

火炬树克隆片段在异质水分斑块中的水分 及光响应初步研究

李小俊¹, 张明如², 张建国³, 吴 刚¹, 王圣杰⁴, 张华柳¹, 王电杰¹

(1. 浙江农林大学 林业与生物技术学院, 浙江 临安 311300; 2. 浙江农林大学 旅游与健康学院, 浙江 临安 311300; 3. 中国科学院-水利部 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100; 4. 河北农业大学 林学院, 河北 保定 071000)

摘要: 为探索木本克隆植物火炬树 *Rhus typhina* 母株与子株是否存在水分生理整合的生理生态过程, 以火炬树母株与子株组成的克隆片段为研究对象, 在母株后和子株前 10 cm 处截断水平根系并对子株进行浇水处理, 以不浇水的克隆片段为对照, 采用 PSYPRO 多露点水势仪和 Li-6400XT 光合分析仪, 测定分析了火炬树克隆片段内母株与子株叶片的水势及光合参数。结果表明: ①对子株浇水 500 mL 后, 处理母株与处理子株的水势均升高, 处理母株的升幅为 48.7%, 处理子株的升幅为 82.1%, 差异不显著($P>0.05$), 说明火炬树克隆子株片段在保证自身水分需要的同时, 通过间隔子向母株传输水分, 证实火炬树母株与子株间存在水分共享的传输机制。②处理母株的净光合速率 P_n , 蒸腾速率 T_r , 气孔导度 G_s 及胞间二氧化碳摩尔分数 C_i 的响应值均超过了处理子株; 处理子株与对照子株的净光合速率 P_n , 蒸腾速率 T_r , 气孔导度 G_s , 及胞间二氧化碳质量分数 C_i 比较均无明显升高或下降。母株与子株的差异不显著($P>0.05$)。③通过光响应曲线拟合, 火炬树母株的光补偿点较低, 光饱和点较高, 表观量子效率较大。通过水分控制处理形成异质水分生境后, 火炬树子株的光饱和点升高, 光补偿点与表观量子效率均降低。图 3 表 2 参 40

关键词: 森林生态学; 火炬树; 水势; 水分共享; 光响应曲线

中图分类号: S718.5 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2011)03-0359-08

Water and light response on cloned fragments of *Rhus typhina* with different water heterogeneous patches

LI Xiao-jun¹, ZHANG Ming-ru², ZHANG Jian-guo³, WU Gang¹, WANG Sheng-jie⁴,
ZHANG Hua-liu¹, WANG Dian-jie¹

(1. School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China; 2. School of Tourism and Health, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China; 3. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Science and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, Shaanxi, China; 4. Forest College, Agricultural University of Hebei, Baoding 071000, Hebei, China)

Abstract: Physiological integration characteristics of woody clonal plants has important influence on their use of habitat resources and colonization. To explore the water sharing mechanism in genets and ramets of *Rhus typhina*, fragments of genets and ramets were selected as the experimental material. Then, the water and light response on cloned fragment of *Rhus typhina* was studied comparing the genets and ramets in different water heterogeneous patches by measuring water potential and photosynthesis with PSYPRO Water Potential System and Li-6400XT Photosynthesis Analyzer. Results showed that: (1) after adding 500 mL water to the ramets, the water potential of the genets increased 48.7% and the ramets increased 82.1%; however, there were no

收稿日期: 2010-09-14; 修回日期: 2010-11-22

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30771709); “十一五”国家林业科技支撑计划专题(20060BAD03A11-04)

作者简介: 李小俊, 从事种群生态学研究。E-mail: lxiaojun999@126.com。通信作者: 张明如, 教授, 博士, 从事植被恢复、景区环境检测及生物入侵研究。E-mail: mrzheco@yahoo.com.cn

significant differences ($P>0.05$). (2) It is more sensitive than that of the ramets that the response of the net photosynthetic rate, transpiration rate, stomatal conductance, and intercellular CO_2 concentration of the genets to the water, but it was not significant that the difference of increase between genets and ramets ($P>0.05$). (3) The fitting of light response curve indicated light compensation point of the genets is lower; light saturation point, higher; apparent quantum efficiency, higher; Thus, for clonal ramets, water sharing mechanisms exist for the genets and ramets of *R. typhina* in water heterogeneous habitat. [Ch, 3 fig. 2 tab. 40 ref.]

Key words: forest ecology; *Rhus typhina*; water potential; physiological integration of water; light response curve

克隆植物的水分生理整合是其生理整合极为重要的组成部分^[1-3]。为了充分地利用生境的有限资源,克隆植物通过间隔子如根状茎和匍匐茎等不断向前生长,形成新的子株进而有效地利用异质斑块生境的生存资源。克隆植物在定居的过程中,母株在保证自身营养生长的同时,向子株提供营养物质进行繁殖扩散;在环境资源呈斑块状不均匀分布的条件下,母株与子株之间会传输并共享水分和养分资源^[4]。母株与子株之间水分的整合主要发生在垂直和水平方向上,垂直方向的水分生理整合首先发生在子株的水平上^[3]。当不同子株所摄取的水分存在差异时,水分将按照源—汇关系在不同子株之间再次进行水平方向的分配^[3]。火炬树 *Rhus typhina* 属于典型木本克隆植物^[5-8],又是典型的根茎型克隆植物^[9],它对生境的抗逆性凸显,在华北等地区作为退化植被恢复和水土保持的优良树种而被广泛引种栽植^[10-11]。火炬树引种栽植后对华北地区低山丘陵区退化生境组合适应能力极强,加之根蘖繁殖扩散能力突出^[12-14],而对本土植物产生一定的排挤作用,曾引起国内有关学者的激烈争论^[15]。然而,前期研究多集中于火炬树对本土植物种的排挤效应、光合生理特征、水分生理特性、不同立地条件下各器官生物量积累的差异等方面^[12-13,16-20]。还有学者研究了火炬树花果叶以及根系所释放的挥发物质是否具毒害作用等问题^[21-22]。值得注意的是,上述研究是将火炬树每一植株视为独立个体进行的,忽略了火炬树母株与子株根系的连接特性,实际上火炬树母株与子株通过间隔子(水平侧根)相连而构成一个有机整体,即克隆片段。因此,已有的火炬树水分生理问题尚未从母株与子株形成克隆片段^[20]的层面进行研究探讨。本研究拟从克隆片段的尺度分析火炬树母株与子株水势及光合参数的差异,选择火炬树母株与子株克隆片段为研究材料,通过浇水处理,比较分析火炬树母株与子株叶片的水势变化特性、光合参数的差异,揭示火炬树母株与子株是否存在水分的共享机制。

1 试验地概况

试验地位于河北省境内太行山中段东麓的平山县岗南镇,地处暖温带半湿润大陆性季风气候区。春季干燥多风,冬季寒冷少雪,降水集中于7-8月,且分布不均,太阳年总辐射量为 $131 \sim 136 \text{ kcal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,年平均气温为 $12.7 \text{ }^{\circ}\text{C}$,无霜期为 $140 \sim 180 \text{ d}$,年平均降水量为 609 mm ,年平均蒸发量为 $1\,815.4 \text{ mm}$ 。土壤类型主要为褐土。现有植被类型主要由天然灌木草本植物群落,人工栽植树种与天然灌木草本植物形成的混合群落,人工栽植树种形成的单优群落以及农作物构成的季节性群落所组成^[24]。

2 研究测定方法

2.1 试验设计

火炬树通过其水平侧根向前生长,不断在栽植地段上借助根蘖方式形成一定数量的子株,从而由基株和各级子株构成无性系种群。为了分析火炬树母株与子株之间的水分传输特征,选择火炬树扩展过程前端的2个1年生子株为水势测定的研究材料,其中将最前端根蘖子株定义为子株,与该子株相连的上一级子株定义为母株。要求供试样株生长正常且无病虫害。基于火炬树子株在其前后端水平根系 10 cm 处出现分叉现象,为了便于对比分析,在子株前和母株后 10 cm 处截断其水平根系从而构成本次试验的母株子株克隆片段。火炬树供试克隆片段共计6组(形态指标见表1),其中3组克隆片段的子株用作浇水处理,另外3组克隆片段为对照处理。水分处理:①3对火炬树克隆片段的子株浇水,母株与子株相

连的根部中部插入防渗隔板，根据子株冠幅的垂直投影，环状浇水 500 mL，而母株不予浇水。②另外 3 对火炬树母株和子株均不浇水，即作为对照处理。试验设计见图 1。

2.2 试验测定方法

2009 年 9 月 26 日早晨 6:00–6:15 时，利用 PSYPRO 多露点水势仪(美国产)测定样株处理前的水势值；9 月 26 日傍晚对其中的 3 组克隆片段的子株浇水 500 mL，9 月 29 日早晨 6:00–6:15 测定浇水处理后的水势值。具体选取待测样株树冠上部南侧无损伤发育正常的叶片，置于 L-51 样品室适应 1 h，进行活体测定，读取 3 个值·株⁻¹，取其平均值作为该株的水势值。9 月 29 日 9:00–11:00 选择供试植株树冠上部无损伤完全叶片，测定火炬树克隆片段母株与子株叶片光合生理参数的光响应过程。

具体利用 Li-6400xT 光合系统分析仪(美国产)红蓝光源控制叶室中的光量子通量密度(photosynthetic photon flux density, D_{PPF})，在 0~2 000 μmol·m⁻²·s⁻¹ 范围内设置 10 个光强梯度：0, 10, 30, 50, 100, 300, 500, 1 000, 1 500 和 2 000 μmol·m⁻²·s⁻¹，环境温度为 23~25 ℃，大气二氧化碳摩尔分数波动于 410~430 μmol·mol⁻¹ 范围内，重复测定 3 次·株⁻¹，各个光强读取 3 组稳定值，然后取平均值。

2.3 数据处理

利用 Excel 2003 进行数据处理及光响应曲线的绘制，并借助于 SPSS 13.0 软件计算光饱和点及最大净光合速率；对光响应的初始部分进行线性回归，求得光补偿点和表观光合量子效率等值^[25]。采用的模型为： $P_n = \{D_{PPF} \cdot Y_{AQ} + P_{max} - \sqrt{[(Y_{AQ} \cdot D_{PPF} + P_{max})^2 - 4 \cdot Y_{AQ} \cdot P_{max} \cdot D_{PPF} \cdot K]} / 2K - R_d\}$ 。其中： P_n 为净光合速率(net photosynthesis rate)； Y_{AQ} 为表观光合量子效率(apparent quantum yield)， D_{PPF} 为光量子通量密度； P_{max} 为饱和光合速率(maximum photosynthetic rate)； K 为曲线的弯曲程度(convexity)； R_d 为光下暗呼吸速率(dark respiration rate)。

3 结果与分析

3.1 火炬树母株与子株形态特征的比较分析

由表 1 可知：火炬树母株与子株的形态指标存在差异，母株的株高、冠幅和地径均较子株高。母株与子株的前端直径均较后端直径大，该现象印证了火炬树克隆子株的前端直径大于后端直径的事实^[12]。母株的形态指标均大于子株，方差分析表明差异不显著($P>0.05$)，说明在同一环境条件下克隆片段的母株与子株表现出形态可塑性的特征。

表 1 火炬树母株与子株形态特征(平均值±标准误差)
Table 1 Growth characteristics of genets and ramets of *Rhus typhina*($\bar{x} \pm s$)

样本	株高/cm	冠幅/cm	地径/cm	前端直径/cm	后端直径/cm
母株	53.70 ± 1.80	60.00 ± 2.30	1.078 ± 0.029	1.373 ± 0.317	0.736 ± 0.288
子株	52.00 ± 7.70	53.20 ± 5.80	0.957 ± 0.066	1.573 ± 0.579	0.894 ± 0.420

3.2 异质水分斑块中火炬树克隆片段母株与子株的水势变化

比较分析火炬树克隆片段中母株与子株的水势值(图 2)，处理前母株的水势高于子株水势，母株水

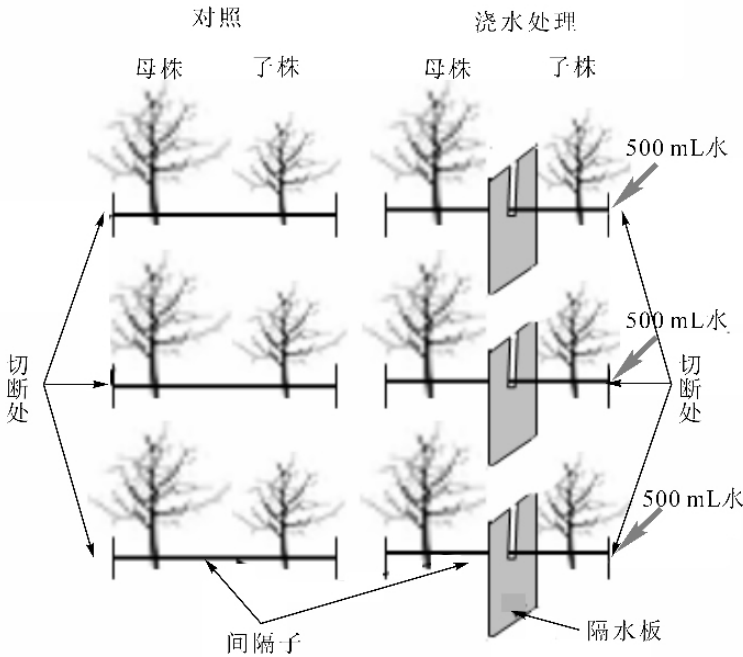


图 1 试验示意图
Figure 1 Experiment schematic

势值为 -4.303 MPa, 子株水势值为 -5.455 MPa, 方差分析表明母株与子株的水势差异不显著($P>0.05$)。经水分处理后, 子株与母株的水势都有一定程度的升高, 母株水势升高至 -2.207 MPa, 相比较处理前升幅为 48.7% , 子株的水势值升高至 -0.978 MPa, 平均升高了 4.475 MPa, 相比较处理前平均升幅为 82.1% , 子株的水势高于母株, 但差异依然不显著。母株与子株的升幅也差异不显著($P>0.05$)。因此, 推测浇水后子株通过水平侧根向母株输送一定数量的水分, 不仅引起子株水势的上升同时导致母株水势的升高。火炬树克隆片段母株子株水势测定分析结果证实了火炬树克隆子株片段存在水分传输共享的生理整合现象。

3.3 异质水分斑块中火炬树克隆片段母株与子株的光合参数响应过程

分析图3可知: 处理母株、对照母株、处理子株及对照子株的净光合速率 P_n 随着光量子通量密度 D_{PPF} 的升高而增大, $D_{PPF}<200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, P_n 几乎呈直线上升, $D_{PPF}>200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, P_n 随着 D_{PPF} 的升高而逐渐趋于饱和。气孔导度 G_s 、蒸腾速率 T_r 与 P_n 呈极显著的正相关($P<0.00$), 胞间二氧化碳摩尔分数 C_i 与 P_n 呈极显著的负相关($P<0.00$)。处理母株与对照母株相比其 P_n 的上升幅度较大; 而处理子株的 P_n 与对照子株相比升幅较小。方差分析表明, 母株与子株差异不显著($P>0.05$)。由图3知, 母株经水分处理后 C_i 变小, 而子株 C_i 基本保持不变。

光补偿点 L_{CP} 、光饱和点 L_{SP} 和表观量子效率 Y_{AQ} 是表征植物光响应特征的重要指标, 其中表观量子

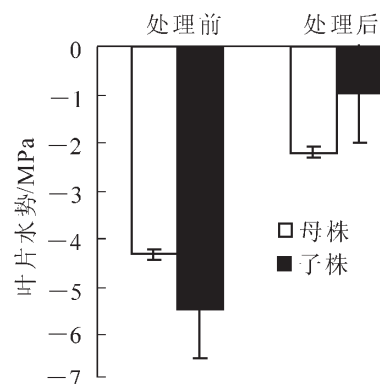


图2 水分处理前后火炬树母株与子株水势变化
Figure 2 Water potential changes of genet and ramet of *Rhus typhina* before and after treatment

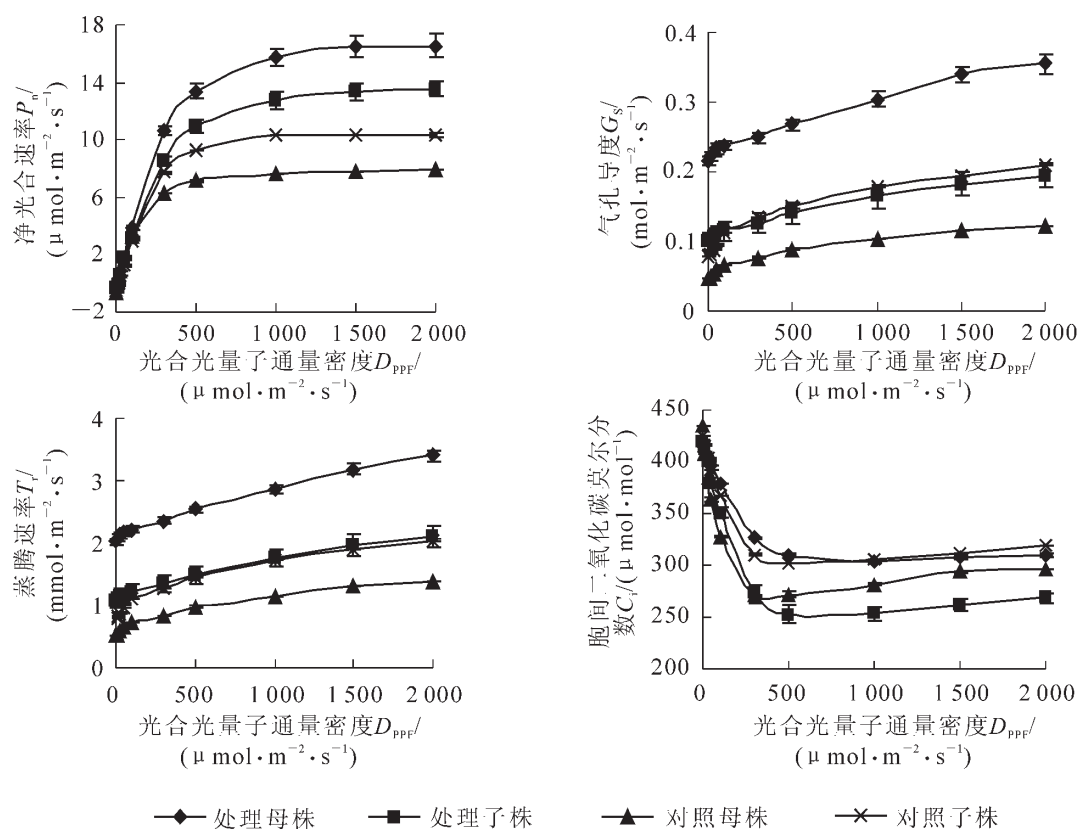


图3 水分处理后火炬树母株与子株净光合速率(P_n), 蒸腾速率(T_r), 气孔导度(G_s)及胞间二氧化碳摩尔分数(C_i)的响应

Figure 3 Response of net photosynthetic rate(P_n), transpiration rate(T_r), stomatal conductance(G_s), inter-cell concentration of CO_2 (C_i) in *Rhus typhina* G, R and ck under water treatment

效率能真实地反映光合机构光合功能的变化^[25]。表 2 为火炬树母株和子株的光响应曲线经拟合所得出的反映光合能力的系列指标。由表 2 可知：浇水处理母株与未浇水母株的光补偿点分别为 $10.76 \pm 0.02 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $10.00 \pm 0.01 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，浇水处理子株和其未浇水处理子株的光补偿点分别为 $7.86 \pm 0.02 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $14.31 \pm 0.00 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。母株经水分处理后其光补偿点的增加较小，方差分析表明差异不显著($P>0.05$)，说明在浇水后 2 d 之内水分供给并没有影响母株叶片的光合速率。子株的光补偿点与浇水处理之前比较有所降低，但差异不显著($P>0.05$)，说明土壤水分供应充足，有利于提高子株的光合速率。浇水处理母株比未浇水母株的光饱和点约升高 10.6%。浇水处理的子株比对照子株的光饱和点约升高 8.5%，方差分析表明差异不显著($P>0.05$)。处理母株与对照母株的表观量子效率分别为 $0.05 \pm 0.02 \text{ mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 和 $0.05 \pm 0.00 \text{ mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ，浇水处理子株与未浇水处理子株的表观量子效率分别为 $0.04 \pm 0.00 \text{ mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 和 $0.04 \pm 0.01 \text{ mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。母株的表观量子效率均高于子株，说明母株光能利用效率较子株高。最大净光合速率大小变化顺序分别为处理母株 $16.65 \pm 1.77 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}>$ 处理子株 $13.63 \pm 1.50 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}>$ 对照子株 $11.19 \pm 0.06 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}>$ 对照母株 $8.65 \pm 0.06 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。说明经过水分处理后母株最大光合速率增大，且高于子株与对照。结果表明，对子株进行水分处理，与其根部相连的母株光补偿点、光饱和点、最大净光合速率均高于子株，方差分析表明差异不显著($P>0.05$)。水分处理后，处理母株的暗呼吸速率基本没有变化，而处理子株暗呼吸速率与对照相比有所降低。

表 2 水分处理下火炬树克隆子株对的最大光合速率(P_{max})，光饱和点(L_{SP})，表观量子效率(Y_{AQ})，光补偿点(L_{CP})和暗呼吸速率(R_{d})

Table 2 Maximum net photosynthetic rate(P_{max}), light saturation point (L_{SP}), apparent quantum yield(Y_{AQ}), light compensation point(L_{CP})and dark respiration rate(R_{d})in leaves of *Rhus typhina* under water treatment ($\bar{x} \pm s$)

样本	$P_{\text{max}}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$L_{\text{SP}}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$Y_{\text{AQ}}/(\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	$L_{\text{CP}}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$R_{\text{d}}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
处理母株	16.65 ± 1.77	1 411.76	0.05 ± 0.02	10.76 ± 0.02	0.52 ± 0.05
对照母株	8.65 ± 0.06	1 276.20	0.05 ± 0.00	10.00 ± 0.01	0.51 ± 0.04
处理子株	13.63 ± 1.50	1 397.06	0.04 ± 0.02	7.86 ± 0.02	0.37 ± 0.04
子株对照	11.19 ± 0.06	1 287.88	0.04 ± 0.01	14.31 ± 0.00	0.51 ± 0.03

4 讨论

克隆植物的生理整合主要包括光合产物、矿质营养元素以及水分的整合，克隆植株间相连并不表明它们一定会发生生理整合^[26-27]。生理整合的发生具有一定的种间特异性，同时不同种对于异质环境的响应不同，而且生理整合的程度、范围和方向也不相同。克隆植物的母株与子株之间对水分的生理整合主要是以满足自身的要求之后，在资源充足的情况下，通过相连匍匐茎或根茎向相对较差环境中的子株传输。当不同子株所摄取的水分存在差异时，水分将按照源—汇关系在不同子株之间再次进行水平方向的分配^[3, 28-30]。水势变化是分析判断克隆植物水分传输源—汇的一个重要依据。

本研究把火炬树克隆子株置于克隆片段的框架中，将克隆片段前端的子株定义为子株而后端的子株视为母株，并将子株作为源株加以初步的研究，发现在水分处理后短期内母株与子株的水势值均有不同程度的升高，说明火炬树克隆植株间存在一定的水分共享机制。该结论与前人的研究结论一致^[31-35]。火炬树母株和子株的根系特征也是判断其母株子株水分传输源—汇的辅助手段之一，如母株和子株细根分布数量的多少可能决定其吸收水分和土壤矿质养分数量比例。如果将母株视为源株，将其置于水分资源丰富的斑块中是否也存在水分传输的共享现象？如果进行长期的观测研究，子株与母株是否能促进矿质营养的吸收并进行光合生理的整合？在可塑性方面是否会发生相同的响应？这些问题还有待借助稳定性同位素分析技术加以判断研究。

光合作用是植物对环境变化极为敏感的生理过程，净光合速率 P_n ，蒸腾速率 T_r ，气孔导度 G_s ，及胞间二氧化碳摩尔分数 C_i 是反映植物光合过程的主要生理参数。光补偿点、光饱和点、最大光合速率、表观量子效率及暗呼吸速率是反映植物需光及其光合能力的主要生理参数，植物光补偿点高低直接反映

了植物对弱光的利用能力, 光饱和点的高低则表明植物光合作用速率随光量子通量的增大是否能很快达到最大效率, 表观量子效率反映叶片对光能的利用效率^[36-38]。较低的光补偿点使植物在有限的光条件下能以最大能力利用低光量子密度, 进行最大可能的光合作用, 从而提高有机物质的积累, 满足其生存生长的能量需要。火炬树经水分处理后子株光补偿点较低, 说明在水分条件充足时, 其利用弱光的能力增强, 这也可以解释为什么火炬树在自遮光冠下能有效地根蘖生长的生态现象。将母株与子株的光补偿点进行方差分析, 结果表明: 母株在利用弱光方面与子株无差异, 短期水分处理对母株与子株利用强光的能力均起到促进作用。前人的研究发现, 整合作用还可以引起源-库关系的变化, 表现出一种反馈机制^[39-40]; 在 Roiloa 等^[39]对 *Fragaria vesca* 的研究, Marshall 等^[40]对白三叶 *Trifolium repens* 的研究中, 均表明处在异质生境中的子株对资源的需求高(库), 反馈给母株(源), 使母株的光合效率增强。火炬树母株与子株之间是否存在光合产物的传输, 子株在接受水分处理后是否需要吸收更多的营养物质, 从而提高母株的光合速率。这一问题需要借助于同位素探针技术进行研究监测证实。对于火炬树繁殖过程中, 是否存在营养物质的传输以及其如何进行传输, 仍是我们需要解决和探讨的关键问题。

参考文献:

- [1] 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.
DONG Ming. Plant clonal growth in heterogeneous habitats: risk-spreading [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 1996, **20** (6): 543 – 548.
- [2] ALPERT P, BONE E, HOLZAPFEL C. Invasiveness, invisibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants [J]. *Perspect Plant Ecol Evol Syst*, 2000, **3** (1): 52 – 66.
- [3] 朱志玲, 李德志, 王续平, 等. 克隆植物的水分生理整合及其生态效应[J]. 西北植物学报, 2006, **26** (12): 2602 – 2614.
ZHU Zhiling, LI Dezhi, WANG Xuping, *et al.* Water physiology integration and its ecological effect of clonal plants [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2006, **26** (12): 2602 – 2614.
- [4] MARSHALL C. Source-sink relation of interconnected ramets [A]//Van GROENENDAEL J, De KROON H. *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function* [M]. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990: 23 – 42.
- [5] LUKEN J O. Interaction between seed production and vegetative growth in staghorn sumac *Rhus typhina* L. [J]. *Bull Torrey Bot Club*, 1987, **114** (3): 247 – 251.
- [6] DOUST J L, DOUST L. Modules of production and reproduction in a dioecious clonal shrub, *Rhus typhina* [J]. *Ecology*, 1988, **69** (3): 741 – 750.
- [7] WERNER P A, HARBECK A L. The pattern of tree seedling establishment relative to staghorn sumac cover in Michigan old fields [J]. *Am Midl Nat*, 1982, **108** (1): 124 – 132.
- [8] LUKEN J O. Gradual and episodic changes in the structure of *Rhus typhina* clones [J]. *Bull Torrey Bot Club*, 1990, **117** (3): 221 – 225.
- [9] 汤俊兵, 肖燕, 安树青, 等. 根茎克隆植物生态学研究进展[J]. 生态学报, 2010, **30** (11): 3028 – 3036.
TANG Junbing, XIAO Yan, AN Shuqing, *et al.* Advance of studies on rhizomatous clonal plants ecology [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010, **30** (11): 3028 – 3036.
- [10] 潘志刚, 游应天. 中国主要外来树种引种栽培[M]. 北京: 中国林业出版社, 1994: 525 – 529.
- [11] 马松涛. 中国火炬树研究现状及发展趋势[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2005.
MA Songtao. *Topic of the Dissertation: A Review of Rhus typhina's Current Research Situation and It's Trend in China* [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2005.
- [12] 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.
ZHANG Mingru, ZHAI Mingpu, WANG Xueyong, *et al.* A study on the characteristics of the growth and the biomass of clonal ramets in *Rhus typhina* [J]. *Sci Silv Sin*, 2004, **40** (3): 39 – 45.
- [13] 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.
ZHANG Chuanhong, ZHENG Yongqi, LI Jilei, *et al.* Dispersal of staghorn sumac in Beijing areas [J]. *Acta Ecol Sin*, 2005, **25** (5): 978 – 985.

- [14] 刘全儒, 于明, 周云龙. 北京地区外来入侵植物的初步研究[J]. 北京师范大学学报: 自然科学版, 2002, **38** (3): 399 – 404.
LIU Quanru, YU Ming, ZHOU Yunlong. A preliminary study on the invasive plants in Beijing [J]. *J Beijing Norm Univ Nat Sci*, 2002, **38** (3): 399 – 404.
- [15] 北京生态学会. 火炬树未对北京地区的自然生态系统构成威胁[J]. 植物生态学报, 2006, **30** (1): 190.
Beijing Ecological Society. *Rhus typhina* has not significantly threatened the natural ecosystems in Beijing [J]. *Acta Bot Sin*, 2006, **30** (1): 190.
- [16] 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.
MA Songtao, LIU Guangquan, LI Wenhua, *et al.* Study on biomass in *Rhus typhina* artificial forest at different sites [J]. *J Northwest A & F Univ Nat Sci Ed*, 2003, **31** (6): 36 – 38.
- [17] 张明如, 翟明普, 尹昌君, 等. 火炬树克隆子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 – 72.
ZHANG Mingru, ZHAI Mingpu, YIN Changjun, *et al.* Analysis on asymmetry of horizontal lateral root diameter in clonal ramets of *Rhus typhina* [J]. *Sci Silv Sin*, 2005, **41** (6): 65 – 72.
- [18] 张明如, 俞益武, 翟明普, 等. 火炬树克隆子株与荆条克隆子株的光合日进程的研究[J]. 浙江林学院学报, 2007, **24** (1): 1 – 6.
ZHANG Mingru, YU Yiwu, ZHAI Mingpu, *et al.* Photosynthetic differences between understory clonal ramets of *Rhus typhina* and *Vitex negundo* var. *heterophylla* in Taihang Mountain area of China [J]. *J Zhejiang For Coll*, 2007, **24** (1): 1 – 6.
- [19] 喻晓丽. 土壤水分胁迫对火炬树幼苗生长和生理生态特征的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2007.
YU Xiaoli. *Effects of Soil Moisture Stress on the Growth and Eco-physiology of Rhus typhina Seedlings* [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2007.
- [20] ZHANG Zhanjiang, JIANG Chuangdao, ZHANG Jinzheng, *et al.* Ecophysiological evaluation of the potential invasiveness of *Rhus typhina* in its non-native habitats [J]. *Tree Physiol*, 2009, **9** (4): 1 – 10.
- [21] 吴长虹. 火炬树入侵可能性研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2008.
WU Changhong. *Studies on Possibility of Biological Invasion of Rhus typhina* [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2008.
- [22] 李中新, 李庆和, 刘凤菊, 等. 火炬树(*Rhus typhina*)叶挥发性成分及其对 2 种叶螨选择行为的影响[J]. 生态学报, 2009, **29** (2): 714 – 719.
LI Zhongxin, LI Qinghe, LIU Fengju, *et al.* Volatile constituents in leaves of *Rhus typhina* and their influence on selective behavior of two species of mites [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, **29** (2): 714 – 719.
- [23] VUOISALO T, TUOMI J, PEDERSEN B, *et al.* Hierarchical selection in clonal plants[M]//De KROON H, Van GROENENDAEL J. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Netherlands: Backbuys, 1997: 243 – 261.
- [24] 张明如, 翟明普, 王学勇. 太行山低山丘陵区植被恢复构建的生态对策和途径[J]. 中国水土保持科学, 2006, **4** (2): 75 – 81.
ZHANG Mingru, ZHAI Mingpu, WANG Xueyong. Ecological strategies and approaches of vegetation restoration in the hilly area of Taihang Mountain [J]. *Sci Soil Water Conserv*, 2006, **4** (2): 75 – 81.
- [25] 蒋高明, 常杰, 高玉葆, 等. 植物生理生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004.
- [26] SCHMID B, BAZZAZ F A. Clonal intergration and population structure in perennials: effects of severing rhizome connections [J]. *Ecology*, 1987, **68**: 2016 – 2022.
- [27] PRICE EAC, HUTCHINGS M J. The causes and developmental effects of integration and independence between different parts of *Glechoma hederacea* clons [J]. *Oikos*, 1992, **63**: 376 – 386.
- [28] De KROON H, FRANSEN B, VABRHEENEN J W A, *et al.* High levels of inter-ramet translocation in two rhizomatous *Carex* species, as quantified by deuterium labeling [J]. *Oecologia*, 1996, **106** (1): 73 – 84.
- [29] HUTCHINGS M J, DE KROON H. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition [J]. *Adv Ecol Res*, 1994, **25**: 159 – 238.
- [30] 盛丽娟, 李德志, 朱志玲, 等. 克隆植物的碳素生理整合及其生态学效应[J]. 应用与环境生物学报, 2007, **13**

- (6): 888 – 894.
- SHENG Lijuan, LI Dezhi, ZHU Zhiling, *et al.* Carbon physiological integration in clonal plants and its ecological effects [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2007, **13** (6): 888 – 894.
- [31] SHUMWAY S W. Physiological integration among clonal ramets during invasion of disturbance patches in a New England salt marsh [J]. *Ann Bot*, 1995, **76**: 225 – 233.
- [32] 张称意. 毛乌素沙地两种根茎型植物克隆生长的生态适应意义[D]. 北京: 中国科学院植物研究所, 2002.
- ZHANG Chengyi. *Ecological Adaptive Significance of Clonal Growth of Two Rhizomatous Clonal Species in Mu-Ussandland*[D]. Beijing: Chinese Academy of Science. Institute of Botany, 2002.
- [33] PITEKKA L F, HANSEN S B, ASHMUN J W. Population biology of *clintonia borealis*(I) Ramet and patch dynamics[J]. *J Ecol*, 1985, **73**: 169 – 183.
- [34] ALPERT P. Water sharing among ramets in a desert population of *Distichita spicata* (Poaceae) [J]. *Am J Bot*, 1990, **77**: 1648 – 1651.
- [35] LAU R, YOUG D. Influence of physiological integration on survivorship and water relation in a clonal herb [J]. *Ecology*, 1988, **69**: 215 – 219.
- [36] 苏培玺, 严巧娣. C4 荒漠植物梭梭和沙拐枣在不同水分条件下的光合作用特征[J]. 生态学报, 2006, **26** (1): 75 – 82.
- SU Peixi, YAN Qiaodi. Photosynthetic characteristics of C4 desert species *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* under different moisture conditions [J]. *Acta Ecol Sin*, 2006, **26** (1): 75 – 82.
- [37] 孟陈, 徐明策, 李俊祥, 等. 栲树冠层光合生理特性的空间异质性[J]. 应用生态学报, 2007, **18** (9): 1932 – 1936.
- MENG Chen, XU Mingce, LI Junxiang, *et al.* Spatial heterogeneity of photosynthetic characteristics of *Castanopsis fargesii* canopy [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2007, **18** (9): 1932 – 1936.
- [38] 刘悦秋, 孙向阳, 王勇, 等. 遮荫对异株荨麻光合特性和荧光参数的影响[J]. 生态学报, 2007, **27** (8): 3457 – 3464.
- LIU Yueqiu, SUN Xiangyang, WANG Yong, *et al.* Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Urtica dioica* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2007, **27** (8): 3457 – 3464.
- [39] ROILLOA S R, RETUERTO R. Physiological integration ameliorates effects of serpentine soils in the clonal herb *Fragaria vesca* [J]. *Physiol Plant*, 2006, **128** (4): 662 – 676.
- [40] MARSHALL C, SAGAR G R. The distribution of assimilates in *Lolium multiflorum* Lam. following differential tiller defoliation [J]. *Ann Bot*, 1968, **29**: 365 – 370.