

DOI: 10.5846/stxb202106011440

蒋燕, 靳川, 姜晓燕, 李鑫豪, 魏宁宁, 高圣杰, 刘鹏, 贾昕, 查天山. 油蒿叶片资源利用效率变化及其影响因素. 生态学报, 2022, 42(15): 6196-6208.
Jiang Y, Jin C, Jiang X Y, Li X H, Wei N N, Gao S J, Liu P, Jia X, Zha T S. Relative changes and biophysical controls of leaf resource use efficiencies in *Artemisia ordosica*. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(15): 6196-6208.

油蒿叶片资源利用效率变化及其影响因素

蒋 燕^{1,2}, 靳 川^{1,2}, 姜晓燕^{1,2}, 李鑫豪^{1,2}, 魏宁宁^{1,2}, 高圣杰^{1,2}, 刘 鹏^{1,2}, 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, 盐池 751500

3 北京林业大学水土保持国家林业局重点实验室, 北京 100083

摘要: 植物资源(光、氮、水分)利用效率是反映生态功能适应气候变化的关键指示, 然而鲜有研究综合考虑植物资源利用效率间的相对变化及其调控机制。选取宁夏盐池毛乌素沙地优势物种油蒿(*Artemisia ordosica*)为研究对象, 于2017—2019年生长期对油蒿光合生理参数和环境因子进行原位监测, 实验室测定叶片比叶面积(SLA)和叶氮含量(LNC), 分析叶片光利用效率(LUE)、水分利用效率(WUE)、氮利用效率(NUE)的相对变化特征及其生物和非生物影响因子, 探讨油蒿叶片资源利用效率对环境的响应。结果显示: 油蒿LUE和NUE的季节变化趋势基本一致, 两者呈正相关($R^2=0.17; P<0.01$), 且皆与WUE季节变化不同, 无显著关系($P>0.05$), WUE波动幅度最高($CV=48%$), NUE最低($CV=39%$); 研究期间LUE、WUE和NUE月均值基本在夏季出现高值, 分别为 0.12 mol/mol , $104.02 \text{ } \mu\text{mol/mol}$ 和 $11.49 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ 。土壤含水量(SWC) $>0.09 \text{ m}^3/\text{m}^3$, 叶片资源利用效率不受其影响, 而 $\text{SWC}<0.09 \text{ m}^3/\text{m}^3$, WUE和SWC关系为二次函数; SWC调节土壤氮含量(N_{soil})和光合有效辐射(PAR)对叶片资源利用效率的影响。叶片资源利用效率与LNC无显著相关性; SLA与LUE显著负相关($P<0.01$), 与NUE显著正相关($P<0.01$), 与WUE相关性不显著($P>0.05$)。LUE主要受SLA和 N_{soil} 影响, NUE主要受SLA和SWC影响, SWC和 N_{soil} 还可通过SLA和LNC间接影响LUE和NUE。结果表明水分和土壤氮含量是限制油蒿叶片资源利用效率的主要非生物因子, 比叶面积则是调控其资源利用效率的关键生物因子, 是深入探究荒漠植物群落对环境响应策略的重要补充。

关键词: 荒漠植物; 油蒿; 资源利用效率; 环境调控; 叶片性状

Relative changes and biophysical controls of leaf resource use efficiencies in *Artemisia ordosica*

JIANG Yan^{1,2}, JIN Chuan^{1,2}, JIANG Xiaoyan^{1,2}, LI Xinhao^{1,2}, WEI Ningning^{1,2}, GAO Shengjie^{1,2}, LIU Peng^{1,2}, JIA Xin^{1,2,3}, ZHA Tianshan^{1,2,3,*}

1 School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Yanchi Ecology Research Station of MU US Desert, Yanchi 751500, China

3 Key Laboratory of State Forestry Administration on Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: Resource (light, nitrogen and water) use efficiency of a plant is a key indicator of ecological function acclimation to climate change and extremes. Its resource use efficiency has been widely used as the indicator to understand plant acclimation processes to unfavorable environmental conditions. However, comprehensive understanding of relative changes and its regulatory mechanism of resource use efficiencies (RUEs) including light use efficiency (LUE), water use efficiency (WUE) and nitrogen use efficiency (NUE) remain limited. *Artemisia ordosica*, the dominant species in the Mu

基金项目: 国家自然科学基金(32071842, 31901366, 32071843); 中央高校基本科研业务费专项资金(2015ZCQ-SB-02)

收稿日期: 2021-06-01; 网络出版日期: 2022-04-07

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: tianshanzha@bjfu.edu.cn

Us Desert, was selected as the research object in this study. The study was based on season-long *in-situ* measurements of its leaf photosynthesis and abiotic factors from 2017 to 2019. Measurements of specific leaf area (SLA) and leaf nitrogen concentration (LNC) were made in the laboratory. The study aimed to examine the relative changes in leaf-level RUEs (i. e., LUE, WUE and NUE) and their biophysical controls in *A. ordosica*, which to understand the responses of *A. ordosica* RUEs to environment at leaf level. As a result, seasonal patterns of LUE and NUE were convergent, being positively correlated ($R^2=0.17$; $P<0.01$). By contrast, WUE fluctuated largely and had no relationship with LUE and NUE ($P>0.05$). Among the leaf-level RUEs, the seasonal variation was largest in WUE ($CV=48\%$) and the lowest in NUE ($CV=39\%$). Monthly mean leaf-level RUEs generally peaked in summer, reaching a maximum of 0.12 mol/mol, 104.02 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ and 11.49 $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ for LUE, WUE, and NUE during the study period, respectively. The variation in leaf-level RUEs was not affected by soil water content (SWC) when $\text{SWC} > 0.09 \text{ m}^3/\text{m}^3$. However, WUE was quadratically related to SWC when $\text{SWC} < 0.09 \text{ m}^3/\text{m}^3$. SWC was observed to modify the influence of incident photosynthetically active radiation (PAR) and soil total nitrogen (N_{soil}) on leaf-level RUEs. There was no significant correlation between leaf-level RUEs and LNC. The SLA was negatively related to LUE ($P<0.01$), positively related to NUE ($P<0.01$) and not related to WUE. The LUE is mainly affected by SLA and N_{soil} , while NUE was mainly affected by SLA and SWC. The SWC and N_{soil} also affected LUE and NUE through SLA and LNC indirectly. Our results indicate that water and soil total nitrogen are the main abiotic stresses limiting leaf-level resource use efficiencies and specific leaf area is the key biotic factor to regulate leaf-level resource use efficiencies in *A. ordosica*. Our findings are important addition to the understandings of acclimation strategies of desert plants to climate change and climatic extremes.

Key Words: desert plant; *Artemisia ordosica*; resource use efficiency; environmental regulation; leaf trait

植物生长需要从环境中获取资源(即光同化所需的光、水和氮),光合作用是植物获取并利用各种资源的重要过程,容易受到限制^[1-3]。气候变化增加了全球极端天气的发生频率和强度,尤其是生态环境脆弱的干旱半干旱地区,可能会强烈影响该地区的资源供给,从而导致植物光合和生产能力发生变化。

植物资源利用效率(RUEs)作为连接光合作用和资源供给的关键纽带,被广泛用于理解植物对气候变化和极端气候的响应^[4-5]。其中,叶片光利用效率(LUE)、水分利用效率(WUE)及氮利用效率(NUE)等是决定植物适应环境变化,协调自身碳水关系的关键指示^[6]。光、氮、水等资源利用效率间的权衡(即相对变化)决定着植物最大碳吸收能力^[7-8]。但植物资源利用效率权衡关系因研究环境和时间尺度的差异而不同^[4,9],了解干旱区植物叶片光、氮、水利用效率相对变化特征及其对环境的响应,有助于深入理解植物对气候变化的响应,准确预测植物碳吸收能力^[4,10]。

环境变化是植物叶片资源利用效率变化的主要及直接驱动因子(即非生物因子),其通过改变光、水和氮资源供给和需求对植物资源利用效率产生影响^[11]。因此直接选择环境中的光、水和氮为代表性非生物因子进行分析。植物通过叶片性状间的协调和权衡来适应环境波动(即生物因子),以实现叶片资源利用和生态适应策略的优化^[3,12]。在资源梯度不同的生境中,植物叶片性状发生了不同程度的适应性分化^[13-14]。比叶面积(SLA)和叶片氮含量(LNC)是描述植物叶片性状的基本参数,其变化反映了不同物种在长期进化过程中对资源的利用和生存环境的适应特征^[13,15],因此选择 SLA 和 LNC 为代表性生物因子进行分析。综合研究生物与非生物因子对植物叶片 RUEs 的影响机制,能更好地理解干旱地区植物对环境变化的适应过程。毛乌素沙地是我国西北地区典型的干旱半干旱地区,降水有限且不规律。油蒿(*Artemisia ordosica*)是该地区半干旱灌丛生态系统中最常见和优势的灌木种之一。为此本研究以油蒿为研究对象,利用 LI-6400XT 便携式光合仪(LI-COR, Lincoln, USA)进行油蒿叶片光合参数原位测定,计算其 LUE、WUE 和 NUE,结合同步监测的环境因子和测定的叶片 SLA 和 LNC,分析油蒿叶片生长季 RUEs 的动态变化及其与生物和非生物因子的关系,探明油蒿对毛乌素沙地干旱环境的适应机制。旨在探究:(1)油蒿叶片资源利用效率相对变化特征;(2)生物

和非生物因素对油蒿叶片资源利用效率的影响机制,为阐明荒漠生态系统对环境变化的响应机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究地概况及样地布设

宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位监测研究站(37°04' N—38°10' N, 106°30' E—107°47' E, 海拔 1550 m)处于毛乌素沙地南缘,占地总面积 2000 hm²。该区属于典型的中温带大陆性季风气候。年平均气温为 8.1℃,降水稀少,年降水量 292 mm,主要集中在夏季,年际变化大;年潜在蒸散量为 2100 mm,无霜期约为 120 d。典型植物群落为油蒿群落,优势建群种为油蒿,夹杂有老瓜头(*Cynanchum komarovii*)、杨柴(*Hedysarum mongolicum*)、赖草(*Leymus secalinus*)等其他物种,并伴有苔藓地衣结皮。本文选取油蒿为研究对象,生长季集中在 5—9 月,5 月为春季,6—8 月为夏季,9 月为秋季。

于 2017—2019 年生长季通过野外调查选择油蒿分布集中区域作为研究样地,样地内灌木平均株高 0.5—1.0 m,样地大小为 15 m×15 m,在样地内随机选择 3 个 5 m×5 m 样方,每个样方内选择 3 株油蒿标记。观测期内样地中油蒿植被覆盖度为 45%,平均冠幅和株高分别为 0.86 和 0.78 m。在每个样方中选择长势较好、且植株之间遮挡较少的油蒿作为样株,为避免边缘效应影响,植株尽量选择在样方内部位置,每次生理实验在所标记的植株上进行,测量周期为 7—10 d。

1.2 测量方法

1.2.1 光合特征参数

在已标记油蒿样株上分别选取一簇 1—2 年生小枝上的成熟叶片,依据枝条和叶片生长状况,以及叶片大小选择相似叶片,之后对所选叶片进行测量。考虑植物光合随天气变化存在差异的特点,选择晴朗无风的天气,于 9:00—12:00 使用 Li-6400XT 便携式光合仪透明叶室进行气体交换参数的测定,当测量数值小数点后一位稳定时,每个叶片记录 20 次读数,主要包括单位叶面积的净光合速率(P_n , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、蒸腾速率(E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)和气孔导度(G_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)。

在每次气体交换参数测定时,同时利用 LI-6400XT 便携式光合系统,配备 LED 红蓝光源叶室,进行光响应曲线测量(A-PAR 曲线)。进行光响应曲线的测定前先对目标叶片进行充分诱导;叶室温度设置为 25℃,CO₂浓度设置为 400 $\mu\text{molCO}_2 \text{mol}^{-1}$,近似环境中的浓度,相对湿度设置为 55%左右。光合有效辐射(PAR)梯度共设置 12 个点,分别为 2000、1800、1500、1200、1000、800、600、400、200、100、50 和 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。测定时应在设置的每个 PAR 下适应 3 min 测定其光合速率。测定完成后通过模型拟合,利用 A-PAR 曲线估算叶片光最大净光合速率(P_{max} , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)和内禀量子效率(α , mol/mol)^[16]。叶片的光合特征参数和响应曲线测量时间为上午 9 点至 12 点^[17-18]。每次测量的叶片面积小于叶室面积,在每次测量完之后取下叶片带回实验室,使用 YMJ-A 托普叶面积仪测定实验样叶面积,然后对所测数据进行校准。

1.2.2 植物叶片性状特征

每次气体交换测量结束后,在与标记油蒿特征相似的相邻植株上立即采集 10—20 片样叶,用于测量叶面积和氮含量。叶面积测量完毕后,用电子天平测量饱和鲜重,75℃烘干 48 h 后测定干重,比叶面积(SLA, cm^2/g)为鲜叶面积与干重的比值。将每次烘干后的样叶粉碎、研磨后制成粉样,利用凯氏定氮法测定样叶的氮含量(LNC, g/kg)^[8]。

1.2.3 环境因子

光合有效辐射(PAR)、降水量(PPT)和 30 cm 土壤含水量(SWC)由样地附近的微气象观测系统监测。PAR 由光合有效辐射传感器(PAR-LITE, Kipp & Zonen, the Netherlands)测得;ECH2O 土壤温湿度仪(ECH2O-5TE, Decagon Devices, USA)用于测量 SWC;翻斗式雨量筒(TE-525 WS, Campbell Scientific, USA)完成样地内 PPT 监测。PPT 由 CR200 数据采集器(Campbell Scientific Inc., USA)获取,PAR 和 SWC 由

CR3000 数据采集器 (Campbell Scientific Inc., USA) 获取。所有环境因子测定间隔均为 30 min。每一实验周期内,在每个样方周围用土钻法取 15、30、45 cm 土壤样品各 1 份,制成土样后,凯氏定氮法测定土样的全氮含量 (N_{soil} , g/kg)。

1.3 资源利用效率计算

直角双曲线修正模型可以更好地反应植物净光合速率对光合有效辐射的响应过程^[16],采用此模型拟合植物光响应曲线。模型表达式为:

$$P_n(\text{PAR}) = \alpha \frac{1 - \beta \text{PAR}}{1 + \gamma \text{PAR}} \text{PAR} - R_d \quad (1)$$

式中, P_n ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 为净光合速率, PAR 为光合有效辐射, α 是光响应曲线的初始斜率, 定义为植物内禀量子效率, 反映植物利用光能的最大潜能, 所以 LUE (mol/mol) 由 α 值表示; β 为修正系数; 系数 γ 为内禀量子效率与植物最大光合速率之比; R_d ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 为 PAR=0 时的暗呼吸速率。

对式(1)两边求导数, 得到植物的量子效率, 即有:

$$P(\text{PAR}) = \alpha \frac{1 - 2\beta \text{PAR} - \beta \gamma \text{PAR}^2}{(1 + \gamma \text{PAR})^2} \quad (2)$$

当式(2)等于 0 时, 可求出植物的饱和光照强度 (LSP):

$$\text{LSP} = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma)\beta} - 1}{\gamma} \quad (3)$$

与植物饱和光照强度对应的最大光合速率 P_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 为:

$$P_{\text{max}} = \alpha \left(\frac{\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right)^2 - R_d \quad (4)$$

则 WUE ($\mu\text{mol/mol}$) = P_{max}/G_s , 表示植物的内在水分利用效率, 其反映了叶片碳吸收和水分耗散的内在调控情况。

植物单位叶面积氮含量 $N_{\text{area}} = \text{LNC}/\text{SLA}$, NUE ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$) = $P_{\text{max}}/N_{\text{area}}$, 表示植物的光合氮利用效率。

1.4 数据分析

采用方差分析 (ANOVA) 对不同季节间的叶片光、水和氮利用效率进行比较。变异系数 (CV) 用于量化叶片资源利用效率、叶片性状和环境因子的季节变化。用分段平均方法将 WUE 和 NUE 数据按 LUE 分组平均 (LUE 间隔 0.002 mol/mol), 又将 NUE 数据按 WUE 分组平均 (WUE 间隔 0.2 $\mu\text{mol/mol}$), 每组求平均值和标准误差, 通过标准化主轴分析法 (SMA, smatr 包中的 R 函数 SMA) 检验油蒿 LUE、WUE 和 NUE 间的相互关系。线性回归和非线性回归分析叶片资源利用效率和叶片性状特征及环境因子之间的相关关系。全子集回归法获取最优模型, 以描述叶片资源利用效率随各影响因素的变化情况。同时采用结构方程模型 (SEM) 进一步评估叶片性状特征及环境因子对叶片资源利用效率的直接和间接影响。所有数据分析和作图通过 RStudio 4.0.5 完成。

2 结果与分析

2.1 环境因子与叶片性状变化特征

2.1.1 环境因子季节变化特征

由图 1 和表 1 可知, 三年 PAR 季节变化趋势一致, 2017—2019 年年均值分别为 425.93, 398.86 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 393.37 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 年际变异幅度极小 (CV=3.5%)。2017—2019 年 N_{soil} 年均值分别为 0.13, 0.17 g/kg 和 0.06 g/kg, 年际波动较大 (CV=37.88%), 波动范围是 0.042—0.33 g/kg, N_{soil} 基本在秋季达最高值。生长季降雨量主要集中在 7—9 月 (约 72%), 约占全年降雨量的 60%, 生长季总降雨量最高的年份是 2017 年 (299 mm), 比总降雨量最低的 2018 年 (220 mm) 高 35.36% (表 1)。SWC 主要受降雨量影响, 和降雨量季节

分布一致,春季最低,夏季最高,秋季次之,2017年SWC最高($0.112 \text{ m}^3/\text{m}^3$),2018年最低($0.093 \text{ m}^3/\text{m}^3$)。

2.1.2 油蒿 SLA 和 LNC 季节变化特征

油蒿 SLA 和 LNC 随季节发生变化(图 1),SLA 变化幅度显著高于 LNC,LNC 相对稳定(SLA:CV=29%; LNC:CV=13%)。SLA 和 LNC 日均值 3 年内波动范围分别是 $30.20\text{--}129.88 \text{ cm}^2/\text{g}$ 和 $17.61\text{--}28.03 \text{ g}/\text{kg}$ 。SLA 没有显著的季节规律性,随着叶片的生长,SLA 在夏季波动更为明显,2017—2019 年年均值分别为 62.86 , $64.63 \text{ cm}^2/\text{g}$ 和 $93.48 \text{ cm}^2/\text{g}$ 。春秋季 LNC 高于夏季,三年年均值分别为 21.65 , $23.08 \text{ g}/\text{kg}$ 和 $21.63 \text{ g}/\text{kg}$ 。

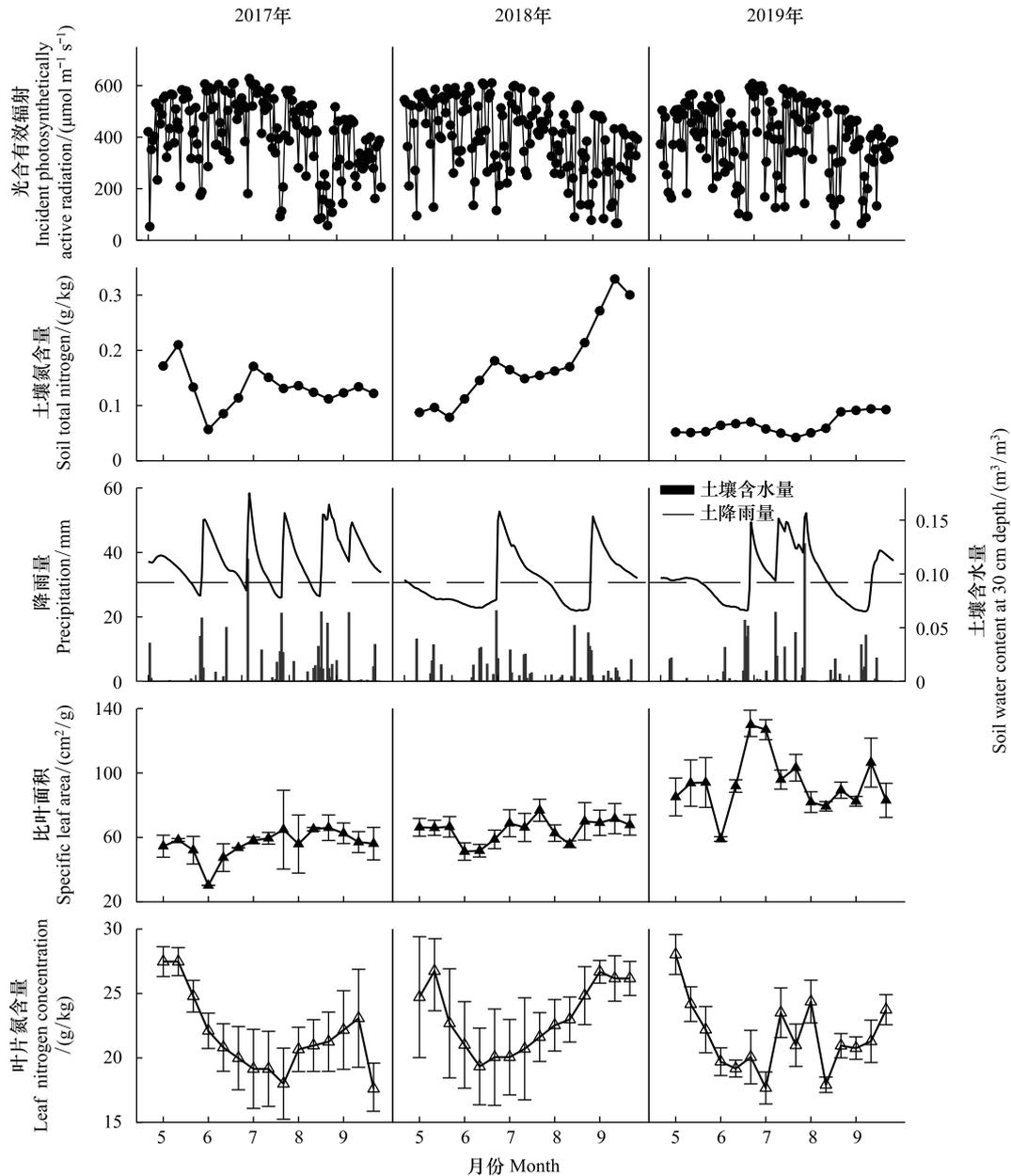


图 1 研究地点 2017—2019 年生长季环境因子和叶片性状季节动态

Fig.1 Seasonal variation in environmental factors including incident photosynthetically active radiation (PAR), soil total nitrogen (N_{soil}), soil water content at 30 cm depth (SWC) and precipitation (PPT), and leaf traits including specific leaf area (SLA) and leaf nitrogen concentration (LNC) in the study site over growing season (May—September) during 2017—2019

图中水平虚线表示 $\text{SWC} = 0.09 \text{ m}^3/\text{m}^3$

表 1 2017—2019 年生长季环境因子均值(总和)及误差表

Table 1 Annual mean and standard deviation of environmental factors including incident photosynthetically active radiation (PAR), soil total nitrogen (N_{soil}), soil water content at 30 cm depth (SWC) and total precipitation (PPT)

年份/变量 Year/Variables		2017 年	2018 年	2019 年
光合有效辐射	平均值	425.93	398.86	397.37
Incident photosynthetically active radiation PAR/ $(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	标准差	131.72	141.53	135.34
土壤全氮含量	平均值	0.13	0.17	0.06
Soil total nitrogen $N_{\text{soil}}/(\text{g}/\text{kg})$	标准差	0.04	0.07	0.02
30cm 土壤含水量	平均值	0.112	0.093	0.096
Soil water content at 30 cm depth SWC/ (m^3/m^3)	标准差	0.020	0.024	0.023
降雨量 Precipitation PPT/mm	总和	299	220.90	245.71

2.2 油蒿叶片资源利用效率季节变化特征

油蒿叶片资源利用效率在生长季呈现明显的季节和年际波动($P < 0.01$) (图 2)。三年内 LUE, WUE 和 NUE 日均值波动范围分别是 0.018—0.153 mol/mol, 31.82—192.25 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 和 3.01—16.07 $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$; WUE 波动幅度最高($CV = 48\%$), NUE 最低($CV = 39\%$)。LUE 和 WUE 年均值在 2017 年最高, 分别为 0.079 mol/mol 和 74.69 $\mu\text{mol}/\text{mol}$; WUE 和 NUE 年均值在 2018 年最低(图 3)。

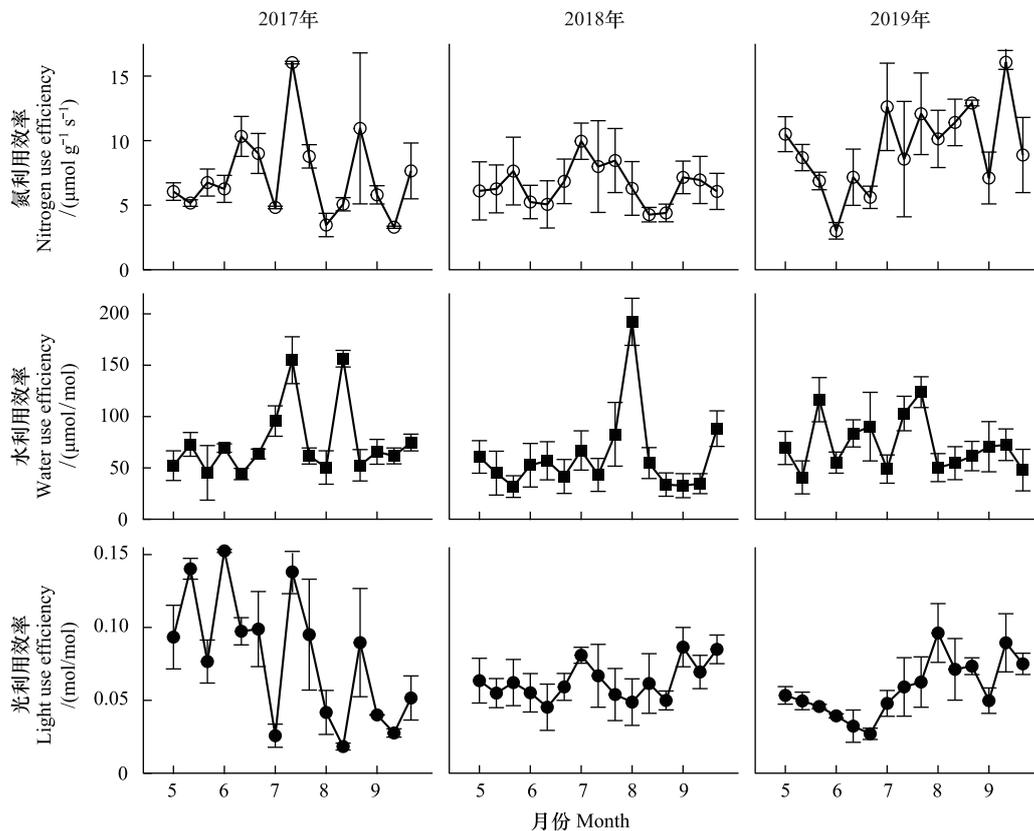


图 2 油蒿叶片光、水和氮资源利用效率季节变化特征

Fig.2 Seasonal variations in leaf-level resource use efficiencies including light use efficiency (LUE), water use efficiency (WUE) and nitrogen use efficiency (NUE) in *A. ordosica*

除 2018 年 LUE 在秋季最高, 三年内油蒿叶片资源利用效率月均值基本在夏季出现高值(图 2); WUE 和 NUE 分别在 2017 年 7 月和 2019 年 8 月达最高, 为 104.02 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 和 11.49 $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, LUE 在 2017 年 6 月达最高(0.12 mol/mol)。叶片资源利用效率最低值分布在生长季各时期, 无规律性。研究期间油蒿 WUE

和 LUE, WUE 和 NUE 关系不显著 ($P > 0.05$; 图 4), WUE 不受 LUE 和 NUE 的影响。但 LUE 和 NUE 正相关性显著 ($P < 0.01$, $R^2 = 0.17$; 图 4), LUE 和 NUE 的季节变化趋势基本一致, 且每年最低值出现时间一致 (图 2)。

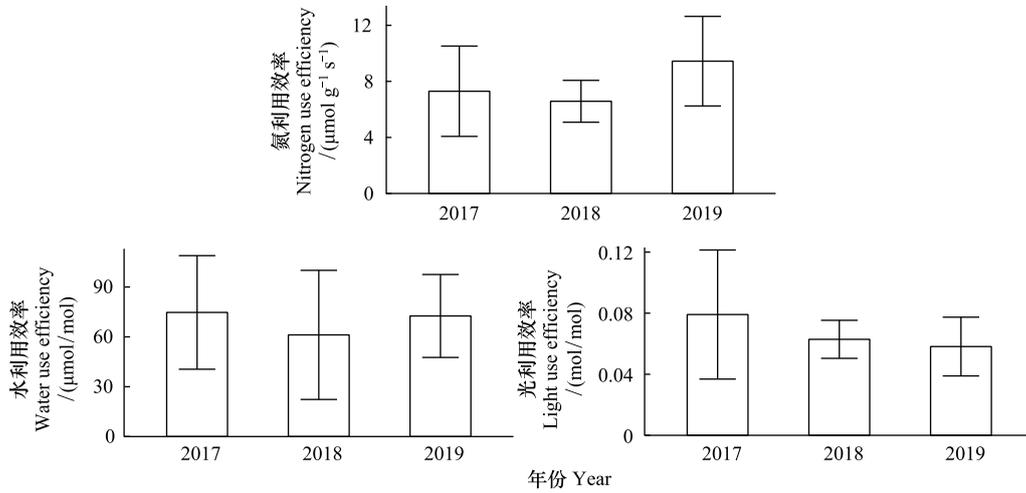


图 3 油蒿叶片光、水和氮资源利用效率年均值变化特征

Fig.3 Variations in annual mean of leaf-level resource use efficiencies including light use efficiency (LUE), water use efficiency (WUE) and nitrogen use efficiency (NUE) in *A. ordosica*

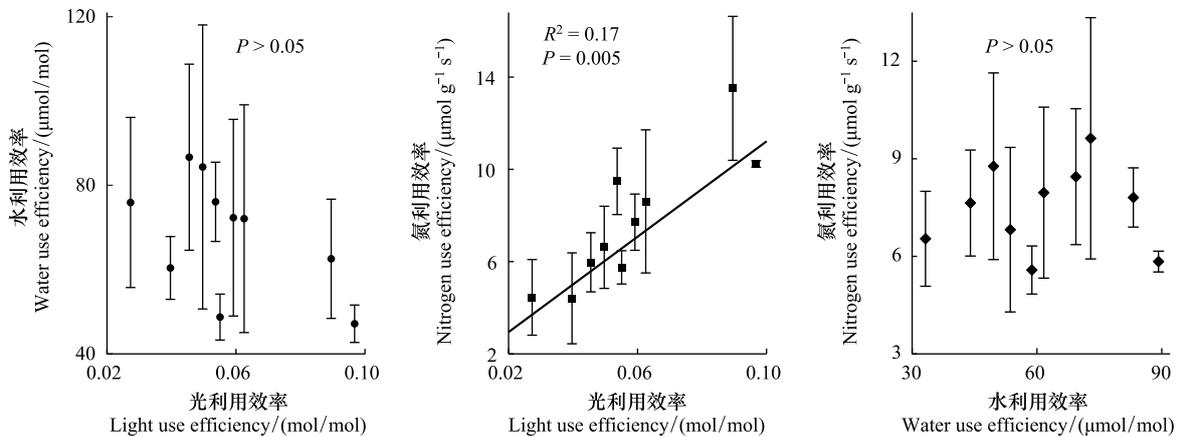


图 4 油蒿叶片资源利用效率 SMA 回归分析

Fig.4 Relationships between leaf-level resource use efficiencies (i.e., WUE, LUE, and NUE) during the growing season based on SMA regression in *A. ordosica*

SMA: 标准化主轴分析法 Standardized major axis

2.3 油蒿叶片资源利用效率与环境因子的关系

SWC $> 0.09 \text{ m}^3/\text{m}^3$ 时, 油蒿叶片资源利用效率变化不受其影响; SWC $< 0.09 \text{ m}^3/\text{m}^3$, WUE 和 SWC 的关系为二次函数, 拟合结果决定系数较高 ($R^2 = 0.41$), LUE 和 NUE 不受 SWC 影响。资源利用效率对 N_{soil} 和 PAR 的响应受 SWC 调节, SWC $> 0.09 \text{ m}^3/\text{m}^3$ 时, 除 LUE 随 N_{soil} 增加呈线性降低外 ($P < 0.01$), 资源利用效率变化均不受 N_{soil} 和 PAR 影响; SWC $< 0.09 \text{ m}^3/\text{m}^3$, WUE 和 N_{soil} 的关系为二次函数, 有 74% 的结果可以被该方程解释, NUE 和 PAR 呈倒数关系 ($P = 0.02$; 图 5)。

2.4 油蒿叶片资源利用效率与 SLA 和 LNC 的关系

油蒿叶片资源利用效率与 LNC 无显著相关性; LUE 随 SLA 增高而降低 ($P < 0.01$), NUE 则随 SLA 增高而

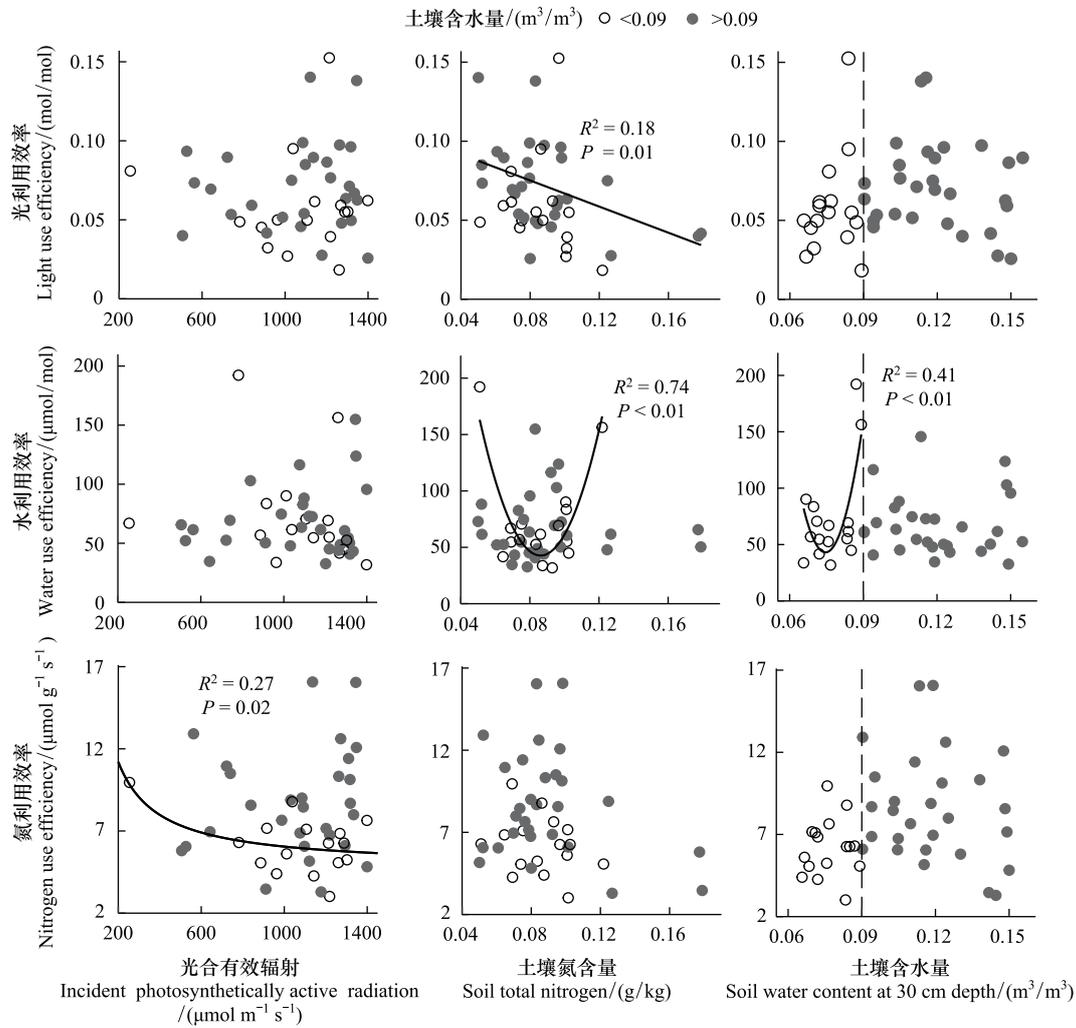


图 5 油蒿叶片资源利用效率对光、水和氮资源的响应

Fig.5 Relationships between leaf-level resource use efficiencies and incident photosynthetically active radiation (PAR), soil total nitrogen (N_{soil}), soil water content at 30 cm depth (SWC) in *A. ordosica*

图中垂直虚线表示 $SWC = 0.09 \text{ m}^3/\text{m}^3$

升高 ($P < 0.01$), WUE 对 SLA 的响应不明显 (图 6)。由油蒿叶片资源利用效率最佳回归模型可知: SWC、 N_{soil} 和 SLA 能很好地预测 LUE 和 NUE (表 2, LUE: $R^2 = 0.26, P < 0.01$; NUE: $R^2 = 0.32, P < 0.001$), 但无法预测 WUE。SEM 模型也表明 LUE 和 NUE 变化受 SWC、 N_{soil} 、SLA 和 LNC 综合影响; 模型分别解释了 LUE 和 NUE 变化的 31.3% 和 40.2% (图 7)。SLA ($\lambda = -0.38$) 和 N_{soil} ($\lambda = -0.32$) 直接降低 LUE, N_{soil} ($\lambda = 0.18$) 还通过 SLA 间接降低 LUE, LNC ($\lambda = -0.19$) 通过 SLA 间接提高 LUE, 由 SEM 得到的标准化总效应表明, LUE 主要受 SLA 和 N_{soil} 影响, 其次是 SWC 和 LNC。SLA ($\lambda = 0.43$) 和 SWC ($\lambda = 0.31$) 直接提高 NUE, SWC ($\lambda = 0.05$) 还通过 SLA 间接提高 NUE, N_{soil} ($\lambda = -0.38$) 和 LNC ($\lambda = -0.21$) 直接降低 NUE, 但 N_{soil} 通过 SLA 和 LNC 间接提高 NUE, 由图 7 可知, NUE 主要受 SLA 和 SWC 影响, 其次是 N_{soil} 和 LNC。但对于 WUE, 也无法用所选指标得出拟合优度较好的 SEM 模型。

3 讨论

3.1 油蒿叶片资源利用效率变化特征及权衡关系

很多研究表明叶片光、水和氮等资源利用效率季节差异明显, 植物在生长季各阶段有不同的资源利用策

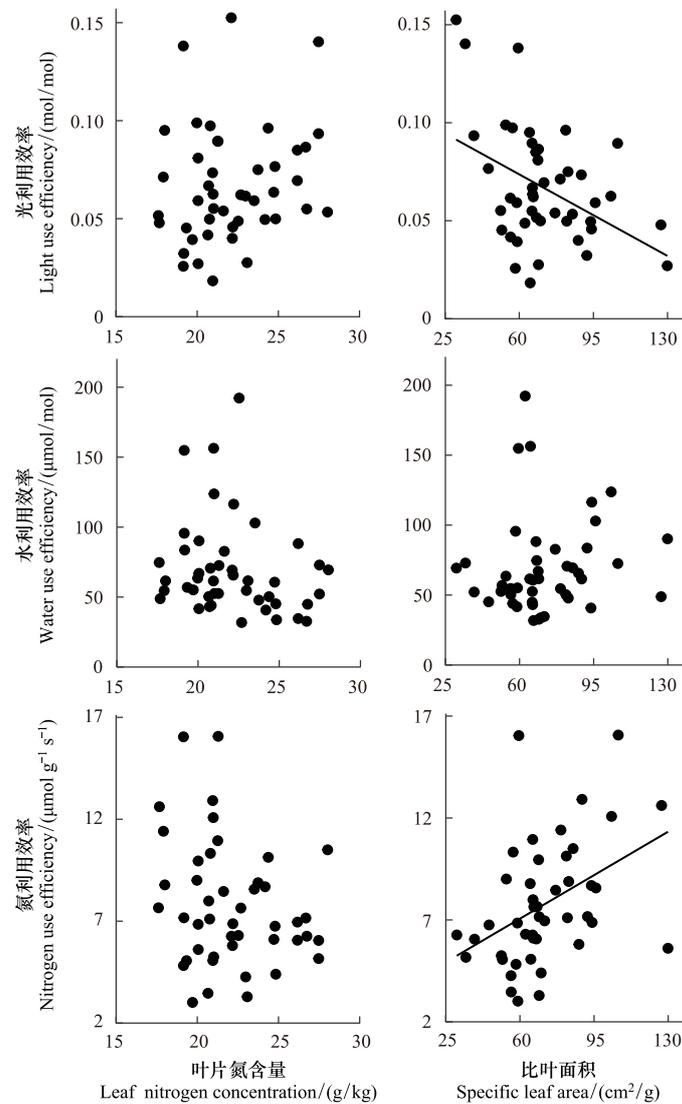


图 6 油蒿叶片资源利用效率对比叶面积和叶片氮含量的响应

Fig. 6 Relationships between leaf-level resource use efficiencies and leaf nitrogen content (LNC), specific leaf area (SLA) in *A. ordosica*

略^[4,19]。本研究中油蒿基本在夏季叶片光、水和氮利用效率最大(图 2)。且本研究地附近其他灌木,如沙柳和杨柴的光和水利用效率也在夏季最高^[20–21]。研究地夏季干旱时常出现,植物在水分亏缺时提高了自身的光合生产能力,即提高资源利用效率,加快物候更换,使得资源利用效率基本在夏季最高,在干旱限制来临前尽快完成生活史^[22]。但也有研究指出温带地区乔木树种,如云杉、山松、白杨和椴树氮利用效率在夏季最高,光利用效率在春季最高,水利用效率在夏季最低^[19,23–24]。这可能是由于不同地区环境限制条件不同导致,也有可能是灌木与乔木间的资源利用策略差异,表明环境因子可能是资源利用策略差异的直接驱动因子,物种的生物特性是决定因素^[11,25]。

表 2 油蒿叶片资源利用效率最佳回归模型

Table 2 Results of full subset regression on the relationships between leaf-level resource use efficiencies and biophysical factors in *A. ordosica*

资源利用效率 RUEs	模型 Model	R^2	F	P
光利用效率 LUE	$y=0.27SWC-0.36N_{soil}^*-0.00053SLA^{**}+0.11$	0.26	6.05	<0.01
水利用效率 WUE	NA	NA	NA	NA
氮利用效率 NUE	$y=36.11SWC^*-43.52N_{soil}^{**}+0.06SLA^{**}-0.22LNC+8.25$	0.32	6.53	<0.001

RUEs:资源利用效率 Resource use efficiencies;LUE:光利用效率 Light resource use efficiency;WUE:水利用效率 Water resource use efficiency; NUE:氮利用效率 Nitrogen resource use efficiency;NA 表示无最佳模型或无显著统计学意义

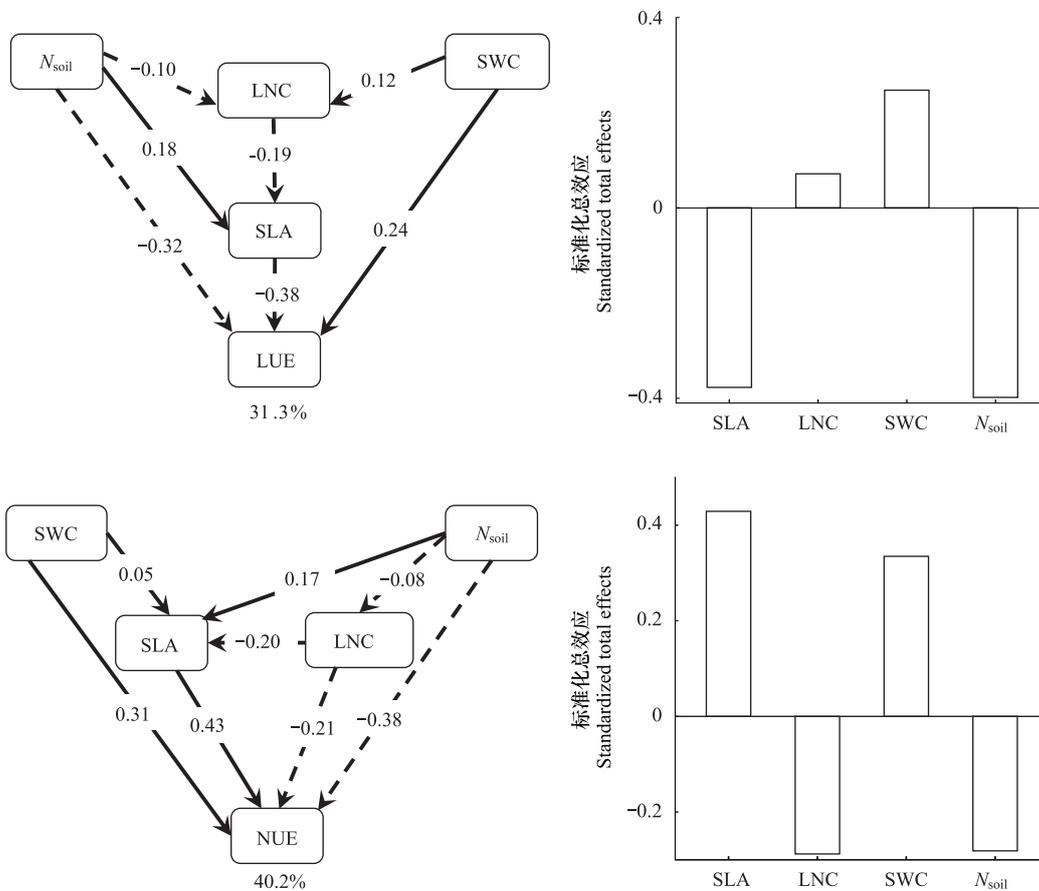


图 7 环境因子和叶片性状影响资源利用效率动态的结构方程模型和标准化总效应

Fig.7 Structural equation modelling and standardized total effect showing the effect of environmental factors and leaf traits on resource use efficiencies in *A. ordosica*

LUE:光利用效率 Light resource use efficiency;NUE:氮利用效率 Nitrogen resource use efficiency;PAR:光合有效辐射 Incident photosynthetically active radiation; N_{soil} :土壤全氮含量 Soil total nitrogen;SWC:30cm 土壤含水量 Soil water content at 30-cm depth;LNC:叶片氮含量 Leaf nitrogen content;SLA:比叶面积 Specific leaf area. 箭头旁边的数字是标准化路径系数 λ ,实线箭头和虚线箭头分别代表模型中的正负效应, R^2 表示有关变量的共同解释度;LUE: $\chi^2=0.51,df=2,P=0.80, RMSEA<0.001$;NUE: $\chi^2=0.59,df=1,P=0.44, RMSEA<0.001$

植物最大化碳吸收或利用效率理论取决于光、氮、水利用效率的权衡^[7-8]。且生态经济理论认为植物会降低丰富资源的利用效率,最大化最有限资源的利用效率,从而增强碳同化能力^[26]。Tarvainen 等发现在针叶林混交林中,NUE 和 WUE、LUE 负相关显著^[19];Gong 等对内蒙古干旱草原优势草本植物的研究也指出植物最大化水分利用效率时,氮利用效率降低^[27],与该理论一致。但本研究发现 3 年期间油蒿光和氮利用效率正相关性显著,二者的变化趋同,且都与水利用效率无显著相关性(图 4),研究结论与此理论存在差异。研究地光照充足,光资源一直处于过量状态,油蒿 LUE 主要受本身羧化能力的影响,而叶氮的增加会直接影响羧化酶的含量和活性,进一步增加 CO₂的同化速率^[6],LUE 由此提高,NUE 也随着投入叶绿体氮含量的增加而提高^[28],从而 LUE 和 NUE 显著正相关。蒸腾与 PAR 和 N_{area} 间无明显的关系可能是导致 WUE 与 LUE 和 NUE 没有显著相关性的主要原因。这与李鑫豪等对油蒿短期监测所得的光、水和氮利用效率权衡关系也不一致^[6]。可能是由于时间的积累降低了饱和资源的相对重要性,引起长期和短期资源利用效率权衡存在差异^[9]。所以有必要对灌木资源利用效率权衡机制进行更加深入地长期研究,增强对灌木碳同化能力的理解。

3.2 油蒿叶片资源利用效率对环境的响应

水分是影响干旱区生态系统功能和植物生长的主要环境因子,同时调控其他因子的响应^[18,29-32],与本文

研究结果一致。当干旱出现时($SWC < 0.09 \text{ m}^3/\text{m}^3$)^[33],油蒿水利用效率升高,油蒿在干旱时通过气孔限制防止叶片失水以保持正常生理活动,气孔导度降低,导致蒸腾的下降幅度大于光合,WUE 升高^[17,34],但 WUE 在严重干旱($SWC < 0.075 \text{ m}^3/\text{m}^3$)时降低,因为在严重干旱胁迫时,植物光合作用主要受叶片内部 CO_2 扩散和代谢限制,不再是气孔限制^[35];水资源充足时($SWC > 0.09 \text{ m}^3/\text{m}^3$),WUE 变化不受其影响(图 5)。WUE 不存在最优模型(表 2;图 7),可能是由于不同水平 SWC 对 WUE 有着不同的直接调节作用(图 5)。光、氮利用效率对 SWC 的响应不明显,但对 N_{soil} 和 PAR 的响应受 SWC 调控(图 5、图 7;表 2)。干旱诱导的气孔关闭和叶面积减少往往会抑制半干旱生态系统冠层光合作用,在不同时间尺度上掩盖和调节 PAR 对植物的影响^[31];SWC 影响该系统的 N_{soil} ,且植物各器官氮吸收与根系土壤水吸收密切相关^[36];因此 SWC 除自身对植物的影响外,同时调控其他环境因子对植物的影响,共同限制植物叶气孔、酶活性及叶根结构等生理生化及形态反应^[30],导致叶片资源利用效率发生变化,影响植物生存生长,证实了现有的研究结论^[12,21,28-29,33]。

水资源充足时($SWC > 0.09 \text{ m}^3/\text{m}^3$)时,油蒿资源利用效率基本不受光、水和氮的影响(图 5),表明即使光、氮资源不够充足,若水分能满足植物蒸腾、细胞扩张和代谢过程^[29],植物仍能正常获取和利用环境中的资源维持自身生长。2017 年降雨量最高,油蒿 LUE 和 WUE 在该年最高也为该结论提供了依据(图 3)。但 LUE 在水分充足时随 N_{soil} 上升而降低(图 5)。油蒿通过根系吸收的氮随 N_{soil} 增加而增加,在水分富足状态下,叶片将有更多的氮投资于叶绿体中以增加 CO_2 同化速率,油蒿在较低光强时易达到光饱和点^[28],研究地光照充足,通常超过油蒿光饱和点的光强,其通过光系统 II 热耗散调节机制耗散过剩光能,甚至强光使得光抑制现象出现^[20],导致油蒿光能利用能力降低。 $SWC < 0.09 \text{ m}^3/\text{m}^3$ 时,油蒿受干旱胁迫,NUE 随 PAR 升高而下降,降到一定程度后趋于平稳。首先光合作用会随 PAR 升高而增强,但受到干旱胁迫的植物会将叶片中更多的氮投资于保卫构造以防止失水过多和强光伤害,分配给光合系统的氮减少,导致光合可利用的氮减少,氮利用效率降低^[8,28];其次当 PAR 达到或超过油蒿光饱和点时,光合速率和氮分配基本不变,NUE 趋于稳定。WUE 同时受氮水限制(图 5)。因此油蒿 WUE 受干旱胁迫时对环境响应敏感,变化复杂(图 7;表 2),需要在进一步研究中明确干旱区物种 WUE 对环境的响应机制,探寻典型干旱植物对干旱环境胁迫的响应及其适应策略。

3.3 油蒿叶片资源利用效率与叶片性状特征关系分析

植物通过叶片功能性状的变异,以改变资源获得和保存之间的权衡关系来适应环境变化^[3,12,33],获得其最适生态策略位点^[12,14]。夏季降雨量最高,SWC 随之升高,高 SWC 使得油蒿从土壤中获取更多的氮水。此时正值油蒿完全展叶期,生理活动旺盛,充足的养分促进了叶片细胞的伸长,体积增大,叶片密度下降,SLA 增大,对资源的获取能力增强^[13,37],油蒿消耗更多的光、水和氮资源进行光合同化,以满足自身生长,是光氮利用效率在夏季最高的主要原因之一。SEM 结果也表明 SWC 和 N_{soil} 通过 SLA 和 LNC 间接影响 LUE 和 NUE,证实了其他学者的研究结果^[8,12,28]。

SLA 可以反映植物获取资源的能力,主要反映了植物对碳获取与利用的平衡关系,被认为是指示植物养分利用策略的关键指标^[38],我们的研究表明油蒿 LUE 和 NUE 主要受 SLA 调控(图 7),支持了现有的研究结果。SLA 和 LUE 呈显著负相关,和 NUE 呈显著正相关(图 6)。高比叶面积一般叶组织密度较小,叶片较薄^[39-40],使得叶片内部水分向叶表面扩散的距离或阻力减小,增加了植物内部水分散失^[41],强光与水分胁迫并存会打破叶绿体内光合作用固定 CO_2 和吸收光能的平衡,导致植物叶片光利用效率下降。同时 SLA 和 LNC 负相关关系明显(图 7),表明高 SLA 有利于降低叶片建成成本,用于构建防护结构的氮较少,则分配较多的氮于类囊体和 RuBP 羧化酶中使其具有较高的光合能力^[42],氮利用效率升高^[6],油蒿 NUE 和 SLA 变化趋势高度一致也验证了 NUE 随 SLA 增加这一点。

LNC 对油蒿叶片资源利用效率的影响并不显著(图 6),可能是由于 LNC 在生长季相对稳定($CV = 13\%$),植物资源利用主要由其光合能力决定^[19]。但有研究指出 LNC 对资源利用效率的影响较为复杂,与本文略有不同^[28,43],主要原因是植物叶氮分配的复杂性和干旱对氮分配的影响,叶片中的氮一般分配在叶片各细胞结构及游离化合物中,分配到叶绿体中的氮才会直接决定光合效率的高低^[44],且研究地植物易受干旱胁迫,水

分胁迫下叶绿体膨胀,排列紊乱,类囊体层肿胀或解体,叶氮的分配倾向及叶绿体中氮的利用受到干扰^[44],从而扰乱了叶氮对植物资源利用效率的影响。因此未来应该着重研究叶片氮分配比例的变化,以期更好地了解干旱地区叶片氮对植物资源利用的影响。

4 结论

三年内油蒿叶片光、水和氮利用效率基本在夏季最高,最低值分布在生长季各时期,无规律性;叶片光、氮利用效率同增同减($P < 0.01$),但叶片水利用效率变化与光、氮利用效率无显著关系。水分和土壤氮是影响油蒿叶片光、水和氮利用效率季节和年际变异的主要非生物因子;油蒿通过调控比叶面积改变其对环境中光、水和氮资源的利用效率,以适应环境变化和保持正常的生理活动。叶片氮含量对叶片资源利用效率无明显影响,未来的研究应侧重于细化叶片氮分配对植物叶片资源利用效率的影响。研究结果为植物-气候反馈机制的探索提供了基础,对了解干旱地区植物对气候变化的适应能力具有重要意义。

参考文献(References):

- [1] Tuittila E S, Vasander H, Laine J. Sensitivity of C sequestration in reintroduced *Sphagnum* to water-level variation in a cutaway peatland. *Restoration Ecology*, 2004, 12(4): 483-493.
- [2] Carlson J E, Adams C A, Holsinger K E. Intraspecific variation in stomatal traits, leaf traits and physiology reflects adaptation along aridity gradients in a South African shrub. *Annals of Botany*, 2016, 117(1): 195-207.
- [3] Carvajal D E, Loayza A P, Rios R S, et al. A hyper-arid environment shapes an inverse pattern of the fast-slow plant economics spectrum for above-, but not below-ground resource acquisition strategies. *Journal of Ecology*, 2019, 107(3): 1079-1092.
- [4] Liu P, Black T A, Jassal R S, Zha T S, Nestic Z, Barr A G, Helgason W D, Jia X, Tian Y, Stephens J J, Ma J Y. Divergent long-term trends and interannual variation in ecosystem resource use efficiencies of a southern boreal old black spruce forest 1999-2017. *Global Change Biology*, 2019, 25(9): 3056-3069.
- [5] Huang Z Q, Liu B, Davis M, Sardans J, Peñuelas J, Billings S. Long-term nitrogen deposition linked to reduced water use efficiency in forests with low phosphorus availability. *New Phytologist*, 2016, 210(2): 431-442.
- [6] 李鑫豪, 闫慧娟, 卫腾宙, 周文君, 贾昕, 查天山. 油蒿资源利用效率在生长季的相对变化及对环境因子的响应. *植物生态学报*, 2019, 43(10): 889-898.
- [7] Silvertown J, Araya Y, Gowing D. Hydrological niches in terrestrial plant communities: a review. *Journal of Ecology*, 2015, 103(1): 93-108.
- [8] Chen Z H, Zha T S, Jia X, Wu Y J, Wu B, Zhang Y Q, Guo J B, Qin S G, Chen G P, Peltola H. Leaf nitrogen is closely coupled to phenophases in a desert shrub ecosystem in China. *Journal of Arid Environments*, 2015, 122: 124-131.
- [9] Auzmendi I, Marsal J, Girona J, Lopez G. Daily photosynthetic radiation use efficiency for apple and pear leaves: Seasonal changes and estimation of canopy net carbon exchange rate. *European Journal of Agronomy*, 2013, 51: 1-8.
- [10] Han J J, Chen J Q, Shi W Y, Song J, Hui D F, Ru J Y, Wan S Q. Asymmetric responses of resource use efficiency to previous-year precipitation in a semi-arid grassland. *Functional Ecology*, 2021, 35(3): 807-814.
- [11] Hodapp D, Hillebrand H, Striebel M. "Unifying" the concept of resource use efficiency in ecology. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2019, 6: 233.
- [12] Wu Y J, Ren C, Tian Y, Zha T S, Liu P, Bai Y J, Ma J Y, Lai Z R, Bourque C P A. Photosynthetic gas-exchange and PSII photochemical acclimation to drought in a native and non-native xerophytic species (*Artemisia ordosica* and *Salix psammophila*). *Ecological Indicators*, 2018, 94: 130-138.
- [13] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [14] de la Riva E G, Tosto A, Pérez-Ramos I M, Navarro-Fernández C M, Olmo M, Anten N P R, Marañón T, Villar R. A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: is there coordination among leaf, stem and root traits?. *Journal of Vegetation Science*, 2016, 27(1): 187-199.
- [15] Ali A M, Darvishzadeh R, Skidmore A K, van Duren I, Heiden U, Heurich M. Estimating leaf functional traits by inversion of PROSPECT: assessing leaf dry matter content and specific leaf area in mixed mountainous forest. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 2016, 45: 66-76.
- [16] Ye Z P. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. *Photosynthetica*, 2007, 45(4): 637-640.
- [17] Niu S L, Xing X R, Zhang Z, Xia J Y, Zhou X H, Song B, Li L H, Wan S Q. Water-use efficiency in response to climate change: from leaf to

- ecosystem in a temperate steppe. *Global Change Biology*, 2011, 17(2): 1073-1082.
- [18] 周文君, 查天山, 贾昕, 田赟, 卫腾宙, 靳川. 宁夏盐池油蒿叶片水分利用效率的生长季动态变化及对环境因子的响应. *北京林业大学学报*, 2020, 42(7): 98-105.
- [19] Tarvainen L, Rantfors M, Wallin G. Seasonal and within-canopy variation in shoot-scale resource-use efficiency trade-offs in a Norway spruce stand. *Plant, Cell & Environment*, 2015, 38(11): 2487-2496.
- [20] 靳川, 查天山, 贾昕, 田赟, 周文君, 卫腾宙. 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*, 2020, 56(10): 34-44.
- [21] Iqbal S, Zha T S, Jia X, Hayat M, Qian D, Bourque C P A, Tian Y, Bai Y J, Liu P, Yang R Z, Khan A. Interannual variation in sap flow response in three xeric shrub species to periodic drought. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 297: 108276.
- [22] Ivey C T, Carr D E. Tests for the joint evolution of mating system and drought escape in *Mimulus*. *Annals of Botany*, 2012, 109(3): 583-598.
- [23] Wallin G, Hall M, Slaney M, Rantfors M, Medhurst J, Linder S. Spring photosynthetic recovery of boreal Norway spruce under conditions of elevated [CO₂] and air temperature. *Tree Physiology*, 2013, 33(11): 1177-1191.
- [24] Kull O, Tulva I. Shoot structure and growth along a vertical profile within a *Populus-Tilia* canopy. *Tree Physiology*, 2002, 22(15/16): 1167-1175.
- [25] Lübke T, Schuldt B, Leuschner C. Acclimation of leaf water status and stem hydraulics to drought and tree neighbourhood: alternative strategies among the saplings of five temperate deciduous tree species. *Tree Physiology*, 2017, 37(4): 456-468.
- [26] Bloom A J, Chapin III F S, Mooney H A. Resource limitation in plants - an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1985, 16: 363-392.
- [27] Gong X Y, Chen Q, Lin S, Brueck H, Dittert K, Taube F, Schnyder H. Tradeoffs between nitrogen- and water-use efficiency in dominant species of the semiarid steppe of Inner Mongolia. *Plant and Soil*, 2011, 340(1/2): 227-238.
- [28] 卫腾宙. 油蒿叶光合氮利用效率的季节动态与机制[D]. 北京: 北京林业大学, 2019.
- [29] Hayat M, Zha T S, Jia X, Iqbal S, Qian D, Bourque C P A, Khan A, Tian Y, Bai Y J, Liu P, Yang R Z. A multiple-temporal scale analysis of biophysical control of sap flow in *Salix psammophila* growing in a semiarid shrubland ecosystem of northwest China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2020, 288-289: 107985.
- [30] 靳川, 蒋燕, 李鑫豪, 徐铭泽, 高圣杰, 魏宁宁, 贾昕, 田赟, 查天山. 毛乌素沙地油蒿光系统 II 多时间尺度的环境响应特征. *农业工程学报*, 2021, 37(2): 152-160.
- [31] Jia X, Zha T S, Gong J N, Zhang Y Q, Wu B, Qin S G, Peltola H. Multi-scale dynamics and environmental controls on net ecosystem CO₂ exchange over a temperate semiarid shrubland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 259: 250-259.
- [32] Bai Y J, Zha T S, Bourque C P A, Jia X, Ma J Y, Liu P, Yang R Z, Li C, Du T, Wu Y J. Variation in ecosystem water use efficiency along a southwest-to-northeast aridity gradient in China. *Ecological Indicators*, 2020, 110: 105932.
- [33] Zha T S, Qian D, Jia X, Bai Y J, Tian Y, Bourque C P A, Ma J Y, Feng W, Wu B, Peltola L. Soil moisture control of sap-flow response to biophysical factors in a desert-shrub species, *Artemisia ordosica*. *Biogeosciences*, 2017, 14(19): 4533-4544.
- [34] Zha T S, Wu Y J, Jia X, Zhang M Y, Bai Y J, Liu P, Ma J Y, Bourque C P A, Peltola H. Diurnal response of effective quantum yield of PSII photochemistry to irradiance as an indicator of photosynthetic acclimation to stressed environments revealed in a xerophytic species. *Ecological Indicators*, 2017, 74: 191-197.
- [35] Flexas J, Bota J, Loreto F, Cornic G, Sharkey T D. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C₃ plants. *Plant Biology*, 2004, 6(3): 269-279.
- [36] Han J J, Chen J Q, Miao Y, Wan S Q. Multiple resource use efficiency (*mRUE*): a new concept for ecosystem production. *Scientific Reports*, 2016, 6: 37453.
- [37] 韩会阁, 尚振艳, 牛得草, 傅华. 氮素添加对黄土高原典型草原植物比叶面积及其重要值的影响. *草地学报*, 2015, 23(1): 69-74.
- [38] Wang C Y, Xiao H G, Liu J, Zhou J W. Differences in leaf functional traits between red and green leaves of two evergreen shrubs *Photinia × fraseri* and *Osmanthus fragrans*. *Journal of Forestry Research*, 2017, 28(3): 473-479.
- [39] 施宇, 温仲明, 龚时慧. 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化. *生态学报*, 2011, 31(22): 6805-6814.
- [40] Roa-Fuentes L L, Templer P H, Campo J. Effects of precipitation regime and soil nitrogen on leaf traits in seasonally dry tropical forests of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Oecologia*, 2015, 179(2): 585-597.
- [41] 庞志强, 卢炜丽, 姜丽莎, 靳珂, 元峥. 滇中喀斯特 41 种不同生长型植物叶性状研究. *广西植物*, 2019, 39(8): 1126-1138.
- [42] 刘贵峰, 刘玉平, 达福白乙拉, 程伟燕, 高学磊, 姜丽丽. 大青沟自然保护区主要森林群落优势种的叶性状. *生态学报*, 2017, 37(14): 4646-4655.
- [43] 唐敬超. 南亚热带及热带不同树种光合氮利用效率及其影响因素[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2017.
- [44] 史作民, 唐敬超, 程瑞梅, 罗达, 刘世荣. 植物叶片氮分配及其影响因子研究进展. *生态学报*, 2015, 35(18): 5909-5919.