

养分与水分添加对荒漠草地植物钠猪毛菜功能性状的影响

赵新风¹ 徐海量^{1,2*} 张 鹏¹ 张青青³

¹中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; ²新疆生态与地理研究所阿克苏水平衡试验站, 新疆阿拉尔 843300; ³新疆农业大学草业与环境科学学院, 乌鲁木齐 830052

摘要 分析水分与养分添加对植物功能性状的影响, 对揭示植物对环境变化的响应和适应规律至关重要。该文通过施氮与增水(包括增雨、增雪)共6种处理(对照(N_0W_0)、雨添加(N_0W_1)、雪添加(N_0W_2)、氮添加(N_1W_0)、氮雨添加(N_1W_1)、氮雪添加(N_1W_2)), 对荒漠草地进行氮肥添加、水分添加的实验。实验持续了3年, 第4年以荒漠草地建群种植物钠猪毛菜(*Salsola nitraria*)植物功能性状为研究对象, 量化分析了钠猪毛菜10种植物功能性状对氮素和水分添加的不同响应。得出以下结论: (1) 双因素方差分析结果表明, 施氮、增水的交互作用对钠猪毛菜的茎鲜质量、叶鲜质量、叶面积、比叶面积、叶饱和含水量、叶干物质含量存在显著影响($p < 0.05$), 而施氮主效应对钠猪毛菜各植物功能性状指标不存在显著影响、增水主效应对钠猪毛菜各植物功能性状指标不存在显著影响。(2)在钠猪毛菜10种植物功能性状指标中, 株高、茎鲜质量、茎干质量、叶饱和鲜质量、叶干质量、叶面积、比叶面积的最大值均出现于 N_1W_2 处理中($p < 0.05$), 其次为 N_0W_0 处理。叶饱和含水量的最大值出现于 N_0W_0 中, 其次为 N_1W_2 处理中。 N_1W_0 处理显著降低了叶饱和含水量($p < 0.05$); 叶干物质含量值在各处理下均高于 N_0W_0 , 其中 N_0W_1 处理的叶干物质含量显著高于 N_0W_0 ($p < 0.05$)。(3)各处理下, 叶干物质含量与比叶面积为负相关关系。在准噶尔荒漠草地, 钠猪毛菜植物功能性状在不同处理下的不同表现是适应环境变化的结果。

关键词 荒漠草地, 氮添加, 植物功能性状, 水分添加

Influence of nutrient and water additions on functional traits of *Salsola nitraria* in desert grassland

ZHAO Xin-Feng¹, XU Hai-Liang^{1,2*}, ZHANG Peng¹, and ZHANG Qing-Qing³

¹Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Ürümqi 830011, China; ²Aksu Water Balancing Test Station of Chinese Academy of Sciences, Aral, Xinjiang 843300, China; and ³College of Grassland and Environment Sciences, Xinjiang Agricultural University, Ürümqi 830052, China

Abstract

Aims Our objective was to better understand the response of plant functional traits of *Salsola nitraria* to environmental change, such as global climate change and nutrient addition, in desert grassland.

Methods We conducted field experiments of moisture and nutrient additions for three years (2009–2011) in a desert grassland of northwest Xinjiang in China. We investigated plant functional traits of *S. nitraria* and in the fourth year (2012) measured plant height, stem fresh mass, stem dry mass, leaf fresh mass, leaf dry mass, etc. under different treatments of nutrient and water additions.

Important findings The combination of fertilizer and moisture had a significant influence on stem fresh mass, leaf fresh mass, leaf area, specific leaf area, leaf saturated water content, and leaf dry matter content (two-way ANOVA, $p < 0.05$), while the effect of either fertilizer or moisture alone was not significant. None of the treatment effects on plant height were significant. The maximum values of plant height, stem fresh weight, stem dry weight, leaf saturated fresh weight, leaf dry weight, leaf area, and specific leaf area appeared in the snow and fertilizer additions (N_1W_2), and the second highest was in the control (N_0W_0). Maximum leaf saturated water content was observed in the control (N_0W_0), and the second highest appeared in the snow and fertilizer additions (N_1W_2). The fertilizer addition (N_1W_0) could significantly decrease the level of leaf saturated water content. In all of the treatments, leaf dry matter content was higher than that under the control, and among them, the rain addition (N_0W_2) significantly increased leaf dry matter content. In the control, there were many significant negative correlations between leaf dry matter content and other functional traits and many significant positive correlations be-

收稿日期Received: 2013-01-11 接受日期Accepted: 2013-06-17
* 通讯作者Author for correspondence (E-mail: xuhl@ms.xjb.ac.cn)

tween different functional traits. After the fertilizer and/or moisture addition, the correlation coefficient was reduced. In desert grassland of the Junggar Basin, the different performance of *S. nitraria* under different treatments was the result of plant adaptations to environmental changes.

Key words desert grassland, nitrogen addition, plant functional trait, water addition

植物功能性状(plant functional trait)是指一切对植物的定居、生存和适应有着潜在重要影响, 或与获取、利用和保存资源的能力有关的属性, 它是植物在漫长的进化与发展过程中, 与环境相互作用的结果, 能反映植物对外部环境的适应能力(Violle *et al.*, 2007)。针对植物功能性状开展的研究很多(Lindborg & Eriksson, 2005), 而且主要集中于对于叶片功能性状的研究(He *et al.*, 2006; Westoby & Wright, 2006), 如比叶重(*LMA*)随年降水量的增加而减小, 随年平均温度的升高而增加(Wright *et al.*, 2004); 一些研究分析了不同养分梯度下比叶面积(*SLA*)与叶干物质含量(*LDMC*)之间的关系(Cunningham *et al.*, 1999; Garnier *et al.*, 2001); 潘庆民等(2005)研究了氮素对内蒙古典型草原羊草(*Leymus chinensis*)种群的影响, 认为随着氮素梯度的增加, 羊草种群高度呈显著增加趋势; 万宏伟等(2008)研究了内蒙古羊草草原群落6种羊草植物*SLA*等功能性状对氮素添加的响应, 认为氮素添加增加了土壤中氮素可利用水平, 提高了羊草植物*SLA*; 朱军涛等(2010)研究了昆仑山北坡荒漠草地植物驼绒藜(*Ceratoides latens*)的功能性状; 周鹏等(2010)分析了温带草地主要优势植物不同器官间功能性状的关系, 认为植物叶片和细根的有些功能性状在种群水平上显著负相关, 在物种水平上相关性不显著; 徐冰等(2010)分析了内蒙古锡林河流域草原植物的叶片与根功能性状的关系, 认为不同物种间植物叶片功能性状与根功能性状存在关联; 孟婷婷等(2007)综述了植物功能性状与环境因素之间的关系及与生态系统功能之间的关系; 尧婷婷等(2010)研究了新疆准噶尔荒漠植物叶片功能性状特征及其与气候的关系。但是, 有关荒漠草地植物功能性状对全球气候变化及养分添加处理的响应的研究很少。

钠猪毛菜(*Salsola nitraria*)为藜科猪毛菜属硬叶猪毛菜组中的一年生植物(黄俊华, 2005), 为新疆准噶尔盆地南缘荒漠草地优势物种, 属于藜科植物中较为进化的螺胚亚科的猪毛菜族, 猪毛菜族在藜科植物中又是演化程度最高的骨干大族(吴征镒等,

2003)。钠猪毛菜植株高10–40 cm, 多分枝, 主根发达, 叶互生, 肉质, 半圆柱状, 茎直立, 花期7–8月(新疆植物志编辑委员会, 1994)。钠猪毛菜在荒漠植被景观的构建、盐渍荒漠地区改良土壤环境中都具有一定的生态效益(常水晶等, 2008)。

本研究对准噶尔荒漠草地进行了连续3年(2009–2011)的野外施肥与增水实验, 于第4年(2012年6月)调查与测量了钠猪毛菜10种植物功能性状指标, 主要选取在养分获取及养分利用方面较容易且简单易测的植物功能性状, 如植株高度、相对生长率、*SLA*、叶干物质含量等。研究钠猪毛菜植物功能性状对环境的响应表现, 以期补充我国植物功能性状研究的基础数据库, 为国家或区域尺度的植物功能性状研究提供依据。根据研究目的提出以下科学问题: (1)退化草地土壤有机质含量低, 土质瘠薄, 其植物功能性状对养分增加的响应如何? 作用机理是什么? (2)在全球变暖的大背景下(中国西北干旱区气候正由暖干向暖湿转变), 降水增加对荒漠草地植物功能性状的影响如何? 其作用机理是什么? 剖析水分与养分添加对植物功能性状的影响, 对揭示植物对环境变化的响应和适应规律至关重要。

1 材料和方法

1.1 研究地区概况

研究区(44°22'44" N, 87°55'26" E)位于新疆阜康荒漠生态系统国家野外科学观测研究站监测和研究范围内的古尔班通古特沙漠南缘, 海拔384 m。该区属典型的温带大陆性荒漠气候, 受大陆性干旱气候的控制, 四季分明, 夏季炎热干燥, 且有干热风发生, 冬季寒冷, 春秋气候波动强烈。年平均气温为6.6 °C, 月平均气温≥0 °C的月份一年内有5–7个月, ≥10 °C的年积温3 000–3 500 °C, 年降水量为150 mm, 潜在蒸发量1 000 mm, 空气相对湿度为50%–60%, 无霜期135–150天, 年降雪厚度超过20 cm。研究区以南北走向的树枝状沙垄为主, 相对高度为10–20 m, 主要表现为固定、半固定沙丘与丘间低地相间而列。研究区的土壤类型主要为风沙土,

植物生长较为繁茂, 最典型和所占面积最大的沙漠植被是梭梭(*Haloxylon ammodendron*)和白梭梭(*H. persicum*)群系, 植被盖度低于30%。常见的荒漠草本植物有角果藜(*Ceratocarpus arenarius*)、猪毛菜(*Salsola* sp.)等。由于春季降水较多, 该区是我国典型早春短命植物分布区, 主要分布有齿稃草(*Schismus arabicus*)、四齿芥(*Tetragone quadricornis*)、丝叶芥(*Leptaleum filifolium*)等短命植物。

1.2 实验设计

1.2.1 施肥与增水实验布置

1.2.1.1 施肥 在古尔班通古特沙漠边缘选择地势平坦的区域作为样地。共选择20个 $6\text{ m} \times 6\text{ m}$ 的样地。施肥试验设计采用的是完全随机区组实验, 20个施肥小区随机布置于这20个样地中。每个小区之间至少有1 m的缓冲带。小区四周安置有隔板, 以阻挡养分和水分横向的交换。

于2009–2011年每年的5月15–17日进行施肥(该时期为当地植物生长开始时期), 手工均匀地撒在地表。将CaNO₃作为氮肥, 每个小区($6\text{ m} \times 6\text{ m}$)每年CaNO₃添加量为771.43 g ($21.43\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$)。

1.2.1.2 增水 将上述20个样地进一步划分为4个亚区: A区为对照区; B为预留实验区; C为夏季增雨区(6–8月各10 mm); D为冬春增雪区(1–3月各10 mm) (图1)。(对每个亚区, 进一步划分为永久观测区($1\text{ m} \times 1\text{ m}$)和生物量测定与土壤采样区($2.5\text{ m} \times 1\text{ m}$)。

m)三部分)。增雨(雪)的时间为每个月的1–3日。增雪时首先计算出相当于10 mm降水的积雪量(体积), 然后用手工均匀撒在小区内, 增雪后要用尼龙网保护, 以防雪被风吹走。

因此, 本实验中共有6个处理: 对照(N₀W₀)、雨添加(N₀W₁)、雪添加(N₀W₂)、N添加(N₁W₀)、氮雨添加(N₁W₁)、氮雪添加(N₁W₂)。每种处理有10个重复, 具体处理与重复列于表1。地上植被调查在 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ 的样地中进行。

1.2.2 钠猪毛菜植物功能性状调查与测量

养分添加实验于每年的5月中上旬完成(2009–2011), 植物功能性状调查于2012年6月初进行(此时为钠猪毛菜生长旺季)。采样是在 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ 的样方内进行, 每个样方内随机选取5–7株钠猪毛菜。与此同时, 开展地上植被调查: 对样方内的每种植物进行分类, 记录植物高度、植被盖度、个体数及植物密度。

该实验测量了钠猪毛菜的植株高度、营养枝数、茎鲜质量、茎干质量、叶鲜质量、叶干质量、叶面积(LA)、SLA、LMA、叶饱和含水量(LWC)、LDMC。

将每个样地采集的5–7株健康、叶片无损的植株放入塑料袋中, 编号。用冰块缚于样株周围, 拿回实验室, 迅速称植物体鲜质量。迅速用剪刀、镊子等将钠猪毛菜的枝与叶分开, 编号, 称茎鲜质量, 叶鲜质量。然后将茎放入烘箱中烘干, 得到茎干质量。

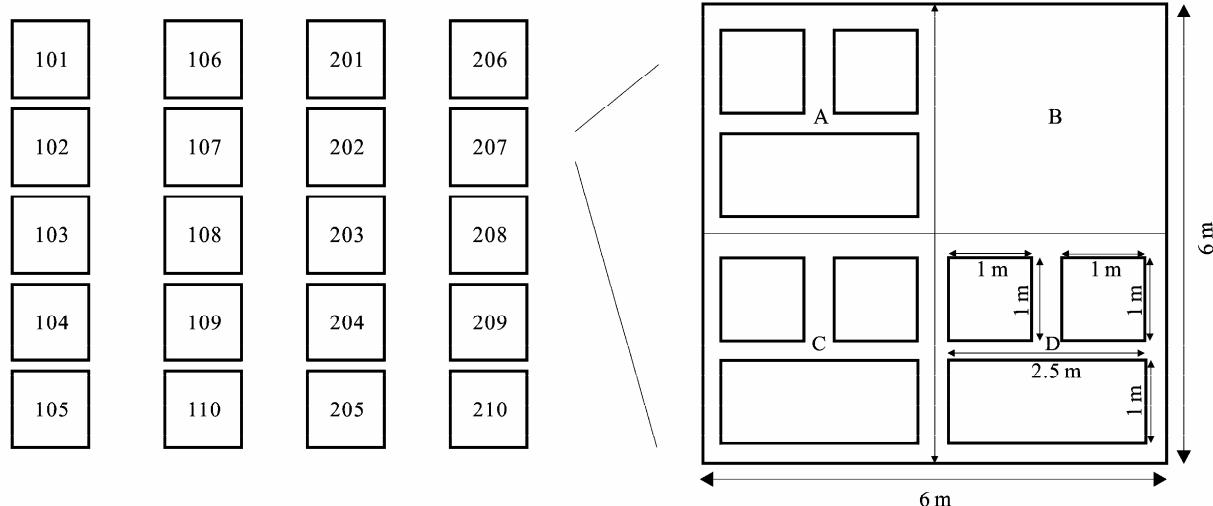


图1 完全随机区组设计的一级与二级试验处理方案。A、B、C、D分别表示每一个样地内的对照、预留、增雨、增雪处理。
Fig. 1 The primary and secondary treatments of experimental schemes with the design of completely randomized blocks. A, B, C, D represent the treatment of control, reservation, water addition, and snow addition for each sample plot, respectively.

表1 对照(W₀)(A区)、夏季增雨(W₁)(C区)和冬季增雪(W₂)(D区)的具体试验处理

Table 1 The specific experimental treatment in the CK (W₀) (A zone), water addition in summer (W₁) (C zone), and snow addition in winter (W₂) (D zone)

样地编号	区	处理	区	处理	区	处理
Plot No.	Zone	Treatment	Zone	Treatment	Zone	Treatment
1	A	N ₀ W ₀	C	N ₀ W ₁	D	N ₀ W ₂
2	A	N ₁ W ₀	C	N ₁ W ₁	D	N ₁ W ₂
3	A	N ₁ W ₀	C	N ₁ W ₁	D	N ₁ W ₂
4	A	N ₀ W ₀	C	N ₀ W ₁	D	N ₀ W ₂
5	A	N ₀ W ₀	C	N ₀ W ₁	D	N ₀ W ₂
6	A	N ₁ W ₀	C	N ₁ W ₁	D	N ₁ W ₂
7	A	N ₁ W ₀	C	N ₁ W ₁	D	N ₁ W ₂
8	A	N ₀ W ₀	C	N ₀ W ₁	D	N ₀ W ₂
9	A	N ₀ W ₀	C	N ₀ W ₁	D	N ₀ W ₂
10	A	N ₁ W ₀	C	N ₁ W ₁	D	N ₁ W ₂
11	A	N ₁ W ₀	C	N ₁ W ₁	D	N ₁ W ₂
12	A	N ₀ W ₀	C	N ₀ W ₁	D	N ₀ W ₂
13	A	N ₀ W ₀	C	N ₀ W ₁	D	N ₀ W ₂
14	A	N ₁ W ₀	C	N ₁ W ₁	D	N ₁ W ₂
15	A	N ₁ W ₀	C	N ₁ W ₁	D	N ₁ W ₂
16	A	N ₀ W ₀	C	N ₀ W ₁	D	N ₀ W ₂
17	A	N ₀ W ₀	C	N ₀ W ₁	D	N ₀ W ₂
18	A	N ₁ W ₀	C	N ₁ W ₁	D	N ₁ W ₂
19	A	N ₁ W ₀	C	N ₁ W ₁	D	N ₁ W ₂
20	A	N ₀ W ₀	C	N ₀ W ₁	D	N ₀ W ₂

N₀, 对照; N₁, 氮添加。
N₀, CK; N₁, nitrogen addition.

而叶被放入装有水的黑色塑料杯里, 在黑暗下5 °C保存, 12 h后, 用吸水纸将叶上的水吸干后称重, 便得到叶饱和鲜质量(Garnier *et al.*, 2001)。

利用普通扫描仪及Scion Image软件(Image 4.02 for Window, National Institutes of Health, Bethesda, MD)测定钠猪毛菜的LA。测完LA后, 将叶放入烘箱烘干, 得到叶干质量。

其他植物功能性状指标计算公式如下:

(1) 比叶面积(SLA)

$$SLA (\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}) = \text{叶面积}/\text{叶干质量}$$

(2) 比叶重(LMA)指单位面积叶片所含干物质的多少(g·m⁻²), LMA代表了资源的综合利用情况(Wilson *et al.*, 1999; Vendramini *et al.*, 2002)。

$$LMA (\text{g} \cdot \text{m}^{-2}) = \text{叶干质量}/\text{叶面积}$$

(3) 叶饱和含水量(LWC)

$$LWC (\%) = (\text{叶饱和鲜质量} - \text{叶干质量})/\text{叶干质量} \times 100\%$$

(4) 叶干物质含量(LDMC)

$$LDMC (\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}) = \text{叶干质量}/\text{叶饱和鲜质量}$$

1.2.3 数理统计方法

数据分析主要采用SAS软件对各指标进行双因素方差分析(ANOVA), 用邓肯多重比较(Duncan's multiple range test)检验在方差分析中有显著差异的变量间的差异显著性。采用Pearson相关分析法分析各功能形状之间的相关关系。

2 结果和分析

分析准噶尔盆地荒漠草地优势种钠猪毛菜植物功能形状对肥水添加3年后的响应, 实际上是研究干旱贫瘠的草地增加养分、水分后对荒漠草地生态系统带来的影响。通过对比分析不同肥水配置下钠猪毛菜的茎鲜质量、茎干质量、叶饱和鲜质量、叶干质量、LA、SLA等10种功能形状指标, 分析了不同环境效应(水效应、肥效应、水肥互作效应)下荒漠草地植物叶功能形状、茎功能形状等所产生的系列特征变化, 探讨了不同功能形状对环境变化产生的适应机制。

2.1 植物功能形状对不同肥水配置处理产生的不同响应

氮素添加与水添加对钠猪毛菜植物功能形状产生了影响。由表1可以看出, 水肥交互作用对钠猪毛菜茎鲜质量、LA、SLA、LWC、LDMC的作用显著($p < 0.05$), 而且, 水肥交互作用对叶饱和鲜质量的影响达到了极显著水平($p < 0.01$)。然而, N肥添加的主效应对钠猪毛菜的功能形状的影响不显著, 水分添加的主效应对钠猪毛菜的功能形状的影响也不显著($p > 0.05$)。

由于茎鲜质量、LA、SLA、LWC、LDMC对环境的变化响应明显, 在今后关于荒漠植物功能形状的研究及指标选取中, 应首选茎鲜质量、LA、SLA、LWC、LDMC这5个指标。

钠猪毛菜在不同氮肥添加与水添加处理下的功能形状指标表现不同的特征(图2)。在所有处理下, 只有N₁W₂下的茎鲜质量、茎干质量、叶干质量、LA、SLA值最大, 其他处理(N₀W₁、N₀W₂、N₁W₀、N₁W₁)下的这5个指标值较小。但是, 通过方差分析, N₁W₂对茎鲜质量、茎干质量、叶干质量、LA、SLA值的增加作用不显著, 其他处理(N₀W₁、N₀W₂、N₁W₀、N₁W₁)对这5个指标的减小作用也不显著。

表2 氮肥与水添加对钠猪毛菜植物功能性状影响的双因素方差分析结果**Table 2** Results of two-way ANOVA of effects of N fertilizer and water additions on plant functional traits of *Salsola nitraria*

		水分	Water	养分	Fertilizer	水分×养分	Water × fertilizer
株高	Plant height (cm)	F	1.19	0.85		1.91	
		p	0.46	0.45		0.16	
营养枝数	Number of vegetative branch	F	0.33	0.28		1.33	
		p	0.75	0.65		0.27	
茎鲜质量	Stem fresh mass (g)	F	0.61	0.58		4.22	
		p	0.62	0.53		0.02*	
茎干质量	Stem dry mass (g)	F	0.83	0.27		1.76	
		p	0.55	0.65		0.18	
叶饱和鲜质量	Leaf saturated fresh mass (g)	F	0.37	0.00		5.83	
		p	0.73	0.97		0.00**	
叶干质量	Leaf dry mass (g)	F	1.23	0.10		2.66	
		p	0.45	0.78		0.08	
叶面积	Leaf area (cm^2)	F	0.45	0.08		5.34	
		p	0.69	0.81		0.01*	
比叶面积	Specific leaf area ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)	F	0.33	0.10		4.99	
		p	0.75	0.78		0.01*	
叶饱和含水量	Leaf saturated water content (%)	F	0.23	0.04		4.14	
		p	0.81	0.86		0.02*	
叶干物质含量	Leaf dry matter content ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	F	0.02	0.01		3.95	
		p	0.98	0.93		0.02*	

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

N_1W_2 下的茎鲜质量、茎干质量、叶干质量、LA、SLA值最大, 然后是 N_0W_0 。即, 在 N_1W_2 下, 茎鲜质量、茎干质量、叶干质量、LA、SLA值相对增加, 而在其他处理下(N_0W_1 、 N_0W_2 、 N_1W_0 、 N_1W_1), 茎鲜质量、茎干质量、叶干质量、LA、SLA值相对下降。说明不同肥水处理对钠猪毛菜功能性状水平的作用方向不同, 有的起促进作用, 有的起抑制作用。

最大的叶饱和鲜质量出现在 N_1W_2 与 N_0W_0 中, 而且这两个处理下的叶饱和鲜质量显著大于其他处理(N_0W_1 、 N_0W_2 、 N_1W_0 、 N_1W_1) ($p < 0.05$)。说明除了 N_1W_2 以外, 在其他处理下, 叶饱和鲜质量均显著降低了。

最大的LWC出现于 N_0W_0 中。 N_1W_0 处理下的LWC显著低于对照, 说明养分添加降低了钠猪毛菜植物的LWC水平。

与对照相比, 各处理下的LDMC相对较高, 其中 N_0W_2 处理下的LDMC显著高于对照($p < 0.05$)。

从图2中可知, 在 N_1W_0 与 N_1W_1 处理下, 株高、茎鲜质量、茎干质量、叶饱和鲜质量、叶干质量、

LA、SLA及LWC的值均小于对照, 表明 N_1W_0 处理会降低10个功能性状中的多数功能性状值(比如显著降低叶饱和鲜质量、LWC); N_1W_1 处理下情况也如此。

2.2 不同功能性状间的相关关系

表3为不同功能性状间Pearson相关系数表。由于LMA为SLA的倒数, 在本实验中, 分析不同功能性状Pearson相关性(表3)时, 没有将LMA列在其中。研究表明, 叶片性状之间相互关联, 如SLA与LDMC、LWC呈负相关关系; LA、叶饱和鲜质量、茎干质量、营养枝数与LDMC之间呈负相关、与LWC之间为正相关。SLA除了与LDMC呈负相关关系以外, 与其他各功能性状之间多数为正相关关系。

从表3可以看出, 在 N_0W_0 中, 各功能性状间相关性达显著、极显著的情况较多, 而对其进行水分、养分添加处理后, 各功能性状间的相关性有减弱的趋势。

本实验中SLA与LDMC间为负相关关系, 在对照处理下两者间的负相关未达显著水平, 而在 N_0W_1 、 N_0W_2 、 N_1W_0 、 N_1W_1 、 N_1W_2 处理下, SLA与

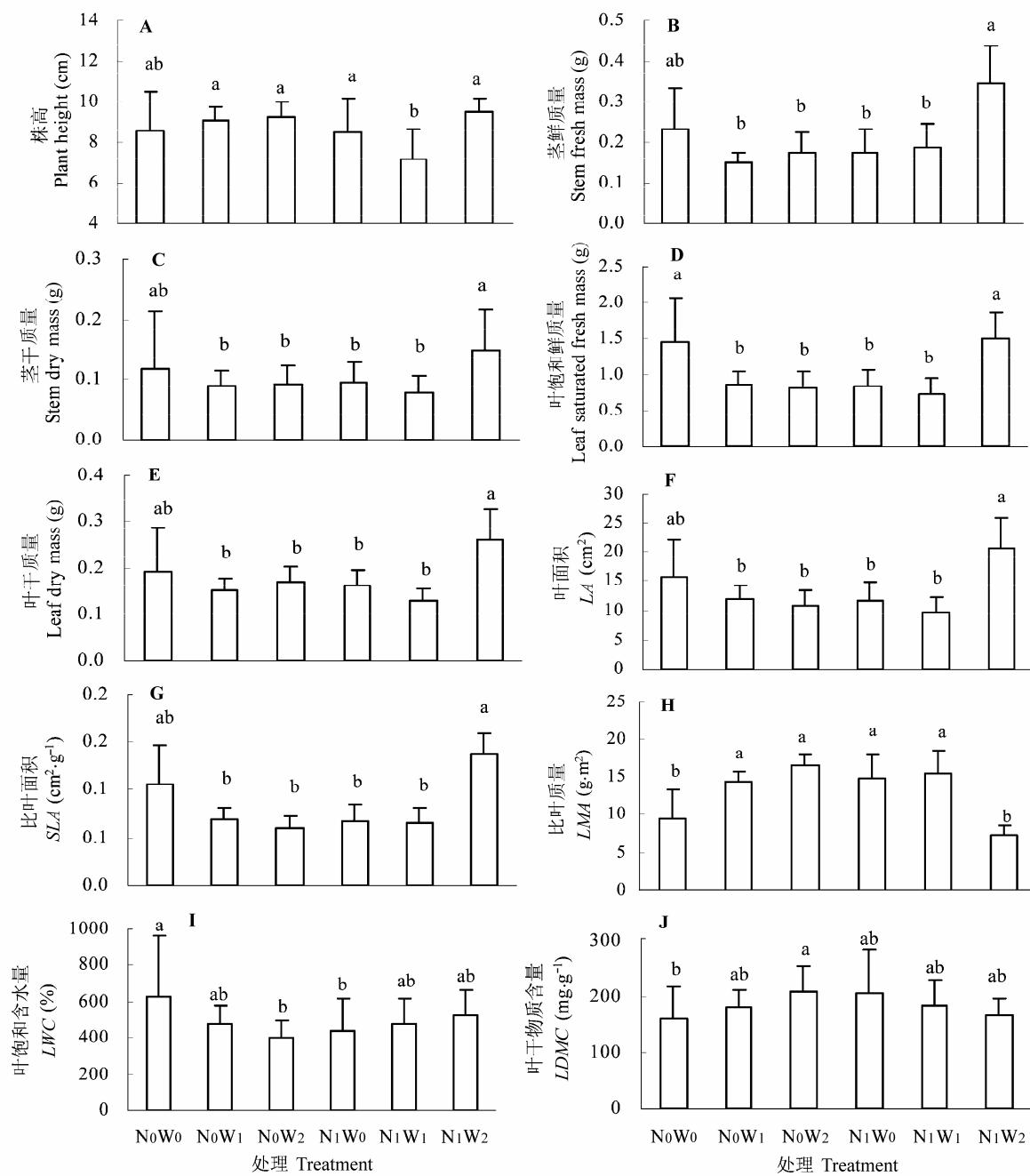


图2 不同养分和水分添加处理下的植物株高(A)、茎鲜质量(B)、茎干质量(C)、叶饱和鲜质量(D)、叶干质量(E)、叶面积(F)、比叶面积(G)、比叶质量(H)、叶饱和含水量(I)、叶干物质含量(J) (平均值±标准偏差)。N₀W₀、N₀W₁、N₀W₂、N₁W₁、N₁W₂分别表示对照、雨添加、雪添加、氮和雨添加、氮和雪添加处理。

Fig. 2 Plant height(A), stem fresh mass (B), stem dry mass (C), leaf saturated fresh mass (D), leaf dry mass (E), leaf area (LA) (F), special leaf area (SLA) (G), leaf dry matter per area (LMA) (H), leaf saturated water content (LWC) (I) and leaf dry matter content (LDMC) (J) under different treatments of fertilizer and water additions. (mean ± SD). N₀W₀, N₀W₁, N₀W₂, N₁W₁, N₁W₂ represent the control, water addition, snow addition, nitrogen and water additions, respectively.

LDMC之间负相关性均达显著($p < 0.05$)或极显著($p < 0.01$)水平; LDMC与其他大部分功能性状之间也多呈负相关关系; LA与叶饱和鲜质量、叶干质量分别呈极显著正相关关系($p < 0.01$)。

3 讨论和结论

植物功能性状作为连接植物与环境的桥梁, 对两者关系的研究具有重要的作用。本文通过以上研

表3 钠猪毛菜不同功能性状之间的相关关系

Table 3 Correlation relationship among plant functional traits of *Salsola nitraria*

	株高 Plant height	营养枝数 Number of vegetative branch	植物鲜质量 Plant fresh mass	茎鲜质量 Stem fresh weight	茎干质量 Stem dry weight	叶饱和 叶干 叶面积 Leaf area	叶干 质量 叶面积 Leaf area	叶饱和 含水量 叶干物质含量 Leaf saturated water content	叶干物 质含量 叶干物质含量 Leaf dry matter content
对照CK (N₀W₀)									
营养枝数 Number of vegetative branch		-0.225							
植物鲜质量 Plant fresh mass		0.852**	0.057						
茎鲜质量 Stem fresh mass		0.675*	0.142	0.908**					
茎干质量 Stem dry mass		0.835**	-0.021	0.868**	0.836**				
叶饱和鲜质量 Leaf saturated fresh mass		0.891**	0.525	0.975**	0.834**	0.852**			
叶干质量 Leaf dry mass		0.946**	0.624	0.926**	0.874*	0.912**	0.966**		
叶面积 Leaf area		0.845**	0.147	0.985**	0.881**	0.850**	0.988**	0.930**	
叶饱和含水量 Leaf saturated water content		0.071	0.552	0.580	0.633	0.289	0.468	0.257	0.587
叶干物质含量 Leaf dry matter content		0.258	-0.326	-0.156	-0.240	-0.111	-0.068	0.152	-0.160
比叶面积 Specific leaf area		0.759*	0.740	0.980**	0.974**	0.831*	0.955**	0.854*	0.981**
雨添加 Water addition (N₀W₁)									
营养枝数 Number of vegetative branch		0.703*							
植物鲜质量 Plant fresh mass		0.333	0.492						
茎鲜质量 Stem fresh mass		0.336	0.602*	0.759**					
茎干质量 Stem dry mass		0.309	0.617*	0.505	0.753**				
叶饱和鲜质量 Leaf saturated fresh mass		0.268	0.433	0.960**	0.592*	0.436			
叶干质量 Leaf dry mass		0.219	0.407	0.855**	0.524	0.557	0.905**		
叶面积 Leaf area		0.389	0.473	0.945**	0.683*	0.580*	0.956**	0.860**	
叶饱和含水量 Leaf saturated water content		0.021	0.017	0.222	0.094	-0.329	0.208	-0.203	0.152
叶干物质含量 Leaf dry matter content		-0.062	-0.108	-0.313	-0.166	0.246	-0.314	0.113	-0.285
比叶面积 Specific leaf area		0.207	0.227	0.631*	0.395	0.099	0.641*	0.300	0.624*
雪添加 Snow addition (N₀W₂)									
营养枝数 Number of vegetative branch		-0.341							
植物鲜质量 Plant fresh mass		0.318	0.400						
茎鲜质量 Stem fresh mass		0.330	0.406	0.597*					
茎干质量 Stem dry mass		0.301	0.347	0.316	0.724**				
叶饱和鲜质量 Leaf saturated fresh mass		0.257	0.353	0.799**	0.407	0.377			
叶干质量 Leaf dry mass		0.436	0.103	0.701*	0.383	0.489	0.866**		
叶面积 Leaf area		0.433	0.311	0.831**	0.565	0.394	0.901**	0.852**	
叶饱和含水量 Leaf saturated water content		-0.242	0.473	0.424	0.187	-0.065	0.533	0.047	0.358
叶干物质含量 Leaf dry matter content		0.187	-0.373	-0.426	-0.121	0.106	-0.546	-0.076	-0.361
比叶面积 Specific leaf area		0.296	0.433	0.825**	0.559	0.292	0.891**	0.652*	0.919**
N添加 N addition (N₁W₀)									
营养枝数 Number of vegetative branch		0.182							
植物鲜质量 Plant fresh mass		0.705*	0.486						
茎鲜质量 Stem fresh mass		0.001	0.439	0.288					
茎干质量 Stem dry mass		-0.001	0.370	0.224	0.976**				
叶饱和鲜质量 Leaf saturated fresh mass		0.647*	0.440	0.946**	0.346	0.267			
叶干质量 Leaf dry mass		0.596*	0.186	0.583*	0.218	0.207	0.719**		
叶面积 Leaf area		0.705*	0.360	0.943**	0.033	-0.027	0.899**	0.548	
叶饱和含水量 Leaf saturated water content		0.062	0.416	0.529	0.303	0.236	0.416	-0.288	0.476

表3(续) Table 3 (continued)

	株高 Plant height	营养枝数 Number of vegetative branch	植物鲜质量 Plant fresh mass	茎鲜质量 Stem fresh weight	茎干质量 Stem dry weight	叶饱和 鲜重 Leaf saturated fresh weight	叶干 质量 Leaf dry weight	叶面积 Leaf area	叶饱和 含水量 Leaf saturated water content	叶干物 质含量 Leaf dry matter content
叶干物质含量 Leaf dry matter content	-0.153	-0.361	-0.505	-0.298	-0.259	-0.408	0.295	-0.476	-0.949**	
比叶面积 Specific leaf area	0.556	0.381	0.916**	0.016	-0.059	0.831**	0.329	0.949**	0.680*	-0.638*
N、雨添加 N and water addition (N₁W₁)										
营养枝数 Number of vegetative branch	-0.210									
植物鲜质量 Plant fresh mass	0.030	0.618*								
茎鲜质量 Stem fresh mass	0.050	0.493	0.878**							
茎干质量 Stem dry mass	0.154	0.302	0.758**	0.933**						
叶饱和鲜质量 Leaf saturated fresh mass	0.203	0.567	0.950**	0.780**	0.711**					
叶干质量 Leaf dry mass	0.060	0.344	0.801**	0.736**	0.795**	0.838**				
叶面积 Leaf area	0.257	0.452	0.883**	0.800**	0.795**	0.954**	0.880**			
叶饱和含水量 Leaf saturated water content	-0.456	0.026	0.342	0.459	0.386	0.140	0.102	0.121		
叶干物质含量 Leaf dry matter content	0.473	-0.084	-0.454	-0.511	-0.469	-0.279	-0.272	-0.254	-0.939**	
比叶面积 Specific leaf area	0.001	0.369	0.897**	0.900**	0.857**	0.831**	0.850**	0.867**	0.504	-0.576*
N、雪添加 N and snow addition (N₁W₂)										
营养枝数 Number of vegetative branch	-0.729**									
植物鲜质量 Plant fresh mass	0.374	0.024								
茎鲜质量 Stem fresh mass	0.295	-0.044	0.816**							
茎干质量 Stem dry mass	0.301	-0.073	0.423	0.796**						
叶饱和鲜质量 Leaf saturated fresh mass	0.368	0.154	0.874**	0.483	0.109					
叶干质量 Leaf dry mass	0.215	0.402	0.706*	0.325	0.062	0.888**				
叶面积 Leaf area	0.369	0.033	0.973**	0.707*	0.283	0.905**	0.761**			
叶饱和含水量 Leaf saturated water content	0.142	-0.028	0.724**	0.734**	0.336	0.499	0.223	0.683*		
叶干物质含量 Leaf dry matter content	-0.117	0.061	-0.643*	-0.598*	-0.176	-0.452	-0.170	-0.625*	-0.976**	
比叶面积 Specific leaf area	0.247	-0.198	0.696*	0.869**	0.618*	0.313	0.108	0.645*	0.826**	-0.760**

*, p < 0.05; **, p < 0.01.

究, 有以下几个问题需要讨论:

3.1 钠猪毛菜植物功能性状对水分添加的响应

植物功能性状与环境之间的联系是气候、干扰和生物条件筛选效应的结果(Daz *et al.*, 1998)。植物对环境的响应和适应策略一直是生态学研究的热点。土壤水分变化一般会影响植物的高度(肖春旺等, 2001; 曾小平等, 2004)。而在本实验中, N₀W₁、N₀W₂处理对荒漠草地钠猪毛菜的株高无显著影响。

朱军涛等(2010)的研究表明驼绒藜的SLA随土壤含水量的下降而下降; 澳大利亚东南部的多年生植物的SLA与降水呈正相关关系(Fonseca *et al.*, 2000); 叶质量也会随年降水量的增加而减小(Wright *et al.*, 2004)。而本实验中, N₀W₁、N₀W₂处理对荒漠草地钠猪毛菜的SLA、叶质量均无显著影响。

对准噶尔荒漠草地增水后, N₀W₁、N₀W₂处理下的钠猪毛菜植物叶干质量、LA、SLA与N₀W₀相比虽然没有显著差异($p > 0.05$), 但是有相对下降的趋势。由于SLA较高的植物通常生长在资源较为丰富的环境中, 而SLA较低的植物能更好地适应资源贫瘠和干旱的环境(Camelissen *et al.*, 2003; 刘贤娴和李俊清, 2008; 施宇等, 2012)。因此, 本实验中增水主效应下的这种较低的SLA有利于提高水分利用效率(Craufurd *et al.*, 1999), 有利于钠猪毛菜对环境变化的适应。

以前研究认为与湿润环境中的植物相比, 随着降水量的增加, 生长在干旱地区的植物具有较大的叶厚度、叶组织密度(施宇等, 2012), 本实验研究结论与之一致, 即对准噶尔荒漠草地增水后, N₀W₁、

N_0W_2 处理下的LMA显著增大($p < 0.05$)， N_0W_2 处理下的LDMC显著增大。全球尺度上的研究结果表明，在干热的环境中生长的植物往往具有较高的LMA(Niinemets, 2001)，LMA是衡量植物对干旱环境适应的重要指标(Turner, 1994; Cunningham *et al.*, 1999)。因此，本实验中，对准噶尔荒漠草地增水后， N_0W_1 、 N_0W_2 处理与对照相比，LMA显著增大，LDMC显著增大或相对增大，这是对干旱环境适应的结果。

对准噶尔盆地荒漠草地进行 N_0W_1 、 N_0W_2 处理后，LMA显著高于对照，由于较高的LMA在干旱生境中可以提高水分利用效率(Zhang *et al.*, 2007)，因此，荒漠草地钠猪毛菜通过增加LMA来增强对周围环境水分的利用，这是保护其自身不受干旱伤害的一种策略。当LDMC与LMA均较高时，植物对环境资源的利用能力增强(冯秋红等, 2009；张慧文等, 2010)。在本实验中， N_0W_2 下的LDMC、LMA均明显高于对照，从而可以认为 N_0W_2 处理增强了钠猪毛菜对资源的利用能力，从另一方面讲，钠猪毛菜是通过改变LDMC、LMA等功能性状来适应 N_0W_2 带来的环境改变。

科尔沁沙地与松嫩草地植物叶片功能性状相比，SLA较低，而LDMC和叶片厚度高(Li *et al.*, 2005；刘金环等, 2006；赵红洋等, 2010)。同样道理，新疆准噶尔荒漠草地属于温带半干旱气候类型，比较干旱贫瘠，可利用资源少，钠猪毛菜将叶中大部分物质用于构建保卫构造或者增加叶肉细胞密度以防止过度失水，叶片厚度较大而面积较小，因此，SLA也较小(李凯和项文化, 2011)。

一般认为干旱环境下的草地植物在经过灌水后会充分吸收水分而增加植物的茎鲜质量、叶饱和鲜质量、LWC等指标，而在本实验中，荒漠草地增水后，如 N_0W_1 、 N_0W_2 处理不但没有增大茎鲜质量、叶饱和鲜质量和LWC，反而显著降低了叶饱和鲜质量及LWC($p < 0.05$)。主要原因是由于在本实验中，对荒漠草地植物通过10%的夏季增水(增水量为年降水量的10%)与冬春10%的增雪(增雪量为年降雪量的10%)，按一年100–150 mm的降水计算，10%的增雪/水量只相当于10–15 mm水量添加，不足以对荒漠草地钠猪毛菜的叶饱和鲜质量、叶饱和含水量产生显著补水效应。沈振西等(2002)研究了高山草地一些植物类群对模拟夏季降雨、冬春季降雪的响应，得出与其他降水处理相比，冬春增100%的雪量对

植物的生长才更有利。

3.2 钠猪毛菜植物功能性状对养分添加的响应

株高会影响光来源、热量负荷、湿度、种子扩散(King, 1991; Givnish, 1995)。万宏伟等(2008)认为氮素添加对羊草种群的高度有影响，氮肥添加处理下的羊草种群高度显著高于对照，而在本实验中，施肥主效应对钠猪毛菜植株高度影响不显著，钠猪毛菜株高对氮添加处理不敏感。

万宏伟等(2008)研究认为，氮肥添加后，3种禾本科植物的SLA显著增加，本实验结论与之完全相反，钠猪毛菜SLA在 N_1W_0 下呈相对下降的趋势。SLA低的植物适应降水少、蒸发量大、土壤贫瘠的环境(赵红洋等, 2010)，Westoby等(2002)认为生活在相对贫瘠环境中的植物具有较小的SLA。由此可见， N_1W_0 处理对荒漠草地并没有起到改善植物周围环境质量、增强植物养分利用的作用。究其原因，可能还是由于水的问题，无水则养分效益不能很好地发挥。

由于高的LMA有利于植物在干旱生境中提高水分利用效率(Zhang *et al.*, 2007；朱军涛等, 2010)、延长叶片寿命(Kikuzawa, 1991)。本实验中， N_1W_0 下的LMA显著高于对照，说明荒漠草地增施氮肥后，钠猪毛菜以增加其LMA的形式来提高对水分的利用、延长叶片的寿命。

LDMC高、SLA小的植物对资源的获取能力强，更能逆境中占优势(Wilson *et al.*, 1999)；LMA、LDMC较高的植物通常生存在条件较差的环境中(如干旱等)，往往具有较强的抗压迫能力。因此，准格尔荒漠草地由于其特殊气候形成的特殊环境，在 N_1W_0 下，钠猪毛菜表现为明显较高的LDMC、相对较低的SLA以及明显较高的LMA，来增强对恶劣环境的抵抗能力。

3.3 水分和养分添加对钠猪毛菜植物功能性状的交互影响

充足的水分会促进养分效应的发挥(沈景林等, 2000；王晓峰等, 2009)。通过双因素方差分析，水肥交互作用对准噶尔荒漠草地优势种钠猪毛菜的茎鲜质量、叶鲜质量、LA、SLA、LWC、LDMC的影响显著($p < 0.05$)，可见荒漠草地中水、肥的耦合作用的意义所在。因此，在今后荒漠草地的恢复研究中，应该注重水、肥耦合作用的发挥。

由于氮肥添加导致水资源更加缺乏，在 N_1W_0 、 N_1W_1 、 N_1W_2 下LDMC与对照相比，呈相对增大的趋

势。因此, 随着周围环境水资源的变化, 钠猪毛菜对水资源的利用方式及利用能力也发生了变化, 这种变化反映在钠猪毛菜LDMC的增大上, 同时也反映了越是在水资源较差的环境中, 钠猪毛菜对水资源的利用能力越强。

前期研究认为降水对施氮效应的发挥有很大影响(沈振西等, 2002)。既然在本实验中也表现为雪的存在对荒漠草地的施氮效果非常重要, 那么为什么N₁W₁却不能和N₁W₂产生同样的效果? 对该问题的解释类似于前面讨论的植物功能性状对水分添加的响应。N₀W₁、N₀W₂不但没有增大茎鲜质量、叶饱和鲜质量、LWC, 反而显著降低了叶饱和鲜质量及LWC, 即, 对荒漠草地植物增加10–15 mm水, 并且分3次增添(平均每次3–5 mm的水), 该水量不足以对荒漠草地钠猪毛菜的叶饱和鲜质量、LWC产生显著补水效应, 而添加的养分不会消失, 留下来的氮肥在一定程度上加剧了土壤的干旱强度(Karrou & Maranville, 1995), 从而本实验结果表现为: N₁W₁下, 钠猪毛菜的LWC值降低(这与Karrou & Maranville (1995)所得结果一致), N₁W₀处理下, 叶饱和鲜质量、LWC显著降低($p < 0.05$)。与N₁W₁处理不同, N₁W₂处理是对荒漠草地增加积雪(年降雪量的10%), 积雪不会在很短的时间内消失, 使土壤储水, 防止春旱, 起到了蓄水保墒的作用, 为来年养分作用的发挥起到了促进作用。功能性状对降雨变化的一系列响应反映了植物对不同生境的生长、适应策略以及对水分的利用能力。

3.4 钠猪毛菜植物功能性状间的相关性

量化植物功能性状之间的关系是植物功能生态学研究的重要内容(孟婷婷等, 2007; 周道玮, 2009)。大量研究表明, 植物功能性状间也存在着显著的相关关系(Craine & Lee, 2003; Kerkhoff *et al.*, 2006)。SLA与LDMC之间呈显著的负相关关系(Wilson *et al.*, 1999; Garnier *et al.*, 2001; Shipley & Vu, 2002; Arredondo & Schnyder, 2003; Li *et al.*, 2005), 本研究的结果与之一致, 而且在N₀W₁、N₀W₂、N₁W₀、N₁W₁、N₁W₂处理下, SLA与LDMC之间负相关性均达显著($p < 0.05$)或极显著水平($p < 0.01$); LA与叶饱和鲜质量、叶干质量分别呈正相关关系等结论与前人的研究结果也一致。

植物功能性状间的关系受环境因子的影响(冯秋红等, 2010)。而且在全球尺度上, 植物的功能性

状与环境因子间存在显著的相关关系(Wright *et al.*, 2005)。Wright等(2004)的全球尺度研究表明, 6种主要植物的LMA等功能性状之间存在普遍且显著的正相关关系, 这种关系不是一成不变的, 会随着气象因子的变化而改变。本实验研究结果与这一观点相似, 表现在N₀W₀处理下, 各功能性状间相关性达显著($p < 0.05$)、极显著($p < 0.01$)的情况较多, 而在其他处理下(如N₀W₁、N₀W₂、N₁W₀、N₁W₁、N₁W₂), 各功能性状间的相关性有减弱的趋势。

4 结论

通过以上研究与讨论, 得出以下几点结论:

(1)对荒漠草地单施肥料不但没有改善植物生长的环境, 反而使环境趋于更干旱。今后开展荒漠草地养分添加实验, 应首先考虑施肥量不能过大。

(2)利用增水这一措施对荒漠草地进行恢复, 应该考虑增水量不能过少。

(3)水肥交互作用对准噶尔荒漠草地优势种钠猪毛菜的多种功能性状影响显著, 而增水主效应对各功能性状指标影响不显著, 施肥主效对其影响也不显著。因此, 在今后荒漠草地的恢复研究中, 应该注重水、肥耦合作用的发挥。本研究发现肥、雪添加效果更好。

基金项目 国家重点基础研究发展计划项目(2009CB421102)和国家自然科学基金(41101534和41171427)。

致谢 新疆阜康荒漠生态系统国家野外科学观测研究站为本研究的开展提供了大量帮助, 新疆生态与地理研究所范莲莲、白元、刘新华及新疆师范大学的涂文霞同学对本研究的野外采样工作付出了辛勤的劳动, 在此一并致谢。

参考文献

- Arredondo JT, Schnyder H (2003). Components of leaf elongation rate and their relationship to specific leaf area in contrasting grasses. *New Phytologist*, 158, 305–314.
- Chang SJ, Zuo B, Wang XW, Huang JH (2008). Influence of light, temperature and salt on the germination of *Salsola nittraria* Pall. *Arid Land Geography*, 31, 897–903. [常水晶, 左兵, 王晓炜, 黄俊华 (2008). 光照、温度及盐分对钠猪毛菜种子萌发的影响. 干旱区地理, 31, 897–903.]
- Comelissen JHC, Lavorel S, Gamier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Steege H, Morgan HD, Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003). A handbook of

- protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- Craine JM, Lee WG (2003). Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand. *Oecologia*, 134, 471–478.
- Craufurd PQ, Wheeler TR, Ellis RH, Summerfield RJ, Williams JH (1999). Effect of temperature and water deficit on water-use efficiency, carbon isotope discrimination, and specific leaf area in peanut. *Crop Science*, 39, 136–142.
- Cunningham SA, Summerhayes B, Westoby M (1999). Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecological Monographs*, 69, 569–588.
- Daz S, Cabido M, Casanoves F (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9, 113–122.
- Editorial Board of Flora of Xinjiang (1994). *Flora of Xinjiang*. 1st Fascicule of the 2nd Volume. Xinjiang Science and Technology Medical Publishing House, Ürümqi. 84–106. (in Chinese) [新疆植物志编辑委员会 (1994). 新疆植物志, 第二卷, 第一分册. 新疆科技卫生出版社, 乌鲁木齐. 84–106.]
- Feng QH, Shi ZM, Dong LL, Liu SR (2009). Functional traits of deciduous trees and their relationships with meteorological factors in NSTEC. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 30, 79–83. (in Chinese with English abstract) [冯秋红, 史作民, 董莉莉, 刘世荣 (2009). 南北样带落叶乔木功能性状及其与气象因子的关系. 中国农业气象, 30, 79–83.]
- Feng QH, Shi ZM, Dong LL, Liu SR (2010). Relationships among functional traits of *Quercus* species and their response to meteorological factors in the temperate zone of the North-South Transect of Eastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 619–627. (in Chinese with English abstract) [冯秋红, 史作民, 董莉莉, 刘世荣 (2010). 南北样带温带区栎属树种功能性状间的关系及其对气象因子的响应. 植物生态学报, 34, 619–627.]
- Fonseca CR, Overton JM, Collins B, Westoby M (2000). Shifts in trait combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology*, 88, 964–977.
- Garnier E, Laurent G, Bellmann A, Debain S, Berthelier P, Ducout B, Roumet C, Navas ML (2001). Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 152, 69–83.
- Givnish TJ (1995). Plant stems: biomechanical adaptation for energy capture and influence on species distributions. In: Gartner BL ed. *Plant Stems*. Academic Press, New York. 3–49.
- He JS, Wang ZH, Wang XP, Schmid B, Zuo WY, Zhou M, Zheng CY, Wang MF, Fang JY (2006). A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau. *New Phytologist*, 170, 835–848.
- Huang JH (2005). Geographical distribution of *Salsola* L. in China. *Arid Land Geography*, 28, 325–331. (in Chinese with English abstract) [黄俊华 (2005). 中国猪毛菜属 (*Salsola* L.)植物的地理分布特点. 干旱区地理, 28, 325–329.]
- Karrou M, Maranville JW (1995). Response of wheat cultivars to different soil nitrogen and moisture regimes III. Leaf water content, conductance, and photosynthesis. *Journal of Plant Nutrition*, 18, 777–791.
- Kerkhoff AJ, Fagan WF, Elser JJ, Enquist BJ (2006). Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants. *The American Naturalist*, 168, 103–122.
- Kikuzawa K (1991). A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *The American Naturalist*, 138, 1250–1263.
- King DA (1991). Tree size. *National Geographic Research and Exploration*, 7, 342–351.
- Li K, Xiang WH (2011). Comparison of specific leaf area, SPAD value and seed mass among subtropical tree species in hilly area of Central Hunan, China. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 31, 213–218. (in Chinese with English abstract) [李凯, 项文化 (2011). 湘中丘陵区12个树种比叶面积、SPDA值和种子干质量的比较. 中南林业科技大学学报, 31, 213–218.]
- Li YL, Johnson DA, Su YZ, Cui JY, Zhang TH (2005). Specific leaf area and leaf dry matter content of plants growing in sand dunes. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 46, 127–134.
- Lindborg R, Eriksson O (2005). Functional response to land use change in grasslands: comparing species and trait data. *Ecoscience*, 12, 183–191.
- Liu JH, Zeng DH, Lee DK (2006). Leaf traits and their interrelationships of main plant species in southeast Horqin sandy land. *Chinese Journal of Ecology*, 25, 921–925. (in Chinese with English abstract) [刘金环, 曾德慧, 李德君 (2006). 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系. 生态学杂志, 25, 921–925.]
- Liu XX, Li JQ (2008). Study on the functional traits of plant leaf in Beijing Yeyahu wetland. *Journal of Anhui Agricultural Science*, 36, 8406–8409. (in Chinese with English abstract) [刘贤娟, 李俊清 (2008). 北京野鸭湖湿地植物叶功能性状研究. 安徽农业科学, 36, 8406–8409.]
- Meng TT, Ni J, Wang GH (2007). Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 150–165. (in Chinese with English abstract) [孟婷婷, 倪健, 王国宏 (2007). 植物功能性状与环境和生态系统功能. 植物生态学报, 31, 150–165.]
- Niinemets Ü (2001). Global-scale climatic controls of leaf dry

- mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82, 453–469.
- Pan QM, Bai YF, Han XG, Yang JC (2005). Effects of nitrogen additions on a *Leymus chinensis* population in typical steppe of Inner Mongolia. *Acta Phytocologica Sinica*, 29, 311–317. (in Chinese with English abstract) [潘庆民, 白永飞, 韩兴国, 杨景成 (2005). 氮素对内蒙古典型草原羊草种群的影响. 植物生态学报, 29, 311–317].
- Shen JL, Tan G, Qiao HL, Zhang JH, Meng Y (2000). Study on effect of grassland improvement on alpine degraded grassland vegetation. *Grassland of China*, 22, 49–54. (in Chinese with English abstract) [沈景林, 谭刚, 乔海龙, 张娟华, 孟杨 (2000). 草地改良对高寒退化草地植被影响的研究. 中国草地, 22, 49–54.]
- Shen ZX, Zhou XM, Chen ZZ, Zhou HK (2002). Response of plant groups to simulated rainfall and nitrogen supply in alpine *Kobresia humilis* meadow. *Acta Phytocologica Sinica*, 26, 288–294. (in Chinese with English Abstract) [沈振西, 周兴民, 陈佐忠, 周华坤 (2002). 高寒矮嵩草草甸植物类群对模拟降水和施氮的响应. 植物生态学报, 26, 288–294.]
- Shi Y, Wen ZM, Gong SH, Song G, Zheng Y, Ding M (2012). Trait variations along a climatic gradient in hilly area of Loess Plateau. *Research of Soil and Water Conservation*, 19, 107–111, 116. (in Chinese with English abstract) [施宇, 温仲明, 龚时慧, 宋光, 郑颖, 丁曼 (2012). 黄土丘陵区植物功能性状沿气候梯度的变化规律. 水土保持研究, 19, 107–111, 116.]
- Shipley B, Vu TT (2002). Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. *New Phytologist*, 153, 359–364.
- Turner IM (1994). A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaved forest types. *Journal of Biogeography*, 21, 413–419.
- Vendramini F, Díaz S, Gurvich DE, Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (2002). Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, 154, 147–157.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Wan HW, Yang Y, Bai SQ, Xu YH, Bai YF (2008). Variations in leaf functional traits of six species along a nitrogen addition gradient in *Leymus chinensis* steppe in Inner Mongolia. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 611–621. (in Chinese with English abstract) [万宏伟, 杨阳, 白世勤, 徐云虎, 白永飞 (2008). 羊草草原群落6种植物叶片功能特性对氮素添加的响应. 植物生态学报, 32, 611–621.]
- Wang XF, Tian XH, Chen ZH, Chen HL, Wang ZH (2009). Effects of mulching and fertilization on winter wheat field soil moisture in dry highland region of Loess Plateau. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20, 1105–1111. (in Chinese with English abstract) [王晓峰, 田霄鸿, 陈自惠, 陈辉林, 王朝辉 (2009). 不同覆盖施肥措施对黄土旱塬冬小麦土壤水分的影响. 应用生态学报, 20, 1105–1111.]
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159.
- Westoby M, Wright IJ (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 261–268.
- Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143, 155–162.
- Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, Falster DS, Groom PK, Hikosaka Kouki, Lee W, Lusk CH, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Warton DI (2005). Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 411–421.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Wu ZY, Lu AM, Tang YC (2003). *Synthetic Expatiation about Family and Genera of Angiosperm in China*. Science Press, Beijing. 149–156. (in Chinese) [吴征镒, 路安民, 汤彦承 (2003). 中国被子植物科属综论. 科学出版社, 北京. 149–156.]
- Xiao CW, Zhang XS, Zhao JZ, Wu G (2001). Response of seedlings of three dominant shrubs to climate warming in Ordos Plateau. *Acta Botanica Sinica*, 43, 736–741. (in Chinese with English abstract) [肖春旺, 张新时, 赵景柱, 吴钢 (2001). 鄂尔多斯高原3种优势灌木幼苗对气候变化的响应. 植物学报, 43, 736–741.]
- Xu B, Cheng YX, Gan HJ, Zhou WJ, He JS (2010). Correlations between leaf and fine root traits among and within species of typical temperate grassland in Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 29–38. (in Chinese with English abstract) [徐冰, 程雨曦, 甘慧洁, 周文嘉, 贺金生 (2010). 内蒙古锡林河流域典型草原植物叶片与细根性状在种间及种内水平上的关联. 植物生态学报, 34, 29–38.]
- Yao TT, Meng TT, Ni J, Yan S, Feng XH, Wang GH (2010). Leaf functional trait variation and its relationship with plant phylogenetic background and the climate in Xinjiang

- Junggar Basin, NW China. *Biodiversity Science*, 18, 201–211. (in Chinese with English abstract) [尧婷婷, 孟婷婷, 倪健, 阎顺, 冯晓华, 王国宏 (2010). 新疆准噶尔荒漠植物叶片功能性状的进化和环境驱动机制初探. 生物多样性, 18, 201–211.]
- Zeng XP, Zhao P, Cai JA, Sun GC, Peng SL (2004). Physiological characteristics of *Woonyoungia septentrionalis* seedlings under various soil water conditions. *Chinese Journal of Ecology*, 23, 26–31. (in Chinese with English abstract) [曾小平, 赵平, 蔡锡安, 孙谷畴, 彭少麟 (2004). 不同土壤水分条件下换木幼苗的生理生态特性. 生态学杂志, 23, 26–31.]
- Zhang HW, Ma JY, Sun W, Chen FH (2010). Altitudinal variation in functional traits of *Picea schrenkiana* var. *tianschanica* and their relationship to soil factors in Tianshan Mountains, Northwest China. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 5747–5758. (in Chinese with English abstract) [张慧文, 马剑英, 孙伟, 陈发虎 (2010). 不同海拔天山云杉叶功能性状及其与土壤因子的关系. 生态学报, 30, 5747–5758.]
- Zhang JL, Zhu JJ, Cao KF (2007). Seasonal variation in photosynthesis in six woody species with different leaf phenology in a valley savanna in southwestern China. *Trees*, 21, 631–643.
- Zhao HY, Li YL, Wang XY, Mao W, Zhao XY, Zhang TH (2010). Variations in leaf traits of 52 plants in Horqin sand land. *Journal of Desert Research*, 30, 1292–1298. (in Chinese with English abstract) [赵红洋, 李玉霖, 王新源, 毛伟, 赵学勇, 张铜会 (2010). 科尔沁沙地52种植物叶片性状变异特征研究. 中国沙漠, 30, 1292–1298.]
- Zhou DW (2009). A phylogenetic approach to comparative functional plant ecology. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 5644–5655. (in Chinese with English abstract) [周道玮 (2009). 植物功能生态学研究进展. 生态学报, 29, 5644–5655.]
- Zhou P, Geng Y, Ma WH, He JS (2010). Linkages of functional traits among plant organs in the dominant species of the Inner Mongolia grassland, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 7–16. (in Chinese with English abstract) [周鹏, 耿燕, 马文红, 贺金生 (2010). 温带草地主要优势植物不同器官间功能性状的关联. 植物生态学报, 34, 7–16.]
- Zhu JT, Li XY, Zhang XM, Zeng FJ, Yang SG (2010). Leaf functional traits of *Ceratoites latens* in northern slope of Kunlun Mountain and its regional difference with the altitude. *Journal of Desert Research*, 30, 1325–1330. (in Chinese with English abstract) [朱军涛, 李向义, 张希明, 曾凡江, 杨尚功 (2010). 昆仑山北坡驼绒藜叶片功能性状及其海拔差异性. 中国沙漠, 30, 1325–1330.]

责任编辑: 黄建辉 责任编辑: 李敏