

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201710003

引文格式: 陈旭黎, 宋会兴. 异质光环境下克隆整合对白夹竹光合氮分配格局的影响 [J]. 广西植物, 2018, 38(12): 1651–1659
CHEN XL, SONG HX. Effects of clonal integration on patterns of nitrogen allocated to photosystem in *Phyllostachys bissetii* under heterogeneity light environment [J]. *Guihaia*, 2018, 38(12): 1651–1659

异质光环境下克隆整合对白夹竹光合氮分配格局的影响

陈旭黎, 宋会兴*

(四川农业大学 风景园林学院, 成都 611130)

摘要: 采用盆栽试验,以单轴散生型竹类植物——白夹竹(*Phyllostachys bissetii*)克隆片段为对象,使近端分株处于自然光照环境,远端分株处于遮荫环境中,对根状茎作切断或不切断处理,研究克隆整合对远端分株和近端分株光合氮分配格局的影响。结果表明:(1)根状茎保持连接的远端分株较根状茎切断的远端分株具有更高的最大净光合速率、叶片氮含量、光合色素含量、叶片光合氮分配系数。(2)相对根状茎切断处理,根状茎保持连接的远端分株将更多的氮分配到光合系统的羧化系统、生物力能学组分,而分配至捕光系统组分的比例较小。(3)比较处于自然光照条件的近端分株,比叶重、叶片氮含量等并没有因根状茎切断与否表现出显著性差异,根状茎连接的近端分株部分指标甚至高于根状茎切断的近端分株。研究认为,克隆整合作用影响处于遮荫环境的白夹竹远端分株的光合氮分配格局,使得处于遮荫生境中的克隆分株依旧维持较高的光合能力,保证了处于逆境条件下克隆分株的生存与生长。

关键词: 克隆整合, 白夹竹, 光合氮分配, 光合能力

中图分类号: Q945.78 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2018)12-1651-09

Effects of clonal integration on patterns of nitrogen allocated to photosystem in *Phyllostachys bissetii* under heterogeneity light environment

CHEN Xuli, SONG Huixing*

(College of Landscape Architecture, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China)

Abstract: In this study, a pot experiment was conducted and clonal fragment of *Phyllostachys bissetii* with two successive ramets was used as experimental materials to examine the effects of clonal integration on the patterns of nitrogen, allocated to photosystem in *P. bissetii* under heterogeneity light environment. The main results were as follows: (1) When grown in shade, ramets connected with an unshaded mother plant displayed higher potential maximum net photosynthetic rate (P_{max}), leaf nitrogen content (N_M and N_A), chlorophyll content and total partition coefficients of leaf nitrogen in photosynthetic apparatus (P_T) than severed ramets. (2) The connected apical ramets had higher partition coefficients of

收稿日期: 2018-02-27

基金项目: 国家自然科学基金(31470636); 长江上游生态安全协同创新中心开放基金[Supported by the National Natural Science Foundation of China(31470636); Foundation of Cooperative Innovation Center of Ecological Security in the Upper Reaches of the Yangtze River]。

作者简介: 陈旭黎(1991-),女,四川德阳人,硕士研究生,主要从事植物生态学研究,(E-mail)498241463@qq.com。

*通信作者: 宋会兴,博士,教授,主要从事植物种群生态学研究,(E-mail)Huixingsong@aliyun.com。

leaf nitrogen in carboxylation components and bioenergetics components than that of in light-harvesting components. (3) There were no significant differences in unit-area leaf mass and nitrogen content between the two treatments of connected and severed proximal ramets in natural lighting conditions, while connected ramets displayed higher P_{\max} , P_T and chlorophyll concentration. The results suggested that clonal integration affects the patterns of nitrogen allocated to photosystem in shaded apical ramets, and ensure young ramets maintain higher photosynthetic capacity, which impel the whole clone fragment had higher survival advantages.

Key words: clonal integration, *Phyllostachys bissetii*, photosynthetic nitrogen distribution, photosynthetic capacity

在对森林、草地、湿地等多种生态系统的调查中发现,具有克隆生长特性的植物在生态系统中分布广泛,甚至占据优势地位(Jónsdóttir & Watson, 1997)。与不具克隆生长特性的植物相比,克隆植物(具有克隆生长特性的植物)最显著的特征即可以通过间隔子(spacer)在分株之间传输水分、矿质养分和光合产物,处在不利环境条件下的克隆分株能够得以生存,结果有利于整个克隆片段的生长和生存空间的拓展(Okutomi et al, 1996; Chidumayo, 2006)。这种整合作用尤其表现为近端分株供应资源以支持与之相连的远端分株的生长直到其生理上完全独立(Kirby, 1980)。然而,现有报道多以草本植物为研究对象,研究内容主要围绕矿质元素含量与生物量合成等展开,对其内在的机制尚不清晰。

全世界有竹类植物1 200余种,竹林面积更是呈逐年增长的趋势(Jiang, 2007)。竹类植物的扩张已成为生态学与林业界普遍关注的问题(Isagi & Torii, 1997; Lima et al, 2012)。中国是竹类植物最为丰富的国家之一,资源主要分布于我国南方热带、亚热带地区。在该区域地带性植被常绿阔叶林在遭受自然或人工干扰后,竹类植物便可向周边阔叶林扩张(杨清培等,2017)。竹类植物是典型的克隆植物(Okutomi et al, 1996)。在向周边阔叶林扩张过程中,克隆整合作用是否对林下克隆分株的光合能力产生影响?这种影响是否与遮荫分株的光合氮分配格局相关?这些问题对理解竹类植物的扩张过程及其机制具有重要的理论意义。

1 材料与方法

1.1 材料

白夹竹(*Phyllostachys bissetii*),别名淡竹、蓉城

竹、四川刚竹,隶属于禾本科竹亚科刚竹属,单轴散生型常绿乔木状,主干高6~18 m,直径约25 mm,秆环及箨环均具隆起。主要分布于四川、湖北、安徽、浙江、江苏以及陕西秦岭等地,是重要的笋材两用竹,具有重要的经济价值,也是大熊猫主食竹之一。白夹竹通过地下竹鞭进行无性繁殖,具有强烈的扩张能力,为良好的木本克隆植物研究材料(宋会兴等,2011)。本研究用白夹竹取自四川省邛崃市南宝山(103°14'31" E, 30°14'31" N)。

1.2 试验设计

2015年10月在四川省邛崃市南宝山通过竹鞭走向确定白夹竹克隆片段的近端分株与远端分株并分别予以标记。采集近端分株与远端分株年龄与长势一致的白夹竹分株对栽植于四川农业大学崇州教学试验基地内。每个分株对栽植在相互贴近、直径为50 cm的黑色育苗盆内。盆内栽培基质来自于材料采集地四川省邛崃市南宝山,其理化性质为土壤容重(1.45 ± 0.06) $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$,土壤总孔隙度为(48.67 ± 0.89)%,土壤有机质含量(5.41 ± 1.21) $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$,全氮含量(1.01 ± 0.18) $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。将所有盆植分株对露天放置在基地内,让其自然生长3个月,确定成活后进行处理。包括2个处理:让近端分株处于自然光照生境中,远端分株处于(75 ± 5)%遮荫处理环境中,对近端分株与远端分株之间的根状茎作切断或不切断处理,试验设计如图1所示。遮荫处理采用黑色遮荫网实现。每个处理3个重复。试验处理4个月,期间正常管护。2016年5月进行光合参数的测定,并完成样品采集。

1.3 指标测定

1.3.1 白夹竹叶片光合参数的测定 使用Li-6400型光合仪于2016年5月中旬在晴朗天气的上午

9:00—12:00 完成对白夹竹叶片光合指标的测定。光响应曲线测定时采用红蓝光源,光合有效辐射 (PAR) 设置为 2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、800、600、400、300、200、100、50、0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 共 13 个梯度,温度控制为 25 $^{\circ}\text{C}$, CO_2 浓度 380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,流速为 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$,每个梯度平衡 180 s,依据非直角双曲线模型拟合 P_n -PAR 曲线求得近饱和光强 (Gomes et al, 2006; Sorrell et al, 2012); CO_2 响应曲线测定时控制条件与光响应曲线一致,测定光强为近饱和光强, CO_2 浓度梯度从 400、300、200、150、120、80、50、20、0 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 递减,按 400、600、800、1 000、1 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 递

增,绘制 $P_n - C_i$ (胞间 CO_2 浓度) 曲线求得叶片最大净光合速率 (P_{max})。参照 Farquhar & Sharkey (1982) 方法计算最大羧化速率 (V_{cmax}) 与暗呼吸速率 (R_d),最大电子传递速率 (J_{max}) 参照 Tenhunen et al (1977) 的方法计算。

1.3.2 光合色素的测定 将叶片用纱布擦净后称重,剪碎后使用 95% 的乙醇溶液进行浸提,放置在暗处,避光室温保存 24 h,期间数次摇匀。用紫外分光光度计分别在 665、649、470 nm 3 个波长下测定吸光值,光合色素浓度值由以下公式计算:

$$C_A = 13.95A_{665} - 6.88A_{649}; C_B = 24.96A_{649} - 7.32A_{665}; C_C = C_A + C_B。$$

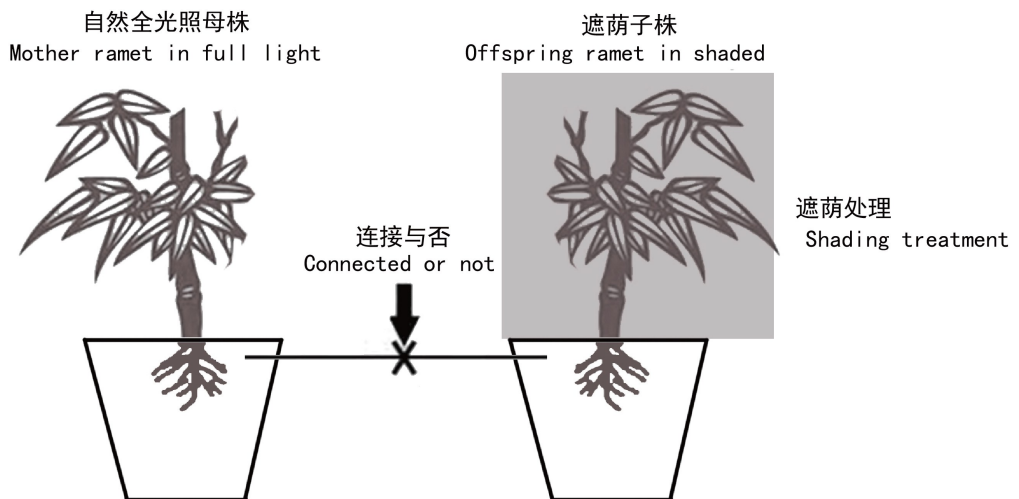


图 1 试验设计示意图

Fig. 1 Schematic diagram of experimental design

1.3.3 叶片比叶重与氮含量的测定 使用 HPScan-JetG3110 扫描仪对新鲜叶片进行扫描后,用 AutoCAD 程序计算叶片面积。将扫描后的叶片置于信封中,70 $^{\circ}\text{C}$ 烘箱中烘干至恒重,根据比叶重 (LMA) = 叶干重/叶面积得出结果。叶片氮含量采用硫酸-过氧化氢-半微量凯氏定氮法 (吕伟仙等, 2004; 雷泽湘等, 2008) 测定。

1.3.4 白夹竹叶片光合氮分配系数的测定 按照公式 $P_C = V_{\text{cmax}} / (6.25 \times V_{\text{cr}} \times N_A)$ 计算白夹竹叶片在羧化系统中的氮分配系数 P_C (Friend, 1995); 按照公式 $P_B = J_{\text{max}} / (8.06 \times J_{\text{mc}} \times N_A)$ 计算白夹竹叶片在

生物力能学组分中的氮分配系数 P_B (Evans, 1989); 按照公式 $P_L = C_C / (N_M \times C_B)$ 计算白夹竹叶片在捕光色素蛋白复合体中的氮分配系数 P_L (Hikosaka & Terashima, 1995); 按照公式 $P_T = P_C + P_B + P_L$ 计算白夹竹叶片在光合机制中的总氮分配系数 P_T 。上述公式中, N_A 是叶片单位面积的氮含量 ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$); N_M 是叶片单位质量氮含量 ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$); C_C 为叶绿素浓度 ($\text{mmol} \cdot \text{g}^{-1}$); C_B 是定值, 5.79 $\text{mmol} \cdot \text{g}^{-1}$; V_{cr} 是单位羧化蛋白的固定活性; J_{mc} 为单位细胞色素 f 的最大电子传递速率; V_{cr} 与 J_{mc} 的测定参见 Ninnemets & Tenhunen (1997)。

1.3.5 数据处理 采用 IBM-SPSS 22.0 进行单因素 ANOVA 显著性水平检验。图形绘制及相关性水平分析采用 OriginPro 9.0 完成。

2 结果与分析

2.1 白夹竹叶片最大净光合速率 P_{\max} 与比叶重特征

植物叶片的最大净光合速率是植物叶片光合能力的体现。在本研究中,计算得到的根状茎保持相连的远端分株最大净光合速率 P_{\max} 为 $3.78 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,显著高于根状茎切断的远端分株;近端分株也表现出相同的变化趋势,根状茎保持连接的近端分株最大净光合速率为根状茎切断近端分株的 1.78 倍,差异显著(图 2:A)。

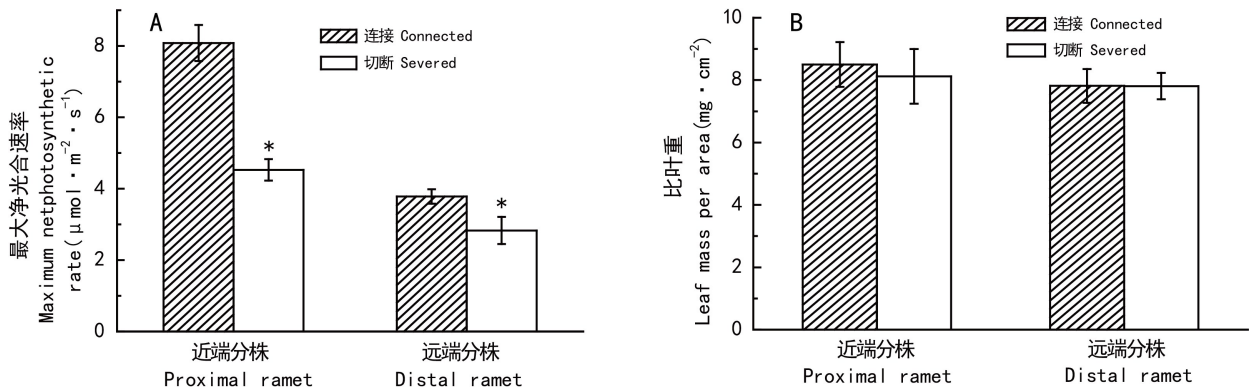
就白夹竹比叶重特征来看,无论是在远端分株还是近端分株,均表现出相同的变化趋势,即根状茎连接与否并没有使得白夹竹叶片比叶重发生显著性变化(图 2:B)。

2.2 白夹竹叶片氮含量及光合色素特征

以单位面积表示的叶氮含量(图 3:A)和以单

位质量表示的叶片氮含量(图 3:B)在白夹竹分株中的变化趋势一致;根状茎断开的远端分株较根状茎连接的远端分株,叶片氮含量显著降低;在近端分株中,根状茎连接与剪断的 N_A 值分别为 1.947 、 $1.826 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, N_M 值分别为 24.179 、 $22.809 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,差异均没有达到显著性水平,与远端分株的表现并不一致。

植物捕光色素蛋白复合体主要由叶绿素 a (Chl a) 和叶绿素 b (Chl b) 组成,它们在植物光合过程中起着极其重要的作用。图 4 可以看出,遮荫环境中的远端分株较自然光照环境中的分株叶片具有更低的 Chl a (图 4:B)、Chl b (图 4:C) 和总叶绿素含量(图 4:A);根状茎连接的远端分株较根状茎切断的远端分株叶片具有更高的 Chl a、Chl b 和总叶绿素含量,其中 Chl a 含量差异显著,Chl b 和总叶绿素含量差异极显著;近端分株与远端分株表现出了相同的变化趋势,根状茎连接的较根状茎切断的分株叶片同样具有更高的 Chl a、Chl b 和总叶绿素含量,其中 Chl a 含量差异显著,Chl b 和总叶绿素含量差异极显著。



注: ** 在 1% 水平上差异显著, * 在 5% 水平上差异显著。下同。

Note: Significant differences between connected and severed ramets are indicated by ** ($P < 0.01$), * ($P < 0.05$). The same blow.

图 2 异质光照下白夹竹各分株最大净光合速率(A)与比叶重(B)
Fig. 2 Potential maximum net photosynthetic rate (A) and specific leaf area (B)
of *Phyllostachys bissetii* under heterogeneous light

2.3 白夹竹分株光合氮分配格局

在遮荫处理的远端分株中,根状茎保持相连分株的叶片氮在光合机构中的总分配系数 P_T 值为 0.638,显著高于根状茎切断的远端分株 P_T 值 0.448

(图 5:A);叶氮在生物力能学组分系统中的分配系数 P_B 值(图 5:B)和在羧化系统中的分配系数 P_C 值(图 5:C)与 P_T 值表现出相同的变化特征,根状茎连接遮荫分株较切断的分株分别高出 52.58%、

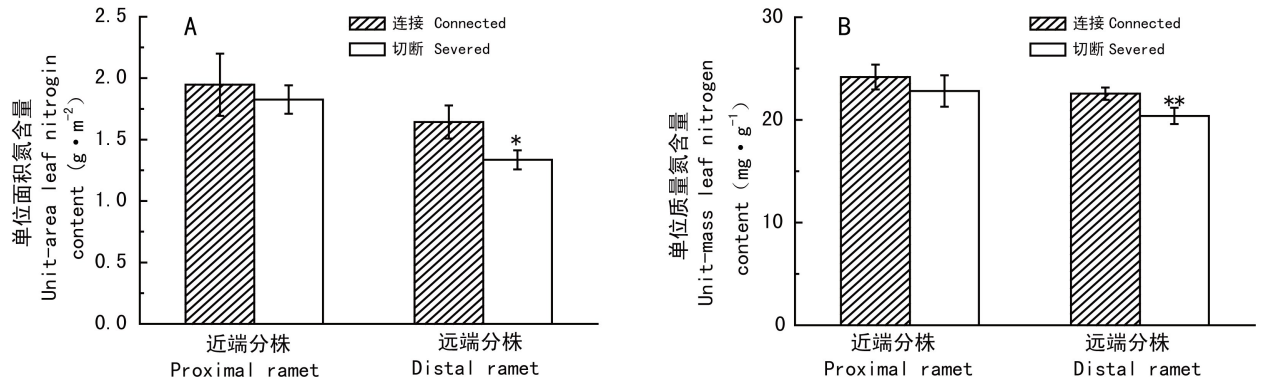


图 3 异质性光照下白夹竹各分株单位面积叶氮含量 (A) 和单位质量叶氮含量 (B)

Fig. 3 Unit-area leaf nitrogen content (A) and Unit-mass leaf nitrogen content (B) of *Phyllostachys bisetii* under heterogeneous light

42.74%, 且差异显著。根状茎保持相连分株在捕光系统中的分配系数 P_L 值高于根状茎断开远端分株 17.23%, 但二者差异不显著 (图 5:D)。

在自然光照环境的近端分株中, 根状茎相连的分株 P_T 、 P_B 和 P_C 值表现出相同的变化趋势, 且均显著高于根状茎切断分株, 这与远端分株的变化趋势是一致的; 与远端分株不同的是, 根状茎相连近端分株的 P_L 值不仅高于根状茎切断分株, 且差异极显著 (图 5)。

2.4 白夹竹光合能力与比叶面积、氮含量及光合氮分配之间的关系

Pearson 相关性分析表明, 白夹竹叶片光合潜力与 N_A 、 N_M 、 C_C 、 P_T 、 P_B 以及 P_C 呈显著的正相关关系 ($P \leq 0.01$), 与比叶面积和 P_L 呈显著的负相关关系 ($P \leq 0.01$) (表 1)。

3 讨论

以克隆草本植物空心莲子草 (*Alternanthera philoxeroides*) 和姬岩垂草 (*Phyla canescens*) 为对象开展的研究发现, 克隆整合对克隆植物新生分株的生长和生存具有积极作用 (Xu et al, 2010)。对毛竹 (*Phyllostachys heterocyclus* cv. *pubescens*)、箬竹 (*Qiongzhusua tumidinoda*) 施肥试验的结果表明, 在较高土壤肥力生境中的无性系分株, 可以通过地

下茎将营养物质输送到相对贫瘠生境中的分株, 实现资源共享, 以克服不良环境对部分分株生长的限制作用 (李睿等, 1997; 董文渊, 2000)。在本研究中根状茎保持连接的白夹竹远端分株较根状茎剪断的远端分株具有更高的最大净光合速率、叶片氮含量、光合色素含量以及叶片光合氮分配系数, 这缘于根状茎断开的远端分株失去了来自自然光照下近端分株的资源支持, 进而限制了远端分株的生长。上述结果预示着克隆整合对处于异质性光照下的白夹竹远端分株可能非常重要, 进而会促进其在自然生境中的扩张与入侵性。

Urban et al (2006) 认为最大净光合速率 P_{max} 是反映植物叶片光合能力的主要参数之一。叶片比叶重 LMA 是叶片厚度与密度的乘积, 能够在一定程度上反映植物对生长环境的响应和适应 (Wilson, 1999; Long et al, 2011; 刘涛等 2016)。根状茎相连的远端分株比断开的远端分株显示出更高的最大净光合速率、比叶重, 这说明根状茎保持相连促使克隆分株具有更强的光合能力和对环境的适应能力, 从而使遭受遮荫胁迫下的分株具有更好的生长状态。Lei et al (2014) 对草本植物活血丹的研究发现, 克隆整合显著增加了根状茎连接远端分株的比叶重。对白夹竹的研究显示出不同的结果, 无论是远端分株间还是近端分株间, 比叶重均没有表现出显著性差异。白夹竹每年

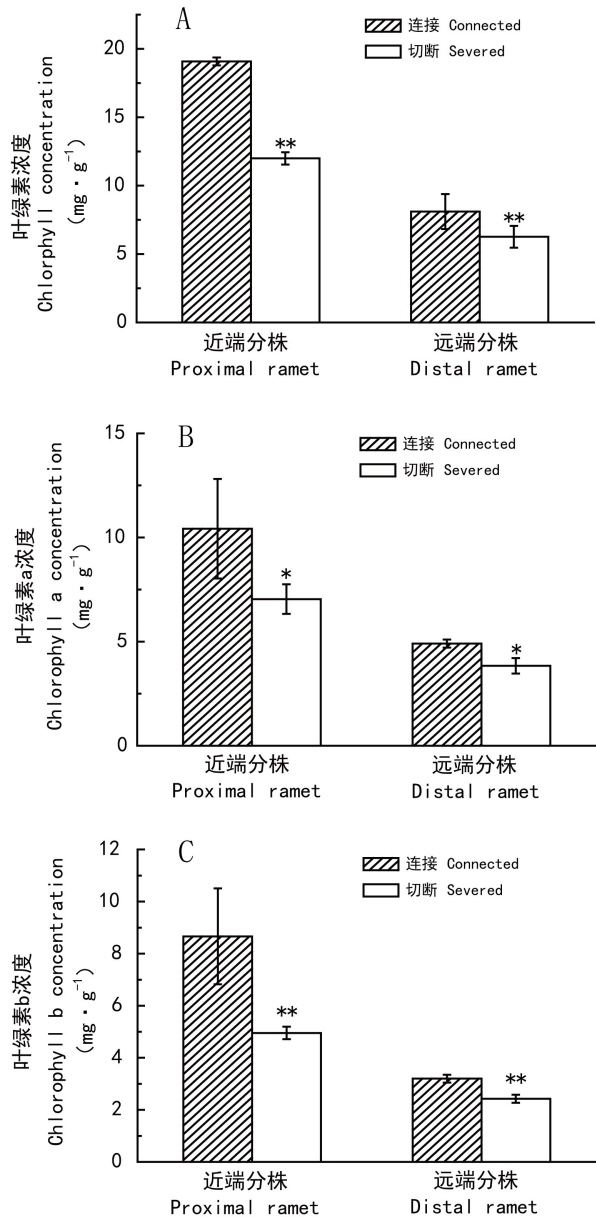


图4 异质性光照下白夹竹各分株叶绿素浓度 (A)、叶绿素 a 浓度 (B) 和叶绿素 c 浓度 (C)

Fig. 4 Chlorophyll concentration (A), concentration of chlorophyll a (B) and concentration of chlorophyll b (C) in *Phyllostachys bissetii* under heterogeneous light

4—5月份集中出笋、长叶。在试验过程中,移栽的白夹竹并没有集中出笋、长叶,所测定叶片为移栽前已长成的,而不是试验处理期间长成的。这可能是比叶重变化不同于前人关于草本植物研究的原因。

在荫蔽生境中,植物叶片细胞显著增大,细胞内储藏物质减少,叶片器官形态与组织结构的变化会导致林荫蔽环境中的植物叶片可能具有更高的氮含量 (Niinemets, 1999; Yamashita et al, 2002),并认为这是植物叶片对弱光环境的形态生理适应特征(胡启鹏等, 2008; 王玉平等, 2012)。在油樟幼苗对马尾松林窗面积光合响应的研究中发现,在较大的林窗中叶片氮含量与林窗面积呈负相关关系,但在小林窗内,叶片氮含量随林窗的增大而增加(刘辉等, 2015)。在本项研究中,遮荫强度达到 75%,是遮荫分株叶片氮含量低于自然光照环境中分株叶片氮含量的原因。

Xu et al (2010) 的研究显示,克隆整合显著提高了空心莲子草和姬岩垂草远端分株叶片氮含量和光合色素含量。本研究对白夹竹的研究结果显示,不论是以单位质量表示还是以单位面积表示的叶氮含量,根状茎保持相连的遮荫分株均高于根状茎切断的遮荫分株,尤其是根状茎保持相连的遮荫分株具有比根状茎剪断的遮荫分株具有更高的光合氮分配特征。

叶氮在光合作用羧化系统、生物力能学组分和捕光系统中的分配情况更能反映环境变化条件下的植物种群适应对策(张亚杰和冯玉龙, 2004)。Feng et al (2007) 认为分配到光合器官中的叶片氮含量对于增强植物的光合能力更加重要。比较处于遮荫环境中的白夹竹远端分株可见,根状茎保持连接的分株总光合氮分配 P_T 显著高于根状茎切断分株,表明克隆整合作用显著提高了遮荫环境分株叶氮在光合系统中的分配,从而有效缓解了强度遮荫对白夹竹叶片光合能力的削弱,这与朱成刚等(2017)研究认为克隆整合有利于克隆植物在逆境条件下保持更高的生存优势的结果是一致的。

在对非克隆植物光合氮分配的研究中,随着光照强度的降低,植物在捕光系统中的氮分配显著增加,而在羧化系统中的光合氮分配降低, P_L 的增加是以减少叶氮在羧化组分和电子传递体中的分配为代价的(刘辉等, 2015)。本研究在白夹竹中,处于遮荫环境的克隆分株通过克隆整合作用从相连分株获得了额外的N的支持,并且将更多

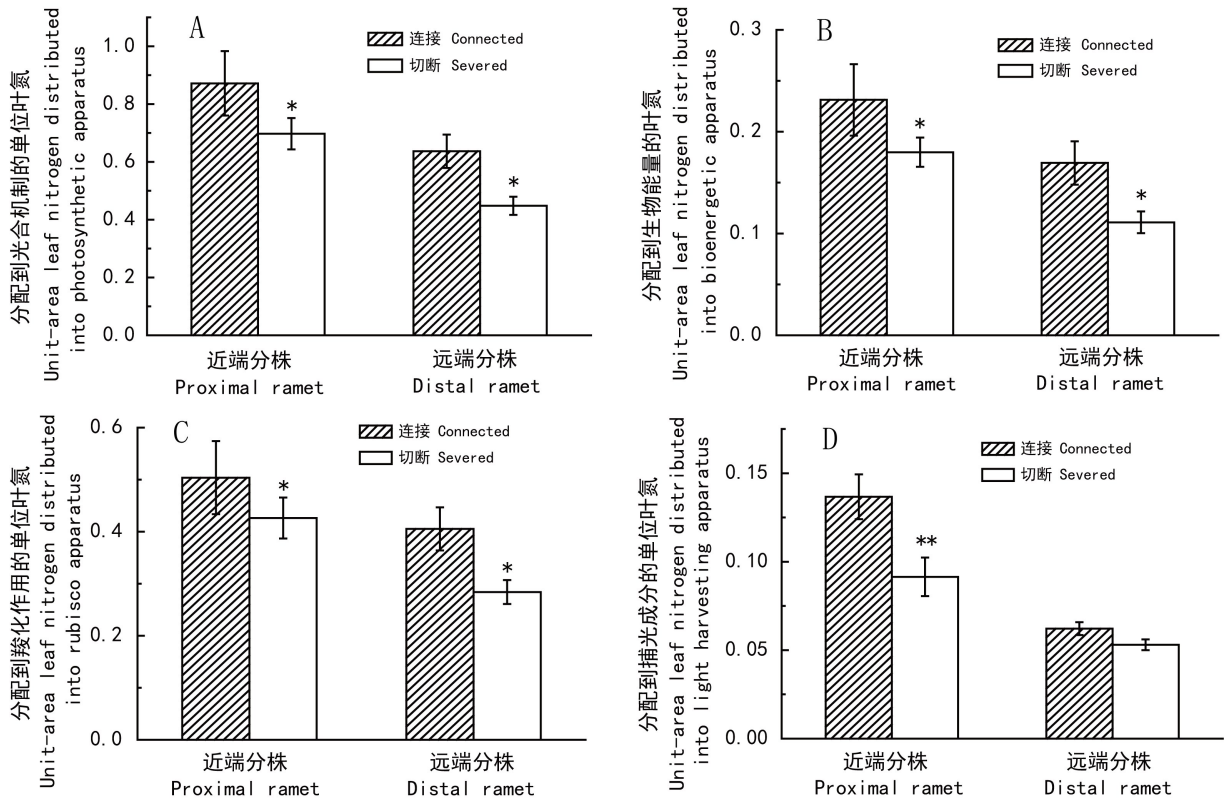


图 5 异质性光照下白夹竹分株光合氮分配格局 P_T (A)、 P_B (B)、 P_C (C) 和 P_L (D)

Fig. 5 P_T (A), P_B (B), P_C (C) and P_L (D) of *Phyllostachys bisetii* under heterogeneous light

表 1 白夹竹叶片光合生理参数之间相关性分析

Table 1 Correlation analysis of photosynthetic characteristics of *Phyllostachys bisetii* leaf

相关系数 Correlation coefficient	P_{\max}	SLA	N_A	N_M	C_C	P_T	P_B	P_C	P_L
P_{\max}	1.000								
SLA	-0.825 **	1.000							
N_A	0.605 **	-0.950 **	1.000						
N_M	0.752 **	-0.379 *	0.690 **	1.000					
C_C	0.975 **	-0.528 *	0.767 **	0.586 *	1.000				
P_T	0.996 **	-0.403 *	-0.670 **	-0.694 **	0.990 **	1.000			
P_B	0.991 **	-0.193	-0.491 *	0.835 **	0.935 **	0.976 **	1.000		
P_C	0.994 **	-0.423 *	0.686 **	0.678 **	0.993 **	0.998 **	0.971 **	1.000	
P_L	-0.898 **	0.125	-0.193	-0.966 **	-0.777 **	-0.858 **	-0.949 **	-0.846 **	1.000

注： P_{\max} . 最大净光合速率； SLA . 比叶面积； N_A . 单位面积氮含量； N_M . 单位质量氮含量； C_C . 叶绿素浓度； P_T . 分配到光合机制的单位叶氮； P_B . 分配到生物能量的叶氮； P_C . 分配到羧化作用的单位叶氮； P_L . 分配到捕光成分的单位叶氮。

Note: P_{\max} . Maximum net photosynthetic rate; SLA . Specific leaf area; N_A . Unit-area leaf nitrogen content; N_M . Unit-mass leaf nitrogen content; C_C . Leaf chlorophyll concentration; P_T . Unit-area leaf nitrogen distributed into photosynthetic apparatus; P_B . Unit-area leaf nitrogen distributed into bioenergetic apparatus; P_C . Unit-area leaf nitrogen distributed into rubisco apparatus; P_L . Unit-area leaf nitrogen distributed into the light harvesting apparatus.

的光合氮分配至羧化系统和生物力能学组分,从而减缓了遮荫分株光合能力的降低程度。相关性分析的结果进一步表明,白夹竹最大光合速率与 P_T 、 P_B 、 P_C 呈显著正相关关系,而与 P_L 呈显著负相关关系。

对比处于自然光照环境中的近端分株发现,根状茎保持连接的白夹竹分株与根状茎剪断分株在比叶重、叶片氮含量等并没有表现出显著性差异,最大净光合速率、光合色素含量与光合氮分配系数等根状茎连接分株均显著高于根状茎切断的分株。这意味着白夹竹对遮荫远端分株的N资源支持并没有造成近端分株的显著消耗,甚至会刺激近端分株的代谢水平,提升自身的光合能力。

总之,在异质性光照条件下,克隆整合作用使得遮荫生境下的远端分株从处于自然光照环境中的近端分株获得N的共享,缓解弱光环境对克隆分株的伤害;并且通过增加光合氮在羧化组分和生物力学组分的分配比例影响光合氮分配格局,提高遮荫环境条件下克隆分株的光合水平;对遮荫远端分株的N资源支持并没有造成近端分株的显著消耗,因此,整个克隆片段对异质性光照环境的适应能力得以增强。本研究有助于加深对克隆整合生态适应意义的认识,为竹林扩张和竹林入侵周边森林的机制提供一定依据。

参考文献:

- CHIDUMAYO EN, 2006. Fitness implications of clonal integration and leaf dynamics in a stoloniferous herb, *Nelsonia canescens* (Lam.) Spreng (Nelsoniaceae) [J]. *Evol Ecol*, 20(1): 59-73.
- DONG WY, 2000. Study on the growth of *Qiongzhuea tumidinoda* clone and cultivation mechanism [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University: 15-84. [董文渊, 2000. 箬竹无性系生长及栽培机制的研究 [D]. 南京: 南京林业大学: 15-84.]
- EVANS JR, 1989. Photosynthesis—the dependence on nitrogen partitioning. [C] // LAMBERS H, CAMBRIDGE ML, KONINGS H, et al. Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants. The Hague: SPB Academic: 159-174.
- FARQUHAR GD, SHARKEY TD, 1982. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Ann Rev Plant Biol*, 33(1): 317-345.
- FENG YL, AUGE H, EBELING SK, 2007. Invasive *Buddleja davidii* allocates more nitrogen to its photosynthetic machinery than five native woody species [J]. *Oecologia*, 153(3): 501-510.
- FRIEND AD, 1995. PGEN: an integrated model of leaf photosynthesis, transpiration, and conductance [J]. *Ecol Model*, 77(2-3): 233-255.
- GOMES FP, OLIVA MA, MIELKE MS, et al, 2006. Photosynthetic irradiance-response in leaves of dwarf coconut palm (*Cocos nucifera* L. 'nana', Arecaceae): comparison of three models [J]. *Sci Hortic*, 109(1): 101-105.
- HIKOSAKA K, TERASHIMA I, 1995. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use [J]. *Plant Cell Environ*, 18(6): 605-618.
- HU QP, GUO ZH, LI CY, et al, 2008. Leaf morphology and photosynthetic characteristics of seedlings of a deciduous and an evergreen broad-leaved species under different light regimes in subtropical forests [J]. *Acta Ecol Sin*, 28(7): 3262-3270. [胡启鹏, 郭志华, 李春燕, 等, 2008. 不同光环境下亚热带常绿阔叶树种和落叶阔叶树种幼苗的叶形态和光合生理特征 [J]. *生态学报*, 28(7): 3262-3270.]
- ISAGI Y, TORII A, 1997. Range expansion and its mechanisms in a naturalized bamboo species, *Phyllostachys pubescens*, in Japan [J]. *J Sustain For*, 6(1-2): 127-141.
- JIANG ZH, 2007. Bamboo and rattan in the world [M]. Beijing: China Forestry Press: 1-54.
- JÓNSDÓTTIR IS, WATSON MA, 1997. Extensive physiological integration: an adaptive trait in resource-poor environments? [C] // HD KROON, JV GROENENDAEL. The ecology and evolution of clonal plants. Leiden: Backbuys Publishers: 109-136.
- KIRBY K, 1980. Experiments on vegetative reproduction in bramble (*Rubus vestitus*) [J]. *J Ecol*, 68 (2): 513-520.
- LEI N, LI J, NI S, et al, 2014. Effects of clonal integration on microbial community composition and processes in the rhizosphere of the stoloniferous herb *Glechoma longituba* (Nakai) Kuprian [J]. *PLoS ONE*, 9(9): e108259.
- LEI ZX, XU DL, XIE YF, et al, 2008. Relationship between N and P contents in aquatic macrophytes, water and sediment in Taihu lake, China [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 32(2): 402-407. [雷泽湘, 徐德兰, 谢贻发, 等, 2008. 太湖水生植物氮磷与湖水和沉积物氮磷含量的关系 [J]. *植物生态学报*, 32(2): 402-407.]
- LI R, WERGER MJA, ZHONG ZC, 1997. Influence of fertilization on the clonal growth of bamboo shoots in *Phyllostachys pubescens* [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 21(1): 19-26. [李睿, M. J. A. 维尔格, 钟章成, 1997. 施肥对毛竹竹笋生长的影响 [J]. *植物生态学报*, 21(1): 19-26.]
- LIMA AF, ROTHER DC, MULER AE, et al, 2012. Bamboo overabundance alters forest structure and dynamics in the Atlantic Forest hotspot [J]. *Biol Conserv*, 147(1): 32-39.

- LIU H, SONG HX, YANG WQ, et al, 2015. Responses of photosynthetic traits in *Cinnamomum longepaniculatum* seedlings to forest gap size in a *Masson* pine plantation [J]. *Acta Ecol Sin*, 35(12): 4089–4096. [刘辉, 宋会兴, 杨万勤, 等, 2015. 油樟幼苗对马尾松林窗面积的光合响应特征 [J]. *生态学报*, 35(12): 4089–4096.]
- LIU T, LU JW, REN T, et al, 2016. Relationship between photosynthetic nitrogen use efficiency and nitrogen allocation in photosynthetic apparatus of winter oilseed rape under different nitrogen levels [J]. *Plant Nutr Ferti Sci*, 22(2): 518–524. [刘涛, 鲁剑巍, 任涛, 等, 2016. 不同氮水平下冬油菜光合氮利用效率与光合器官氮分配的关系 [J]. *植物营养与肥料学报*, 22(2): 518–524.]
- LONG W, ZANG R, SCHAMP BS, et al, 2011. Within- and among-species variation in specific leaf area drive community assembly in a tropical cloud forest [J]. *Oecologia*, 167(4): 1103–1113.
- LÜ WX, GE Y, WU JZ, et al, 2004. Study on the method for the determination of nitric nitrogen, ammoniacal nitrogen and total nitrogen in plant [J]. *Spectrosc Spect Anal*, 24(2): 204–206. [吕伟仙, 葛滢, 吴建之, 等, 2004. 植物中硝态氮, 氨态氮, 总氮测定方法的比较研究 [J]. *光谱学与光谱分析*, 24(2): 204–206.]
- NIINEMETS Ü, TENHUNEN JD, 1997. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum* [J]. *Plant Cell Environ*, 20(7): 845–866.
- NIINEMETS Ü, 1999. Components of leaf dry mass per area—thickness and density—alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants [J]. *New Phytol*, 144(1): 35–47.
- OKUTOMI K, SHINODA S, FUKUDA H, 1996. Causal analysis of the invasion of broad-leaved forest by bamboo in Japan [J]. *J Veg Sci*, 7(5): 723–728.
- SONG HX, JIANG MY, CHEN QB, 2011. Point pattern analysis of *Phyllostachys bissetii* ramet population in west China rainy area [J]. *Chin J Appl Ecol*, 22(5): 1135–1140. [宋会兴, 江明艳, 陈其兵, 2011. 华西雨屏区白夹竹分株种群的点格局分析 [J]. *应用生态学报*, 22(5): 1135–1140.]
- SORRELL BK, BRIX H, FITRIDGE I, et al, 2012. Gas exchange and growth responses to nutrient enrichment in invasive *Glyceria maxima* and native New Zealand *Carex species* [J]. *Aquat Bot*, 103: 37–47.
- TENHUNEN JD, WEBER JA, FILIPEK LH, et al, 1977. Development of a photosynthesis model with an emphasis on ecological applications. III. Carbon dioxide and oxygen dependencies [J]. *Oecologia*, 30(3): 189–207.
- URBAN L, MONTPIED P, NORMAND F, 2006. Season effects on leaf nitrogen partitioning and photosynthetic water use efficiency in mango [J]. *J Plant Physiol*, 163(1): 48–57.
- WANG YP, TAO JP, LIU JX, et al, 2012. Response of leaf functional traits to different light regimes in an evergreen broad-leaved forest in the Jinyun mountain [J]. *Sci Silv Sin*, 48(11): 23–29. [王玉平, 陶建平, 刘晋仙, 等, 2012. 不同光环境下 6 种常绿阔叶林树种苗期的叶片功能性状 [J]. *林业科学*, 48(11): 23–29.]
- WILSON TD, 1999. Models in information behaviour research [J]. *J Doc*, 55(3): 249–270.
- XU CY, SCHOOLER SS, VAN KLINKEN RD, 2010. Effects of clonal integration and light availability on the growth and physiology of two invasive herbs [J]. *J Ecol*, 98(4): 833–844.
- YAMASHITA N, KOIKE N, ISHIDA A, 2002. Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status [J]. *Plant Cell Environ*, 25(10): 1341–1356.
- YANG QP, GUO YR, LAN WJ, et al, 2017. Effects of bamboos expansion on species diversity in broad-leaved forests [J]. *Chin J Appl Ecol*, 28(10): 1–9. [杨清培, 郭英荣, 兰文军, 等, 2017. 竹子扩张对阔叶林物种多样性的影响 [J]. *应用生态学报*, 28(10): 1–9.]
- ZHANG YJ, FENG YL, 2004. The relationships between photosynthetic capacity and lamina mass per unit area, nitrogen content and partitioning in seedlings of two *Ficus* species grown under different irradiance [J]. *J Plant Physiol Mol Biol*, 30(3): 269–276. [张亚杰, 冯玉龙, 2004. 不同光强下生长的两种榕树叶片光合能力与比叶重、氮含量及分配的关系 [J]. *植物生理与分子生物学学报*, 30(3): 269–276.]
- ZHU CG, LI WH, CHEN YP, et al, 2017. Clonal water integration characteristics and ecological significance of *Populus euphratica* Oliv. in hyper-arid habitats [J]. *Chin J Appl Ecol*, 28(5): 1448–1454. [朱成刚, 李卫红, 陈亚鹏, 等, 2017. 克隆水分整合有助胡杨无性系幼株在极端干旱生境下保持更高生存优势 [J]. *应用生态学报*, 28(5): 1448–1454.]