DOI: 10.5846/stxb201710161859

黄慧敏,董蓉,钱凤,向运蓉,何丹妮,陈森,陶建平.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.生态学报,2018,38(19): - . Huang H M, Dong R, Qian F, Xiang Y R, He D N, Chen M, Tao J P.Response of clonal morphological plasticity of *Fargesia decurvata* to different forest canopy structures and light conditions. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(19): - .

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

黄慧敏,董 蓉,钱 凤,向运蓉,何丹妮,陈 淼,陶建平*

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,重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室,重庆 400715

摘要:在重庆金佛山国家自然保护内,选择了三种典型群落类型(落叶阔叶林、常绿落叶阔叶混交林和常绿阔叶林),使用 Hemiview 数字植物冠层分析系统量化群落冠层结构和光环境特征,并对林下紫耳箭竹(*Fargesia decurvata*)的形态可塑性特征 进行调查,分析冠层结构和光环境特征改变下紫耳箭竹形态可塑性的差异,并探讨它们之间的相互关系。结果表明:(1)随着 落叶阔叶林→常绿落叶阔叶混交林→常绿阔叶林演替的进行,群落的冠层开度降低,叶面积指数增加,平均叶倾角变小,趋于水 平化,冠层对光的截获能力提高,林下光照的强度降低(P<0.05)。(2)随着光照强度的降低,紫耳箭竹分株矮小化,叶片变窄, 生物量积累降低,但通过增大比茎长、叶面积率和比叶面积提高对光的利用效率,并增大分枝角度和比隔长有效适应弱光环境。 (3)在光照条件差的常绿阔叶林下,紫耳箭竹降低对地下茎的投资,将较多的生物量用于秆的增高增长和叶片的生长;而在光 照条件好的落叶阔叶林环境下,紫耳箭竹降低对枝、叶生物量的分配,则加大对地下茎的投资,可认为是克隆植物对水分资源所 表现的一种觅食行为。研究表明,紫耳箭竹种群随着冠层结构的改变发生了明显的可塑性变化,这些可塑性变化是种群对冠层 结构和光环境差异的适应性反应的结果,有利于增强种群对异质生境中光资源的获取和利用;群落内部可以通过调控冠层结构 的改变协调和控制小径竹种群的发展。

关键词:典型冠层结构;光环境;克隆植物;形态可塑性;紫耳箭竹

Response of clonal morphological plasticity of *Fargesia decurvata* to different forest canopy structures and light conditions

HUANG Huimin, DONG Rong, QIAN Feng, XIANG Yunrong, HE Danni, CHEN Miao, TAO Jianping*

Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region of Ministry of Education, Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region, School of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: Clonal morphological plasticity, closely related to the maintenance and regeneration of populations, is the ability for a plant to adapt to a changing environment. In a field experiment, the Hemiview digital canopy analysis system was used to measure the canopy structures (canopy openness, CO; leaf area index, LAI; mean leaf angle, MLA) and light conditions (direct solar radiation under canopy, Dir; diffuse solar radiation under canopy, Dif; Total solar radiation under canopy, Tot) in three typical forest types (deciduous broad-leaved forest, evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest, evergreen broad-leaved forest) in Jinfo Mountains National Nature Reserve, Chongqing. The clonal morphological plasticity of understory dwarf bamboo, *Fargesia decurvata*, was also measured. Moreover, the relationship between canopy structure and morphological plasticity of *F. decurvata* was discussed. The results showed that: (1) With the development of forest succession, the CO and MLA decreased, but LAI increased, resulting in the increase in light interception capability

收稿日期:2017-10-16; 网络出版日期:2018-00-00

基金项目:国家自然科学基金(31570612)

^{*} 通讯作者 Corresponding author. E-mail: taojianping@ 163.com

of forest canopy and the decrease in the light intensity under forest canopy (P<0.05). (2) Forest canopy condition had a significant effect on the morphological plasticity of F. decurvata ramets. With the decrease in light intensity, the culm height, basal diameter, leaf area, and biomass of F. decurvata ramets decreased. However, decreased light intensity can increase the specific culm length, leaf area ratio, and specific leaf area to improve the utilization efficiency of light and increase the branch angle of spacer and specific spacer length to adapt to low light environments. (3) Under the low light environment in an evergreen broad-leaved forest, F. decurvata reduced its investment in rhizome but allocated more biomass for culm and leaf growth. However, in the deciduous broad-leaved forest, F. decurvata reduced the allocation of branches and leaves and increased the investment in rhizome growth (spacer length and diameter), which can be considered as a foraging behavior to searching much more water resources. These results suggested that the morphological plasticity of F. decurvata underwent significant change in different forest canopies, which is the result of adaptive response to different forest canopy structures and light conditions and enhances the ability to acquire and utilize light resources in heterogeneous light environments. Moreover, the communities may be able to coordinate and control the development of dwarf bamboo by controlling the change of canopy structures and light conditions.

Key Words: typical forest canopy structure; light condition; clonal plant; morphological plasticity; Fargesia decurvata

形态可塑性是同一基因型的植物个体通过改变自身的形态而对环境变化做出相应变化的能力,是生物适应环境的一种方式,即形态可塑性是环境对基因型表达的一种修饰^[1]。由于自然环境中异质性是普遍存在,种群的维持与更新与其形态可塑性紧密相关^[2]。同时,在克隆植物中形态可塑性也是其适应异质性环境的重要途径。在不同资源水平下,克隆植物可以通过形态塑造来适应不同的资源水平^[3-5],主要表现为构件、资源吸收结构形态特征与生物量分配等变化^[6-7]。近些年有关克隆植物个体行为对环境的响应及其在生态系统中所起到的作用越来越受到人们的关注^[8],而其形态可塑性的适应性响应与物种入侵能力、物种进化和物种共存等方面又有着重要的关系^[9-10]。

小径竹类是多年生一次性开花结实的木本克隆植物,广泛分布于亚高山暗针叶林及亚热带山地阔叶林等 异质性强的生境中,为森林灌木层的优势种甚至单优种^[11]。已有研究表明,小径竹在光照强度相差甚远的林 外、林缘、林窗和林下等生境下均有分布^[6,12]。不同的林冠环境对小径竹的生长具有一定的影响,尤其是光环 境^[13-16]。小径竹可以通过改变分株数目、形态、生物量分配以及聚集强度和空间占据能力上,对林冠环境的 差异作出有效的响应^[17-19]。在林冠郁闭度大的环境中,小径竹分株表现出比叶面积、叶面积率,叶生物量分 配率增大的特征,有效适应弱光环境^[20-21]。但这些研究多集中在林隙、林窗和林缘等特殊冠层对小径竹生长 的影响^[12,22-23],关于典型群落类型的冠层结构(简称典型冠层结构)对林下小径竹生长影响的研究较少,也并 未量化典型群落冠层结构的特征及其所造成的光环境异质性对小径竹生长的影响。

森林冠层结构由复杂的叶、枝和树干在空间排列组成,是森林与外界环境相互作用最直接和最活跃的界面层^[24]。其中,冠层结构与林下光照时空分布的关系一直是森林生态学家研究的热点。当林冠层的结构发生改变时,林下光照条件会发生不同程度的改变^[25-26]。而光照又是植物能否生存和生长的关键,因此冠层结构与林下草本层(包括更新幼苗)和灌木层的物种丰富度、物种多样性有着密切的关系^[27]。目前关于群落冠层结构与林下植物的研究也多集中于此^[28-29],但在典型的群落冠层结构下,单一优势物种的生长状况如何?冠层结构及光环境发生改变时,植物如何适应性获取资源从而扩展生存?冠层结构与其适应性特征的关系又如何?这些问题目前尚未得到解答。

因此,本文拟通过对3种典型群落类型下广泛生长的克隆植物——紫耳箭竹(Fargesia decurvata)为研究 对象,比较不同冠层结构及光环境下,紫耳箭竹种群的形态特征、生物量积累和生物量分配特征的差异;探讨 群落的内部是否可以通过调控冠层结构及其光环境的改变,影响小径竹的适应性能力——形态可塑性,从而 可以达到协调和控制小径竹种群的发展。

1 研究地概况

金佛山国家自然保护区(28°46′—29°38′N,106°54′—107°27′E),位于重庆市南川区,属亚热带温润季风 气候,云雾多,日照少,雨量充沛,湿度大。山体主要由灰岩和石灰岩组成,属于典型的喀斯特地貌。山体上部 多年平均气温 8.5℃,年平均降雨量约为 1434.5 mm;山体下部平均气温 16.6℃,年平均降雨量约 1286.5 mm。 海拔约为 1400—2252 m,高程差大,植被类型丰富,主要森林类型为山地阔叶林(落叶阔叶林、常绿落叶阔叶 混交林、常绿阔叶林)。在本研究区域内,落叶阔叶林树种主要有雷公鹅耳枥(*Carpinus viminea*)、糙皮桦 (*Betula utilis*)、石灰花楸(*Sorbus folgneri*)、青榕槭(*Acer davidii*)等,常绿阔叶林树种主要有粗脉杜鹃 (*Rhododendron coeloneurum*)、金山杜鹃(*Rhododendron longipes var. chienianum*)、润楠(*Machilus pingii*)等,而这 些林下均广泛分布有紫耳箭竹^[30],为灌木层优势种。

2 材料与方法

2.1 研究材料

紫耳箭竹,箭竹属,短三角鞘系,多年生一次性开花结实的木本克隆植物^[31]。地下茎属复轴型,以游击型 或密集型的方式进行繁殖扩展。主要生长在海拔 1150—1610 m 的地方,在西南地区山地阔叶林内广泛分布, 是大熊猫主要采食的竹种之一^[16]。

2.2 研究方法

研究样地位于金佛山国家自然保护区的烂坝菁(29°01′N,107°09′E)。2016年11月,选择立地条件基本 一致的三种典型群落类型:落叶阔叶林、常绿落叶阔叶混交林(以下简称混交林)和常绿阔叶林(依次表示为 De,Ev+De,Ev)作为研究样地。每个林型面积不小于1hm²,间隔不小于50m。每个林型内分别设置20m× 20m 大样方3个,共计9个大样方。对于同一种林型3个重复样方的选择,在主要物种组成、林冠郁闭度及 海拔等特征尽可能保持一致。样地基本特征见表1。

2.2.1 紫耳箭竹分株种群指标测量

在各林型的每个大样方内随机设置 3 个 5 m×5 m 小样方,共计 27 个小样方,分别调查小样方内紫耳箭竹的分株数目、高度和盖度。随后,在每种林型下随机选择 10—15 个紫耳箭竹竹丛,挖取地下部分的竹鞭(由于条件的限制,无法挖取完整的基株),用水冲洗干净,记录每个竹丛中分株数目、地下茎分枝数、分枝角度、隔离者数量和笋芽数。然后从每个林型里所挖出的竹丛中随机选择一定数量的完整分株(落叶阔叶林、混交林、常绿阔叶林分别有 126 个、224 个、136 个分株),分为地上和地下部分进行测量。(1)地上部分:记录分株的株高、基径、秆节间数、秆节间长度、分枝数和叶片数,并分别采集每个分株上的所有叶片,压平带回实验室,测量叶面积(WinRHIZO Prov.2004c Root Analysis System, Canada));(2)地下部分:测量隔离者长度、隔离者 直径、隔离者节间数、隔离者节间长度、根长度、根粗细和根数量等。最后把每个分株分成秆、枝、叶、隔离者和 根这 5 部分,用剪刀剪下,分别装入信封内,编号,放入 60℃的烘箱 72 h 烘干至恒重,电子天平称量干重。 2.2.2 冠层结构和光环境指标测量

三个林型内,选择每个样方内紫耳箭竹种群调查的 5 m×5 m 小样方的中心作为冠层结构拍摄位点,共 27 个拍摄位点。使用 Hemiview 数字植物冠层分析系统(Canon EOS 50D 相机,Sigma EX DC 4.5 mm 鱼眼镜头) 获取冠层结构和光环境数据。拍摄选在晴朗或阴天的天气进行。拍摄前需要用三脚架对其进行固定,拍摄高度设为 1.5 m,保持镜头水平,指南针指向正北方向,每个位点拍摄 3—5 张照片。拍摄完毕后,每个位点选取 3 张,共 81 张照片,以 JPG 格式存储在内存卡中,用于后期分析。

2.3 数据处理

2.3.1 冠层结构和光环境特征

使用 Hemiview 仪器自带的分析系统对获得的照片进行分析,主要获得的参数包括:冠层开度(Canopy

openness,CO)、叶面积指数(Leaf area index,LAI)、平均叶倾角(Mean leaf angle,MLA)、林下直射光(Direct solar radiation under canopy,Dir)、散射光(Diffuse solar radiation under canopy,Dif)和总光照(Total solar radiation under canopy,Tot)等。

Table 1 Summary of the plots					
项目 Item	De	Ev+De	Ev		
经纬度 Location	29°01′18″ N 107°09′01″ E 29°01′1	8" N 107°09'05" E	29°01′18″ N 107°09′09″ E		
海拔 Altitude/m	1520.0	1529.0	1527.7		
坡度 Slope	25.4°	26.3°	35.7°		
坡向 Aspect	33.9° SE	75.4° SE	13.4° SW		
坡位 Slope position	中坡	中坡	下坡或中坡		
竹子密度 Bamboo density /(株/hm²)	133500	296700	58000		
林分密度 Stand density /(株/hm²)	12875	10050	6622		

表 1 样地基本特征 able 1 Summary of the plot

De:落叶阔叶林, Deciduous broad-leaved forest; Ev+De:常绿落叶阔叶混交林, Evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest; Ev:常绿阔叶林, Evergreen broad-leaved forest; SE:东南, South east; SW:西南, South west

2.3.2 紫耳箭竹分株种群性状特征

(1)形态性状:株高(Culm height,CH)、秆基径(Culm diameter,CD)、秆节间数(Internode number,IN)、秆 节间长度(Internode length,IL)、比茎长(Specific culm length,SCL)=茎长/茎生物量、分枝数(Number of branch,NB)、单叶面积(Single leaf area,ILA)、分株叶片数(Leaf number per ramet,LNR)、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、根长度(Root length, RL)、根粗细(Root diameter,RD)、根数量(Root number,RN)、隔离者长度(Spacer length,SL)、隔离者基径 (Spacer diamater,SD)、隔离者节间数(Spacer internode number,SIN)、隔离者节间长度(Spacer internode length,SIL)、比隔长(Specific spacer length,SSL)=隔离者长度/隔离者生物量、分枝角度(Branch angle of spacer,BA)、分枝强度(Branch intensity of spacer,BI)=母隔离者产生的子隔离者数量。

(2)生物量积累性状:秆生物量(Culm biomass,CM)、枝生物量(Branch biomass,BM)、叶生物量(Leaf biomass,LM)、隔离者生物量(Spacer biomass,SM)、根生物量(Root biomass,RM)、地上生物量(Above-ground biomass,AM))、地下生物量(Under-ground biomass,UM)、总生物量(Total ramet biomass,TM)。

(3)生物量分配性状:茎秆生物量百分率(Allocation percentage to culm, CP);枝生物量百分率(Allocation percentage to branch, BP);叶片生物量百分率(Allocation percentage to leaf, LP);地下茎生物量百分率(Allocation percentage to spacer, SP);根生物量百分率(Allocation percentage to root, RP)、地上生物量百分率(Allocation percentage to above-ground, AP)、地下生物量百分率(Allocation percentage to under-ground, UP)。

各个性状特征的可塑性指数(Plasticity index)参考 Valladares 等^[32]的方法计算求得:某指标的可塑性指数=(最大值—最小值)/最大值。

用 one-way ANOVA(*P* < 0.05)分析不同群落类型冠层结构和光环境特征的差异,比较不同冠层结构下紫 耳箭竹分株种群的形态特征、生物量积累特征以及生物量分配特征间的差异性,并作 LSD 多重比较;利用 Spearman 相关法,分析冠层结构特征和光环境的关系;并用相关回归法对紫耳箭竹性状特征与冠层结构和光 环境的关系进行分析,所有数据分析均用 SPSS 22.0 完成,并用 Origin 9.0 软件作图。

3 结果与分析

3.1 不同林型冠层结构和光环境特征

不同林型间的冠层结构和光环境特征存在差异(图1)。冠层开度、林下直射光、散射光和总光照的趋势 相同,均表现为:落叶阔叶林>混交林>常绿阔叶林,而叶面积指数则表现出与它们相反的趋势,且差异显著 积指数呈现显著的负相关(P<0.05)。





Fig.1 Comparison of canopy structure and light conditions in different forest types (Means ± SE)

Dif:林下散射光, Diffuse solar radiation under canopy; Dir:林下直射光, Direct solar radiation under canopy;图中不同字母表示差异显著

Table 2 Spearman correlation analysis of canopy structure and light condition						
参数 Parameter	CO	LAI	MLA	Dif	Dir	Tot
СО	1					
LAI	-0.983 **	1				
MLA	0.433 *	-0.520 *	1			
Dif	0.984 **	-0.990 **	0.496 *	1		
Dir	0.942 **	-0.939 **	0.571 **	0.947 **	1	
Tot	0.955 **	-0.952 **	0.538 *	0.961 **	0.994 **	1

表 2 冠层结构和光环境特征 Spearman 相关分析

CO:冠层开度, Canopy openness; LAI: 叶面积指数, Leaf area index; MLA:平均叶倾角, Mean leaf angle; Tot: 林下总光照, Total solar radiation under canopy; * P<0.05; ** P<0.01

3.2 紫耳箭竹分株种群的形态特征

不同林型下,紫耳箭竹分株种群的地上和地下形态特征均表现出显著差异(P<0.05)(表3)。地上形态中,紫耳箭竹的株高、基径、秆节间数、秆节间长度、分枝数、单叶面积、单叶生物量、分株叶片数在常绿阔叶林中均为最小,但比茎长、叶面积率、比叶面积却达到最大(P<0.05)。其中,基径、秆节间数、分枝数在落叶阔叶林中最大,而株高、秆节间长度、单叶面积在混交林中达最大(P<0.05)。地下形态中,紫耳箭竹分株种群的隔离者长

度、隔离者直径、隔离者节间数、隔离者节间长度、根粗细和根数量均随着落叶阔叶林→混交林→常绿阔叶林依次显著减小(P<0.05)。比隔长和分枝角度在常绿阔叶林中达到最大,但分枝强度、根长度却是最小。

形态特征 Morphological traits	De	Ev+De	Ev	F
株高 CH/cm	$68.897 \pm 1.691 \mathrm{b}$	82.911±1.368a	$44.724 \pm 1.090c$	185.855 **
基径 CD/mm	$4.503 \pm 0.085 a$	$4.042 \pm 0.050 \mathrm{b}$	$2.835{\pm}0.046{\rm c}$	175.262 **
秆节间数 IN	9.160±0.249a	$7.880{\pm}0.139\mathrm{b}$	$7.850{\pm}0.155{\rm b}$	15.758 **
秆节间长度 IL/cm	$8.252{\pm}0.542\mathrm{b}$	10.935±0.200a	$5.814 \pm 0.135c$	78.835 **
比茎长 SCL/(cm/g)	$20.403 \pm 1.057 \mathrm{b}$	$24.269 \pm 0.939 \mathrm{b}$	43.846±2.637a	56.504 **
分枝数 NB	$9.020 \pm 0.638a$	$6.680{\pm}0.280\mathrm{b}$	$3.760{\pm}0.239{\rm c}$	38.844 **
叶面积率 LAR/(cm ² /g)	$26.805 \pm 1.565 c$	$33.009 \pm 1.068 \mathrm{b}$	39.317±1.954a	14.943 **
比叶面积 SLA/(cm ² /mg)	$0.308 \pm 0.013 \mathrm{b}$	$0.262 \pm 0.003 c$	0.392±0.020a	31.937 **
单叶面积 ILA/cm ²	$9.668{\pm}0.360{\rm b}$	11.158±0.245a	$8.693{\pm}0.304{\rm c}$	19.470 **
分株叶片数 LNR	26.130±2.057a	25.770±1.317a	$10.630{\pm}0.831\mathrm{b}$	33.270 **
根长度 RL/cm	10.843±0.514a	11.051±0.320a	$9.106{\pm}0.349\mathrm{b}$	7.267 **
根粗细 RD/mm	$1.571 \pm 0.050a$	$1.325{\pm}0.051\mathrm{b}$	$0.868 \pm 0.027 c$	44.932 **
根数量 RN	11.520±0.501a	$8.540{\pm}0.290\mathrm{b}$	$6.690 \pm 0.255 c$	39.995 **
隔离者长度 SL/cm	21.858±0.991a	$18.333 \pm 0.543 \mathrm{b}$	$6.928{\pm}0.577\mathrm{c}$	111.342 **
隔离者基径 SD/mm	3.371±0.059a	$3.072{\pm}0.039\mathrm{b}$	$2.193 \pm 0.031 c$	168.868 **
隔离者节间数 SIN	28.492±1.031a	25.629 ± 0.533 b	$16.529{\pm}0.936\mathrm{c}$	54.993 **
隔离者节间长度 SIL/cm	$0.747 \pm 0.025 a$	$0.691{\pm}0.012\mathrm{b}$	$0.361 \pm 0.012c$	146.485 **
比隔长 SSL/(cm/g)	$27.191 \pm 1.144 b$	$27.474 \pm 0.772 b$	40.799±1.160a	56.806 **
分枝角度 BA/(°)	$52.430{\pm}3.534\mathrm{b}$	$47.890{\pm}1.838\mathrm{b}$	73.170±4.362a	19.392 **
分枝强度 BI	19.498±1.830a	17.254±1.051a	$7.420 \pm 0.755 \mathrm{b}$	28.303 **

表 3 不同林型下紫耳箭竹分株种群的形态特征(平均值±SE)

Table 3 The morphological traits of *F. decurvata* ramets under different forest types (Means±SE)

CH:株高,Culm height;CD:基径,Culm diameter;IN:秆节间数,Internode number;IL:秆节间长度,Internode length;SCL:比茎长,Specific culm length;NB:分枝数,Number of branch;LAR:叶面积率,Leaf area ratio;SLA:比叶面积,Specific leaf area;ILA:单叶面积,Single leaf area;LNR:分株叶 片数,Leaf number per ramet;RL:根长度,Root length;RD:根粗细,Root diameter;RN:根数量,Root number;SL:隔离者长度,Spacer length;SD:隔离 者基径,Spacer diamater;SIN:隔离者节间数,Spacer internode number;SIL:隔离者节间长度,Spacer internode length;SSL:比隔长,Specific spacer length;BA:分枝角度,Branch angle of spacer;BI;分枝强度,Branch intensity of spacer;同行不同字母表示差异显著; * P<0.05; ** P<0.01

3.3 紫耳箭竹分株种群的生物量积累和生物量分配特征

不同冠层结构及其光环境对紫耳箭竹分株种群的生物量积累和生物量分配特征均影响显著(P<0.05) (图 2)。常绿阔叶林下,紫耳箭竹分株种群各构件生物量(秆,枝,叶,隔离者,根)、地上生物量和总生物量均 显著低于其它两个林型(P<0.05);而在落叶阔叶林和混交林中,紫耳箭竹分株种群的秆生物量、隔离者生物 量、根生物量、地上生物量和总生物量无显著差异(P>0.05),但枝和叶生物量表现为:混交林>落叶阔叶林 (P<0.05)(图 2A)。

生物量分配特征中(图 2B),不同林型下的紫耳箭竹秆生物量占的比例均为最大,超过 50%,根生物量占 的比例均为最小。在落叶阔叶林中,紫耳箭竹种群分配较多的生物量用于隔离者的生长,而减少对枝、叶生物 量的分配(P<0.05);混交林中,紫耳箭竹分配较多的生物量用于枝的侧向生长(P<0.05);常绿阔叶林中,紫耳 箭竹则分配较多的生物量用于秆和根系的生长,而降低对枝、隔离者生物量的分配(P<0.05)。从总体分配情 况来看,混交林下生长的紫耳箭竹种群将较多的生物量用于地上部分的生长;相反,落叶阔叶林下的则将较多 的生物量用于地下部分的生长(P<0.05),但其与常绿阔叶林中的无显著差异(P>0.05)。

3.4 紫耳箭竹分株种群性状特征的可塑性指数

为了比较紫耳箭竹分株种群的各性状特征对冠层结构改变敏感度的差异,对其各性状特征的可塑性指数进行了排序(图3)。结果表明,紫耳箭竹可塑性指数最大的性状为枝干重 BM(0.816),可塑性指数最小的性状为地上生物量百分率 AP(0.034)。紫耳箭竹的生物量累积特征可塑性指数平均值、形态特征可塑性指数平均值、生物量分配特征可塑性指数平均值分别为 0.816,0.683,0.419,也就是说紫耳箭竹以其生物量累积特征



图 2 不同林型下紫耳箭分株生物量积累(A)和生物量分配(B)特征(平均值±SE)

Fig.2 The biomass and biomass allocation of F. decurvata ramets under different forest types (Means \pm SE)

CM:秆生物量,Culm biomass;BM:枝生物量,Branch biomass;LM:叶生物量,Leaf biomass;SM:隔离者生物量,Spacer biomass;RM:根生物量, Root biomass;AM:地上生物量,Above-ground biomass;TM:总生物量,Total ramet biomass;CP:秆生物量百分率,Allocation percentage to culm; BP:枝生物量百分率,Allocation percentage to branch;LP:叶片生物量百分率,Allocation percentage to leaf;SP:隔离者生物量百分率,Allocation percentage to spacer;RP:根生物量百分率,Allocation percentage to root;AP:地上生物量百分率,Allocation percentage to above-ground;图中同一 性状不同字母表示差异显著

对冠层结构改变的敏感度最大,形态特征次之,生物量分配特征的敏感度最差。

3.5 紫耳箭竹性状特征与冠层结构和光环境特征的关系

冠层结构和光环境特征对紫耳箭竹性状特征有显著的影响(P<0.05)(表4)。紫耳箭竹种群的分株密度、株高和盖度随着冠层开度、叶面积指数和林下总光照的增加而呈现出先增加,后降低的趋势;但随着平均叶倾角的增加,呈现出先降低,后增加的趋势,并且均在混交林中达到最大值。

表 4 紫耳箭竹性状特征与冠层结构和光环境特征的关系

Table 4 Relationship between clonal traits of F. decurvata and the canopy structure characteristics					
项目 Item	拟合方程 Equation	相关系数 Correlation coefficient (r)	项目 Item	拟合方程 Equation	相关系数 Correlation coefficient (r)
CO-RD	$Y = 16.176x - 0.299x^2 + 0.002x^3 - 248.510$	0.830 **	LAI-RD	$Y = -12.416x + 124.967x^2 - 97.071x^3 + 11.538$	0.799 **
CO-CH	$Y = 0.146x - 0.003x^2 - 1.140x^3 - 1.833$	0.674 **	LAI-CH	$Y = -0.825x + 1.945x^2 - 1.266x^3 + 0.971$	0.675 *
CO-CR	$Y = 28.640x - 0.526x^2 + 0.003x^3 - 447.290$	0.809 **	LAI-CR	$Y = -18.474x + 207.859x^2 - 165.602x^3 + 19.280$	0.779 **
Tot-RD	$Y = 0.126x - 11.640x^2 - 6.103x^3 - 211.193$	0.722 **	MLA-RD	$Y = -1.731x + 0.030x^2 + 40.457$	0.652 *
Tot-CH	$Y = 0.002x - 15.181x^2 - 6.605x^3 - 2.502$	0.652 *	MLA-CH	$Y = -0.008x - 23.260x^2 - 0.874x^3 + 0.974$	0.704 **
Tot-CR	$Y = 0.242x - 15.907x^2 - 3.352x^3 - 411.277$	0.730 **	MLA-CR	$Y = -2.653x + 0.041x^2 + 66.656$	0.629 *

CO:冠层开度, Canopy openness; LAI:叶面积指数, Leaf area index; MLA:平均叶倾角, Mean leaf angle; Tot:林下总光照, Total solar radiation

under canopy; RD: 分株密度, Ramet density; CH: 株高, Culm height; CR: 盖度, Coverage; * P<0.05; ** P<0.01

http://www.ecologica.cn



4 结论与讨论

通过比较分析金佛山3种典型群落类型的冠层结构特征可知,随着落叶阔叶林→常绿落叶阔叶混交林→ 常绿阔叶林演替的进行,群落的冠层结构发生了改变,即群落的冠层开度降低,叶片覆盖率增加,叶倾角变小, 趋于水平化,使得冠层对光的截获能力提高,阳光透过冠层到达下方的辐射量越少,透光率减小(图1),而林 下光资源是克隆植物发生形态可塑性变化的重要诱因[33]。在异质性强的生境内,克隆植物能够通过调节形 态特征、生物量积累特征和生物量分配特征来适应不同的光照水平,进而达到在不同生境中扩展生存的目的。 结果表明,紫耳箭竹种群形态特征的可塑性指数较大,对光环境改变敏感(图3)。表现为在光照水平低的常 绿阔叶林中,紫耳箭竹的株高、基径、节间数、节间长度、分枝数、单叶面积、隔离者特征(隔离者长度、直径、节 间长度)和根特征(根粗细和数量)均达到最小值(表3)。当土壤水分充足时,林内光照强度的降低会导致分 株光合产物(总生物量)积累下降,从而限制植株的高生长^[16,34-35],而地下茎能够对资源性质和资源量做出反 应,将较多的分株选择性地集中在地下资源相对丰富的小生境内[36],所以地下茎短小;根系则对丰富的地下 资源水平也没表现出较强的觅食行为[37-38]。但是在该低光环境下,紫耳箭竹的比叶面积、叶面积率显著增 大,从而提高分株的光能利用效率;比茎长也显著增大,说明单位生物量的茎杆在低光环境中有长得更长的趋 势;而分枝角度和比隔长也显著大于其它两个林型,则有利于分株在郁闭林冠下的分散生长,是克隆植物为适 应不同光环境而发生的可塑性变化^[39-41],这与亚高山暗针叶林林窗环境中华西箭竹(Fargesia nitida)的研究 结果相似[17-19,23]。在光照条件最好的落叶阔叶林中,紫耳箭竹种群产生了长而粗的地下茎,使得分株较为分 散,更有效地对土壤水分觅食,以便搜索并且获取必须的资源,这是它克隆生长的一种适应策略[42],并且通过 增大根的吸收面积和数量,以能够提高对水的吸收效率,适应生存^[37-38]。而分枝强度随光资源水平的上升而 增加,表明克隆植物利用资源的能力以及产生无性分株的能力增强^[43]。但是紫耳箭竹种群的株高、秆节间长 度、单叶叶面积并非在该林型内最大,而是在混交林内。相关回归分析的结果也表明,冠层结构和光环境显著 影响着紫耳箭竹的性状特征。紫耳箭竹的分株密度、株高和盖度也是在混交林中达到最大值(表4)。已有研 究表明光照强度的增加会快土壤水分散失,造成水资源贫乏,因此植物把更多的生物量分配到地下部分,把分 株放置在较远的地方,通过隔离者的运输来实现资源共享^[16],同时减少地上部分的生长,从而利于对水分资 源的获取^[44-45],可认为紫耳箭竹对变化的光环境可能存在行为表现和生存策略的差异^[46]。

植物的生物量分配格局是适应环境的一种生存策略^[47],又反应了环境中可利用资源水平的变化^[48]。在 不同的环境条件下,植物总是对生长、繁殖和维持等功能同进行资源分配的权衡(trade-off),使其各功能分配 达到最佳状态^[49]。因此,生物量分配格局可塑性具有重要的生态适应意义^[50]。本研究中,紫耳箭竹生物量 积累特征的可塑性指数最大,敏感度最强。在光照水平最差的林型中,紫耳箭竹分株积累的生物量最少(图 2A),主要是由于林分冠层郁闭大,透过冠层进入林内的光照相应减少,叶片进行光合作用的能力减弱,但其 仍然要消耗部分养分,故造成单个克隆的生物量减小^[51]。生物量分配特征的可塑性指数虽然最小,但仍对光 环境的改变有重要的指示作用。因此,在该光照水平差的林冠环境下,紫耳箭竹通过加大对光合构件——叶, 以及支持构件——秆的生物量的投资,以期提高对光资源的获取能力,并减少对地下茎生物量的分配(图 2B),从而导致低光环境下产生的无性系分株减少,繁殖能力降低^[44]。随着常绿阔叶林→常绿落叶阔叶混交 林→落叶阔叶林下光照强度的增加,紫耳箭竹对隔离者生物量的投资呈现增大的趋势。表明当光照充足而地 下资源水平低时,能量主要投资于资源吸收结构,以便提高资源的吸收^[44-45],这与前面的研究一致。Liu等对 斑苦竹(*Pleioblastus maculata*)研究也表明,随林冠光照强度的增大,无性系投入较多的资源于地下部分无性 系的生长和根部的构建^[42, 52]。但本研究中紫耳箭竹对根生物量的投资表现出相反的趋势,在常绿阔叶林下 对根系的投资比例反而最大。这种差异表明不同物种的反应不完全一致,克隆植物的觅食行为和生态适应是 多样的^[43]。

综上所述,紫耳箭竹对变化的冠层结构和光环境的表现出较为敏感的形态可塑性。在光照条件好的环境 中,紫耳箭竹生长良好,降低对枝、叶投资,将较多的生物量用于产生长而粗的地下茎,利于对空间资源的获取 以及无性系分株的产生;光照条件差时,分株变得矮小,叶片变窄,分枝变少,根系少而短,隔离者短而小,分枝 强度降低,繁殖能力降低,但通过增加叶面积率、比叶面积、比茎长、比隔长和分枝角度在郁闭的环境下适应生 存。由此可知,群落的内部可以通过调控冠层结构及其光环境的改变,影响小径竹的形态可塑性,从而可以达 到协调和控制小径竹种群的发展。

参考文献(References):

- [1] De Kroon H, Huber H, Stuefer J F, Van Groenendael J M. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. New Phytologist, 2005, 166(1): 73-82.
- [2] Bergamini A, Peintinger M. Effects of light and nitrogen on morphological plasticity of the moss Calliergonella cuspidata. Oikos, 2002, 96(2): 355-363.
- [3] 董文渊,黄宝龙,谢泽轩,谢周华,刘厚源.不同水分条件下筇竹无性系的生态适应性研究.南京林业大学学报:自然科学版,2002,26 (6):21-24.
- [4] 董鸣. 克隆植物生态学. 北京: 科学出版社, 2011: 51-54.
- [5] 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. 生态学报, 2000, 20(2): 207-211.
- [6] 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. 生态学报, 2006, 26(12): 4019-4026.
- [7] 施建敏,叶学华,陈伏生,杨清培,黎祖尧,方楷,杨光耀.竹类植物对异质生境的适应——表型可塑性.生态学报,2014,34(20): 5687-5695.
- [8] 王炜,梁存柱,刘钟龄,郝敦元.草原群落退化与恢复演替中的植物个体行为分析.植物生态学报,2000,24(3):268-274.
- [9] Martina J P, Ende C N V. Increased spatial dominance in high nitrogen, saturated soil due to clonal architecture plasticity of the invasive wetland

plant, Phalaris arundinacea. Plant Ecology, 2013, 214(12): 1443-1453.

- [10] Agrawal A A. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. Science, 2001, 294(5541): 321-326.
- [11] 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(1/3): 347-360.
- [12] Saitoh T, Seiwa K, Nishiwaki A. Importance of physiological integration of dwarf bamboo to persistence in forest understorey: a field experiment. Journal of Ecology, 2002, 90(1): 78-85.
- [13] Wang Y J, Tao J P, Zhong Z C. Factors influencing the distribution and growth of dwarf bamboo, *Fargesia nitida*, in a subalpine forest in Wolong Nature Reserve, southwest China. Ecological Research, 2009, 24(5): 1013-1021.
- [14] Hirobe M, Miyamoto S, Sakamoto K, Kondo J, Otoda T, Akaji Y, Yamanaka N. The spatial distributions of understory trees in relation to dwarf bamboo cover in a cool-temperate deciduous broadleaf forest in Japan. Journal of Forest Research, 2015, 20(3): 357-362.
- [15] 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.
- [16] Lin C G, Cai A M, Li Z, Yan R, Xu L, Zhang P, Wang Y J. Effects of canopy condition and ramet class on clonal plasticity of dwarf bamboo, *Fargesia decurvata*, in an evergreen broadleaved forest in the Jinfo mountains, China. The Journal of Animal & Plant Sciences, 2017, 27(1): 259-267.
- [17] 宋利霞,陶建平,王微,席一,王永健,冉春燕.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.
- [18] Li Q Y, Zhang Z W, Tao J P, Liu J H, Yong X H, Meng X F, Li Z, Wang Y J. Effect of elevation and canopy condition on morphological traits and leaf fluctuating asymmetry of a bamboo, *Chimonobambusa utilis* in Jinfo Mountain Nature Reserve, Southwest China. Sains Malaysiana, 2014, 43(8): 1119-1125.
- [19] 宋利霞,陶建平,冉春燕,余小红,王永健,李媛. 卧龙亚高山暗针叶林不同林冠环境下华西箭竹的克隆生长. 植物生态学报, 2007, 31 (4): 637-644.
- [20] Suzaki T, Kume A, Ino Y. Effects of slope and canopy trees on light conditions and biomass of dwarf bamboo under a coppice canopy. Journal of Forest Research, 2005, 10(2): 151-156.
- [21] Yang S J, Sun M, Zhang Y J, Cochard H, Cao K F. Strong leaf morphological, anatomical, and physiological responses of a subtropical woody bamboo (*Sinarundinaria nitida*) to contrasting light environments. Plant Ecology, 2014, 215(1): 97-109.
- [22] 解蕊,李俊清.亚高山针叶林冠下缺苞箭竹的克隆生长.东北林业大学学报,2009,37(8):22-25.
- [23] 杨宁,陈璟,杨满元,郭锐,赵林峰,林仲桂,陈志阳.贵州雷公山秃杉林不同林冠环境下箭竹分株种群结构特征.西北植物学报,2013, 33(11):2326-2331.
- [24] Hardiman B S, Bohrer G, Gough C M, Vogel C S, Curtis P S. The role of canopy structural complexity in wood net primary production of a maturing northern deciduous forest. Ecology, 2011, 92(9): 1818-1827.
- [25] Yamada T, Yoshioka A, Hashim M, Liang N S, Okuda T. Spatial and temporal variations in the light environment in a primary and selectively logged forest long after logging in Peninsular Malaysia. Trees, 2014, 28(5): 1355-1365.
- [26] 区余端,苏志尧.粤北山地常绿阔叶林自然干扰后冠层结构与林下光照动态.生态学报,2012,32(18):5637-5645.
- [27] Peterson D W, Reich P B. Fire frequency and tree canopy structure influence plant species diversity in a forest-grassland ecotone. Plant Ecology, 2008, 194(1): 5-16.
- [28] Wulf M, Naaf T. Herb layer response to broadleaf tree species with different leaf litter quality and canopy structure in temperate forests. Journal of Vegetation Science, 2009, 20(3): 517-526.
- [29] Ishii H T, Tanabe S I, Hiura T. Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. Forest Science, 2004, 50(3): 342-355.
- [30] Qian F, Zhang T D, Guo Q X, Tao J P. Dense understory dwarf bamboo alters the retention of canopy tree seeds. Acta Oecologica, 2016, 73: 38-44.
- [31] 《四川植物志》编辑委员会. 四川植物志. 成都: 四川科学技术出版社, 2012.
- [32] Valladares F, Wright S J, Lasso E, Kitajima K, Pearcy R W. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. Ecology, 2000, 81(7): 1925-1936.
- [33] 陈劲松,董鸣,于丹,刘庆.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.
- [34] 何维明,钟章成.攀援植物绞股蓝幼苗对光照强度的形态和生长反应.植物生态学报,2000,24(3):375-378.
- [35] Wang W, Franklin S B, Ren Y, Ouellette J R. Growth of bamboo Fargesia qinlingensis and regeneration of trees in a mixed hardwood-conifer forest in the Qinling Mountains, China. Forest Ecology and Management, 2006, 234(1/3): 107-115.

- 11
- [36] 朱志红,刘建秀,王孝安. 克隆植物的表型可塑性与等级选择. 植物生态学报, 2007, 31(4): 588-598.
- [37] Keser L H, Dawson W, Song Y B, Yu F H, Fischer M, Dong M, Van Kleunen M. Invasive clonal plant species have a greater root-foraging plasticity than non-invasive ones. Oecologia, 2014, 174(3): 1055-1064.
- [38] Roiloa S R, Hutchings M J. The effects of rooting frequency and position of rooted ramets on plasticity and yield in a clonal species: an experimental study with *Glechoma hederacea*. Ecological Research, 2012, 27(1): 145-152.
- [39] 汤俊兵,肖燕,安树青.根茎克隆植物生态学研究进展.生态学报,2010,30(11):3028-3036.
- [40] 王微, 陶建平, 宋利霞, 冉春燕. 竹类植物种群生态学研究进展与展望. 广西植物, 2006, 26(4): 412-417.
- [41] Chu Y, Yu F H, Dong M. Clonal plasticity in response to reciprocal patchiness of light and nutrients in the stoloniferous herb *Glechoma longituba* L. Journal of Integrative Plant Biology, 2006, 48(4): 400-408.
- [42] Liu Q, Li Y X, Zhong Z C. Effects of moisture availability on clonal growth in bamboo Pleioblastus maculata. Plant Ecology, 2004, 173(1): 107-113.
- [43] 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.
- [44] Yue C L, Chang J, Wang K H, Zhu Y M. Response of clonal growth in *Phyllostachys praecox* f. prevernalis to changing light intensity. Australian Journal of Botany, 2004, 52(2): 171-174.
- [45] Yue C L, Wang K H, Zhu Y M. Morphological plasticity of clonal plant *Phyllostachys praecox* f. prevernalis (Poaceae) in response to nitrogen availability. Annales Botanici Fennici, 2005, 42(2): 123-127.
- [46] Roiloa S R, Retuerto R. Responses of the clonal *Fragaria vesca* to microtopographic heterogeneity under different water and light conditions. Environmental and Experimental Botany, 2007, 61(1): 1-9.
- [47] Cheplick G P, Gutierrez C M. Clonal growth and storage in relation to competition in genets of the rhizomatous perennial Amphibromus scabrivalvis. Canadian Journal of botany, 2000, 78(4): 537-546.
- [48] Roiloa S R, Retuerto R. Small-scale heterogeneity in soil quality influences photosynthetic efficiency and habitat selection in a clonal plant. Annals of Botany, 2006, 98(5): 1043-1052.
- [49] Geng Y P, Pan X Y, Xu C Y, Zhang W J, Li B, Chen J K. Plasticity and ontogenetic drift of biomass allocation in response to above- and belowground resource availabilities in perennial herbs: a case study of *Alternanthera philoxeroides*. Ecological Research, 2007, 22(2): 255-260.
- [50] Hutchings M J. Resource allocation patterns in clonal herbs and their consequences for growth//Bazzaz F A, Grace J, eds. Plant Resource Allocation. New York: Academic Press, 1997: 161-186.
- [51] 刘济明. 贵州喀斯特地区小蓬竹生态特性研究 [D]. 北京:北京林业大学, 2010.
- [52] De Kroon H, Schieving F. Resource allocation patterns as a function of clonal morphology: a general model applied to a foraging clonal plant. Journal of Ecology, 1991, 79(2): 519-530.