

DOI: 10.20103/j.stxb.202401190164

何浩, 李瑞, 王红永, 解婷婷, 马静, 陈壹铭, 马颖, 单立山. 河西走廊荒漠绿洲过渡带沙丘不同固定阶段泡泡刺叶性状特征. 生态学报, 2025, 45(3): 1417-1428.

He H, Li R, Wang H Y, Xie T T, Ma J, Chen Y M, Ma Y, Shan L S. Research on the leaf trait characteristics of *Nitraria sphaerocarpa* across different sand dune stabilization stages in the Hexi Corridor's desert-oasis transition zone. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(3): 1417-1428.

河西走廊荒漠绿洲过渡带沙丘不同固定阶段泡泡刺叶性状特征

何 浩¹, 李 瑞¹, 王红永¹, 解婷婷¹, 马 静¹, 陈壹铭¹, 马 颖², 单立山^{1,*}

¹ 甘肃农业大学林学院, 兰州 730070

² 兰州信息科技学院, 兰州 730300

摘要: 研究荒漠植物叶片功能性状在小尺度自然环境梯度上的变异和协调, 有助于了解荒漠局域环境变化下植物的适应策略。以河西走廊荒漠绿洲过渡带广布种泡泡刺(*Nitraria sphaerocarpa*)为材料, 分析叶片功能性状在沙丘不同固定阶段的特征及其对土壤因子的响应。结果表明: (1) 固定、半固定和流动沙丘的泡泡刺比叶面积(SLA)和氮含量(LNC)存在显著差异, 且固定>半固定>流动, 固定沙丘的泡泡刺组织密度(TD)和干物质含量(LDMC)显著小于流动沙丘($P<0.05$)。 (2) 固定、半固定和流动沙丘的泡泡刺肉质化程度(DOF)与LDMC, SLA与TD负相关, 固定和流动沙丘的泡泡刺肉质化程度(DOF)与TD, SLA与LDMC负相关, DOF与SLA, LDMC与TD正相关($P<0.05$)。 (3) 主成分分析结果表明, 固定沙丘的泡泡刺具有较高SLA和LNC, 流动沙丘的泡泡刺具有较高TD和LDMC, 半固定沙丘的泡泡刺叶性状变异介于两者之间。 (4) 冗余分析结果表明, 土壤碳含量、土壤氮含量、土壤磷含量、土壤紧实度和土壤含水量共同解释了叶片功能性状的变异的80.76%。表明环境的差异决定了泡泡刺的资源分配策略, 固定沙丘的泡泡刺采取“快速投资-收益”的获取策略, 流动沙丘的泡泡刺采取“慢速投资-收益”的保守型策略。结果可为在种内性状水平上评估荒漠植物的资源分配策略提供见解。

关键词: 荒漠绿洲过渡带; 叶片功能性状; 泡泡刺

Research on the leaf trait characteristics of *Nitraria sphaerocarpa* across different sand dune stabilization stages in the Hexi Corridor's desert-oasis transition zone

HE Hao¹, LI Rui¹, WANG Hongyong¹, XIE Tingting¹, MA Jing¹, CHEN Yiming¹, MA Ying², SHAN Lishan^{1,*}

¹ College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

² Lanzhou University of Information Science and Technology, Lanzhou 730300, China

Abstract: Exploring the variation and coordination of functional leaf traits across small-scale natural environmental gradients contributes to our understanding of plant adaptation strategies in response to localized desert environmental changes. This study uses *Nitraria sphaerocarpa* as case, a species widespread in the desert-oasis transition zone of the Hexi Corridor, to analyze the characteristics of leaf functional traits at different stages of sand dune stabilization and their responses to soil factors. The results indicate: (1) There are significant differences in specific leaf area (SLA) and leaf nitrogen content (LNC) of *Nitraria sphaerocarpa* across stabilized, semi-stabilized, and mobile sand dunes, in the order of stabilized>semi-stabilized>mobile. The tissue density (TD) and leaf dry matter content (LDMC) of *Nitraria sphaerocarpa* on stabilized sand dunes are significantly lower than those on mobile sand dunes ($P<0.05$). (2) The degree of fleshiness (DOF) of *Nitraria*

基金项目: 国家自然科学基金(32160253, U23A2061); 甘肃省重点研发计划项目(22YF7FA117); 甘肃省科技重大专项计划(22ZD6FA052)

收稿日期: 2024-01-19; **网络出版日期:** 2024-10-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shanls@gsau.edu.cn

sphaerocarpa on stabilized, semi-stabilized, and mobile sand dunes is negatively correlated with LDMC, and SLA is negatively correlated with TD. Additionally, on stabilized and mobile sand dunes, DOF is negatively correlated with TD and SLA is negatively correlated with LDMC, while DOF is positively correlated with SLA and LDMC is positively correlated with TD ($P < 0.05$). (3) The *Nitraria sphaerocarpa* on stabilized sand dunes has leaves with higher SLA and LNC, while those on mobile sand dunes have higher TD and LDMC. Leaves on semi-stabilized sand dunes exhibit trait variations in between. (4) The soil carbon content, soil nitrogen content, soil phosphorus content, soil compaction, and soil moisture collectively explain 80.76% of the variation in leaf functional traits. This study demonstrates that environmental variations determine the allocation strategies of *Nitraria sphaerocarpa*, with those on stabilized sand dunes adopting a “fast investment-return” strategy, and those on mobile sand dunes a “slow investment-return” conservative strategy. The results provide insights into assessing the resource allocation strategies of desert plants at the intraspecific trait level.

Key Words: desert-oasis transition zone; leaf functional traits; *Nitraria sphaerocarpa*

植物功能性状反映植物对生长环境的响应和适应,是研究植物个体特征与其环境变化关系的重要桥梁^[1-2]。叶片作为植物主要的营养器官,其叶功能性状的协调和变异反映了植物适应环境变化的生态策略^[3],与植物获取与利用资源的能力密切相关^[4]。

植物功能性状的种内变异,是不同植物个体响应环境变化及其表型可塑性的重要表征^[5-6]。种内变异能够对植物个体的适应能力、植物之间的相互作用、植物对环境的响应、群落动态以及缓解气候对植物的影响产生重要的影响^[7],是了解物种的性状变异幅度及群落内物种的生态位宽度的关键^[2]。然而,沿环境梯度或区域范围内多个物种的植物叶片功能性状对环境变化的适应研究通常以物种平均值表示,忽略了种内个体之间的性状差异^[8-10]。在区域环境间的差异较大的大环境尺度上,环境差异可能导致叶片功能性状的种间变异凸显,从而忽略其种内变异可能是合理的^[11-14]。但在范围受限的局域小尺度下,尤其是物种丰富度较低的空间内,植物生存环境的异质性较低,同一物种的个体之间需要增大差异性来提高对环境变化的响应和资源的竞争,即种内变异对于群落的构建也能起到一定的积极作用^[15-18]。因此,深入开展小尺度叶片功能性状对环境梯度的响应研究,能够更好的阐明植物功能性状的变异特征及其对环境变化的响应机制。

植物叶片在生长发育过程中,受自身遗传和生理变化,以及外界环境条件的共同影响,导致叶性状间常存在一定的相关性^[19]。叶经济谱(leaf economic spectrum, LES)理论指出,叶功能性状的协同或权衡代表了不同的资源获取和保护策略^[4,11,20-21]。如资源获取型叶片通常具有较高的比叶面积(SLA)和叶氮含量(LNC),而资源保持型叶片则通常表现出较高叶组织密度(LTD),较低的SLA和LNC^[22]。这种资源获取与保存之间的权衡,有利于植物实现资源获取与保存的最优化^[23]。对荒漠植物而言,水分是其生长和发育的主要限制因子^[24]。荒漠植物在适应环境过程中,通过叶性状之间的协同或权衡作用,可以实现叶片水分供应和消耗的平衡^[25-26]。因此,探索荒漠环境梯度下典型荒漠植物叶片内部性状之间的协调关系,对于揭示荒漠植物生态适应策略具有重要的意义。

荒漠绿洲过渡带是位于荒漠地区绿洲区和荒漠区之间的交错地带,既受到绿洲生态系统的影响,同样也受到荒漠生态系统的干扰^[27]。由于其受到干旱气候的影响和人类活动的干扰,导致其具备较弱的抗干扰能力、较低的可恢复性、较差的稳定性、较快的生境改变速率等特点,成为了最脆弱、最不稳定的生态系统之一^[28]。在我国西北河西走廊的荒漠绿洲过渡带,从荒漠到绿洲形成了荒漠植物群落沿流动沙丘、半固定沙丘、固定沙丘的分布格局,为研究局域小尺度生境梯度下荒漠植物叶片功能性状特征提供了较好的实验条件。近年来,有关荒漠绿洲过渡带植物的研究主要集中在空间格局^[29]、水分分配^[30]、物种多样性^[31]等方面,对于小尺度范围荒漠绿洲过渡带的叶片功能性状的生态适应性研究尚不够充分,无法全面掌握小尺度范围内植物应对较快生境变化的响应机制。泡泡刺(*Nitraria sphaerocarpa*)作为河西走廊中段绿洲-荒漠过渡带的天然建群种和优势种植物,常以灌丛沙堆的形式在生境中定植,在防风固沙、稳定绿洲环境等方面发挥着重要的生态

作用^[32]。因此,本研究以河西走廊荒漠绿洲过渡带属超旱生灌木泡泡刺为研究对象,分析其叶片性状的种内变异特征和关联关系以及对环境梯度的响应,探讨其叶经济谱规律和植物生存策略,同时为荒漠绿洲过渡带植被的保护和恢复提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究在甘肃省河西走廊张掖市临泽县荒漠绿洲边缘开展。该区位于中科院临泽内陆河流域综合研究站附近,巴丹吉林沙漠和临泽绿洲交汇的荒漠绿洲过渡带(100.13°E,39.35°N),属典型的温带大陆性荒漠草原气候,气候干燥,降水稀少,蒸发量大;海拔 1590 m,年均降水量 114.8 mm,多集中在 7—9 月,年均蒸发量 2390 mm,干燥指数 15.9;风沙活动强烈,年平均风速 3.2 m/s,春冬季节最大风速可达 21 m/s^[33]。研究区地貌主要以堆积和风积地貌为主,主要有流动沙丘、半固定沙丘、固定沙丘、覆沙荒漠、山前冲积扇等。其中流动沙丘高 3—10 m,半固定沙丘、固定沙丘高 2—5 m。土壤类型以灰棕漠土为主,质地粗糙,土壤较贫瘠。主要优势植被生活型为灌木和草本,地带性植被有一年生草本、多年生草本、半灌木、灌木等。

1.2 试验设计

植被盖度已被广泛地作为划分沙丘固定类型的根据。通常,将植被盖度<10%的沙地划分为流动沙丘(MD);植被盖度在 10%—30%之间的划分为半固定沙丘(SFD);植被盖度≥30%的划分为固定沙丘(FD)^[34]。本研究选择人工围封未受放牧影响的不同生境类型——固定沙丘(FD)、半固定沙丘(SFD)、流动沙丘(MD)作为研究区(图 1),各研究区之间距离不超过 10 km。每个研究区设置 3 个 20 m×20 m 的典型样地作为重复,在每个典型样地中随机选择 5 株生长良好、无病虫害的成年泡泡刺植株,采集完全展叶并光照充足的完整叶片,将其剪下装入打湿的信封袋中,放入封口塑料袋内封口,将采集的所有植物叶片带回实验室进行叶片各项功能性状指标的测定。本实验所用叶片均采集植物体上部阳生叶片,且所有样地叶片采集方式统一。调查并记录不同生境类型下泡泡刺的基径、株高和冠幅。



图 1 不同沙丘固定阶段生境图

Fig.1 Habitat map of different dunes with indefinite stages

FD: 固定沙丘 Fixed dune; SFD: 半固定沙丘 Semi-Fixed dune; MD: 流动沙丘 Mobile dune

1.3 叶片性状指标的测定

1.3.1 叶片形态性状的测定

将采集的叶片先清除叶片上的尘土等杂质,用天平称取每株植物的叶鲜重并记录,然后用分析软件(Win-Rhizo 2008a)扫描植物叶片的形态特征,接着在黑暗中将叶片完全浸没于去离子水中 12 h,取出后迅速用吸水纸吸去叶片表面的水分并称取饱和鲜重,将称完饱和鲜重的叶片装入信封袋,放入烘箱,105℃杀青 1 h,75℃烘 48 h 至恒重,称量干重并记录数据。计算叶片形态性状(表 1),计算公式如下:

$$\text{肉质化程度 DOF} = \frac{\text{叶鲜重(g)}}{\text{叶干重(g)}} \quad (1)$$

$$\text{叶片含水量 LWC}(\%) = \frac{\text{叶鲜重}(\text{g}) - \text{叶干重}(\text{g})}{\text{叶鲜重}(\text{g})} \times 100 \tag{2}$$

$$\text{相对含水量 RWC}(\%) = \frac{\text{叶鲜重}(\text{g}) - \text{叶干重}(\text{g})}{\text{叶饱和鲜重}(\text{g}) - \text{叶干重}(\text{g})} \times 100 \tag{3}$$

$$\text{饱和含水量 LSWC}(\%) = \frac{\text{叶饱和鲜重}(\text{g}) - \text{叶干重}(\text{g})}{\text{叶饱和鲜重}(\text{g})} \times 100 \tag{4}$$

$$\text{叶干物质含量 LDMC}(\text{mg/g}) = \frac{\text{叶干重}(\text{g})}{\text{叶饱和鲜重}(\text{g})} \times 1000 \tag{5}$$

$$\text{比叶面积 SLA}(\text{cm}^2/\text{g}) = \frac{\text{叶面积}(\text{cm}^2)}{\text{叶干重}(\text{g})} \tag{6}$$

$$\text{叶组织密度 TD}(\text{g/cm}^3) = \frac{\text{叶干重}(\text{g})}{\text{叶体积}(\text{cm}^3)} \tag{7}$$

1.3.2 叶片化学计量指标测定

将上述测量完形态指标的植物样品烘干、碾碎、过筛后用测定其有机碳、全氮、全磷含量(表 1)。其中,有机碳测定采用重铬酸钾氧化加热法;全氮含量测定采用凯氏定氮法;全磷含量测定采用钒钼黄比色法^[35]。

表 1 测定的叶片和土壤功能性状指标及缩写
Table 1 Measured leaf trait indicators and abbreviations

指标 Index	缩写 Abbreviation	单位 Unit	指标 Index	缩写 Abbreviation	单位 Unit
肉质化程度 Degree of fleshiness	DOF	—	叶片碳含量 Leaf carbon content	LCC	%
叶片含水量 Leaf water content	LWC	%	叶片氮含量 Leaf nitrogen content	LNC	%
相对含水量 Relative water content	RWC	%	叶片磷含量 Leaf phosphorus content	LPC	%
饱和含水量 Leaf saturate water content	LSWC	%	碳氮比 Carbon and nitrogen ratio	C/N	—
叶干物质含量 Leaf dry matter content	LDMC	Mg/g	碳磷比 Carbon and phosphorus ratio	N/P	—
比叶面积 Specific leaf area	SLA	cm ² /g	氮磷比 Nitrogen and phosphorus ratio	C/P	—
组织密度 Tissue density	TD	g/cm ³			

1.4 土壤因子的测定

将每个典型样地随机选取的 5 株泡泡刺植株视为 5 次重复,对于选择好的目标植株,先将植株附近杂物清除,然后在距目标植株 10 cm 处使用土钻分层钻取地表下 0—20 cm、20—40 cm、40—60 cm 的土壤样本,并将不同层土壤样品过筛后装入带有标签的自封袋中。将取回的土壤立即称重,测其鲜重,然后放入烘箱 105℃ 烘至恒重并记录,过筛网后进行化学指标的测定,测定方法与植物相同。土壤紧实度采用土壤紧实度仪(Crimik P40 II)测定。

1.5 数据分析

利用变异系数(CV)=(标准偏差/平均值)×100%,计算各功能性状在总体、种间和种内 3 个水平的变异程度,变异系数≤20%为弱变异性,20%<变异系数≤50%为中等变异性,变异系数≥50%为强变异性^[34]。数据进行方差分析之前使用 SPSS 26.0 进行了正态检验,均符合正态。采用单因素方差分析并结合最小显著性差异(LSD)法检验叶性状在沙丘不同固定阶段是否存在显著差异。利用 Pearson 相关分析法分析叶片功能性相关性,用主成分分析(Principal Components Analysis, PCA)的方法分析叶片功能性状特征的主要维度。冗余分析方法(Redundancy Analysis, RDA)分析泡泡刺叶片功能性状与土壤因子之间的相互影响。作图采用 Origin 2021 和 Canoco 5.0 软件,图中数值均为平均值±标准误差。

2 结果分析

2.1 沙丘不同固定阶段泡泡刺叶性状的差异

由图 2 所示,在荒漠绿洲过渡带沙丘不同固定阶段,泡泡刺叶片功能性状特征有不同差异。随沙丘固定

程度的不断增加,泡泡刺叶片的 DOF、TWC、RWC、LSWC、SLA 及 LNC 均呈显著增加的趋势,其中 SLA 及 LNC 随沙丘的不断固定在各阶段均呈显著增加的趋势(图 2);其余叶功能性状仅在流动沙丘均显著小于其他两个阶段,在半固定沙丘和固定沙丘间无显著差异($P>0.05$)(图 2);LNC、LPC、C/N 及 N/P 在不同阶段均无显著差异(图 2);LDMC 呈降低的趋势,且在流动沙丘阶段显著大于固定和半固定沙丘阶段(图 2);TD 在固定沙丘显著低于其他两个阶段(图 2);C/N 在沙丘各固定阶段之间呈显著降低的趋势(图 2)。通过变异系数分析,结果表明泡泡刺叶性状除了 LPC、C/N 及 N/P 大于 20%,属于对沙丘固定阶段响应较敏感的中等变异性状;其余叶性状的变异系数均小于 20%,属于不敏感的惰性性状。

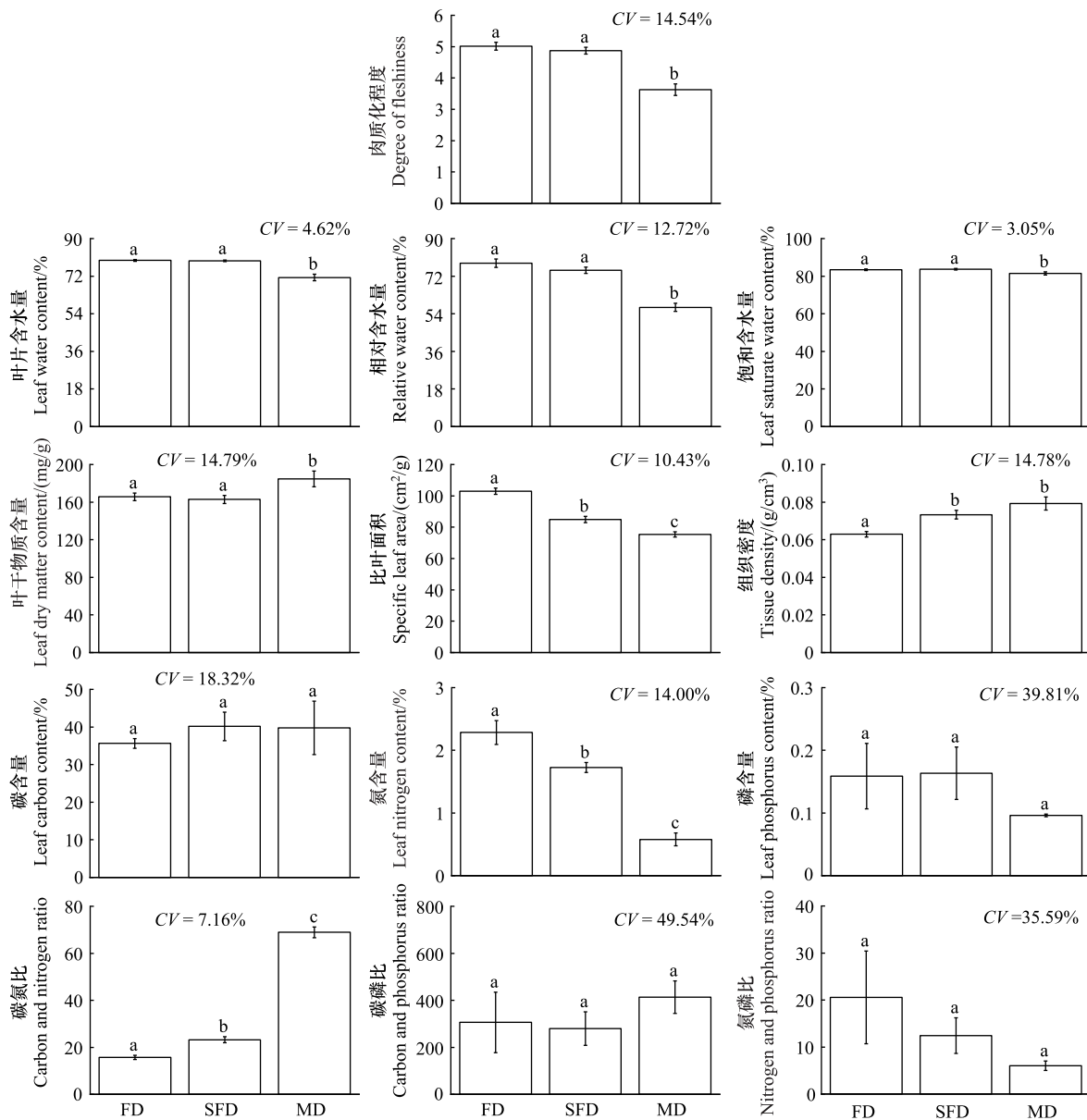


图 2 沙丘不同固定阶段对泡泡刺叶性状的影响

Fig.2 Effects of different fixation stages on leaf characters of *Nitraria sphaerocarpa*

CV: 变异系数 Coefficient of variation;不同小写字母代表泡泡刺叶性状在沙丘不同固定阶段存在显著差异($P<0.05$)

2.2 沙丘不同固定阶段泡泡刺叶性状间的相互关系

Pearson 相关性分析表明,泡泡刺各叶性状之间普遍存在相关关系,且不同性状间具有显著差异($P<$

0.05)(图3)。泡泡刺 DOF 与 TWC、SLA、RWC、TWC 与 RWC、N、RWC 与 N、LSWC 与 P、TD 与 C 呈极显著正相关($P<0.01$),C/N 与 DOF、TWC、RWC、SLA 与 TD、C、C/P 与 LSWC、P、LDMC 与 P 呈极显著负相关($P<0.01$)。泡泡刺 LSWC 与 DOF、TWC、N 与 DOF、SLA、N/P 与 RWC、N、LDMC 与 TD 呈显著正相关($P<0.05$),TD 与 DOF、TWC、LSWC、LDMC 与 DOF、TWC、SLA 与 C/N 呈显著负相关($P<0.05$)。

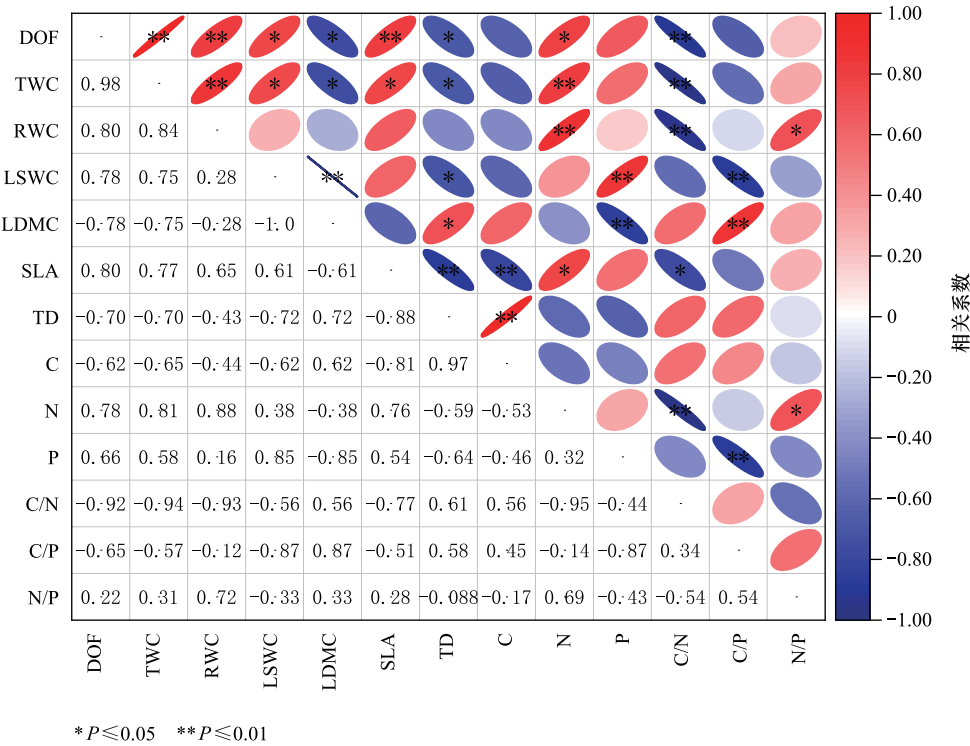


图3 荒漠绿洲过渡带泡泡刺叶片各性状之间的相关性

Fig.3 Correlation of *Nitraria sphaerocarpa* leaf traits in desert oasis transition zone

DOF: 肉质化程度 Degree of fleshiness; TWC: 叶片含水量 Leaf water content; RWC: 相对含水量 Relative water content; LSWC: 饱和含水量 Leaf saturate water content; LDMC: 叶干物质含量 Leaf dry matter content; SLA: 比叶面积 Specific leaf area; TD: 组织密度 Tissue density; C: 叶片碳含量 Leaf carbon content; N: 叶片氮含量 Leaf nitrogen content; P: 叶片磷含量 Leaf phosphorus content; C/N: 叶片碳氮比 Carbon and nitrogen ratio; N/P: 叶片氮磷比 Nitrogen and phosphorus ratio; C/P: 叶片碳磷比 Carbon and phosphorus ratio

从沙丘的不同固定阶段来看,泡泡刺叶片 DOF 与 LDMC 相关性在三个阶段存在极显著的负相关关系($P<0.01$)(图4);DOF 与 SLA 在固定沙丘阶段存在极显著的正相关关系($P<0.01$),在流动沙丘阶段存在显著的正相关关系($P<0.05$)(图4);DOF 与 TD 在固定沙丘及流动沙丘阶段均呈极显著的负相关关系($P<0.01$)(图4);LDMC 与 SLA 在流动沙丘阶段存在显著的负相关关系($P<0.05$),在固定沙丘阶段呈极显著的负相关关系($P<0.01$)(图4);LDMC 与 TD 在固定沙丘及流动沙丘均呈极显著的正相关关系($P<0.01$)(图4);TD 与 SLA 在三个沙丘固定阶段均呈极显著的负相关关系($P<0.01$)(图4)。

2.3 沙丘不同固定阶段泡泡刺叶性状主成分分析

主成分分析结果表明,泡泡刺叶片功能性状特征主要表现在 2 个维度,其中第一主成分解释了 56.32% 的性状特征,主要由 DOF、TWC、LNC、SLA 及 C/N 主导,且这五个性状的载荷值较大,分别为 0.35、0.34、0.33、0.32、0.32;第二主成分解释了 25.25% 的性状特征,主要由磷含量和碳磷比主导,载荷值分别为 0.51 和 0.53。前 2 个维度的累积贡献率达 81.57%,且主要由第一主成分起作用,基本代表了泡泡刺叶片功能性状的大部分信息(表1;图5)。第一主成分与 LNC、DOF、TWC、SLA 成正相关,与 C/N、LDMC 成负相关;第二主成分与 C/P 成正相关,与 LPC 成负相关(图5)。由图5可知,固定沙丘阶段泡泡刺位于第一主成分轴的正向区域,具有

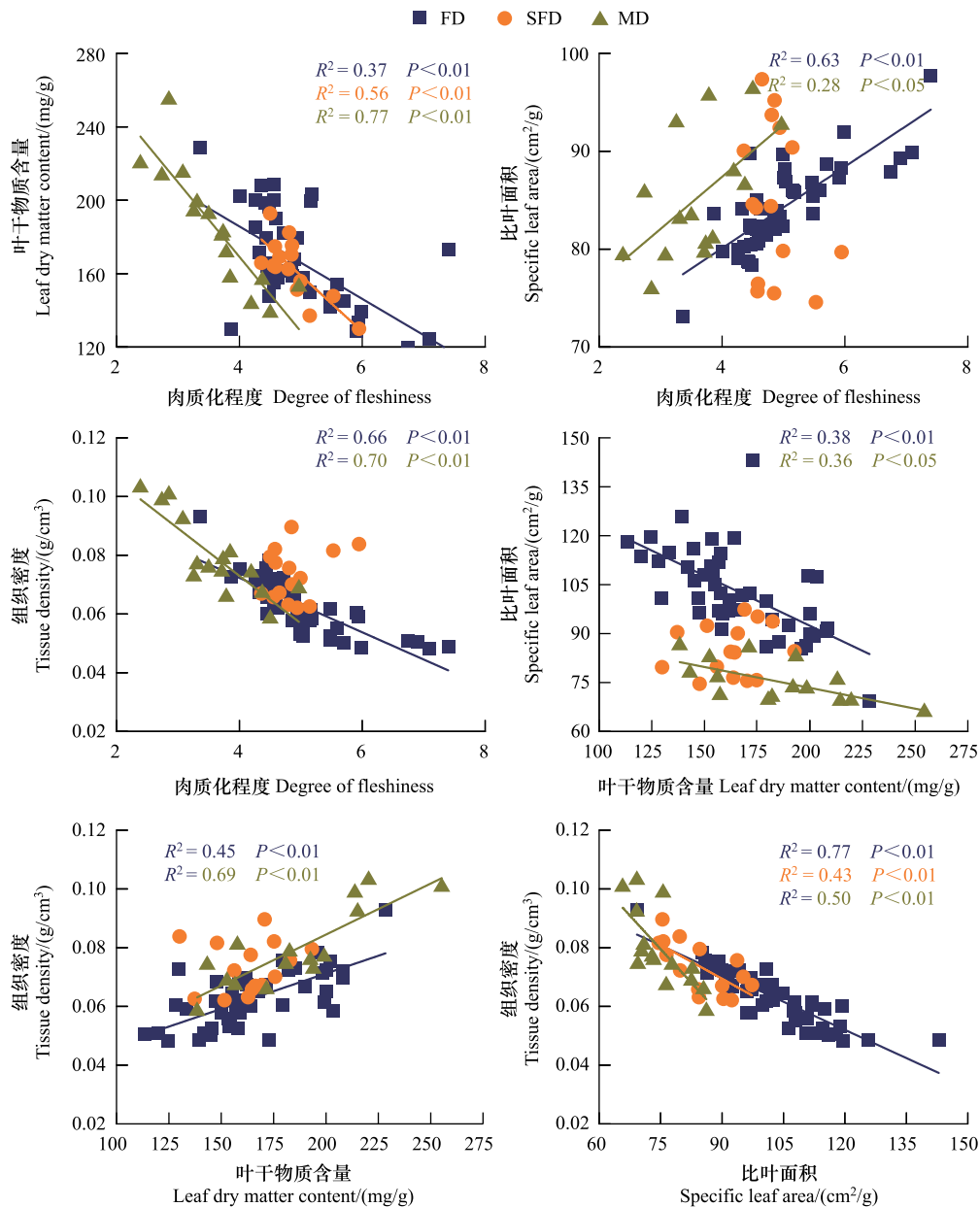


图4 不同固定阶段沙丘泡泡刺叶性状间相关关系

Fig.4 Correlation between *Nitraria sphaerocarpa* leaf traits of dune spunky at different fixed stages

较高的 TWC、SLA 以及 LNC;流动沙丘阶段泡泡刺主要位于第一主成分轴的负向区域,具有较高的 LDMC 和 TD;半固定沙丘阶段泡泡刺位于二者中间。

2.4 泡泡刺叶片功能性状与土壤因子的关系

冗余分析表明泡泡刺叶片功能性状与土壤因子存在密切关系(表 2;图 6),前两轴的相关系数分别为 0.9567、0.7367,特征值分别为 0.6920、0.1155,解释率共达到了 80.76%。其中,土壤因子 SCC、SNC、SPC 以及 SC 与第一排序轴呈负相关关系,且相关性大小为 $SCC > SPC > SNC > SC$;SWC 与第二排序轴呈正相关关系。从排序图来看,SCC、SNC、SPC 及 SC 与 LNC、TWC、DOF、SLA 呈正相关,与 LDMC、TD 呈负相关;SWC 和 LCC、LDMC、TD 呈正相关。其中 LCC 与 SWC 关系最为密切,说明泡泡刺的叶片碳含量对土壤含水量的变化表现出较强的响应。

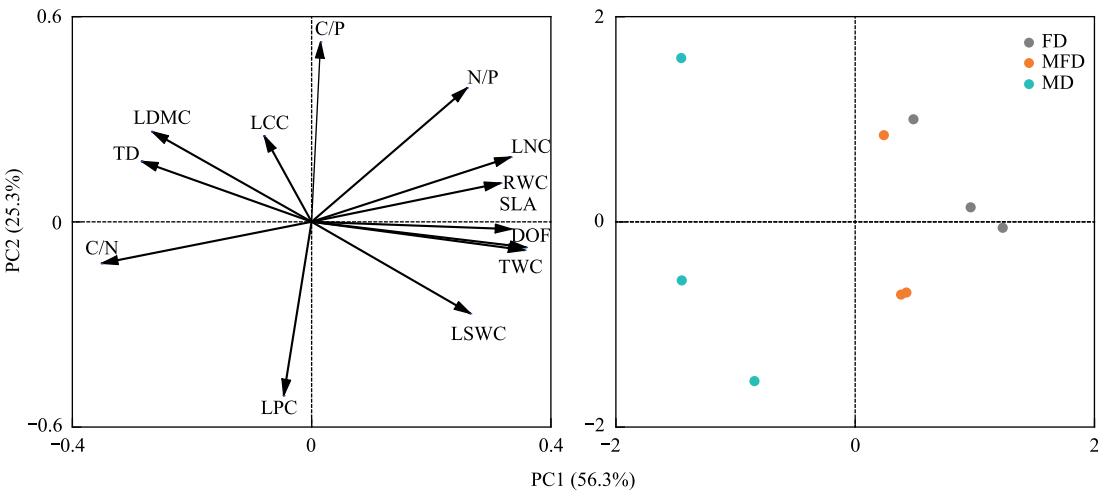


图 5 荒漠绿洲过渡带泡泡刺叶性状的主成分分析结果

Fig.5 Principal component analysis of leaf characters of *Nitraria sphaerocarpa* in desert oasis transition zone

PC: 主成分 Principal Components; DOF: 肉质化程度 Degree of fleshiness; TWC: 叶片含水量 Leaf water content; RWC: 相对含水量 Relative water content; LSWC: 饱和含水量 Leaf saturate water content; LDMC: 叶干物质含量 Leaf dry matter content; SLA: 比叶面积 Specific leaf area; TD: 组织密度 Tissue density; C: 叶片碳含量 Leaf carbon content; N: 叶片氮含量 Leaf nitrogen content; P: 叶片磷含量 Leaf phosphorus content; C/N: 叶片碳氮比 Carbon and nitrogen ratio; N/P: 叶片氮磷比 Nitrogen and phosphorus ratio; C/P: 叶片碳磷比 Carbon and phosphorus ratio

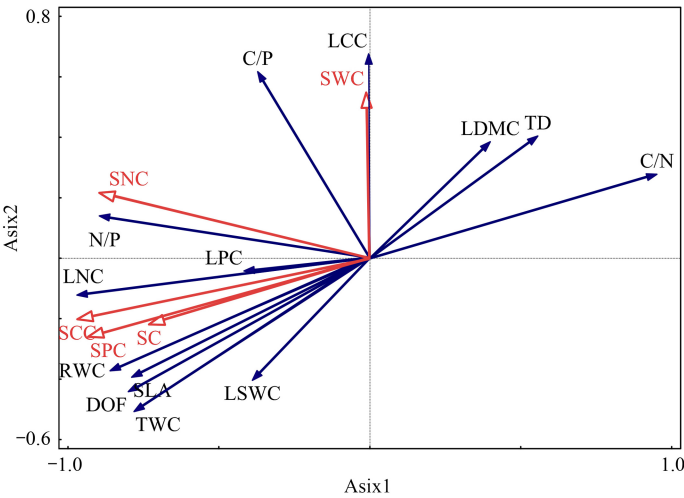


图 6 泡泡刺叶片功能性状与土壤因子相关性的冗余分析(RDA)

Fig.6 Redundancy analysis (RDA) based on leaf functional traits of *Nitraria sphaerocarpa* and soil factors properties correlation

DOF: 肉质化程度; LWC: 叶片含水量; RWC: 相对含水量; LSWC: 饱和含水量; LDMC: 叶干物质含量; SLA: 比叶面积; TD: 组织密度; LCC: 叶片碳含量; LNC: 叶片氮含量; LPC: 叶片磷含量; C/N: 叶片碳氮比; N/P: 叶片氮磷比; C/P: 叶片碳磷比; SC: 土壤紧实度; SWC: 土壤含水量; SCC: 土壤碳含量; SNC: 土壤氮含量; SPC: 土壤磷含量

3 讨论

3.1 荒漠绿洲过渡带沙丘不同固定阶段泡泡刺叶片性状差异分析

叶片功能性状的变异反映生存资源的变化及潜在环境胁迫^[36]。高组织密度和叶干物质含量的植物细胞壁往往更坚固,能够在低水势下维持叶片因吸水而产生的细胞壁压力^[37—38]。相反,高比叶面积的植物光获取

能力较强^[17]。研究发现泡泡刺的叶干物质含量和组织密度随沙丘逐渐固定而降低,比叶面积相反,这与低比叶面积和高组织密度、叶干物质含量植物可更好适应干旱贫瘠环境的研究结果一致^[39-41]。固定沙丘的植物根系能够充分吸收水分促进细胞分裂,比叶面积增大,有利于提高光截获效率并积累更多生命活动所需要的光合产物^[38]。流动沙丘的植物抑制细胞分裂,降低比叶面积来减少蒸腾作用,增加叶组织密度和叶干物质含量来增加叶片保水性,减缓叶温快速升高,增强耐旱性^[42]。此外,流动沙丘长期受风力影响,难以形成结皮,且流沙裹挟枯落物移动,导致大量养分流失。因此,泡泡刺可通过增加组织密度和叶干物质含量的方式来适应相对贫瘠的流动沙丘。

表 2 泡泡刺叶片性状与土壤因子的 RDA 排序

Table 2 Redundancy analysis ordination of *Nitraria sphaerocarpa* leaf functional traits and soil factors

项目 Item	轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2	轴 3 Axis 3	轴 4 Axis 4	总方差 Total variance
特征值 Eigenvalues	0.6920	0.1155	0.0134	0.0068	1
累积解释方差 Explained variation (cumulative)/%	69.2	80.76	82.1	82.78	
相关关系 Pseudo-canonical correlation	0.9567	0.7367	0.8411	0.9241	
累积解释拟合方差 Explained fitted variation (cumulative)/%	83.38	97.3	98.92	99.74	

叶氮含量与光合速率相关^[43]。泡泡刺的叶片氮含量在三个沙丘固定阶段均存在显著差异,且随沙丘的不断固定呈现显著增加的趋势,表明光合速率随沙丘的固定而增加。固定沙丘阶段的可利用资源较流动沙丘丰富,泡泡刺将氮素更多地用在提高生产力上。半固定沙丘阶段的叶片磷含量最高,而其氮磷比低于固定沙丘阶段。根据生长速率假说^[44],植物如果具有较高的磷含量及较低的氮磷比时,其生长速率相对较高。因此,泡泡刺可能在沙丘的半固定阶段生长速率较高。因为半固定沙丘植被盖度低于固定沙丘,种内及种间竞争少,且土壤养分高于流动沙丘阶段。此外,固定沙丘阶段的氮磷比大于 16,半固定沙丘及流动沙丘阶段的氮磷比均小于 14,泡泡刺在固定沙丘阶段的生长主要受磷限制,在半固定沙丘及流动沙丘阶段主要受氮素限制。

3.2 荒漠绿洲过渡带不同固定阶段沙丘泡泡刺叶性状的相互关系

环境的变化导致植物选择不同的生长策略,基于叶片性状之间的关联^[45-47]。其中比叶面积表征植物对光能的捕获能力和同化 CO₂ 的能力,叶组织密度和干物质含量与植物对外界胁迫的防御能力有关。在荒漠绿洲过渡带不同固定阶段的沙丘上,泡泡刺叶片性状之间存在不同的关系。固定和流动沙丘阶段的泡泡刺比叶面积与叶干物质含量、组织密度间极显著或显著负相关,半固定沙丘阶段的泡泡刺比叶面积与组织密度间极显著负相关,表明生长繁殖和抵御逆境之间权衡,这与冯宇等^[38]对胡杨和颜巧芳等^[48]对珍珠柴的研究结果相似。通过调整组织密度、结构等方式来实现物质的积累与分配,以达到资源获取与保存的平衡,确保在环境胁迫下的生存、生长和繁衍^[49-50]。此外,荒漠绿洲过渡带的泡泡刺叶片碳含量与组织密度呈极显著的正相关关系,与比叶面积呈极显著的负相关关系。碳含量的增加会导致组织密度及叶干物质含量增加,以比叶面积减少为代价。进一步说明在“荒漠-绿洲”过渡带泡泡刺为高效的利用资源具有的权衡关系,这种关系为个体生存和群落构建提供了保障。因此,探索干旱地区不同固定阶段沙丘植物叶性状间的关联对于揭示其对环境变化的生态适应具有重要意义。

3.3 荒漠绿洲过渡带不同固定阶段沙丘泡泡刺的生存策略

叶片功能性状能够反映植物应对环境变化而做出调整的资源分配策略^[51]。本研究从不同固定阶段沙丘的泡泡刺叶性状的变化来探究其生存策略。结果发现第一主成分与肉质化程度、叶片含水量、氮含量、比叶面积、叶干物质含量、组织密度相关,表明资源获取和保守策略之间权衡。固定沙丘的泡泡刺分布于第一主成分的正向区域,具有较高的比叶面积和氮含量;流动沙丘的泡泡刺分布于第一主成分的负向区域,具有较高的叶干物质含量和组织密度;半固定沙丘的泡泡刺分布于两者之间,表明环境的差异是引起泡泡刺资源分配策略

不同的原因,这与 Zhao 等^[52]对中国亚热带地区的木本植物的研究相似,高光环境下的木本物种具有更高的养分、光合和资源获取能力。在资源较为丰富的固定沙丘,泡泡刺选择“快速投资-收益”的获取策略,提高对生长性性状的投资^[53],增加呼吸速率和光合速率来加快养分获取,以更快完成生长繁殖的生活史目的^[54]。在资源匮乏的流动沙丘,泡泡刺选择“慢速投资-收益”的保守型策略,增强对防御性性状的投资,提高水分利用效率以适应恶劣生境^[55]。半固定沙丘的泡泡刺生存环境较流动沙丘阶段得到改善,但资源丰富程度不如更靠近绿洲的固定沙丘,其对防御性性状和生长性性状均有投资,以此来保证其生存和繁衍。然而, Wang 等^[56]对中国西北干旱区灌木的资源分配策略的研究发现,环境的差异对荒漠灌木的资源分配策略无影响。虽然已经发现关于水分胁迫的生长-防御权衡证据,但在种内水平极为罕见^[57]。鉴于资源分配策略在种内变异的重要性,后续应增加种内性状的文献。由于本研究仅是初步结论,引入物种在不同生境下的生存策略还需进一步验证。尽管如此,本研究仍然为荒漠灌木适应不同生境的潜力提供见解。

3.4 土壤因子对泡泡刺叶片功能性状的影响

土壤为植物的生长提供物理环境和养分供应。植物体内化学计量特征及相互关系体现了其对土壤环境的适应,而土壤的理化特性又能影响植物对化学计量元素的分配^[58]。根据 RDA 显示,土壤碳含量、土壤氮含量、土壤磷含量和土壤含水量对叶片功能性状的影响较大,表明两者之间具有密切的相关性。这与李蕊希等^[59]和孙力等^[60]在荒漠生态系统研究中的结果相似,其结果表明在水分亏缺地区,植物可能调控养分的利用对策以适应干旱生境。土壤养分制约植物体内的生理生化反应。研究发现土壤的碳含量、氮含量和磷含量与泡泡刺叶片的氮磷含量及比叶面积正相关,与组织密度及叶干物质含量呈负相关关系,这与刘万德等^[61]和罗艳等^[62]的研究结果相似。荒漠绿洲过渡带土壤养分主要受植物的凋落物归还的影响,干旱少雨的气候不仅使凋落物分解受到影响难以释放碳、氮、磷元素,而且加剧了土壤的沙化,使土壤对养分的保持能力下降,变得更加贫瘠。然而,泡泡刺叶片碳含量和土壤碳含量没有明显的相关关系,这与聂明鹤等^[63]对宁夏盐池县荒漠草原区优势植物叶片与土壤的化学计量特征的结果不同。因为本研究致力于种内性状对土壤因子的响应。因此,泡泡刺对土壤养分的利用易受多种因素的综合影响,叶片功能性状与土壤因子之间形成了复杂的关系,体现了荒漠灌木对复杂生境的适应能力。

4 结论

通过分析沙丘不同固定阶段泡泡刺叶片功能性状的特征,表明沙丘的固定程度显著影响比叶面积、叶氮含量、叶干物质含量和组织密度。固定沙丘的个体具有较高的比叶面积和叶氮含量,采取“快速投资-收益”的获取策略;流动沙丘的个体具有较高的叶干物质含量和组织密度,采取“慢速投资-收益”的保守型策略,归因于环境的差异,受到土壤含水量和土壤养分的影响。

参考文献 (References):

- [1] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 2015, 45(4): 325-339.
- [2] 唐青青, 黄永涛, 丁易, 臧润国. 亚热带常绿阔叶混交林植物功能性状的种间和种内变异. 生物多样性, 2016, 24(3): 262-270.
- [3] 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 U, 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.
- [4] 李善家, 苏培玺, 张海娜, 周紫鹃, 解婷婷. 荒漠植物叶片水分和功能性状特征及其相互关系. 植物生理学报, 2013, 49(2): 153-160.
- [5] Jung V, Albert C H, Violle C, Kunstler G, Loucougaray G, Spiegelberger T. Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events. *Journal of Ecology*, 2014, 102(1): 45-53.
- [6] 王梦洁, 容丽, 李婷婷, 王琪, 叶天木. 黔中喀斯特 9 种木质藤本叶功能性状研究. 热带亚热带植物学报, 2021, 29(5): 455-464.
- [7] Weemstra M, Freschet G T, Stokes A, Roumet C. Patterns in intraspecific variation in root traits are species-specific along an elevation gradient. *Functional Ecology*, 2021, 35(2): 342-356.
- [8] Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 2010, 98(5): 1134-1140.

- [9] Messier J, McGill B J, Lechowicz M J. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*, 2010, 13(7): 838-848.
- [10] 王钊颖, 陈晓萍, 程英, 王满堂, 钟全林, 李曼, 程栋梁. 武夷山 49 种木本植物叶片与细根经济谱. *植物生态学报*, 2021, 45(3): 242-252.
- [11] Roche P, Díaz-Burlinson N, Gachet S. Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: which traits are the more reliable? *Plant Ecology*, 2004, 174(1): 37-48.
- [12] Violle C, Enquist B J, McGill B J, Jiang L, Albert C H, Hulshof C, Jung V, Messier J. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 2012, 27(4): 244-252.
- [13] Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, Wright I J, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Prentice I C, Garnier E, Bönsch G, Westoby M, Poorter H, Reich P B, Moles A T, Dickie J, Gillison A N, Zanne A E, Chave J, Wright S J, Sheremet'ev S N, Jactel H, Baraloto C, Cerabolini B, Pierce S, Shipley B, Kirkup D, Casanoves F, Joswig J S, Günther A, Falczuk V, Rüger N, Mahecha M D, Gorné L D. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 2016, 529(7585): 167-171.
- [14] 刘润红, 白金连, 包含, 农娟丽, 赵佳佳, 姜勇, 梁士楚, 李月娟. 桂林岩溶石山青冈群落主要木本植物功能性状变异与关联. *植物生态学报*, 2020, 44(8): 828-841.
- [15] Albert C H, Thuiller W, Yoccoz N G, Soudant A, Boucher F, Saccone P, Lavorel S. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, 2010, 98(3): 604-613.
- [16] Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, Albert C H, Taudiere A, Fajardo A, Aarssen L W, Baraloto C, Carlucci M B, Cianciaruso M V, de L Dantas V, de Bello F, Duarte L D S, Fonseca C R, Freschet G T, Gaucherand S, Gross N, Hikosaka K, Jackson B, Jung V, Kamiyama C, Katabuchi M, Kembel S W, Kichenin E, Kraft N J B, Lagerström A, Le Bagousse-Pinguet Y, Li Y Z, Mason N, Messier J, Nakashizuka T, Overton J M, Peltzer D A, Pérez-Ramos I M, Pillar V D, Prentice H C, Richardson S, Sasaki T, Schamp B S, Schöb C, Shipley B, Sundqvist M, Sykes M T, Vandewalle M, Wardle D A. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 2015, 18(12): 1406-1419.
- [17] 赵红洋, 李玉霖, 王新源, 毛伟, 赵学勇, 张铜会. 科尔沁沙地 52 种植物叶片性状变异特征研究. *中国沙漠*, 2010, 30(6): 1292-1298.
- [18] 冯家宝, 范顺祥, 侯煜飞, 刷永望, 马天蕊, 高英月, 张志东. 河北省森林草原区草本植物叶功能性状种间和种内变异. *东北林业大学学报*, 2021, 49(1): 23-28.
- [19] 钟巧连, 刘立斌, 许鑫, 杨勇, 郭银明, 许海洋, 蔡先立, 倪健. 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略. *植物生态学报*, 2018, 42(5): 562-572.
- [20] Osnas J L D, Lichstein J W, Reich P B, Pacala S W. Global leaf trait relationships: mass, area, and the leaf economics spectrum. *Science*, 2013, 340(6133): 741-744.
- [21] Hu Y K, Pan X, Yang X J, Liu G F, Liu X Y, Song Y B, Zhang M Y, Cui L J, Dong M. Is there coordination of leaf and fine root traits at local scales? A test in temperate forest swamps. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(15): 8714-8723.
- [22] Yu W Y, Wang C W, Huang Z Y, Wang D L, Liu G F. Variations in the traits of fine roots of different orders and their associations with leaf traits in 12 co-occurring plant species in a semiarid inland dune. *Plant and Soil*, 2022, 472(1): 193-206.
- [23] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Falster D S, Garnier E, Hikosaka K, Lamont B B, Lee W, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Villar R, Warton D I, Westoby M. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *The New Phytologist*, 2005, 166(2): 485-496.
- [24] 王亚婷, 唐立松. 古尔班通古特沙漠不同生活型植物对小雨量降雨的响应. *生态学杂志*, 2009, 28(6): 1028-1034.
- [25] Gonzalez-Paleo L, Ravetta D A. Relationship between photosynthetic rate, water use and leaf structure in desert annual and perennial forbs differing in their growth. *Photosynthetica*, 2018, 56(4): 1177-1187.
- [26] 李善家, 王子濠, 苏培玺, 王辉, 王福祥, 崔莉娟. 荒漠植物性状权衡策略及功能多样性研究进展. *生态学报*, 2022, 42(18): 7308-7320.
- [27] 张远东. 荒漠绿洲过渡带植被与绿洲稳定性研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2002.
- [28] 贾宝全, 闫顺. 绿洲——荒漠生态系统交错带环境演变过程初步研究——以新疆吐鲁番盆地为例. *干旱区资源与环境*, 1995, 9(3): 58-64.
- [29] 何志斌, 赵文智. 黑河流域荒漠绿洲过渡带两种优势植物种群空间格局特征. *应用生态学报*, 2004, 15(6): 947-952.
- [30] 樊立娟. 荒漠绿洲过渡带斑块植被区土壤水分时空异质性研究[D]. 兰州: 兰州交通大学, 2015.
- [31] 解婷婷, 苏培玺, 周紫鹃, 李善家, 张海娜. 荒漠绿洲过渡带不同立地条件下物种多样性及其与土壤理化因子的关系. *中国沙漠*, 2013, 33(2): 508-514.
- [32] 赵文玥, 吉喜斌, 金博文, 焦丹丹, 张靖琳, 郭飞, 赵丽雯. 西北干旱区泡泡刺灌丛的降雨再分配特征及影响因素分析. *生态学报*, 2022, 42(2): 804-817.
- [33] 刘冰. 荒漠区灌木对降水脉动响应研究[D]. 北京: 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所, 2009.
- [34] 闫峰, 丛日春. 中国沙地分类进展及编目体系. *地理研究*, 2015, 34(3): 455-465.
- [35] 王珊, 单立山, 李毅, 张正中, 马静. 降水变化对红砂-珍珠碳、氮、磷化学计量特征的影响. *西北植物学报*, 2020, 40(2): 335-344.
- [36] 臧淑敏. 中国几种典型落叶栎属植物的叶经济谱研究[D]. 济南: 山东大学, 2020.
- [37] 罗源林, 马文红, 张芯毓, 苏闯, 史亚博, 赵利清. 内蒙古锦鸡儿属植物地理替代分布种的功能性状沿环境梯度的变化. *植物生态学报*, 2022, 46(11): 1364-1375.
- [38] 冯宇, 王雨晴, 李沉楷, 韩路, 王海珍. 胡杨叶功能性状与土壤因子的关系. *生态学报*, 2024, 44(4): 1717-1726.
- [39] 李玉霖, 崔建垣, 苏永中. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较. *生态学报*, 2005, 25(2): 304-311.

- [40] 张旋, 李蕊希, 郑洲, 李泽厚, 贡璐, 罗艳, 吴雪. 极端干旱区多枝怪柳叶片功能性状及其与土壤理化因子的关系. 生态学报, 2023, 43(9): 3699-3708.
- [41] 魏圆慧, 王志鑫, 梁文召, 马富龙, 韩路. 胡杨枝叶功能性状对地下水位梯度的响应与适应. 西北植物学报, 2020, 40(6): 1043-1051.
- [42] Blumenthal D M, Mueller K E, Kray J A, Ocheltree T W, Augustine D J, Wilcox K R. Traits link drought resistance with herbivore defence and plant economics in semi-arid grasslands: The central roles of phenology and leaf dry matter content. Journal of Ecology, 2020, 108(6): 2336-2351.
- [43] Chapin F S III, Bloom A J, Field C B, Waring R H. Plant responses to multiple environmental factors. BioScience, 1987, 37(1): 49-57.
- [44] Sterner R W, Elser J J. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton: Princeton University Press, 2003.
- [45] Tian D, Yan Z B, Ma S H, Ding Y H, Luo Y K, Chen Y H, Du E Z, Han W X, Kovacs E D, Shen H H, Hu H F, Kattge J, Schmid B, Fang J Y. Family-level leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of global terrestrial plants. Science China Life Sciences, 2019, 62(8): 1047-1057.
- [46] Craven D, Hall J S, Berlyn G P, Ashton M S, van Breugel M. Changing gears during succession: shifting functional strategies in young tropical secondary forests. Oecologia, 2015, 179(1): 293-305.
- [47] Kerkhoff A J, Fagan W F, Elser J J, Enquist B J. Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants. The American Naturalist, 2006, 168(4): E103-E122.
- [48] 颜巧芳, 单立山, 解婷婷, 王红永, 师亚婷. 珍珠柴幼苗叶片和根系形态特征对干旱胁迫的响应. 干旱区研究, 2024, 41(1): 92-103.
- [49] 冯秋红, 史作民, 董莉莉. 植物功能性状对环境的响应及其应用. 林业科学, 2008, 44(4): 125-131.
- [50] 肖迪, 王晓洁, 张凯, 何念鹏, 侯继华. 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, 2016, 40(7): 686-701.
- [51] Kattge J, Díaz S, Lavorel S, Prentice I C, Leadley P, Bnisch G, Garnier E, Westoby M, Reich P B, Wright I J, Cornelissen J H C, Violle C, Harrison S P, Bodegom P M V, Reichstein M, Enquist B J, Soudzilovskaia N A, Ackerly D D, Anand M, Atkin O, Bahn M, Baker T R, Baldocchi D, Bekker R, Blanco C C, Blonder B, Bond W J, Bradstock R, Bunker D E, Casanoves F, Cavender-Bares J, Chambers J Q, Chapin Iii F S, Chave J, Coomes D, Cornwell W K, Craine J M, Dobrin B H, Duarte L, Durka W, Elser J, Esser G, Estiarte M, Fagan W F, Fang J, Fernández-Méndez F, Fidelis A, Finegan B, Flores O, Ford H, Frank D, Freschet G T, Fyllas N M, Gallagher R V, Green W A, Gutierrez A G, Hickler T, Higgins S I, Hodgson J G, Jalili A, Jansen S, Joly A, Kerkhoff A J, Kirkup D, Kitajima K, Kleyer M, Klotz S, Knops J M H, Kramer K, Kühn I, Kurokawa H, Laughlin D, Lee T D, Leishman M, Lens F, Lenz T, Lewis S L, Lloyd J, Llusià J, Louault F, Ma S, Mahecha M D, Manning P, Massad T, Medlyn B E, Messier J, Moles A T, Müller S C, Nadrowski K, Naeem S, Niinemets, Nllert S, Nüske A, Ogaya R, Oleksyn J, Onipchenko V G, Onoda Y, Ordoez J, Overbeck G, Ozinga W A, Patio S, Paula S, Pausas J G, Peuelas J, Phillips O L, Pillar V, Poorter H, Poorter L, Poschlod P, Prinzing A, Proulx R, Rammig A, Reinsch S, Reu B, Sack L, Salgado-Negret B, Sardans J, Shiodera S, Shipley B, Siefert A, Sosinski E, Soussana J -F, Swaine E, Swenson N, Thompson K, Thornton P, Waldram M, Weiher E, White M, White S, Wright S J, Yguel B, Zaehle S, Zanne A E, Wirth C. TRY-a global database of plant Traits. Global Change Biology, 2011, 17(9): 2905-2935.
- [52] Zhao Y T, Ali A, Yan E R. The plant economics spectrum is structured by leaf habits and growth forms across subtropical species. Tree Physiology, 2017, 37(2): 173-185.
- [53] England J R, Attiwill P M. Changes in leaf morphology and anatomy with tree age and height in the broadleaved evergreen species, *Eucalyptus regnans* F. Muell. Trees, 2006, 20(1): 79-90.
- [54] Kumar M, Garkoti S C. 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, 2021, 222(6): 723-735.
- [55] Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. New Phytologist, 1999, 143(1): 155-162.
- [56] Wang H Y, Yang J, Xie T T, Ma L, Niu F R, He C, Shan L S. Variation and association of leaf traits for desert plants in the arid area, Northwest China. Ecology and Evolution, 2023, 13(3): e9946.
- [57] Balachowski J A, Voltaire F A. Implications of plant functional traits and drought survival strategies for ecological restoration. Journal of Applied Ecology, 2018, 55(2): 631-640.
- [58] 郭子武, 陈双林, 杨清平, 李迎春. 雷竹林土壤和叶片 N、P 化学计量特征对林地覆盖的响应. 生态学报, 2012, 32(20): 6361-6368.
- [59] 李蕊希, 吴雪, 贡璐. 塔里木河上游典型荒漠植物叶片性状及其与土壤因子的关系. 生态学报, 2022, 42(13): 5360-5370.
- [60] 孙力, 贡璐, 朱美玲, 解丽娜, 李红林, 罗艳. 塔里木盆地北缘荒漠典型植物叶片化学计量特征及其与土壤环境因子的关系. 生态学杂志, 2017, 36(5): 1208-1214.
- [61] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 张志钧, 李忠文. 云南普洱季风常绿阔叶林演替系列植物和土壤 C、N、P 化学计量特征. 生态学报, 2010, 30(23): 6581-6590.
- [62] 罗艳, 贡璐, 朱美玲, 安申群. 塔里木河上游荒漠区 4 种灌木植物叶片与土壤生态化学计量特征. 生态学报, 2017, 37(24): 8326-8335.
- [63] 聂明鹤, 沈艳, 陆颖, 王科鑫, 张小菊. 宁夏盐池县荒漠草原区不同群落优势植物叶片-土壤生态化学计量特征. 草地学报, 2021, 29(1): 131-140.