梭梭次生木质部的可塑性

表型(Phenotype)是遗传基因与环境因子相互作用而塑造的结果,对生物在异质环境中生存至关重要,特别是对不能移动的植物有机体^[23]。适应是植物个体对变化环境所作出的形态和生理的调整。多数有机体,特别是植物通过表型改变来响应环境的变化,所以表型可塑性常被认为是植物对环境异质性的一种适应。2 种土壤类型中,与土质类型相比,沙质

类型的导管壁厚、导管频率、导管复孔率、导管长度和纤维壁厚高于土质类型,但纤维长度则极显著低于土质类型(表 2)。这表明沙漠环境的差异对梭梭次生木质部细胞构造有影响^[24],沙质类型梭梭比土质类型梭梭具有更强的抗旱性。这是因为沙质类型粘土和粉沙含量低于土质类型,保水性差,以及沙丘形态和气流之间相互作用影响导致沙质类型土壤含水量低于土质类型^[25-26]。要维持生存和正常生长,梭梭需要形成与土壤水分条件相适应的结构。

综上所述,梭梭次生木质部解剖结构表现出超强的旱生特性,以适应干旱和风沙环境。同时,沙漠中环境条件的细微变化也会导致梭梭改变自身性状,这正是梭梭次生木质部解剖结构具有可塑性的结果。不同土壤类型梭梭次生木质部解剖结构的差异表明,可塑性主要表现为对水分条件的响应。正因为具有较强的可塑性,古尔班通古特沙漠的梭梭具有更宽的生态幅和更好的耐旱性,可以占据多样化的生境,从而成为该沙漠的优势种^[3]。

参考文献:

[1] SCHLICHTING C D, SMITH H. Phenotypic plasticity; linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes[J]. *Evolutionary Ecology*, 2002, 16: 189-211.

[2] SLADE A J, HUTCHINGS M J. The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechorm ahederacea* [J]. *Journal of Ecology*, 1987, 75: 95-112.

[3] SULTAN S E. Phenotypic plasticity and plant adaptation[J]. *Acta Botanica Neerlandica*, 1995, 44: 363-383.

[4] 王绍辉,张福漫. 黄瓜叶表面特性与生态适应性[J]. *生态学报*, 2003,23(1):199-204.

WANG S H, ZHANG F M. Studies on relationship between the ecophysiological feature and leaf characteristics of cucumber[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(1): 199-204. (in Chinese)

[5] 郭泉水,谭德远,刘玉军,等. 梭梭对于旱的适应及抗旱机理研究进展[J]. *林业科学研究*,2004,17(6):796-803.

GUO Q S, TAN D Y, LIU Y J, *et al.* Advance in studies of *Haloxylon* Bunge. s mechanism of adaption and resistance to drought[J]. *Forest Research*, 2004, 17(6): 796-803. (in Chinese)

[6] 梁远强,任步远,王永红,等. 新疆梭梭林更新技术研究[J]. *新疆农业科学*,1990(5):218-220.

[7] 公维昌,庄丽,赵文勤,等. 两种盐生植物解剖结构的生态适应性[J]. *生态学报*,2009,29(12):6764-6771.

GONG W C, ZHUANG L, ZHAO W Q, *et al.* Anatomical structureand ecological adaptability of two kinds of halophytes (*Haloxylon ammondendron* Chenopodiaceae and *Tamarix ramosissbna* Amaranthaceae) [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(12): 6764-6771. (in Chinese)

[8] GIVNISH T J. Optimal stomatal conductance, allocation of energy between leaves and roots, and the marginal cost of

transpiration[M]//Ewers F W. On the economy of plant form and function. Madison: SSSA, 1986: 171-213.

[9] MCCULLOH K A, SPERRY J S, ADLER F R. Murray's law and the hydraulic versus mechanical functioning of wood[J]. *Functional Ecology*, 2004, 18(6): 931-938.

[10] 李广毅,高国雄,吕悦来,等. 灰毛滨藜茎解剖结构与抗逆性研究[J]. *西北林学院学报*,1995,10(3):16-20.

LI G Y, GAO G X, LV Y L, *et al.* Study on the anatomical struecture of the stem and adverse resistance of *Atriplex Canescens* Fames[J]. *Journal of Northwest Forestry College*, 1995, 10(3): 16-20. (in Chinese)

[11] 燕玲,李红,贺晓,等. 阿拉善地区 9 种珍稀濒危植物营养器官生态解剖观察[J]. *内蒙古农业大学学报*,2000,21(3):65-71.

YAN L, LI H, HE X, *et al.* Ecological anatomy of nine priority species in Alashan area[J]. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University*, 2000, 21(3): 65-71. (in Chinese)

[12] 吴树明,马瑞君,王凤春. 两种麻黄根与茎次生木质部的解剖与进化和干旱环境的关系[J]. *西北植物学报*,1994,14(6): 14-18.

WU S M, MA R J, WANG F C. Anatomy and adaptablty to desert on root and stem secondary xylems of 2 plants of *Ephedra*[J]. *Acta Bot. Boreal. - Occident. Sin.*, 1994, 14(6): 14-18. (in Chinese)

[13] 史刚荣,程雪莲,刘蕾,等. 扁担木叶片和次生木质部解剖和水分生理特征的可塑性[J]. *应用生态学报*,2006,17(10): 1801-1806.

SHI G R, CHENG X L, LIU L, *et al.* Anatomical and water physiological plasticity of *Grewia biloba* var. *parviflora* leaf and secondary xylem[J]. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 2006, 17(10): 1801-1806. (in Chinese)

[14] 徐茜,陈亚宁. 胡杨茎木质部解剖结构与水力特性对于旱胁迫处理的响应[J]. *中国生态农业学报*,2012, 20(8):1059-1065.

XU Q, CHEN Y N. Response of anatomy and hydraulic characteristics of xylem stem of *Populus euphratica* Oliv. to drought stress [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2012, 20(8):1059-1065. (in Chinese)

[15] CARLQUIST S. Wood anatomy in solanaceae: a survey[J]. *Allertonia*, 1992(6): 279-326.

[16] ASHTON P M S, OLANDER L P, BERLYN G P, *et al.* Changes in leaf structure in relation to crown position and tree size of *Betula papyrifera* within fire-origin stands of interior cedar-hemlock[J]. *Can. J. Bot.*, 1998, 76: 1180-1187.

[17] BAZZAZ F A. Plants in Changing Environments: Linking Physiologica, l Population, and Community Ecology[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.

[18] CARLQUIST S. Ecological strategies of xylem evolution[M]. Berkeley: University of California Press, 1975.

[19] 肖静,杨洪强. 植物导管分子分化和形成的生理生化机制[J]. *植物生理学通讯*,2004,40(2):141-142.

XIAO J, YANG H Q. The physiological and biochemical mechanism of tracheary element differentiation and formation in plants[J]. *Plant Physiology Communications*, 2004, 40(2): 141-142. (in Chinese)

[20] 胡云,燕玲,李红. 14 种荒漠植物茎的解剖结构特征分析[J]. 干旱区资源与环境,2006,20(1):202-208.
HU Y, YAN L, LI H. Studies on the anatomical characteristics of the stems of 14 desert plants[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2006, 20(1): 202-208.

[21] ZIMMERMANN M H. Functional xylem anatomy of angiosperms. In: Baas P, ed. New Perspectives in Wood Anatomy [M]. Dordrecht: Martinus Nijhoff /Dr. W. Junk Publishers. 1982: 59-70.

[22] TYREE M T, DAVIS S D, COCHARD H. Biophysical perspectives of xylem evolution: Is there a trade off of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction [J]. IAWA J, 1994, 15: 335-360.

[23] PINTADO A, VALLADARES F, SANCHO L G. Exploring phenotypic plasticity in the lichen *Ramallina capitata*: morphology, water relations and chlorophyll content in north and south facing populations[J]. Annals of Botany, 1997, 80: 345-353.

[24] 符韵林,徐峰,韦广绥,等. 南带产区杉木正常木与被压木的比较解剖研究[J]. 西北林学院学报,2005,20(3):160-164.

FU Y L, XU F, WEI G S, *et al.* Wood anatomy contrast of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) for normal tree and suppressed tree in southern growing district[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2005, 20(3): 160-164. (in Chinese)

[25] 王雪芹,张元明,蒋进,等. 古尔班通古特沙漠南部沙垄水分动态—兼论积雪融化和冻土变化对沙丘水分分异作用[J]. 冰川冻土,2006,28(2):262-268.
WANG X Q, ZHANG Y M, JIANG J, *et al.* Variation pattern of soil water content in longitudinal dune in the southern part of Gurbantunggut desert—how snow melt and frozen soil change affect the soil moisture[J]. Journal of Glaciology and Geocryology, 2006, 28(2): 262-268.

[26] 钱亦兵,吴兆宁,杨海峰,等. 古尔班通古特沙漠南部风沙土粒度分布的空间异质性[J]. 干旱区地理,2009,32(5):655-661.
QIAN Y B, WU Z N, YANG H F, *et al.* Spatial heterogeneity for grain size distribution of eolian sand soil in the southern Gurbantunggut desert[J]. Arid Land Geography, 2009, 32(5): 655-661. (in Chinese)

(上接第 70 页)

[10] 刘惠,赵平,王跃思,等. 华南丘陵区农林复合生态系统稻田二氧化碳排放及其影响因素[J]. 生态学杂志,2006,25(5):471-476.
LU H, ZHAO P, WANG Y S, *et al.* CO₂ emission and its affecting factors in paddy field of agroforestry ecosystem in South China hilly area[J]. Chinese Journal of Ecology, 2006, 25(5): 471-476. (in Chinese)

[11] 高东,鲁绍伟,饶良懿,等. 淮北平原四种土地利用类型非生长季土壤呼吸速率[J]. 农业工程学报,2011,27(4):94-99.
GAO D, LU S W, RAO L Y, *et al.* Soil respiration flux of four land-use types in non-growing season in North Plain ofHuai River [J]. Transactions of the CSAE, 2011, 27(4): 94-99.

[12] 刘文娟,李春友,张劲松,等. 华北低山丘陵区石榴-小麦间作系统的土壤呼吸特征[J]. 西北林学院学报,2012,27(3):17-22.
LIU W J, LI C Y, ZHANG J S, *et al.* Soil respiration of *Punica granatum*-Triticum aestivum intercropping system in hilly Aera of Northern China[J]. Journal of Northwest Forestry Univercity, 2012, 27(3): 17-22. (in Chinese)

[13] LUO Y, WAN S, HUI D, *et al.* Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie[J]. Nature, 2011, 413: 622-625.

[14] RYAN M G. Foliar maintenance respiration of subalpine and boreal trees and shrubs in relation to nitrogen content[J]. Plant, Cell and Environment, 1995, 18(7): 765-772.

[15] LAVIGNE M B, RYAN M G. Growth and maintenance respiration rates of aspen, black spruce and jack pine stems at northern and southern BOREAS sites[J]. Tree Physiology, 1997, 17: 543-551.

[16] DAVODSPM E A, BEIK E, BOONE R D. Soil water content and temperature as independent or confound factors controlling soil respiration in a temperature mixed hardwood forest[J]. Global Change Biology, 1998(4): 217-227.

[17] 董彬. 土壤湿度对鲁东南杨树人工林地土壤呼吸的影响[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2012,40(11):131-138.
DONG B. Effects of soil moisture on soil respiration in *Populus tremula* plantations in Southeast Shandong[J]. Journal of Northwest A&F University:Nat. Sci. Edi., 2012, 40(11): 131-138. (in Chinese)