

毛乌素沙地沙丘不同固定阶段黑沙蒿叶性状特征

代远萌^{1,2} 李满乐^{1,2} 徐铭泽^{1,2} 田 赞^{1,2,3*} 赵洪贤^{1,2} 高圣杰^{1,2} 郝少荣^{1,2}
刘 鹏^{1,2,3} 贾 昕^{1,2,3} 查天山^{1,2,3}

¹北京林业大学水土保持学院, 北京 100083; ²宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站, 宁夏盐池 751500; ³北京林业大学水土保持国家林业和草原局重点实验室, 北京 100083

摘 要 半干旱地区沙丘固定过程中的植物叶性状的动态研究对于揭示该地区沙生植物对环境变化的生态适应策略具有重要意义。该研究选择毛乌素沙地沙丘4个不同固定阶段(半固定沙丘、固定沙丘、土壤结皮固定沙丘和草本植物固定沙丘)典型沙生植物黑沙蒿(*Artemisia ordosica*)为研究对象, 通过相关性分析、主成分分析及相似性分析等方法对黑沙蒿叶面积(LA)、比叶面积(SLA)、叶干物质含量(LDMC)和最大净光合速率(A_{max})等11个叶性状进行分析, 探明黑沙蒿叶性状随沙丘逐渐固定的变化规律及叶性状间相互关系。主要结果有: (1)黑沙蒿LA和 A_{max} 在半固定沙丘阶段显著高于其他3个阶段; 叶碳含量随沙丘逐渐固定呈现先显著升高后略下降的变化趋势; 叶磷含量在半固定沙丘和土壤结皮固定沙丘阶段显著高于其余2个阶段, 且在半固定沙丘阶段最高。这些叶性状的变化表明在半固定沙丘阶段黑沙蒿倾向于增强光合作用来提高生存能力。(2)在不同阶段, 与植物光合能力相关的LA、SLA分别同反映物理防御结构的LDMC、叶组织密度间存在显著或极显著负相关关系。表明植物为适应环境, 对叶片光合能力的投资会随物理防御结构投资的增加而降低。这也表明了植物在生长繁殖和增强防御能力之间存在一种“此消彼长”的权衡关系。(3)综合沙丘的4个固定阶段, 与植物营养相关的叶化学性状同形态、生理性状间均存在显著相关关系; 且随沙丘逐渐固定, 黑沙蒿在资源权衡策略上存在从“快速投资-收益型”向“缓慢投资-收益型”变化的趋势。该研究结果进一步证实了沙生植物可通过叶性状与叶性状间相互关系优化其资源权衡策略, 以此来适应环境变化。

关键词 叶性状; 资源权衡策略; 固沙阶段; 黑沙蒿

代远萌, 李满乐, 徐铭泽, 田赞, 赵洪贤, 高圣杰, 郝少荣, 刘鹏, 贾昕, 查天山 (2022). 毛乌素沙地沙丘不同固定阶段黑沙蒿叶性状特征. 植物生态学报, 46, 1376-1387. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0257

Leaf traits of *Artemisia ordosica* at different dune fixation stages in Mau Us Sandy Land

DAI Yuan-Meng^{1,2}, LI Man-Le^{1,2}, XU Ming-Ze^{1,2}, TIAN Yun^{1,2,3*}, ZHAO Hong-Xian^{1,2}, GAO Sheng-Jie^{1,2}, HAO Shao-Rong^{1,2}, LIU Peng^{1,2,3}, JIA Xin^{1,2,3}, and ZHA Tian-Shan^{1,2,3}

¹School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; ²Yanchi Ecology Research Station of Mau Us Desert, Yanchi, Ningxia 751500, China; and ³Key Laboratory of State Forestry and Grassland Administration on Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract

Aims The dynamic changes of plant leaf traits during sand dune fixation in semi-arid areas is of significance to reveal the ecologically adaptative strategies of sand plants to environmental changes in the region.

Methods Eleven leaf traits of a typical species, *Artemisia ordosica*, in the Mau Us Sandy Land, was measured at its four different stages of sand dune fixation (semi-fixed dune, fixed dune, fixed dune with biological soil crusts, fixed dune with abundant herbaceous plants). The variations in the leaf traits and their relationships over different sand-fixation stages were tested using correlation, principal component and similarity analysis.

Important findings (1) The leaf area (LA) and maximum net photosynthetic rate (A_{max}) in the semi-fixed dune stage were significantly higher than the other three stages of sand dune fixation, leaf carbon content increased significantly and then decreased slightly as the dunes gradually fixed. Leaf phosphorus content at the semi-fixed dune and the fixed dune with biological soil crusts was significantly higher than that at other two stages, and being highest at the semi-fixed dune stage. These variations in leaf traits indicated that *A. ordosica* tended to enhance photosynthesis for survival in the semi-fixed dune stage. (2) Photosynthesis-related traits of LA and specific leaf

收稿日期Received: 2022-06-18 接受日期Accepted: 2022-09-23

基金项目: 国家自然科学基金(31901366、32071842、32071843和32101588)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31901366, 32071842, 32071843 and 32101588).

* 通信作者Corresponding author (tianyun@bjfu.edu.cn)

area (SLA) were significantly and negatively correlated with physically defense-related structure traits of leaf dry matter content (LDMC) and leaf tissue density, respectively, regardless of the stage of sand dune fixation. The results demonstrated that in order to adapt to the dry environment, the investment in leaf photosynthetic capacity would decrease with the increase of investment in physical defense structure. It also showed that there was a trade-off between the plant growth and defense capability enhancement at different stages of sand dune fixation. (3) The leaf chemical traits were significantly correlated with the leaf morphological and physiological traits. And the leaf traits tended to develop from “rapid investment - return” to “slow investment - return” as sand dune fixed. The results demonstrated that sandy plants could adjust their resource use trade-off strategy to adapt to different environmental changes through leaf traits and interrelationship optimization.

Key words leaf trait; resource trade-off strategy; sand fixation stage; *Artemisia ordosica*

Dai YM, Li ML, Xu MZ, Tian Y, Zhao HX, Gao SJ, Hao SR, Liu P, Jia X, Zha TS (2022). Leaf traits of *Artemisia ordosica* at different dune fixation stages in Mau Us Sandy Land. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 1376-1387. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0257

植物性状是连接植物与环境的桥梁(Reich, 2014; Anderegg *et al.*, 2018), 承载着植物对外界环境长期适应与进化后所表现的重要信息。当外界环境发生变化时, 植物通常会通过自身性状间的权衡关系对资源进行配置、补偿和平衡, 以最大限度地减小环境变化对植物产生的消极影响(Cornelissen *et al.*, 2003a; Reich *et al.*, 2003; She *et al.*, 2017)。在诸多植物性状中, 叶性状能准确表达植物对环境变化的响应, 是反映植物生产和资源利用的关键性状, 也是从个体器官推导到群落的关键性状(何念鹏等, 2018; Li *et al.*, 2022)。

自Wright等(2004)基于全球植物叶片形态结构性状、生理性状及化学性状, 总结出叶性状间普遍存在协同或权衡变化规律, 提出“叶经济谱”概念以来, 不同区域尺度的植物叶性状特征及其权衡关系的研究已成为生态学领域的研究热点(He *et al.*, 2006, 2020; 刘晓娟和马克平, 2015; Jiang *et al.*, 2021)。研究发现, 植物叶性状在不同环境中对资源的分配存在一种“此消彼长”的权衡策略(陈莹婷和许振柱, 2014)。该权衡策略符合资源分配假说(Koricheva, 2002), 即植物将较多资源分配于叶物理结构建成, 必然会减少对其他方面如光合作用、呼吸作用等生长繁殖所需资源的投入。例如, 随海拔升高, 环境温度和土壤水分含量下降, 植物倾向于利用更小的比叶面积(SLA)和更高的叶干物质含量(LDMC)来适应环境变化(Luo *et al.*, 2019)。同样, 植物在不同区域的资源投资策略也存在差异, 如在气候环境更适宜、多样性更丰富的区域, 其叶性状间的协同或权衡关系更紧密, 植物也呈现更高的资源投资回报率(Heberling & Fridley, 2012; Fajardo *et al.*, 2013)。

近年来, 植物叶性状特征及其权衡关系的研究多集中于草地与森林生态系统(Zhang *et al.*, 2018; 何芸雨等, 2019; 代景忠等, 2021)。尽管针对半干旱地区沙生植物开展了植物资源利用效率、能量分配及植物性状等多方面的研究(Bai *et al.*, 2018; 靳川等, 2020; 蒋燕等, 2022)。但关于半干旱地区沙生植物叶性状随环境梯度变化的研究尚不够充分(Derroie *et al.*, 2018; 曲鹏等, 2018), 无法全面掌握沙生植物对环境变化的响应信息。毛乌素沙地作为维持生态稳定的关键屏障, 是我国进行生态恢复的重点区域, 具有干旱、高温、高辐射和高蒸腾等环境特征(Jia *et al.*, 2016)。近年来气候恶化以及极端天气事件频发, 使该区域植物遭受多种环境胁迫(Huang *et al.*, 2017; 靳川等, 2021)。因此, 研究毛乌素沙地沙丘不同固定阶段的沙生植物叶性状变化规律、性状间的相互关系及资源权衡策略对该地区植被保护与恢复具有重要意义。

黑沙蒿(*Artemisia ordosica*)属半灌木, 菊科蒿属, 是毛乌素沙地的典型沙生植物, 在抵御风蚀和促进沙地恢复、稳定等方面发挥着重要作用(张军红和吴波, 2014; Bai *et al.*, 2018)。本研究选择黑沙蒿叶面积(LA)、SLA、LDMC等5个形态性状, 叶片碳含量(LCC)、氮含量(LNC)、磷含量(LPC)等5个化学性状以及具有代表性的生理性状——最大净光合速率(A_{max})进行研究。主要目的在于: (1)厘清黑沙蒿叶性状在沙丘不同固定阶段的变化规律; (2)分析黑沙蒿叶形态性状、生理性状和化学性状间的关系, 探明在沙丘同一固定阶段及不同阶段叶性状间的相关性; (3)探究黑沙蒿叶性状集合在沙丘不同固定阶段是否存在显著差异, 进而探讨黑沙蒿随沙丘逐渐固定, 其资源权衡策略是否发生变化。研究结果可为

半干旱地区沙地植被保护与恢复提供理论参考。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站(37.07–38.17° N, 106.50°–107.78° E), 该站位于毛乌素沙地南缘, 海拔1 550 m。气候类型属于典型的半干旱大陆性气候, 年平均气温(1954–2020年) 8.4 °C, 年降水量293 mm, 主要集中于生长季, 其中6–9月降水量占全年的70%以上。该地区地带性自然植被主要为沙生灌木。其中, 黑沙蒿分布广泛, 其分布面积占毛乌素沙地总面积的30%以上, 为该地区的典型沙生灌木物种, 在防风固沙和生态系统恢复方面发挥着重要作用。该区域分布的灌木物种还包括北沙柳(*Salix psammophila*)、塔落岩黄耆(*Corethroedendron lignosum* var. *laeve*)等, 优势草本植物包括赖草(*Leymus secalinus*)、草木樨状黄耆(*Astragalus melilotoides*)、虫实(*Corispermum* sp.)、沙生针茅(*Stipa caucasica* subsp. *glareosa*)等。

1.2 沙丘不同固定阶段样地设置

沙丘固定类型由植被盖度决定, 其中, 具有典型特征的半固定沙丘(D1)植被盖度在10%–30%之间; 固定沙丘(D2)植被盖度 $\geq 30\%$; 土壤结皮固定沙丘(D3)地表覆盖生物土壤结皮, 植被盖度 $>45\%$; 草本植物固定沙丘(D4)植被盖度 $>60\%$ (闫峰和丛日春, 2015)。在毛乌素沙地研究区内进行野外调查的基础上, 根据沙地植被逐渐恢复, 沙丘逐渐固定设置样地。根据植被盖度选择D1、D2、D3以及D4作为沙丘的4个不同固定阶段, 各阶段内各设置3个间隔20 m左右的样地(20 m \times 20 m)。每个样地内通过

对角线法设置5个5 m \times 5 m的样方进行灌木调查; 在各样方中再通过同样的方法设置5个1 m \times 1 m的小样方进行草本植物调查。沙丘不同固定阶段样地特征如图1和表1。

1.3 样品采集与测定

样品采集与测定在2021年7–8月进行, 用样方法在沙丘不同固定阶段调查植物种类并记录, 测定各物种株数、高度及盖度等特征。单株植物的冠层投影面积(C)采用公式 $C = \pi xy/4$ (其中 x 和 y 分别为冠幅的长轴和短轴)计算得到, 求和得到不同阶段沙丘的植物盖度(司建华等, 2011)。

在4个沙丘固定阶段的各样地中分别选择5株生长良好, 长势相似, 无病虫害的黑沙蒿植株作为实验植株进行标记并测定光合作用参数, 通过光响应曲线拟合求得 A_{\max} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。选择在晴朗无风天气的8:00–11:00使用便携式光合仪(LI-6400XT, LI-COR, Lincoln, USA)进行原位测定: 在选择的实验植株向阳方向分别选取3片长势良好叶片进行光合测定, 测定时选择2 cm \times 3 cm LED叶室并提前设定参数, CO_2 浓度设置为400 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 流速设置为500 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ 。黑沙蒿净光合速率达到最大时的光合有效辐射参考Wu等(2018)的研究以及本研究预实验, 通过设置光合有效辐射强度分别为2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、100、50和0 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 测量在各光合有效辐射下的光合速率并通过光响应曲线估算叶片 A_{\max} , 从而确定黑沙蒿在光合有效辐射为1 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时净光合速率达到最大并进行设定。测量时使待测叶片铺满整个叶室并在测量数值小数点后一位达到稳定时进行记录, 每个叶片记录20次读数。

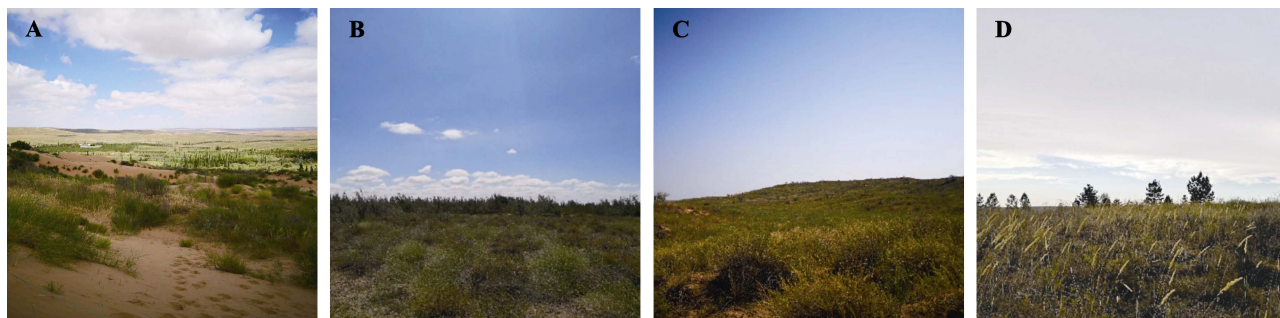


图1 毛乌素沙地沙丘不同固定阶段样地特征。A, 半固定沙丘阶段。B, 固定沙丘阶段。C, 土壤结皮固定沙丘阶段。D, 草本植物固定沙丘阶段。

Fig. 1 Characteristics of different dune fixation stages in Mau Us Sandy Land. A, Semi-fixed dune stage. B, Fixed dune stage. C, Fixed dune covered with biological soil crusts. D, Fixed dune with abundant herbaceous plants.

表1 毛乌素沙地沙丘不同固定阶段植被特征和土壤理化性质(平均值±标准误)

Table 1 Vegetation characteristics and soil physical-chemical properties at different dune fixation stages in Mau Us Sandy Land (mean ± SE)

植被特征与土壤指标 Vegetation characteristic and soil indicator	半固定沙丘 Semi-fixed dune stage	固定沙丘 Fixed dune stage	土壤结皮固定沙丘 Fixed dune covered with biological soil crusts	草本植物固定沙丘 Fixed dune with abundant herbaceous plant
植被覆盖度 Vegetation coverage (%)	23.29 ± 2.39 ^a	30.27 ± 2.32 ^a	46.43 ± 3.19 ^b	61.80 ± 2.80 ^c
黑沙蒿覆盖度 Coverage of <i>Artemisia ordosica</i> (%)	11.54 ± 1.24 ^a	22.11 ± 1.72 ^b	35.24 ± 1.37 ^c	38.23 ± 2.84 ^c
土壤有机碳含量 Soil organic carbon content (g·kg ⁻¹)	0.55 ± 0.02 ^a	2.40 ± 0.23 ^b	0.94 ± 0.02 ^a	1.43 ± 0.05 ^a
土壤全氮含量 Soil total nitrogen content (g·kg ⁻¹)	0.22 ± 0.01 ^a	0.31 ± 0.04 ^b	0.24 ± 0.01 ^{ab}	0.30 ± 0.01 ^{ab}
土壤全磷含量 Soil total phosphorus content (g·kg ⁻¹)	0.05 ± 0.00 ^a	0.19 ± 0.02 ^b	0.07 ± 0.00 ^a	0.12 ± 0.01 ^a
优势物种 Dominant species	黑沙蒿、塔落岩黄耆、虫实、草木樨状黄耆、沙蓬 <i>Artemisia ordosica</i> , <i>Corethro-dendron lignosum</i> var. <i>leave</i> , <i>Corispermum</i> sp., <i>Astragalus melilotoides</i> , <i>Agriophyllum squarrosum</i>	黑沙蒿、柠条锦鸡儿、草木樨状黄耆、华北白前、达乌里胡枝子 <i>Artemisia ordosica</i> , <i>Caragana korshinskii</i> , <i>Astragalus melilotoides</i> , <i>Vincetoxicum mongolicum</i> , <i>Lespedeza davurica</i>	黑沙蒿、塔落岩黄耆、草木樨状黄耆、华北白前、中华草沙蚕 <i>Artemisia ordosica</i> , <i>Corethro-dendron lignosum</i> var. <i>leave</i> , <i>Astragalus melilotoides</i> , <i>Vincetoxicum mongolicum</i> , <i>Tripogon chinensis</i>	黑沙蒿、塔落岩黄耆、赖草、糙隐子草、华北白前 <i>Artemisia ordosica</i> , <i>Corethro-dendron lignosum</i> var. <i>leave</i> , <i>Leymus secalinus</i> , <i>Cleistogenes squarrosa</i> , <i>Vincetoxicum mongolicum</i>

不同小写字母表示不同固定阶段的沙丘间差异显著($p < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant differences at different dune fixation stages ($p < 0.05$).

在测量 A_{\max} 后, 对所选定的黑沙蒿植株, 在4个方位分别采集与生理性状测量相似的4片成熟叶片为样本, 即每个样地采集80个样本, 每个沙丘固定阶段有240个样本。将所采集样品置于自封袋内储藏于便携式冷藏箱中及时带回实验室, 分别测定不同沙丘固定阶段黑沙蒿叶片形态性状与化学性状。将黑沙蒿叶片平铺至方格纸上进行拍照, 用Image J图像处理软件计算LA (cm²); 使用精度为0.01 mm的数显游标卡尺测定叶片样品的上、中、下3个部位叶厚(LT, mm), 测量时尽量避开叶脉的位置测定, 重复3次取平均值; 采用浸泡法测定叶片饱和鲜质量; 叶片用烘箱在75 °C下烘干至少48 h后测量叶干质量。参照Cornelissen等(2003b)的方法计算黑沙蒿其他叶性状: SLA (cm²·g⁻¹) = LA/叶干质量; LDMC (g·g⁻¹) = 叶干质量/叶鲜质量; 叶体积(cm³) = LT × LA; 叶组织密度(LTD, g·cm⁻³) = 叶干质量/叶体积。

参考John (1970)的方法测定叶片化学性状。将所采集叶片样品按样方混合并烘干至恒质量后研磨, 经过100目土壤筛后, 分别采用重铬酸钾容量法测定LCC (mg·g⁻¹), 凯氏定氮法测定LNC (mg·g⁻¹), 使用H₂SO₄-H₂O₂-HF消煮后比色法测定LPC (mg·g⁻¹)。叶片碳氮比(C:N) = LCC/LNC; 叶片氮磷比(N:P) = LNC/LPC。

土壤理化性质采用常规方法测定, 在进行植物调查的样方内通过“梅花5点法”采取0–30 cm土壤样

品, 按照样方混合后用于土壤有机碳、全氮、全磷含量的测定。采用重铬酸钾容量法测定土壤有机碳含量, 采用凯氏定氮法测定土壤全氮含量, 用NaOH熔融-钼锑抗比色法测定土壤全磷含量(鲍士旦, 2000)。

1.4 数据分析

采用单因素方差分析并结合最小显著性差异(LSD)法检验黑沙蒿叶性状在沙丘不同固定阶段是否存在显著差异。用变异系数(CV)来表示叶性状对沙丘不同固定阶段的敏感程度, $CV = \text{标准差}/\text{平均值}$, $CV \leq 20\%$ 时为弱变异, $20\% < CV \leq 50\%$ 时为中等变异, $CV > 50\%$ 时为强变异(秦娟等, 2016)。采用Pearson相关性分析探讨沙丘固定各阶段及综合4个阶段叶性状间的相关关系。采用主成分分析(PCA)对不同阶段黑沙蒿叶性状集合进行综合分析并通过相似性分析(ANOSIM)检验各阶段是否存在显著差异, 进而探究其资源权衡策略。所有数据分析与作图均在R 4.1.1软件中进行。

2 结果

2.1 沙丘不同固定阶段黑沙蒿叶性状的差异

方差分析结果表明, 在沙丘不同固定阶段, 黑沙蒿叶片的形态、生理和化学性状都有不同程度的差异(图2)。黑沙蒿的LA、 A_{\max} 、LCC、LPC以及N:P在不同阶段差异显著。其中, LA和 A_{\max} 在D1阶段均显著大于其他3个阶段(图2A、2F)。黑沙蒿LCC则随

着沙丘逐渐固定, 呈现先显著升高后略下降的变化趋势(图2G)。LPC在D2和D4阶段显著小于D1和D3阶段, 且在D2阶段最低(图2I)。N:P在D1和D3阶段则显著低于其他2个阶段(图2K)。而SLA、LT、LTD、LDMC、LNC以及C:N在不同阶段均无显著差异(图2B–2E、2H、2J)。从变异系数的角度来比较叶性状对沙丘固定不同阶段响应的敏感度。结果表明, 黑沙蒿的LA、 A_{\max} 、N:P、LPC和LTD的变异系数大于20%, 属于对沙丘不同固定阶段响应较敏感的中等变异性状; 而其余叶性状的变异系数较小, 为不敏感的情性性状。

2.2 沙丘不同固定阶段黑沙蒿叶性状间的相互关系

Pearson相关性分析表明, 黑沙蒿叶性状间普遍存在显著或极显著相关关系, 且在沙丘不同固定阶段的叶性状相关关系存在差异(图3)。从沙丘不同固

定阶段来看, 黑沙蒿LA与LT在D2、D4阶段的相关性存在显著差异, 两者在D2阶段显著正相关, 在D4阶段则极显著负相关(图3A)。LA与LTD在D1、D2阶段呈显著或极显著负相关关系(图3B), 与LDMC在D4阶段也呈现极显著负相关关系(图3C)。SLA与LTD、LDMC也主要呈现负相关关系。其中, SLA与LTD在D2阶段极显著负相关, 在D3阶段显著负相关(图3E); SLA与LDMC在D2、D3和D4阶段均显著或极显著负相关(图3F)。而D1阶段的LA和 A_{\max} 之间呈显著正相关关系(图3D)。

综合4个阶段(表2), LA与LDMC、N:P、LCC呈极显著或显著负相关关系, 与 A_{\max} 和LPC均呈极显著正相关关系; LTD与SLA、LT均呈极显著负相关关系; LDMC与SLA、 A_{\max} 、LPC也存在显著负相关关系; A_{\max} 与LCC存在极显著负相关关系。

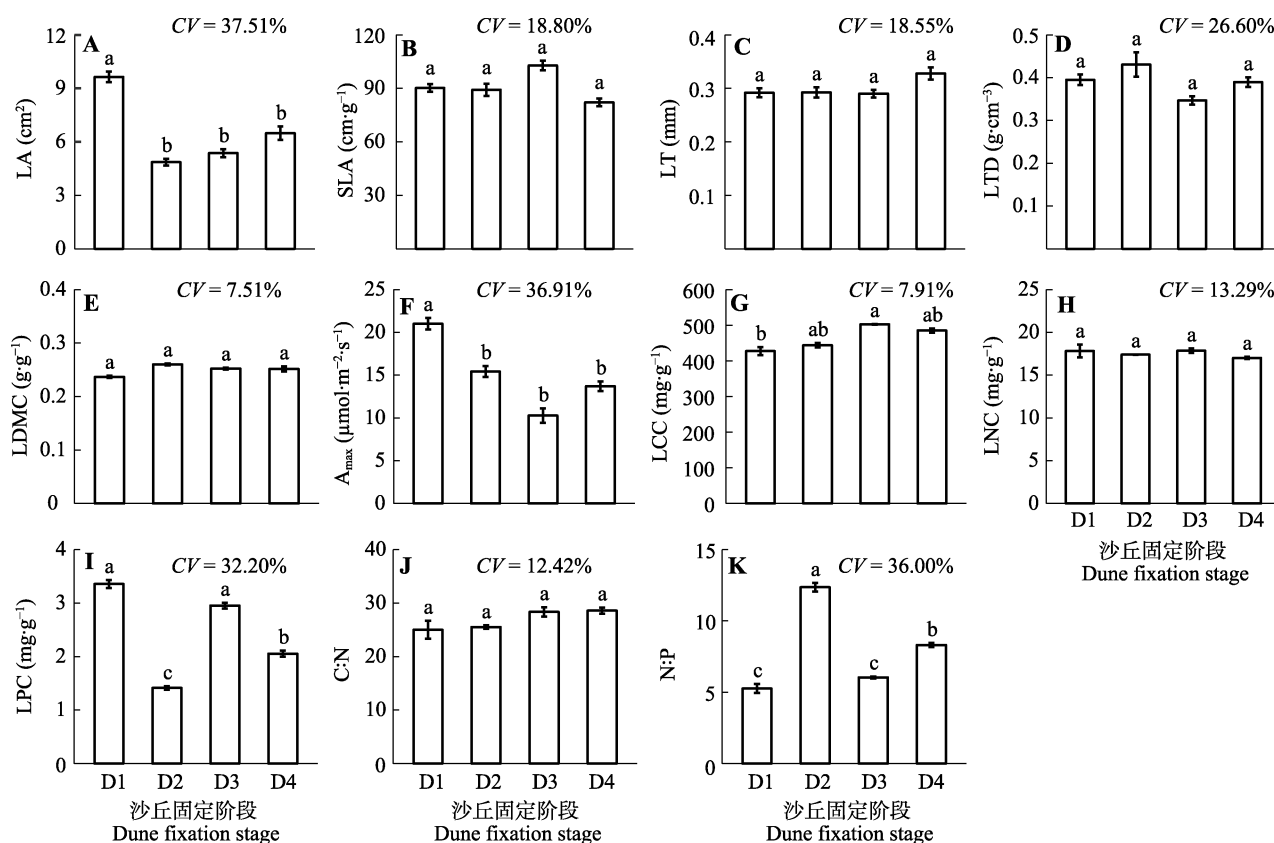


图2 毛乌素沙地沙丘不同固定阶段对黑沙蒿叶性状的影响(平均值±标准误)。 A_{\max} , 最大净光合速率; C:N, 叶碳氮比; LA, 叶面积; LCC, 叶碳含量; LDMC, 叶干物质含量; LNC, 叶氮含量; LPC, 叶磷含量; LT, 叶厚; LTD, 叶组织密度; N:P, 叶氮磷比; SLA, 比叶面积。CV, 变异系数。D1, 半固定沙丘阶段; D2, 固定沙丘阶段; D3, 土壤结皮固定沙丘阶段; D4, 草本植物固定沙丘阶段。

Fig. 2 Effects of different dune fixation stages on leaf traits of *Artemisia ordosica* in Mau Us Sandy Land (mean ± SE). A_{\max} , maximum net photosynthetic rate; C:N, leaf carbon content to nitrogen content ratio; LA, leaf area; LCC, leaf carbon content; LDMC, leaf dry matter content; LNC, leaf nitrogen content; LPC, leaf phosphorus content; LT, leaf thickness; LTD, leaf tissue density; N:P, leaf nitrogen content to phosphorus content ratio; SLA, specific leaf area. CV, coefficient of variation. D1, semi-fixed dune stage; D2, fixed dune stage; D3, fixed dune covered with biological soil crusts; D4, fixed dune with abundant herbaceous plants.

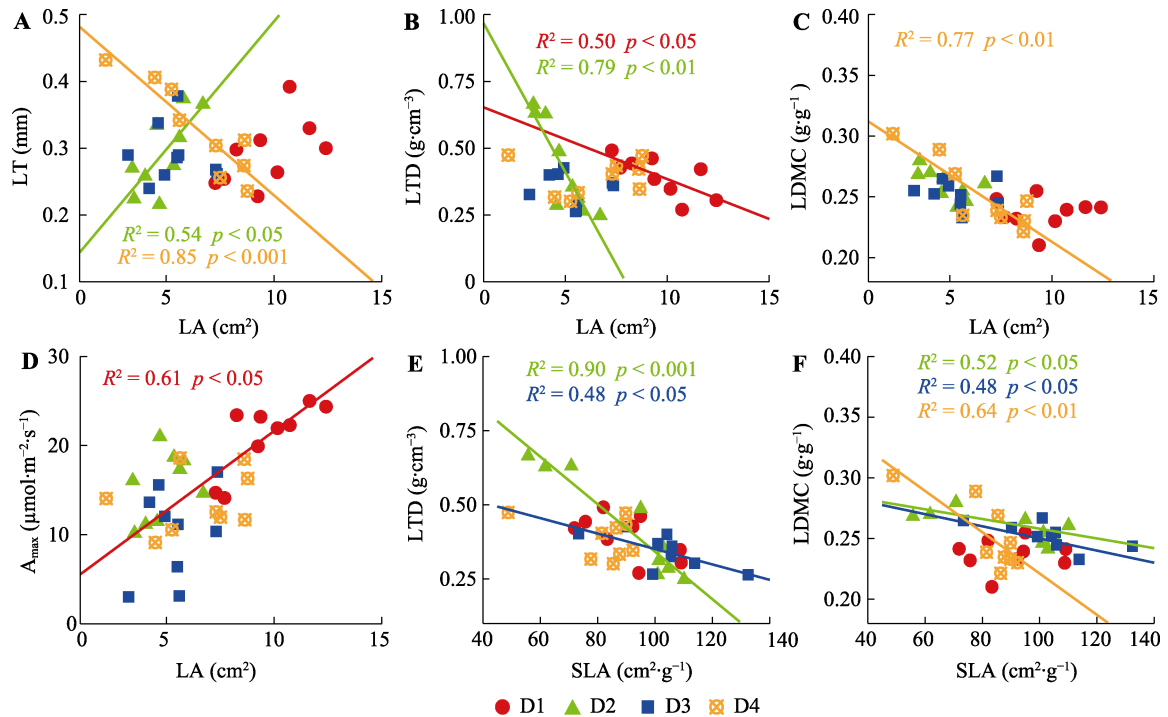


图3 毛乌素沙地沙丘不同固定阶段黑沙蒿叶性状间相关关系。A_{max}, 最大净光合速率; LA, 叶面积; LDMC, 叶干物质含量; LT, 叶厚; LTD, 叶组织密度; SLA, 比叶面积。D1, 半固定沙丘阶段; D2, 固定沙丘阶段; D3, 土壤结皮固定沙丘阶段; D4, 草本植物固定沙丘阶段。

Fig. 3 Relationships between leaf traits of *Artemisia ordosica* at different dune fixation stages in Mau Us Sandy Land. A_{max}, maximum net photosynthetic rate; LA, leaf area; LDMC, leaf dry matter content; LT, leaf thickness; LTD, leaf tissue density; SLA, specific leaf area. D1, semi-fixed dune stage; D2, fixed dune stage; D3, fixed dune covered with biological soil crusts; D4, fixed dune with abundant herbaceous plants.

表2 毛乌素沙地综合各沙丘固定阶段黑沙蒿叶性状间Pearson相关系数分析

Table 2 Pearson correlation coefficients among leaf traits of *Artemisia ordosica* at the dune fixation stages in Mau Us Sandy Land

	LA	SLA	LT	LTD	LDMC	A _{max}	LCC	LNC	LPC	C:N	N:P
LA	1.00										
SLA	0.22	1.00									
LT	-0.10	-0.15	1.00								
LTD	-0.22	-0.72***	-0.54***	1.00							
LDMC	-0.66***	-0.41*	0.24	0.29	1.00						
A _{max}	0.63***	-0.16	-0.02	0.08	-0.35*	1.00					
LCC	-0.36*	0.13	0.07	-0.17	0.16	-0.49**	1.00				
LNC	-0.11	0.13	-0.16	0.01	-0.15	-0.07	0.19	1.00			
LPC	0.50***	0.22	-0.10	-0.19	-0.41*	0.17	0.01	0.28	1.00		
C:N	-0.03	-0.05	0.17	-0.11	0.19	-0.17	0.43**	-0.79***	-0.17	1.00	
N:P	-0.51**	-0.15	-0.02	0.23	0.37*	-0.11	-0.12	0.07	-0.91***	-0.21	1.00

A_{max}, 最大净光合速率; C:N, 叶碳氮比; LA, 叶面积; LCC, 叶碳含量; LDMC, 叶干物质含量; LNC, 叶氮含量; LPC, 叶磷含量; LT, 叶厚; LTD, 叶组织密度; N:P, 叶氮磷比; SLA, 比叶面积。粗体表示相关性显著; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

A_{max}, maximum net photosynthetic rate; C:N, leaf carbon content to nitrogen content ratio; LA, leaf area; LCC, leaf carbon content; LDMC, leaf dry matter content; LNC, leaf nitrogen content; LPC, leaf phosphorus content; LT, leaf thickness; LTD, leaf tissue density; N:P, leaf nitrogen content to phosphorus content ratio; SLA, specific leaf area. Bold indicates significant correlation; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

2.3 沙丘不同固定阶段黑沙蒿叶性状集合的差异

PCA结果表明, 主成分1、2和3解释率分别为29.20%、20.03%和17.11%, 合计66.34%(图4; 表3)。

其中主成分1主要与LA、LPC、LDMC和N:P等性状相关性较高, 与LA、LPC正相关, 与LDMC和N:P负相关, 相当于植物资源权衡策略中的“投资-收益”

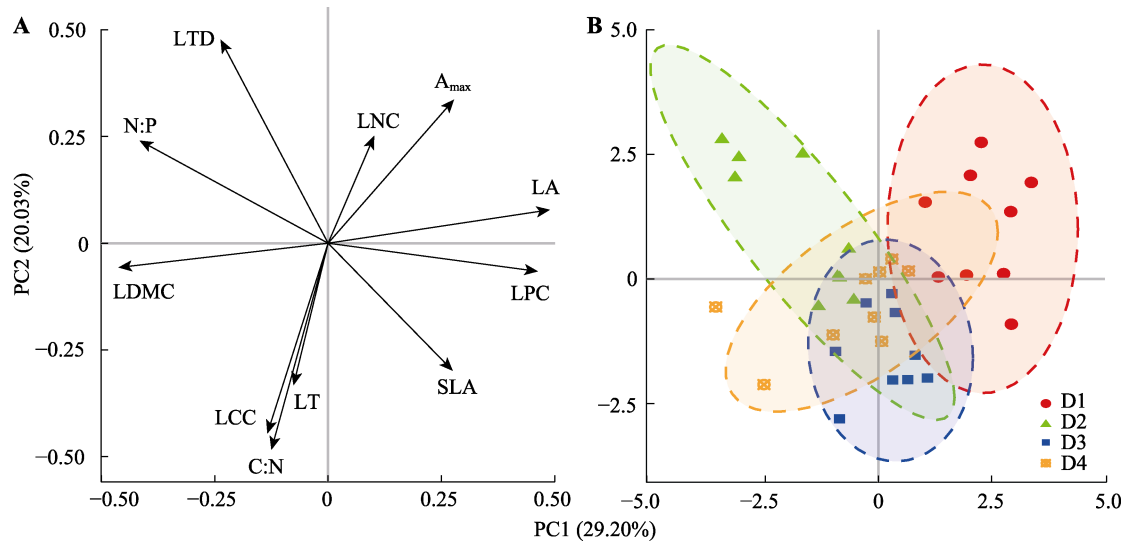


图4 毛乌素沙地沙丘不同固定阶段黑沙蒿叶性状主成分(PC)分析结果。A, 黑沙蒿主要叶性状载荷。B, 黑沙蒿叶性状对沙丘固定不同阶段的响应。A_{max}, 最大净光合速率; C:N, 叶碳氮比; LA, 叶面积; LCC, 叶碳含量; LDMC, 叶干物质含量; LNC, 叶氮含量; LPC, 叶磷含量; LT, 叶厚; LTD, 叶组织密度; N:P, 叶氮磷比; SLA, 比叶面积。D1, 半固定沙丘阶段; D2, 固定沙丘阶段; D3, 土壤结皮固定沙丘阶段; D4, 草本植物固定沙丘阶段。

Fig. 4 Results of principle component (PC) analysis of *Artemisia ordosica* leaf traits in different dune fixation stages in Mau Us Sandy Land. A, Main leaf trait load of *Artemisia ordosica*. B, Response of *Artemisia ordosica* to different stages of dune fixation. A_{max}, maximum net photosynthetic rate; C:N, leaf carbon content to nitrogen content ratio; LA, leaf area; LCC, leaf carbon content; LDMC, leaf dry matter content; LNC, leaf nitrogen content; LPC, leaf phosphorus content; LT, leaf thickness; LTD, leaf tissue density; N:P, leaf nitrogen content to phosphorus content ratio; SLA, specific leaf area. D1, semi-fixed dune stage; D2, fixed dune stage; D3, fixed dune covered with biological soil crusts; D4, fixed dune with abundant herbaceous plants.

表3 毛乌素沙地沙丘黑沙蒿叶性状在主成分分析中的载荷及解释方差
Table 3 Loadings and interpreted variance of leaf traits in principal component analysis in Mau Us Sandy Land

叶性状 Leaf trait	主成分1 Principal component 1	主成分2 Principal component 2	主成分3 Principal component 3
LA	0.47	0.07	0.27
SLA	0.26	-0.28	-0.32
LT	-0.07	-0.31	0.14
LTD	-0.23	0.46	0.14
LDMC	-0.44	-0.05	0.04
A _{max}	0.26	0.32	0.36
LCC	-0.13	-0.42	-0.27
LNC	0.09	0.23	-0.62
LPC	0.44	-0.06	-0.10
C:N	-0.12	-0.46	0.43
N:P	-0.40	0.23	-0.10
方差比例 Variance ratio	29.20%	20.03%	17.11%
累计方差比例 Cumulative variance ratio	29.20%	49.23%	66.34%

A_{max}, 最大净光合速率; C:N, 叶碳氮比; LA, 叶面积; LCC, 叶碳含量; LDMC, 叶干物质含量; LNC, 叶氮含量; LPC, 叶磷含量; LT, 叶厚; LTD, 叶组织密度; N:P, 叶氮磷比; SLA, 比叶面积。

A_{max}, maximum net photosynthetic rate; C:N, leaf carbon content to nitrogen content ratio; LA, leaf area; LCC, leaf carbon content; LDMC, leaf dry matter content; LNC, leaf nitrogen content; LPC, leaf phosphorus content; LT, leaf thickness; LTD, leaf tissue density; N:P, leaf nitrogen content to phosphorus content ratio; SLA, specific leaf area.

策略轴; 主成分2与C:N、LTD、LCC、A_{max}和LT等性状相关性较高, 其中与LTD、A_{max}正相关, 与C:N、LCC、LT负相关; 主成分3主要与LNC、C:N、A_{max}和SLA等性状相关。

对沙丘不同固定阶段的黑沙蒿叶性状集合进行相似性差异分析(图5), 结果表明叶性状集合存在极

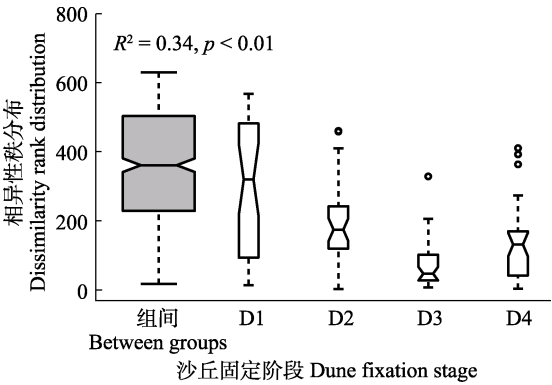


图5 毛乌素沙地沙丘不同固定阶段黑沙蒿叶性状相似性分析。D1, 半固定沙丘阶段; D2, 固定沙丘阶段; D3, 土壤结皮固定沙丘阶段; D4, 草本植物固定沙丘阶段。

Fig. 5 Analysis of leaf traits similarities of *Artemisia ordosica* in different dune fixation stages in Mau Us Sandy Land. D1, semi-fixed dune stage; D2, fixed dune stage; D3, fixed dune covered with biological soil crusts; D4, fixed dune with abundant herbaceous plants.

显著性差异。如图4B所示, D1阶段黑沙蒿位于第1主成分轴和第2主成分轴的正向区域, 具有较高的LA、LPC和 A_{\max} ; 而黑沙蒿在D2阶段主要位于第1主成分轴的负向区域, 相较而言有更高的LDMC和更小的LA。D3和D4阶段的黑沙蒿部分分布在主轴1正向区域, 部分在负向区域。

3 讨论

3.1 沙丘不同固定阶段叶片性状差异分析

植物性状的改变是其适应环境变化的重要策略(Ackerly *et al.*, 2002; Cornelissen *et al.*, 2003a)。从黑沙蒿的形态性状和生理性状来看, LA和 A_{\max} 的响应基本一致, D1阶段的LA和 A_{\max} 最大, 且均随沙丘逐渐固定呈现显著减小的趋势。而植物叶性状对环境与资源差异的响应也反映了植物生长和竞争能力(He *et al.*, 2006)。本研究中, D1阶段的土壤养分较其余3个阶段更低, 资源条件的限制促使黑沙蒿通过增大LA和光合作用来提高生存能力(Dong *et al.*, 2020)。除LA和 A_{\max} 外, 植物的LDMC也是表征其适应环境变化的重要性状指标(Zhang *et al.*, 2007)。然而, 在本研究中黑沙蒿LDMC在沙丘不同固定阶段中无显著差异。从叶性状变异系数来看, 黑沙蒿在不同阶段的LDMC变异系数为所测11个叶性状中最小, 属于对沙丘环境变化产生弱变异的叶性状。这也表明部分植物的LDMC对环境变化的响应并不敏感(Ryser *et al.*, 1996; 肖迪等, 2016)。

从化学性状来看, 植物氮磷等化学计量特征与其生长速率密切相关(Elser *et al.*, 1996)。本研究发现在沙丘逐渐固定过程中, 黑沙蒿LPC和N:P均发生显著变化。D2阶段LPC显著低于其他3个阶段, 且N:P显著高于其他阶段; 而在D1阶段则具有最高的LPC和最低的N:P。该研究结果符合生长速率假说。即植物具有较高生长速率则需要足够的核糖体和蛋白质, 因此也相应具有较高的LPC和较低的N:P(Sterner & Elser, 2002; Tian *et al.*, 2019)。故随植物生长速率增加, 其N:P一般呈降低趋势, 而LPC呈增加趋势。该结果表明黑沙蒿在植被盖度低, 环境贫瘠的D1阶段具有较高的生长速率。这可能是因为D1阶段的黑沙蒿受环境胁迫, 更倾向于快速生长繁殖, 达到迅速完成其生活史的目的(Li *et al.*, 2011)。

此外, 黑沙蒿SLA、LT、LTD、LNC以及C:P在不同阶段均无显著差异。其中, SLA、LT、LNC与

C:P的变异系数均较低, 属于对沙丘不同固定阶段变化不敏感的性状。LTD与LT属于叶片的支撑结构性状, 在叶性状中具有高的连通性和中心性, 对环境变化的响应可能会影响叶片的综合表型, 较难随环境变化而改变(Li *et al.*, 2022)。

3.2 沙丘不同固定阶段叶片性状间相关性分析

植物生长过程中受生理、环境等因素的综合作用, 各性状间呈现一定的相关性(Kerkhoff *et al.*, 2006)。环境变化会影响植物不同叶性状间的协变关系, 进而使其生长生存策略发生调整(Craven *et al.*, 2015)。本研究发现, 在沙丘不同固定阶段, 与植物光合作用相关的LA、SLA (Westoby *et al.*, 2002)与反映物理防御结构的LDMC、LTD间普遍存在显著或极显著负相关关系。本研究结果符合资源分配假说, 即植物将较多资源分配于叶片物理防御结构, 对叶片光合能力的投资则会随物理防御结构投资的增加而降低(Koricheva, 2002)。这也表明植物在生长繁殖和增强防御能力之间存在一种“此消彼长”的权衡关系。本研究中, 不同阶段的黑沙蒿叶性状间相关性存在差异, LA与LTD、SLA与LDMC间的负相关关系均随植被盖度增大和沙丘不断固定更加显著。这是因为植物叶性状间存在很多相互平衡的性状组合, 而这些性状间的相关性并非一成不变, 往往通过自身所得资源的变化调整叶性状的动态变化来适应环境, 以达到生存与繁衍的目的(冯秋红等, 2008; 肖迪等, 2016)。

综合4个阶段来看, 除黑沙蒿叶片形态与生理性状间显著相关外, 两者与化学性状间也存在显著相关关系。表明随着沙丘逐渐固定, 与植物营养相关的叶化学性状与其他叶性状也呈现出紧密相关关系。其中, LA与LCC显著负相关, 与LPC极显著正相关; 而LDMC与LPC显著负相关。一般来说, 植物LPC与其最大潜在生长速率显著正相关(Thompson *et al.*, 1997), 而植物LA与光合速率也存在正相关关系, LA与LPC均能反映植物的生长速率。与植物养分相关的LPC与形态性状LA以及LDMC的相互关系也表明了毛乌素沙地资源有限条件下, 植物各类叶性状间存在密切相关性, 这种叶性状间的相关性可使植物合理分配和充分利用资源。在本研究中, 沙地植物面临更严峻的资源匮乏挑战, 因此倾向于具有更紧密的叶性状相关性(李颖, 2020)。本研究中黑沙蒿叶片形态、生理和化学性状间普遍存在的相

关性表明半干旱地区沙生植物通过叶性状的权衡和协同关系来更充分利用有限资源, 同样也表明植物通过多个性状间相互关系来共同合作完成生存和生产功能(He *et al.*, 2020)。

3.3 沙丘不同固定阶段黑沙蒿的资源权衡策略

植物叶性状能够反映其适应环境变化的资源分配策略(Kattge *et al.*, 2011)。本研究从黑沙蒿叶性状集合随沙丘不同固定阶段的变化来探讨其资源权衡策略。PCA结果表明, 不同阶段的黑沙蒿叶性状集合在第1和第2主成分轴上的排序均发生了变化, 且在不同阶段发生的变化极显著。其中第1主成分轴主要反映LA、LPC、LDMC和N:P等性状, 相当于植物资源权衡策略中的“投资-收益”策略轴。

LA的大小影响着植物光能利用效率, LPC和N:P与生长速率密切相关(田地等, 2021)。一般来说, 具有较高LA、LPC和较低N:P的植物, 通常具有较高的光合速率和生长速率, 并且叶片更薄, 寿命也更短, 而具有更大LDMC和LT的植物则相反(Wright *et al.*, 2001)。在本研究中, D1阶段的黑沙蒿位于第1主成分轴的正向区域, 相较于其他阶段具有较大LA、LPC与 A_{\max} , 较小的N:P和LDMC。在D1阶段植被盖度最小, 植物间竞争也较小, 黑沙蒿可充分利用有限资源来加快自身养分循环、提高光合能力和生物量的积累, 即该阶段植物选择生长繁殖高投入策略(Kumar & Garkoti, 2021)。因此, D1阶段的黑沙蒿在资源分配中更倾向于叶片较大较薄、生长速率较高的“快速投资-收益型”策略。

有研究发现, 随着沙丘的固定, 植物的生长和繁殖能力明显下降(Li *et al.*, 2011)。在本研究中, D2阶段的黑沙蒿与D1阶段不同, 其叶性状集合主要位于第1主成分轴的负向区域, 具有较高的LDMC以及较低的LA、SLA和 A_{\max} 。其中, SLA和LDMC这两个性状常用来反映植物对环境变化的响应策略。一般认为, 植物具有较小的SLA和较大的LDMC有更好的资源获取能力及水分利用效率, 能更好地适应恶劣环境条件(Wilson *et al.*, 1999; 肖迪等, 2016)。SLA的减小与LDMC的增大往往反映了环境条件的恶化, 因为植物开始转变为较为保守的缓慢生长策略(Rose *et al.*, 2013)。而植物在低资源环境中采取构建物理防御、降低养分循环等缓慢生长策略在竞争中更有优势(Funk, 2013; Dong *et al.*, 2020)。在本研究中, 黑沙蒿在D2阶段对LDMC和LTD等植物防御结构的投

入高于其他阶段, 而对LA、SLA和 A_{\max} 等生长相关性状的投入减少。这样的资源分配对于植物抵抗恶劣环境和逐渐增强的植物竞争具有重要意义。因此, D2阶段的黑沙蒿更倾向于叶片较小较厚、防御能力较强、生长速率低的“缓慢投资-收益型”策略。在D3和D4阶段, 沙丘环境条件得到改善, 黑沙蒿在第一主成分轴的正负区域均有分布, 表明这两个阶段的植物在保证正常生长的同时, 也适当增强其防御机制来适应种内和种间竞争。总之, 沙丘不同固定阶段黑沙蒿叶性状集合的显著差异, 以及在快速生长策略与保守策略间的转变是其适应环境变化最直接的方式。

4 结论

在毛乌素沙地沙丘不同固定阶段, 黑沙蒿叶性状的变化表明植物可通过调节叶性状, 对有限的环境资源进行优化配置来提高在不同生境中的适应能力。从叶性状变异系数来看, LA、 A_{\max} 、N:P、LPC和LTD在沙丘固定不同阶段属于中等变异性状; 而LDMC和LCC等叶性状属于弱变异性状。本研究中黑沙蒿叶性状间普遍存在显著相互关系, 这种性状间的相关性有利于植物充分利用有限资源并通过调整资源分配来适应不同环境。研究还发现黑沙蒿在不同阶段的资源权衡策略存在差异, 在D1阶段黑沙蒿对资源分配更倾向于叶片较大较薄、生长速率较高的“快速投资-收益型”策略; 在D2阶段则更倾向于叶片较小较厚、防御能力较强、生长速率低的“缓慢投资-收益型”策略; 而D3、D4阶段的黑沙蒿在保证正常生长的同时, 也适当增强其防御机制来适应逐渐增强的种内和种间竞争。本研究进一步证实了沙生植物可通过叶性状集合的优化来调整资源利用与权衡策略, 以此提高在不同环境中的生存能力。研究结果可为沙地生态系统植被保护与恢复提供理论基础。

参考文献

- Ackerly D, Knight C, Weiss S, Barton K, Starmer K (2002). Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 130, 449-457.
- Anderegg LDL, Berner LT, Badgley G, Sethi ML, Law BE, HilleRisLambers J (2018). Within-species patterns challenge our understanding of the leaf economics spectrum. *Ecology*

- Letters, 21, 734-744.
- Bai YX, She WW, Michalet R, Zheng J, Qin SG, Zhang YQ (2018). Benefactor facilitation and beneficiary feedback effects drive shrub-dominated community succession in a semi-arid dune ecosystem. *Applied Vegetation Science*, 21, 595-606.
- Bao SD (2000). *Soil and Agricultural Chemistry Analysis*. 3rd ed. China Agriculture Press, Beijing. 14-188. [鲍士旦 (2000). 土壤农化分析. 3版. 中国农业出版社, 北京. 14-188.]
- Chen YT, Xu ZZ (2014). Review on research of leaf economics spectrum. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 1135-1153. [陈莹婷, 许振柱 (2014). 植物叶经济谱的研究进展. 植物生态学报, 38, 1135-1153.]
- Cornelissen JHC, Cerabolini B, Castro-Díez P, Villar-Salvador P, Montserrat-Martí G, Puyravaud JP, Maestro M, Werger MJA, Aerts R (2003a). Functional traits of woody plants: correspondence of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings? *Journal of Vegetation Science*, 14, 311-322.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003b). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335-380.
- Craven D, Hall JS, Berlyn GP, Ashton MS, van Breugel M (2015). Changing gears during succession: shifting functional strategies in young tropical secondary forests. *Oecologia*, 179, 293-305.
- Dai JZ, Bai YT, Wei ZJ, Zhang C, Yan RR (2021). Effects of root-cutting in the vegetative phase on plant functional traits of *Leymus chinensis*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1292-1302. [代景忠, 白玉婷, 卫智军, 张楚, 闫瑞瑞 (2021). 切根对羊草营养生长期内植物功能性状的影响. 植物生态学报, 45, 1292-1302.]
- Derroire G, Powers JS, Hulshof CM, Cárdenas Varela LE, Healey JR (2018). Contrasting patterns of leaf trait variation among and within species during tropical dry forest succession in Costa Rica. *Scientific Reports*, 8, 285. DOI: 10.1038/s41598-017-18525-1.
- Dong N, Prentice IC, Wright IJ, Evans BJ, Togashi HF, Caddy-Retalic S, Mcinerney FA, Sparrow B, Leitch E, Lowe AJ (2020). Components of leaf-trait variation along environmental gradients. *New Phytologist*, 228, 82-94.
- Elser JJ, Dobberfuhl DR, MacKay NA, Schampel JH (1996). Organism size, life history, and N:P stoichiometry: toward a unified view of cellular and ecosystem processes. *BioScience*, 46, 674-684.
- Fajardo A, Piper FI, Hoch G (2013). Similar variation in carbon storage between deciduous and evergreen treeline species across elevational gradients. *Annals of Botany*, 112, 623-631.
- Feng QH, Shi ZM, Dong LL (2008). Response of plant functional traits to environment and its application. *Scientia Silvae Sinicae*, 44(4), 125-131. [冯秋红, 史作民, 董莉莉 (2008). 植物功能性状对环境的响应及其应用. 林业科学, 44(4), 125-131.]
- Funk JL (2013). The physiology of invasive plants in low-resource environments. *Conservation Physiology*, 1, cot026. DOI: 10.1093/conphys/cot026.
- He JS, Wang ZH, Wang XP, Schmid B, Zuo WY, Zhou M, Zheng CY, Wang MF, Fang JY (2006). A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau. *New Phytologist*, 170, 835-848.
- He NP, Li Y, Liu CC, Xu L, Li MX, Zhang JH, He JS, Tang ZY, Han XG, Ye Q, Xiao CW, Yu Q, Liu SR, Sun W, Niu SL, Li SG, Sack L, Yu GR (2020). Plant trait networks: improved resolution of the dimensionality of adaptation. *Trends in Ecology & Evolution*, 35, 908-918.
- He NP, Liu CC, Zhang JH, Xu L, Yu GR (2018). Perspectives and challenges in plant traits: from organs to communities. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 6787-6796. [何念鹏, 刘聪聪, 张佳慧, 徐丽, 于贵瑞 (2018). 植物性状研究的机遇与挑战: 从器官到群落. 生态学报, 38, 6787-6796.]
- He YY, Guo SL, Wang Z (2019). Research progress of trade-off relationships of plant functional traits. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 1021-1035. [何芸雨, 郭水良, 王喆 (2019). 植物功能性状权衡关系的研究进展. 植物生态学报, 43, 1021-1035.]
- Heberling JM, Fridley JD (2012). Biogeographic constraints on the world-wide leaf economics spectrum. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1137-1146.
- Huang JP, Yu HP, Dai AG, Wei Y, Kang LT (2017). Drylands face potential threat under 2 °C global warming target. *Nature Climate Change*, 7, 417-422.
- Jia X, Zha TS, Gong JN, Wang B, Zhang YQ, Wu B, Qin SG, Peltola H (2016). Carbon and water exchange over a temperate semi-arid shrubland during three years of contrasting precipitation and soil moisture patterns. *Agricultural and Forest Meteorology*, 228-229, 120-129.
- Jiang XY, Jia X, Gao SJ, Jiang Y, Wei NN, Han C, Zha TS, Liu P, Tian Y, Qin SG (2021). Plant nutrient contents rather than physical traits are coordinated between leaves and roots in a desert shrubland. *Frontiers in Plant Science*, 12, 734775. DOI: 10.3389/fpls.2021.734775.
- Jiang Y, Jin C, Jiang XY, Li XH, Wei NN, Gao SJ, Liu P, Jia X, Zha TS (2022). Relative changes and biophysical controls of leaf resource use efficiencies in *Artemisia ordosica*. *Acta Ecologica Sinica*, 42, 6196-6208. [蒋燕, 靳川, 姜晓燕, 李鑫豪, 魏宁宁, 高圣杰, 刘鹏, 贾昕, 查天山 (2022). 油蒿叶片资源利用效率相对变化及其生物与非生物影响因素. 生态学报, 42, 6196-6208.]
- Jin C, Li XH, Jiang Y, Xu MZ, Tian Y, Liu P, Jia X, Zha TS

- (2021). Relative changes and regulation of photosynthetic energy partitioning components in *Artemisia ordosica* during growing season. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 870-879. [靳川, 李鑫豪, 蒋燕, 徐铭泽, 田赞, 刘鹏, 贾昕, 查天山 (2021). 黑沙蒿光合能量分配组分在生长季的相对变化与调控机制. 植物生态学报, 45, 870-879.]
- Jin C, Zha TS, Jia X, Tian Y, Zhou WJ, Wei TZ (2020). Light energy partitioning, photoprotection and influencing factors of photosystem II in an exotic species (*Salix psammophila*) in Mu Us Sandy Land. *Scientia Silvae Sinicae*, 56(10), 34-44. [靳川, 查天山, 贾昕, 田赞, 周文君, 卫腾宙 (2020). 毛乌素沙地沙柳光系统II光保护机制和能量分配动态及其影响因子. 林业科学, 56(10), 34-44.]
- John MK (1970). Colorimetric determination of phosphorus in soil and plant materials with ascorbic acid. *Soil Science*, 109, 214-220.
- Kattge J, Díaz S, Lavorel S, Prentice C, Leadley P, Böenisch G, Garnier E, Westoby M, Reich PB, Wright IJ, Cornelissen JHC, Violle C, Harrison SP, van Bodegom PM, Reichstein M, et al. (2011). TRY—A global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17, 2905-2935.
- Kerkhoff AJ, Fagan WF, Elser JJ, Enquist BJ (2006). Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants. *The American Naturalist*, 168, E103-E122.
- Koricheva J (2002). Meta-analysis of sources of variation in fitness costs of plant antiherbivore defenses. *Ecology*, 83, 176-190.
- Kumar M, Garkoti SC (2021). Functional traits, growth patterns, and litter dynamics of invasive alien and co-occurring native shrub species of chir pine forest in the central Himalaya, India. *Plant Ecology*, 222, 723-735.
- Li SL, Yu FH, Werger MJA, Dong M, Zuidema PA (2011). Habitat-specific demography across dune fixation stages in a semi-arid sandland: understanding the expansion, stabilization and decline of a dominant shrub. *Journal of Ecology*, 99, 610-620.
- Li Y (2020). *Variation of Leaf Trait Network Among Different Vegetation Types and Its Influencing Factors*. PhD dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. [李颖 (2020). 叶片性状网络在不同植被类型间的变异规律及其影响因素. 博士学位论文, 北京林业大学, 北京.]
- Li Y, Liu CC, Sack L, Xu L, Li MX, Zhang JH, He NP (2022). Leaf trait network architecture shifts with species-richness and climate across forests at continental scale. *Ecology Letters*, 25, 1442-1457.
- Liu XJ, Ma KP (2015). Plant functional traits—Concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica (Vita)*, 45, 325-33. [刘晓娟, 马克平 (2015). 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 45, 325-339.]
- Luo YK, Hu HF, Zhao MY, Li H, Liu SS, Fang JY (2019). Latitudinal pattern and the driving factors of leaf functional traits in 185 shrub species across Eastern China. *Journal of Plant Ecology*, 12, 67-77.
- Qin J, Kong HY, Liu H (2016). Stoichiometric characteristics of soil C, N, P and K in different *Pinus massoniana* forests. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 44, 68-76. [秦娟, 孔海燕, 刘华 (2016). 马尾松不同林型土壤C、N、P、K的化学计量特征. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 44, 68-76.]
- Qu P, Xing YJ, Wang QG (2018). Research progress of plant economic spectrum. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 34(10), 88-94. [曲鹏, 邢亚娟, 王庆贵 (2018). 植物经济谱研究进展. 中国农学通报, 34(10), 88-94.]
- Reich PB (2014). The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275-301.
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, Craine JM, Oleksyn J, Westoby M, Walters MB (2003). The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164, S143-S164.
- Rose L, Rubarth MC, Hertel D, Leuschner C (2013). Management alters interspecific leaf trait relationships and trait-based species rankings in permanent meadows. *Journal of Vegetation Science*, 24, 239-250.
- Ryser P (1996). The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasting grasses. *Functional Ecology*, 10, 717-723.
- She WW, Bai YX, Zhang YQ, Qin SG, Liu Z, Wu B (2017). Plasticity in meristem allocation as an adaptive strategy of a desert shrub under contrasting environments. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1933. DOI: 10.3389/fpls.2017.01933.
- Si JH, Feng Q, Chang ZQ, Wang YB, Tian YZ, Xie ZC, Gao LP (2011). Community structure and species diversity of desert plants in the wind-sand area of Yabulai. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 31, 602-608. [司建华, 冯起, 常宗强, 王耀斌, 田永祯, 谢宗才, 高立平 (2011). 阿拉善雅布赖风沙区荒漠植物群落结构和物种多样性研究. 西北植物学报, 31, 602-608.]
- Sterner RW, Elser JJ (2002). *Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton.
- Thompson K, Parkinson JA, Band SR, Spencer RE (1997). A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora. *New Phytologist*, 136, 679-689.
- Tian D, Yan ZB, Fang JY (2021). Review on characteristics and main hypotheses of plant ecological stoichiometry. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 682-713. [田地, 严正兵, 方精云 (2021). 植物生态化学计量特征及其主要假说. 植物生态学报, 45, 682-713.]
- Tian D, Yan ZB, Ma SH, Ding YH, Luo YK, Chen YH, Du EZ, Han WX, Kovacs ED, Shen HH, Hu HF, Kattge J, Schmid B, Fang JY (2019). Family-level leaf nitrogen and

- phosphorus stoichiometry of global terrestrial plants. *Science China Life Sciences*, 62, 1047-1057.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125-159.
- Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143, 155-162.
- 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.
- Wu YJ, Ren C, Tian Y, Zha TS, Liu P, Bai YJ, Ma JY, Lai ZR, Bourquea CPA (2018). Photosynthetic gas-exchange and PSII photochemical acclimation to drought in a native and non-native xerophytic species (*Artemisia ordosica* and *Salix psammophila*). *Ecological Indicators*, 94, 130-138.
- Xiao D, Wang XJ, Zhang K, He NP, Hou JH (2016). Effects of nitrogen addition on leaf traits of common species in natural *Pinus tabulaeformis* forests in Taiyue Mountain, Shanxi Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 686-701. [肖迪, 王晓洁, 张凯, 何念鹏, 侯继华 (2016). 氮添加对山西太岳山天然油松林主要植物叶片性状的影响. *植物生态学报*, 40, 686-701.]
- Yan F, Cong RC (2015). Study on classification progress and cataloging system of sandy land in China. *Geographical Research*, 34, 455-465. [闫峰, 丛日春 (2015). 中国沙地分类进展及编目体系. *地理研究*, 34, 455-465.]
- Zhang JH, He NP, Liu CC, Xu L, Yu Q, Yu GR (2018). Allocation strategies for nitrogen and phosphorus in forest plants. *Oikos*, 127, 1506-1514.
- Zhang JH, Wu B (2014). Influences of biological soil crust in *Artemisia ordosica* community on the precipitation infiltration process. *Journal of University of Chinese Academy of Sciences*, 31, 214-220. [张军红, 吴波 (2014). 黑沙蒿群落生物结皮对降水入渗过程的影响. *中国科学院大学学报*, 31, 214-220.]
- Zhang JL, Zhu JJ, Cao KF (2007). Seasonal variation in photosynthesis in six woody species with different leaf phenology in a valley savanna in southwestern China. *Trees*, 21, 631-643.

责任编辑: 张元明 编辑: 乔鲜果