

DOI: 10.20103/j.stxb.202406111355

郝需婷, 黄雅茹, 张帅, 崔健, 王浩伊, 郝惠忠, 马迎宾. 黄河乌兰布和沙漠段不同生长时期植物叶功能性状特征. 生态学报, 2025, 45(5): 2386-2400.

Hao X T, Huang Y R, Zhang S, Cui J, Wang H Y, Hao H Z, Ma Y B. Characteristics of leaf functional traits of plants at different growth stages in the Ulan Buhe desert section of the Yellow River. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(5): 2386-2400.

黄河乌兰布和沙漠段不同生长时期植物叶功能性状特征

郝需婷^{1,2,3}, 黄雅茹^{1,2}, 张 帅¹, 崔 健^{1,2}, 王浩伊^{1,3}, 郝惠忠⁴, 马迎宾^{1,2,3,*}

1 中国林业科学研究院沙漠林业实验中心, 巴彦淖尔 015200

2 国家林业草原防沙治沙工程技术研究中心, 巴彦淖尔 015200

3 内蒙古磴口荒漠生态系统国家定位观测研究站, 巴彦淖尔 015200

4 内蒙古河套灌区水利发展中心乌拉特分中心长济渠供水所, 巴彦淖尔 014400

摘要: 揭示黄河乌兰布和沙漠地区旱柳和梭梭叶功能性状在不同生长时期的变异规律, 探明旱柳和梭梭对该区特殊环境的适应策略。以黄河乌兰布和沙漠段旱柳(*Salix matsudana*)和梭梭(*Haloxylon ammodendron*)为研究对象, 在生长初期(5月初)、生长旺盛期(7月初)、生长末期(9月初)3个时期分别测定14个叶功能性状, 分析不同生长时期叶功能性状的变异与性状间的相关性及其对气象因子的响应。结果表明:(1)在不同生长时期, 2种植物的叶功能性状均发生不同程度变异, 其中, 梭梭叶干重、旱柳相对水分亏缺变异系数最大, 分别为91.78%、45.74%, 2种植物的叶碳稳定同位素比率($\delta^{13}\text{C}$)变异系数均为最小(均小于5%); 旱柳叶含水量、叶宽、叶形指数, 梭梭、比叶面积、比叶重在生长初期、旺盛期、末期间均存在显著差异($P < 0.05$)。(2)梭梭叶功能性状间的相关性较旱柳高; 叶长、 $\delta^{13}\text{C}$ 是两种植物叶功能性状中综合排名前3的共同指标因子。(3)气象因素分别解释了旱柳23.89%、梭梭26.87%的叶功能性状变异, 其中比湿度和降水分别是影响旱柳、梭梭叶功能性状的主要气象因子; 比湿度和晴空表面有效辐射总数是共同影响两种植物叶功能性状的气象因子。植物可以通过改变叶功能性状及性状间的权衡关系, 调整资源获取能力和物质分配去适应复杂的环境变化, 形成最适生存策略。

关键词: 旱柳; 梭梭; 叶功能性状; 不同生长时期; 气象因子; 适应策略

Characteristics of leaf functional traits of plants at different growth stages in the Ulan Buhe desert section of the Yellow River

HAO Xuting^{1,2,3}, HUANG Yaru^{1,2}, ZHANG Shuai¹, CUI Jian^{1,2}, WANG Haoyi^{1,3}, HAO Huizhong⁴, MA Yingbin^{1,2,3,*}

1 Experimental Center of Desert Forestry, Chinese Academy of Forestry, Bayannur 015200, China

2 Combat Desertification Engineering Technology Research Center, National Forestry and Grassland Administration, Bayannur 015200, China

3 Inner Mongolia Dengkou Desert Ecosystem National Observation Research Station, National Forestry and Grassland Administration, Bayannur 015200, China

4 Changji Canal Water Supply Station of Wulate Sub center of Water Resources Development Center of Hetao Irrigation District, Bayannur 014400, China

Abstract: By Investigating the variation patterns of functional traits in *Salix matsudana* and *Haloxylon ammodendron* leaves across different growth stages in the Yellow River Ulan Buhe Desert region, this study explore how these species adapt to the unique environmental conditions of the area. *Salix matsudana* and *Haloxylon ammodendron* in the Ulan Buhe Desert section

基金项目: 中央引导地方科技发展资金(2021ZY0058); 国家自然科学基金(32001374); 内蒙古自治区自然科学基金项目(2023QN03008, 2024MS03038)

收稿日期: 2024-06-11; **网络出版日期:** 2024-11-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mayingbin1988@126.com

of the Yellow River were selected as research subjects, with 14 leaf functional traits measured across three growth stages: early (early May), peak (early July), and late (early September). The variation and correlation of leaf functional traits at different growth stages, as well as their response to meteorological factors, were analyzed. The results showed that: (1) Leaf functional traits of both species exhibited varying degrees of variation across different growth stages. Among them, the coefficient of variation of leaf dry weight of *Haloxylon ammodendron* and relative water deficit of *Salix matsudana* were the highest, at 91.78% and 45.74%, respectively. The coefficient of variation of leaf carbon stable isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$) of both plants was the smallest (both less than 5%); There were significant differences ($P < 0.05$) in the water content, leaf width, and leaf shape index of dry willow leaves, as well as in the water content, specific leaf area, and specific leaf weight of *Haloxylon ammodendron* during the early, vigorous, and late stages of growth. (2) The correlation between functional traits of *Haloxylon ammodendron* leaves exceeds that in *Salix matsudana* leaves; Leaf length and $\delta^{13}\text{C}$ consistently emerge as key indicators, ranking among the top three comprehensive functional traits of two plant leaves. (3) Meteorological factors explained 23.89% of the variation in leaf functional traits of *Salix matsudana* and *Haloxylon ammodendron*, with specific humidity (QV) and precipitation (PCP) being the main meteorological factors affecting leaf functional traits of *Salix matsudana* and *Haloxylon ammodendron*, respectively; QV and total effective radiation on clear sky surfaces (PAR) are meteorological factors that jointly affect leaf functional traits of two plant species. Plants adapt to complex environmental changes by modifying leaf functional traits and balancing trait relationships, thus optimizing survival strategies through adjustments in resource acquisition and material allocation.

Key Words: *Salix matsudana*; *Haloxylon ammodendron*; leaf functional traits; different growth stages; meteorological factors; adaptation strategy

叶片是植物资源获取与利用的重要器官,随外界环境条件变化表现出较高的敏感性及可塑性^[1-3],其功能性状是反映植物对不同环境生存适应策略的重要因子^[4-6]。因此专家学者们致力于对大量植物叶性状进行研究,探究不同植物受不同外界环境影响,表现出不同适应策略,反映植物在自然生长条件下适应环境的最优原则^[7-8]。董雪等研究发现沿降水梯度,唐古特白刺(*Nitraria tangutorum*)的叶宽、长宽比、叶厚、叶面积、比叶面积、叶氮含量、叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 变异性显著 ($P < 0.05$)^[9];海拔高度显著影响祁连山北坡木本植物木质密度和叶干物质含量的变化^[10]。干旱荒漠区植物,花花柴(*Karelinia caspica*)、骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)、多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)叶功能性状主要受土壤水分、有机质与全氮、速效磷的影响^[11-12]。另有专家学者发现,植物叶功能性状受气候、地形及土壤因子等影响同时还受季节变化的影响。季节变化(不同生长时期)对植物获取资源等方面起重要作用,要求植物在各种外界条件中充分利用对其自身生长有利的条件^[13-14]。对不同季节植物叶性状进行定量研究可更好地分析叶生活史策略^[15]。Basnett 等^[16]研究发现,叶片随季节变化不断生长,叶厚显著增大从而支撑逐渐增大的叶面积;McKown 等^[17]研究认为比叶面积随树木物候的变化逐渐呈显著减小的趋势。温度和降水分格局的改变是气候发生变化的主要特征^[18-19]。根据 1960—2018 年气象数据显示,我国西北干旱地区的温度和降水量均呈显著增加趋势^[20]。荒漠生态系统是我国西北干旱区普遍存在的生态系统类型,黄河乌兰布和沙漠段与其它荒漠生态系统相比,由于其自身的特殊性、结构的复杂性和系统的脆弱性,决定了该区对气候变化更为敏感^[21-23]。因此,深入研究黄河乌兰布和沙漠段植物种叶功能性状和性状间关系及其对气象因子的响应机制,有助于更好的理解该区荒漠生态系统对未来气候变化的适应策略及资源分配利用能力。

旱柳(*Salix matsudana*)是杨柳科柳属落叶乔木,因其耐旱性强同时具有速生等特点成为内蒙古中西部防风固沙、保持水土的优良树种;梭梭(*Haloxylon ammodendron*)作为藜科梭梭属大灌木或灌丛,立地条件好时可长成小乔木,因其耐干旱瘠薄、耐风蚀,成为干旱荒漠区重要的防风固沙树种。目前对于旱柳和梭梭叶片的研究多集中在叶片养分含量、叶光合生理特征、蒸腾速率、气孔导度等方面^[24-25],而系统的分析旱柳和梭梭叶功

能性状随生长季变异特征的研究还比较缺乏,并且其叶功能性状对黄河流域与沙漠接壤处气候响应方面未见报道。因此,本研究对内蒙古黄河西岸乌兰布和沙漠分布的旱柳(典型 C3 植物)和梭梭(典型 C4 植物)进行采样调查,测定 13 种叶功能性状及 $\delta^{13}\text{C}$, 系统分析该区特殊气候条件下不同生长时期旱柳和梭梭叶功能性状及性状关系的变异特征,以期揭示旱柳及梭梭对黄河-沙漠接壤处气候变化的响应与适应机制提供科学依据,对该区生态修复与保护具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 样地概况

样地位于内蒙古段黄河与乌兰布和沙漠接壤处,地理坐标为 $40^{\circ}10'05.36''\text{N}$, $106^{\circ}51'02.18''\text{E}$, 行政区隶属于巴彦淖尔市磴口县巴彦高勒镇。该区域是黄河与沙漠唯一接壤的地方,属于典型的中温带大陆性季风气候,年均温度在 $7.5\text{--}8.6^{\circ}\text{C}$ 之间,年均降水量 140mm 左右,年均日照时间为 $2800\text{--}3400\text{h}$,昼夜温差较大。多年平均大风日数超过 30d ,平均风速约 3.7m/s ,起沙风次数平均每年 $200\text{--}250$ 次以上,主要风向为西风、西北风和西南风,风沙季节主要在当年 11 月至翌年 5 月之间。每年受大风季节影响,大量沙尘被吹入黄河,导致该区是沿黄河段风沙危害最严重的区域之一。

1.2 叶片样品采集

于 2022 年 5 月,在研究区附近的黄河岸边分别选取 5 株无病虫害、无干枯枝叶且长势良好的旱柳、梭梭成株进行编号作为固定采样株,相邻植株距离均在 10m 左右,对选定植株进行生长指标测定(表 1)。取样时间为 5 月(生长初期)、7 月(生长旺盛期)、9 月(生长末期)的每月月初,将采样株树冠按垂直结构分为上、中、下层,用高枝剪从每层 5 个方位(东、南、西、北、中)剪取当年生枝条,随机采集完全伸展、发育正常且健康没有病虫害的叶片 30 片,装入自封袋,放入 4°C 恒温箱一小时内带回实验室进行测定。

1.3 叶功能性状测定

对叶片进行扫描,每片叶子的表型性状用 Winseedle 种子和针叶图像分析系统软件获得,叶形态指标包括叶面积(Leaf area, LA, cm^2)、叶片长度(Leaf length, LL, mm)、叶片宽度(Leaf width, LW, mm)、叶片周长(Leaf perimeter, LP)。将叶片采用精度为 0.0001g 电子分析天平称量得出叶鲜重(Leaf fresh weight, LFW, g),随后放入纯净水中在黑暗环境中浸泡 12h 后,用滤纸吸干叶片表面水分,称量叶饱和鲜重(Leaf saturated fresh weight, $LSFW, \text{g}$),完成所有上述步骤后,再将叶片置于 105°C 烘箱中杀青大约 30min ,随后在 65°C 下烘 24h 左右至恒重,最后称得叶干重(Leaf dry weight, LDW, g)。叶片其他指标叶含水量(Leaf water content, $LWC, \%$)、比叶面积(Specific leaf area, $SLA, \text{cm}^2/\text{g}$)、叶干物质含量(leaf dry material content, $LDMC, \%$)、比叶重(Specific leaf weight, $SLW, \text{g}/\text{cm}^2$)、相对水分亏缺(Relative water deficit, $RWD, \%$)、叶形指数(Leaf shape index, LSI) 计算公式如下:

$$LWC = \frac{LFW - LDW}{LFW} \times 100\% \quad (1)$$

$$SLA = \frac{S}{LDW} \quad (2)$$

$$LDMC = \frac{LDW}{LSFW} \times 100\% \quad (3)$$

$$SLW = \frac{LDW}{S} \times 100\% \quad (4)$$

$$RWD = \frac{LSFW - LFW}{LSFW - LDW} \times 100\% \quad (5)$$

$$LSI = \frac{LL}{LW} \quad (6)$$

1.4 植物叶片碳同位素比率测定

将旱柳、梭梭叶片带回实验室,置于 105℃ 烘箱内杀青 15min,随后以 65℃ 烘干 24h 至恒质量,再经球磨仪粉碎,过 80 目筛,装入棕色玻璃瓶中制备成供试样品。委托至深圳市华科精信检测科技有限公司进行测定,将样品置于元素分析仪(DELTA V Advantage, Thermo Fisher Scientific, Waltham, USA)中高温燃烧生成 CO₂,用质谱仪通过检测 CO₂ 的 ¹³C 与 ¹²C 的比率,并与国际标准物(PDB)比对后计算出样品的 δ¹³C,精度为±0.1‰。

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = [(R_p/R_s) - 1] \times 1000 \quad (7)$$

式中, R_p 是叶片样品中碳元素的重同位素丰度之比(¹³C_p/¹²C_p); R_s 代表国际通用标准物质的重同位素丰度之比(¹³C_s/¹²C_s)。

表 1 旱柳及梭梭生长指标(平均值±标准差)

Table 1 Growth indicators of *Salix matsudana* and *Haloxylon ammodendron* (Mean±SD)

树种 Tree species	平均胸径(地径)/cm Average breast diameter (ground diameter)	平均树高/m Average tree height	平均冠幅/m Average crown widthm	
			东西 East-West	南北 North-South
旱柳 <i>Salix matsudana</i>	33.19±9.11	8.83±1.12	7.94±2.24	7.44±2.24
梭梭 <i>Haloxylon ammodendron</i>	4.00±2.60	2.63±0.59	2.27±1.53	2.23±1.53

1.5 气象数据来源

根据研究区地理位置坐标,通过 NASA POWER 气象网站(<https://power.larc.nasa.gov/>),获取了该点(40°10′05.36″N,106°51′02.18″E)生长季内 5 月—9 月的晴空表面有效辐射总数(PAR)、全天表面短波向下辐照度(SW)、温度(T)、比湿度(QV)、相对湿度(RH)、降水(PCP)、地表压力(PS)、风速(WS)。

1.6 数据处理与分析

本研究数据分别采用 Excel 2019、SPSS 27.0 和 Origin 2022 软件进行数据统计、处理及作图。通过单因素方差分析(One-way ANOVA)和均值的多重比较(Duncan)检验黄河乌兰布和沙漠段旱柳和梭梭的各个叶性状值间在不同生长时期是否存在显著差异;然后通过 Pearson 相关性分析探讨生长季旱柳、梭梭叶片各性状间的相互关系。使用 Canoco 5.0 绘制 RDA 分析图,本研究中以叶功能性状(LFW、LSFW、LDW、LA、LWC、SLA、LDMC、SLW、RWD、LL、LW、LSI、LP、δ¹³C)为响应变量,在排序图中用黑色箭头表示;气象因子(PAR、SW、T、QV、RH、PCP、PS、WS)为解释变量,在排序图中用白色箭头表示。使用变异系数 CV(标准偏差/平均值)×100%,表征旱柳和梭梭 14 个叶片功能性状的变异程度。

2 结果与分析

2.1 旱柳和梭梭叶功能性状的季节性变异特征

植物叶功能性状在不同生长季的变化存在一定差异(表 2),旱柳 LFW、LWC 呈现随生长季的增加而减小的趋势,LDMC、LSI、δ¹³C 则呈现随生长季的增加而增加的趋势;梭梭 LWC、SLA 呈现随生长季的增加而减小的趋势,LDMC、SLW、δ¹³C 则呈现增加的趋势。梭梭和旱柳叶片各功能性状在不同生长时期均存在不同程度的差异,旱柳叶功能性状的变异系数介于 3.7%—45.74%,平均为 23.75%,其中 RWD 的变异系数最大,δ¹³C 变异系数最小;梭梭叶功能性状的变异系数介于 2.25%—91.78%,平均为 46.47%,LDW 的变异系数最大同样是 δ¹³C 变异系数最小,可以看出旱柳叶功能性状的变异系数均不高于 50%,相较于梭梭叶功能性状较为稳定,均属于中等变异。旱柳 LWC、LW、LSI 表现为在生长初期、旺盛期、末期间均存在显著差异(P<0.05);梭梭 LWC、SLA、SLW 则表现为在生长初期、旺盛期、末期间均存在显著差异(P<0.05)。

2.2 植物叶功能性状相关性及其主成分分析

相关性结果表明(图 1、图 2),旱柳和梭梭叶片的 LSFw 与 LFW,LDW 与 LFW、LSFW,LA 与 LFW、LSFW、LDW,LL 与 LFW、LSFW、LDW、LA,LP 与 LFW、LSFW、LDW、LA、LL,均呈极显著正相关关系(P<0.001);梭梭的

表 2 旱柳、梭梭不同生长期叶性状的描述性统计

Table 2 Descriptive statistics on leaf traits of <i>Salix mandshurica</i> and <i>Haloxylon ammodendron</i> at different growth stages										
叶功能性状 Leaf functional traits	旱柳 <i>Salix matsudana</i>					梭梭 <i>Haloxylon ammodendron</i>				
	生长初期 Early growth stage	生长旺盛期 Vigorous growth period	生长末期 Late growth stage	数值范围 Numerical range	变异系数 Coefficient of variation/%	生长初期 Early growth stage	生长旺盛期 Vigorous growth period	生长末期 Late growth stage	数值范围 Numerical range	变异系数 Coefficient of variation/%
叶鲜重/g Leaf fresh weight	0.16±0.06a	0.14±0.06a	0.11±0.05b	0.0534—0.3479	40.37	0.05±0.02b	0.13±0.08a	0.11±0.08a	0.0162—0.3234	76.11
叶饱和鲜重/g Leaf saturated fresh weight	0.18±0.06a	0.16±0.06b	0.13±0.06c	0.068—0.4046	39.83	0.07±0.02b	0.14±0.09a	0.13±0.10a	0.018—0.3997	75.18
叶干重/g Leaf dry weight	0.06±0.02a	0.06±0.02a	0.05±0.02b	0.0246—0.1297	38.29	0.01±0.01b	0.04±0.03a	0.04±0.04a	0.0049—0.1556	91.78
叶面积/cm ² Leaf area	5.72±1.83a	6.05±1.78a	5.05±1.74b	2.1061—11.7476	32.44	0.70±0.20b	1.24±0.71a	0.94±0.66b	0.2357—2.6493	63.62
叶含水量/% Leaf water content	63.26±2.14a	61.17±2.08b	57.18±4.30c	16.67—76.64	6.23	76.3±1.33a	68.66±1.70b	66.82±5.23c	51.91—96.77	7.35
比叶面积/(cm ² /g) Specific leaf area	101.74±12.58b	112.58±16.44a	110.60±31.40a	47.3287—158.6956	19.46	56.35±6.75a	34.01±5.82b	29.20±6.48c	16.0736—29.4111	33.6
叶干物质含量/% Leaf dry material content	32.47±1.77b	36.16±2.54a	36.33±1.46a	20.42—83.33	7.81	19.64±1.25b	27.52±1.63a	27.71±4.13a	2.92—38.91	17.67
比叶重/(g/cm ²) Specific leaf weight	0.01±0.00a	0.01±0.00b	0.01±0.00a	0.0063—0.0211	19.16	0.02±0.00c	0.03±0.01b	0.04±0.01a	0.0034—0.0622	32.71
相对水分亏缺/% Relative water deficit	17.11±4.86b	13.99±4.67c	22.66±12.10a	5.23—62.13	45.74	21.29±3.72a	16.79±2.81b	22.68±4.30a	9.93—31.25	22.17
叶长/mm Leaf length	71.59±13.19b	79.34±10.32a	76.19±10.99a	25.6201—104.1421	16.42	63.93±14.33b	93.46±51.48a	63.76±42.94b	17.7609—215.3658	57.92
叶宽/mm Leaf width	12.70±1.90a	10.96±2.24b	9.50±1.99c	5.9715—17.9525	21.37	1.55±1.79b	2.38±1.56a	2.14±1.52ab	0.1974—5.8202	65.35
叶形指数 Leaf shape index	5.65±0.79c	7.46±1.44b	8.22±1.40a	3.5631—11.3324	23.74	41.07±6.50a	46.83±15.92a	41.21±26.82a	13.9052—115.7513	44.33
叶周长/mm Leaf perimeter	171.14±33.76b	184.59±24.69a	173.71±26.68b	62.1477—260.4559	17.46	137.56±30.70b	231.27±128.77a	154.01±101.13b	42.5003—488.3888	60.5
叶稳定碳同位素比率/‰ Stable carbon isotope ratio of leaves	-21.83±1.33a	-17.68±0.41a	-17.81±0.41a	-29.173—-25.894	3.7	-15.05±0.13a	-14.53±0.30a	-14.93±0.30a	-15.177—-14.236	2.25

表中数据均为“均值±标准差”;同行不同小写字母表示不同生长期差异显著($P<0.05$)

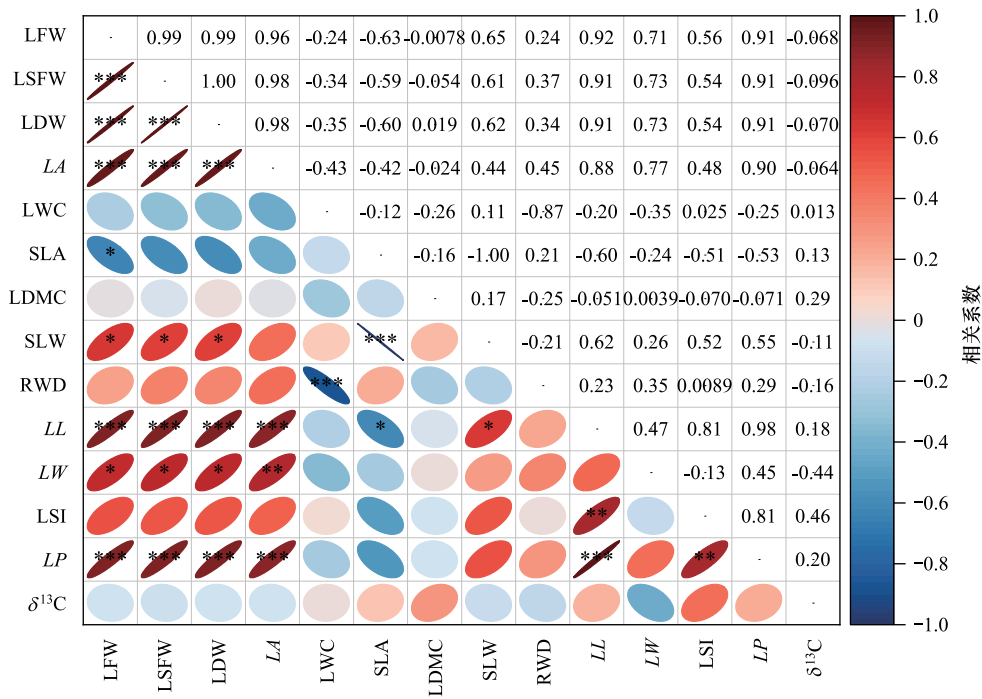


图 1 旱柳叶功能性状的相关关系

Fig.1 Correlation between leaf functional traits of *Salix mandshurica*

* $P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$, *** $P \leq 0.001$; 相关性热图显示旱柳、梭梭叶功能性状之间的关系。蓝色和红色分别表示变量之间的负相关关系和正相关关系。椭圆大小表示相关性强弱,椭圆越小,相关性越强,椭圆越大,相关性越弱。LFW:叶鲜重 Leaf fresh weight; LSF:叶饱和鲜重 Leaf saturated fresh weight; LDW:叶干重 Leaf dry weight; LA:叶面积 Leaf area; LWC:叶含水量 leaf water content; SLA:比叶面积 specific leaf area; LDMC:叶干物质含量 leaf dry material content; SLW:比叶重 specific leaf weight; RWD:相对水分亏缺 relative water deficit; LL:叶片长度 Leaf length; LW:叶片宽度 Leaf width; LSI:叶形指数 Leaf shape index; LP:叶片周长 Leaf perimeter; $\delta^{13}\text{C}$:叶稳定碳同位素比率 Stable carbon isotope ratio of leaves

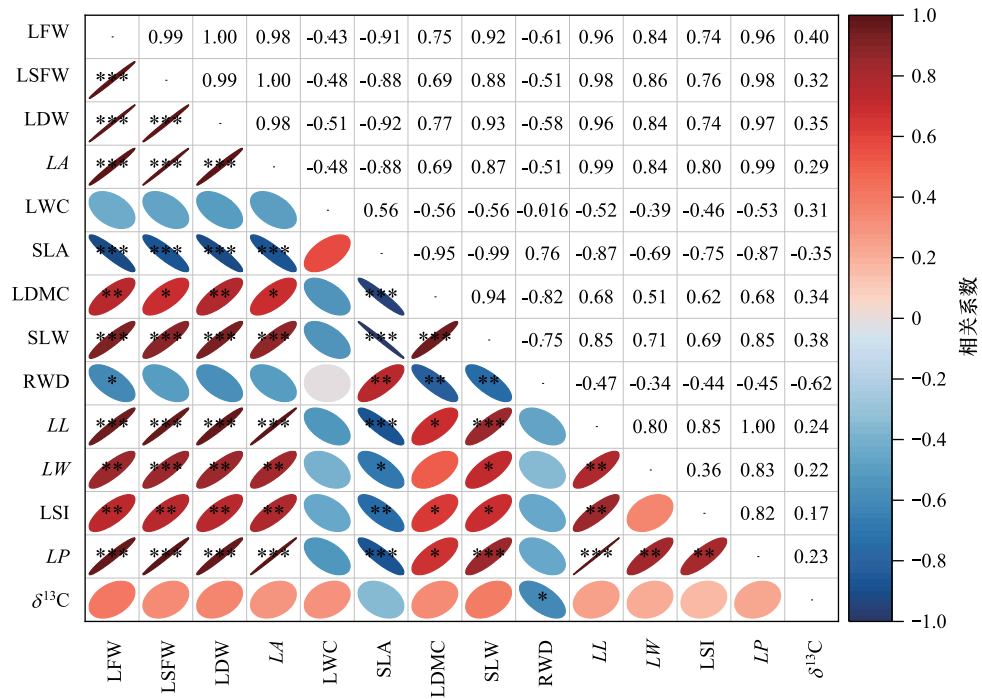


图 2 梭梭叶功能性状的相关关系

Fig.2 Correlation between leaf functional traits of *Haloxylon ammodendron*

SLW 与 LFW、LSFW、LDW、LL, LW 与 LFW、LSFW、LDW、LA, 均呈显著正相关关系 ($P < 0.05$), SLA 与 LFW、LSFW、LDW、LA、LL、LW、LSI、LP, RWD 与 LFW、LDMC、SLW, 均呈显著负相关关系 ($P < 0.05$), RWD 与 SLA 呈极显著正相关关系 ($P < 0.01$), $\delta^{13}\text{C}$ 与 SLA 呈显著负相关关系 ($P < 0.05$)。根据旱柳和梭梭的各性状的相关分析结果表明, 在两种植物所研究的 14 种功能性状间的 91 个功能性状组队中, 旱柳有 29 对达到显著水平, 占 31.89%, 梭梭有 58 对达到显著水平, 占 63.74%, 梭梭的叶功能性状间的相关性较旱柳的高。

对旱柳和梭梭叶功能性状进行主成分分析(表 3), 旱柳的公因子方差较大, 平均值为 0.9446, 其中 $\delta^{13}\text{C}$ 的公因子方差最小, 为 0.649, 按照特征值 > 1 为原则, 则可以提取出 4 个主要成分, 4 个主成分累计贡献率为 94.474%; 梭梭的公因子方差平均值为 0.8956, 其中 LSI 的公因子方差最小, 为 0.688, 按照特征值 > 1 为原则, 可提取出 2 个主要成分, 这 2 个主成分累计贡献率为 89.554%。以上两种植物的累计贡献率均 $> 85\%$, 说明旱柳的 4 个主成分因素和梭梭的 2 个主成分因素可分别代表各自叶功能性状变化的主要因素。此外, 通过对各指标进行综合得分位次排名可知, 旱柳前 3 个指标因子为 LA、LL、 $\delta^{13}\text{C}$, 梭梭前 3 个指标因子为 LL、LP、 $\delta^{13}\text{C}$, 其中 LL、 $\delta^{13}\text{C}$ 是两种植物叶功能性状中综合排名前 3 的共同指标因子。

由 PCA 排序图(图 3、图 4)可见, 旱柳和梭梭的主成分 1 均能明显区分不同生长时期叶性状指标的差异, 一定程度上可反映叶功能性状之间的关系; 13 个叶性状指标和 $\delta^{13}\text{C}$ 发生一定程度的趋异分化现象, 轴 1 相当于叶经济谱中的“投资-收益”策略轴, 其中, 旱柳的 SLA 和 LDMC 集中在 PC1 轴的左侧, 其余性状都集中在 PC1 轴的右侧; 梭梭的 LWC、LSI、SLA、RWD 集中在 PC1 轴的左侧, LDMC、SLW、LFW 等性状集中在 PC1 轴的右侧。

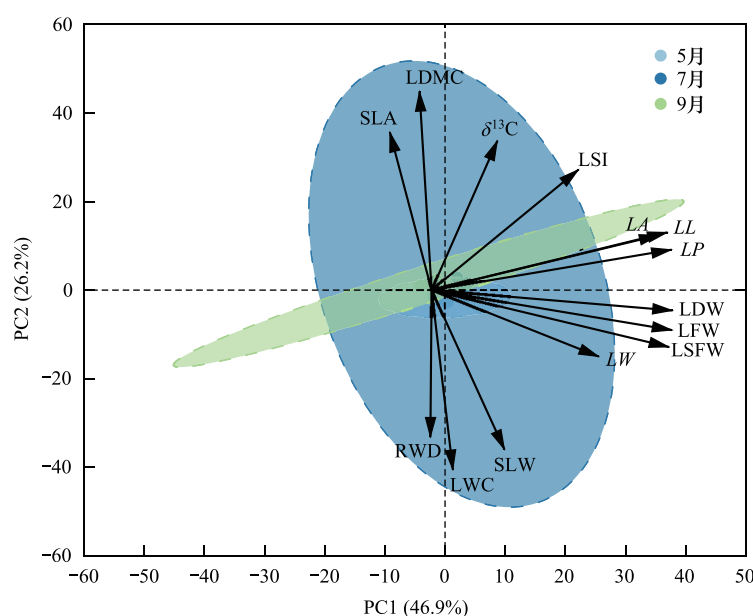


图 3 不同生长时期旱柳叶功能性状的主成分分析

Fig.3 Principal component analysis of leaf functional traits of *Salix mandshurica* at different growth stages

2.3 植物叶功能性状对气象因子的响应

本研究冗余分析(RDA)结果显示(图 5、图 6, 表 4、表 5), 气象因子对旱柳叶功能性状的总解释率为 23.89%, 气象因子的第一轴和第二轴分别解释了旱柳叶功能性状变化的 20.7%和 2.08%, 其中气象因子对旱柳叶功能的重要性排序为 $QV > PAR > SW > PS > WS > T > PCP > RH$, QV 是影响旱柳叶功能性状的关键因素, 其解释率为 18.3%, 贡献率高达 76.5%。气象因子对梭梭叶功能性状的总解释率为 26.87%, 气象因子的第一轴和第二轴分别解释了梭梭叶功能性状变化的 26.81%和 0.06%, 其中气象因子对梭梭叶功能的重要性排序为 $PCP > PAR > RH > T > WS > QV > SW > PS$, PCP 和 PAR 是梭梭叶功能性状的主要影响因子, 其解释率分别为 12.1%、10.6%, 贡献率分别为 45.1%、39.3%。

表 3 旱柳和梭梭叶功能性状初始因子载荷矩阵及主成分贡献率

Table 3 Initial factor load matrix and principal component contribution rate of functional traits of <i>Salix mandshurica</i> and <i>Haloxylon ammodendron</i> leaves												
指标 Index	旱柳 <i>Salix matsudana</i>						梭梭 <i>Haloxylon ammodendron</i>					
	主成分 1		主成分 2		主成分 3		主成分 1		主成分 2		主成分 3	
	Principal component 1	Principal component 2	Principal component 3	Principal component 4	Comprehensive score	Comprehensive ranking	Principal component 1	Principal component 2	Principal component 3	Principal component 4	Comprehensive score	Comprehensive ranking
叶鲜重 Leaf fresh weight	0.976	-0.172	-0.071	-0.083	0.049	9	0.987	-0.004	0.074	6	0.975	
叶饱和鲜重 Leaf saturated fresh weight	0.964	-0.245	-0.068	-0.006	0.049	10	0.988	-0.059	0.070	7	0.979	
叶干重 Leaf dry weight	0.978	-0.088	-0.129	-0.091	0.051	7	0.981	-0.158	0.062	8	0.988	
叶面积 Leaf area	0.924	0.237	0.271	-0.038	0.106	1	0.97	0.081	0.080	5	0.947	
叶含水量 Leaf water content	0.086	-0.772	0.502	-0.049	-0.018	13	-0.928	0.327	-0.045	11	0.968	
比叶面积 Specific leaf area	-0.169	0.679	0.686	0.125	0.100	4	-0.944	0.039	-0.068	13	0.893	
叶干物质含量 Leaf dry material content	-0.049	0.855	-0.318	-0.398	0.007	11	0.966	-0.158	0.061	9	0.959	
比叶重 Specific leaf weight	0.295	-0.686	-0.625	-0.152	-0.088	14	0.933	-0.268	0.050	10	0.943	
相对水分亏缺 Relative water deficit	-0.004	-0.631	0.004	0.723	0.007	12	-0.265	-0.848	-0.085	14	0.789	
叶长 Leaf length	0.957	0.249	0.048	0.093	0.102	3	0.897	0.273	0.088	1	0.878	
叶宽 Leaf width	0.678	-0.286	0.59	-0.314	0.050	8	0.963	0.103	0.080	4	0.937	
叶形指数 Leaf shape index	0.596	0.518	-0.445	0.323	0.075	6	-0.816	0.147	-0.051	12	0.688	
叶周长 Leaf perimeter	0.974	0.174	0.056	0.092	0.098	5	0.916	0.23	0.087	2	0.892	
叶稳定碳同位素比率 Stable carbon isotope ratio of leaves	0.267	0.642	0.064	0.402	0.104	2	0.283	0.788	0.081	3	0.702	
特征值 Characteristic value	6.57	3.665	1.871	1.12			10.797	1.741				
贡献率 Contribution rate/%	46.93	26.182	13.363	7.999			77.119	12.435				
累计贡献率 Cumulative contribution rate/%	46.93	73.112	86.475	94.474			77.119	89.554				

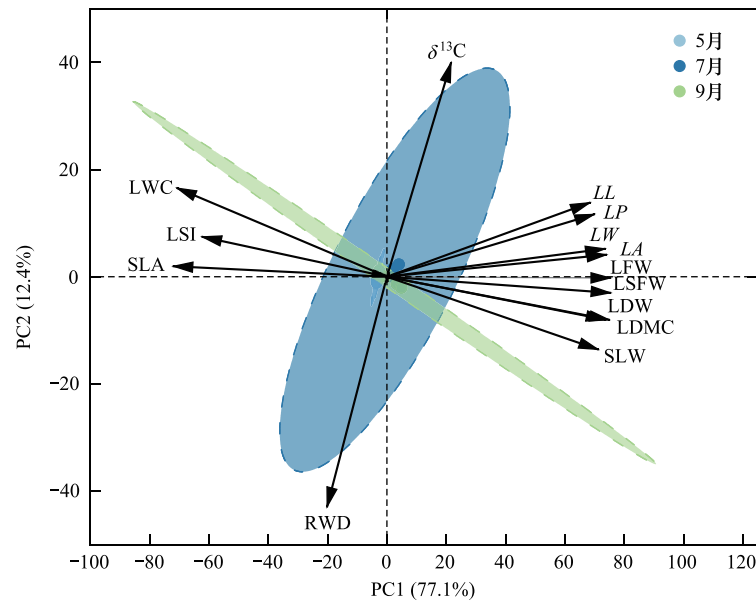


图 4 不同生长时期梭梭叶功能性状的主成分分析

Fig.4 Principal component analysis of leaf functional traits of *Haloxylon ammodendron* at different growth stages

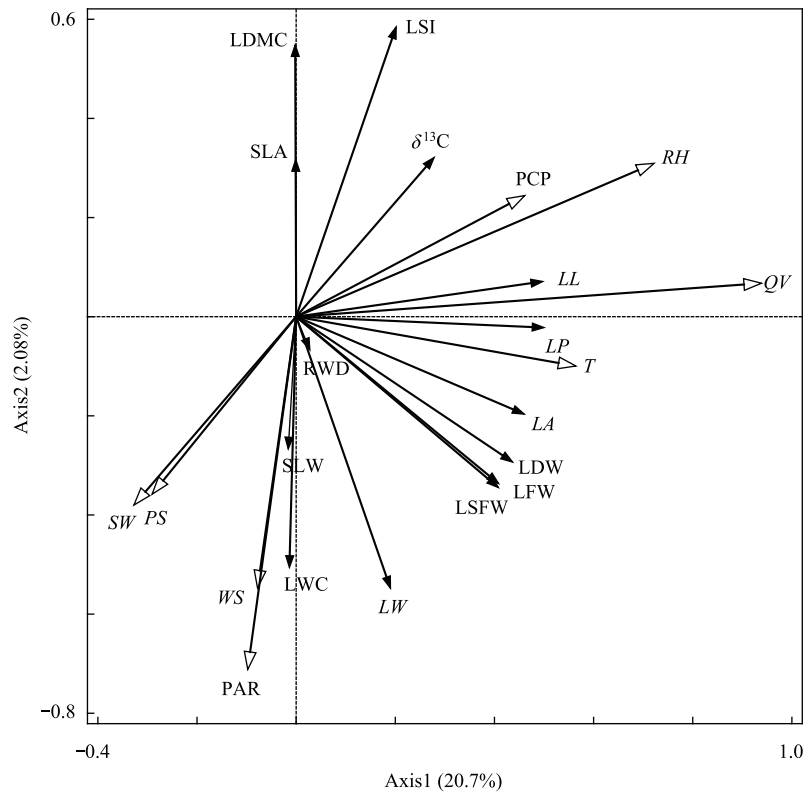


图 5 旱柳叶功能性状与气象因子的冗余分析

Fig.5 Redundancy analysis of leaf functional traits and meteorological factors in *Salix matsudana*

PAR:晴空表面有效辐射总数 Clear sky surface photosynthetically active radiation total;SW:全天表面短波向下辐照度 All sky surface shortwave downward irradiance;T:温度 Temperature;QV:比湿度 Specific humidity;RH:相对湿度 Relative humidity;PCP:降水 Precipitation corrected;PS:地表压力 Surface pressure;WS:风速 Wind speed

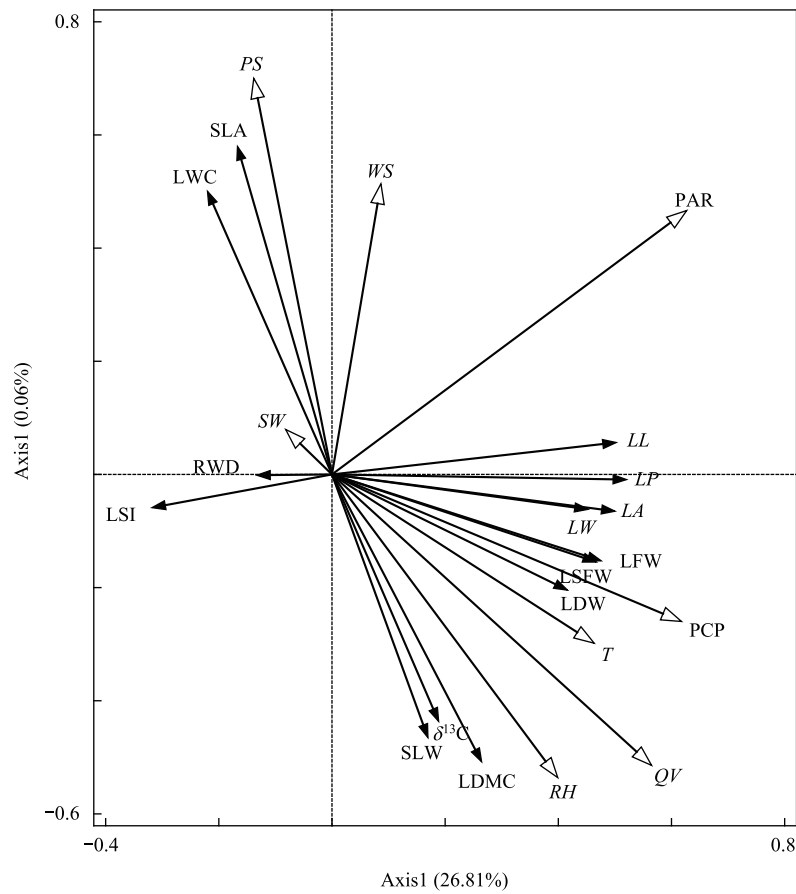


图 6 梭梭叶功能性状与气象因子的冗余分析

Fig.6 Redundancy analysis of leaf functional traits and meteorological factors in *Haloxylon ammodendron*

表 4 气象因子对旱柳和梭梭叶功能性状解释力度和显著性检验

植物种	气象因子	解释	贡献率	重要性排序	<i>F</i>	<i>P</i>
Plant species	Meteorological factors	Explain/%	Contribution rate/%	Importance ranking		
旱柳 <i>Salix matsudana</i>	<i>QV</i>	18.3	76.5	1	24	0.002
	<i>PAR</i>	1.5	6.1	2	1.9	0.166
	<i>SW</i>	1.3	5.6	3	1.8	0.186
	<i>PS</i>	1	4.4	4	1.4	0.23
	<i>WS</i>	1	4.1	5	1.3	0.278
	<i>T</i>	0.3	1.5	6	0.5	0.552
	<i>PCP</i>	0.3	1.2	7	0.4	0.646
	<i>RH</i>	0.2	0.7	8	0.2	0.8
梭梭 <i>Haloxylon ammodendron</i>	<i>PCP</i>	12.1	45.1	1	16.6	0.002
	<i>PAR</i>	10.6	39.3	2	12.6	0.002
	<i>RH</i>	2.8	10.3	3	3.9	0.042
	<i>T</i>	0.7	2.7	4	1	0.284
	<i>WS</i>	0.4	1.6	5	0.6	0.442
	<i>QV</i>	0.2	0.9	6	0.3	0.566
	<i>SW</i>	<0.1	<0.1	7	<0.1	0.898
	<i>PS</i>	<0.1	<0.1	8	<0.1	0.95

PAR:晴空表面有效辐射总数 Clear sky surface photosynthetically active radiation total;*SW*:全天表面短波向下辐照度 All sky surface shortwave downward irradiance;*T*:温度 Temperature;*QV*:比湿度 Specific humidity;*RH*:相对湿度 Relative humidity;*PCP*:降水 Precipitation corrected;*PS*:地表压力 Surface pressure;*WS*:风速 Wind speed

表 5 冗余分析约束排序结果
Table 5 Redundancy analysis constraint sorting results

排序轴 Sort axis	旱柳 <i>Salix matsudana</i>				梭梭 <i>Haloxylon ammodendron</i>			
	轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2	轴 3 Axis 3	轴 4 Axis 4	轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2	轴 3 Axis 3	轴 4 Axis 4
特征值 Characteristic value	0.207	0.0208	0.0104	0.0007	0.2681	0.0006	0	0
解释变量 Explanatory variables	20.7	22.78	23.82	23.89	26.81	26.87	26.87	26.87
伪相关 Pseudo correlation	0.5081	0.4454	0.4047	0.1818	0.5189	0.4097	0.2442	0.2386
解释拟合变量 Explain the fitted variables	86.62	95.3	99.67	99.95	99.77	99.99	99.99	100

根据逐步回归分析的结果表明(表 6),各性状与环境因子呈显著关系,其中 QV 、 PAR 、 RH 是影响旱柳叶功能性状的主要气象因子, QV 、 PAR 、 PCP 是影响梭梭叶功能性状的主要气象因子。旱柳的 LWC 与 PAR 显著相关; $LDMC$ 与 PAR 、 SW 显著相关; LSI 与 PAR 、 T 、 WS 显著相关; $\delta^{13}C$ 与 T 显著相关。梭梭的 LWC 与 QV 、 PS 显著相关; SLA 与 RH 、 PS 、 WS 显著相关; $LDMC$ 与 QV 、 PS 显著相关; $\delta^{13}C$ 与 WS 、 SW 显著相关。其中,旱柳 LFW 、 $LSFW$ 、 LDW 和 LA 的回归方程中, QV 的回归系数最大,即 LFW 、 $LSFW$ 受 QV 的影响最大, LFW 、 $LSFW$ 、 LDW 、 LA 均与 QV 呈极显著正相关关系; LW 、 LSI 的回归方程中, PAR 的回归系数最大,即 LW 、 LSI 受 PAR 的影响最大, LW 与 PAR 呈正相关关系, LSI 与 PAR 则呈极显著负相关关系。梭梭 LFW 、 $LSFW$ 的回归方程中, PCP 的回归系数最大,即 LFW 和 $LSFW$ 受 PCP 的影响最大,且二者均与 PCP 呈极显著正相关关系; LA 、 LL 、 LSI 、 LP 的回归方程中, PAR 的回归系数最大, LA 、 LL 、 LSI 、 LP 受 PAR 的影响最大,且均与 PAR 呈极显著正相关关系。

3 讨论

3.1 不同生长时期植物叶功能性状的差异及变化特征

植物功能性状通常受遗传因素和环境因子的共同影响,植物可以通过某些性状可塑性变化去平衡资源分配与利用的影响,其性状的变异幅度可在一定程度上反映植物生态适应性范围^[26–27]。相关研究表明,叶功能性状受遗传因素影响高达 95% 以上,受环境影响变异范围在 28%—52% 之间^[28–29]。本研究发现,旱柳的叶性状变异范围为 3.7%—45.74%,梭梭的叶性状变异范围为 2.25%—91.78%,两种植物均存在不同程度的变异,但旱柳比梭梭的变异幅度小,这与钟巧连等^[30]对喀斯特植物功能性状的变异性研究结果一致,从生长型和生活型方面分析,灌木植物通常所处的环境比较多变,植物对立地条件的适应性存在较大的差异。其中,旱柳 RWD 和梭梭 LDW 的变异系数最大,二者 $\delta^{13}C$ 的变异系数均为最小,这可能与乌兰布和沙漠干旱恶劣的环境导致这两种植物的叶片含水量不同有关,梭梭叶片含水量较高,其特殊的肉质叶结构表现出对于干旱环境的适应性更强,与旱柳相比,梭梭为长期适应干旱的生存环境,防止水分蒸发,叶片已退化成鳞片,即植物会随生境发生趋同或趋异适应,功能性状变异幅度也随生境而变化^[31–32],即梭梭变异系数高于旱柳,可塑性更大,这与植物对环境的适应策略及其资源利用能力有关,是植物对可生存环境长期适应的结果。

$LDMC$ 表示植物对资源获取和利用的有效性高低,反映出植物对营养物质的储存能力,是植物对资源获取的功能性状中较为稳定的指标^[26],本研究中,旱柳和梭梭的 $LDMC$ 均随着生长季的增加而增加,5 月—7 月时 $LDMC$ 和 LA 显著增加,大部分能量用于叶片生长,采取“快速投资-收益”策略,7 月—9 月时 $LDMC$ 和 LA 增长变缓, SLA 减小,其中 LA 甚至出现减小,究其原因可能是因为梭梭叶片木质化过程开始,旱柳叶片为脱落期做准备,已有小部分叶片开始脱落,两种植物都在提前为越冬做准备,此时植物开始采取“缓慢投资-收益”型策略。相关研究表明,随着 9 月份气温开始下降,植物本能会选择相对保守的生存策略^[33–34]。 LWC 则表现为随着生长季的增加而减小,且不同生长季差异性显著 ($P < 0.05$),植物随时间的增加不断地积累干物质,将叶生物量更多地投入到叶片结构的构建中,表明植物在环境资源匮乏时表现出对资源的利用策略,通常情况下, $LDMC$ 高的植物具有较强抵抗环境的能力,能够很好地在环境资源匮乏的生境下持续生存下去^[35]。

表6 叶功能性状与气象因子之间的关系

Table 6 Relationship between leaf functional traits and meteorological factors

指标 Index	旱柳 <i>Salix matsudana</i>		梭梭 <i>Haloxylon ammodendron</i>	
	逐步回归方程 Stepwise regression equation	标准化回归系数(B) Standardized regression coefficients	逐步回归方程 Stepwise regression equation	标准化回归系数(B) Standardized regression coefficients
LFW	LFW = 0.094+0.013QV-0.002RH+0.006WS	B(QV) = 0.841, B(RH) = -0.533, B(WS) = 0.174	LFW = -0.795+0.061PCP+0.055QV+0.009PAR	B(PCP) = 0.284, B(QV) = 0.256, B(PAR) = 0.204
LSFW	LSFW = 0.107+0.015QV-0.002RH+0.007WS	B(QV) = 0.864, B(RH) = -0.552, B(WS) = 0.176	LSFW = -0.774+0.074PCP+0.06QV+0.01PAR	B(PCP) = 0.298, B(QV) = 0.242, B(PAR) = 0.188
LDW	LDW = 0.045+0.004QV-0.001RH	B(QV) = 0.79, B(RH) = -0.47	LDW = 0.109+0.023QV+0.019PCP	B(QV) = 0.277, B(PCP) = 0.228
LA	LA = 4.326+0.372QV-0.049RH	B(QV) = 0.739, B(RH) = -0.381	LA = -12.809+0.471PCP+0.129PAR+0.104RH	B(PCP) = 0.267, B(PAR) = 0.346, B(RH) = 0.232
LWC	LWC = 0.503+0.001PAR	B(PAR) = 0.547	LWC = -1.638-0.007QV+0.027PS	B(QV) = -0.465, B(PS) = 0.21
SLA	SLA = 135.605-0.244PAR	B(PAR) = -0.277	SLA = -691.018-0.47RH+8.369PS+1.393WS	B(RH) = -0.499, B(PS) = 0.261, B(WS) = 0.162
LDMC	LDMC = 0.474-0.001PAR+0.003SW	B(PAR) = -0.769, B(SW) = 0.205	LDMC = 2.471+0.007QV-0.026PS	B(QV) = 0.505, B(PS) = -0.229
SLW	SLW = 0.006+0.0000289TPAR	B(PAR) = 0.297	SLW = 0.033+0.001QV	B(QV) = 0.508
RWD	RWD = 0.087+0.001PAR	B(PAR) = 0.203	RWD = 0.251-0.002T	B(T) = -0.238
LL	LL = 58.422+1.76QV	B(QV) = 0.456	LL = -636.531+9.61PAR+40.336PCP	B(PAR) = 0.367, B(PCP) = 0.327
LW	LW = -0.873+0.052PAR+0.149T+0.395WS	B(PAR) = 0.382, B(T) = 0.329, B(WS) = 0.265	LW = -19.47+0.89QV+0.235PAR+0.807PCP	B(QV) = 0.228, B(PAR) = 0.285, B(PCP) = 0.208
LSI	LSI = 12.371-0.062PAR+0.041RH+0.189SW	B(PAR) = -0.628, B(RH) = 0.341, B(SW) = 0.211	LSI = 115.15-0.443PAR-0.293RH	B(PAR) = -0.378, B(RH) = -0.209
LP	LP = 135.439+4.405QV	B(QV) = 0.467	LP = -2533.03+76.056PCP+25.93PAR+15.852RH	B(PCP) = 0.252, B(PAR) = 0.406, B(RH) = 0.207
δ ¹³ C	δ ¹³ C = -22.678-0.262T	B(T) = -0.85	δ ¹³ C = -14.764+0.135WS-0.132SW	B(WS) = 0.642, B(SW) = -0.571

LFW:叶鲜重 Leaf fresh weight; LSFW:叶饱和鲜重 Leaf saturated fresh weight; LDW:叶干重 Leaf dry weight; LWC:叶含水量 Leaf water content; SLA:比叶面积 Specific leaf area; LDMC:叶干物质含量 Leaf dry material content; SLW:比叶重 Specific leaf weight; RWD:相对水分亏缺 Relative water deficit; LA:叶面积 Leaf area; LL:叶片长度 Leaf length; LW:叶片宽度 Leaf width; LP:叶片周长 Leaf perimeter; LSI:叶形指数 Leaf shape index; δ¹³C:叶稳定碳同位素比率 Stable carbon isotope ratio of leaves

3.2 植物叶功能性状之间相关关系

植物生长及为长期适应环境的生存过程中受生理、系统发育、环境变化等因素的综合影响,各性状间存在一定的相关性,通过不断地协同与权衡,经过自然筛选最终形成与特定环境相适应的最优功能性状组合,可反映出植物对生存环境采取的不同生态策略^[26,36-37]。LFW、LSFW、LDW、LA 是叶片形态指标的基本指标,表征植物对水分的获取能力^[38],本研究表明,旱柳和梭梭两种植物的这 4 个性状之间均呈极显著正相关($P < 0.001$),相互作用强烈,结合主成分分析结果(图 2)可更加证明这 4 个性状是表示叶片形态在不同生长期下产生差异的关键性状。旱柳和梭梭的 SLA 与 LDMC 分别呈不显著($P > 0.05$)和极显著($P < 0.001$)负相关,这与吴陶红等^[35],王飞等^[39],杨雨薇等^[40]的研究结果一致,分析原因可能主要是因为梭梭常年在风大沙多、干旱、养分匮乏的环境条件下生存,因此梭梭善于通过降低 SLA 增加 LDMC,即梭梭叶片内部水分向表面扩散的阻力增加,降低其水分散失的速度,增加叶片组织密度,使叶片透光性变差,降低植物光合作用的能力,从而减少了 SLA,进一步实现提高水分利用效率的策略。综上,该研究区旱柳和梭梭将光合产物更多的投入到叶片构建防御器官当中,以此对抗干旱荒漠环境,通过采取不同性状组合去适应沙漠生境,整体趋向于发展成适应干旱、耐贫瘠环境的性状组合,虽然植物叶片在大小、性状等方面具有多样性和变化性,但植物的叶功能性状间始终存在着某些相似的相关关系,反映了植物对外界环境适应策略的趋同性^[35,41]。

3.3 气象因子对植物叶功能性状的影响

植物生长发育与其所处的生态环境密切相关,其对资源利用的策略受生境质量影响较大^[11,42-43]。气象因子为植物提供光照、水分,可直接参与植物光合呼吸作用,是影响植物功能性状的主要因素^[44],气候变化导致的差异性可直接影响植物功能性状,不同的气象因子对功能性状的影响也存在显著差异^[45-46],探明各气象因子对功能性状的驱动效应有助于深入理解性状与环境间的关系^[46-47]。本研究通过 RDA 排序图和逐步回归分析发现 QV、PAR、RH 和 QV、PAR、PCP 分别对旱柳和梭梭叶功能性状的影响较大,其中, QV、PCP 与多个叶性状关系密切^[48]。由于在风大沙多干旱的气候条件下,该区水分稀缺,植物在受到水分亏缺的情况时,为保持水碳平衡,会通过调节叶片对养分吸收、存储、利用等能力和改变叶片渗透调节物质以及调整 SLA、LDMC、LWC 等性状的投资策略与其生态功能维持去抵抗环境胁迫^[11],这与魏海霞等^[49]对不同气候梯度下唐古特白刺(*Nitraria tangutorum*)叶功能性状变异的研究结果一致,沿降水梯度,单位面积叶氮含量(N_{mass})和叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值普遍存在正相关关系,而胡梦瑶等^[50]对青藏高原干旱、半干旱草地优势种紫花针茅(*Stipa purpurea*)叶功能性状沿降水梯度的研究表明,降水对紫花针茅 SLA- N_{mass} 关系无显著影响,这可能与研究区域不同的综合环境因子有关,进一步揭示了植物叶功能性状受环境因子的影响机制极为复杂。目前,关于气象因子对植物叶功能影响的研究较少,并且没有统一的结论,有研究认为植物在受到环境胁迫时会增加叶建成成本^[51],也有研究认为其会降低叶建成成本去提高其对环境的适应性^[52]。因此,需进一步加强气象因子对植物叶功能性状影响的研究,有助于更好地理解叶功能性状间关系随气象变化的生理生态学意义。

4 结论

本研究中,黄河乌兰布和沙漠段的梭梭比旱柳叶功能性状的可塑性大,其中以梭梭 LDW、旱柳 RWD 变异系数最大,梭梭和旱柳变异系数最小的都是 $\delta^{13}\text{C}$ 。随不同生长时期的变化,旱柳和梭梭的叶性状均发生显著变化。梭梭的叶功能性状间的相关性较早柳的高,两种植物的叶功能性状之间随生境的变化均表现出不同程度的协同与权衡变化。LL、 $\delta^{13}\text{C}$ 是两种植物叶功能性状中综合排名前 3 的共同指标因子。气象因素分别驱动了旱柳 23.89%、梭梭 26.87% 的叶功能性状变异,其中 QV 和 PCP 分别是影响旱柳、梭梭叶功能性状的主要气象因子。综上,旱柳和梭梭叶功能性状对生境变化具有明显的响应特征,体现出两种植物对黄河与乌兰布和沙漠接壤处特殊环境的生态适应性,此研究可为黄河流域荒漠植被的科学管护和生态恢复提供理论依据。

参考文献(References):

- [1] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M S, Cornwell W K, Craine J M, Gurvich D E,

- Urcelay C, Veneklaas E J, Reich P B, Poorter L, Wright I J, Ray P, Enrico L, Pausas J G, de Vos A C, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson J G, Thompson K, Morgan H D, ter Steege H, Sack L, Blonder B, Poschold P, Vaieretti M V, Conti G, Staver A C, Aquino S, Cornelissen J H C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61 (3): 167.
- [2] 顾泽, 王博, 陈思帆, 王忆文, 索奥丽, 刘晓东, 陈锋. 不同火烈度火烧迹地内油松叶功能性状的变化. *应用生态学报*, 2022, 33(6): 1497-1504.
- [3] Zhang S H, Zhang Y, Xiong K N, Yu Y H, Min X Y. Changes of leaf functional traits in Karst rocky desertification ecological environment and the driving factors. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 24: e01381.
- [4] Duan X G, Jia Z Y, Li J Q, Wu S H. The influencing factors of leaf functional traits variation of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. *Global Ecology and Conservation*, 2022, 38: e02177.
- [5] 焦亮, 关雪, 刘雪蕊, 董小刚, 李方. 内陆河湿地芦苇叶功能性状特征及其对土壤环境因子的响应. *干旱区研究*, 2020, 37(1): 202-211.
- [6] Khan A, Liu X D, Waseem M, Qi S H, Ghimire S, Hasan M M, Fang X W. Divergent nitrogen, phosphorus, and carbon concentrations among growth forms, plant organs, and soils across three different desert ecosystems. *Forests*, 2024, 15(4): 607.
- [7] 张凯, 侯继华, 何念鹏. 油松叶功能性状分布特征及其控制因素. *生态学报*, 2017, 37(3): 736-749.
- [8] 张自琰, 金光泽, 刘志理. 不同区域针叶年龄对红松叶性状及相关关系的影响. *植物生态学报*, 2021, 45(3): 253-264.
- [9] 董雪, 李永华, 辛智鸣, 刘明虎, 郝玉光, 刘丹一, 陈新均, 张正国. 唐古特白刺叶性状及叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 沿降水梯度的变化特征. *生态学报*, 2019, 39(10): 3700-3709.
- [10] 冯相艳, 赵文智, 蔺鹏飞, 王川. 祁连山北坡主要木本植物功能性状及其海拔分异. *生态学报*, 2022, 42(23): 9726-9735.
- [11] 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.
- [12] 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.
- [13] Burnett A C, Serbin S P, Lamour J, Anderson J, Davidson K J, Yang D D, Rogers A. Seasonal trends in photosynthesis and leaf traits in scarlet oak. *Tree Physiology*, 2021, 41(8): 1413-1424.
- [14] Moore T E, Jones C S, Chong C, Schlichting C D. Impact of rainfall seasonality on intraspecific trait variation in a shrub from a Mediterranean climate. *Functional Ecology*, 2020, 34(4): 865-876.
- [15] Chavana-Bryant C, Malhi Y, Wu J, Asner G P, Anastasiou A, Enquist B J, Cosio Caravasi E G, Doughty C E, Saleska S R, Martin R E, Gerard F F. Leaf aging of Amazonian canopy trees as revealed by spectral and physiochemical measurements. *New Phytologist*, 2017, 214(3): 1049-1063.
- [16] Basnett S, Devy S M. Phenology determines leaf functional traits across *Rhododendron* species in the Sikkim Himalaya. *Alpine Botany*, 2021, 131 (1): 63-72.
- [17] McKown A D, Guy R D, Azam M S, Drewes E C, Quamme L K. Seasonality and phenology alter functional leaf traits. *Oecologia*, 2013, 172(3): 653-665.
- [18] Climate change 2013. The physical science basis. working group I contribution to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge: Cambridge University Press, 2014.
- [19] Diaz S, Cabido M, Casanoves F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 1998, 9(1): 113-122.
- [20] 赵东升, 高璇, 吴绍洪, 郑度. 基于自然分区的 1960—2018 年中国气候变化特征. *地球科学进展*, 2020, 35(7): 750-760.
- [21] Bai Y, Liu Y L, Kueppers L M, Feng X, Yu K L, Yang X F, Li X Y, Huang J P. The coupled effect of soil and atmospheric constraints on the vulnerability and water use of two desert riparian ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 311: 108701.
- [22] 孙岩, 何明珠, 王立. 降水控制对荒漠植物群落物种多样性和生物量的影响. *生态学报*, 2018, 38(7): 2425-2433.
- [23] 常宏, 左合君, 王海兵, 闫敏. 黄河乌兰布和沙漠段两岸地表沉积物多重分形特征及其指示意义. *干旱区研究*, 2019, 36(6): 1559-1567.
- [24] Yang Q, Bejarano M D, Ma W C, Salam M, Pu B, Wei H, Su X L. Effects of long-term submergence on non-structural carbohydrates and N and P concentrations of *Salix matsudana* along the Three Gorges Reservoir. *Hydrobiologia*, 2023, 850(9): 2035-2047.
- [25] 贺晓慧, 司建华, 周冬蒙, 王春林, 赵春彦. 不同林龄梭梭 (*Haloxylon ammodendron*) 的光合特性和水分利用效率. *中国沙漠*, 2023, 43 (1): 20-26.
- [26] 熊玲, 龙翠玲, 廖全兰, 薛飞. 茂兰喀斯特森林木本植物叶的功能性状及其相互关系. *应用与环境生物学报*, 2022, 28(1): 152-159.
- [27] 高永龙, 孙艳丽, 徐铭泽, 刘杉. 北京百花山落叶阔叶林群落内木本植物的叶片功能性状变异特征. *北京林业大学学报*, 2024, 46(4): 40-51.
- [28] Sun L, Wang H F, Cai Y, Yang Q, Chen C J, Lv G H. Disentangling the interspecific and intraspecific variation in functional traits of desert plant communities under different moisture gradients. *Forests*, 2022, 13(7): 1088.

- [29] 石义强, 热孜也木·阿布力孜, 玉米提·哈力克, 阿不都拉·阿不力孜, 谢璐迪. 胡杨叶功能性状差异及其与树形因子的关系. 森林与环境学报, 2023, 43(1): 1-7.
- [30] 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.
- [31] 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.
- [32] Westoby M, Wright I J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. Trends in Ecology & Evolution, 2006, 21(5): 261-268.
- [33] 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. New Phytologist, 2005, 166(2): 485-496.
- [34] Cubino J P, Biurrun I, Bonari G, Braslavskaya T, Font X, Jandt U, Jansen F, Rašomavičius V, Škvorec Ž, Willner W, Chytrý M. The leaf economic and plant size spectra of European forest understory vegetation. Ecography, 2021, 44(9): 1311-1324.
- [35] 吴陶红, 龙翠玲, 熊玲, 刘奇. 喀斯特森林不同生长型植物叶片功能性状变异及其适应特征. 应用与环境生物学报, 2023, 29(5): 1043-1049.
- [36] Song Y P, Yu Y H, Li Y T. Leaf functional traits and relationships with soil properties of *Zanthoxylum planispinum* 'dintanensis' in plantations of different ages. Agronomy, 2022, 12(8): 1891.
- [37] 王飞, 郭树江, 韩福贵, 王方琳, 张卫星, 张裕年. 民勤荒漠植物叶片水分吸收性状研究. 干旱区研究, 2020, 37(5): 1256-1263.
- [38] 郑华, 潘权, 文志, 杨延征. 植物功能性状与森林生态系统服务的关系研究综述. 生态学报, 2021, 41(20): 7901-7912.
- [39] 王飞, 陈文业, 郭树江, 杨帆, 王强强, 杨自辉. 沙拐枣叶功能性状对生境变化的响应. 西北植物学报, 2024, 44(1): 77-87.
- [40] 杨雨薇, 何宝辉, 韩学娇, 时海香, 张贵民, 路兴慧. 林龄对毛白杨功能性状和林下土壤理化性质的影响及其耦合关系. 植物研究, 2023, 43(6): 857-867.
- [41] Stanisci A, Bricca A, Calabrese V, Cutini M, Pauli H, Steinbauer K, Carranza M L. Functional composition and diversity of leaf traits in subalpine versus alpine vegetation in the Apennines. AoB PLANTS, 2020, 12(2): plaa004.
- [42] 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.
- [43] Chen Y, Li Y Q, Wang L L, Duan Y L, Cao W J, Wang X Y, Li Y L. Heterogeneity of leaf stoichiometry of different life forms along environmental transects in typical ecologically fragile areas of China. Science of the Total Environment, 2024, 910: 168495.
- [44] 宋光, 温仲明, 郑颖, 丁曼. 陕北黄土高原刺槐植物功能性状与气象因子的关系. 水土保持研究, 2013, 20(3): 125-130.
- [45] 王常顺, 汪诗平. 植物叶片性状对气候变化的响应研究进展. 植物生态学报, 2015, 39(2): 206-216.
- [46] 朱远忠, 黄文达, 于海伦, 何远政, 王怀海, 史尚彬, 寇志强. 科尔沁沙质草地不同水热梯度植物群落叶功能性状特征. 中国沙漠, 2024, 44(2): 143-150.
- [47] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. Annual Review of Ecology and Systematics, 2002, 33: 125-159.
- [48] 梁晓谦, 李建平, 张翼, 尉剑飞, 黄绪梅. 荒漠草原植被及土壤生态化学计量对降水的响应. 草业科学, 2022, 39(5): 864-875.
- [49] 魏海霞, 霍艳玲, 周忠科, 张治国. 唐古特白刺叶功能性状沿气候梯度的变异特征. 生态学报, 2022, 42(20): 8343-8351.
- [50] 胡梦瑶, 张林, 罗天祥, 沈维. 西藏紫花针茅叶功能性状沿降水梯度的变化. 植物生态学报, 2012, 36(2): 136-143.
- [51] 陈飞宇, 罗天祥, 张林, 邓坤枚, 田晓娅. 江西九连山常绿阔叶林主要树种叶建成消耗的比较. 生态学报, 2006, 26(8): 2485-2493.
- [52] Zhang L, Luo T X, Liu X S, Wang Y. Altitudinal variation in leaf construction cost and energy content of *Bergenia purpurascens*. Acta Oecologica, 2012, 43: 72-79.