

不同生境对苦竹鞭根形态结构及其 异速生长的影响

应益山¹, 杨丽婷², 程建新¹, 兰春宝¹, 陈双林², 郭子武^{2*}

(1 浙江省龙游县林业技术推广站, 浙江龙游 324400; 2 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 杭州 311400)

摘 要: 鞭根作为竹子吸收养分和水分的主要器官, 其形态结构性状与鞭根对养分斑块的敏感性及其养分获取能力紧密相关。该研究选取相邻连续的苦竹(*Pleioblastus amarus*)纯林和苦竹-杉木(*Cunninghamia lanceolata*)混交林 2 种林分类型, 将其分为苦竹林中心区、苦竹林界面区、混交林界面区和混交林中心区 4 种生境, 测定 4 种林区生境的苦竹鞭根形态结构性状指标及生物量, 比较其间的连续性变化规律, 以明确竹子异质性环境下的生态适应策略。结果表明: (1) 不同生境下, 纯林界面区的苦竹拥有更高的鞭根节点数、根尖数以及更小的根直径; 纯林界面区和混交林界面区的苦竹鞭根比根长、比根面积均显著高于纯林中心区, 但两个界面区的苦竹鞭根根直径则表现相反。(2) 从苦竹纯林中心区至混交林中心区方向, 苦竹鞭根生物量呈逐渐降低的趋势, 但苦竹林界面区和混交林界面区间差异不显著。(3) 生境对苦竹主要鞭根形态结构性状异速增长速率无明显影响, 但显著提高了苦竹林界面区鞭根主要形态结构性状的差异性位移量; 不同生境下苦竹鞭根形态结构存在显著差异, 苦竹纯林界面区的鞭根形态结构可塑性较强, 拥有更高的鞭根活性以及更活跃的生理功能。研究发现, 生境对苦竹主要鞭根形态结构性状有显著影响, 但对其异速增长速率无明显影响; 鞭根直径是苦竹获取资源的重要影响因子, 异质生境下苦竹趋向于采取增加鞭根面积和降低鞭根直径的策略以最大化地获取资源。

关键词: 苦竹; 生境; 鞭根性状; 异速生长; 克隆整合

中图分类号: Q944.3; S795.9

文献标志码: A

Effect of Habitats on the Morphological and Structural Characteristic of Rhizome Roots of *Pleiblastus amarus* and Its Allometric Growth

YING Yishan¹, YANG Liting², CHENG Jianxin¹, LAN Chunbao¹,
CHEN Shuanglin², GUO Ziwu^{2*}

(1 Longyou Forestry Extension Station, Longyou, Zhejiang 324400, China; 2 Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, China)

Abstract: Rhizome root of bamboos is the major organ for absorbing nutrients and water. Its morphological and structural traits are closely related to the sensitivity of rhizome root to nutrient patches and ability of nutrients absorption. Two stand types of adjacent *Pleiblastus amarus* forest and mixed forest of *P. amarus*-*Cunninghamia lanceolata* were selected, and four habitats (central area of *P. amarus* and *Cunninghamia lanceolata* forest, boundary zone of *P. amarus* forest and mixed forest of *P. amarus*-*Cunninghamia lanceolata*) was established. We determined the morphological, structural traits and biomass

收稿日期: 2022-04-13; 修改稿收到日期: 2022-07-14

基金项目: 国家自然科学基金(31770447); “十四五”国家重点研发计划重点专项(2021YFD2200501)

作者简介: 应益山(1965—), 男, 工程师, 主要从事竹林培育研究。E-mail: yingyishan123@163.com

* 通信作者: 郭子武, 副研究员, 主要从事竹子种质创新和品种选育研究。E-mail: guoziwu@caf.ac.cn

of *P. amarus* rhizome roots in the four habitats, and analyzed the continuous variation among them to reveal the adaptation strategy of *P. amarus* to heterogeneous habitats. The results showed that: (1) in different habitats, *P. amarus* in boundary zone of *P. amarus* forest has a larger number of rhizome root nodes and root tips, and smaller root diameter. The specific root length and specific root area of the two boundary zones were all significantly higher than that of central area of *P. amarus* forest, while the rhizome root diameter of those two boundary zones changed on an opposite trend. (2) In direction from central area of *P. amarus* forest to central area of mixed forest, the biomass of rhizome root for *P. amarus* decreased gradually, but there were no significant differences on biomass of rhizome root between boundary zone of *P. amarus* forest and boundary zone of mixed forest. (3) The habitats had no significant effects on the allometric growth rate of the main morphological and structural traits of *P. amarus*, while displacement of the main morphological and structural traits of *P. amarus* from boundary zone forest increased significantly. There were significant differences on the morphological structure of rhizome root among different habitats. The morphological plasticity of rhizome root of *P. amarus* from boundary zone forest were higher, and rhizome root vigor and physiological function increased obviously. The results indicated that habitats affected main morphological and structural traits of rhizome root obviously, but only affected their allometric growth rate slightly. Rhizome root diameter played an important role in acquisition of heterogeneous resources. *P. amarus* tended to increase the area of rhizome root, but decrease its diameter to capture more resources in heterogeneous habitats.

Key words: *Pleioblastus amarus*; habitats; rhizome root traits; allometric growth; clonal integration

鞭根系统是竹林生长发育的基础,对竹林生态系统功能良好发挥及生产力长期维持尤为重要^[1]。竹子是典型的克隆植物,其鞭根系统具有较强的可塑性。当生境发生变化时,竹子通过调节鞭根系统的分布格局、形态塑性和结构,改变鞭根系统对养分斑块的敏感性以及养分获取能力,从而影响竹子生长发育、种间竞争关系等过程^[2-3]。研究表明,随着郁闭度的增加,华西箭竹(*Fargesia nitida*)通过增大分枝角度、叶生物量分配比例、比叶面积和叶面积率以提高光能利用效率,有效适应弱光环境;且林缘和林窗中华西箭竹间隔子(竹鞭)长度、间隔子直径和分枝强度均显著高于林内^[4]。在异质光照生境下,处于光照较好环境下的紫耳箭竹(*Fargesia decurvata*)会增加对地下茎(竹鞭)的投资,而处于光照较差环境下的紫耳箭竹则将较多的生物量投资于秆和叶片的生长^[5],以促进高生长和叶片生物量积累,从而获得更多的光资源。在水分有效性较低的生境中,斑苦竹(*Pleioblastus maculata*)会将更多的生物量分配到地下鞭根系统,从而促进竹鞭的伸长和生物量积累,这在一定程度上增加了斑苦竹对限制性资源水分的吸收^[6]。可见,鞭根形态塑性反映了竹子对差异性生境的生态适应策略,因而,研究不同生境对竹子鞭根系统形态塑性及其异速生长的影响具有重要科学意义。

苦竹(*Pleioblastus amarus*)隶属禾本科竹亚科大明竹属,为地下茎复轴混生型竹种,生态适应性

强,分布广,是优良笋材兼用竹种,具有较好的经济、生态和社会效益^[7]。目前苦竹的研究多集中于生长发育规律^[8]、叶片化学计量特征^[9]、元素分布规律^[7]、竹笋品质及苦竹林丰产培育技术^[10-11]等方面。苦竹鞭根系统的研究仅限于竹鞭生长规律^[12]、鞭根分布特征^[13-14]等,而苦竹鞭根形态塑性及其相对增长关系对不同生境的响应机制尚不清楚,这极大地限制了对不同生境下竹子养分利用、觅养机制和生态适应策略的阐释。为此,本研究以苦竹鞭根系统为研究对象,选取相邻连续分布的苦竹纯林和苦竹-杉木(*Cunninghamia lanceolata*)混交林两种林分类型,测定了苦竹纯林和混交林中心区及界面区的鞭根形态结构性状指标,并分析了其异速增长关系,试图探讨生境差异是否会对苦竹鞭根主要功能性状及生物量产生明显影响,进而改变其相对生长关系,从而产生形态塑性及其异速生长的适应性调节,最终初步阐明苦竹资源利用特征及权衡策略对不同生境的响应规律,为苦竹林可持续经营提供理论参考。

1 材料和方法

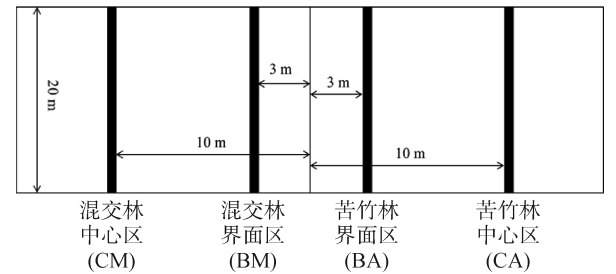
1.1 试验地概况

试验地位于浙江省龙游县溪口林场(119°11′38″E、28°51′45″N)。该地区属中亚热带季风气候,四季分明,年平均降水量 1 621 mm,年平均气温 17.3℃,极端高温和极端低温分别为 41℃和-11.4℃,

年平均无霜期 261.5 d,年平均相对湿度 80%,年平均日照时数 1 769 h。土壤为山地黄壤,土层厚度 100 cm 以上,pH 值为 6.5。

1.2 试验方法

2021 年 10 月依据试验区苦竹分布状况,选取海拔、坡度、坡向、立地条件基本一致的连续分布的苦竹纯林和苦竹-杉木混交林 2 种林分类型的试验林各 3 个。在各试验林中,以苦竹纯林和苦竹-杉木混交林交界区为界面区,分别在界面区苦竹林方向和苦竹-杉木混交林方向 10 m 以上和 3 m 处设置试验样地,即苦竹林中心区(CA)、苦竹林界面区(BA)、混交林界面区(BM)和混交林中心区(CM)4 种条带长方形试验样地,样地大小长 20 m、宽 60 cm(图 1)。调查各样地基本林分结构和立地状况(表 1),分别在 BA、BM 2 个样地中心向两边设置 2 m×2 m 的样方,在 CA、CM 2 个样地中心向两边设置 5 m×5 m 的样方,对样方内的苦竹或杉木进行每木检尺,记录杉木与苦竹的数量、胸径、树高等,然后计算树种组成及密度。依据已有试验苦竹林地下



CM. 混交林中心区;BM. 混交林界面区;BA. 苦竹林界面区;
CA. 苦竹林中心区;下同
图 1 试验林样地设置

CM. Central area of mixed forest; BM. Boundary zone of mixed forest; BA. Boundary zone of *P. amarus* forest;
CA. Central area of *P. amarus* forest; The same as below
Fig. 1 Sample plot setting of experimental forest

鞭根系统主要分布于 0~20 cm 土层,分别在试验林的 4 个样地中随机取样,挖取 6 个 10 cm ×10 cm ×20 cm(长×宽×深)的原状土块,取样时注意避开竹鞭,将取好的土块做好标记分别装入密封袋中,置于冰盒带回实验室。

1.3 指标测定

将各处理土样过筛冲洗,重复多次后除去草根及杉木等根系和其他杂物,用吸水纸吸干鞭根表面水分,挑选相对完整的鞭根进行形态结构性状的测定。将鞭根放置于万深 LA-S 系列植物图像扫描仪上,对鞭根进行扫描,扫描量不少于总量三分之一,运用万深 LA-S 系列植物图像分析系统测定苦竹鞭根根长、根直径(AvDiam)、表面积、节点数、根尖数和分形维数。然后将各处理扫描后的鞭根和未扫描的鞭根分别放入烘箱内,65 ℃烘干至恒重,使用电子天平(0.01 g)称重(g),计算苦竹鞭根比根长、比根面积以及根组织密度。将扫描后鞭根生物量和未扫描鞭根生物量相加得到各处理鞭根总生物量。

比根长(SRL, cm/g)=鞭根根长/干重
比根面积(SRA, cm²/g)=表面积/干重
鞭根根组织密度(RTD, g/cm³)=干重/体积

1.4 数据分析

试验数据在 Excel 2010 中进行数据处理和图表制作,采用 SPSS 23.0 的 K-S 检验进行数据的正态分布检验,采用 SPSS 23.0 进行单因素(One-way ANOVA)方差分析和邓肯(Duncan)多重比较(α=0.05),分析各处理苦竹鞭根比根长、比根面积、根组织密度、根直径、节点数、根尖数、分形维数和生物量的差异显著性,试验数据均表示为平均值±标准差(mean ± SD)。

同时,采用 R 4.0.3 统计软件的 Smart 软件包对不同处理苦竹鞭根比根长、比根面积、根组织密度、

表 1 试验林样地基本情况
Table 1 Summary of experimental forest

处理 Treatment	树种组成 Tree species composition	密度 Density /(plant · hm ⁻²)		胸径 DBH/cm		高度 Height/m		海拔 Elevation /m	坡向 Slope aspect	坡度 Slope/°	郁闭度 Canopy density
		PA	CL	PA	CL	PA	CL				
CA	10 PA	36 500	3.96	8.5				230~280	东南 SE	20~25	0.8
BA	10 PA	15 000	4.32	9.8							
BM	CL : PA 8.8 : 1.2	8 000		4.58	16.36	10.0	12.8	230~280	东南 SE	20~25	0.9
CM	CL : PA 9.4 : 0.6	3 000		4.32		10.9					

注:PA. 苦竹;CL. 杉木
Note: PA. *Pleioblastus amarus*; CL. *Cunninghamia lanceolata*

根直径进行标准化主轴回归分析(Standardized Major Axis, SMA)。异速增长方程为 $Y=a\times x^b$,经对数转化后为 $\lg Y=\lg a+b\lg x$,其中方程斜率 b 为异速生长指数, x 分别为比根面积、根组织密度、平均根直径, Y 分别为比根长、比根面积、根组织密度;若 $|b|$ 与1.0差异显著,表明 x 和 Y 间呈异速生长关系,同时比较不同处理斜率之间的差异性,若其无显著差异则计算共同斜率,并采用Wald检验不同处理苦竹沿共同主轴位移差异的显著性^[15-16]。

2 结果与分析

2.1 不同生境苦竹鞭根形态结构性状

由表2可知,苦竹林中心区(CA)至混交林中心区(CM)方向,苦竹鞭根比根长、比根面积呈升高趋势,根组织密度呈“V”型变化趋势,根尖数、节点数则呈“Λ”型变化趋势,根直径和分形维数呈降低趋势,且鞭根分形维数各处理间差异不显著($P>0.05$)。与CA区相比,苦竹林界面区(BA)苦竹比根长、比根面积、根尖数、节点数显著增加,根直径显著降低,而根组织密度则无明显变化。与CM区相比,混交林界面区(BM)苦竹比根长显著降低,根直径显著增加,而比根面积、根组织密度、根尖数、节点数则无明显变化。BA区与BM区相比,二者间苦竹鞭根比根长、比根面积、根组织密度、根直径均无显著差异,但二者苦竹的比根长均显著高于CA区,却显著低于CM区,其鞭根直径表现则与之相反。可见,不同生境下苦竹鞭根性状存在明显差异,界面区苦竹鞭根形态塑性较强,拥有更高的鞭根活性以及更活跃的生理功能。

2.2 不同生境苦竹鞭根生物量积累特征

从苦竹纯林中心区至混交林中心区方向,苦竹鞭根生物量呈逐渐降低趋势(图2)。与CA区相比,BA区苦竹鞭根生物量显著下降;与CM区相比,

BM区苦竹鞭根生物量显著升高;但BA区和BM区苦竹鞭根生物量之间并无显著差异。由此可知,不同生境下苦竹鞭根生物量存在明显差异,界面区苦竹鞭根较混交林中心区有更高的生物量积累;界面区苦竹通过提高根系的水分、养分吸收能力来增强对空间和资源的竞争。

2.3 不同生境苦竹主要鞭根性状间异速生长关系

由图3分析可知,苦竹鞭根比根长与比根面积间存在共同斜率,且与1.00无显著差异,二者呈等速生长模式;苦竹鞭根比根长与根组织密度间、比根面积与根组织密度间均存在共同斜率,且均与-1.00无显著差异,两组性状间均呈负等速生长模式;苦竹鞭根比根长与根直径间、根组织密度与根直径间、比根面积与根直径间均存在共同斜率,且均与-1.00差异显著($P<0.001$),三组性状间均呈负异速生长模式。经Wald检验,BA区与BM区各主要鞭根形态结构性状的截距无明显差异,均显著高于CA区,且均显著低于CM区,说明各生境区苦竹沿共同主轴发生明显位移,且以BA差异性位移量最高。由此可知,生境对苦竹主要鞭根形态结构性状增长速率无显著影响,但却显著提高了苦竹林界面区主要鞭根形态结构性状的差异性位移量。

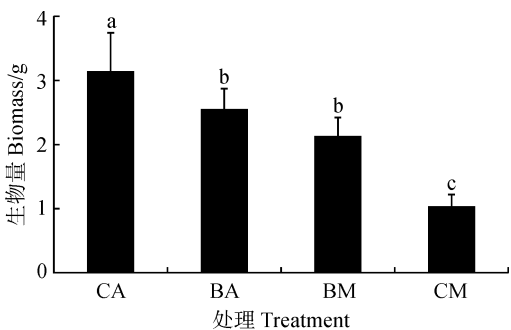


图2 试验林不同生境苦竹鞭根生物量
Fig. 2 Rhizome root biomass of *P. amarus* under different habitats in experimental forest

表2 试验林苦竹鞭根形态结构性状

Table 2 Rhizome root morphological properties of *P. amarus* of experimental forest

处理 Treatment	比根长 SRL/(cm/g)	比根面积 SRA(cm ² /g)	根组织密度 RTD(g/cm ³)	根直径 AvgDiam/cm	节点数 Number of nodes	根尖数 Number of root tips	分形维数 Fractal dimension
CA	631.53±60.94c	169.66±28.16b	0.183±0.035a	0.084±0.0115a	1 075.64±162.02c	566.61±69.397b	1.52±0.04a
BA	840.43±119.59b	195.94±32.99a	0.159±0.034ab	0.074±0.0087b	1770.92±316.18a	707.43±98.86a	1.54±0.06a
BM	790.88±92.31b	198.25±24.57a	0.155±0.028b	0.076±0.0109b	1 152.44±211.75bc	584.25±73.77b	1.51±0.07a
CM	991.51±86.45a	204.74±29.85a	0.169±0.024ab	0.066±0.0049c	1 276.12±112.80b	583.37±67.23b	1.50±0.05a

注: 同列不同小写字母表示各处理间在0.05水平存在显著差异($P<0.05$),下同
Note: Different letters within same column represent significant differences between treatments at 0.05 level ($P<0.05$). The same as below

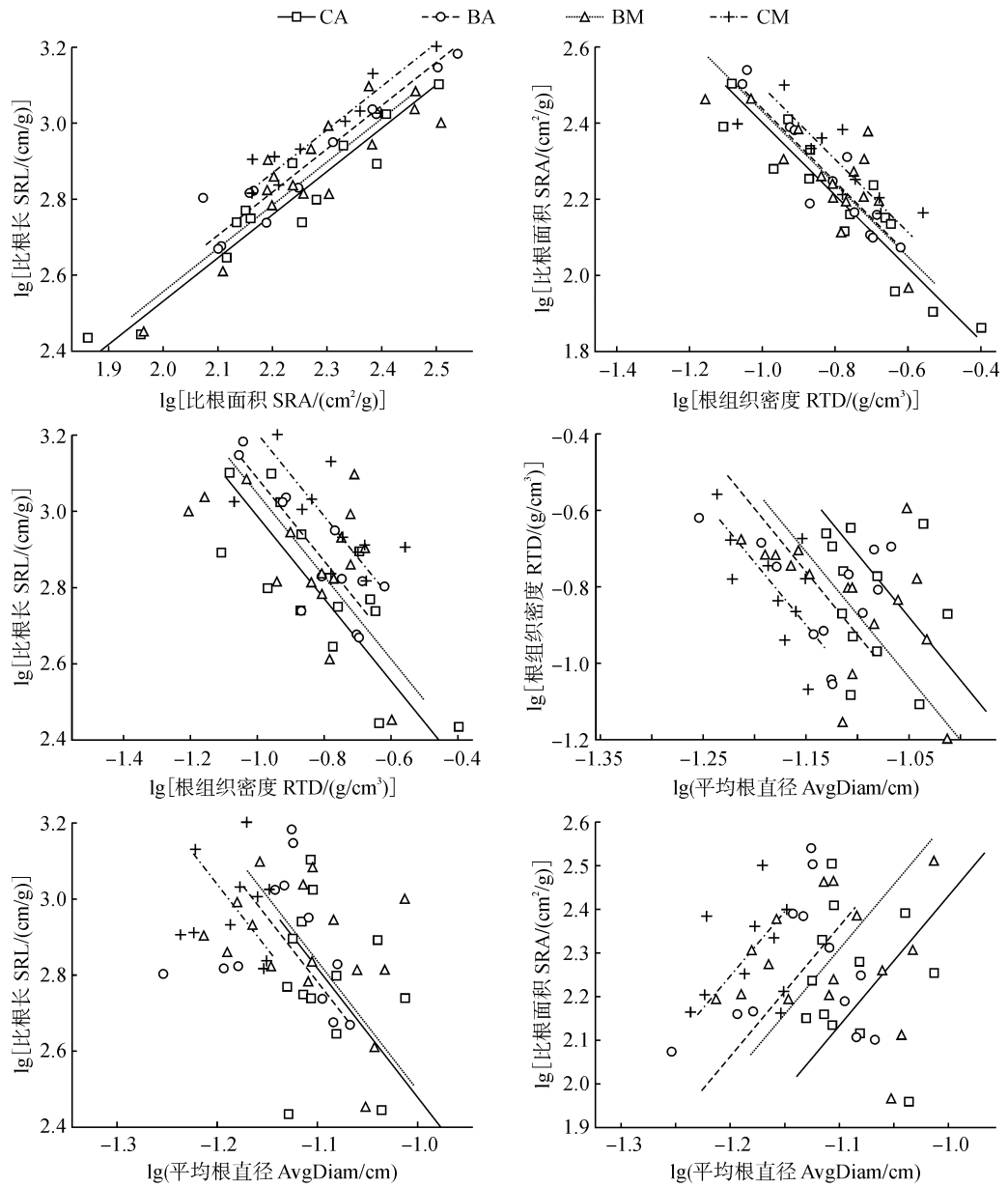


图3 试验林苦竹鞭根主要形态结构性状异速生长关系

Fig. 3 The allometric growth relationship of rhizome root morphological properties of *P. amarus* of experimental forest

3 讨论

形态可塑性是植物适应环境的一种基本形式,当外界环境发生改变时,植物根系通过生物量积累和形态方面的变化来适应环境变化^[17]。竹类植物因其克隆生长特性而具有更高的形态可塑性,可以最大程度地获取资源,并进行资源的再分配^[18-19],从而提高其对不同生境的适应能力。本研究中,从苦竹林中心区至混交林中心区方向,苦竹鞭根生物量呈逐渐降低趋势,纯林界面区与混交林界面区苦竹鞭根生物量间差异不显著,但两者均显著低于纯林中心区,却显著高于混交林中心区。这说明不同

生境下苦竹鞭根生物量存在明显差异,而界面区苦竹可通过克隆整合作用提高根系水分、养分吸收能力,增强对空间和资源的竞争,从而降低了苦竹林界面区与混交林界面区间苦竹鞭根生物量的差异。

比根长是根系形态结构与生理功能的一个重要指标,其高低与土壤资源有效性密切相关^[20],可综合反映植物根系吸收资源的能力与生态适应性^[21];比根面积的大小表示与土壤接触机会高低,可反映植物根系就地利用资源的能力;根组织密度与抗逆相关,反映了植物物质贮存和环境的耐受能力,是根系生长和吸收能力的重要指标^[22]。本研究中,苦竹纯林中心区至混交林中心区方向,苦竹鞭根比根长、

表 3 试验林苦竹鞭根主要形态结构性状间的相关生长指数及等速生长检验

Table 2 Correlative growth index and isokinetic growth test of rhizome root morphological properties of *P. amarus* of experimental forest

参数 Parameter	处理 Treatment	R^2	斜率(共同斜率) Slope(Common slope)	上限 Upper limit	下限 Lower limit	与 1 差异 P test 1	截距 Elevation
比根长-比根面积 SRL-SRA	CA	0.9249	1.1798 (1.1378)	1.4006	0.9939	0.0576	0.2559
	BA	0.9158	1.0920(1.1378)	1.3379	0.8913	0.3598	0.3153
	BM	0.7933	1.1959 (1.1378)	1.5475	0.9242	0.1610	0.2808
	CM	0.8829	1.0751(1.1378)	1.4161	0.8161	0.5660	0.3662
比根长-根组织密度 SRL-RTD	CA	0.6345	-1.1040(-1.0842)	-0.7613	-1.6009	0.5807	1.9036
	BA	0.7015	-1.2255(-1.0842)	-0.8414	-1.7849	0.2634	2.0028
	BM	0.2390	-0.9934 (-1.0842)	-0.6139	-1.6075	0.9778	1.9614
	CM	0.3560	-0.8498(-1.0842)	-0.4595	-1.5715	0.5803	2.1206
比根长-根直径 SRL-AvgDiam	CA	0.2601	-4.1030 (-3.4078)	-2.4452	-6.8848	0.0001	-0.9302
	BA	0.0121	-3.2269(-3.4078)	-1.6796	-6.1993	0.0009	-0.9670
	BM	0.1412	-2.7868(-3.4078)	-1.6752	-4.6359	0.0002	-0.9139
	CM	0.0070	-3.7286(-3.4078)	-1.7748	-7.8333	0.0012	-1.0504
比根面积-根组织密度 SRA-RTD	CA	0.8516	-0.9357 (-0.9550)	-0.7361	-1.1895	0.5609	1.4465
	BA	0.8798	-1.1223 (-0.9550)	-0.8811	-1.4294	0.3165	1.4814
	BM	0.6498	-0.8307 (-0.9550)	-0.5954	-1.1590	0.2578	1.4754
	CM	0.6788	-0.7905 (-0.9550)	-0.5055	-1.2360	0.2703	1.5403
根组织密度-根直径 RTD-AvgDiam	CA	0.9150	-3.7166 (-3.2906)	-2.0535	-6.7265	0.0001	-4.3348
	BA	0.0842	-2.6332 (-3.2906)	-1.4003	-4.9514	0.0040	-4.5453
	BM	0.2331	-2.8053 (-3.2906)	-1.7307	-4.5470	0.0001	-4.4932
	CM	0.4005	-4.3876 (-3.2906)	-2.4189	-7.9586	0.0001	-4.6844
比根面积-根直径 SRA-Avg Diam	CA	0.0791	3.4776 (2.9768)	6.1610	1.9629	0.0001	5.4073
	BA	0.0279	2.9551(2.9768)	5.6510	1.5453	0.0018	5.6346
	BM	0.0044	2.3303(2.9768)	4.0173	1.3517	0.0031	5.5824
	CM	0.0585	3.4683(2.9768)	7.1660	1.6786	0.0017	5.8180

比根面积呈升高趋势。这可能是因为苦竹林中心区郁闭度低,强光会加快林地土壤水分散失,造成水资源相对匮乏^[5],导致苦竹纯林鞭根比根长、比根面积显著低于其他处理。而竹-杉混交林经营一方面由于其林地郁闭度提高,土壤水分散失较慢,土壤孔隙度增加^[23],处于竹-杉混交林中的苦竹可通过增加鞭根比根长、比根面积来增强对水分和养分的吸收。一般而言,同一物种的根直径越细,其生理功能越活跃^[24-25]。本研究中,苦竹纯林界面区与混交林界面区间苦竹鞭根直径无显著差异,但均显著低于纯林中心区,却显著高于混交林中心区。这可能是因为界面区资源竞争较大,苦竹分株间通过克隆整合作用提高鞭根对水分、养分斑块的敏感性,导致界面区苦竹鞭根生理功能活跃。本研究发现,与纯林中心

区相比,纯林界面区苦竹比根长、比根面积、根尖数、节点数显著增加,根直径显著减小。说明生境对苦竹林界面区苦竹鞭根性状产生显著影响,苦竹纯林界面区因郁闭度较小,没有杉木与之竞争,加之苦竹纯林界面区的立竹可以通过克隆整合作用得到混交林界面区立竹水分和养分资源的支持,从而显著促进了苦竹林界面区苦竹鞭根的生长。

异速增长采用幂函数方程来描述植物构件特征间的相对变化关系,是目前植物表型可塑性研究较为理想的方法^[26]。植物性状间的异速关系是生态系统和植物进化关系共同影响的结果,在不同生态系统和植物群落间具有显著差异,说明植物在不同环境中的生长策略不同^[27-28]。有研究指出较薄较细的根具有高的比根长,往往拥有更好的开发能力

和更高的生长速度和养分吸收效率^[29];相反,更厚更粗的根拥有更厚的皮层和皮质细胞层,因此需要在细胞壁中投入更多的物质和能量,具有更高的组织密度^[30]。本研究中,苦竹鞭根比根长、比根面积、根组织密度与鞭根直径均呈异速增长关系,且存在共同斜率,表明较粗的鞭根拥有较低的比根长、根组织密度以及较高的比根面积,这说明在异质性环境下苦竹获取资源时更加趋向于采取增加面积和降低根直径的保守策略,同时也说明苦竹鞭根直径是影响苦竹获取异质资源的重要影响因素。本研究发现,生境对苦竹主要鞭根形态结构性状异速增长速率无明显影响,但显著提高了苦竹林界面区主要鞭根形态结构性状的差异性位移量,这说明界面区立竹形态可塑性更强,可通过克隆整合作用获取更多可利用资源用于生长发育,使得苦竹林界面区以及

混交林界面区苦竹表现出更好的鞭根性状,确保竹林向有利于种群繁衍的方向进行。

综上所述,不同生境下苦竹林鞭根形态结构存在明显差异,界面区苦竹林鞭根形态结构可塑性较高,拥有更高的鞭根生长活性以及更活跃的生理功能。苦竹林界面区和混交林界面区苦竹较混交林中心区苦竹拥有更高的鞭根生物量,苦竹分株间的克隆整合增强了界面区苦竹鞭根的水分、养分获取能力及对空间和资源的竞争能力,从而显著提高了鞭根生物量和生长活性。不同生境下苦竹鞭根主要形态结构指标相对增长速率并无明显差异,苦竹为了最大化获取资源,趋向于采取增加比根表面积和降低鞭根直径的生态策略,其中根直径是苦竹获取异质资源的重要影响因素。

参考文献:

[1] 童 亮,李平衡,周国模,等. 竹林鞭根系统研究综述[J]. 浙江农林大学学报, 2019, **36**(1): 183-192.
TONG L, LI P H, ZHOU G M, *et al.* A review of research about rhizome-root system in bamboo forest[J]. *Journal of Zhejiang A & F University*, 2019, **36**(1): 183-192.

[2] 郭子武,陈双林,江志标,等. 毛竹和高节竹相互侵入后林分地下鞭根系统竞争效应[J]. 生态学报, 2016, **35**(10): 2 615-2 620.
GUO Z W, CHEN S L, JIANG Z B, *et al.* Rhizome and root competitive effects of bamboo in *Phyllostachys edulis* and *Ph. prominens* mixed forest[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, **35**(10): 2 615-2 620.

[3] 庄明浩,李迎春,陈双林. 竹子生理整合作用的生态学意义及研究进展[J]. 竹子研究汇刊, 2011, **30**(2): 5-9.
ZHUANG M H, LI Y C, CHEN S L. Advances in the researches of bamboo physiological integration and its ecological significance[J]. *Journal of Bamboo Research*, 2011, **30**(2): 5-9.

[4] 陶建平,宋利霞. 亚高山暗针叶林不同林冠环境下华西箭竹的克隆可塑性[J]. 生态学报, 2006, **26**(12): 4 019-4 026.
TAO J P, SONG L X. Response of clonal plasticity of *Fargesia nitida* to different canopy conditions of subalpine coniferous forest[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, **26**(12): 4 019-4 026.

[5] 黄慧敏,董 蓉,钱 凤,等. 紫耳箭竹克隆形态可塑性对典型冠层结构及光环境的响应[J]. 生态学报, 2018, **38**(19): 6 835-6 845.
HUANG H M, DONG R, QIAN F, *et al.* Response of clonal morphological plasticity of *Fargesia decurvata* to different forest canopy structures and light conditions[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(19): 6 835-6 845.

[6] LIU Q, LI Y X, ZHONG Z C. Effects of moisture availability

on clonal growth in bamboo *Pleiblastus maculata*[J]. *Plant Ecology* (Formerly *Vegetatio*), 2004, **173**(1): 107-113.

[7] 吕家乐,王 敏,任 艳,等. 苦竹多部位 13 种元素分布规律研究[J]. 药物分析杂志, 2019, **39**(3): 426-431.
LÜ J L, WANG M, REN Y, *et al.* Study on distribution of thirteen elements in multiple parts of *Pleiblastus amarus*[J]. *Chinese Journal of Pharmaceutical Analysis*, 2019, **39**(3): 426-431.

[8] 方 伟,林新春,洪 平,等. 苦竹生长发育规律研究[J]. 浙江林学院学报, 2005, **22**(1): 1-5.
FANG W, LIN X C, HONG P, *et al.* Rhythm of growth and development of *Pleiblastus amarus*[J]. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 2005, **22**(1): 1-5.

[9] 林 华,谢燕燕,杨丽婷,等. 苦竹叶片碳氮磷化学计量特征的海拔梯度效应[J]. 广西植物, 2021, **41**(9): 1 443-1 449.
LIN H, XIE Y Y, YANG L T, *et al.* Concentration and its stoichiometrics of leaf carbon, nitrogen and phosphorus of *Pleiblastus amarus* forest from different altitudinal gradients[J]. *Guihaia*, 2021, **41**(9): 1 443-1 449.

[10] 兰 英,马利春,何兴炳,等. 苦竹丰产栽培技术[J]. 林业科技开发, 2006, **20**(1): 61-63.
LAN Y, MA L C, HE X B, *et al.* A study on high-yield culture technology of *Pleiblastus* spp. [J]. *China Forestry Science and Technology*, 2006, **20**(1): 61-63.

[11] 吴宏业. 苦竹在不同生长期施肥试验分析[J]. 绿色科技, 2021, **23**(19): 164-166.
WU H Y. Analysis on fertilization test of *Pleiblastus amarus* in different growth periods [J]. *Journal of Green Science and Technology*, 2021, **23**(19): 164-166.

[12] 高培军,郑郁善,陈礼光,等. 苦竹地下竹鞭结构生长规律调查[J]. 福建林业科技, 2003, **30**(S1): 5-8.

GAO P J, ZHENG Y S, CHEN L G, *et al.* Investigation on the growth law of underground bamboo rhizome structure of *Pleiblastus amarus*[J]. *Journal of Fujian Forestry Science and Technology*, 2003,**30**(S1): 5-8.

[13] 赵荣儿, 马尾松苦竹混交林根系分布格局[J]. 林业科技开发, 2009,**23**(2): 77-79.

ZHAO R E. Root distribution pattern in mixed forest stands of *Pinus massoniana* and *Pleiblastus amarus* [J]. *China Forestry Science and Technology*, 2009, **23**(2): 77-79.

[14] 成项托, 张卓文, 赵聪颖, 等. 天然苦竹林竹鞭及根构特征研究[J]. 湖北林业科技, 2019,**48**(1): 1-6.

CHENG X T, ZHANG Z W, ZHAO C Y, *et al.* Research on rhizomes and fine roots characteristics of natural stand of *Pleiblastus amarus*[J]. *Hubei Forestry Science and Technology*, 2019, **48**(1): 1-6.

[15] WARTON D I, DUURSMA R A, FALSTER D S, *et al.* SMATR 3-an R package for estimation and inference about allometric lines[J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2012,**3**(2): 257-259.

[16] 郭子武, 杨清平, 李迎春, 等. 密度对四季竹地上生物量分配格局及异速增长模式的制约性调节[J]. 生态学杂志, 2013,**32**(3): 515-521.

GUO Z W, YANG Q P, LI Y C, *et al.* Restrictive regulation of stand density on aboveground biomass allocation and allometric pattern of *Oligostachyum lubricum* [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2013,**32**(3): 515-521.

[17] 韦柳端, 朱济友, 李夏榕, 等. 根系功能性状对干瘠立地适应的种间差异——以北京石质山地主要观赏树种为例[J]. 生态学报, 2021, **41**(23): 9 492-9 501.

WEI L D, ZHU J Y, LI X R, *et al.* Interspecific trait variation in the adaptation of root functional traits to dry-barren sites: A case study of the main ornamental tree species in stony mountainous region of Beijing[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, **41**(23): 9 492-9 501.

[18] 陶建平, 钟章成. 匍匐茎草本活血丹(*Glechoma longituba*)在不同养分条件下的克隆形态[J]. 生态学报, 2000,**20**(2): 207-211.

TAO J P, ZHONG Z C. Morphological responses to different nutrient supply in the stoloniferous herb *Glechoma longituba* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2000,**20**(2): 207-211.

[19] 冀琳珂, 谢锦忠, 张 玮, 等. 雷竹克隆系统出笋期有机碳分布变化规律[J]. 生态学报, 2016,**36**(23): 7 624-7 634.

JI L K, XIE J Z, ZHANG W, *et al.* Organic carbon allocation pattern and changes regulation in various organs of *Phyllostachys violascens* clone system in shooting period[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016,**36**(23): 7 624-7 634.

[20] 单立山, 李 毅, 任 伟, 等. 河西走廊中部两种荒漠植物根系构型特征[J]. 应用生态学报, 2013,**24**(1): 25-31.

SHAN L S, LI Y, REN W, *et al.* Root architecture of two desert plants in central Hexi Corridor of Northwest China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013,**24**(1): 25-31.

[21] 徐 琨, 李芳兰, 苟水燕, 等. 岷江干旱河谷 25 种植物一年生植株根系功能性状及相互关系[J]. 生态学报, 2012,**32**(1): 215-225.

XU K, LI F L, GOU S Y, *et al.* Root functional traits and trade-offs in one-year-old plants of 25 species from the arid valley of Minjiang River[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012,**32**(1): 215-225.

[22] 邓 磊, 关晋宏, 张文辉. 辽东栎幼苗根系形态特征对环境梯度的响应[J]. 生态学报, 2018,**38**(16): 5 739-5 749.

DENG L, GUAN J H, ZHANG W H. Response of root morphological characteristics of *Quercus liaotungensis* seedlings to environmental gradients[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018,**38**(16): 5 739-5 749.

[23] 蔡秀梅. 闽中竹杉混交林与毛竹纯林的土壤质量比较[J]. 林业科技, 2013,**38**(4): 22-24.

CAI X M. Effects of *Phyllostachys pubescens* and Chinese fir mixed forest on soil qualities in the Central Fujian[J]. *Forestry Science & Technology*, 2013,**38**(4): 22-24.

[24] GUO D L, MITCHELL R J, HENDRICKS J J. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest[J]. *Oecologia*, 2004,**140**(3): 450-457.

[25] MA Z Q, GUO D L, XU X L, *et al.* Evolutionary history resolves global organization of root functional traits[J]. *Nature*, 2018,**555**(7 694): 94-97.

[26] 陆霞梅, 周长芳, 安树青, 等. 植物的表型可塑性、异速生长及其入侵能力[J]. 生态学杂志, 2007,**26**(9): 1 438-1 444.

LU X M, ZHOU C F, AN S Q, *et al.* Phenotypic plasticity, allometry and invasiveness of plants[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2007,**26**(9): 1 438-1 444.

[27] KERKHOFF A J, ENQUIST B J, ELSER J J, *et al.* Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2005,**14**(6): 585-598.

[28] MCGRODDY M E, DAUFRESNE T, HEDIN L O. Scaling of C : N : P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial Redfield-type ratios[J]. *Ecology*, 2004,**85**(9): 2 390-2 401.

[29] HODGE A. The plastic plant: Root responses to heterogeneous supplies of nutrients[J]. *New Phytologist*, 2004, **162**(1): 9-24.

[30] KONG D L, MA C G, ZHANG Q, *et al.* Leading dimensions in absorptive root trait variation across 96 subtropical forest species[J]. *New Phytologist*, 2014,**203**(3): 863-872.

(编辑:裴阿卫)