

克隆整合对无芒雀麦在异质性盐分环境中存活和生长的影响

杨慧玲^{1,2}, 薛瑞丽¹, 叶永忠¹, 王会勤¹, 董鸣², 黄振英^{2,*}

(1. 河南农业大学生命科学学院, 郑州 450002; 2. 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

摘要:无芒雀麦是浑善达克沙地植物群落中占优势的多年生根茎禾草。研究了克隆整合特性对无芒雀麦在异质性盐分环境中存活和生长的影响。结果表明,克隆整合显著提高了无芒雀麦分株在高盐环境中的存活能力,耗-益分析表明无芒雀麦在高盐斑块中分株的生物量、分株数、根茎节数和根茎总长显著受益于克隆整合,而与之相连的非盐分斑块中的分株却没有产生显著的损耗。因而,克隆整合特性是无芒雀麦对异质性环境形成的重要适应对策,它使无芒雀麦能够扩展到不适合植物生长的高盐分斑块中,从而增加了无芒雀麦在浑善达克沙地中的存活和生长,提高了其在半干旱沙化地区的适合度。

关键词:浑善达克沙地;无芒雀麦;异质性盐分环境;克隆整合;适应对策

文章编号:1000-0933(2009)06-2827-08 中图分类号:Q142.9, Q145, Q948 文献标识码:A

Effects of clonal integration on growth and survival of *Bromus inermis* (Poaceae) in heterogeneous saline environments of the Otindag Sandland

YANG Hui-Ling^{1,2}, XUE Rui-Li¹, YE Yong-Zhong¹, WANG Hui-Qin¹, DONG Ming², HUANG Zhen-Ying^{2,*}

1 College of Life Science, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China

2 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(6): 2827 ~ 2834.

Abstract: *Bromus inermis* Leyss. is a dominant rhizomatous grass in the Otindag Sandland of North China, where the environment is heterogeneous, and non-saline, low-saline, and high-saline patches form a mosaic of habitats. Ramets of *B. inermis* simultaneously inhabit many patches at different salinity levels. We hypothesized that clonal fragments in high-saline patches benefit from clonal integration. A factorial greenhouse pot experiment with salinity and rhizome-severing as main effects was conducted in which each clonal fragment consisted of two interconnected ramets. In one treatment, the proximal part of the clonal fragment received a salt treatment (300 mmol/L NaCl solution), and in another treatment the distal part received a salt treatment. Rhizome connections between neighboring ramets were severed or left intact. Rhizome severing dramatically decreased survival of salt-treated ramets. A cost-benefit analysis based on biomass production, number of shoots, number of rhizome nodes, and total rhizome length showed that untreated ramets supported connected ramets treated with salt by clonal integration but did not incur any cost from resource export. We speculate that clonal integration may be an important adaptation of *B. inermis* to heterogeneous saline environments that increases its growth and survival, and thus fitness, in semiarid sandy lands.

Key Words: adaptive strategy; *Bromus inermis*; clonal integration; heterogeneous saline environments; Otindag Sandland

基金项目:中国科学院西部行动计划资助项目(KZCX2-XB2-01);国家自然科学基金面上资助项目(30570281, 30872074);国家科技基础条件平台建设子资助项目(2005DKA21006);中国博士后科学基金资助项目(20080430589);郑州市科技攻关资助项目(064SGDN19194-2, 074SCCG36112-2)

收稿日期:2008-09-18; 修订日期:2008-12-30

致谢:感谢美国 Kentucky 大学的 Carol Baskin 和 Jerry Baskin 教授对英文摘要的润色。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhenying@ibcas.ac.cn

盐分胁迫是一个世界性问题,但在干旱和半干旱地区,它尤其受到关注^[1]。位于中国半干旱区的浑善达克沙地,强烈的地表蒸腾、稀少的降水、盐化度较高的地下水以及过去几十年人类活动的严重干扰,造成其草地上盐化斑块的不断扩大及盐化程度的不断提高^[2]。在这些草地上生长着许多耐盐的克隆植物(具有克隆生长或无性繁殖习性的植物)如金戴戴(*Halerpestes ruthenica*)、水葫芦苗(*Halerpestes cymbalaria*)、鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)、寸草苔(*Carex duriuscula*)、无芒雀麦(*Bromus inermis*),芦苇(*Phragmites australis*)等,和一些盐生非克隆植物如角碱蓬(*Suaeda corniculata*)、碱蓬(*S. glauca*)、尖叶盐爪爪(*Kalidium cuspidatum*)、小红柳(*Salix microstachya*)、滨藜(*Atriplex sibirica*)等^[3]。

盐生环境对植物的生长、发育、繁殖以及分布等生理生态特征具有重要影响。许多研究表明高浓度盐分减缓植物种子的萌发和幼苗的生长^[4~6],然而植物种类不同,它们对盐分的敏感和忍耐程度也不相同^[7,8],即使同一植物在不同发育时期对盐分的忍耐程度也不同^[9,10]。克隆植物通过匍匐茎或根状茎进行水平扩展,其克隆分株(无性系小株)可能占据不同资源水平的生境空间,由于其相邻分株在一定时间内通过匍匐茎或根状茎相互连接,从而使得相连分株间可以实现光合产物、水分、养分等资源的传递,这一现象被称为克隆整合(或克隆内生理整合)^[11,12]。一些研究显示,克隆整合可能会增强克隆植物在异质性生境(生物的环境要素在空间和/或时间上的非均匀分布)中的存活与生长^[12~18]。

目前关于植物对盐化土壤的生理和形态学反应的研究大多局限于非克隆植物(non-clonal plant),主要是一些非克隆盐生植物^[19~21]以及非克隆甜土植物^[22~24]的研究。对于克隆植物对盐化土壤反应的研究,在国内外均比较缺乏^[13,15,16,25~27]。

无芒雀麦(*Bromus inermis* Leyss.)是浑善达克沙地植被群落中占优势的多年生根状茎克隆草本植物,它不仅对干旱、盐分、寒冷等具有较强的适应性,而且还是一种著名的优良牧草。本文以无芒雀麦为研究材料进行温室控制实验,通过研究:(1)克隆整合是否提高无芒雀麦克隆分株在高盐环境中的存活能力;(2)克隆整合是否增加无芒雀麦存活克隆分株的生长,试图理解克隆整合特性能否通过缓解盐分对无芒雀麦存活和生长的胁迫而提高其在半干旱沙化地区的适合度,从而理解植物对环境的适应对策。

1 材料与方法

1.1 研究地点概况

本研究在中国科学院植物研究所浑善达克沙地生态研究站(OSES;42°53'~42°58'N, 116°01'~116°08'E, 海拔1317m)进行。研究站位于内蒙古正蓝旗浑善达克沙地腹地,该地属于半干旱区,年平均温度1.8℃,极端最低温度-40℃,≥10℃年积温为2000℃,年降雨量367.1mm,最高和最低月平均气温分别出现在7月和1月,年最高和最低月平均降雨量也分别出现在7月份和1月份^①。

1.2 实验设计与研究方法

2005年6月底,在OSES附近自然分布的4个相距很远的无芒雀麦群落中,分别将6个克隆片断(每个克隆片段由2个相连的新生定居分株组成)从母株上分离下来作为实验材料。由于采样地任何两个无芒雀麦种群相距至少1000m,同时,它们之间又由鹅绒委陵菜(*P. anserina*)和(或)草地凤毛菊(*Saussurea Amara*)分开,因此,这采样植株被认为属于4个不同的基株(基因型)^[28]。在这些分株对中,更接近母本分株的被称为近端分株(proximal ramets),而另一个则被称为远端分株(distal ramets)。选择一对直径和高度均为25cm×20cm的黑色塑料钵,分别装入沙子并洒水压实至12cm高,然后沿着每个营养钵的边缘从上向下剪一条细缝,并在细缝下端开一个小孔。同一克隆片断的近端分株和远端分株分别种植在OSES一塑料大棚内的这样一对营养钵中。种植时,经过细缝小心地使近端和远端分株之间的根状茎通过营养钵的小孔,然后用塑料胶带把两个营养钵的细缝封好以免泄漏沙、水和营养液,最后再覆盖6cm沙子于根状茎表面。实验所用的沙土取自当地流动沙丘,沙子在实验前用去离子水冲洗以洗去盐分。

^① 内蒙古正蓝旗气象资料,来自于正蓝旗气象局

经过2周的恢复培养,2005年7月3日开始对克隆片断进行处理:保持克隆片断的一个分株处于自然生长状态,而给予另一分株 $300\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的高盐(NaCl)处理。同时,半数实验克隆片断近端和远端分株间的根状茎连接被切断。因此,该实验是以盐分和根状茎连接状态为处理的两因子实验,包括6个处理(表1)。每个处理4个重复。施加盐分处理的塑料钵每天施加一次 $1000\text{ ml }300\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ NaCl}$ 溶液,不施加盐分的塑料钵则施加相同体积的自来水,钵中多余水分可以自由排出。为了防止营养限制,每周对每个营养钵施加 10 ml N-P-K 营养液($4.373\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}\text{ NH}_4\text{NO}_3$, $2.063\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}\text{ NaH}_2\text{PO}_4$, $2.876\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}\text{ KCl}$)。

表1 实验设计

Table 1 Experimental design

处理代码 Treatment code	近端分株条件 Proximal ramets	根状茎连接状况 Rhizome connection	远端分株条件 Distal ramets
UT-UT	不处理 Untreated	连接 Intact	不处理 Untreated
UT UT	不处理 Untreated	切断 Severed	不处理 Untreated
UT-300	不处理 Untreated	连接 Intact	300 mmol/L NaCl 处理 300 mmol/L NaCl treated
UT 300	不处理 Untreated	切断 Severed	300 mmol/L NaCl 处理 300 mmol/L NaCl treated
300-UT	300 mmol/L NaCl 处理 300 mmol/L NaCl treated	连接 Intact	不处理 Untreated
300 UT	300 mmol/L NaCl 处理 300 mmol/L NaCl treated	切断 Severed	不处理 Untreated

本实验持续8周,期间,塑料大棚内温度 $10\sim35^\circ\text{C}$,相对湿度 $12\%\sim36\%$,光照强度约为温室外光照的83%。实验结束时,对每个克隆片断的两个营养钵内的植物材料分别予以收获。收获时,清数每个营养钵内的分株数(分株至少有一片叶子突破沙层)、叶片数、根茎节数,测量根茎总长。收获后,将每个营养钵内的植株分为地上(包括另测的叶片)和地下部分置于烘箱内,在 70°C 下烘48 h,在万分之一天平下称量。实验过程中,植株没有开花。

1.3 数据分析

采用One- 和 two-way ANOVA 分析盐分处理(S)和根状茎连接状态(R)对克隆片断、远端分株和近端分株的生物量(以及地上和地下部生物量)、分株数、叶片数、根茎节数和根茎总长的影响。如果差异显著,则用LSD进行多重比较。

对克隆整合的耗-益分析(cost-benefit analysis)如下:如果保持分株间的连接能使近端分株和远端分株生物量、分株数、根茎节数和根茎总长增加,则指示克隆整合的收益;相反,如果保持分株间的连接导致近端和远端分株生物量、分株数、根茎节数和根茎总长减少,则指示克隆整合的耗费^[15,17,29,30]。

2 结果

2.1 克隆片断的表型特征

盐分(S)、连接效应(R)以及它们的交互作用($S \times R$)显著影响克隆片段的总生物量、分株数、叶片数、根茎节数和根茎总长(表2)。当分株间的根状茎处于连接状态时,局部分株遭受高盐处理并不影响整个克隆片段的生物量、分株数、根茎节数和根茎总长,但克隆片段的叶片数却显著减少(UT-UT vs. UT-300 vs. 300-UT;图1~图3);当分株间的根状茎连接切断时,局部分株遭受高盐处理会使克隆片断的生物量、分株数、叶片数、根茎节数和根茎总长均显著降低(UT||UT vs. UT||300; UT||UT vs. 300||UT;图1~图3)。当没有分株遭受高盐处理时,克隆片断的所有这些生长指标对根状茎的连接状态反应不显著(UT||UT vs. UT-UT;图1~图3)。

2.2 近端分株的表型特征

盐分(S)、连接效应(R)以及它们的交互作用($S \times R$)显著影响近端分株的生物量、分株数、叶片数、平均

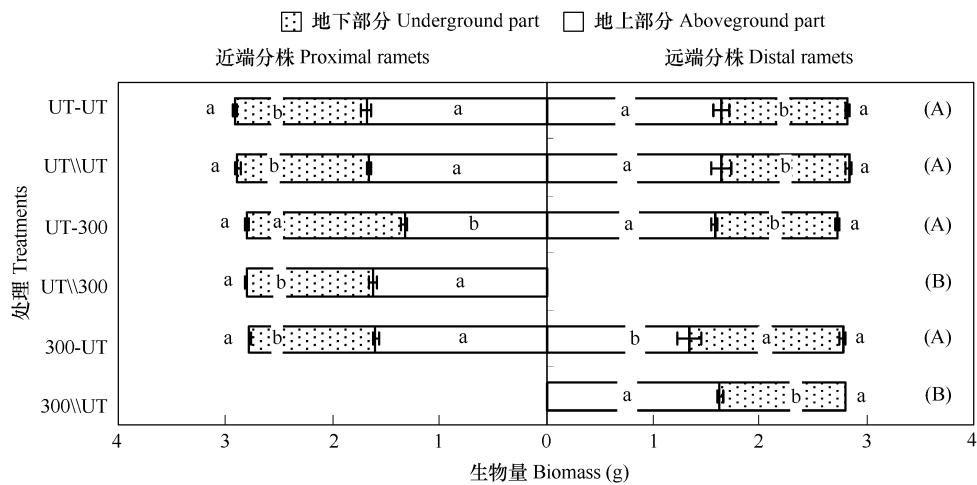


图 1 近端分株和远端分株的生物量

Fig. 1 Biomass in proximal and distal ramets

整个克隆片断的生物量是近端分株和远端分株生物量之和；相同的小写字母表示近端分株(或远端分株)的处理间在 $P < 0.05$ 水平上没有显著差异，柱体右侧的相同大写字母表示整个克隆片断的处理间在 $P < 0.05$ 水平上没有显著差异；处理代码同表 1 Data are the mean with SE；Biomass for clonal fragment is the sum of proximal ramets' and distal ramets'；For proximal and distal ramets, separately, horizontal bars sharing the same lowercase letter are not different at $P < 0.05$ ；Characters of clonal fragment marked by the same uppercase letter within parentheses are not different at $P < 0.05$ ；Treatments are coded as in Table 1

叶片重、根茎节数和根茎总长(表 2)。当保持分株间根茎连接时,遭受高盐处理与否并不显著影响近端分株的生物量、分株数、根茎节数和根茎总长(UT-UT vs. UT-300 vs. 300-UT; 图 1 ~ 图 3);然而,遭受高盐处理幼苗的叶片数和平均叶片重虽与对照没有显著差异(300-UT vs. UT-UT; 图 2),却显著高于与遭受高盐处理的远端分株相连的近端分株的叶片数和平均叶片重(300-UT vs. UT-300; 图 2)。高盐处理幼苗的地上部生物量也出现与此相似的现象,而地下部分生物量却正好相反,显著低于与遭受高盐处理的远端分株相连的近端分株的地下部生物量(300-UT vs. UT-300; 图 1)。当切断分株间的根茎连接时,遭受高盐处理(300\UT)的近端分株不能存活。当不遭受高盐处理时,近端分株的生物量、分株数、根茎节数和根茎总长对根状茎的连接状态反应不显著(UT-UT vs. UT\UT; UT-300 vs. UT\300, 图 1 ~ 图 3),但叶片数、平均叶片重、地上和地下部生物量却在远端分株遭受高盐处理时受根状茎的连接与否的显著影响(UT -300 vs. UT\300)。

表 2 盐分处理(S)、根状茎连接状况(R)对克隆片断、近端分株和远端分株生长特征影响的F值

Table 2 F-values of two-way ANOVA for the effects of soil salinity (S) and rhizome connection (R) on the growth characters of whole clonal fragment, and its proximal and distal ramets, respectively

生长指标 Characters	克隆片断 Clonal fragment			近端分株 Proximal ramets			远端分株 Distal ramets		
	S	R	S × R	S	R	S × R	S	R	S × R
生物量 Biomass	274.7	849.9	208.8	835.3	752.4	738.0	922.1	809.6	841.5
	*	*	*	*	*	*	*	*	*
分株数 Number of shoots	128.0	392.0	98.0	256.0	196.0	196.0	256.0	196.0	196.0
	*	*	*	*	*	*	*	*	*
叶片数 Number of leaves	514.1	1178.8	312.1	688.2	520.2	760.2	1137.3	901.3	1249.3
	*	*	*	*	*	*	*	*	*
平均叶片重 Average leaf weight	-	-	-	431.2	297.2	438.0	376.3	248.0	404.3
	-	-	-	*	*	*	*	*	*
根茎节数 Number of rhizome nodes	80.0	320.0	80.0	77.2	73.5	45.5	51.4	40.1	34.8
	*	*	*	*	*	*	*	*	*
根茎总长 Total rhizome length	240.6	1245.0	308.2	236.3	256.7	222.1	179.0	211.4	167.9
	*	*	*	*	*	*	*	*	*

* - $P < 0.05$

2.3 远端分株的表型特征

盐分(S)、连接效应(R)以及它们的交互作用(S×R)显著影响远端分株的生物量、分株数、叶片数和平均叶片重、根茎节数和根茎总长(表2)。当保持分株间的根茎连接时,远端分株的生物量、分株数、根茎节数和根茎总长对远端分株是否遭受高盐处理反应不显著(UT-UT vs. UT-300 vs. 300-UT;图1~图3);然而,高盐处理幼苗的叶片数和平均叶片重虽与对照没有显著差异(300-UT vs. UT-UT),却显著高于与遭受盐分处理的近端分株相连的远端分株的叶片数和平均叶片重,其地上部生物量也有相似现象,而其地下部分生物量却正好相反,显著低于与遭受高盐处理的近端分株相连的远端分株的生物量(300-UT vs. UT-300)。当切断根茎连接时,遭受高盐处理(UT||300)的远端分株不能存活。当不遭受高盐处理时,远端分株的生物量、分株数、根茎节数和根茎总长对根状茎的连接状态反应不显著(UT-UT vs. UT||UT; 300-UT vs. 300||UT;图1~图3),但叶片数、平均叶片重、地上和地下部生物量在近端分株遭受高盐处理时却受根状茎连接与否的显著影响(300-UT vs. 300||UT)。

2.4 克隆整合的耗-益分析

保持根状茎连接时,遭受高盐处理并不显著影响近端或远端分株的生物量、分株数、根茎节数和根茎总长,整个克隆片段的生物量、分株数、根茎节数和根茎总长也没有显著变化,而切断根状茎连接时,遭受高盐处理的近端或远端分株就不能存活,可见,克隆整合使遭受高盐处理的无芒雀麦分株显著受益,然而未使不遭受高盐处理的分株产生显著的耗费。

3 讨论

研究表明,克隆整合能够使 *Fragaria chiloensis* 在极端干旱和弱光(1%自然光)中存活^[31],使鄂尔多斯高原固沙禾草沙鞭(*Psammochloa villosa*)在水分短缺、蒸散剧烈、养分贫瘠、生境斑块化和经常遭受干扰的沙化草地生境中存活^[32]。克隆整合还可以使 *P. australis* 侵入土壤盐度很高但极度缺氧的低海拔沼泽^[25],使非盐生植物 *Hydrocotyle bonariensis* 扩展到只有盐生植物才能存活的盐沼中^[13],使 *Spartina patens* 和 *Distichlis spicata* 扩展到裸露且干扰严重的生境中^[16]。可见,克隆整合使克隆植物可以成功适应多种环境压力(尤其是在高度异质性环境中),并使其具有更大的生态邻域。这些结果暗示了克隆整合可能有助于无芒雀麦在生境斑块化的浑善达克沙地环境中存活和生长。

当切断分株间的根茎时,遭受高盐处理的近端(或远端)分株均不能存活,整个克隆片段的生物量、分株数、根茎节数和根茎总长显著减少(图1~图3)。当保持根状茎连接时,遭受高盐处理的分株的生物量、地上

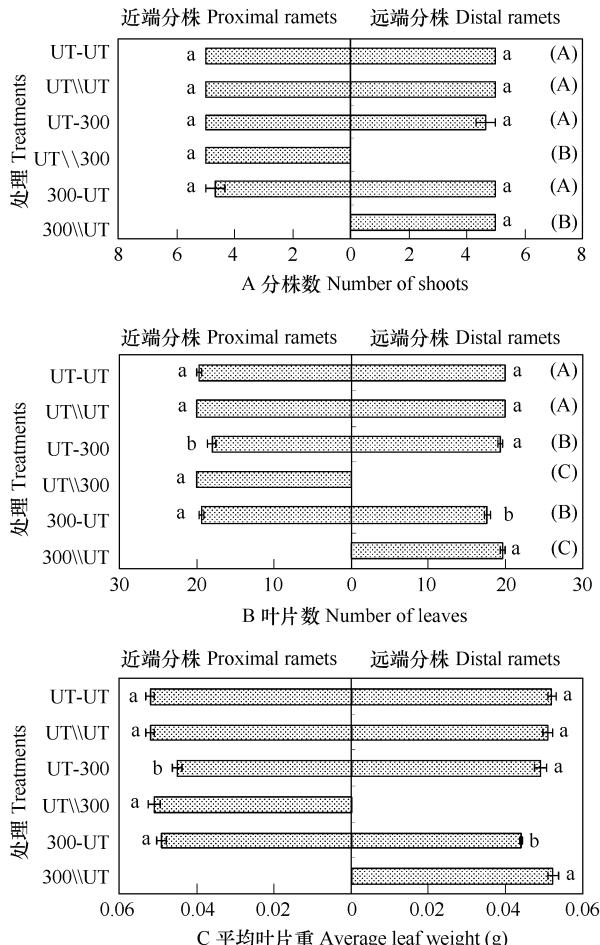


图2 近端分株和远端分株的(A)分株数,(B)叶片数,(C)平均叶片重

Fig. 2 (A) Number of shoots, (B) number of leaves and (C) average leaf weight of the proximal and distal ramets

整个克隆片断的前两种指标是近端分株和远端分株相应指标之和;相同的小写字母表示近端分株(或远端分株)的处理间在 $P < 0.05$ 水平上没有显著差异;柱体右侧的相同大写字母表示整个克隆片段的处理间在 $P < 0.05$ 水平上没有显著差异;处理代码同表1

The date is mean with SE; The anterior two characters for clonal fragment are the sum of proximal ramets' and distal ramets'; For proximal and distal ramets, separately, horizontal bars sharing the same lowercase letter are not different at $P < 0.05$; Characters of clonal fragment marked by the same uppercase letter within parentheses are not different at $P < 0.05$; Treatments are coded as in Table 1

使 *Spartina patens* 和 *Distichlis spicata* 扩展到裸露且干扰严重的生境中^[16]。可见,克隆整合使克隆植物可以成功适应多种环境压力(尤其是在高度异质性环境中),并使其具有更大的生态邻域。这些结果暗示了克隆整合可能有助于无芒雀麦在生境斑块化的浑善达克沙地环境中存活和生长。

当切断分株间的根茎时,遭受高盐处理的近端(或远端)分株均不能存活,整个克隆片段的生物量、分株数、根茎节数和根茎总长显著减少(图1~图3)。当保持根状茎连接时,遭受高盐处理的分株的生物量、地上

和地下部生物量、分株数、叶片数、平均叶片重、根茎节数和根茎总长与未遭受盐分处理的对照分株没有显著差异(图1~图3);然而,与其相连的未遭受高盐处理的分株的地上部生物量、叶片数、平均叶片重却显著低于对照分株,而地下部生物量却显著高于对照分株(图1,图2);同时,整个克隆片段的生物量、分株数、根茎节数和根茎总长也没有受到影响(图1~图3)。可见,保持根状茎连接时,遭受和未遭受高盐处理的分株的生长均没有受到显著影响,但未遭受高盐处理的分株改变了其生物量分配模式,减少了对其地上部,尤其是叶片生物量的分配,而增加了其地下部生物量的分配。由于受到相连遭受高盐分株所产生的强汇的影响,无芒雀麦未遭受高盐处理的分株资源吸收结构显著增加,从而输送更多的资源如水分和养分给遭受高盐处理的分株促其生长,这可能是遭受高盐分株未遭受显著损耗的可能原因之一。这种观点被许多类似的克隆植物克隆整合特性的研究所认同^[11,12,14,30,33]。

当无芒雀麦克隆片断部分分株遭受高盐胁迫时,保持根状茎连接不仅使其可以存活而且其生长状况(如生物量、分株数、根茎节数和根茎总长等生长指标)也与对照分株无显著区别,同时与之相连的非盐分胁迫分株的这些生长指标又没有发生显著变化,可见,克隆整合使遭受高盐胁迫的无芒雀麦分株显著受益,然而未使与其相连的非胁迫分株产生显著的耗费。这类似于在克隆植物 *H. bonariensis* 的部分分株遭受盐分胁迫时发现的现象^[13]。Slade 和 Hutchings^[17,34]在 *Glechoma hederacea* 部分分株遭受养分胁迫和遮荫时也发现了这一现象。此外,类似的现象还在其他物种如 *Carex arenaria* 遭受病原体浸染^[35]和 *P. anserina* 遭受干旱胁迫^[30]时发现。然而,Salzman 和 Parker^[15]发现克隆整合使 *Ambrosia psilostachya* 遭受盐分胁迫分株显著受益,但也让不遭受盐分胁迫的分株产生了显著的损耗,这就暗示了克隆整合的性质和时空格局可能具有种类特异性,克隆整合对克隆生长贡献的性质和程度可因种类而异^[32]。

当克隆片断不遭受高盐处理时,分株和克隆片断的生物量、分株数和叶片数对根状茎的连接状态反应不显著(图1,2)。可见,克隆整合是无芒雀麦以及类似的克隆植物对时空异质性环境的重要适应对策之一^[11,12,36]。尤其对于生长在资源贫瘠生境中的克隆植物而言,相连分株间强的克隆整合作用可能是其对恶劣环境的一个重要适应特征^[18]。由于浑善达克沙地中非盐化斑块、低盐化斑块以及高盐化斑块以镶嵌状排列在一起,通过克隆整合,无芒雀麦能够扩展到不适应非盐生植物生长和存活的盐分斑块中,从而增加了无芒雀麦在浑善达克沙地中的存活和生长,提高了它的适合度。

由于克隆整合的存在,克隆植物比非克隆植物具有较大的生态邻域,因而对提高沙丘斑块的植被盖度,稳定沙丘土壤基质,增强景观抗风沙蚀积的能力更加有效。在干旱半干旱区退化的沙丘环境中,重点利用和管理克隆植物,将会高效地加快当地的生态恢复进程。

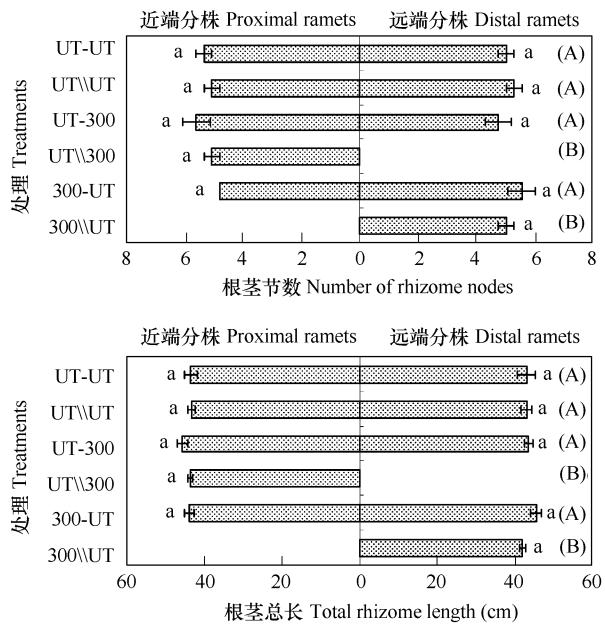


图3 近端分株和远端分株的根茎节数、根茎总长

Fig. 3 Number of rhizome nodes and total rhizome length of the proximal and distal ramets

整个克隆片段的这两种指标是近端分株和远端分株的相应指标之和;相同的小写字母表示近端分株(或远端分株)的处理间在 $P < 0.05$ 水平上没有显著差异;柱体右侧的相同大写字母表示整个克隆片段的处理间在 $P < 0.05$ 水平上没有显著差异;处理代码同表1 These two characters for clonal fragment are the sum of proximal ramets' and distal ramets'; For proximal and distal ramets, separately, horizontal bars sharing the same lowercase letter are not different at $P < 0.05$; Characters of clonal fragment marked by the same uppercase letter within parentheses are not different at $P < 0.05$; Treatments are coded as in Table 1

References:

- [1] Ramoliya P J, Pandey A N. Effect of increasing salt concentration on emergence, growth and survival of seedlings of *Salvadora oleoides* (Salvadoraceae). *Journal of Arid Environments*, 2002, 51: 121—132.
- [2] Peng Y, Jiang G M, Liu M Z, et al. Potential of combating desertification in Hunshandake Sandland through nature reserve. *Environmental Management*, 2004, 35: 1—9.
- [3] Song C Y, Guo K. Relationship between plant community and soil on the inter-dune lowland in the middle of Otindag sand land. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(1): 40—49.
- [4] Bani-Aameur F, Sippl-Michmerhuizen J. Germination and seedling survival of Argan (*Argania spinosa*) under experimental saline conditions. *Journal of Arid Environments*, 2001, 49: 533—540.
- [5] Garg B K, Gupta I C. Saline Wastelands Environment and Plant Growth. India, Jodhpur: Scientific Publishers, 1997.
- [6] Wang D, Poss J A, Donovan T J, et al. Biophysical properties and biomass production of elephant grass under saline conditions. *Journal of Arid Environments*, 2002, 52: 447—456.
- [7] Brady N C, Weil R R. The Nature and Properties of Soils (11th edition). Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall, Inc, 1996.
- [8] Troeh F R, Thompson L M. Soils and Soil Fertility. New York: Oxford University Press, 1993.
- [9] Johnson D W, Smith S E, Dobrenz A K. Genetic and phenotypic relationships in response to NaCl at different developmental stages in alfalfa. *Theoretical and Applied Genetics*, 1992, 83: 833—838.
- [10] Lauchli A, Epstein E. Plant responses to saline and sodic conditions. In: Tanji K K ed. Agricultural Salinity Assessment and Management. New York: American Society of Civil Engineering, 1990.
- [11] Marshall C. Source-sink relations of interconnected ramets. In: van Groenendaal J, de Kroon H, eds. Clonal Growth in Plants: Regulation and Function. The Netherlands: The Hague, SPB Academic Publishing, 1990.
- [12] Pitelka L F, Ashmun J W. Physiology and integration of ramets in clonal plants. In: Jackson J, Buss L, Cook R, eds. Population Biology and Evolution of Clonal Organisms. New Haven: Yale University Press, 1985.
- [13] Evans J P, Whitney S. Clonal integration across a salt gradient by a nonhalophyte *Hydrocotyle bonariensis* (Apiaceae). *American Journal of Botany*, 1992, 79: 1344—1347.
- [14] Hartnett D, Bazzaz F A. Physiological integration among intrACLONAL ramets in *Solidago canadensis*. *Ecology*, 1983, 64: 779—788.
- [15] Salzman A G, Parker M A. Neighbors ameliorate local salinity stress for a rhizomatous plant in a heterogeneous environment. *Oecologia*, 1985, 65: 273—277.
- [16] Shumway S W. Physiological integration among clonal ramets during invasion of disturbance patches in a New England salt marsh. *Annals of Botany*, 1995, 76: 225—233.
- [17] Slade A J, Hutchings M J. An analysis of the costs and benefits of physiological integration between ramets in the clonal perennial herb *Glechoma hederacea*. *Oecologia*, 1987, 73: 425—431.
- [18] Yang H L, Cao Z P, Zhu X W, et al. Effects of clonal integration on growth and survival of *Bromus inermis* (Poaceae) in response to burial in sand. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(5): 1723—1730.
- [19] Flowers T J, Troke P F, Yeo A R. The mechanisms of salt tolerance in halophytes. *Annual Review of Plant Physiology*, 1977, 28: 89—121.
- [20] Glenn E P, Brown J J. Effects of soil salt levels on the growth and water use efficiency of *Atriplex canescens* (Chenopodiaceae) varieties in drying soil. *American Journal of Botany*, 1998, 85: 10—16.
- [21] Ungar I A. Effect of salinity on seed germination, growth, and ion accumulation of *Atriplex patula* (Chenopodiaceae). *American Journal of Botany*, 1996, 83: 604—607.
- [22] Greenway H, Munns R. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Annual Review of Plant Physiology*, 1980, 31: 149—190.
- [23] Locy R D, Chang C C, Nielson B L, et al. Photosynthesis in salt-adapted heterotrophic tobacco cells and regenerated plants. *Plant Physiology*, 1996, 110: 321—328.
- [24] Wahid A, Masood I, Javed I H, et al. Phenotypic flexibility as marker of sodium chloride tolerance in sunflower genotypes. *Environmental and Experimental Botany*, 1999, 42: 85—94.
- [25] Amsberry L, Baker M A, Ewanchuk P J, et al. Clonal integration and the expansion of *Phragmites australis*. *Ecological Applications*, 2000, 10: 1110—1118.
- [26] Hester M W, McKee K L, Burdick D M, et al. Clonal integration in *Spartina patens* across a nitrogen and salinity gradient. *Canadian Journal of Botany*, 1994, 72: 767—770.

- [27] Pennings S C, Callaway R M. The advantages of clonal integration under different ecological conditions: a community-wide test. *Ecology*, 2000, 81: 709–716.
- [28] Lovett Doust L. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). III. Responses to light and nutrient supply. *Journal of Ecology*, 1987, 75: 555–568.
- [29] Evans J P. The effect of resource integration on fitness related traits in a clonal dune perennial *Hydrocotyle bonariensis*. *Oecologia*, 1991, 86: 268–275.
- [30] van Kleunen M, Stuefer J F. Quantifying the effects of reciprocal assimilate and water translocation in a clonal plant by the use of steam-girdling. *Oikos*, 1999, 85: 135–145.
- [31] Alpert P, Mooney H A. Resource sharing among ramets in the clonal herb *Fragaria chiloensis*. *Oecologia*, 1986, 70: 227–233.
- [32] Dong M. Effects of severing rhizome on clonal growth in rhizomatous grass species *Psammochloa villosa* and *Leymus secalinus*. *Acta Botanica Sinica*, 1999, 41: 194–198.
- [33] de Kroon H, Fransen B, van Rheenen J W A. High levels of inter-ramet water translocation in two rhizomatous *Carex* species, as quantified by deuterium labelling. *Oecologia*, 1996, 106: 73–84.
- [34] Slade A J, Hutchings M J. Clonal integration and plasticity in foraging behaviour in *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, 1987, 75: 1023–1036.
- [35] D'Hertefeldt T, van der Putten W H. Physiological integration of the clonal plant *Carex arenaria* and its response to soil-borne pathogens. *Oikos*, 1998, 81: 229–237.
- [36] de Kroon H, van Groenendael J. The Ecology and Evolution of Clonal Plants. Leiden: Backhuys Publishers, 1997.

参考文献:

- [3] 宋创业,郭柯.浑善达克沙地中部丘间低地植物群落分布与土壤环境关系.植物生态学报,2007,31(1):40~49.
- [18] 杨慧玲,曹志平,朱选伟,等.克隆整合对无芒雀麦(*Bromus inermis*)忍受沙埋能力的影响.生态学报,2007,27(5):1723~1730.
- [32] 董鸣.切断根茎对根茎禾草沙鞭和赖草克隆生长的影响.植物学报,1999,41:194~198.