

根茎在羊草响应短期 NaCl 胁迫过程中的作用

王玉猛^{1 3} 任立飞¹ 田秋英¹ 刘洪升² 李凌浩² 张文浩^{1 *}

(1 中国科学院植物研究所光合与环境分子生理学重点实验室, 北京 100093)

(2 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093) (3 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要 根茎是根状茎型克隆植物的特有结构, 在养分储存、运输和分蘖茎的形成等方面起关键性作用。然而有关根茎生理学方面的研究却十分匮乏。为了探讨根茎在植物感应环境胁迫中的作用, 本文以羊草(*Leymus chinensis*)为实验材料, 研究和比较了短期 NaCl 胁迫根、根茎、根和根茎 3 种处理方式下羊草对盐胁迫的响应。试验结果表明 200 mmol·L⁻¹ NaCl 处理羊草根、根茎、根和根茎 24 h, 显著($p < 0.05$)降低羊草叶片净光合速率和蒸腾速率, 增加叶片渗透浓度与脯氨酸含量; 其中同时处理根和根茎叶片, 蒸腾速率和净光合速率的降低程度显著高于分别处理根和根茎。在分别处理根与根茎的情况下, 叶片含水量、脯氨酸含量、净光合速率、蒸腾速率均无显著性差异。不论单独胁迫根、根茎还是同时胁迫根和根茎, 羊草根、根茎和叶片内 Na⁺ 含量都显著高于对照, 而羊草根、根茎和叶片内 K⁺ 含量都显著低于对照。这些结果显示: 1) 根茎在羊草响应盐胁迫的生理过程中与根系具有类似的功能; 2) 羊草根茎在盐胁迫条件下能够有效地吸收 Na⁺; 3) 鉴于根茎的生物量和表面积都明显地低于根系, 在盐胁迫下羊草根茎吸收 Na⁺ 的效率高于根系。

关键词 羊草 根 根茎 NaCl 胁迫

PHYSIOLOGICAL ROLES OF RHIZOMES IN RESPONSE TO SHORT-TERM SALINITY IN *LEYMUS CHINENSIS*

WANG Yu-Meng^{1 3} REN Li-Fei¹ TIAN Qiu-Ying¹ LIU Hong-Sheng² LI Ling-Hao² and ZHANG Wen-Hao^{1 *}

(1 Key Laboratory of Photosynthesis and Environmental Molecular Physiology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

(2 Key Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

(3 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract Background and Aims Rhizomes in clonal plants play a key role in storage and transport of nutrients as well as production of tillers. However, physiological functions of rhizomes in response to abiotic stress are poorly known. We investigated physiological responses of *Leymus chinensis* to salinity.

Methods We measured the following physiological parameters after 24 h exposure of roots and rhizomes separately and exposure of roots and rhizomes together to 200 mmol·L⁻¹ NaCl: water and proline content in leaves, K⁺ and Na⁺ content in leaves, roots and rhizomes, and osmolality, net photosynthesis rate and transpiration rate in leaves.

Key Results Net photosynthesis rate and transpiration rate of leaves were significantly ($p < 0.05$) reduced when roots and rhizomes individually and roots and rhizomes together were exposed to NaCl. The same treatments led to increases in osmolality and proline contents in leaves. There was a greater reduction in net photosynthesis rate and transpiration rate of leaves when roots and rhizomes were treated together with NaCl than treated separately. However, when roots and rhizomes were treated with NaCl separately, no significant differences in leaf water content, proline content, net photosynthesis rate and transpiration rate were observed, suggesting that the roots have a similar role to the rhizomes in response to salinity stress in *L. chinensis*. When roots and rhizomes were treated with NaCl either together or separately, the Na⁺ contents in roots, rhizomes and leaves were higher than those of controls, by contrast, the K⁺ contents were lower than those of controls.

Conclusions Rhizomes of *L. chinensis* are important in sensing and responding to salinity and have a similar function to that of roots in uptake and translocation of Na⁺ under salinity stress. Because rhizomes have smaller biomass and surface area than root systems, we speculate that rhizomes of *L. chinensis* may have greater capacity than roots for uptake and translocation of Na⁺ ions under salinity stress.

Key words *Leymus chinensis*, Rhizomes, Roots, Na⁺ uptake, Salinity stress

羊草(*Leymus chinensis*)是一种多年生根状茎型禾草,是我国东北松嫩草原、华北、西北等地草原的优势草种之一,也是我国目前干草捆出口最多的牧草品种。其不仅营养价值高、适口性好,而且具有较强的抗寒、耐干旱、耐啃食和践踏等优良特性。作为一种典型的根状茎型克隆植物,羊草根茎不但在养分的储存与运输、分蘖茎的形成等方面,而且在克隆基株间的克隆整合(Zhang *et al.*, 2002)、形态可塑性(罗学刚和董鸣, 2002)和分工合作(He & Dong, 2003)等方面都起到十分重要的作用。

异质生境下克隆植物的表型可塑性和生理整合已经开展了深入的研究,两者都被普遍看作是异质生境下克隆植物的适应对策(Evans, 1992; Oborny *et al.*, 2000, 2001; 罗学刚和董鸣, 2001; 于飞海等, 2002)。根茎在植物无性繁殖、感知斑块的质量和克隆植株之间信息交流和物质交换中的作用已有报道(Marshall, 1990; Wennström & Ericson, 1992; He & Dong, 2003)。但以往的研究往往把根茎简单的当作同化物的存储库和分蘖茎的生产者来对待,而对根茎在养分吸收、转运及其在响应和适应环境胁迫中的作用却研究很少。因为根与根茎生长在同样的土壤环境中,因此,根茎类植物在遭受外界环境胁迫时根茎可能与根一样参与植物对环境胁迫的响应和适应。

近年来我国内陆草原由于管理不当和过度利用,沙化和盐碱化日益严重,牧草产量、质量大幅度下降,草原逐步退化,土壤盐碱化问题已为国内外科研人员所重视。此外,我国由于不良的耕作和灌溉方式以及使用劣质水灌溉,每年还产生大量的次生盐渍化土壤。盐分对植物的生长发育具有显著的影响,整体上表现为盐胁迫抑制植物组织和器官的生长,加速发育进程,缩短营养生长期和开花期等(沈义国和陈受宜, 2001)。虽然对羊草盐碱胁迫的生理学研究已有报道(石德成等, 2002; 周婵等, 2003; 颜宏等, 2005),但在这些研究中羊草的根和根茎同时给予盐(碱)胁迫处理,因此这些结果并不能揭示根和根茎各自在胁迫生理过程中的作用。本文以人工栽培的羊草幼苗为试验材料,研究了在短期(24 h)NaCl 胁迫条件下根茎在羊草应答盐胁迫过程中的生理功能,并与根系在该过程中的作用进行了比较。

1 材料和方法

试验于 2005 年 8 月在中国科学院植物研究所

温室内进行。羊草种子于 2004 年秋在中国科学院植物研究所多伦恢复生态学试验示范研究站研究样地内采集。

羊草幼苗在中国科学院植物研究所温室中培养。温室最高日温 30~35℃,最低夜温 23~28℃,最高光合有效辐射 800~1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹。为提高种子萌发率将种子于冰箱中冷藏 1 周,再用清水浸泡 12 h 后备播。挑选籽粒饱满的种子,播种到塑料花盆中(直径:15 cm,高度:12 cm)。培养基质选用草炭、蛭石和珍珠岩的混合体,三者体积比例为 3:2:1。出苗后每隔 1 d 浇以 1/2 浓度的 Hoaglands 营养液。出苗 5 周后选取有根茎且地上部和地下部长势一致的幼苗移到分根箱中(塑料花盆简单改装而成,中间用有机玻璃隔开,大小、培养基质同上),每分根箱移苗 3 株。缓苗 1 周后进行处理。

实验设 3 个重复 4 个处理,分别为:对照、胁迫根、胁迫根茎、同时胁迫根和根茎。用 200 mmol·L⁻¹ 的 NaCl 分别进行胁迫,进行处理时,胁迫部位加入 200 mmol·L⁻¹ NaCl 溶液 30 ml,非胁迫部位加入等体积的去离子水(图 1)。处理 24 h 后测定以下各项生理指标。

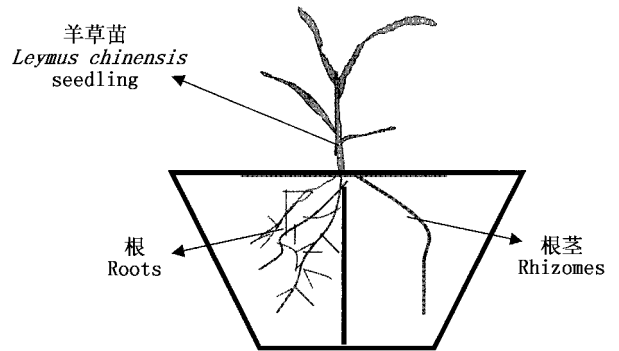


图 1 羊草在分根箱中根和根茎的分布示意图
Fig. 1 Schematic diagram showing the distributions of root and rhizome of *Leymus chinensis* in the growth chamber

叶片的净光合速率(P_n)和蒸腾速率(T_s),使用 LI-6400 便携式光合仪测定。人工补光到 1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹,测定时每分钟采集 1 个数据,每个数据测量 3 次;叶片渗透势用 5520 漏点渗透压仪测定,具体的步骤为:将叶片迅速置于液氮中冷冻 10 min,取出后在离心机中高速离心(3 500 g)5 min,提取上清液用于生理指标的测定;叶片、根、根茎中的 Na⁺、K⁺ 含量用 HClO₄-HNO₃ 在 360℃ 消煮 5 h 后,用火焰光度法测定,脯氨酸含量的测定,采用茚三酮法,地上和地下生物量,采用称重法测定。所有数据

采用 SAS 软件统计分析。

2 结果与分析

2.1 叶片含水量和地上生物量

单独胁迫根茎与单独胁迫根对叶片含水量没有

显著影响 ,但同时胁迫根和根茎可以显著降低叶片含水量(表 1)。用 NaCl 胁迫羊草 24 h 后 ,羊草地上部的鲜重和干重没有显著变化(表 1),并且胁迫根、胁迫根茎与同时胁迫根和根茎没有差异。这可能与处理时间太短有关。

表 1 NaCl 胁迫羊草根、根茎对地上部生物量与叶片含水量的影响
Table 1 Effects of NaCl on shoot biomass and leaf water content of *Leymus chinensis*

处理 Treatments	地上部生物 Shoot biomass (g)		叶片含水量(%) Leaf water content
	鲜重 FW	干重 DW	
对照 Control	0.29 ± 0.09 ^a	0.08 ± 0.02 ^a	72 ± 0.03 ^a
胁迫根茎 Treating rhizome	0.28 ± 0.14 ^a	0.09 ± 0.02 ^a	69 ± 0.05 ^a
胁迫根 Treating root	0.29 ± 0.05 ^a	0.10 ± 0.01 ^a	67 ± 0.04 ^a
同时胁迫根和根茎 Treating root and rhizome	0.22 ± 0.03 ^a	0.10 ± 0.03 ^a	54 ± 0.03 ^b

每个数值为 3 个重复的平均值 ± SD ,不同字母表示处理间差异显著($p < 0.05$) Each value is the mean ± SD of three replicates. The different letters represent significant differently among treatments ($p < 0.05$) FW : Fresh weight DW : Dry weight

2.2 脯氨酸含量的影响

植物体内脯氨酸浓度的变化是植物对盐和干旱胁迫反应敏感的重要生理指标之一(Fougère *et al.* , 1991)。植物体内游离脯氨酸含量的变化在一定程度上可以反应植物对环境胁迫的适应能力。从图 2 可以看出 ,与对照相比 ,NaCl 胁迫羊草不同部位都引起了羊草叶片脯氨酸含量的增加 ,但胁迫根、胁迫根茎、同时胁迫根和根茎之间没有显著性差异 ,说明羊草的根、根茎都能感受盐胁迫 ,并对盐胁迫反应的敏感程度相似。

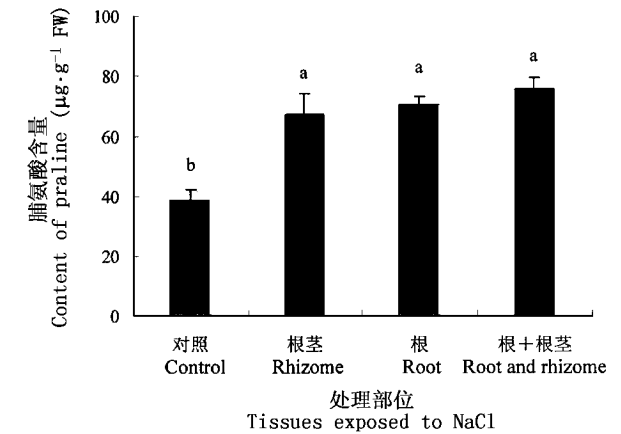


图 2 NaCl 分别胁迫羊草根、根茎和同时胁迫羊草根和根茎对叶片脯氨酸含量的影响
Fig.2 Changes in leaf proline content in response to treatments of roots , rhizomes and roots and rhizomes together of *Leymus chinensis*
柱形图上方的误差棒代表正负标准误差($n = 3$) ,不同字母表示处理间差异显著($p < 0.05$) Vertical bars represent mean ± SD ($n = 3$). The different letters represent significant differently among treatments ($p < 0.05$)

2.3 NaCl 胁迫对羊草叶片渗透势的影响

图 3 显示了不同处理对羊草叶片渗透势的影响。从图 3 可以看出 ,NaCl 胁迫显著增加叶片的渗透势。胁迫根、胁迫根茎与同时胁迫根与根茎的叶片的渗透势分别比对照增加 14%、15.7%、39.8% ,而胁迫根与胁迫根茎两处理间叶片的渗透势没有显著性差异。同时处理根和根茎时 ,羊草叶片渗透势高于根和根茎分别受胁迫 ,表明根和根茎在诱导羊草叶片有效渗透溶质的增加具有累加效应。

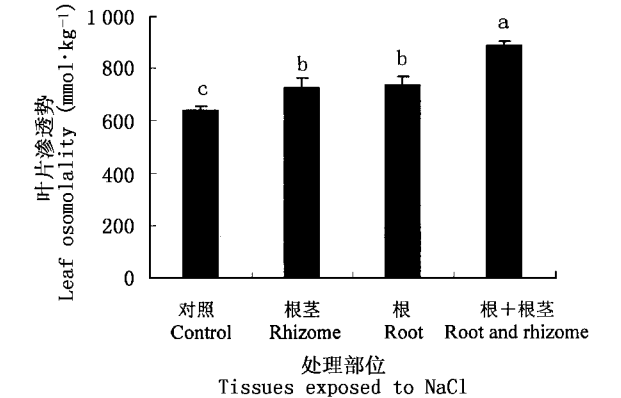


图 3 NaCl 单独处理羊草根、根茎和同时处理羊草根和根茎对羊草叶片渗透势的影响
Fig.3 Effect of treatments of roots , rhizomes and roots and rhizomes together with NaCl on leaf osmolality of *Leymus chinensis*
图注见图 2 Note see Fig.2

2.4 叶片净光合速率与蒸腾速率

NaCl 胁迫可以显著降低羊草叶片的净光合速率和蒸腾速率(图 4)。从图 4 可以看出 ,无论胁迫根、根茎、还是同时胁迫根与根茎 ,都能显著降低叶

片的净光合速率和蒸腾速率。单独胁迫根和单独胁迫根茎时羊草叶片净光合速率下降幅度分别为 65.1% 和 60.3% ,两处理间没有显著差异 ,但都显著低于同时胁迫根和根茎处理。蒸腾速率也表现出相似的规律 ,即单独胁迫羊草根或根茎叶片蒸腾速率的降低幅度显著低于同时胁迫根和根茎。

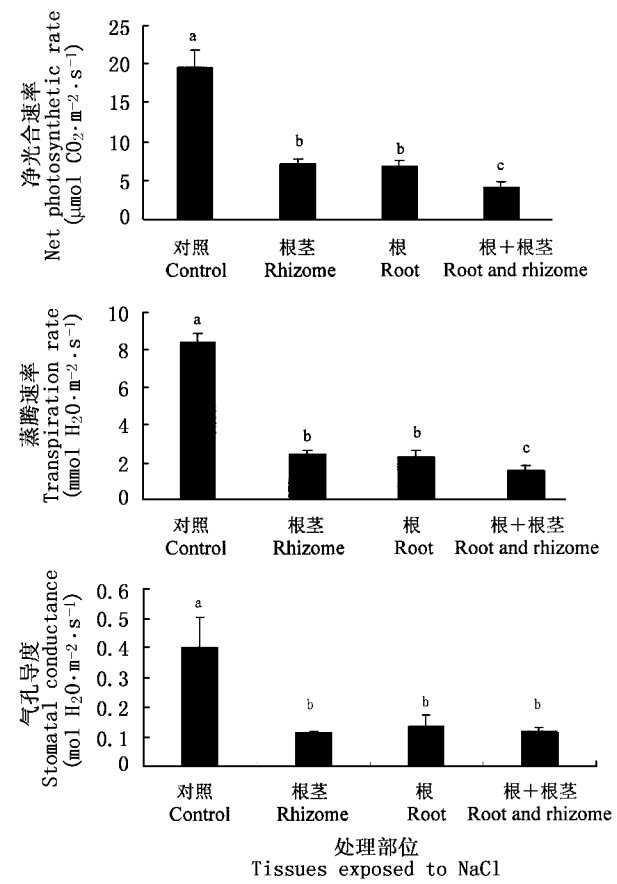


图 4 NaCl 单独胁迫羊草根、根茎和同时胁迫羊草根和根茎对羊草的叶片净光合速率、蒸腾速率和气孔导度的影响

Fig.4 Effects of treatments of roots , rhizomes and roots and rhizomes together with NaCl on leaf net photosynthesis rate , transpiration rate and stomatal conductance of *Leymus chinensis*

图注见图 2 Note see Fig. 2

2.5 钠、钾离子含量

图 5D 显示胁迫根、胁迫根茎、同时胁迫根和根茎叶片中 Na⁺ 含量均高于对照 ,这一规律与以往的试验结果基本一致。通过图 5D 还可以看出 ,胁迫根茎时叶片中 Na⁺ 含量为 404 μmol·g⁻¹ DW ,显著高于对照和胁迫根处理时叶片中的 Na⁺ 含量 308 μmol·g⁻¹ DW ,说明根茎具有吸收 Na⁺ 功能 ,且吸收 Na⁺ 的能力强于根吸收 Na⁺ 的能力。在测定叶片中 Na⁺ 含量的同时也测定了根和根茎中的 Na⁺ 的含量 ,如图 5E 和图 5F ,从图 5E 可以看出 3 种处理下

根中的 Na⁺ 含量分别为 :305、339 和 350 μmol·g⁻¹ DW ,分别比对照高 23.5%、37.2% 和 41.7% ,胁迫根显著高于胁迫根茎处理 ,而与同时胁迫根和根茎处理没有差异。根茎中的 Na⁺ 含量在各处理间有所不同 ,同时处理根和根茎时 ,根茎中的 Na⁺ 含量最高 ,胁迫根茎的其次 ,单独胁迫根时根茎中的 Na⁺ 含量最低。

盐胁迫下羊草各部分 K⁺ 显著下降(图 5A、B、C)。从图 5A 可以看出 ,当根茎和根受 NaCl 胁迫时 (根和根茎单独受胁迫和根与根茎同时受胁迫) ,叶片中的 K⁺ 含量都表现出下降的趋势。4 个处理间根中的 K⁺ 含量顺序为 :对照 > 胁迫根 > 胁迫根茎和同时胁迫根与根茎(图 5B)。而根茎中的 K⁺ 含量顺序为 :对照 > 胁迫根 > 胁迫根茎 > 同时胁迫根与根茎。胁迫根茎可以显著降低根内 K⁺ 含量 ,但胁迫根却对根茎内 K⁺ 含量没有影响(图 5B、C)。

3 讨论

有关羊草对盐胁迫的研究已有大量的报道(侯振安等 2002 ;周婵等 ,2003 ;颜宏等 ,2005) ,但在这些研究中并没有对羊草根和根茎单独进行盐 (碱) 胁迫 ,因此 ,对羊草根茎在盐 (碱) 胁迫中的作用缺乏了解。在本研究中我们以羊草幼苗为材料 ,采用植物生理学研究的分根实验方法 ,对羊草根和根茎分别给予短期 (24 h) 中等程度的盐胁迫 (200 mmol·L⁻¹ NaCl)。我们的实验结果表明 ,24 h NaCl 分别处理羊草根和根茎都可增加羊草叶片中自由脯氨酸的含量和渗透势 ,降低叶片净光合速率和蒸腾速率 ,降低羊草的 K⁺ 含量 ,增加羊草的 Na⁺ 含量。这些发现说明羊草根茎在短期 NaCl 胁迫中与根具有同样的作用。

植物在遭受环境胁迫(如干旱、盐、低温等)时 ,经常通过增加体内自由脯氨酸的含量 ,降低细胞的水势 ,维持膨压和水分吸收 ,从而使植物能在胁迫环境下生长 (Greenway & Munns , 1980)。我们的实验结果一方面证实了 NaCl 同时处理羊草根和根茎能诱导羊草体内自由脯氨酸含量的增加(颜宏等 , 2000) ,而且发现单独胁迫羊草根茎时 ,羊草同样能迅速增加体内自由脯氨酸的合成(图 2) ,说明根茎与根一样在胁迫条件下能够诱导脯氨酸的合成。在 NaCl 胁迫条件下 ,羊草叶片自由脯氨酸的增加将无疑会增加细胞内的渗透溶质的浓度 ,从而导致羊草叶片渗透势的升高(图 3)。与对照相比 ,分别处理根和根茎 ,叶片的含水量没有差异 ,但叶片的渗透势

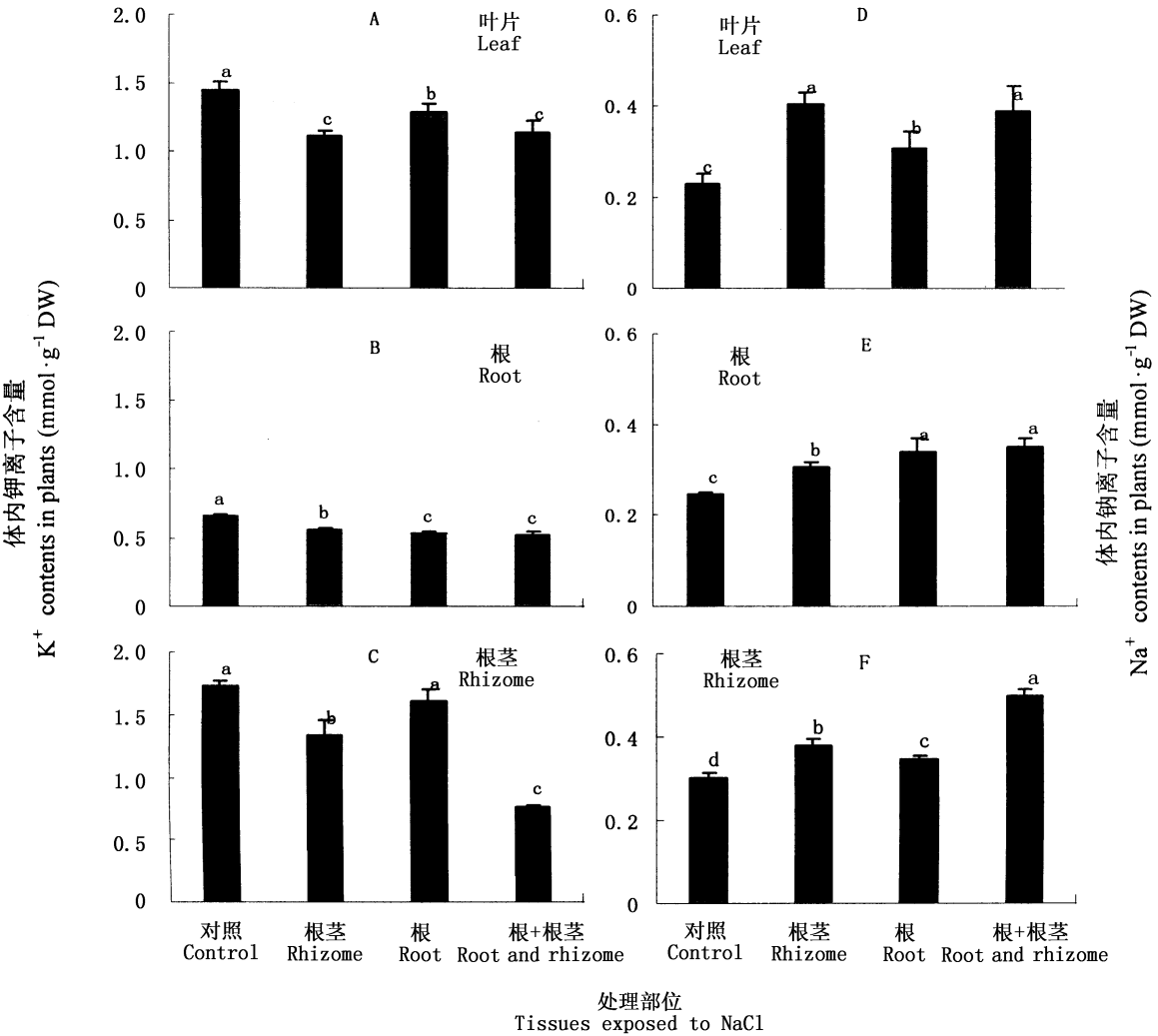


图 5 NaCl 单独胁迫羊草根、根茎和同时胁迫羊草根和根茎对羊草根、根茎和叶片中 Na^+ 、 K^+ 含量的影响 (A、B、C 分别代表各种处理下羊草叶片、根和根茎内 K^+ 含量 ;D、E、F 分别代表各种处理下羊草叶片、根和根茎内 Na^+ 含量)

Fig.5 Effects of treatments of roots , rhizomes and roots and rhizomes together with NaCl on K^+ (A , B , C) and Na^+ (D , E , F) contents in leaves , roots and rhizomes of *Leymus chinensis*

图注见图 2 Note see Fig.2

升高,叶片的蒸腾速率降低。叶片的渗透势升高,水势下降,水势的微小改变就会导致气孔导度和蒸腾作用的显著变化(Lambers *et al.* , 1998)。植物在盐胁迫条件下,叶绿素含量下降,光能利用和 CO_2 同化能力降低,导致光合速率下降(惠红霞等,2004)。NaCl 胁迫根和根茎所导致的光合和蒸腾速率的下降可能由于在盐胁迫条件下羊草合成植物激素 ABA,合成的 ABA 诱导气孔关闭,从而降低光合和蒸腾速率。盐胁迫诱导 ABA 的合成和 ABA 参与诱导气孔关闭已有报道(Gallarado *et al.* , 1994)。分别胁迫根和根茎的两个处理比较来看,胁迫根和与胁迫根茎后,叶片含水量、脯氨酸含量、叶片净光合速

率和蒸腾速率没有差异,表明根茎与根对盐胁迫反应的敏感程度相似。

单独胁迫根茎或者同时胁迫根系和根茎都可以显著增加叶片、根茎和根系内的 Na^+ 含量,表明羊草根茎与根系一样参与 Na^+ 的吸收和转运。以往的研究认为羊草根茎的主要功能是产生分蘖茎和储存同化物以利于羊草越冬。鉴于羊草根茎的生物量和表面积都远远低于根系(祝廷成,2004),因此可以推断羊草在盐胁迫条件下根茎吸收 Na^+ 离子的能力甚至高于根系。羊草根系与根茎在 NaCl 胁迫条件下所导致的羊草 Na^+ 累积的差异也可能在于:1)质膜上 Na^+/H^+ 逆向转运体(Na^+/H^+ antiport)的活性;2)根茎

和根系吸收的 Na 向地上部转运能力。比如,根茎质膜上的 Na/H⁺ 逆向转运体的活性较根系的弱,而根茎和根系具有相同的 Na⁺ 吸收能力,因此,表现出根茎受 NaCl 胁迫时,羊草体内净 Na 的累积显著高于单独胁迫根系时叶片 Na⁺ 含量。虽然 Na/H⁺ 逆向转运体的活性在根细胞质膜上已有大量的报道(Blumwald *et al.*, 2000),但根茎细胞上是否存在 Na/H⁺ 逆向转运体的活性及其与根细胞的差异尚未有报道。Brooker 等(1999)用¹⁵N 标记盘花蒿(*Carex bigelowii*)根茎后,在根系和叶片内都检测出¹⁵N 的存在。因此,我们的结果与 Brooker 等(1999)的结果都证实了根茎具有吸收养分的功能。我们的实验结果表明羊草根茎与根系在短期 NaCl 胁迫时具有类似的生理响应,但其机制尚有待于进一步阐明。

参 考 文 献

- Blumwald E, Aharon GS, Apse MP (2000). Sodium transport in plant cells. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1465, 140–151.
- Brooker RW, Callaghan TV, Jonasson S (1999). Nitrogen uptake by rhizomes of the clonal sedge *Carex bigelowii*: a previously overlooked nutritional benefit of rhizomatous growth. *New Phytologist*, 142, 35–48.
- Evans JP (1992). The effect of local resource availability and clonal integration on ramet functional morphology in *Hydrocotyle bonariensis*. *Oecologia*, 89, 265–276.
- Fougère F, Le Rudulier D, Streeter JG (1991). Effects of salt stress on amino acid, organic acid, and carbohydrate composition of roots, bacteroides, and cytosol of alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Plant Physiology*, 96, 1288–1236.
- Gallarado M, Truner NC, Ludwig C (1994). Water relation, gas exchange and abscisic acid content of *Lupinus cosentinii* leaves in response to drying different proportions of the root system. *Journal of Experimental Botany*, 45, 909–918.
- Greenway H, Munns R (1980). Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Annual Review of Plant Physiology*, 31, 149–190.
- He WM, Dong M (2003). Physiological acclimation and growth response to partial shading in *Salix matsudana* in the Mu Us Sandland in China. *Trees*, 17, 87–93.
- Hou ZA (侯振安), Li PF (李品芳), Guo SW (郭世文), Ye J (冶军) (2002). Effect of NaCl stress on growth and water use efficiency of *Aneurolepidium chinense* and *Medicago sativa* L. in drying soil. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 35, 894–900. (in Chinese with English abstract)
- Hui HX (惠红霞), Xu X (许兴), Li SM (李守明) (2004). Possible mechanism of inhibition on photosynthesis of *Lycium barbarum* under salt stress. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 23(1), 5–9. (in Chinese with English abstract)
- Lambers H, Chapin FS, Pons TL (1998). *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Luo XG (罗学刚), Dong M (董鸣) (2001). Architectural plasticity in response to light intensity in the stoloniferous herb *Duchesnea indica* Focke. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 25, 494–497. (in Chinese with English abstract)
- Luo XG (罗学刚), Dong M (董鸣) (2002). Architectural plasticity in response to soil moisture in the stoloniferous herb, *Duchesnea indica*. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 44, 97–100. (in English with Chinese abstract)
- Marshall C (1990). Source-sink relations of interconnected ramets. In: van Groenendael J, de Kroon H eds. *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. SPB Academic Publishing, the Hague, the Netherlands, 23–41.
- Oborny B, Czárán T, Kun Á (2001). Exploration and exploitation of resource patches by clonal growth: a spatial model on the effect of transport between modules. *Ecological Modelling*, 141, 151–169.
- Oborny B, Kun A, Czárán T, Bokros S (2000). The effect of clonal integration on plant competition for mosaic habitat space. *Ecology*, 81, 3291–3304.
- Shen YG (沈义国), Chen SY (陈受宜) (2001). Molecular mechanism of plant responses to salt stress. *Hereditas* (遗传), 23, 365–369. (in Chinese with English abstract)
- Shi DC (石德成), Yin SJ (尹尚军), Yang GH (杨国会), Zhao KF (赵可夫) (2002). Citric acid accumulation in an alkali-tolerant plant *Puccinellia tenuiflora* under alkaline stress. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 44, 537–540. (in English with Chinese abstract)
- Wennström A, Ericson L (1992). Environmental heterogeneity and disease transmission within clones of *Lactuca sibirica*. *Journal of Ecology*, 80, 71–77.
- Yan H (颜宏), Shi DC (石德成), Yin SJ (尹尚军), Zhao W (赵伟) (2000). Effects of saline-alkaline stress on the contents of nitrogen and several organisms of *Aneurolepidium chinense*. *Journal of Northeast Normal University* (Natural Science Edition) (东北师范大学学报(自然科学版)), 32(3), 47–52. (in Chinese with English abstract)
- Yan H (颜宏), Zhao W (赵伟), Sheng YM (盛艳敏), Shi DC (石德成), Zhou DW (周道玮) (2005). Effects of alkali-stress on *Aneurolepidium chinense* and *Helianthus annuus*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 16, 1497–1501. (in Chinese with English abstract)
- Yu FH, Dong M, Zhang CY (2002). Intracolonial resource sharing and functional specialization on ramets in response to resource heterogeneity in three stoloniferous herbs. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 44, 468–473.
- Zhang CY, Yang C, Dong M (2002). The clonal integration and its ecological significance in *Hedysarum laeve*, a rhizomatous shrub in Mu Us Sandland. *Journal of Plant Research*, 115, 113–118.
- Zhou C (周婵), Zhang Z (张卓), Yang YF (杨允菲) (2003). Physiological reaction of seedlings of experimental population of *Leymus chinensis* under different gradient of salt-alkali stress. *Journal of Northeast Normal University* (Natural Science Edition) (东北师范大学学报(自然科学版)), 35(4), 61–67. (in Chinese with English abstract)
- Zhu TC (祝廷成) (2004). *Yang-Cao Biological Ecology* (羊草生物生态学). Jilin Science and Technology Publishing House, Changchun, 132–160. (in Chinese)