

沙埋对白刺表型可塑性的影响

王林龙¹, 李清河^{1*}, 徐 军², 薛海霞¹, 江泽平¹

(1. 中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091;

2. 中国林业科学研究院沙漠林业实验中心, 内蒙古 磴口 015200)

摘要: [目的]为研究沙埋对白刺形态、生物量分配及光合特性的表型可塑性的影响, [方法]对扦插白刺, 进行0、5、10、15 cm沙埋处理, 待生长季结束后, 收集数据进行统计分析。 [结果]表明: 随着沙埋深度的增加, (1)株高、15 cm 茎径呈减小趋势, 不定根长与不定根直径呈先增大后减小的趋势。当沙埋深度为0、5、10、15 cm 时, 植株的株高依次为 62.82、55.90、52.38、49.24 cm, 15 cm 处茎基依次为 2.79、2.48、2.39、2.07 mm, 叶面积依次为 477.81、214.38、247.90、112.91 cm², 叶片数依次为 700.2、334.40、344.00、216.20 片, 不定根数依次为 6.40、3.80、2.80、3.40 根, 不定根长依次为 10.19、11.54、13.92、7.62 cm, 不定根直径依次为 1.51、1.95、1.65、1.19 mm; (2)枝与叶生物量、总生物量呈减小趋势, 而地下部分生物量呈先增大后减小的趋势, 地上生物量/地下生物量呈先减小后增大的趋势。当沙埋深度为0、5、10、15 cm 时, 植株的枝生物量依次为 6.29、4.20、3.09、2.75 g, 叶生物量依次为 3.93、2.52、3.31、1.28 g, 总生物量依次为 10.81、7.53、7.41、4.30 g, 地下部分生物量依次为 0.59、0.81、0.59、0.28 g, 地上生物量/地下生物量依次为 17.32、8.30、10.85、14.39; (3)净光合速率、蒸腾速率和气孔导度的日均值呈依次增加的趋势, 如沙埋深度为0、5、10、15 cm 时, 净光合速率的日均值依次为 8.06、9.39、9.72、11.25 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 蒸腾速率的日均值依次为 5.56、6.70、6.77、7.61 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 气孔导度的日均值依次为 0.28、0.31、0.31、0.36 $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。(4)沙埋深度5、10 cm 白刺的叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素(a+b)含量与对照组0 cm 的差异不显著, 当沙埋深度为15 cm 时, 叶绿素含量显著增大, 但叶绿素 a/b 值的变化不显著。 [结论]白刺形态、生物量分配以及叶绿素含量对不同沙埋深度的可塑性较强, 当沙埋深度为15 cm 时, 光合指标对沙埋才会产生显著差异。

关键词: 白刺; 沙埋; 表型可塑性; 形态特征; 光合特性

中图分类号: S793.9

文献标识码: A

Effects of Sand Burial on Phenotypic Plasticity of *Nitraria tangutorum*

WANG Lin-long¹, LI Qing-he¹, XU Jun², XUE Hai-xia¹, JIANG Ze-ping¹

(1. Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry; Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091, China; 2. Experimental Center for Desert Forestry, Chinese Academy of Forestry, Dengkou 015200, Inner Mongolia, China)

Abstract: [Objective] To understand the effect of sand burial on the phenotypic plasticity of *Nitraria tangutorum*, [Method] The cutting shoots of *N. tangutorum* were treated by sand burial under different depths (0, 5, 10, and 15 cm) and then to analyze the data collected. [Result] (1) With the increase of sand burial depth, the plant height, 15 cm stem diameter, leaf area, the amounts of leaf and adventitious root decreased, and the length or diameter of adventitious root increased at first and then decreased. It was found that when the sand burial depths were 0, 5, 10, and 15 cm, the heights of the plant were respectively 62.82, 55.90, 52.38, and 49.24 cm, the 15 cm stem diameters were respectively 2.79, 2.48, 2.39, and 2.07 mm, the leaf areas were 477.81, 214.38, 247.90,

收稿日期: 2015-01-11

基金项目: 国家自然科学基金项目(31470622); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(CAFYBB2014QA034)

作者简介: 王林龙(1988—), 男, 硕士研究生, 主要从事植物逆境生理生态方面的研究。

* 通讯作者: 李清河, 博士, 研究员, 主要从事植物逆境生理生态学方面的研究. E-mail: tsinghel@caf.ac.cn

and 112.91 cm², the amounts of adventitious root were respectively 6.40, 3.80, 2.80, and 3.40, the lengths of adventitious root were respectively 10.19, 11.54, 13.92, 7.62 cm, the diameter of adventitious root were respectively 1.51, 1.95, 1.65, and 1.19 mm. (2) With the increase of sand burial depth, the above-ground biomass and the total biomass decreased, and the length, diameter of adventitious root and the below-ground biomass increased at first and then decreased, the biomass of above-ground/ the below-ground biomass first decreased then increased. It was found that when the sand burial depths were 0, 5, 10, and 15 cm, the branch biomasses were respectively 6.29, 4.20, 3.09, and 2.75 g, the leaf biomasses were respectively 3.93, 2.52, 3.31, and 1.28 g, the total biomasses were respectively 10.81, 7.53, 7.41, and 4.30 g, the below-ground biomasses were respectively 0.59, 0.81, 0.59, and 0.28 g, the biomass of above-ground/ the below-ground biomass respectively is 17.32、8.30、10.85、14.39. (3) The daily averages of net photosynthetic rate, transpiration rate and stomatal conductance of *N. tangutorum* increased gradually. It was found that when the sand burial depths were 0, 5, 10, and 15 cm, the daily averages of net photosynthetic rate were respectively 8.06, 9.39, 9.72, and 11.25 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, the daily averages of transpiration rate were respectively 5.56, 6.70, 6.77, and 7.61 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, the daily averages of stomatal conductance were respectively 0.28, 0.31, 0.31, and 0.36 $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. (4) Compared with the CK, the difference of chlorophyll contents of *N. tangutorum* was not significant. When the depth was 15 cm, the chlorophyll contents of *N. tangutorum* increased significantly, but the differences of the ratio of the chlorophyll a and Chlorophyll b were not significant. [**Conclusion**] The phenotypic plasticity of morphology, biomass allocation and photosynthesis of *N. tangutorum* were greater under different sand burial depth, and when the sand burial depth was 15 cm, the differences of photosynthetic parameters of *N. tangutorum* responded to different sand burial depth were significant.

Keywords: *Nitraria tangutorum*; sand burial; phenotypic plasticity; morphology traits; photosynthesis

表型可塑性是指同一个基因型对不同环境响应而产生不同表型的特性^[1-4]。可塑性能够使植物改变形状、生理和发展性状,最大限度地达到其表型与生存环境相一致而缓冲环境对生长和生殖产生的消极影响^[5]。目前,国内关于植物表型可塑性的研究,主要集中在对异质性大的非生物因子上,如光照、温度、水分和营养等^[6-8],而沙埋对沙生植物的研究相对较少。在内陆和沿海沙丘生态系统中,风沙运动是常见的现象^[9-11]。沙丘生态系统中,植物的种子、幼苗及成年植株往往遭受到不同程度的沙埋^[11-12],而由沙埋产生不同的土壤环境,会对沙丘植物的存活和生长造成一定的影响。沙埋是荒漠植物分布和建群的一个重要影响因子^[9,13-14],耐沙埋的沙丘植物主要是通过伸长茎和根以减小植株受沙埋的影响^[15-16]。目前,适中和短期的沙埋能够促进植物垂直生长^[15]、叶片数量^[17]和生物量分配^[10,16-19]。所以,了解沙埋对沙生植物存活、生长机制和繁殖的影响,对维护荒漠生态系统稳定具有一定的意义。

白刺(*Nitraria tangutorum* Bobr.)为蒺藜科(Zygophyllaceae)白刺属(*Nitraria*)落叶灌木,是干旱荒漠区

重要的建群植物种,主要分布在西藏东北部、甘肃、青海、新疆、内蒙古西部、宁夏西部、陕西北部的湖盆地区和风沙沿线,具有抗旱、抗风沙、耐盐碱、抗热、耐贫瘠等生态适应特性,对防风固沙,改良荒漠化土壤、保持沙区生态平衡等方面起着重要作用。目前,国内关于白刺的研究主要集中在白刺的生长季生理特征对不同生态因子的响应,如降雨^[20-23]、盐胁迫^[24-25]及沙埋,其中关于白刺对沙埋处理响应的研究,主要集中在种子的存活率及幼苗生长状况,而关于不同沙埋深度对白刺可塑性大小的影响研究相对较少。因此,本文以白刺为材料,进行不同沙埋深度处理,研究不同沙埋深度对白刺可塑性的影响,为提高我国荒漠地区引种造林效果提供参考。

1 研究区概况

试验地点位于内蒙古西部乌兰布和沙漠东北缘磴口县境内中国林业科学研究院沙漠林业实验中心的苗圃地,该地区气候属于温带大陆性季风气候,干燥少雨,昼夜温差大,日照时间长。年平均降水量144.5 mm,日照3 300 h,无霜期136~205 d,年平均气温7.6℃,年均蒸发量2 397.6 mm。

2 研究方法

2.1 试验设计

于2014年4月初,从同一生长良好、健康白刺母株上人工采集15根枝条用于扦插试验。所采集的枝条粗度均匀,长度一致,所选枝条的平均直径为 (3.79 ± 0.12) mm,平均长为 (3.92 ± 0.63) cm。随即将采集的枝条用生根粉ABT浸泡后,于中国林业科学研究院沙漠林业实验中心的苗圃地随机扦插白刺枝条(扦插白刺枝条与周围枝条保持50 cm的距离)。苗圃地土壤为黏土,由于降水稀少、气候干燥等原因,黏土常成龟裂状,试验前进行人工翻耕,深度约为20 cm,保证扦插条所处的土壤环境相一致。经过缓苗期后,待6月份幼苗长至20 cm左右,随机选择植株用上下开口的花盆(规格15 cm × 15 cm × 20 cm)套上并进行沙埋处理,沙埋深度为0、5、10、15 cm,其中0 cm为对照组CK,每个处理15个重复。

2.2 指标的测量

待生长季(2014年5-10月)结束后进行破坏性取样,用5 m钢卷尺和数显游标卡尺分别测定株高、根长和基茎、根直径;用Yaxin-1241叶面积仪(北京雅欣理仪科技有限公司)测定叶片面积;将采集的叶片、枝条、根系分别装入信封内烘干至恒质量(78℃,48 h),测定干质量;光合色素含量的测定参照陈建勋等^[26]的方法。

选择晴朗天气,6:00-18:00进行测定,每隔2 h测定1次,采用仪器Li-6400便携式光合作用测定系统(Li-6400, Li-cor, USA)测定叶片净光合速率(P_n , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、蒸腾速率(Tr , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、气孔导度(G_s , $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)等生理因子,完成全部测定内容后,利用叶面积仪Yaxin-1241测定叶面积,回算相应光合参数。

2.3 数据分析

对各项指标进行单因素方差分析及多重比较(Duncan法检验),所有分析在SPSS19.0软件下完成,图表采用Microsoft Excel 2007和Originlab Pro 8.0软件进行绘制。

3 结果与分析

3.1 白刺形态特征

由表1可知:随着沙埋深度的增加,株高、15 cm基茎依次减小,对照的株高和15 cm基茎分别为62.82、2.79 mm,显著比其他处理的高;随沙埋深度的增加(0、5、15 cm)叶面积、叶片数依次减小。不定根数随着沙埋深度的增加呈现先减小后增加的趋势,随着沙埋深度的增加,不定根长和不定根直径呈现先增大后减小的趋势。沙埋深度为5、10、15 cm,株高、叶面积、叶片数和不定根数均与对照组的差异显著。说明不同沙埋深度造成植物有效光合面积的差异,从而植株通过光合作用所获得的资源也不一样。

表1 不同沙埋深度对白刺形态特征的影响

形态指标	沙埋深度/cm			
	0(对照)	5	10	15
株高/cm	62.82 ± 1.62A	55.90 ± 1.55B	52.38 ± 0.99B	49.24 ± 3.91B
15 cm基茎/mm	2.79 ± 0.17A	2.48 ± 0.15AB	2.39 ± 0.33AB	2.07 ± 0.08B
叶面积/cm ²	477.81 ± 4.21A	214.38 ± 7.91B	247.90 ± 17.83B	112.91 ± 18.59C
叶片/片	700.20 ± 24.04A	334.40 ± 7.95B	344.00 ± 9.88B	216.20 ± 19.40C
不定根/根	6.40 ± 0.40A	3.80 ± 0.20B	2.80 ± 0.58B	3.40 ± 0.24B
不定根长/cm	10.19 ± 0.90B	11.54 ± 0.98AB	13.92 ± 0.92A	7.62 ± 0.53C
不定根直径/mm	1.51 ± 0.14AB	1.95 ± 0.16A	1.65 ± 0.19A	1.19 ± 0.05B

注:同行不同字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)。

3.2 白刺生物量分配格局

由表2可知:随着沙埋深度的增加,枝生物量和总生物量呈减小趋势,地上生物量/地下生物量呈先减小后增大的趋势,沙埋深度为5、10、15 cm的枝生物量和总生物量分别为 (4.20 ± 0.20) 、 (3.09 ± 0.36) 、 $(2.75 \pm 0.11\text{g})$ 、 (7.53 ± 0.26) 、 (7.41 ± 0.08) 、 (4.30 ± 0.17) g,地上生物量/地下生物量依次为 8.30 ± 0.43 、 10.85 ± 0.18 、 14.39 ± 0.95 ,均显

著低于对照(0 cm);而沙埋深度为5、15 cm时,叶生物量显著比沙埋深度为0、15 cm的小,沙埋深5 cm的根生物量显著比其它深度的高。这可能是由于有效光合面积存在差异,造成植株通过光合作用所获得资源分配模式不一样,随着沙埋深度的增加,地上部分生物量呈依次减小的趋势,地下部分生物量呈现先增大后减小的趋势,总生物量呈现依次减小的趋势。

表2 不同沙埋深度对白刺生物量分配的影响

沙埋深度/cm	枝生物量/g	叶生物量/g	根生物量/g	总生物量/g	地上生物量/地下生物量
0	6.29 ± 0.26A	3.93 ± 0.31A	0.59 ± 0.10B	10.81 ± 0.54A	17.32 ± 1.91A
5	4.20 ± 0.20B	2.52 ± 0.20B	0.81 ± 0.04A	7.53 ± 0.26B	8.30 ± 0.43C
10	3.09 ± 0.36C	3.31 ± 0.19A	0.59 ± 0.01B	7.41 ± 0.08B	10.85 ± 0.18BC
15	2.75 ± 0.11C	1.28 ± 0.08C	0.28 ± 0.02C	4.30 ± 0.17C	14.39 ± 0.95B

注:同列不同字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)

3.3 白刺的光合特性

3.3.1 净光合速率、蒸腾速率和气孔导度的日变化

表3和图1显示:随着沙埋深度的增加,白刺的日均净光合速率(P_n)呈增加趋势(表3),各处理白刺 P_n 日变化趋向有一个明显的双峰现象。从上午6:00-10:00时, P_n 变化呈上升趋势,并在10:00出现一天中第1个高峰,沙埋深度为15 cm的白刺 P_n 为 $21.85 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,显著比其他3个沙埋深度的大,沙埋深度为5、10、15 cm时,其净光合速率分别比对照组高6%、15%、57%;10:00-14:00 P_n 变化呈急剧下降趋势;14:00-16:00白刺 P_n 有所上升,到16:00时出现一天中第2个高峰,沙埋深度为5、10、15 cm时,其净光合速率分别比对照组高17%、22%、26%;16:00-18:00 P_n 变化呈下降趋势。

蒸腾速率(Tr)日变化表现为早晚低、上午10:00时达到最大值。随着沙埋深度的增加,白刺的日均蒸腾速率(Tr)呈增加趋势(表3)。图1表明:在上午6:00时,各沙埋深度白刺的 Tr 值相差不大,沙埋深度为5、10、15 cm时,在10:00和16:00,其蒸腾速率分别比对照组高18%、3%、45%、37%、30%、30%。在其他时间段,沙埋深度为10、15 cm时,白刺的蒸腾速率始终比对照组的大。

气孔导度随着沙埋深度的增加而增加(表3),图1表明:沙埋深度5 cm与10 cm的白刺的气孔导度相差不大。气孔导度日变化趋势与蒸腾速率一致,于上午10:00时最大。在10:00时,沙埋深度为5、15 cm时,其气孔导度分别比对照组高13%、20%,沙埋深度为15 cm时,除了6:00外,其他时段(8:00-18:00)白刺的气孔导度始终比其他沙埋深度的大。

表3 不同沙埋深度对白刺光合参数日均值的影响

沙埋深度/cm	净光合速率/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	气孔导度/ ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	蒸腾速率/ ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
0	8.06 ± 0.65B	0.28 ± 0.02B	5.56 ± 0.33B
5	9.39 ± 0.73AB	0.31 ± 0.02AB	6.70 ± 0.43A
10	9.72 ± 0.70AB	0.31 ± 0.01AB	6.77 ± 0.36A
15	11.25 ± 0.86A	0.36 ± 0.02A	7.61 ± 0.44A

注:同列不同字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)。

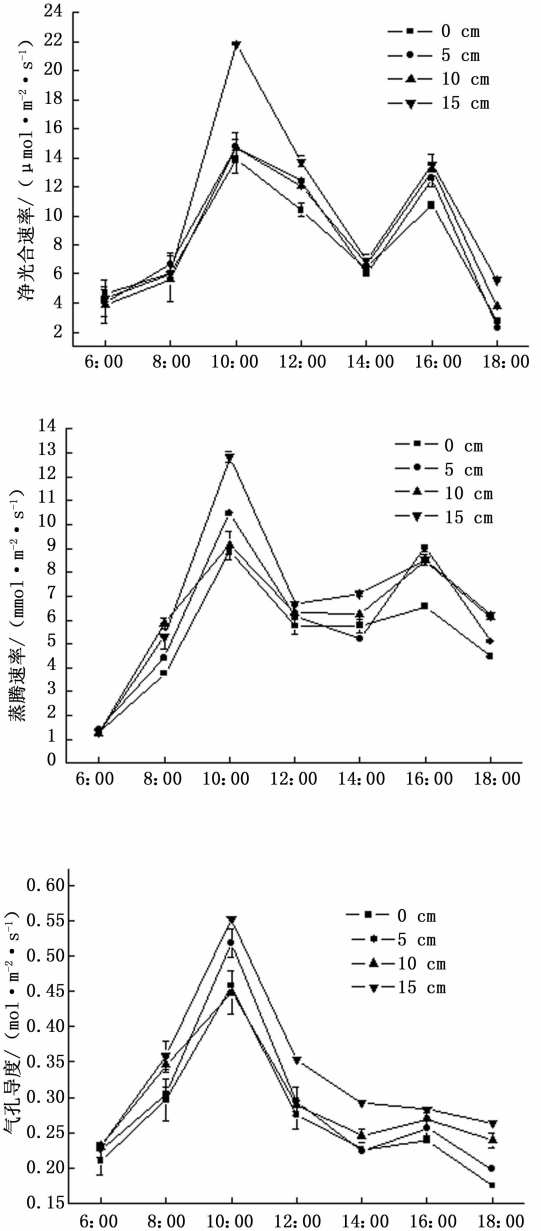


图1 不同沙埋深度对白刺净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)和气孔导度(G_s)的影响

3.3.2 沙埋对白刺叶绿素含量的影响 由表4可知:沙埋深度为15 cm时,白刺的叶绿素a、叶绿素b、叶绿素(a+b)含量显著比其它沙埋深度的大,而沙埋深度为0、5、10 cm时,白刺的叶绿素a、b、(a +

b) 含量和叶绿素 a/b 值的差异均不显著。这说明当沙埋深度超过一定值时,白刺的叶绿素含量会发生变化,以适应所处的沙埋环境。

表 4 不同沙埋深度对白刺叶绿素含量的影响

沙埋深度 /cm	叶绿素/ (mg · g ⁻¹)	叶绿素/ (mg · g ⁻¹)	叶绿素(a+b)/ (mg · g ⁻¹)	叶绿素 a/ 叶绿素 b
0	0.43 ± 0.01B	0.12 ± 0.01B	0.55 ± 0.02B	3.58 ± 0.30A
5	0.49 ± 0.03B	0.11 ± 0.01B	0.60 ± 0.03B	4.45 ± 0.26A
10	0.45 ± 0.02B	0.10 ± 0.00B	0.55 ± 0.01B	4.50 ± 0.04A
15	0.64 ± 0.03A	0.16 ± 0.01A	0.80 ± 0.02A	4.00 ± 0.43A

注:同列不同字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)。

4 讨论

表型可塑性为生物通过改变其形态、生理特征或发育性状来适应变化环境的能力^[27-30],是同一基因型对异质环境响应而产生不同表型的特征^[31-32]。本研究结果表明,白刺形态特征、生物量分配及叶绿素含量对不同沙埋深度的可塑性较强,当沙埋深度超过一定值时,光合指标对沙埋才具有较强的可塑性。

4.1 白刺的形态特征与生物量分配

植物的形态和生物量分配是植物对异质生境响应的外在体现。随着沙埋深度的增加,株高、15 cm 处基茎、叶面积、叶片数、不定根数大体上呈减小趋势,而不定根长和直径呈先增大后减小的趋势。随着沙埋深度的增加,地上部分生物量呈依次减小的趋势,地下部分生物量呈现先增大后减小的趋势,总生物量呈现依次减小的趋势。Disraeli 等^[15]的研究结果表明:随着沙埋深度的增加,滨草的地上和地下生物量、根数量、垂直根数量呈增加趋势,这与本文的研究结果有部分差异。本文中不同沙埋程度下,白刺形态和生物量分配的变化,主要是由于 4 组处理间白刺的有效光合叶面积依次减小,即白刺进行光合作用所获得的资源总量也不同,最直接体现在白刺的总生物量呈减小趋势,而由于总生物量不同,在资源分配过程中,随沙埋深度的增加,会减小分配到植物枝、叶等地上部分生物量,即株高、基茎、叶面积减少。由于沙埋增加了白刺接触土壤的面积,从而增加了根系的部分生长,增加了根系生物量,但是超过一定的沙埋深度光合有效面积减小,引起根生物量的减少。

4.2 白刺的光合生理可塑性

本研究发现,随着沙埋深度的增加,白刺的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)和气孔导度(G_s)的日均

值呈依次增加的趋势,这与 Shi 等^[17]的研究结果一致,即轻度沙埋情况下,其光合指标大小与对照组的差异不显著;当沙埋超过一定值时,其光合指标与对照的差异显著,即具有较强的可塑性。光合作用可以为植物生长提供所需能量和物质,而蒸腾作用不仅有利于植物吸收无机盐和运输水分,同时也能降低植物体的温度,使叶片在强光下也能正常进行光合作用而不致受害^[33-34]。当沙埋深度超过一定值时,对植物的生长产生一定影响,而植物为了减小这种影响,会增大其光合作用促进其生长发育,同时为了获得更多生长所需的无机盐和水分,其蒸腾作用也会有所提高。气孔作为气体交换的门户,调节和控制光合速率与蒸腾速率。若提高植株的气孔导度,有利于进行光合作用和蒸腾作用,进而促进植物的生长,提高对环境的适应度。

在植物光合作用中,叶绿素具有吸收、传递和转化光能的作用。本研究中,轻度沙埋情况下,白刺的叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素(a+b)含量相差不大,而当沙埋深度超过一定值时,白刺的叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素(a+b)含量显著增大,这与 Maun 等^[35]的研究结果相一致,但叶绿素 a/b 值无显著变化。这说明白刺通过增加叶绿素含量来提高光合作用,促进植物生长以适应异质生境。

5 结论

随着沙埋深度的增加,白刺的株高、15 cm 基径呈减小趋势,不定根长与不定根直径呈先增大后减小的趋势;白刺的枝与总生物量呈减小趋势,而根生物量呈先增大后减小的趋势;净光合速率、蒸腾速率和气孔导度的日均值呈依次增加的趋势;白刺的叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素(a+b)含量与对照组 0 cm 的差异不显著,当沙埋深度为 15 cm 时,叶绿素含量显著增大,但叶绿素 a/b 值的变化不显著。由上可得,白刺形态、生物量分配以及叶绿素含量对不同沙埋深度的可塑性较强,当沙埋深度为 15 cm 时,对光合指标才会产生显著影响。

参考文献:

- [1] Bradshaw A D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants[J]. *Advances in genetics*, 1965, 13(1): 115 - 155.
- [2] Schlichting C D. The evolution of phenotypic plasticity in plants[J]. *Annual review of ecology and systematics*, 1986, 17: 667 - 693.
- [3] Stearns S C. The evolutionary significance of phenotypic plasticity [J]. *Bioscience*, 1989, 39(7): 436 - 445.

- [4] Strand J A, Weisner S E B. Phenotypic plasticity-contrasting species-specific traits induced by identical environmental constraints [J]. *New Phytologist*, 2004, 163(3): 449-451.
- [5] Sultan S E. An emerging focus on plant ecological development[J]. *New Phytologist*, 2005, 166(1): 1-5.
- [6] Weinig C. Plasticity versus canalization: population differences in the timing of shade-avoidance responses[J]. *Evolution*, 2000, 54(2): 441-451.
- [7] Portsmouth A, Niinemets ü. Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance [J]. *Functional Ecology*, 2007, 21(1): 61-77.
- [8] Niinemets U. Photosynthesis and resource distribution through plant canopies [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2007, 30(9): 1052-1071.
- [9] Maun M A. Adaptations enhancing survival and establishment of seedlings on coastal dune systems[J]. *Vegetatio*, 1994, 111(1): 59-70.
- [10] Brown J F. Effects of experimental burial on survival, growth, and resource allocation of three species of dune plants[J]. *Journal of Ecology*, 1997, 85(2): 151-158.
- [11] Yu F, Dong M, Krüsi B. Clonal integration helps *Psammodloa villosa* survive sand burial in an inland dune [J]. *New Phytologist*, 2004, 162(3): 697-704.
- [12] Maun M A. Adaptations of plants to burial in coastal sand dunes [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1998, 76(5): 713-738.
- [13] Van der Valk A G. Mineral cycling in coastal foredune plant communities in Cape Hatteras National Seashore[J]. *Ecology*, 1974, 55(6): 1349-1358.
- [14] Maun M A, Lapiere J. The effects of burial by sand on *Ammophila breviligulata* [J]. *The Journal of Ecology*, 1984, 72(3): 827-839.
- [15] Disraeli D J. The effect of sand deposits on the growth and morphology of *Ammophila breviligulata* [J]. *The Journal of Ecology*, 1984, 72(1): 145-154.
- [16] Liu B, Liu Z, Guan D. Seedling growth variation in response to sand burial in four *Artemisia* species from different habitats in the semi-arid dune field [J]. *Trees*, 2008, 22(1): 41-47.
- [17] Shi L, Zhang Z J, Zhang C Y, et al. Effects of sand burial on survival, growth, gas exchange and biomass allocation of *Ulmus pumila* seedlings in the Hunshandak Sandland, China [J]. *Annals of botany*, 2004, 94(4): 553-560.
- [18] Dech J P, Maun M A. Adventitious root production and plastic resource allocation to biomass determine burial tolerance in woody plants from central Canadian coastal dunes [J]. *Annals of botany*, 2006, 98(5): 1095-1105.
- [19] Zhao W Z, Li Q Y, Fang H Y. Effects of sand burial disturbance on seedling growth of *Nitraria sphaerocarpa* [J]. *Plant and soil*, 2007, 295(1): 95-102.
- [20] 张金鑫, 卢琦, 吴波, 等. 白刺枝叶生长对人工模拟降雨的响应 [J]. *林业科学研究*, 2012, 25(2): 130-137.
- [21] 朱雅娟, 贾子毅, 吴波, 等. 模拟增雨对荒漠灌木白刺枝叶生长的促进作用 [J]. *林业科学研究*, 2012, 25(5): 626-631.
- [22] 何季, 吴波, 贾子毅, 等. 白刺光合生理特性对人工模拟增雨的响应 [J]. *林业科学研究*, 2013, 26(1): 58-64.
- [23] 任显, 吴波, 卢琦, 等. 荒漠植物白刺叶片气孔性质对模拟增雨的响应 [J]. *林业科学研究*, 2015, 28(6): 865-870.
- [24] 倪建伟, 杨秀艳, 张华新, 等. 唐古特白刺悬浮细胞对盐胁迫的生长与生理响应 [J]. *林业科学研究*, 2015, 28(2): 194-201.
- [25] 倪建伟, 武香, 张华新, 等. 3种白刺耐盐性的对比分析 [J]. *林业科学研究*, 2012, 25(1): 48-53.
- [26] 陈建勋, 王晓峰. 植物生理学实验指导(第二版) [M]. 广州: 华南理工大学出版社, 2006.
- [27] Bergamini A, Peintinger M. Effects of light and nitrogen on morphological plasticity of the moss *Calliergonella cuspidata* [J]. *Oikos*, 2002, 96(2): 355-363.
- [28] De Kroon H, Huber H, Stuefer J F, et al. A modular concept of phenotypic plasticity in plants [J]. *New phytologist*, 2005, 166(1): 73-82.
- [29] Shibaike H, Ishiguri Y, Kawano S. Plastic responses to nutrient and light intensity gradients in populations of *Oxalis corniculata* L. (Oxalidaceae) [J]. *Plant Species Biology*, 1996, 11(2-3): 213-223.
- [30] McConnaughay K D M, Coleman J S. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients [J]. *Ecology*, 1999, 80(8): 2581-2593.
- [31] Sultan S E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history [J]. *Trends in plant science*, 2000, 5(12): 537-542.
- [32] Pigliucci M. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture [M]. Baltimore: JHU Press, 2001.
- [33] 靳甜甜, 刘国华, 胡婵娟, 等. 黄土高原常见造林树种光合蒸腾特征 [J]. *生态学报*, 2008, 28(11): 5758-5765.
- [34] 高百可, 杨劫, 刘瑞香. 不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄株光合作用, 蒸腾作用及水分利用效率特征 [J]. *生态学报*, 2009, 29(11): 6025-6034.
- [35] Maun M A. effects of burial by sand on survival and growth of *Callamovilfa longifolia* [J]. *Ecoscience*, 1996, 3: 93-100.

(责任编辑:詹春梅)