

亚高山暗针叶林不同林冠环境下 华西箭竹的克隆可塑性

陶建平, 宋利霞

(西南大学生命科学学院, 三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400715)

摘要:以亚高山暗针叶林 3 种林冠环境中以及暗针叶林林缘的华西箭竹 (*Fargesia nitida*) 为对象, 对其无性系数量特征、无性系根茎特征、分株生物量以及分株形态特征进行了对比研究。结果表明: (1) 林冠环境的差异导致了不同种群的基株密度和每基株分株数的显著差异, 但林冠环境差异不影响分株密度。林冠郁闭度愈大, 每基株分株数愈少, 分株分布愈均匀。 (2) 不同林冠环境间, 分株生物量、分株构件生物量和分株构件的生物量分配百分率均有显著差异。开敞的林冠环境有利于华西箭竹的生长和生物量积累。 (3) 随着林冠郁闭度的增加, 华西箭竹通过增大分枝角度、叶生物量分配百分率、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。 (4) 隔离者长度、隔离者直径和分枝强度在林缘和林窗环境中要显著大于林内环境; 同级隔离者分枝角度随林冠郁闭度的增加而最大, 其值在林下显著大于林窗和林缘, 而异级隔离者分枝角度的变化则正好相反。研究表明, 华西箭竹种群在不同的林冠环境中发生了明显的可塑性变化, 这些可塑性变化是种群对林冠郁闭度差异的适应性反应的结果, 有利于增强种群对环境有限光资源的利用。

关键词: 华西箭竹; 克隆植物; 可塑性; 亚高山暗针叶林; 卧龙自然保护区

文章编号: 1000-0933(2006)12-4019-08 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Response of clonal plasticity of *Fargesia nitida* to different canopy conditions of subalpine coniferous forest

TAO Jian-Ping, SONG Li-Xia (Key Laboratory of Three Gorges Reservoir Region, Ministry of Education, School of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715, China). Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(12): 4019 ~ 4026.

Abstract: Dwarf bamboos are acknowledged as being key to the structure and dynamics of subalpine forests, since they are widely distributed and often form exclusively dense undergrowth in such environments. In South West Sichuan in China, several species of dwarf bamboo dominate forest understories, where they have been shown to impede the regeneration of many canopy tree species. However, although the inhibitory effects of dwarf bamboos on tree regeneration have been widely documented, there are comparatively few studies documenting the clonal plastic responses of dwarf bamboo to differing canopy conditions.

The aim of this study is to determine the effects of canopy conditions on clump and culm numbers, and to describe the morphological plasticity and biomass distribution patterns of the dwarf bamboo species *Fargesia nitida*. The specific objectives of the study are: (1) to describe the effects of canopy conditions on the growth and morphological characteristics of *F. nitida*, and (2) to describe the adaptive responses of *F. nitida* to the different canopy conditions and its ecological senses.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30300047; 30500388); 国家重点基础研究发展规划资助项目 (2002CB111505)

收稿日期: 2005-08-04; **修订日期:** 2006-08-28

作者简介: 陶建平 (1971 ~), 男, 四川人, 博士, 副教授, 主要从事植物种群生态学研究。

致谢: 西南大学王永健、余红、李媛、席一协助野外工作, 四川省林科院卧龙亚高山暗针叶林生态系统研究站提供野外工作便利, 在此一并致谢。

Foundation item: The project was financially supported by The National Natural Science Foundation of China (No. 30300047; 30500388) and the National Basic Research Program of China (No. 2002CB111505)

Received date: 2005-08-04; **Accepted date:** 2006-08-28

Biography: TAO Jian-Ping, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in plant population ecology. E-mail: taojp@swu.edu.cn

F. nitida, one of the Giant Panda's main dietary sources of bamboo, is mainly distributed within the coniferous belt in Western Sichuan and Southern Gansu in China, at an altitude of between 2450 and 3200 metres. The investigations for this study were conducted in an *Abies faxoniana* forest situated in the Wolong Nature Reserve in Western Sichuan. The clonal plant *F. nitida* was surveyed under four different canopy conditions to interpret its clonal plasticity under a range of forest canopies. Data on clump and culm numbers, biomass and morphological characteristics were obtained from three types of canopy gap and one forest edge wilderness; the gap types were: forest understory (FU), intermediate gap (MG) and large gap (LG). While these plots differed in canopy conditions, the canopy tree compositions, topographical traits and soil traits were all homogeneous.

The results of the study indicate that forest canopy has a significant effect on the genet density and culm number per clump, but that it does not affect the ramet density. Clumps tend to be few and large in gaps and forest edge plots, and small under forest understory plots. The ramets show even distribution under the closed canopy, and cluster distribution under gaps and forest edge plots. The forest canopy has a significant effect on both the ramets' biomass and biomass allocation. Favourable light conditions promote the ramet growth and biomass accumulation. The greater biomass amounts in gaps and forest edge plots is shown by the higher number of culms per clump and the diameter of these culms. Under closed canopy, the bamboos increase their branching angle, leaf biomass allocation, specific leaf area and leaf area ratio to exploit the more favourable light conditions in these locations. The spacer length, specific spacer length and spacer branching angles all show significant differences between gaps and closed canopy conditions. The larger specific spacer length and spacer branching angle are beneficial for bamboo growth, scattering the ramets and exploiting the more favourable light conditions.

In summary, this study shows that to varying degrees, *F. nitida* exhibits both a wide ecological amplitude and a high degree of morphological plasticity in response to differing forest canopy conditions. Moreover, the plasticity changes enable the plants to optimize their light usage efficiency to promote growth and increase access to resources available in heterogeneous light environments.

Key words: *Fargesia nitida*; clonal plant; plasticity; subalpine coniferous forest; Wolong Nature Reserve

林冠特征和林下植被是群落结构和动态的重要决定因素^[1~4]。林冠的组成和密度影响林下光资源的分布格局,也同林下水分状况和土壤养分有着密切关系^[1]。在川西亚高山地区,暗针叶林林冠常常抑制了冷箭竹(*Bashania fangiana*)的生长,同阔叶树林冠及林窗下相比,竹子的茎秆会长得更高,分布也会更加密集^[1,5~9]。小径竹类是多年生一次性开花结实的木本克隆植物^[9,10],在亚高山地区广泛分布于森林林窗、林下和林缘所构成的异质生境中,为森林灌木层的优势种类^[1,9]。已有的研究表明,小径竹的生长在不同的森林林冠环境中存在差异^[9~12]。在资源条件较好的林窗环境中,小径竹能迅速地进行克隆生长,密集丛生的枝干和盘根错节的根系可妨碍乔木幼苗的定居和生长,极大地降低了森林群落的物种多样性^[10,13,14],进而成为影响森林更新的关键因素^[1,10]。目前,在探讨小径竹对森林更新影响的研究中,重点强调的是竹子存在与否及其存在密度对森林树种种子萌发和幼苗定居的影响,同时,研究的重点还放在竹子开花结实更新过程与森林林窗更新的关系^[1,3~9,15~21]。在亚高山地区,乔木层优势种类往往采取林窗更新的方式进行更新,但由于竹类在林窗形成前常常已经存在,林窗形成后,在同乔木幼苗、幼树竞争的过程中往往取得优势,优先对林窗环境反应并弱化林窗在森林更新中的生态作用,直到其开花死亡的时期到来。因此,研究竹类对林窗环境改变的可塑性反应,弄清竹类对林窗在森林循环更新中生态作用的影响,可以更深入地理解亚高山森林更新与小径竹之间的关系,但目前并未在这方面开展有效的研究工作。

表型可塑性是克隆植物适应环境异质性的的重要途径^[22,23]。竹类植物属于典型的木本克隆植物,本研究以基株年龄约为 23a 的华西箭竹为对象,在不同林冠环境下对其无性系数量特征、无性系根茎特征、分株生物量以及分株形态特征进行对比研究。本研究的目的在于探讨:(1)不同林冠环境条件对华西箭竹数量特征和形态可塑性的影响;(2)华西箭竹对林窗环境的适应性反应及其生态意义。研究结果将对进一步深入理解小径竹类与亚高山森林树种共存以及与树种更新之间的关系有重要作用。

1 实验方法

1.1 研究地区概况

研究样地位于卧龙自然保护区,四川省林业科学研究院邓生亚高山暗针叶林定位站(东经 102°58'21",北纬 30°51'41")附近,海拔约 2800m,坡度 15°,阴坡。该地区为四川盆地向青藏高原的过渡地带,其气候特点为气候凉爽,气温年较差小,干湿季明显,相对湿度大,年平均气温 4.3℃,年降水量 848.9mm,年蒸发量 772.5mm,土壤为山地棕色暗针叶林土。样地为典型的以岷江冷杉(*Abies faxoniana*)占优势的原始暗针叶林,该群落植物种类组成较丰富,层次结构明显。乔木层可分两个亚层,亚层高 30~40m,建群种为岷江冷杉,亚层高 15~20m,主要树种有岷江冷杉、糙皮桦(*Betula utilis*)、红桦(*B. albosinensis*)等。灌木层高 1~7m,总盖度为 70%,以华西箭竹和冷箭竹为优势种,伴生种有高山柳(*Salix dissa*)、桦叶荚蒾(*Viburnum betulifolium*)和红毛花楸(*Sorbus rufopilosa*)等,草本层分布不均匀,盖度在 10%~70%之间,主要有钝齿楼梯草(*Elatostema obtusum*)、羽裂蟹甲草(*Cacalia tangutica*)和苔草(*Carex* sp.)等^[24]。

1.2 研究材料

华西箭竹为箭竹属长三角鞘系、多年生一次性开花结实的木本克隆植物。秆丛生或近散生,高 2~5m,直径 1~2cm。地下茎(假鞭)为合轴型,长 10~13cm,直径 1~2cm。在自然生境中,其幼竹和壮竹的秆基节上可产生假鞭,长成新的立竹(分株,ramet)而扩展成无性系。该植物在我国主要产于甘肃南部和四川西部,生于海拔 2540~3200m 的林下或山坡形成灌丛,为大熊猫的主食竹之一^[9]。

1.3 野外调查

样地选择:野外调查于 2004 年 8~9 月和 2005 年 8 月进行,在海拔高度(2800±25)m、坡度、坡向一致的典型亚高山原始暗针叶林林内和林缘进行。以 2003 年对同一样地内林窗面积分布的调查数据作为确定林窗大小等级的基础^[24],选择形状基本相似的中林窗(冠林窗面积约 160m²)和大林窗(冠林窗面积约 400m²),以及森林林下和林缘(即林外华西箭竹纯林,面积 1500 m² 以上,简称林缘)作为样地。样地选择时,除林冠开敞度的差异外,地形、林冠树种种类组成、土壤环境等在样地内均尽量保持一致。以林缘竹丛上方的光照强度值为 100%,林下竹丛上方和竹丛内的光照强度分别为 35.3%和 22.7%,中林窗内竹丛上方和竹丛内的光照强度分别为 55.0%和 21.3%,大林窗内竹丛上方和竹丛内的光照强度分别为 64.7%和 25.0%。不同林冠环境下光梯度明显,但竹丛内差异不大。

调查内容:(1)数量调查。在样地内随机设置 4m×4m 的样方 8 个,统计华西箭竹的分株数和基株数。基株鉴定和区分依据为:地下茎为合轴型的华西箭竹地下茎长度均在 17cm 以内,操作中对丛距在 40cm 以内的竹丛,在野外调查时通过挖掘查看地下茎是否相连来确定是否为同一基株。(2)形态和生物量测定。在每一林冠环境下随机选择 100 株华西箭竹的完整分株,详细记录株高和基径,并标记其中的 40 株。从标记的分株中随机选出 20 株,详细记录每株的分节数量、具有分枝的节数和叶片总数,并每株选择 3 个分枝,测量其分枝角度。最后从植株的不同部位随机取下 30 枚叶片压平带回实验室,测量每枚叶片的面积和生物量;其余的 20 株分株用清水冲洗干净根部的泥沙,带回实验室烘干至恒重,按叶、分枝、茎秆、地下茎、粗根和细根等几部分称量,粗根和细根的划分主要依据根系的生长特点(直径)和功能差异(吸收、输导或支撑),粗根直径>0.5mm,细根直径≤0.5mm。(3)种群无性系根茎特征调查:为减少破坏,在样地中只选择 0.5m×0.5m 的小样方 5 个,将植株地下部分全部挖出并用清水洗净,测量隔离者的长度、隔离者中部直径(两次垂直方向测量值的均值)、由同一个母隔离者发出的子隔离者之间的角度(简称隔离者同级分枝角度)和母隔离者与子隔离者之间的角度(简称隔离者异级分枝角度),并记录每条母隔离者产生的子隔离者数量。

1.4 数据分析

叶面积率(Leaf area ratio, LAR) = 叶面积/总生物量;比叶面积(Specific leaf area, SLA) = 叶面积/叶生物量;构件生物量(包括茎秆、枝、叶、地下茎、粗根、细根)百分率(Allocation percentage to modular, APM) = 构件生物量/总生物量×100%;比茎长(Specific culm length, SCL) = 茎长/茎生物量;隔离者分枝率(Branching ratio of

spacer, BRS) = 产生两条或两条以上子隔离者的母隔离者数量/母隔离者总数;比隔离者长 (Specific spacer length, SSL) = 隔离者长/隔离者生物量;隔离者分枝强度 (Branching intensity of spacer, BIS) = 母隔离者产生的子隔离者数量。

用 one-way ANOVA 分析不同林冠环境下无性系种群数量特征、无性系种群根茎特征、分株的生物量特征以及分株形态特征间的差异性,并作 LSD 多重比较,所有数据分析均用 SPSS11.0 完成。

2 结果与分析

2.1 无性系数量特征

林冠环境的差异导致不同种群的基株密度和每基株分株数的显著差异;林冠差异不影响分株密度(图 1)。华西箭竹种群的基株密度表现为林下 ($1.13 \text{ clumps} \cdot \text{m}^{-2}$) > 中林窗 ($0.43 \text{ clump} \cdot \text{m}^{-2}$) > 林缘 ($0.42 \text{ clump} \cdot \text{m}^{-2}$) > 大林窗 ($0.19 \text{ clump} \cdot \text{m}^{-2}$),不同种群的基株密度除中林窗与林缘外均有显著差异 ($p < 0.05$) (图 1A);每基株分株数表现为 大林窗 (58.34 株) > 林缘 (40.76 株) > 中林窗 (24.56 株) > 林下 (8.51 株),种群间均有显著差异 ($p < 0.05$) (图 1B);林下、中林窗、大林窗和林缘每平方米的分株数分别为 9.31 株、10.10 株、8.27 株和 12.86 株,不同环境中种群分株密度无显著差异 ($p = 0.294$) (图 1C)。

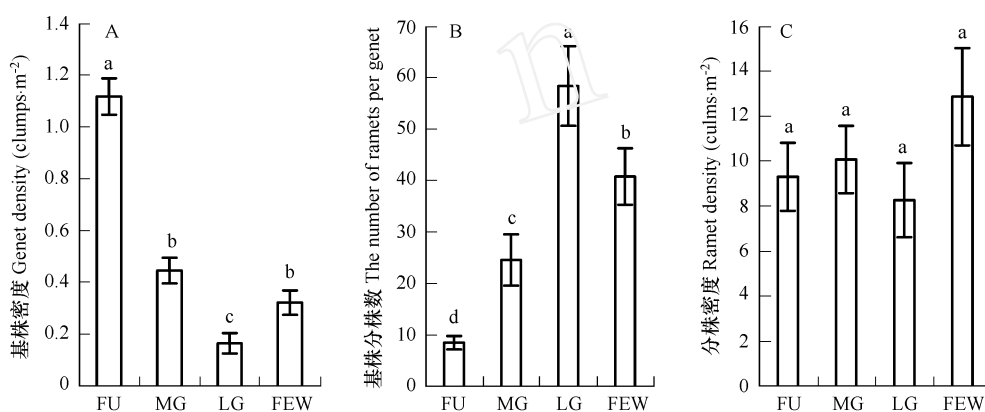


图 1 不同林冠环境下华西箭竹种群无性系数量特征(平均值 $\pm$ SE)

Fig. 1 The quantitative characteristics of *Fargesia nitida* under different canopy conditions (Means $\pm$ SE)

图中不同字母表示均值间差异显著 The different letters mean differences at $p < 0.05$; FU 林下 Forest understory; MG 中林窗 Intermediate gap; LG: 大林窗 Large gap; FEW 林缘 Forest edge wilderness

2.2 无性系分株生物量特征

4 种林冠环境下,华西箭竹的分株生物量、分株各构件生物量和分株各构件生物量百分率均有显著差异 ($p < 0.01$) (表 1)。林下环境中,分株及各构件生物量均显著低于其它几种环境中相应部分的生物量 ($p < 0.05$),但叶的生物量百分率在 4 种林冠环境中为最大。中林窗中无性系分株的分枝、叶、粗根的生物量百分率均显著小于林下 ($p < 0.05$)。大林窗中分株及地上部分各构件生物量均为最大,地下部分生物量仅次于林缘。与其余林冠环境相比,大林窗中茎秆和枝生物量百分率最大,其余构件生物量百分率均最小。除分枝生物量百分率、叶生物量百分率和细根生物量百分率分别与林下分枝、林缘叶和中林窗细根的生物量分配差异不显著外,大林窗中各构件生物量百分率均与其余林冠环境有显著差异 ($p < 0.05$)。林缘环境中分株地下部分(地下茎、粗根、细根)的生物量和生物量百分率均显著大于其它几种环境中分株的相应值。

2.3 无性系分株的形态特征

不同林冠环境中华西箭竹种群在株高、基径、节数、节间长度、比茎长、分枝节数、分枝角度、单叶面积、单叶生物量、单株叶片数、比叶面积和叶面积率等形态特征上均具有显著差异 ($p < 0.05$) (表 2)。林下环境中,株高、基径、节数、节间长度和分枝节数均为最小,比茎长、分枝角度、比叶面积、叶面积率最大 ($p < 0.05$);中林窗环境中,单叶面积最大 ($p < 0.01$);大林窗环境中,株高、基径、节间长度、单株叶片数最大 ($p < 0.01$);比叶

面积和分枝角度由林下 →中林窗 →大林窗 →林缘依次显著减小($p < 0.01$)。

表 1 不同林冠环境下华西箭竹无性系分株的生物量和生物量分配(平均值 ±SE)

Table 1 The biomass and biomass allocation of ramets of <i>Fargesia nitida</i> under different canopy conditions(Means ± SE)					
项目 Item	FU	MG	LG	FEW	F
B _r (g/ramet)	41.879 ±3.727d	103.410 ±5.350c	168.914 ±6.174a	121.824 ±4.276b	111.760 **
C _r (g/ramet)	22.921 ±1.498d	64.305 ±2.678c	110.262 ±2.846a	72.370 ±2.006b	238.306 **
Br _r (g/ramet)	6.712 ±0.753c	14.464 ±1.018b	26.959 ±1.142a	15.958 ±0.831b	77.307 **
Bl _r (g/ramet)	8.221 ±0.929c	14.373 ±1.249b	18.766 ±1.511a	14.575 ±0.925b	13.564 **
R _r (g/ramet)	2.190 ±0.162d	6.674 ±0.151c	8.262 ±0.122b	11.171 ±0.202a	537.941 **
Tc _r (g/ramet)	1.649 ±0.169d	3.245 ±0.243c	4.206 ±0.301b	6.482 ±0.294a	61.681 **
Th _r (g/ramet)	0.185 ±0.030c	0.349 ±0.028b	0.459 ±0.0510b	1.270 ±0.0480a	142.688 **
CP _r (%)	58.357 ±1.030c	63.013 ±1.033b	65.842 ±0.779a	58.498 ±0.802c	15.790 **
BrP _r (%)	15.744 ±0.817a	13.773 ±0.566b	16.180 ±0.667a	12.944 ±0.643b	5.212 **
BlP _r (%)	19.348 ±0.775a	13.376 ±0.666b	10.799 ±0.488c	11.511 ±0.472c	40.034 **
RP _r (%)	5.501 ±0.130c	6.651 ±0.197b	4.978 ±0.125d	9.072 ±0.131a	149.419 **
TcP _r (%)	3.989 ±0.110b	3.092 ±0.078c	2.435 ±0.088d	5.182 ±0.082a	173.730 **
ThP _r (%)	0.409 ±0.036b	0.334 ±0.018 bc	0.259 ±0.021c	1.027 ±0.032a	161.455 **

B_r 分株生物量 Ramet biomass ; C_r 茎秆生物量 Culm biomass ; Br_r 枝生物量 Branch biomass ; Bl_r 叶片生物量 Blades biomass ; R_r 地下茎生物量 Rhizome biomass ; Tc_r 粗根生物量 Thick root biomass ; Th_r 细根生物量 Thin root biomass ; CP_r 茎秆生物量百分率 Allocation percentage to culm ; BrP_r 枝生物量百分率 Allocation percentage to branch ; BlP_r 叶片生物量百分率 Allocation percentage to blades ; RP_r 地下茎生物量百分率 Allocation percentage to rhizome ; TcP_r 粗根生物量百分率 Allocation percentage to thick root ; ThP_r 细根生物量百分率 Allocation percentage to thin root ;表中不同字母表示均值间差异显著 The values sharing the different letters mean differences at $p < 0.05$ (ns: $p > 0.05$ * : $p < 0.05$ * * : $p < 0.01$) ; FU , MG , LG , FEW 字母意义同图 1 The letters FU , MG , LG , FEW are the same as Fig. 1

表 2 不同林冠环境下华西箭竹无性系分株的形态特征(平均值 ±SE)

Table 2 The morphological characteristics of ramets of <i>Bashania fangiana</i> under different canopy conditions(Means ± SE)					
项目 Item	FU	MG	LG	FEW	F
CH (m)	2.339 ±0.065d	3.292 ±0.061b	3.723 ±0.058a	3.026 ±0.068c	84.340 **
CD (cm)	0.902 ±0.024c	1.202 ±0.021b	1.310 ±0.019a	1.228 ±0.020b	71.553 **
NN	22.350 ±0.734c	25.700 ±0.436 ab	26.400 ±0.622a	24.500 ±0.766b	7.403 **
IL (cm)	10.776 ±0.387c	12.817 ±0.231b	14.159 ±0.308a	12.560 ±0.339b	18.738 **
SCL (cm g ⁻¹)	10.345 ±0.313a	5.319 ±0.275b	3.376 ±0.171c	4.357 ±0.241d	145.259 **
NBN	13.500 ±0.560b	18.000 ±0.611a	16.950 ±0.713a	16.400 ±0.853a	7.718 **
BA (°)	55.750 ±0.809a	48.533 ±0.839b	43.600 ±0.894c	39.483 ±0.707d	73.721 **
ILA (cm ⁻²)	4.342 ±0.154c	5.836 ±0.091a	4.067 ±0.152c	5.095 ±0.130b	35.196 **
SLB (mg)	13.000 ±0.528b	18.200 ±0.296a	13.350 ±0.563b	17.400 ±0.489a	31.468 **
LNR	514.350 ±54.039b	504.250 ±44.107b	911.000 ±63.262a	650.150 ±58.149b	11.719 **
SLA (cm ² mg ⁻¹)	0.336 ±0.004a	0.322 ±0.004b	0.306 ±0.003c	0.294 ±0.003d	22.583 **
LAR (cm ² g ⁻¹)	51.851 ±1.898a	27.195 ±1.359b	22.111 ±1.563b	26.516 ±2.656b	48.616 **

CH 株高 Culm height ;CD 基径 Basal culm diameter ;NN 节数 Number of nodes ;IL 节间长度 Internode length ; SCL 比径长 Specific culm length ;NBN 分枝节数 number of branching node ;BA 分枝角度 Branching angle ;ILA 单叶面积 Single leaf area ;SLB 单叶生物量 Single leaf biomass ; LNR 单株叶片数 Leaf number per ramet ;SLA 比叶面积 Specific leaf area ; LAR 叶面积率 Leaf area ratio ;表中不同字母表示均值间差异显著 The values sharing the different letters mean differences at $p < 0.05$; FU , MG , LG , FEW 字母意义同图 1 The letters FU , MG , LG , FEW are the same as Fig. 1

2.4 无性系根茎特征

隔离者长度由林下 →中林窗 →大林窗 →林缘依次增大 ($p < 0.01$) (图 2A) ;隔离者直径以林下的最小(图 2B) ;比隔离者长以林下的最大,中林窗的次之(图 2C) ;异级隔离者分枝角度以林缘的最大,林下的最小,差异显著($p < 0.01$) (图 2D) ;同级隔离者分枝角度以林下的最大,中林窗的次之(图 2E) ;隔离者的分枝率是林下 40.5 % ,中林窗 85.7 % ,大林窗 91.9 % ,林缘 86.4 % 。大林窗内隔离者分枝强度最大,林下的最小,差异显著

($p < 0.05$) (图 2F)。

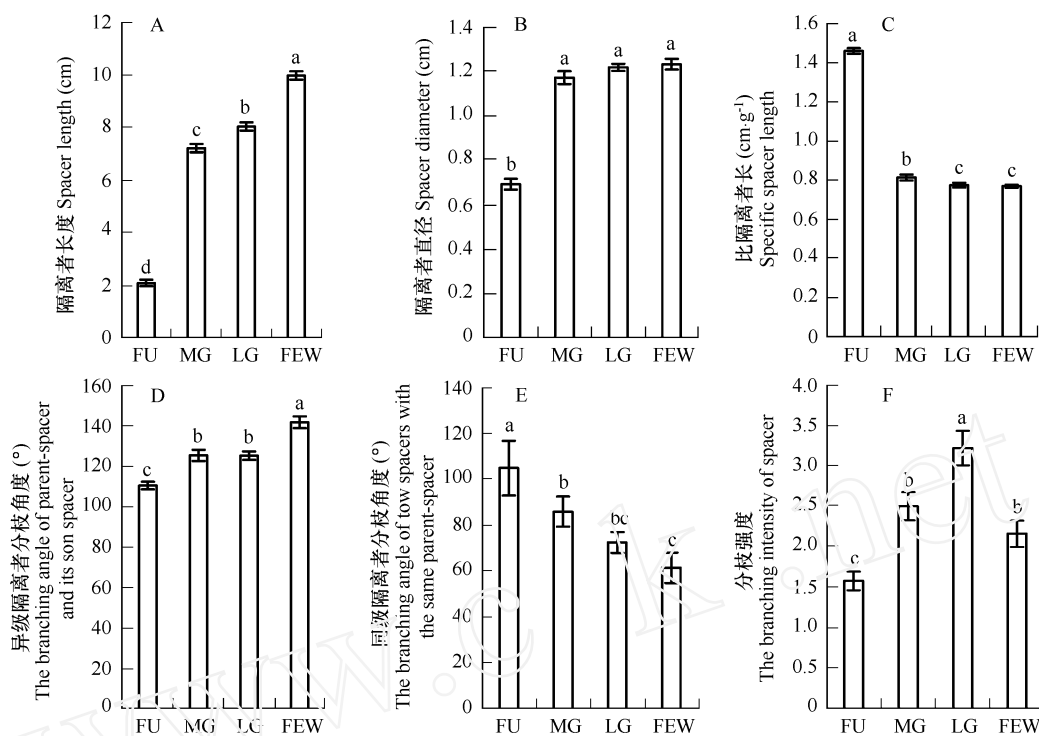


图 2 不同林冠环境下华西箭竹无性系根茎特征(平均值 $\pm$ SE)

Fig. 2 The morphological characteristics of rhizomes of *Fargesia nitida* under different canopy conditions (Means $\pm$ SE)

图中不同字母表示均值间差异显著 The different letters mean differences at $p < 0.05$; FU, MG, LG, FEW 字母意义同图 1 The letters FU, MG, LG, FEW are the same as Fig. 1

3 讨论

小径竹类是川西亚高山暗针叶林灌木层的优势种类,在许多群落内,小径竹在林下占据绝对优势以至于强烈抑制了乔木幼苗的更新和其它灌木种类的生长,因而对森林林冠的结构和组成造成重大影响^[1]。在一些小径竹生长密集的地区,林窗的形成并不能完成林冠树种的更新,随着竹类生长、开花、枯死的周期,林冠树种在不同时期形成的林窗内同步进行更新^[4,5,25]。林冠的差异也会深刻影响林下小径竹的生长和更新,但相关研究较少涉及。不同的林冠开敞度以及林冠树种的种类组成的差异极大的影响了林下资源的分布格局,研究表明,智利的山毛榉林内,林下竹子 (*Chusquea tenuiflora*) 在常绿树南方假山毛榉 (*Nothofagus betuloides*) 下比在落叶树矮假水青冈 (*N. pumilio*) 下长得更高,分布更广。这是因为在常绿林的林冠下,雪较少堆积而且生长季节里光的穿透性较强,这就使得 *Chusquea tenuiflora* 的生长季节得以延长^[26]。相反,中国和日本的森林里常绿针叶树抑制了小径竹的生长,而在落叶树的林冠和在林窗下竹子的茎长得更高,分布更密集^[5,6,27,28]。在本研究中,从大林窗到林下,随着林冠郁闭度的增加,单位面积华西箭竹的基株数(丛数)显著增加(图 1A),而每一基株所拥有的分株数(每丛的秆数)却显著减少(图 1B),这表明,随着郁闭度的增加,虽然单位面积的分株数量未表现出差异(图 1C),但竹丛变小,分株的分散程度显著提高,不同林冠环境中的种群表现出较大的可塑性。华西箭竹的以上表现同 Widmer 对香竹属竹类 (*Chusquea* spp.) 在不同林冠中的表现的研究结果类似,分散分布有利于竹类对环境有限光资源的充分利用^[14]。

不同森林林冠环境下,光资源的变化是林下克隆植物发生形态可塑性变化的重要诱因^[29,30]。叶面积大小和叶的着生位置及方向是决定光合效率和生物产量的重要因素^[29]。从林缘到大林窗、中林窗和林下,光照强度逐渐降低,华西箭竹通过增大分枝角度、叶生物量百分率、比叶面积、叶面积率,以此提高光能利用效率来有

效适应弱光环境(表 2)。陈劲松等对克隆植物聚花过路黄的研究表明:林下环境中,低的红光与远红光比率对植物茎的伸长有促进作用,由林下、林窗到林缘旷地随光照的增强分株高度有减弱的趋势^[29]。本研究中,虽然分株高度并未呈现出随光照的增强而降低,但随着郁闭度的增加,光照强度减弱,华西箭竹比茎长显著增大,说明单位生物量的茎秆在弱光环境中有长得更长的趋势,表现出与草本聚花过路黄类似的结果。林下环境中华西箭竹的分株高度及与之相关的形态参数(节数、节间长度)在 4 种环境中均是最低(表 1),这可能与林下环境光合有效辐射低,不利于光合产物(总生物量)的积累,使林下环境中分株生物量远远小于其它林冠环境,从而限制了植株高度增长有关。随着光照强度的增加,华西箭竹的分株高度、基径、节间长度、隔离者分枝强度、生物量积累和基株的数量等均在大林窗环境中达到最大。

地下根茎(隔离者)的形态和数量同克隆分株的置放格局密切相关,它的可塑性是植物对生存空间内资源(光照、水分、养分等)觅食的种重要表现。研究表明,影响林下竹类分布和生长的因素有森林郁闭度^[11,14]、温度、苔藓层厚度^[11]、地形因素(主要是坡度)以及林冠层物种种类成分^[31]等。在本研究中,在样地选择时由于最大限度保持了除林冠环境以外的其它因子的一致性,隔离者的形态和生物量变化大致可以反应华西箭竹根茎对林冠环境的可塑性反应。研究结果表明,华西箭竹隔离者长度、隔离者直径和分枝强度在林缘和林窗环境中要显著大于林内环境(图 2A、B),这同林缘和林窗环境中植株有较大的生物量积累直接相关。比隔离者长度在林下最大,其值显著大于林缘和林窗环境中的比隔离者长度值(图 2C)。华西箭竹同级隔离者分枝角度随林冠郁闭度的增加而最大,其值在林下显著大于林窗和林缘(图 2E),而异级隔离者分枝角度的变化则正好相反(图 2D)。比隔离者长和隔离者分枝角度的变化有利于分株在郁闭林冠下的分散生长,是华西箭竹种群为适应不同林冠光环境而发生的可塑性变化的表现。

亚高山地区,小径竹广泛分布在森林下木层并形成绝对优势,是影响森林结构动态与演替的关键因素^[1,3~8,15~21,25],林下密集分布的竹类降低了光的可利用性,从而进一步影响乔木层树种更新和林下植被的分布与优势度^[1]。有关小径竹类与森林更新的关系在中国^[1,5~9,25]、日本^[4,15,17~21]和智利^[16,26]开展了大量工作。研究表明,当林下竹类密度较大时,林木幼苗生长缓慢,在竹类周期开花死亡并进行更新的同时,由于能够获得充足的光照、水分和养分,乔木幼苗也能够顺利更新^[1,8]。因而亚高山森林林冠树种的更新周期会受到竹类开花周期的深刻影响。小径竹类更新和生长对不同林冠环境有着不同的可塑性反应^[9,11,14,31],在本研究中,华西箭竹数量、形态和生长状况在郁闭的林下、林窗和开敞的林缘有着较大的差异,在愈开敞的地段,华西箭竹生长茂盛,茎秆高大粗壮,冠层覆盖范围大,以大丛而分株密集的方式出现,丛与丛之间间隔较大;在林下则正好相反,植株长势较弱,丛小而分株分布均匀。华西箭竹的这些可塑性反应可能同林冠层树种的更新也有密切关系,并可能成为解释华西箭竹种群同林冠乔木树种长期稳定共存的重要依据。因此,在川西亚高山森林更新的研究中,华西箭竹的可塑性生长及其生态学意义应该受到足够的重视。

References:

- [1] Taylor A H, Huang J Y, Zhou S Q. Canopy tree development and undergrowth bamboo dynamics in old-growth *Abies-Betula* forests in southwestern China: a 12-year study. *Forest Ecology and Management*, 2004, 200:347~360.
- [2] Denslow J S, Newell E, Ellison A M. The effect of understory palms and cycnanths on the growth and survival of *Inga* seedlings. *Biotropica*, 1991, 23:225~234.
- [3] Giscom B W, Ashton P M. Bamboo control of forest succession: *Guadua sarcocarpa* in southeastern Peru. *Forest Ecology and Management*, 2003, 175:445~454.
- [4] Nakashizuka T. Regeneration dynamics of beech forests in Japan. *Vegetatio*, 1987, 69:169~175.
- [5] Taylor A H, Qin Z. Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forests in the Wulong Natural Reserve, Sichuan Chin. *J. Ecol.*, 1988, 76:1204~1218.
- [6] Taylor A H, Qin Z. Tree replacement patterns in subalpine *Abies-Betula* forests in Wulong Natural Reserve, China. *Vegetatio*, 1988, 78:141~149.
- [7] Taylor A H, Qin Z. Tree regeneration after bamboo die-off in *Abies-Betula* Forests, Wulong Natural Reserve, China. *J. Vegetation Sci.*, 1992, 3: 253~260.
- [8] Taylor A H, Shi W J, Lian J Z, *et al.* Regeneration patterns and tree species coexistence in old-growth *Abies-Picea* forests in southwestern China. *Forest Ecology and Management*, 2006, 223: 303~317.

- [9] Qin Z S, Taylor A H, Cai X S. Bamboo and forest dynamic succession in the ecological environment of Giant Panda in Wolong. Beijing: China Forestry Press, 1993. 13, 30 ~ 57, 245 ~ 318, 343 ~ 375.
- [10] Liu Q, Li Y X, Zhong Z C. Effects of moisture availability on clonal growth in bamboo *Pleioblastus maculata*. Plant Ecology, 2004, 173: 107 ~ 113.
- [11] Wang J X, Ma Z G. Ecological studies on giant panda's main food bamboos. Chengdu: Shichuan Scientific and Technical Press, 1993. 25 ~ 29, 62 ~ 87.
- [12] Song L X, Tao J P, Wang W, et al. The ramet population structures of the clonal bamboo *Fargesia nitida* in different canopy conditions of subalpine dark coniferous forest in the Wolong Nature Reserve. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(3): 730 ~ 736.
- [13] Tabarelli M, Mantovani W. Gap-phase regeneration in a tropical montane forest: the effects of gap structure and bamboo species. Plant Ecology, 2000, 148(2): 149 ~ 155.
- [14] Widmer Y. Pattern and performance understory bamboos (*Chusquea* spp.) under different canopy bamboos closures in old-growth oak forest in Costa Rica. Biotropica, 1998, 30(3): 400 ~ 415.
- [15] Narukawa Y, Yamamoto S. Effects of dwarf bamboo (*Sasa* sp.) and forest floor microsites on conifer seedling recruitment in a subalpine forest, Japan. Forest Ecology and Management, 2001, 163: 61 ~ 70.
- [16] Holz C A, Veblen T T. Tree regeneration responses to *Chusquea montana* bamboo die-off in a subalpine *Nothofagus* forest in the southern Andes. Journal of Vegetation Science, 2006, 17: 19 ~ 28.
- [17] Abe M, Izaki J, Miguchi H, et al. The effects of *Sasa* and canopy gap formation on tree regeneration in an old beech forest. Journal of Vegetation Science, 2002, 13: 565 ~ 574.
- [18] Noguchi M, Yoshida T. Tree regeneration in partially cut conifer-hardwood mixed forests in northern Japan: roles of establishment substrate and dwarf bamboo. Forest Ecology and Management, 2004, 190: 335 ~ 344.
- [19] Iida S. Indirect negative influence of dwarf bamboo on survival of *Quercus* acorn by hoarding behavior of wood mice. Forest Ecology and Management, 2004, 202: 257 ~ 263.
- [20] Takahashi K, Uemura S, Suzuki I, et al. Effects of understory dwarf bamboo on soil water and the growth of overstory trees in a dense secondary *Betula ermanii* forest, northern Japan. Ecological Research, 2003, 18: 767 ~ 774.
- [21] Abe M, Miguchi H, Honda A, et al. Short-term changes affecting regeneration of *Fagus crenata* after the simultaneous death of *Sasa kurilensis*. Journal of Vegetation Science, 2005, 16: 49 ~ 56.
- [22] Dong M. Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity: foraging behavior. Acta Botanica Sinica, 1996, 38(10): 828 ~ 835.
- [23] Zhang S M, Chen Y F, Yu F H, et al. Clonal growth and clonal morphology of *Potentilla reptans* var. *sericophylla* in forest understorey and gap. Acta Phytocologica Sinica, 2003, 27(4): 567 ~ 571.
- [24] Wang W, Tao J P, Li Z F, et al. Gap features of subalpine dark coniferous forest in Wolong Nature Reserve. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, 15(11): 1989 ~ 1993.
- [25] Taylor A H, Qin Z, Liu J. Tree regeneration in an *Abies faxoniana* forest after bamboo dieback, Wang Long Natural Reserve, China. Can. J. For. Res., 1995, 25: 2034 ~ 2039.
- [26] Veblen T T, Veblen A T, Schlegel F M. Understorey patterns in mixed evergreen-deciduous *Nothofagus* forests in Chile. J. Ecol., 1979, 67: 809 ~ 823.
- [27] Franklin J F, Maeda T, Oshumi T, et al. Subalpine coniferous forests of central Honshu, Japan. Ecol. Monographs, 1979, 49: 311 ~ 334.
- [28] Reid D G, Taylor A H, Hu J, et al. Environmental influences on *Bashania fangiana* bamboo growth and implications for giant panda conservation. J. Appl. Ecol., 1991, 28: 855 ~ 868.
- [29] Chen J S, Dong M, Yu D, et al. Clonal architecture and ramet population characteristics of *Lysimachia congestiflora* growing under different light conditions. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, 15(8): 1383 ~ 1388.
- [30] Ma W L, Zhong Z C. Morphological adaptability of clonal herb *Iris japonica* to changed light condition. Chinese Journal of Applied Ecology, 1998, 9(1): 23 ~ 26.
- [31] Noguchi M, Yoshida T. Factors influencing the distribution of two co-occurring dwarf bamboo species (*Sasa kurilensis* and *S. senanensis*) in a conifer-broadleaved mixed stand in northern Hokkaido. Ecol. Res., 2005, 20: 25 ~ 30.

参考文献:

- [9] 秦自生, 艾伦, 泰勒, 蔡绪慎. 卧龙大熊猫生态环境的竹子与森林动态演替. 北京: 中国林业出版社. 1993. 13, 30 ~ 57, 245 ~ 318, 343 ~ 375.
- [11] 王金锡, 马志贵. 大熊猫主食竹生态学研究. 成都: 四川科学技术出版社. 1993. 25 ~ 29, 62 ~ 87.
- [12] 宋利霞, 陶建平, 王微, 等. 卧龙亚高山暗针叶林不同林冠环境下华西箭竹分株种群结构特征. 生态学报, 2006, 26(3): 730 ~ 736.
- [22] 董鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长: 觅食行为. 植物学报, 1996, 38(10): 828 ~ 835.
- [23] 张淑敏, 陈玉福, 于飞海, 等. 林下和林窗内绢毛菊委陵菜的克隆生长和克隆形态. 植物生态学报, 2003, 27(4): 567 ~ 571.
- [24] 王微, 陶建平, 李宗峰, 等. 卧龙自然保护区亚高山暗针叶林林隙特征研究. 应用生态学报, 2004, 15(11): 1989 ~ 1993.
- [29] 陈劲松, 董鸣, 于丹, 等. 不同光照条件下聚花过路黄的克隆构型和分株种群特征. 应用生态学报, 2004, 15(8): 1383 ~ 1388.
- [30] 马万里, 钟章成. 克隆植物蝴蝶花在光梯度环境上的形态适应性研究. 应用生态学报, 1998, 9(1): 23 ~ 26.