

克隆植物沙拐枣的母株和分株对风蚀沙埋的生理生态响应

樊宝丽^{1,2}, 马全林¹, 郭树江¹, 张剑挥¹, 张晓娟¹,
张卫星¹, 杜 鹃¹, 尉秋实¹, 赵长明²

(1 甘肃省荒漠化与风沙灾害防治重点实验室, 甘肃省治沙研究所, 兰州 730070; 2 兰州大学 生命科学学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000)

摘 要:以中国荒漠区优良的防风固沙克隆灌木沙拐枣为对象,研究了长期风蚀、沙埋环境下沙拐枣母株和克隆分株的同化枝对环境异质性的响应。结果发现:(1)风蚀母株、风蚀分株的叶绿素含量、净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO₂ 浓度和水分利用效率只有沙埋分株的一半左右,导致同化枝的长度、数量、簇数也仅是沙埋分株的一半,而且风蚀母株的果实宽和果实长也都最小,但浅沙埋有利于沙拐枣的生长和繁殖,表明严峻的风蚀对母株和分株的生长与繁殖都产生了胁迫,但浅沙埋有利于沙拐枣的生长和繁殖。(2)风蚀母株倒伏后同化枝的形态特征是基部优于中部优于顶部,表明严峻风蚀下母株的死亡是从顶部-中部-底部逐渐舍弃的过程。(3)母株的全部根系以及风蚀水平根全部裸露在外但依然能够存活,间接证明沙拐枣克隆整合的方向性——不仅可在分株间进行传递,分株-母株间也可进行传递,否则遭受严峻风蚀胁迫的母株和克隆分株会直接死亡。本研究结果为沙拐枣克隆生长对风沙环境的生态适应机制提供了基础,也是对植物克隆生态学在自然异质环境中研究缺乏的有效补充。

关键词:沙拐枣; 克隆植物; 同化枝; 风蚀沙埋; 克隆整合

中图分类号: Q948.112⁺9

文献标志码: A

Ecophysiological Responses of Mother and Daughter Ramets in Response to Wind Erosion and Sand Burial in the Clonal Shrub Plant *Calligonum mongolicum*

FAN Baoli^{1,2}, MA Quanlin¹, GUO Shujiang¹, ZHANG Jianhui¹, ZHANG Xiaojuan¹,
ZHANG Weixing¹, DU Juan¹, YU Qiushi¹, ZHAO Changming²

(1 State Key Laboratory of Desertification and Aeolian Sand Disaster Combating, Gansu Desert Control Research Institute, Lanzhou 730070, China; 2 State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystems, School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

Abstract: Our goal was to investigate the effects of environmental heterogeneity through wind erosion and sand burial on photosynthesis, morphological characteristics of assimilative branches and fruits production in mother and clonal ramets of clonal *Calligonum mongolicum*. Based on plenty of field surveys, we chose one typical mother ramet with one clonal fragment, that were exposed in the air due to strong wind erosion, and another sand buried clonal fragment in a mobile sand dune. Measurements were made on chloro-

收稿日期: 2016-01-01; 修改稿收到日期: 2016-12-09

基金项目: 国家自然科学基金(31360098, 31270754); 甘肃省基础研究创新群体项目(145RJJA335); 甘肃省青年基金(1506RJYA157)

作者简介: 樊宝丽(1982—), 女, 副研究员, 主要从事干旱区恢复生态学研究。E-mail: baoli207@163.com

phyll contents, net photosynthesis rate, leaf length, leaf number /cluster, cluster number /shoot, node number/ and fruit production in mother and clonal fragments of *C. mongolicum* under different environmental heterogeneity. The results showed: (1) under wind erosion environment, both the mother and daughter ramets had just half of the chlorophyll contents, net photosynthesis, stomatal conductance, transpiration rate, intercellular CO₂ concentration and water use efficiency as compared to the daughter ramets under sand buried environment. The lower photosynthesis had restricted the leaf length, leaf number/cluster, cluster number/ shoot and leaf node number to almost half in the assimilative branches with reduced fruit lengths and widths. (2) Morphological characteristics of assimilative branches in mother ramet were best in bottom and worst in the top, by what we can preview that the dying process of mother ramte was a stage from top to bottom. (3) Though all the root system was exposed in the air, the mother ramet had survived and completed its life stages. The results confirmed that the direction of clonal integration had not only passed among the sister ramets, but also from the sister to the mother ramets, or else those would die immediately in the absence of soil.

Key words: *Calligonum mongolicum*; clonal plant; assimilative branches; sand buried and wind erosion; clonal integration

克隆植物由于克隆整合作用的存在相比于非克隆植物具有很多有利优势。在异质性环境中,凭借克隆整合,克隆植物使生长在较差斑块中的分株能够利用与其相连的其它分株所处的较好斑块资源,实现相连分株间的资源共享^[1-2]。风蚀和沙埋是风沙活动区植物生长发育面临的重要干扰因子^[3],由于风蚀和沙埋可以同时改变植物周围的多种生物和非生物环境条件(包括光照、水分、温度等)^[3-6],因此在野外生境中风蚀和沙埋具有不同的生态引导意义。现有的风蚀及沙埋对克隆植物影响的实验主要在温室或大田内分别通过人工模拟来开展的,如克隆植物忍受不同沙埋的能力^[7-8],或不同程度风蚀下克隆整合作用对根茎禾草沙鞭分株数和生物量的影响^[9]等,但沙丘环境由于剧烈的风沙活动导致斑块的环境异质性非常的高,同一克隆植物的克隆片断常常经历局部沙埋或风蚀的现象,因此模拟实验的研究结果可能并不能真实反映植物在自然生境中遭受多变胁迫后的响应及所采取的策略。

沙拐枣(*Calligonum mongolicum* Turcz)是中国荒漠区优良的防风固沙先锋物种^[10],同时具备有性和无性两种繁殖方式,在大量野外调查研究的基础上我们发现克隆性是沙生灌木沙拐枣种群在沙丘风沙生境中生存和扩张的重要方式,但有关沙拐枣的克隆片段对不同风蚀、沙埋异质环境胁迫的响应研究至今都未见报道。植物光合生理过程反映了植物对环境的适应能力和受胁迫的程度,克隆分株光合作用能力的强弱是评价克隆植物生态适应性的重要指标^[11],因此研究克隆植物光合器官对风蚀、沙埋的响应,并从光合生理变化的角度来阐明植物对

环境变化的适应性有着重要的意义。本文以流沙环境中同时遭受风蚀、沙埋两种异质环境胁迫的沙拐枣母株和克隆分株为研究对象,分析沙拐枣同化枝的光合生理、形态特征和有性繁殖对风蚀、沙埋的响应及生理生态适应意义。该结果不仅为我们研究沙拐枣克隆生长对风沙环境的生态适应机制提供基础,同时也是对植物克隆生态学在自然异质环境中研究缺乏的有效补充。

1 研究区概况

研究区位于甘肃省民勤绿洲西北的巴丹吉林沙漠东南缘,地理位置为 102°55′~102°59′ E, 38°33′~38°38′ N 之间,海拔 1 356~1 376 m,属于典型的温带大陆性极干旱荒漠气候区。年均降水量 113 mm,年均蒸发量达 2 649.8 mm,地下水位在 17 m 以下。该区天然植物物种贫乏,以旱生灌木、半灌木和一年生草本为主,零星伴有草甸植物。土壤类型为棕漠土,以隐域性风沙土为主,土壤基质为细沙,物理粘粒含量少,储水能力弱,土壤养分含量很低。

2 材料和方法

2.1 研究材料

根状茎沙拐枣属蓼科(Polygonaceae)灌木,其垂直根系不发达但水平根系发达。叶片退化为同化枝,由同化枝进行光合作用。沙拐枣可以通过根劈裂以及茎劈裂两种方式进行克隆生长,克隆分株的生长存活需要垂直根较深的被沙埋或至少有一端水平根末端被沙埋。由于风蚀和沙埋的作用,沙拐枣

表 1 沙拐枣母株及克隆分株生长状况描述

Table 1 Description of mother and daughter ramets in *C. mogolicum* under environmental heterogeneity

材料 Material	株高 Height/m	冠幅 Crown diameter	枯枝率 Death rate/%	基茎 Basal stem/cm
母株 Mother ramet	2.21±0.15	1.38 m×1.41 m	49.67±1.34	3.56±0.750
风蚀根 Wind erosion root	0.43±0.04	0.26 m×0.27 m	50.00±1.27	0.16±0.013
沙埋根 Sand burial root	0.56±0.08	0.42 m×0.61 m	14.29±0.28	0.17±0.002

的克隆片段或埋藏于沙土中,或因为风蚀暴露于空气中。克隆分株在水平根上生长时资源对根系的投入很少,绝大多数用于地上生长。因此对地上部分的研究是沙拐枣克隆生态学的重点内容。

2.2 研究方法

在大量野外调查研究的基础上,于 2015 年植物生长旺季(7 月底)选择同一生境类型下 3 株大小相近,且同时遭受风蚀和沙埋的克隆片段:母株受严重风蚀作用根系完全裸露而倒伏(风蚀母株);风蚀水平根(风蚀根)从母株侧端延伸出后末端完全暴露于地表,水平根长(4.9±0.04) m,水平根粗(1.23±0.08) cm;因沙埋作用,另有沙埋水平根从母株侧端延伸出后末端完全被沙埋(沙埋根),水平根长(2.18±0.09) m,水平根粗(2.814±0.04) cm。风蚀水平根及沙埋水平根上分别长有多株一年或多年生克隆分株,基于连续 4 年的观测,分别于每条遭受风蚀、沙埋的水平根上选定 3 株 3 年生的克隆分株为研究对象(整个克隆片段的生长状况见表 1),测定以上 3 种异质环境下(风蚀母株、风蚀分株、沙埋分株)当年生同化枝的形态特征和光合生理指标,以及母株和选定分株的果实大小。另外,考虑到高大母株可能会受到位置效应的影响,根据母株倒伏前的高度将母株划分为:上、中、下 3 个部位,分别对 3 个母株不同部位枝条上的同化枝的生长状况进行了测定,每部位同化枝测定 10 个重复。

同化枝形态特征和果实大小的测定:于植物生长旺季(7 月底)分别统计风蚀母株、风蚀水平根以及沙埋水平根上的克隆分株的同化枝长度、同化枝节间数、每簇同化枝数量、每 1 cm 枝条同化枝簇数,每种异质环境 3 棵分株,每分株 5 个重复;于 8 月盛果期,利用游标卡尺测量各个异质环境中克隆片段的果实长和果实宽。

同化枝光合生理指标的测定:选择在同化枝测定结束后的母株、风蚀及沙埋水平根上的克隆分株,利用 Li-6400 光合作用测定系统,分别测定当年生同化枝的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)和暗呼吸速率(R_d),并计算得到水分利用效率($WUE = P_n/T_r$),测定时

尽量将同化枝平铺于叶室内避免相互遮挡,在试验结束后将固定观测的同化枝剪下,带回实验室后进行叶面积的测定;同时将各个母株及克隆分株的同化枝取鲜样带回实验室后测定叶绿素含量,每种异质环境 5 个重复。

同化枝叶面积的测定:将光合生理指标测定试验结束后剪下带回实验室的沙拐枣同化枝利用扫描仪扫描后,再经面积分析软件 Delta-T Scan (Cambridge, UK) 计算实际的叶表面积,最后按照实际光合有效面积算得出实际的光合生理指标参数: P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r 和 R_d 等。

叶绿素含量的测定:根据 Arnon^[12]法测定叶片叶绿素含量。摘取新鲜叶片,捣碎后用 80 %的丙酮提取,提取液定量后用 UV-9100B 型紫外-可见分光光度计测定叶绿素 a、叶绿素 b 含量。

2.3 数据分析

用单因素方差分析(one-way ANOVA)分析每种异质环境下沙拐枣叶片形态特征的差异,以及母株不同位置叶片形态特征的差异,叶绿素含量(叶绿素 a、叶绿素 b 以及叶绿素 a/b)及光合生理指标间的差异、果实大小间的差异,同时采用最小显著差数法(LSD)进行多重比较($P < 0.05$ 为差异显著),参数以平均值±标准差(mean ± SD)表示。利用 Origin18.0 进行作图。所有的数据处理都在 SPSS 16.0 里进行。

3 结果与分析

3.1 异质生境下沙拐枣光合生理特征及叶绿素含量的变化

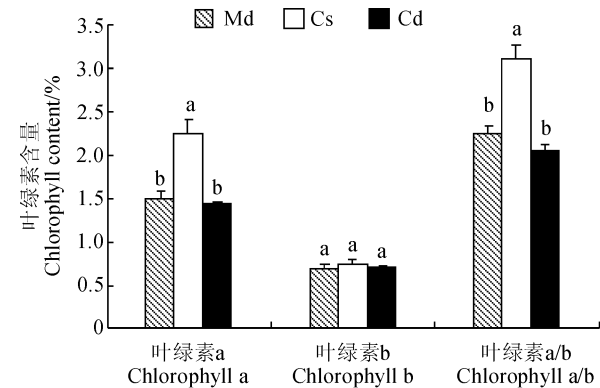
表 2 可以看出,风蚀母株和风蚀分株间的各项光合生理指标间都无显著变化,但二者的净光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度、蒸腾速率都显著低于被沙埋的克隆分株,其中净光合速率、气孔导度、蒸腾速率几乎只占沙埋分株的 50 %左右;但是风蚀分株的水分利用效率高于风蚀母株,极显著的高于沙埋分株,后二者分别只占风蚀分株的 29.4 %和 37 %,暗呼吸速率也是沙埋分株最低,分别只占沙埋分株和风蚀分株的 50 %和 53.4 %。

表 2 异质生境下母株、克隆分株间光合生理特征的变化

Table 2 The difference in photography indexes of mother and daughter ramets in *C. mogolicum* under environmental heterogeneity

指标 Index	Md	Cs	Cd
净光合速率 $P_n/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	13.094±2.604 b	25.675±1.09 a	18.170±0.100 b
气孔导度 $G_s/(\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	0.087±0.015 b	0.153±0 a	0.083±0.015 b
胞间 CO_2 浓度 $C_i/(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$	131.760±10.728 b	187.630±16.431 a	163.740±0.999 b
蒸腾速率 $T_r/(\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	5.818±0.987 b	10.677±0.004 a	5.137±0.952 b
水分利用效率 $WUE/(\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1})$	2.145±0.096 b	1.702±0.009 b	5.797±0.862 a
暗呼吸速率 $R_d/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	14.849±0.232 a	7.440±1.484 b	13.893±1.019 a

注: Md 代表风蚀母株;Cs 代表沙埋分株;Cd 代表风蚀分株;同行不同小写字母表示不同处理间差异显著($P < 0.05$)。下同
Note: Md means wind erosion mother ramet; Cs means sand burial daughter ramet; Cd means wind erosion daughter ramet. ;Different normal letters within the same line indicate significant differences among different treatments ($P < 0.05$). The same as below



小写字母表示母株与克隆分株间差异显著($P < 0.05$)；下同
图 1 异质生境下沙拐枣母株及克隆分株同化枝叶绿素含量的变化

The normal letters mean significant difference among mother and daughter ramets; The same as Fig. 2 and Fig. 3
Fig. 1 Chlorophyll content changes among mother and daughter ramets in *C. mogolicum* under environmental heterogeneity

沙拐枣同化枝叶绿素 a 含量和叶绿素 a/b 在风蚀母株和风蚀分株间都无显著的差异($P > 0.05$),但二者在风蚀胁迫下都显著的低于沙埋分株。沙拐枣同化枝叶绿素 b 含量相对比较稳定,在母株及各个克隆片段间都无显著差异(图 1)。

3.2 异质生境下沙拐枣同化枝形态特征的变化

从图 2 可以看出,风蚀母株和风蚀分株两者间同化枝生长形态的差异都不显著,但远低于沙埋分株,其中风蚀母株和风蚀分株同化枝的长度、同化枝数量、叶簇数量以及节间数都分别只占沙埋分株的 40.5%和 55.3%,33.1%和 37.5%,11%和 12%以及 57.4%和 63.6%。特别是同化枝的长度、同化枝数量、叶簇数量基本都只有沙埋分株的 50%左右。

3.3 异质生境下沙拐枣果实形态特征的变化

图 3 可以看出,果实长和果实宽都是沙埋分株>

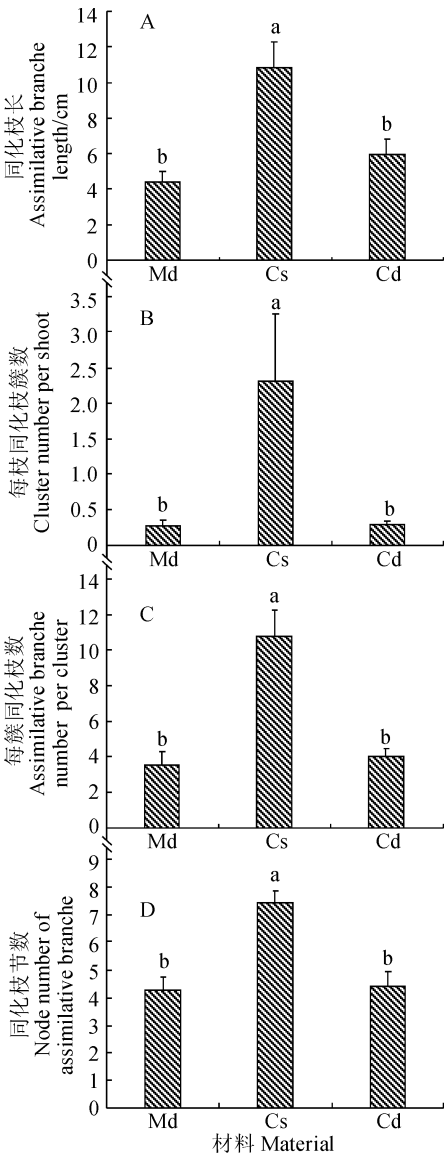


图 2 沙拐枣母株及克隆分株在异质生境下同化枝形态特征的变化
Fig. 2 Phenotype changes of assimilative branches of mother and daughter ramets in *C. mogolicum* under environmental heterogeneity

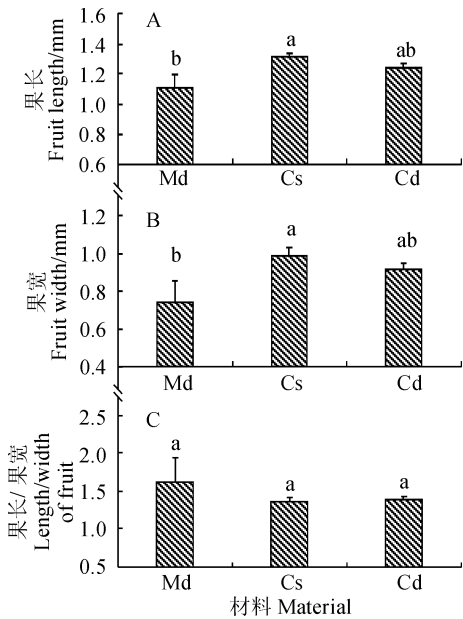


图 3 沙拐枣母株及克隆分株在异质生境下果实特征的变化

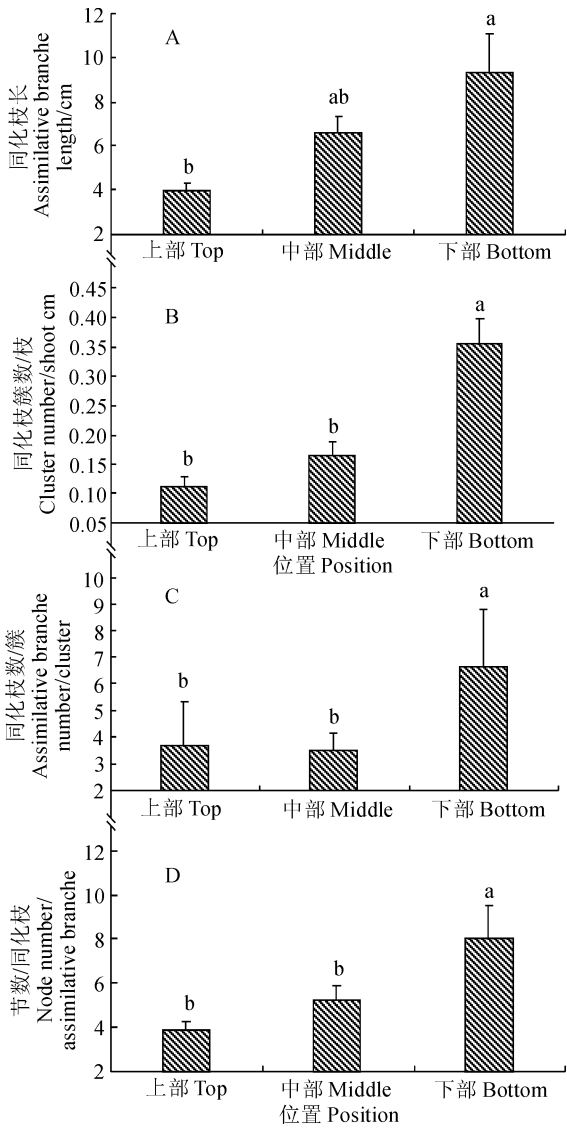
Fig. 3 Fruit size changes of assimilative branches of mother and daughter ramets in *C. mogolicum* under environmental heterogeneity

风蚀分株>风蚀母株,且沙埋分株所生产的果实长、宽都要显著的高于风蚀分株和风蚀母株,但风蚀分株和风蚀母株间的差异不显著($P>0.05$)。另外,果实长宽比在异质环境下的差异都不显著,表明果实的形状间差异变化要小很多,果实呈椭圆形。

从图 4 同化枝的变化可以看出,底部的同化枝长、每簇同化枝的数量、叶簇/枝条的数量以及同化枝节间数在 3 个部位都是最大的,中部次之,顶部最低(同化枝节间数除外),且底部与中部和顶部间的差异都很显著,虽然中部和顶部间的差异不显著,但也表现出了底部生长优于中部的一个趋势。表明在胁迫生境下母株的死亡是一个从顶部开始逐步到中部最后至底部的过程。

4 讨 论

许多对沙生植物的研究都发现适当的沙埋有利于植物的生长,但风蚀会阻碍植株的正常生长发育^[12]。已有的研究发现克隆植物会通过形态上的变化以及生物量的分配来实现在微环境中资源的获取,多数克隆植物在斑块性生境中容易发生较大的形态变化^[13-14]。其中,植物的光合器官能够对环境影响做出快速的反应^[15],而叶片作为光合作用最主要的器官对环境变化的反应更为敏感^[16]。沙拐枣的同化枝不仅是最主要的光合器官,同时也是有性



小写字母表示不同部位间差异显著($P<0.05$)

图 4 沙拐枣风蚀母株叶形态特征在不同部位的变化

The normal letters mean significant difference among different position($P<0.05$)

Fig. 4 Phenotype changes of assimilative branches of mother *C. mogolicum* ramet under different position

繁殖的基础(因为花梗从沙拐枣同化枝的节间处生长),其面对风蚀、沙埋的异质环境条件表现出了很强的表型可塑性变化。一方面,通过降低自身的叶绿素含量,以及弱的光合作用来维持一个较低的营养生长:首先,沙拐枣同化枝的叶绿素含量在遭受严重风蚀后的克隆片段(风蚀母株和风蚀分株)与沙埋片段(沙埋分株)相比明显要低很多,这与马洋等^[13]人发现沙埋使得疏叶骆驼刺幼苗叶绿素含量升高,但风蚀胁迫下叶绿素含量降低的结果相吻合。其次,风蚀后沙拐枣克隆片段的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO_2 浓度仅仅只有沙埋分株的

一半左右。另一方面,由于植物光合作用的运转状况决定着植物的生存与繁殖,决定着植被的健康状况,同时也决定着生态系统的初级生产力^[17-18],因此在遭受严重风蚀胁迫后沙拐枣母株和克隆分株与被沙埋水平根上的克隆分株相比,由于光合作用的显著下降,导致同化枝的长度、数量、簇数也仅有沙埋克隆片段的一半。再者,对果实大小的研究发现沙埋分株的果实最大,风蚀母株的最小,表明严峻的环境胁迫使得克隆分株和母株对有性繁殖后代的产出也随之减少,在获取资源有限的环境下,克隆分株或者母株都会选择减少对后代的繁殖投入(小的果实)。综上,可以看出不管母株或分株,严重的风蚀对沙拐枣的生长和繁殖都是一种胁迫,而适度的沙埋则有利于沙拐枣克隆片段的生长和繁殖。

不同的是,沙拐枣对风蚀胁迫表现出了较强的适应能力,表现在风蚀母株和分株的水分利用效率显著地高于沙埋分株。同时,当风蚀使得植物的组织受到损伤时,为了保证存活和生长,沙拐枣亦通过提高呼吸速率来修复受损细胞,从而表现出了很高的暗呼吸速率^[19]。虽然风蚀胁迫使沙拐枣克隆片段的整个生物量生产减少,但沙拐枣采取尽可能完成整个生活史的策略来增加种群的扩张和存活机率,这也是克隆植物沙拐枣对荒漠恶劣环境的有效适应策略。另外,从基株层面上来考虑,由于资源的有限性及克隆植物具有的移动性,因此可能通过减少对受风蚀分株的资源投入而增加对沙埋条件下分株生长的资源投入,从而促使整个基株进行移动来寻求并获得更好的生存条件。

高大的母株虽倒伏并未死亡,但是顶部枯梢严

重,短小的同化枝仅从老枝的叶芽处簇生,且由于较低的光合作用,风蚀母株的同化枝无法像沙埋分株一样再迅速进行高生长和粗生长而成长为当年生小枝。这种营养供给不足导致生长不良的表现从母株底部到中部到顶部逐步加强。依此可以推断,如果在风蚀继续加重或资源供给不足以支撑母株生长和存活的情况下,母株会采取从顶部至中部至底部逐步死亡的步骤,尽可能的争取存活的机率。

克隆整合对被整合克隆分株的成活与生长有重大意义^[20],关于克隆植物的生理整合,最令人信服和最具有生态学意义的证据之一来源于胁迫实验^[21-22]。本研究中由于长期严峻的风蚀作用沙拐枣母株的根系全部暴露在空气中,母株无法通过自身根系从土壤中获取营养水分,但由于母株与生长良好沙埋分株的相连,母株依然能够存活、生长并开花结果完成整个生活史进程,该结果也间接证明沙拐枣克隆整合的方向不仅可以在分株间进行传递,还可以从分株-母株间进行传递,否则母株及另一端断裂的水平根上的分株会直接死亡,当然,沙拐枣克隆整合的方向性还需要进一步的实验来证明。

综上所述,虽然本研究从光合生理、同化枝形态特征和果实生产的角度揭示了克隆植物沙拐枣的母株和克隆分株对环境异质性的响应,但这些研究还都处于初级阶段。面对不同的风蚀和沙埋,沙拐枣会采取何种生活史策略,今后还需从异质生境下的物候响应、繁殖策略及克隆生长等角度进一步开展生理生态学实验研究,来探讨沙拐枣种群对风沙环境的适应机制。

参考文献:

[1] AMSBERRY L,BAKER MA,EWANEHUK PJ, *et al.* Clonal integration and the expansion of *Phragmites australis*[J]. *Ecological Applications*, 2000, 10: 1 110-1 118.

[2] PENNINGS SC, CALLAWAY RM. The advantages of clonal integration under different ecological conditions: a community-wide test[J]. *Ecology*, 2000, 81:709-716.

[3] MAUN MA. Adaptations enhancing survival and establishment of seedlings on coastal dune systems[J]. *Vegetation*, 1994, 111:59-70.

[4] MAUN MA. Adaptations of Plants to burial in coastal sand dunes[J]. *Canadian Journal of Botany*, 1998, 76:713-738.

[5] BALDWIN KA, MAUN MA. Microenvironment of Lake Hu-

ron sand dunes[J]. *Canadian Journal of Botany*, 1983, 61: 241-255.

[6] SYKES MT, WILSON JB. An experimental investigation into the response of New Zealand sand dune species to different depths of burial by sand[J]. *Acta Botanica Neerlandica*, 1990, 39:171-181.

[7] YU F H, CHEN Y F, DONG M. Clonal integration enhances survival and performance of *Potentilla anserina*, suffering from partial sand burial on Ordos plateau, China[J]. *Evolutionary Ecology*, 2002, 15: 303-318.

[8] 刘凤红,叶学华,于飞海,等.毛乌素沙地游击型克隆半灌木羊柴对局部沙埋的反应[J].植物生态学报, 2006, **30**(2): 278-285.

- LIU F H, YE X H, YU F H, *et al.* Clonal integration modifies responses of *Hedysarum laeve* to local sand burial in Mu Us sand land[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2006, **30**(2):278-285.
- [9] YU F H, WANG N, HE W M, *et al.* Adaptation of rhizome connections in drylands: Increasing tolerance of clones to wind erosion[J]. *Annals of Botany*, 2008,102: 571-577.
- [10] 张孝仁,徐先英. 沙拐枣属种间抗干旱抗风蚀性比较试验研究[J]. 干旱区资源与环境, 1992, **6**(4): 56-62.
- ZHANG X R, XU X Y. Comparative test in resistances to drought and wind erosion between *Calligonum species* [J]. *Journal of Arid Land Resources Environment*, 1992, **6**(4): 56-62.
- [11] ROILLOA SR, RETUERTO R. Small-scale heterogeneity in soil quality influences photosynthetic efficiency and habitat selection in a clonal plant[J]. *Annals of Botany*, 2006, **98** (5): 1 043 -1 052.
- [12] ARNON D. Copper enzymes in chloroplast, poly phenoloxidase in *Beta vulgaris*[J]. *Plant Physiol.*, 1949, 24 :1-25
- [13] 马 洋,王雪芹,张波,等. 风蚀和沙埋对塔克拉玛干沙漠南缘骆驼刺水分和光合作用的影响[J]. 植物生态学报, 2014, **38**(5): 491-498.
- MA Y, WANG X Q, ZHANG B, *et al.* Effects of wind erosion and sand burial on water relations and photosynthesis in *Alhagi sparsifolia* in the southern edge of the Taklimakan Desert[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, **38**(5): 491-498.
- [14] BRIAN W. Clonal plants in a spatially heterogeneous environment: effects of integration on Serengeti grassland response to defoliation and urine-hits from grazing mammals [J]. *Plant Ecology*, 2002, 159:15-22.
- [15] GIVNISH TJ. Ecological constraints on the evolution of plasticity in plants. (Special issue: Developmental plasticity in plants[J]. *Evolutionary Ecology*, 2002, **16**(3) :213-242.
- [16] 朱军涛,李向义,张希明,等. 昆仑山北坡不同海拔塔里木沙拐枣的光合生理生态特性[J]. 生态学报, 2011, **31**(3): 611-619.
- ZHU J T, LI X Y, ZHANG X M, *et al.* Photosynthetically and ecophysiological characteristics of *Calligonum roborowskii* in different altitudes on the northern slope of Kunlun Mountain[J]. *Acta Ecological Sinica*, 2011, **31**(3): 611-619.
- [17] 祁 建,马克明,张育新. 辽东栎(*Quercus liaotungensis*)叶特性海拔梯度的变化及其环境解释[J]. 生态学报, 2007, **3** (27):930-936.
- QI J, MA K M, ZHANG Y X. The altitudinal variation of leaf traits of *Quercus liaotungensis* and associated environmental explanations [J]. *Acta Ecological Sinica*, 2007, **3** (27):930-936.
- [18] PENG F, XUE X, YOU Q G, ZHOU X H, WANG T. Warming effects on carbon release in a permafrost area of Qinghai Tibet Plateau[J]. *Environmental Earth Sciences*, 2014, **73** (1):57-66.
- [19] 赵长明,魏小平,尉秋实,等. 民勤绿洲荒漠过渡带植物白刺和梭梭光合特性[J]. 生态学报, 2005, **25**(8):1 908-1 913.
- ZHAO C M, WEI X P, YU Q S, *et al.* Photosynthetic characteristics of *Nitraria tangutorum* and *Haloxyylon ammodendron* in the ecotone between oasis and desert in Minqin, Region, Country[J]. *Acta Ecological Sinica*, 2005, **25**(8): 1 908-1 913.
- [20] LAMBERS H, CHAPIN III FS, PONS TL. *Plant physiological Ecology*[M]. Springer Science Business Media, New York, Second Edition, 2008:101-107.
- [21] 汤俊兵,肖 燕,安树青. 根茎克隆植物生态学研究进展[J]. 生态学报, 2010, **30**(11): 3 028-3 036.
- TANG J B, XIAO Y, AN S Q. Advance of studies on rhizomatous clonal plants ecology [J]. *Acta Ecological Sinica*, 2010, **30**(11): 3 028-3 036.
- [22] LI DZ, TAKALLASHI S. Particularities of clonal Plant species induced by Physiological integration[J]. *Grassland Science*, 2003, **49**(4):395-402.

(编辑:潘新社)