



毛乌素沙地油蒿叶建成成本及相关叶性状沿降水梯度的变化

张治国¹ 魏海霞^{1,2,3*}

¹枣庄学院旅游与资源环境学院, 山东枣庄 277160; ²中国科学院青藏高原研究所高寒生态学与生物多样性重点实验室, 北京 100101; ³中国林业科学研究院荒漠化研究所, 北京 100091

摘要 干旱区植物在如何提高水分利用效率与降低叶建成成本之间可能存在一种权衡。我们假设: 与湿润区植物相比, 干旱区植物能通过调节叶功能性状之间的关系(如通过提高单位面积叶氮含量(N_{area})), 实现在相同的叶建成成本下具有更高的水分利用效率。为了验证这一假设, 该研究以毛乌素沙地的广布物种油蒿(*Artemisia ordosica*)为研究对象, 分析了油蒿叶建成成本沿降水梯度的变化规律及其与比叶面积(SLA)、单位质量叶氮含量(N_{mass})、 N_{area} 和叶碳稳定同位素比率($\delta^{13}C$)的关系。结果表明: 油蒿单位质量叶建成成本(CC_m)在不同降水条件下差异不显著, 而单位面积叶建成成本(CC_a)在不同降水条件下虽有显著差异, 但并未随降水减少而明显增加。油蒿 CC_m 与 SLA 无显著相关性, 与叶 $\delta^{13}C$ 值呈显著正相关关系。油蒿叶建成成本与 N_{area} 呈显著正相关关系, 但这种关系格局在低降水量(264 mm)区与高降水量(310–370 mm)区之间存在策略位移现象——即在相同叶建成成本下, 低降水量区植物比高降水量区植物具有更高的 N_{area} 。以上结果表明, 尽管高水分利用效率与高叶建成成本相关, 但与高降水量区植物相比, 低降水量区植物具有较高的 N_{area} 并没有导致其叶建成成本增加。

关键词 毛乌素沙地; 油蒿; 降水梯度; 叶建成成本; 策略位移现象

张治国, 魏海霞 (2019). 毛乌素沙地油蒿叶建成成本及相关叶性状沿降水梯度的变化. 植物生态学报, 43, 979–987. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0149

Variations of leaf construction cost and leaf traits within the species of *Artemisia ordosica* along a precipitation gradient in the Mau Us sandy land

ZHANG Zhi-Guo¹ and WEI Hai-Xia^{1,2,3*}

¹Department of Tourism and Resource Environment, Zaozhuang University, Zaozhuang, Shandong 277160, China; ²Key Laboratory of Alpine Ecology and Biodiversity, Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; and ³Institute of Desertification Studies, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract

Aims There would be a trade-off between enhancing water use efficiency and decreasing leaf construction cost in arid plants. We hypothesized that plants in lower precipitation areas could have higher water use efficiency at a given leaf construction cost compared to plants in higher precipitation areas by altering relationships between leaf functional traits (i.e. increasing area-based leaf nitrogen concentration, N_{area}).

Methods *Artemisia ordosica* is a widespread species in the Mau Us sandy land. Variations of leaf construction cost of *A. ordosica* along a precipitation gradient and its relationships to other leaf traits such as specific leaf area (SLA), mass-based leaf nitrogen concentration (N_{mass}), N_{area} and leaf stable carbon isotopes ratio ($\delta^{13}C$) value were analyzed.

Important findings There were no significant differences in mass-based leaf construction cost (CC_m) among different precipitation areas. Although area-based leaf construction cost (CC_a) showed significant differences among different precipitation areas, they did not increase significantly with decreasing precipitation. The relationship between CC_m and SLA was not significant while CC_m positively correlated with leaf $\delta^{13}C$ value. There was a strategy shift in the positive relationship of leaf construction cost to N_{area} between plant-groups in the lowest precipitation (264 mm) areas and other higher precipitation (310–370 mm) areas, i.e. plants from low precipitation areas have higher N_{area} at a given leaf construction cost. Our results indicated that although high water use

收稿日期Received: 2019-06-18 接受日期Accepted: 2019-11-15

基金项目: 国家自然科学基金(41301047)和中国博士后科学基金(2014M561076)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (41301047), and the China Postdoctoral Science Foundation (2014M561076).

* 通信作者Corresponding author (weihaixia0721@163.com)

efficiency was accompanied by high leaf construction cost, the high N_{area} for plants from lower precipitation areas did not increase their leaf construction cost.

Key words Mau Us sandy land; *Artemisia ordosica*; rainfall gradient; leaf construction cost; strategy shift

Zhang ZG, Wei HX (2019). Variations of leaf construction cost and leaf traits within the species of *Artemisia ordosica* along a precipitation gradient in the Mau Us sandy land. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 979–987. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0149

叶建成成本是植物在碳收获过程中所必需的成本投资,常以构建单位质量(面积)叶片所需要的葡萄糖当量表示(Williams *et al.*, 1987)。不同物种间和不同环境条件下植物叶建成成本的变化反映了植物的能量利用策略和对环境的适应能力(P'yankov *et al.*, 2001; Villar & Merino, 2001; 董周焱等, 2015; 汤松波等, 2017)。研究表明,具有较低叶建成成本的植物往往具有较高的生长速率(Poorter & Villar, 1997; Cavatte *et al.*, 2012)和较强的入侵能力(宋莉英等, 2009; 屠臣阳等, 2013; 张靖梓等, 2016; Li *et al.*, 2017)。植物叶建成成本主要受到光照强度(Poorter *et al.*, 2006; Zhu *et al.*, 2016)、 CO_2 浓度(Nagel *et al.*, 2005)、土壤氮含量(Poorter & de Jong, 1999)以及水分(Falcão *et al.*, 2017)等环境因子的影响。此外,植物叶片的其他关键性状如叶寿命、比叶面积(SLA)和叶氮含量等也会影响叶建成成本(Zhang *et al.*, 2012; Ronzhina & Ivanov, 2014)。

在干旱和半干旱生态系统中,水分是决定植物叶性状变化的主要因子(李永华等, 2005; Wei *et al.*, 2011, 2016)。目前关于水分对叶建成成本影响的研究较少,植物在受到干旱胁迫时,叶建成成本更高或更低依然不明确(Villar & Merino, 2001; Falcão *et al.*, 2017)。理论上,在干旱和半干旱地区,干旱胁迫可能会导致一些化合物的累积,这些化合物(脂质)可能有助于植物组织防止水分的散失等干旱适应,但由于这些物质的合成需要较高的能量,植物叶建成成本可能增加。此外,以往研究表明,随着降水的减少,植物可通过降低SLA或提高单位质量叶氮含量(N_{mass})的方式来提高水分利用效率(Wright *et al.*, 2001; Turner *et al.*, 2008; Wei *et al.*, 2011, 2016)。具有较低SLA和较高 N_{mass} 的叶片往往具有高的建成成本(Nagel & Griffin, 2001; 陈飞宇等, 2006; Zhang *et al.*, 2012)。综上所述,干旱区植物在提高水分利用效率(高的单位面积叶氮含量, N_{area})与降低叶建成成本之间可能存在一种权衡(Wright *et al.*, 2003; Prentice *et al.*, 2014),与湿润区植物相比,干旱区植物可能通过调节叶功能性状之间的关系(如通过提高

N_{area}),实现在相同的叶建成成本下具有更高的水分利用效率。但是,这种预测仍有待验证,尤其需要同一物种沿降水梯度的观测数据加以验证。

油蒿(*Artemisia ordosica*)是中国北方沙地上常见的优势荒漠植物,尤其是在毛乌素沙地,油蒿分布面积占毛乌素沙地总面积的31.2%,对当地的防风固沙以及维护整个生态系统的稳定性具有重要作用(张军等, 2007)。在毛乌素沙地,沿着从东南到西北的降水梯度(250–400 mm),本研究通过分析两类沙地生境(固定沙地和半固定沙地)下油蒿叶建成成本沿降水梯度的变化规律及其与其他叶性状的相关关系,拟解决两个问题:(1)油蒿叶建成成本随着降水的减少是否增加?(2)在相同叶建成成本下,降水量较低地区的油蒿是否具有更高的 N_{area} ?进而探讨沙地油蒿对气候干旱的适应机制,为预测全球变化背景下该地区沙地生态系统变化趋势提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况与研究点选择

毛乌素沙地是中国四大沙地之一,位于内蒙古、陕西和宁夏的交界地带(37.45°–39.37° N; 107.33°–111.50° E),总面积近4.22万 km^2 。毛乌素沙地气候属于典型的半干旱大陆性气候,从东南到西北,年平均气温从9.0 °C下降到6.0 °C,年降水量从400 mm下降到250 mm,60%–80%的降水集中在7到9月份,年蒸发量1 800–2 500 mm,干燥度由东南的0.8增加到西北的2.5。该地区主要植被类型为典型草原和荒漠草原,油蒿是分布最广的沙生植被,主要分布在固定和半固定沙地上。

在毛乌素沙地,沿着油蒿自然分布区的降水梯度,从东南到西北一共选择了4个气温差异不大,但降水量明显不同的研究点。以GPS定位各研究点的经纬度和海拔(表1),基于我国北方142个气象站点的气象数据(1983–2007年),通过克里金插值法获得各个研究点的实际降水量和气温数据。4个研究点多年平均降水量分别为370、353、310和264 mm,基

本上覆盖了毛乌素沙地的降水范围,反映了油蒿自然分布区降水的梯度变化(表1)。

在每个研究点,选择两类不同退化程度的沙地生境(固定沙地和半固定沙地)进行植物和土壤样品的采集。在本研究中,对固定和半固定沙地生境的界定主要依据植被盖度(>40% vs. 20%–40%)和土壤结皮厚度(灌丛下和灌丛间结皮厚度>1 cm vs. 灌丛下结皮厚度0.5–1 cm)(Wu & Ci, 2002)。对于两类沙地生境,分别设置3个5 m × 5 m的样方进行植物和土壤样品的采集,共设置了24个采样样方。

1.2 植物与土壤样品的采集和测定

在植物生长季,在每一个采样样方中分别选取3株健康的油蒿植株,对于选定的植株,在4个方向上选取灌丛外部的4–5个分枝作为采样枝,选取采样枝的中上部进行植物叶片样品的采集。采集完全展开且保持完整的成熟叶片50–100 g,随机选取50片叶片进行SLA的测定,其余装入大信封中,带回实验室内进行分析测定。

在每个研究点,另选取100片油蒿叶片,采用硫酸纸称质量法进行叶面积的测定,同时用游标卡尺测定100片叶片的长度和宽度,据此建立油蒿叶面积与叶长和叶宽的回归方程。根据建立的回归方程和每一个叶片样品叶长和叶宽的测定数据,估算样品叶面积,SLA为样品叶面积与对应叶干质量(70 °C烘干48 h)的比值。将油蒿叶片样品在实验室内105 °C杀青0.5 h,之后70 °C烘干48 h至恒质量,用粉碎机粉碎,过80目筛,进行单位质量叶氮含量(N_{mass})、叶碳稳定同位素比率($\delta^{13}\text{C}$)、灰分含量和热值的测定。 N_{mass} 的测定采用凯氏定氮法, N_{area} 为 N_{mass} 与SLA的比值。在中国科学院青藏高原研究所环境

变化与地表过程重点实验室用质谱仪测定植物叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值,以PDB (Pee Dee Belemnite)为标准,根据下面公式进行计算: $\delta^{13}\text{C} = [({}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C})_{\text{s}}/({}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C})_{\text{sta}} - 1] \times 1000$, $({}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C})_{\text{s}}$ 和 $({}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C})_{\text{sta}}$ 分别是测定样品和PDB标样的稳定同位素比值。灰分含量采用直接灰化法测定,热值直接用SDCM-IIIa氧弹式热量计测定,每个样品3次重复,3次重复间的相对变化率不超过2%。

本研究采用Williams等(1987)的方法估算叶建成成本: $CC_{\text{m}} = [(0.06968Hc - 0.065) \times (1 - A) + (kN_{\text{mass}}/14.0067) \times 180.15/24]/E_{\text{G}}$ 。其中 CC_{m} 为单位质量叶建成成本($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$); Hc 为热值($\text{kJ} \cdot \text{g}^{-1}$); A 为灰分含量($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$); k 为含氮化合物中氮的价态(硝态氮为+5,铵态氮为-3); E_{G} 为生长效率。根据大量研究, E_{G} 一般为0.89 (Williams *et al.*, 1987)。本研究假设植物的氮来源均为硝态氮,因为在大多数生境下硝态氮是高等植物最主要的氮源(Villar & Merino, 2001),而铵态氮仅在苔原地区是植物的主要氮来源(Atkin *et al.*, 1993)。单位面积叶建成成本(CC_{a})为 CC_{m} 与SLA的比值。

在每一个样方中采集0–20 cm深度的土壤用于土壤全氮含量的分析,土壤全氮含量用凯氏定氮法测定。

1.3 数据分析

同一研究点两类沙地生境间土壤全氮含量的差异采用独立样本 t 检验。不同降水条件下土壤全氮含量和油蒿叶建成成本的差异采用单因素方差分析和Turkey多重比较进行分析。

采用简单线性回归方程分析油蒿叶建成成本与叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值、SLA、 N_{mass} 及 N_{area} 的相关关系。上述叶性

表1 毛乌素沙地研究点气候和土壤特征

Table 1 Climatic and soil characteristics of study sites in the Mau Us sandy land

	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Altitude (m)	年降水量 Annual precipitation (mm)	年蒸发量 Annual pan-evaporation (mm)	年平均气温 Annual mean temperature (°C)	土壤全氮含量 Soil total N concentration ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	
							固定沙地 Fixed sandy land	半固定沙地 Semi-fixed sandy land
榆林 Yulin	109.87°	38.62°	1 210	370	1 890	8.6	0.28 ± 0.049 ^{aBC}	0.18 ± 0.075 ^{bA}
乌审旗 Uxin Qi	108.64°	38.16°	1 270	353	2 322	8.7	0.24 ± 0.012 ^{aC}	0.07 ± 0.016 ^{bB}
鄂托克前旗 Otog Qianqi	108.46°	37.70°	1 320	310	2 133	8.8	0.32 ± 0.052 ^{aAB}	0.19 ± 0.038 ^{bA}
鄂托克旗 Otog Qi	108.06°	39.06°	1 420	264	2 450	7.6	0.37 ± 0.039 ^{aA}	0.19 ± 0.018 ^{bA}

不同大写字母表示土壤全氮含量在不同研究点差异显著($p < 0.05$); 不同小写字母表示土壤全氮含量在沙地生境间差异显著($p < 0.05$)。

Different uppercase letters indicate significant differences in soil total N concentration among study sites; different lowercase letters indicate significant differences in soil total N concentration between two sandy land habitats.

状关系在不同降水条件下的差异用协方差进行分析。协方差分析常用来检验几条回归线之间斜率和截距的差异。采用多元线性回归的偏相关分析评价降水和土壤全氮含量对油蒿叶建成成本的相对影响。

所有数据分析都在SPSS 16.0中进行,所有显著性水平都是 $p < 0.05$ 。

2 结果和分析

2.1 不同沙地生境和降水条件下土壤全氮含量的比较

在4个研究点,土壤全氮含量在两类沙地生境间均存在显著差异,固定沙地的土壤全氮含量要显著高于半固定沙地(表1)。土壤全氮含量在不同降水条件下也存在显著差异(表1),在固定沙地中,土壤全氮含量随降水的增加而降低,但在半固定沙地中则没有明显的变化规律(表1)。

2.2 油蒿叶建成成本与热值、灰分以及叶氮含量的关系

油蒿 CC_m 与热值呈显著正相关关系,与灰分含量呈显著负相关关系,而与 N_{mass} 呈弱正相关关系(图1)。热值与灰分含量是决定 CC_m 变化的主要因子。

2.3 不同沙地生境和降水条件下油蒿叶建成成本的比较

CC_m 常用来解释叶片生化组分差异性的生物学意义,而 CC_a 则主要从成本-效益的角度来评估植物进行光合作用的能量投资。在降水量最高的研究点,

油蒿在固定沙地上的 CC_m 显著高于半固定沙地,而在其他3个研究点无显著差异(图2A)。与 CC_m 不同, CC_a 在两类沙地生境间的显著差异出现在降水量最低的研究点(图2B)。

油蒿 CC_m 在不同降水条件下差异不显著(图2A),而 CC_a 在不同降水条件下尽管有显著差异,但沿降水梯度并没有表现出一定的变化规律(图2B)。

偏相关分析表明,油蒿 CC_m 与降水量无显著相关关系,但随土壤全氮含量的增加而增加,而 CC_a 与降水量和土壤全氮含量均呈显著正相关关系(表2)。

2.4 油蒿叶建成成本与其他叶性状的关系

油蒿 CC_m 与 SLA 无显著相关性(图3A),但油蒿 CC_m 和 CC_a 与 N_{area} 呈显著正相关关系,且这种关系格局在低降水量(264 mm)区和其他3个高降水量(310–370 mm)区之间存在策略位移现象(图3C,斜率3.51 vs. 1.73, $p > 0.05$,截距 $p < 0.05$;图3D,斜率0.012 vs. 0.005, $p > 0.05$,截距 $p < 0.05$),即在相同叶建成成本下,低降水量区植物比高降水量区植物具有更高的 N_{area} 。

油蒿叶建成成本与叶 $\delta^{13}C$ 值呈显著正相关关系,即沿着降水梯度,随着叶 $\delta^{13}C$ 的增加,油蒿叶建成成本增加(图3E、3F)。

3 讨论

叶建成成本作为衡量植物能量利用效率的重要指标,反映了植物适应环境的能量策略(Penning de Vries *et al.*, 1974; Villar & Merino, 2001)。关于植物

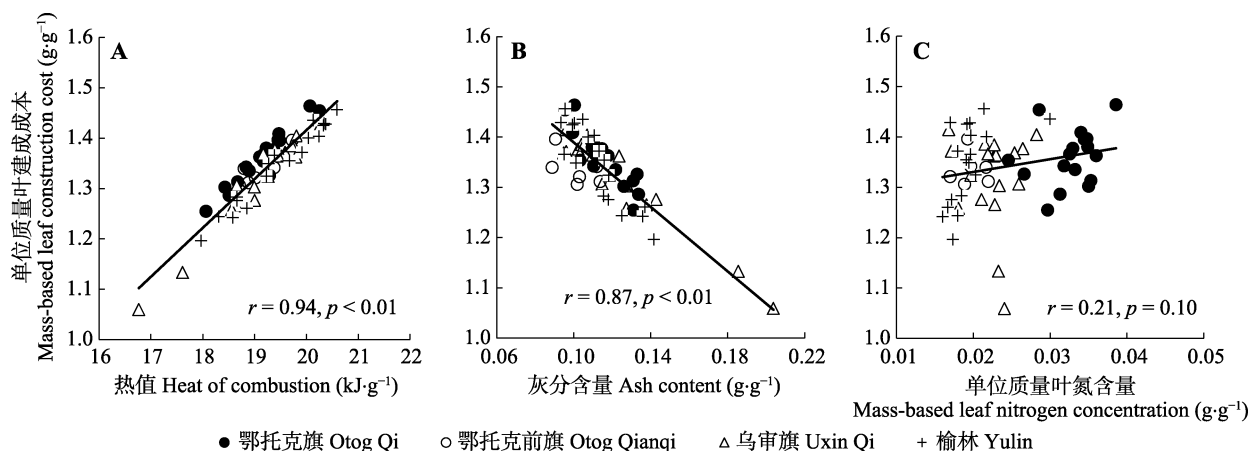


图1 沿降水梯度油蒿叶片单位质量建成成本与热值(A)、灰分含量(B)和单位质量叶氮含量(C)的关系。

Fig. 1 Relationships between mass-based leaf construction cost and heat of combustion (A), ash content (B) and mass-based leaf nitrogen concentration (C) of leaves within species of *Artemisia ordosica* along a precipitation gradient.

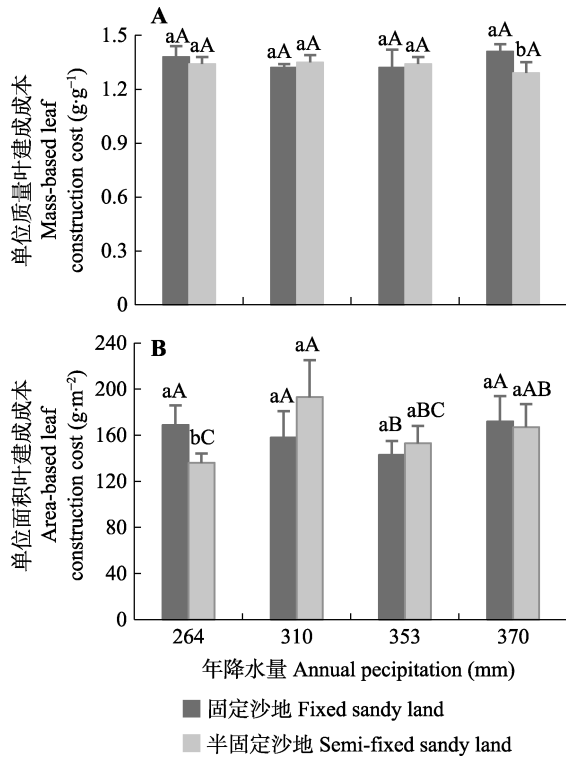


图2 不同沙地生境和降水条件下油蒿叶片单位质量建成成本(A)和单位面积建成成本(B)的比较(平均值+标准偏差)。不同大写字母表示建成成本在不同降水条件下差异显著($p < 0.05$); 不同小写字母表示建成成本在沙地生境间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 2 Comparisons of mass-based leaf construction cost (A) and area-based leaf construction cost (B) of *Artemisia ordosica* between two sandy land habitats and among different precipitation areas (mean + SD). Different uppercase letters indicate significant differences in leaf construction cost among different precipitation areas; different lowercase letters indicate significant differences in leaf construction cost between two sandy land habitats.

表2 沿降水梯度油蒿叶片单位质量建成成本(CC_m)和单位面积建成成本(CC_a)与降水和土壤全氮含量的偏相关分析

Table 2 Partial correlation coefficients for relationships of mass-based leaf construction cost (CC_m) and area-based leaf construction cost (CC_a) to annual precipitation and total soil nitrogen content within species of *Artemisia ordosica* along a precipitation gradient

因变量 Dependent variables	土壤全氮含量 Soil total nitrogen content (mg·g ⁻¹)	年降水量 Annual precipitation (mm)
CC_m	0.28*	0.03
CC_a	0.27*	0.32*

*, $p < 0.05$.

叶建成成本对环境因子的响应仍存在争议。一些研究者认为, 植物在受到环境胁迫时, 叶建成成本会增加(Amthor, 1989; Villar & Merino, 2001; Fortunel *et al.*, 2012; Matías *et al.*, 2012); 但也有研究者认为, 植物在受到环境胁迫时会降低叶建成成本以增强对环境的适应能力(Pitelka, 1978; Suárez, 2005; Falcão

et al., 2017)。与以往研究不同, 本研究中, 随着降水的减少, 油蒿 CC_m 并没有表现出增加或降低的变化规律(图2A), 而偏相关分析结果也进一步表明降水对 CC_m 没有显著影响(表2)。通常 CC_m 是由叶片化学特性决定的, 因此, 植物 CC_m 沿着降水梯度的变化规律可能与叶片在不同降水条件下具有不同的生化组分有关。研究表明, 植物叶片中高能量投资组分与低能量投资组分呈正相关关系, 如蛋白质和矿质元素(Poorter, 1994; Poorter & Villar, 1997), 高能量投资组分之间呈负相关关系, 如蛋白质和油脂(Martínez *et al.*, 2002)。因此, 这种补偿机制有可能导致不同环境条件下植物具有相似的 CC_m 。在本研究中, 油蒿热值(与高能物质含量呈正相关关系)与灰分含量(与矿质元素含量呈正相关关系)沿着降水梯度较为一致的变化规律(数据没有列出)可能是导致不同降水条件下油蒿 CC_m 没有显著差异的主要原因。

本研究中, 不同沙地生境和降水条件下土壤全氮含量均存在显著差异(表1), 偏相关分析表明, 油蒿 CC_m 随土壤全氮含量的增加而增加(表2), 这与以往的研究结果(Griffin *et al.*, 1993, 1996; Poorter & de Jong, 1999)一致。Griffin等(1996)研究认为, 土壤中全氮含量的增加导致了叶片中氮含量的增加, 因叶片中的氮主要用于蛋白质的构建, 叶片蛋白质含量的增加降低了总体的非结构碳骨架的比率, 增加了高能量投资组分的比例, 从而增加了 CC_m 。我们前期的研究发现, 土壤全氮含量的增加并没有导致油蒿叶片中氮含量的增加(Wei *et al.*, 2011), 油蒿单位质量叶氮含量与 CC_m 相关性不显著, 因此, 土壤全氮含量对 CC_m 的影响可能并不是通过影响叶氮含量实现的。

植物对环境的适应往往表现为几个叶性状的组合, 而叶性状关系格局的变化体现了植物对环境变化的适应策略(Wright *et al.*, 2001; Wright & Westoby, 2002)。本研究中, 油蒿 CC_a - N_{area} 正相关关系在低降水量区(鄂托克旗, 264 mm)植物和其他3个高降水量区(榆林、乌审旗和鄂托克前旗, 310–370 mm)植物之间出现了策略位移现象(图3D), 在相同 CC_a 下, 低降水量区植物比高降水量区植物具有更高的 N_{area} , 而 N_{area} 的增加有助于提高植物光合生产力和水分利用效率(Turner *et al.*, 2008; Wei *et al.*, 2011, 2016), 这一生理生态机制在一定程度上解释了油蒿在毛乌

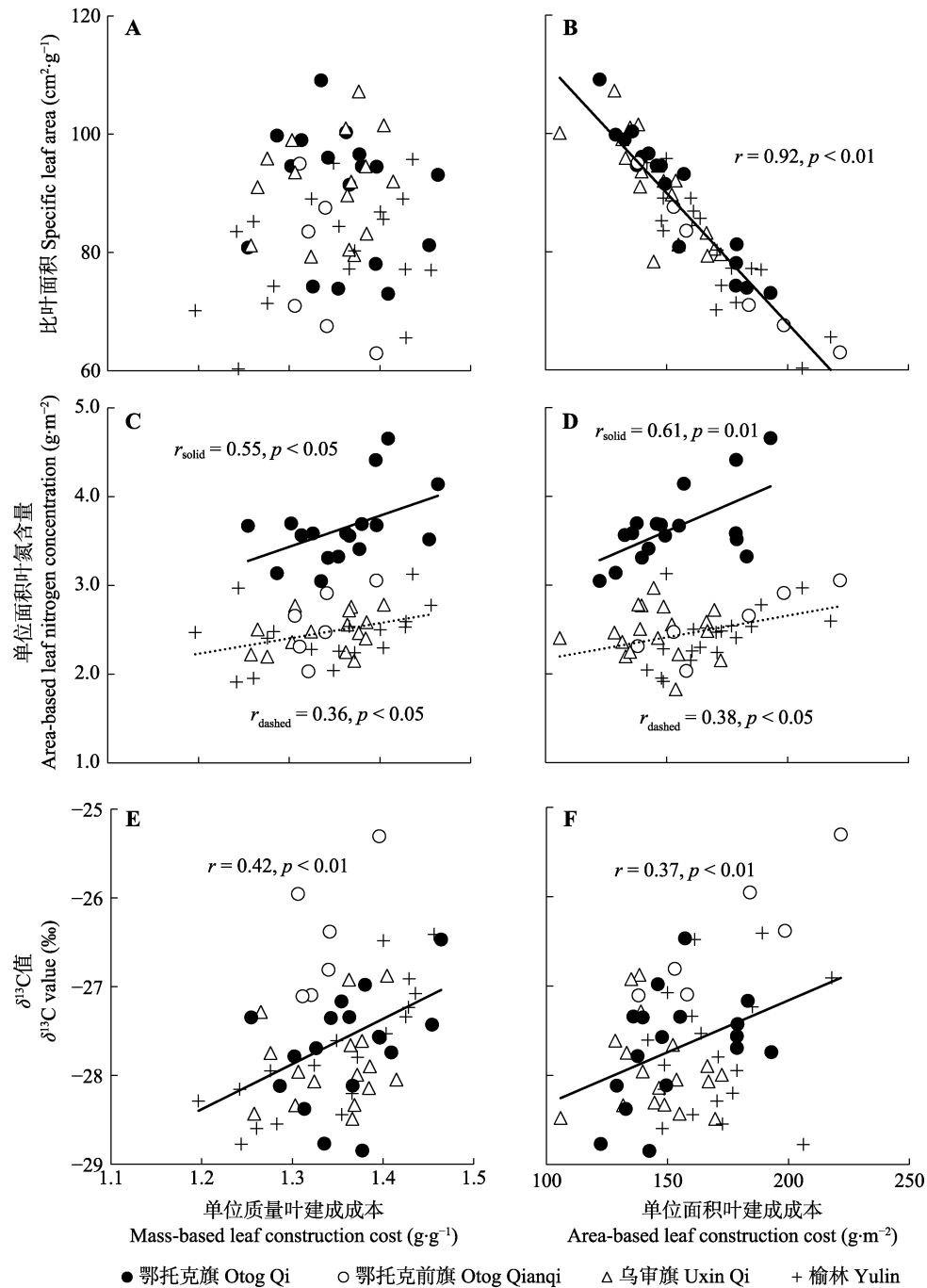


图3 沿降水梯度油蒿叶片单位质量建成成本和单位面积建成成本与比叶面积(A、B)、单位面积叶氮含量(C、D)和叶碳稳定同位素比率($\delta^{13}\text{C}$)(E、F)的关系。

Fig. 3 Relationships of mass-based leaf construction cost and area-based leaf construction cost to specific leaf area (A, B), area-based leaf nitrogen concentration (C, D) and leaf stable carbon isotopes ratio ($\delta^{13}\text{C}$) value (E, F) within species of *Artemisia ordosica* along a precipitation gradient.

素沙地的广泛分布特性及其生态系统的相对稳定性。青藏高原北部沙地两个不同降水地区(都兰, 210 mm; 青海湖, 405 mm)的12个样方测定数据进一步证实了油蒿叶建成成本与 N_{area} 关系沿降水梯度发生策略位移现象的普遍性(图4A, 斜率6.39 vs. 3.54, $p > 0.05$, 截距 $p < 0.05$; 图4B, 斜率0.015 vs.

0.004, $p > 0.05$, 截距 $p < 0.05$)。

CC_a (CC_m/SLA)沿着环境因子梯度的变化可归因于生物化学的变化(CC_m)和形态学(SLA)的变化(Griffin, 1994)。在干旱生境下, 植物叶片形态由常见的片状向圆柱状进化, 叶内组织发生分化(栅栏组织增加, 而海绵组织趋于退化, 细胞排列更为紧

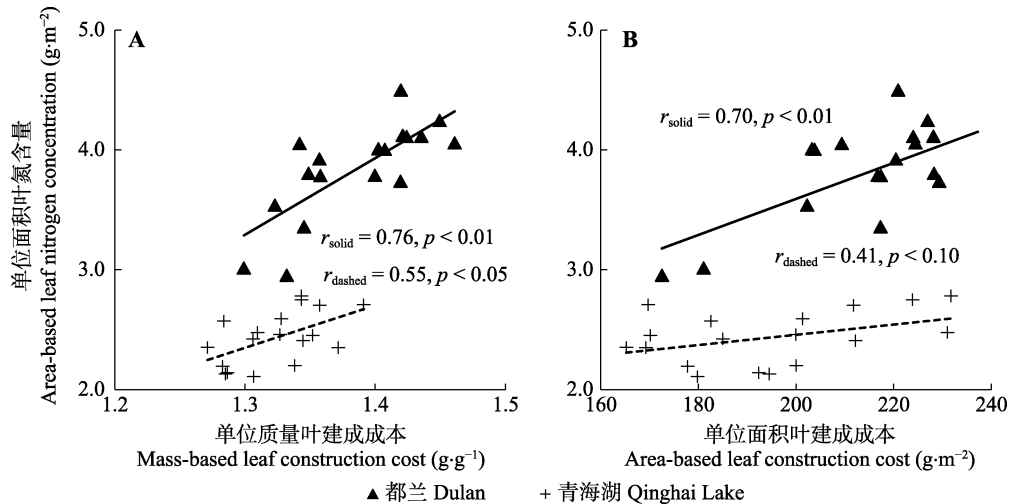


图4 沿降水梯度青藏高原北部沙地油蒿叶片单位质量建成成本(A)和单位面积建成成本(B)与单位面积叶氮含量的关系。

Fig. 4 Relationships of mass-based leaf construction cost (A) and area-based leaf construction cost (B) to area-based leaf nitrogen concentration within species of *Artemisia ordosica* along a precipitation gradient in the sandy lands of the northern Qinghai-Xizang Plateau.

密, 气孔趋于均匀分布, 上下表皮之间呈现去极化趋势), 这一变化有利于光和 CO_2 在叶片内部的交叠分布, 可缩短光反应与暗反应之间电子传递路径, 提高细胞间的水分和 CO_2 浓度梯度的重合面积, 增强光能传递及利用效率, 提高了叶片的光合能力和水分利用效率(Smith *et al.*, 1997)。 CC_a 表征了植物进行光合作用的能量投资, 因此, 要达到一个同等的光合速率或水分利用效率, 与湿润区植物相比, 干旱区植物可能需要更小的 CC_a 。山宝琴和贺学礼(2007)对降水量最低地区鄂托克旗油蒿的解剖特征进行了研究, 结果表明, 油蒿叶片的栅栏组织极为发达并具环栅结构。油蒿叶片的这种解剖特征在一定程度上解释了 CC_a - N_{area} 关系沿着降水梯度的策略位移现象, 即在相同 N_{area} 下, 低降水量区植物比高降水量区植物具有更低的 CC_a 。

4 结论

水分是干旱、半干旱地区植物生长和生存的主要限制因子。本研究结果表明, 随着降水的减少, 油蒿 CC_m 和 CC_a 并没有表现出显著增加的趋势。油蒿叶建成成本与 N_{area} 的线性正相关关系在低降水量(264 mm)区和高降水量(310–370 mm)区之间存在策略位移现象, 油蒿能通过调节叶功能性状之间的关系, 实现在相同的叶建成成本下, 低降水量区植物比高降水量区植物具有更高的 N_{area} 。这一生理生态机制在很大程度上解释了油蒿在毛乌素沙地的广泛分布特性及其生态系统的相对稳定性。

参考文献

- Amthor JS (1989). *Respiration and Crop Productivity*. Springer-Verlag, New York.
- Atkin OK, Villar R, Cummins WR (1993). The ability of several high arctic plant species to utilize nitrate nitrogen under field conditions. *Oecologia*, 96, 239–245.
- Cavatte PC, Rodríguez-López NF, Martins SCV, Mattos MS, Sanglard LMVP, DaMatta FM (2012). Functional analysis of the relative growth rate, chemical composition, construction and maintenance costs, and the payback time of *Coffea arabica* L. leaves in response to light and water availability. *Journal of Experimental Botany*, 63, 3071–3082.
- Chen FY, Luo TX, Zhang L, Deng KM, Tian XY (2006). Comparison of leaf construction cost in dominant tree species of the evergreen broad-leaved forest in Jiulian Mountain, Jiangxi Province. *Acta Ecologica Sinica*, 26, 2485–2493. [陈飞宇, 罗天祥, 张林, 邓坤枚, 田晓娅 (2006). 江西九连山常绿阔叶林主要树种叶建成消耗的比较. 生态学报, 26, 2485–2493.]
- Dong ZY, Bai XF, Hou YP, Bu QM (2015). Leaf calorific value of 8 tree species in the coastal areas of Jiaodong and cost of construction of leaf biomass and its adaptability. *Scientia Silvae Sinicae*, 51(3), 8–15. [董周焱, 柏新富, 侯玉平, 卜庆梅 (2015). 胶东滨海8种树木叶片热值、建成成本及其适应能力. 林业科学, 51(3), 8–15.]
- Falcão HM, Medeiros CD, Almeida-Cortez J, Santos MG (2017). Leaf construction cost is related to water availability in three species of different growth forms in a Brazilian tropical dry forest. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 29, 95–108.
- Fortunel C, Fine PVA, Baraloto C (2012). Leaf, stem and root tissue strategies across 758 neotropical tree species.

- Functional Ecology*, 26, 1153–1161.
- Griffin KL (1994). Calorimetric estimates of construction cost and their use in ecological studies. *Functional Ecology*, 8, 551–562.
- Griffin KL, Thomas RB, Strain BR (1993). Effects of nitrogen supply and elevated carbon dioxide on construction cost in leaves of *Pinus taeda* (L.) seedlings. *Oecologia*, 95, 575–580.
- Griffin KL, Winner WE, Strain BR (1996). Construction cost of loblolly and ponderosa pine leaves grown with varying carbon and nitrogen availability. *Plant, Cell & Environment*, 19, 729–738.
- Li FL, Yang L, Zan QJ, Shin PKS, Cheung SG, Wong YS, Tam NoraFY, Lei AP (2017). Does energetic cost for leaf construction in *Sonneratia* change after introduce to another mangrove wetland and differ from native mangrove plants in South China? *Marine Pollution Bulletin*, 124, 1071–1077.
- Li YH, Luo TX, Lu Q, Tian XY, Wu B, Yang HH (2005). Comparisons of leaf traits among 17 major plant species in shazhuyu sand control experimental station of Qinghai Province. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 994–999. [李永华, 罗天祥, 卢琦, 田晓娅, 吴波, 杨恒华 (2005). 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, 25, 994–999.]
- Martinez F, Lazo YO, Fernandez-Galiano RM, Merino JA (2002). Chemical composition and construction cost for roots of Mediterranean trees, shrub species and grassland communities. *Plant, Cell & Environment*, 25, 601–608.
- Matías L, Quero JL, Zamora R, Castro J (2012). Evidence for plant traits driving specific drought resistance. A community field experiment. *Environmental and Experimental Botany*, 81, 55–61.
- Nagel JM, Griffin KL (2001). Construction cost and invasive potential: Comparing *Lythrum salicaria* (Lythraceae) with co-occurring native species along pond banks. *American Journal of Botany*, 88, 2252–2258.
- Nagel JM, Wang XZ, Lewis JD, Fung HA, Tissue DT, Griffin KL (2005). Atmospheric CO₂ enrichment alters energy assimilation, investment and allocation in *Xanthium strumarium*. *New Phytologist*, 166, 513–523.
- Penning de Vries FWT, Brunsting AHM, van Laar HH (1974). Products, requirements and efficiency of biosynthesis: A quantitative approach. *Journal of Theoretical Biology*, 45, 339–377.
- Pitelka LF (1978). Variation in caloric values of annual and perennial lupines (*Lupinus*: Leguminosae). *American Midland Naturalist*, 99, 454–462.
- Poorter H (1994). Construction costs and payback time of biomass: A whole plant perspective. In: Roy J, Gariner E eds. *A Whole Plant Perspective on Carbon-Nitrogen Interactions*. SPB Academic Publishing, Hague, The Netherlands. 11–127.
- Poorter H, de Jong R (1999). A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist*, 143, 163–176.
- Poorter H, Pepin S, Rijkers T, de Jong Y, Evans JR, Körner C (2006). Construction costs, chemical composition and payback time of high- and low-irradiance leaves. *Journal of Experimental Botany*, 57, 355–371.
- Poorter H, Villar R (1997). The fate of acquired carbon in plants: Chemical composition and construction costs. In: Bazzaz FA, Grace J eds. *Plant Resource Allocation*. Elsevier, New York. 39–72.
- Prentice IC, Dong N, Gleason SM, Maire V, Wright IJ (2014). Balancing the costs of carbon gain and water transport: Testing a new theoretical framework for plant functional ecology. *Ecology Letters*, 17, 82–91.
- P'yankov VI, Ivanov LA, Lambers H (2001). Plant construction cost in the boreal species differing in their ecological strategies. *Russian Journal of Plant Physiology*, 48, 67–73.
- Ronzhina DA, Ivanov LA (2014). Construction costs and mesostructure of leaves in hydrophytes. *Russian Journal of Plant Physiology*, 61, 776–783.
- Shan BQ, He XL (2007). Leaf anatomic characteristics of 12 species of *Artemisia* in Mu Us desert. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 35, 211–217. [山宝琴, 贺学礼 (2007). 毛乌素沙地12种蒿属植物叶的解剖特征. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 35, 211–217.]
- Smith WK, Vogelmann TC, DeLucia EH, Bell DT, Shepherd KA (1997). Leaf form and photosynthesis. *BioScience*, 47, 785–793.
- Song LY, Peng CL, Peng SL (2009). Comparison of leaf construction costs between three invasive species and three native species in South China. *Biodiversity Science*, 17, 378–384. [宋莉英, 彭长连, 彭少麟 (2009). 华南地区3种入侵植物与本地植物叶片建成成本的比较. 生物多样性, 17, 378–384.]
- Suárez N (2005). Leaf construction cost in *Avicennia germinans* as affected by salinity under field conditions. *Biologia Plantarum*, 49, 111–116.
- Tang SB, Zhang LL, Kuang YW, Yan JH, Chen FL (2017). Leaf construction costs of 34 dominant species in karst forest, Guizhou. *Earth and Environment*, 45, 18–24. [汤松波, 张玲玲, 旷远文, 闫俊华, 陈丰林 (2017). 贵州喀斯特森林34个优势种叶片构建成本特征. 地球与环境, 45, 18–24.]
- Tu CY, Huangfu CH, Jiang N, Gao SB, Yang DL (2013). Comparison of leaf construction cost between invasive plant *Flaveria bidentis* and its five co-occurring plants. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 2985–2991. [屠臣阳, 皇甫超河, 姜娜, 高尚宾, 杨殿林 (2013). 入侵植物黄顶菊与5种共生植物叶片建成成本的比较. 生态学杂志,

- 32, 2985–2991.]
- Turner NC, Schulze ED, Nicolle D, Schumacher J, Kuhlmann I (2008). Annual rainfall does not directly determine the carbon isotope ratio of leaves of *Eucalyptus* species. *Physiologia Plantarum*, 132, 440–445.
- Villar R, Merino J (2001). Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytologist*, 151, 213–226.
- Wei H, Wu B, Yang W, Luo T (2011). Low rainfall-induced shift in leaf trait relationship within species along a semi-arid sandy land transect in northern China. *Plant Biology*, 13, 85–92.
- Wei HX, Luo TX, Wu B (2016). Optimal balance of water use efficiency and leaf construction cost with a link to the drought threshold of the desert steppe ecotone in northern China. *Annals of Botany*, 118, 541–553.
- Williams K, Percival F, Merino J, Mooney HA (1987). Estimation of tissue construction cost from heat of combustion and organic nitrogen content. *Plant, Cell & Environment*, 10, 725–734.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M (2001). Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 15, 423–434.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M (2003). Least-cost input mixtures of water and nitrogen for photosynthesis. *The American Naturalist*, 161, 98–111.
- Wright IJ, Westoby M (2002). Leaves at low versus high rainfall: Coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist*, 155, 403–416.
- Wu B, Ci LJ (2002). Landscape change and desertification development in the Mu Us sandy land, northern China. *Journal of Arid Environments*, 50, 429–444.
- Zhang J, Huang YM, Jiao HJ, Xia XD (2007). Ecophysiological characteristics of *Artemisia ordosica* community succession in Mu Us sandy grassland. *Journal of Desert Research*, 27, 977–983. [张军, 黄永梅, 焦会景, 夏显东 (2007). 毛乌素沙地油蒿群落演替的生理生态学机制. 中国沙漠, 27, 977–983.]
- Zhang JZ, Bai XF, Hou YP, Dong ZY, Bu QM (2016). Comparison on the competitiveness of the invaded pokeweed with its accompanying species in the coastal protection forest of Shandong Peninsula. *Scientia Silvae Sinicae*, 52(3), 23–29. [张靖梓, 柏新富, 侯玉平, 董周焱, 卜庆梅 (2016). 山东半岛沿海防护林入侵植物美洲商陆及其伴生种生长竞争力的比较. 林业科学, 52(3), 23–29.]
- Zhang L, Luo TX, Liu XS, Wang Y (2012). Altitudinal variation in leaf construction cost and energy content of *Bergenia purpurascens*. *Acta Oecologica*, 43, 72–79.
- Zhu SD, Li RH, Song J, He PC, Liu H, Berninger F, Ye Q (2016). Different leaf cost-benefit strategies of ferns distributed in contrasting light habitats of sub-tropical forests. *Annals of Botany*, 117, 497–506.

责任编辑: 罗天祥 责任编辑: 李 敏