

文章编号: 1000-5692(2007)01-0001-06

# 火炬树克隆分株与荆条克隆分株的光合日进程差异

张明如<sup>1</sup>, 俞益武<sup>1</sup>, 翟明普<sup>2</sup>, 姚 军<sup>3</sup>, 王学勇<sup>4</sup>

(1. 浙江林学院 旅游与健康学院, 浙江 临安 311300; 2. 北京林业大学 教育部森林培育重点实验室, 北京 100083; 3. 内蒙古自治区人民政府 办公厅 后勤服务中心, 内蒙古 呼和浩特 010096; 4. 河北省 林业科学研究院, 河北 石家庄 050061)

**摘要:** 研究火炬树 *Rhus typhina* 克隆分株与荆条 *Vitex negundo* var. *heterophylla* 克隆分株光合生理生态日变化特征, 揭示它们对火炬树单优群落下层与外缘不同光强的生态适应差异。分别火炬树单优群落下层和外缘, 比较测定了火炬树与荆条克隆分株的光合日进程。结果表明: ①由于光合有效辐射降低, 火炬树克隆分株与火炬树单优群落内荆条竞争极为有限的光合有效辐射, 群落外缘本土灌木种荆条的净光合峰值为  $9.183 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 群落内荆条的净光合速率仅为  $1.396 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 同时荆条净光合速率峰值还低于火炬树克隆分株。②在 13:00 至 17:00, 火炬树克隆分株在其单优群落内的  $F_v/F_m$  值高于荆条克隆分株, 证实火炬树克隆分株适应弱光能力超过荆条。火炬树通过克隆繁殖形成高度的自遮荫现象, 是引起火炬树克隆分株与荆条克隆分株之间光合生理生态差异的重要原因。图 4 表 1 参 33

**关键词:** 植物学; 光合有效辐射; 火炬树; 荆条; 单优群落; 克隆分株

**中图分类号:** S718.3      **文献标识码:** A

围绕着对水分生态适应、繁殖、拓殖扩散、克隆生长和生物量分配等问题, 国内外有关火炬树 *Rhus typhina* 的研究报告主要有耐旱性<sup>[1]</sup>、撂荒地幼树的分布格局<sup>[2]</sup>、雌雄性别对繁殖的影响<sup>[3]</sup>、营养生长与种子生产的相互影响<sup>[4]</sup>、克隆繁殖扩散力<sup>[5]</sup>和不同生境类型生物量的分配格局<sup>[6,7]</sup>。近期, 火炬树克隆分株水平侧根发育与克隆拓殖的关系, 开始受到关注<sup>[7,8]</sup>。张川红等<sup>[9]</sup>认为火炬树没有对北京地区乔木群落构成威胁, 但是在灌草丛中栽植火炬树后的扩散效应有待继续研究。疏灌草丛是太行山低山丘陵区广泛分布的稳定性较强的次生退化植被<sup>[10-12]</sup>, 是在人为长期过度利用下形成的。疏灌草丛灌木层片的优势种为荆条 *Vitex negundo* var. *heterophylla* 和酸枣 *Ziziphus jujuba* var. *spinosa*, 其中, 荆条为落叶灌木, 兼有种子和根蘖繁殖的双重特性, 喜光耐旱, 主侧根系发达, 涵养水源保持水土功能极强, 属著名的蜜源植物。为快速恢复太行山现有的退化植被, 人们采取了多种启动进展演替的措施, 其中措施之一是人为种植大量外来树种如火炬树等。火炬树喜光耐旱, 水平侧根发达, 借助于克隆拓殖的方式, 一般经过 5 a 左右时间就可在疏灌草丛形成单优群落, 从而处于绝对的优势地位。之所以选用火炬树恢复退化植被, 主要基于其快速增加植被盖度, 对退化生境的组合胁迫适应力极强, 景观观赏价值高。业已观察到较普遍的生态现象<sup>[7]</sup>: 火炬树单优群落形成之后, 相伴随灌木和

收稿日期: 2006-05-18; 修回日期: 2006-09-18

基金项目: 国家教育部博士专项基金资助项目(20040022021); “十五”国家科学技术攻关项目(2001BA510B0405)

作者简介: 张明如, 副教授, 博士, 从事植被恢复、景区环境生态监测和生物入侵等研究。E-mail: mzhcco@yahoo.com.cn. 通信作者: 翟明普, 教授, 从事森林培育与植被恢复研究。E-mail: zhmp@bjfu.edu.cn

草本2个层片消失。由此推测疏灌草丛消退的部分原因：火炬树克隆分株与荆条分别属于落叶乔木和落叶灌木2类生长型，围绕着有限光能利用，落叶小乔木更容易居于有利的空间位置，结果2类生长型在种间竞争强度上应该有所差异。显然，种间竞争力较强必然在光合速率等生理参数上有所表现<sup>[13-16]</sup>。基于同步测定环境复合因子变化下植物的光合响应<sup>[17-21]</sup>差异，比较外来种与本土种的竞争强度<sup>[22,23]</sup>，判断外来植物种生物入侵力的强弱，被认为是揭示外来种与本土种之间种间竞争强度的有效研究途径之一<sup>[24]</sup>。但是，针对外来木本植物的克隆分株与本土木本植物，借助了光合生理研究手段比较其种间竞争力的强弱，迄今为止未见国内研究案例。文章试图比较测定火炬树克隆分株和荆条分株在火炬树单优群落内外的光合速率与叶绿素荧光日进程，揭示火炬树在退化植被疏灌草丛上拓殖扩散的光合生态生理特征。

## 1 研究方法

### 1.1 材料与调查测定方法

研究地区毗邻西柏坡景区，测定地段的植被类型属于太行山低山丘陵区广泛分布的疏灌草丛。自然条件见前期研究文献<sup>[7]</sup>。选择生长于火炬树单优群落下层与外缘的火炬树与荆条克隆分株各2株（均为1年生），荆条盖度3%。分别于2003年9月9日（晴天）和10月3日（晴天）进行荧光反应值和光合日进程的测定。其中，群落内荆条地径0.410 cm，株高32 cm；群落外荆条地径0.676 cm，株高64 cm；群落内火炬树克隆分株地径0.834 cm，株高49 cm，群落外地径0.810 cm，株高41 cm。分别利用Licor-6400便携式光合测定仪、连续激发式荧光系统植物效能分析仪（PEA, Hansatech Instruments Ltd., King's Lynn, UK）测定其光合速率和荧光反应值。为避免叶片钝化<sup>[25]</sup>，每株待测样株替换选择1片叶子，其中光合日进程每隔2 h测定1次，连续读取5个稳定的数据；荧光反应值每片待测叶子经过30 min的暗适应，间隔时间为3 h，测定读取 $F_0$ 、 $F_m$ 、 $F_v$ 和 $F_v/F_m$ 。重复测定3次。

### 1.2 数据处理

数据分析利用Excel 2003和SPSS 10.0统计软件处理。其中，常规计算在Excel上进行；借助SPSS 10.0统计软件，采用 $t$ 检验法，分析火炬树单优群落内外生长分布的火炬树与荆条克隆分株的 $F_v/F_m$ 差异是否显著。

## 2 结果分析

### 2.1 火炬树单优群落内外火炬树和荆条克隆分株的光合特性

火炬树单优群落为自然条件下克隆繁殖扩散形成的，其群落下层与外缘以光合有效辐射为主导因子的生境性质差异显著（图1）：群落外光合有效辐射日均值变化于 $621.8 \sim 674.9 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，群落下层则变化于 $100.1 \sim 167.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，结果生长分布在群落下层与群落外缘的火炬树与荆条的克隆分株，其光合速率、蒸腾速率和气孔导度的每一时刻平均值均出现明显的差异（图2和图3）。而且，在群落外缘，光合速率日维持正值的时间较长；在群落下层，火炬树和荆条克隆分株的光合速率维持正值时间明显缩短（图2）。再比较火炬树单优群落下层生长分布的火炬树和荆条克隆分株的净光合速率，火炬树在10:00、12:00和14:00的净光合速率变化于 $1.205 0 \pm 0.283 3$ 、 $1.813 0 \pm 0.058 2$ 和 $0.210 7 \pm 0.117 7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，而荆条的净光合速率分别为 $1.396 1 \pm 0.202 4$ 、 $0.264 5 \pm 0.059 7$ 和 $-0.094 3 \pm 0.203 3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。除了在10:00时2个树种的净光合速率相差较小外，12:00和14:00时，荆条克隆分株的净光合速率明显低于火炬树克隆分株的净光合速率，特别是在14:00时，荆条克隆分株的净光合速率出现了负值。由此表明，火炬树克隆分株的光合产物净积累速度明显超过荆条，亦即前者种间竞争强度高于后者。

### 2.2 火炬树与荆条克隆分株荧光特性的比较

分别比较生长于火炬树单优群落下层、外缘的荆条和火炬树克隆分株的荧光日进程差异（表1）。经独立样本均值检验，荆条均值检验结果显示， $t=2.158$ ， $P=0.040 < 0.05$ ，荆条的 $F_v/F_m$ 日平均值具有显著差异；火炬树克隆分株的均值检验结果显示， $t=5.096$ ， $P=0.000 < 0.01$ ，火炬树克隆分株

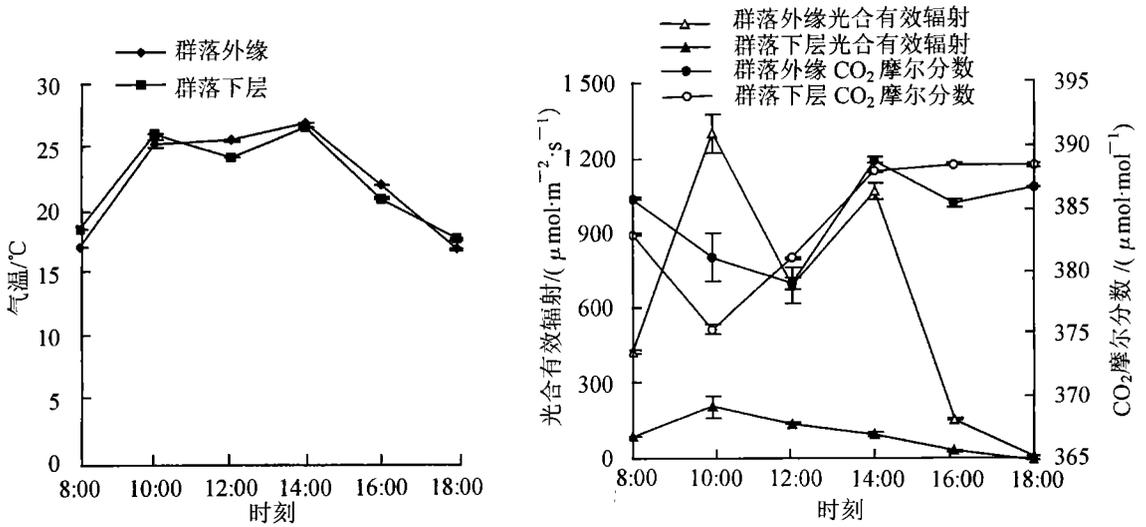


图 1 火炬树单优群落内外环境因子日变化(2003-10-03)  
Figure 1 Diurnal variations of the natural environmental factors at the edges and the understorey of *Rhus typhina* monodominant community (2003-10-03)

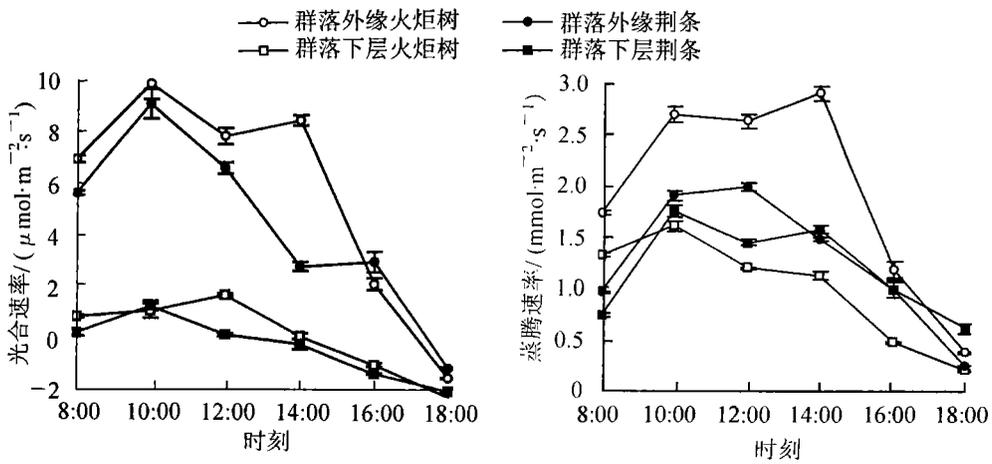


图 2 单优群落内外火炬树与荆条克隆分株光合与蒸腾速率日进程(2003-10-03)  
Figure 2 Diurnal variations of  $P_n$  and  $T_r$  in leaves of *Rhus typhina* ramets and *Vitex negundo* var. *heterophylla* ramets at the edges and the understorey of *R. typhina* monodominant community (2003-10-03)

$F_v/F_m$  日均值亦具有极显著差异。

火炬树单优群落内外生长光强具有显著差异: 群落外缘退化生境光能剩余, 而群落内光合有效辐射明显降低。叶绿素荧光参数  $F_v/F_m$  是准确反映植物对环境胁迫响应的重要参数。任何影响 PS II 效能的环境均会使  $F_v/F_m$  值降低。选择  $F_v/F_m$  为比较指标, 研究火炬树和荆条克隆分株对火炬树单优群落内外生境响应特点。在火炬树单优群落下层, 除了 10: 00 时外, 13: 00~19: 00 时火炬树克隆分株  $F_v/F_m$  值高于荆条分株(图 4), 说明在一天较长的时段内火炬树克隆分株耐受弱光的能力明显超过荆条。

### 3 讨论

在克隆繁殖的驱动下, 火炬树单优群落自上而下分布有大小不等的克隆分株, 结果导致火炬树克隆分株分层吸收利用光合有效辐射, 引起荆条生长纤弱、叶片稀疏, 在群落下层无法积累足够的光合产物, 相反可能由于生理整合、资源共享和风险分摊机制(基株与分株之间)的优势, 不仅为火炬树克

隆分株在群落下层继续生长提供较多的光合产物和水分,而且促使火炬树克隆分株与其他本土木本植物、草本植物继续争夺极为有限的光合有效辐射,结果产生对本土灌木树种和草本植物的种间竞争抑制效应。可以认为,在人工种植干扰驱动下,火炬树与灌、草优势层片本土种(如荆条、白羊草 *Bothriochloa ischaenum* 等)的种间竞争,发生在火炬树克隆分株等级系统与喜光植物荆条等之间,实质上属于围绕着光合有效辐射等生存条件所产生的不对称竞争。

火炬树克隆分株分布生长在其单优群落的下层和外缘,其光合速率以外缘分布高于群落下层;同时还注意到,同样生长在火炬树单优群落下层,火炬树克隆分株净光合速率还高于荆条克隆分株。这种现象可能预示着火炬树对退化生境的剩余光能利用率较高,对光的环境适应<sup>[26]</sup>超过了荆条,而且火炬树单优群落形成的自遮荫现象,有利于排挤本土植物<sup>[27-29]</sup>灌木和草本2个落叶层片。

外来种与本土种的竞争关系是入侵生物学的基本问题之一。当优势种经历的种间相互作用弱于其种内相互作用,亚优势种经历的种内相互作用弱于其种间相互作用,则出现不对称竞争(asymmetric competition)<sup>[30]</sup>现象。在种间竞争过程中,竞争物种对的大小具有不等性<sup>[31]</sup>。而在自然条件下形成火炬树单优群落后,火炬树与本土落叶灌木树种所发生的种间竞争,发生在竞争的后期表现为若干株火炬树基株和分株联合与本土落叶灌木树种单株个体之间的竞争。所以,此时的不对称竞争特征可以理解为:竞争后果具有不对称性,竞争个体大小和竞争物种对的数量同样具有不等性。因此,在外来植物种与本土种竞争的过程中获得优势地位,其标志之一是外来种种群数量居于明显的优势地位。

在火炬树单优群落内,火炬树和荆条的克隆分株光合速率均较低,但后者生长纤弱、叶片稀疏,前者形态色泽正常,原因可能源自生理整合、资源共享和风险分摊机制(基株与分株间)<sup>[32,33]</sup>的优势,这样不仅为火炬树克隆分株在群落下层继续生长提供较多的光合产物和水分,还可能缓和了光抑制的程度,而且促使火炬树克隆分株与其他本土木本植物和草本植物竞争极为有限的光合有效辐射。

#### 4 结论

火炬树单优群落内外落叶灌木荆条的光合代谢过程差异显著,是由于群落内大小不等的克隆分株分层截获光合有效辐射,因此群落下层的荆条净光合速率明显下降。

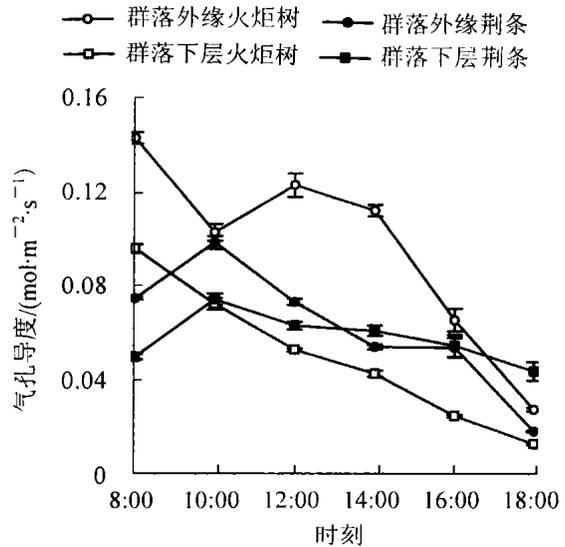


图3 单优群落内外火炬树与荆条克隆分株气孔导度日进程(2003-10-03)

Figure 3 Diurnal variations of COND in leaves of *Rhus typhina* ramets and *Vitex negundo* var. *heterophylla* ramets at the edges and the understory of *R. typhina* monodominant community (2003-10-03)

表1 火炬树单优群落内外火炬树(1年生)和荆条克隆分株荧光  $F_v/F_m$  的比较(2003-09-09)

Table 1 Comparison of  $F_v/F_m$  of *Rhus typhina* ramets (1-year-old) and *Vitex negundo* var. *heterophylla* ramets growing beneath closed *R. typhina* forest canopy and in the open (2003-09-09)

| 树种      | 生境 | 样本数 | 平均值     | 标准差     |
|---------|----|-----|---------|---------|
| 荆条      | 1  | 15  | 0.817 7 | 0.038 0 |
|         | 2  | 15  | 0.791 0 | 0.029 2 |
| 火炬树克隆分株 | 1  | 15  | 0.820 0 | 0.140 0 |
|         | 2  | 15  | 0.766 9 | 0.037 8 |

说明: 生境1和生境2分别表示群落下层和群落外缘。

火炬树克隆分株对火炬树单优群落下层弱光的适应力高于荆条分株, 荆条对退化生境强光的适应性高于火炬树克隆分株。

#### 参考文献:

- [1] 李吉跃, 何军. 火炬树苗木耐旱特性的研究[J]. 北京林业大学学报, 1992, 14(2): 9—16.
- [2] WERNER P A, HARBECK A L. The pattern of tree seedling establishment relative to staghorn sumac cover in Minchigan old field [J]. *Am Midl Nat*, 1982, 108(1): 124—132.
- [3] LOVETT D J, LOVETT D L. Modules of production and reproduction in a dioecious clonal shrub *Rhus typhina* [J]. *Ecobgy*, 1988, 69(3): 741—750.
- [4] LUKEN J O. Interaction between seed production and vegetative growth in staghorn sumac *Rhus typhina* L [J]. *Bul Torrey Bot Club*, 1987, 114(3): 247—251.
- [5] LUKEN J O. Gradual and episodic changes in the structure of *Rhus typhina* clones [J]. *Bul Torrey Bot Club*, 1990, 117(3): 221—225.
- [6] 马松涛, 刘广全, 李文华, 等. 不同立地类型火炬树人工林生物量初步研究[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2003, 31(6): 36—38.
- [7] 张明如, 翟明普, 王学勇, 等. 火炬树克隆植株生长和生物量特征的研究[J]. 林业科学, 2004, 40(3): 39—45.
- [8] 张明如, 翟明普, 尹昌君, 等. 火炬树克隆分株前后端水平侧根直径不对称性分析[J]. 林业科学, 2005, 41(6): 65—71.
- [9] 张川红, 郑勇奇, 李继磊, 等. 北京地区火炬树的萌蘖繁殖扩散[J]. 生态学报, 2005, 25(5): 978—985.
- [10] 吴征镒. 中国植被[M]. 北京: 科学出版社, 1980: 494—496.
- [11] 刘濂. 河北植被[M]. 北京: 科学出版社, 1996.
- [12] 中国森林编辑委员会. 中国森林: 第4卷[M]. 北京: 中国林业出版社, 2000.
- [13] WEIHE A B, NEELY R K. The effects of shading on competition between purple loosestrife and broad-leaved cattail [J]. *Aquat Bot*, 1997, 59: 127—138.
- [14] PATTISON R R, GOCDSTEIN G, ARES, A. Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species [J]. *Oecologia*, 1998, 117: 449—459.
- [15] DYER A R, RICE K J. Effects of competition on resource availability and growth of a California bunchgrass [J]. *Ecology*, 1999, 80: 2 697—2 710.
- [16] 赵广琦, 张利权, 梁霞. 芦苇与入侵植物互花米草的光合特性比较[J]. 生态学报, 2005, 25(7): 1 604—1 611.
- [17] 金爱武, 郑炳松, 陶金星, 等. 雷竹光合速率日变化及其影响因素[J]. 浙江林学院学报, 2000, 17(3): 271—275.
- [18] 郑炳松, 郑勇平, 余有祥, 等. 仙客来叶片光合特性及其与环境因子的关系[J]. 浙江林学院学报, 2001, 18(4): 366—370.
- [19] 岳春雷, 高智慧, 陈顺伟. 湿地松等3种树种的光合特性及其与环境因子的关系[J]. 浙江林学院学报, 2002, 19(3): 247—250.
- [20] 应叶青, 吴家胜, 戴文圣, 等. 铃木苗期光合特性研究[J]. 浙江林学院学报, 2004, 21(4): 366—370.
- [21] 张明如, 翟明普, 温国胜, 等. 太行山退化生境主要乔木树种光合日进程分析[J]. 浙江林学院学报, 2005, 22(5): 475—580.
- [22] WILLIAMSON M, FITTER A. The characters of successful invaders [J]. *Biol Conserv*, 1996, 78: 163—170.
- [23] SCHWEITZER J A, LARSON K C. Great morphological plasticity of exotic honeysuckle species may make them better invaders than native species [J]. *Torrey Bot Soc*, 1999, 126: 15—23.
- [24] 王满莲, 冯玉龙. 紫茎泽兰和飞机草的形态、生物量分配和光合特性对氮营养的响应[J]. 植物生态学报, 2005,

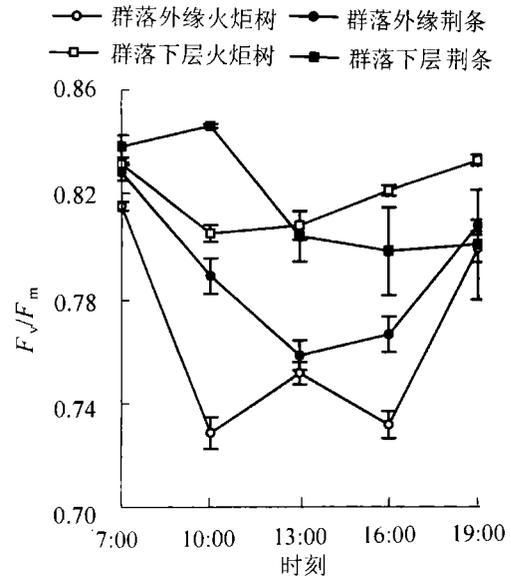


图 4 火炬树单优群落内外火炬树(1年生)和荆条(克隆分株)荧光日进程(2003-09-09)

Figure 4 Diurnal variations of  $F_v/F_m$  of *Rhus typhina* ramet (1 a) and *Vitex negundo* var. *heterophylla* ramets growing beneath *R. typhina* monodominant community and in the open

29(5): 697—705.

- [ 25] 马钦彦, 蔺琛, 韩海荣, 等. 山西太岳山核桃光合特性的研究[ J]. 北京林业大学学报, 2003, 25(1): 14—18.
- [ 26] 王俊峰, 冯玉龙, 李志. 飞机草和兰花菊三七光合作用对生长光强的适应[ J]. 植物生理与分子生物学学报, 2003, 29(6): 542—548.
- [ 27] STANDISH R J, ROBERTSON A W, ILLIAMS P A. The impact of an invasive weed *Tradescantia fluminensis* on native forest regeneration[ J]. *J Appl Ecol*, 2001, 38: 1 253—1 263.
- [ 28] NIINEMETS U, VALLADARES F, CEULEMANS R. Leaf level phenotypic variability and plasticity of invasive *Rhododendron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium*  $\alpha$ -occurring at two contrasting European sites [ J]. *Plant Cell Environ*, 2003, 26: 941—956.
- [ 29] EVAN S, WILLIAM E R. Changes in light and nitrogen availability under pioneer trees may indirectly facilitate tree invasions of grassland [ J]. *J Ecol*, 2003, 91: 923—931.
- [ 30] SHIPLEY B, EDDY P A. Evaluating the evidence for competitive hierarchies in plant communities [ J]. *Oikos*, 1994, 69(2): 340—345.
- [ 31] YOUNG K A. Asymmetric competition, habitat selection, and niche overlap in *Juvenile salmonids* [ J]. *Ecology*, 2004, 85(1): 134—149.
- [ 32] 董鸣. 异质性生境中的植物克隆生长: 风险分摊[ J]. 植物生态学报, 1996, 20(6): 543—548.
- [ 33] 董鸣. 资源异质性生境中的植物克隆生长: 觅食行为[ J]. 植物学报, 1996, 38(10): 828—835.

## Photosynthetic differences between understory clonal ramets of *Rhus typhina* and *Vitex negundo* var. *heterophylla* in Taihang Mountain area of China

ZHANG Ming-ru<sup>1</sup>, YU Yi-wu<sup>1</sup>, ZHAI Ming-pu<sup>2</sup>, YAO Jun<sup>3</sup>, WANG Xue-yong<sup>4</sup>

(1. School of Tourism and Health, Zhejiang Forestry College, Lin'an 311300 Zhejiang, China; 2. Key Laboratory for Silviculture of the Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 3. Rear Service Center of General Office, People's Government of Inner Mongolia Autonomous Region, Huhhot 010096, Inner Mongolia, China; 4. Hebei Academy of Forestry, Shijiazhuang 050061, Hebei, China)

**Abstract:** In the degraded habitat of the hilly Taihang Mountain area, non-native tree species of Staghorn sumac (*Rhus typhina*) have spread over time forming a number of monodominant communities. In order to understand differences in their ecological adaptation, the physio-ecological diurnal variations from clonal ramets of *R. typhina* and *Vitex negundo* var. *heterophylla* (negundo chastetree), growing in different light regimes as an understory of a staghorn sumac monodominant overstory and with no overstory, were studied. Based on a field experiment staghorn sumac ramets growing under the staghorn sumac overstory more effectively captured low levels of photosynthetically active radiation (PAR) than *V. negundo* var. *heterophylla*. So the net photosynthetic rate (Pn) of clonal ramets of *V. negundo* var. *heterophylla* was significantly lower than *R. typhina* ( $P \leq 0.05$ ). Additionally, Pn of *V. negundo* var. *heterophylla* growing at the edge of the staghorn sumac monodominant community reached a peak of about  $9.183 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  at 10: 00, while the same species growing beneath the overstory only attained  $1.396 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . When grown under the overstory, the ratio of variable to maximum chlorophyll fluorescence emission ( $F_v/F_m$ ) from 13: 00—17: 00 was stately higher ( $P \leq 0.05$ ) for *R. typhina* clonal ramets than *V. negundo* var. *heterophylla*, meaning that clonal ramets of *R. typhina* were better adapted to weak light. Thus, shading from an *R. typhina* overstory caused photosynthetic physio-ecological differences between clonal ramets of *R. typhina* and *V. negundo* var. *heterophylla*. [ Ch, 4 fig. 1 tab. 33 ref. ]

**Key words:** botany; photosynthetically active radiation (PAR); *Rhus typhina*; *Vitex negundo* var. *heterophylla*; monodominant community; clonal ramet