

DOI: 10.5846/stxb202103290815

吴义远,董文渊,浦婵,谢泽轩,钟欢,李吉,张炜. 箬竹构件生物量积累分配特征及其与土壤物理性质的关系. 生态学报, 2022, 42(9): 3516-3524.

Wu Y Y, Dong W Y, Pu C, Xie Z X, Zhong H, Li J, Zhang W. Biomass of accumulation and allocation characteristics of *Qiongzhusua tumidinoda* components and its relationship with soil physical properties. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(9): 3516-3524.

箬竹构件生物量积累分配特征及其与土壤物理性质的关系

吴义远^{1,2}, 董文渊^{2,*}, 浦 婵³, 谢泽轩³, 钟 欢², 李 吉⁴, 张 炜⁴

1 南京林业大学林学院, 南京 210037

2 西南林业大学箬竹研究院, 昆明 650224

3 大关县林业和草原局, 昭通 657400

4 西南林业大学林学院, 昆明 650224

摘要:以大关县 3 种土层深度 0—40 cm、0—80 cm 和 0—120 cm 的天然箬竹林为研究对象,在个体水平上研究了竹子构件生物量分配特征及其与土壤物理性质的相关关系,以期对箬竹林适宜立地条件选择、适地适竹及定向培育提供的理论指导。结果表明:(1)同一土层深度,土壤含水量、最大持水量、毛管持水量、毛管孔隙度和总孔隙度均呈现出随土层增加而增加的趋势,而土壤容重和非毛管孔隙度则呈现出随土层增加而减少的趋势,且薄土层和厚土层各土壤物理因子差异显著($P<0.05$)。(2)随着土层厚度的增加,箬竹总生物量以及构件秆、枝、叶、莖、鞭和根生物量表现出增加的趋势,且不同土层厚度差异显著($P<0.05$)。(3)随着土层厚度的增加,箬竹构件枝、叶、莖、鞭、根生物量分配相应增加,秆生物量分配则相应减少,但各处理间差异并不显著($P>0.05$)。(4)土壤物理因子对箬竹构件生物量分配有着显著影响($P<0.05$),单一土壤物理因子对箬竹构件生物量分配特征的重要性大小排序为土壤含水量>总孔隙度>最大持水量>容重>毛管孔隙度>毛管持水量>非毛管孔隙度。结论:土壤物理因子沿土层厚度的变化对箬竹构件生物量分配产生了重要影响,在土壤物理性质较差的生境中,箬竹会优先将生物量分配给秆,并通过减少叶生物量来响应水分缺失的不利环境,这对箬竹林立地条件选择有指导意义,即箬竹宜选择较深厚土层经营,以促进生物量积累和种群生长。

关键词:箬竹;构件;生物量分配;土壤物理性质;冗余分析

Biomass of accumulation and allocation characteristics of *Qiongzhusua tumidinoda* components and its relationship with soil physical properties

WU Yiyuan^{1,2}, DONG Wenyuan^{2,*}, PU Chan³, XIE Zexuan³, ZHONG Huan², LI Ji⁴, ZHANG Wei⁴

1 College of forestry, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

2 Institute of Qiong Bamboo, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

3 Dagan County Forestry and Grassland Bureau, Zhaotong 657400, China

4 College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

Abstract: The depth of three types of soil layers (0—40 cm, 0—80 cm, and 0—120 cm) in Dagan County, Yunnan Province were chosen as the research object to analyze the biomass allocation characteristics of *Q. tumidinoda* components at the individual level and their relationship with soil physical properties. This study provided a theoretical guidance for the selection of suitable site conditions, the suitable sites of bamboo and directional cultivation. The results showed that: (1) at

基金项目:国家林业公益性行业科研专项(201204103);中央财政林业科技推广示范资金项目(【2018】TG14 号);中央财政林业科技推广示范资金项目(【2019】TG14 号);江苏省研究生科研创新计划(NO.KYCX21-0925)

收稿日期:2021-03-29; 网络出版日期:2022-01-06

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wydong6839@ sina.com

the same soil depth, soil water content, maximum water holding capacity, capillary water holding capacity, capillary porosity and total porosity increased with the increasing of soil layer, while soil bulk density and non-capillary porosity decreased with the increasing of soil layer. There were significant differences in soil physical factors between thin and thick soil layers ($P < 0.05$). (2) With the increasing of soil layer thickness, the total biomass and biomass of culm, branch, leaf, stump, rhizome and root of *Q. tumidinoda* presented increasing trends, and there was significant difference among the thickness of different soil layers ($P < 0.05$). (3) With the increasing of soil thickness, the biomass allocation of branch, leave, stump, rhizome and root increased, while the biomass allocation of culms decreased, but there was no significant difference among the treatments ($P > 0.05$). (4) Soil physical factors had significant effects on biomass allocation of *Q. tumidinoda* components ($P < 0.05$). The order of importance of single soil physical factor to biomass allocation characteristics of *Q. tumidinoda* components was soil water content > total porosity > maximum water holding capacity > bulk density > capillary porosity > capillary water holding capacity > non capillary porosity. In conclusion, the changes of soil physical factors along the soil thickness had an important influence on the biomass distribution of *Q. tumidinoda* components. In the environment with poor soil physical properties, *Q. tumidinoda* would preferentially allocate the biomass to the culm and reduce the leaf biomass to respond to the adverse environment of water loss. This was of guiding significance to the selection of site conditions of *Q. tumidinoda* forest, that was, *Phyllostachys pubescens* should choose deeper soil layer for management, so as to promote biomass accumulation and population growth.

Key Words: *Qiongzhusua tumidinoda*; component; biomass allocation; soil physical properties; Redundancy analysis

生物量是体现植物种群在生态系统中生长状况的重要指标^[1-2],生活在异质性生境的植物会产生不同程度的生物量积累和分配特征,具体表现为构件生物量分配的“可塑性”,其决定了植物对异质性资源的获取能力^[3-5]。即植物在生长发育的过程中会权衡分配资源给秆、枝、叶等构件,通过不断优化其生物量分配格局来适应环境^[6-7]。作为重要的环境因素之一,土壤物理性质的改变势必会造成植物生物量积累和分配的差异^[8-9]。然而,这些研究多集中于土壤水分与植物生物量积累、分配的关系的研究^[10-11]。例如,研究表明当土壤水分受限时,植物生物量积累会减小,在构件水平上表现为植物会增加吸收器官根的生物量分配,减少叶生物量分配,而茎等支持器官的生物量则无明显变化^[12-13]。而其他土壤物理性质如容重、毛管孔隙度、土壤持水量等与植物生物量积累、分配的关系的研究较少,且多集中于植物地上、地下生物量分配格局的或某个构件生物量积累的研究,而并没有具体到每个构件的生物量分配的研究^[14-15]。因此,需要全面研究土壤物理性质与植物生物量积累、分配的联系。

克隆植物因存在双构性而具有更高水平的生物量分配的“可塑性”^[16]。而竹子作为典型的克隆植物,其生物量分配格局不仅是遗传控制的结果,也是对环境长期作用的响应,反映了竹子对环境的进化的调节适应能力^[17-18]。土壤作为竹子生长的基质,其理化性质与竹子的生长发育密切相关^[19]。目前,竹类植物生物量积累、分配与土壤物理性质关系的研究主要集中于土壤水分对竹子生物量积累、分配的研究^[20-21],如 Liu^[22]等研究发现,在土壤水分不利的条件下,斑苦竹(*Pleiolobatus maculatus*)会增大地下生物量的分配,产生更多的子代分株,从而克服不利条件。针对土壤容重、孔隙度等其他物理性质对竹类植物分配格局的影响的研究较少且不够全面,只是集中在某些土壤物理性质对竹子特定构件的生物量积累的影响^[23-25],然而土壤具有复杂的不均一性和空间变异性,且不同的竹种及构件生物量的分配格局与土壤物理性质的关系有所差异^[26-28]。因此,关于竹子生物量分配策略与土壤物理性质的关系,仍需进一步的探究。

箬竹(*Qiongzhusua tumidinoda*)为禾本科(Gramineae)箬竹属(*Qiongzhusua*)植物,是国家三级保护珍稀竹种之一,为地下茎复轴混生小型竹种^[29]。箬竹竹秆秆环极度隆起,是制作手杖、竹工艺品、圆竹家具和庭园绿化的佳品^[30],箬竹竹笋味甘鲜嫩,营养丰富,笋干、盐渍笋等长期畅销日本及港澳台地区,是云南省传统的出口创汇大宗商品^[31]。近年来,随着箬竹笋、材市场价格的大幅度上升,天然箬竹林的无序掠夺式的经营模式,使

得箬竹种群加速退化^[32]。因此,开展箬竹生物学生态学研究具有重要意义。目前,天然箬竹林生物量分配及其与土壤物理性质的关系的研究尚未见报道,已有研究多集中于箬竹种群生物量特征^[33],箬竹分株生物量^[34]、形态^[35]、竹秆解剖特征^[36]对土壤水分和养分的响应,而关于箬竹林的土壤容重、孔隙度等其他土壤物理性质的研究还鲜有报道。有鉴于此,以云南省大关县 3 种土层厚度的天然箬竹林为研究对象,试图解决以下几个问题:(1)土壤物理性质变化规律;(2)箬竹生物物理积累分配特征及其与土壤物理性质关系;(3)影响箬竹生物量积累的关键因子。通过这三个问题的阐释旨在为箬竹林适宜立地条件选择、适地适竹及定向培育提供的理论指导。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地位于云南省大关县木杆镇银吉村徐家湾(28°06′40″—28°06′66″N, 103°58′02″—103°59′55″E),海拔 1310—1340 m,气候条件为中温带大陆性气候,年平均温度 10.5 ℃,最高温度 29 ℃,最低温度 -10 ℃,年平均降水量 1200 mm,年平均蒸发量 1076 mm,相对湿度 85%。土壤呈酸性,pH 为 4.3(Mean±SD;0—30 cm),以黄壤土为主,成土母岩以页岩为主,土壤深度 15—120 cm。试验地箬竹林总面积 4.5 hm²,箬竹长势较差,经营极为粗放,不实施人工土壤养分补充。箬竹林以笋用林为主,掠夺式采笋,仅保留退笋和弱小笋。其上层乔木有扁刺锥(*Castanopsis platyacantha*)、钝齿木荷(*Schima crenata*)、白檀(*Symplocos paniculata*)等,林分郁闭度 0.3—0.5,林下植物有粗齿冷水花(*Pilea sinofasciata*)、卷柏(*Selaginella tamariscina*)、楼梯草(*Elatostema involucreatum*)等,盖度约 60% 左右。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置

2019 年 7 月,在对徐家湾天然箬竹林全面踏查的基础上,分别选取了 3 种类型的经营水平基本一致的样地(表 1),在每个样地设置 3 个 10 m×10 m 的样方,每个样方的竹林结构调查见表 2。

表 1 立地条件

Table 1 Site conditions

样地类型 Sample plot type	海拔 Elevation/m	坡位 Slope position	坡向 Exposure	坡度 Slope/(°)	土层深度 Soil depth/cm
薄土层 Thin soil layer(A1)	1330	下坡位	半阳坡	28	0—40
中土层 Medium soil layer(A2)	1326	下坡位	半阳坡	31	0—80
厚土层 Thick soil layer(A3)	1320	下坡位	半阳坡	29	0—120

表 2 竹林结构(平均值±标准误)

Table 2 Structure of bamboo forest (Mean±SE)

样地类型 Sample plot type	竹林面积 Bamboo forest area/hm ²	立竹密度 Density of the standing bamboo/(株/hm ²)	立竹胸径 Diameter of the standing bamboo/cm	立竹年龄结构 Age structure of the standing bamboo (1a:2a:3a:4a)
A1	0.70	35210 ±2230	0.54±0.11	0.64:2.24:2.06:1
A2	0.80	58540±1540	0.57±0.13	0.72:2.41:1.89:1
A3	0.80	76590±3250	0.59±0.13b	0.82:2.54:1.81:1

1.2.2 土壤样品采集及分析

采用五点取样法分别在每个样地内设置 5 个 1 m×1 m 的采样点,清除凋落物并挖掘剖面,采用剖面原状土取样法取原状土壤,即分别用环刀(100 cm³)采集 0—10 cm、10—20 cm 及 20—30 cm 土层的土壤。每层采集 2 个环刀样品,采集土样时环刀筒内应充满样品,采集完后环刀两端立即加盖,以免水分蒸发。每个环刀样

品重复 3 次, 一共从 3 种土层类型种取得 270 个环刀样品, 对每个样品进行编号, 原状带回实验室, 采用环刀法测定土壤物理性质^[37], 每个土壤样品至少重复测定 3 次, 取平均值。

1.2.3 植物样品采集及分析

分别在每块样方内确定不同年龄(1a、2a、3a、4a)的标准竹各 3 株, 一共 108 株。然后以其为中心, 在来鞭和去鞭中间位置将立竹整株挖起, 再分离各构件, 分为秆、枝、叶、莖、鞭和根 6 个构件分别测定其鲜重(其中鞭取样以待测立竹为中心, 从左右两侧竹鞭的中间截取, 即截取来鞭和去鞭各一半; 根包括莖根和鞭根两部分)。同时分别取各构件的混合样(其中竹秆取上、中和下部)带回实验室, 105℃ 杀青后, 80℃ 下烘干至恒重, 称干重, 计算各构件的含水率和生物量(g)。

1.2.4 数据分析

采用 Excel 2016 对数据进行初步整理; 采用 SPSS 17.0 的单因素(one-way ANOVA) 方差分析不同土层厚度的箬竹生物量及土壤物理性质的差异(显著性水平设定为 $\alpha=0.05$); 使用 Canoco 4.5 软件进行箬竹构件生物量与土壤物理性质的相关性分析, 分别对各指标进行趋势对应分析, 得出各梯度长度最大值均小于 3, 故本研究均采用线性模型中的冗余分析进行趋势分析, 同时采用 Monte carlo 检验对土壤物理因子进行重要性排序, 并通过 Monte carlo 置换检验确定影响箬竹构件生物量的主要因子^[38]。

其中, 箬竹各构件生物量占总生物量比值的各指标的计算公式如下:

$$\text{叶比重 (LMF)} = \text{叶生物量} / \text{总生物量} \times 100\%$$

$$\text{枝比重 (S}_e\text{MF)} = \text{枝生物量} / \text{总生物量} \times 100\%$$

$$\text{秆比重 (BMF)} = \text{秆生物量} / \text{总生物量} \times 100\%$$

$$\text{莖比重 (S}_u\text{MF)} = \text{莖生物量} / \text{总生物量} \times 100\%$$

$$\text{鞭比重 (R}_b\text{MF)} = \text{鞭生物量} / \text{总生物量} \times 100\%$$

$$\text{根比重 (R}_o\text{MF)} = \text{根生物量} / \text{总生物量} \times 100\%$$

$$\text{根冠比 (RSR)} = (\text{莖生物量} + \text{鞭生物量} + \text{根生物量}) / (\text{叶生物量} + \text{枝生物量} + \text{秆生物量}) \times 100\%$$

2 结果与分析

2.1 不同土层厚度土壤理化性质变化

由表 3 分析可知, 随土层厚度的增加, 箬竹林地土壤含水量 (30.61%; 36.70%; 39.79%)、毛管持水量 (22.07%; 27.07%; 29.43%)、最大持水量 (39.65%; 43.34%; 44.92%)、毛管孔隙度 (50.64%; 57.50%; 60.75%)、总孔隙度 (59.02%; 63.03%; 66.17%) 呈增加的变化趋势, 土壤容重 (1.38 g/cm^3 ; 1.06 g/cm^3 ; 0.94 g/cm^3)、非毛管孔隙度 (8.38%; 5.53%; 5.42%) 则呈降低的趋势, 且大部分指标差异显著 ($P<0.05$)。

随土层深度增加, 同一土层类型中土壤理化性质的垂直变化规律表现为随着土层厚度的增加, 土壤容重呈现出逐渐增加的趋势, 含水量、毛管持水量、最大持水量、毛管孔隙度、非毛管孔隙度、总孔隙度呈现出逐渐减少的趋势, 且大部分因子存在显著差异 ($P<0.05$)。

不同土层类型相同土层土壤理化性质呈现出不同的规律, 其中 A1 和 A3 的土壤因子均存在显著差异 ($P<0.05$), 具体表现为除土壤容重和非毛管孔隙度呈现出随土层增加而减少的趋势外, 其他理化因子均呈现出随土层增加而增加的趋势。

2.2 不同土层厚度箬竹构件生物量特征

不同土层厚度的箬竹构件秆、枝、叶、莖、鞭、根和总生物量皆呈现出随土层厚度增加而增加的趋势(表 4), 其中, 薄土层和厚土层的秆、枝、叶、莖、鞭、根和总生物量差异均达到显著水平 ($P<0.05$)。薄土层和中土层的秆、枝、叶、莖、根和总生物量的差异显著 ($P<0.05$), 但两者间的鞭生物量差异则不显著 ($P>0.05$)。

2.3 不同土层厚度箬竹构件生物量分配特征

随着土层厚度的增加, 箬竹构件枝、叶、莖、鞭及根生物量和根冠比分配均随之增加, 而秆生物量分配则随

之递减,但各构件生物量分配随土层厚度变化的差异均不显著($P>0.05$,表 5)。

表 3 不同类型样地 0—30cm 土层的土壤理化性质(平均值±标准误)
Table 3 Soil physicochemical properties in soil layer 0—30cm in different types of soil(Mean±SE)

样地类型 Sample type	土层 soil layer/cm	含水量 Soil moisture content(SMC)/%	容重 Bulk density (BD)/(g/cm ³)	毛管持水量 Capillary water holding capacity (CWH)/%	最大持水量 Maximum water holding capacity (MWH)/%	毛管孔隙度 Capillary porosity (CP)/%	非毛管孔隙度 Non-Capillary porosity(NCP)/%	总孔隙度 Total porosity (TPO)/%
A1	0—10	35.36±0.96Ca	0.96±0.05Ac	27.83±0.59Ca	42.42±0.94Ca	53.57±1.27Ba	11.45±1.30Aa	65.03±0.66Ba
	10—20	30.87±0.48Cb	1.10±0.02Ab	20.77±0.46Bb	39.88±0.63Cb	50.69±0.76Cb	7.76±0.29Ab	58.45±1.01Cb
	20—30	25.61±0.56Cc	1.26±0.02Aa	17.63±0.58Cc	36.65±2.60Cc	47.65±0.69Cc	5.92±0.26Ac	53.57±0.86Cc
A2	0—10	41.68±0.96Ba	0.90±0.03ABc	33.09±0.85Ba	45.46±0.62Ba	60.42±1.08Aa	5.80±1.60Ba	66.21±0.98Ba
	10—20	36.62±3.02Bb	1.06±0.03Bb	24.15±1.58Ab	43.80±0.75Bb	57.54±0.80Bb	5.62±0.95Ba	63.16±0.71Bb
	20—30	31.81±0.26Bc	1.17±0.01Ba	20.98±0.23Bc	40.76±0.57Bc	54.55±0.33Bc	5.17±0.44Ba	59.72±0.53Bc
A3	0—10	44.80±1.27Aa	0.84±0.04Bc	36.35±1.30Aa	47.02±0.22Aa	61.71±1.35Aa	6.86±1.64Ba	68.57±0.68Aa
	10—20	40.25±0.62Ab	0.92±0.01Cb	27.80±0.49Ab	45.13±0.93Ab	61.59±0.45Aa	5.22±0.22Bb	66.81±0.28Ab
	20—30	34.32±0.68Ac	1.05±0.02Ca	24.13±0.63Ac	42.63±0.65Ac	58.94±1.00Ab	4.19±0.09Cc	63.13±1.07Ac

不同大写字母表示同一样地不同土层之间差异显著($P<0.05$);不同小写字母表示不同样地同一土层之间差异显著($P<0.05$)

表 4 不同土层厚度箬竹构件生物量特征(平均值±标准误)
Table 4 The characteristics of module biomass of *Qiongzhusua tumidinoda* on different soil thickness(Mean±SE)

样地类型 Sample type	秆生物量 Stem biomass/g	枝生物量 Branch biomass/g	叶生物量 Leafbiomass/g	蔸生物量 Stump biomass/g	鞭生物量 Rhizome biomass/g	根生物量 Root biomass/g	总生物量 Total biomass/g
A1	55.46±11.49b	16.40±4.83b	21.93±6.06b	16.62±2.98c	15.18±5.16b	14.93±2.43b	140.52±32.92c
A2	70.10±14.46a	21.11±5.12a	28.84±7.35a	22.55±3.17b	19.45±6.15ab	19.50±3.41a	181.55±39.66b
A3	78.87±19.26a	23.66±4.88a	32.59±7.92a	25.52±3.86a	22.02±6.59a	21.90±3.75a	204.56±46.26a

同列不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)

表 5 不同土层厚度箬竹构件生物量分配特征(平均值±标准误)
Table 5 The characteristics of biomass allocation of *Qiongzhusua tumidinoda* component on different soil thickness(Mean±SE)

样地类型 Sample type	秆比重 S _e MF/%	枝比重 BMF/%	叶比重 LMF/%	蔸比重 S _u MF/%	鞭比重 R _h MF/%	根比重 R _o MF/%	根冠比 RSR
A1	39.65±2.56a	11.50±1.13a	15.45±1.33a	12.02±1.10a	10.56±1.45a	10.82±1.26a	0.50±0.04a
A2	38.61±3.35a	11.53±1.12a	15.76±2.10a	12.69±2.09a	10.58±1.96a	10.83±1.09a	0.51±0.06a
A3	38.30±2.58a	11.60±0.46a	15.92±1.67a	12.73±0.96a	10.61±1.34a	10.84±1.00a	0.52±0.04a

SEMF:叶比重 Leaf mass fraction;BMF:枝比重 Branch mass fraction;BM:秆比重 Stem mass fraction;SUMF:蔸比重 Stump mass fraction;RHMF:鞭比重 Rhizome mass fraction;ROMF:根比重 Root mass fraction;RSR:根冠比 Root shoot ratio

2.4 箬竹构件生物量分配与土壤物理因子的相关关系

DCA 排序结果显示,排序轴中梯度长度最大值为 0.26,因此采用冗余分析探讨箬竹构件生物量分配和土层厚度之间的关系。RDA 分析表明(表 6),箬竹构件生物量分配在第 I 轴、第 II 轴的解释量分别为 86.3%和 1.1%,即前两轴 7 种土壤因子能累计解释其生物量分配的 87.4%,且其生物量分配与土壤因子关系的累计解释量达到了 100%。表明前两轴能够反映箬竹构件生物量分配与土壤因子关系的绝大部分信息,且第 I 轴起决定。

从箬竹构件生物量分配与土壤物理因子的二维排序图可知(图 1),除非毛管孔隙度外,其他土壤物理因子的箭头连线均较长,表明能够较好的解释生物量分配的差异,这与表 7 的分析相一致。其中:土壤毛管持水量、总孔隙度、非毛管孔隙度与秆、鞭生物量;土壤含水量、最大持水量、毛管孔隙度、总孔隙与叶、枝、蔸生物量;土壤含水量、最大持水量与根生物量的夹角小且方向基本一致,说明总孔隙度、毛管持水量对秆、鞭生物量

存在显著正效应;土壤含水量、毛管孔隙度主要影响枝、叶、莖生物量的大小;土壤含水量、最大持水量是影响根生物量大小的主导因子;而容重则与所有构件生物量表现出显著的负相关性。这些结果表明土壤物理因子对箬竹构件生物量分配有着不同程度的促进或抑制作用,且其促进作用占主导地位。

表 6 箬竹构件生物量分配 RDA 排序的特征值及累积解释量

Table 6 Eigenvalues and cumulative variances of RDA ordination of biomass allocation of <i>Qiongzhusua tumidinoda</i> component				
排序轴 Sorting axis	第 I 轴 First axis	第 II 轴 Second axis	第 III 轴 Third axis	第 IV 轴 Fourth axis
生物量分配特征解释量 Interpretation of biomass allocation of characteristics	0.863	0.011	0.007	0.000
生物量分配特征与土壤因子相关 Correlation of the biomass allocation characteristics and soil factors	0.945	0.737	0.922	0.369
生物量分配特征累积解释量 Accumulative interpretation of biomass allocation of characteristics/%	86.3	87.4	88.1	88.2
生物量分配特征—土壤因子关系累积解释量 Biomass allocation of characteristics-Accumulative interpretation of soil factors/%	97.9	99.1	99.9	100.0
典范特征值 Canonical eigenvalue			1.000	
总特征值 Total eigenvalue			0.882	

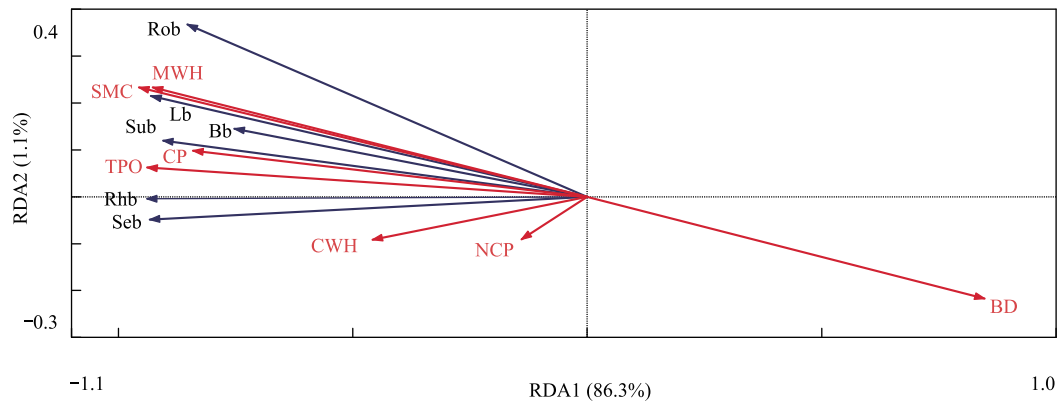


图 1 箬竹构件生物量分配与土壤因子的冗余度分析

Fig.1 Redundancy analysis of biomass allocation of *Qiongzhusua tumidinoda* component

Seb: 秆生物量 Stem biomass; Bb: 枝生物量 Branch biomass; Lb: 叶生物量 Leaf biomass; Sub: 莖生物量 Stump biomass; Rhb: 鞭生物量 Rhizome biomass; Rob: 根生物量 Root biomass; SMC: 含水量 Soil moisture; BD: 容重 Bulk density; CWH: 毛管持水量 Capillary water holding capacity; MWH: 最大持水量 Maximum water holding capacity; CP: 毛管孔隙度 Capillary porosity; NCP: 非毛管孔隙度 Non-Capillary porosity; TPO: 总孔隙度 Total porosity

综上所述可以看出,不同土壤物理因子对箬竹构件生物量分配的影响差异较大,进一步对环境因子进行 Monte carlo 检验排序,研究土壤物理因子对生物量分配的重要性大小。各土壤因子对其生物量分配的贡献如表 7 所示。指标的重要性排序依次为土壤含水量>总孔隙度>最大持水量>容重>毛管孔隙度>毛管持水量>非毛管孔隙度。土壤含水量、总孔隙度、最大持水量、容重、毛管孔隙度及毛管持水量的解释量皆达到了显著水平($P<0.05$),分别占总信息量的 79.0%、76.1%、74.3%、62.1%、61.2%和 18.7%。

3 讨论

土层厚度对箬竹总生物量和构件生物量大小有着不同程度的影响,具体表现为随着土层厚度的递增,箬竹总生物量及构件生物量随之显著递增。这是由于厚土层的物理性质最好,而土壤物理性质直接决定了土壤

的养分和水分供给能力^[39],使得生长其中的筇竹及构件积累了较大的生物量。而在水分含量较低的薄土层中,筇竹为了平衡种群资源的分配,其个体及构件生物量较低。这与大部分学者的研究结果一致,例如:苦斑竹在土壤水分含量较高的条件下所积累的地上、地下及总生物量皆较大^[22]。石灰岩地淡竹(*Phyllostachys glauca*)分株生物量及构件生物量在土壤物理性质较好的低裸岩率地处最高^[26];雷竹(*Phyllostachys violascens*)分株生物量和地上、地下生物量随着土壤水分的增加皆显著增加^[40]。

表 7 土壤物理因子变量解释的重要性排序和显著性检验结果

Table 7 Importance and signification level of soil physical factors

土壤因子 Soil factor	重要性排序 Importance ranking	解释量 Explanatory quantity/%	<i>F</i>	<i>P</i>
土壤含水量 Soil moisture content	1	79.0	93.788	0.002
总孔隙度 Total porosity	2	76.1	79.415	0.002
最大持水量 Maximum water holding capacity	3	74.3	40.932	0.002
容重 Bulk density	4	62.1	39.458	0.002
毛管孔隙度 Capillary porosity	5	61.2	93.07	0.002
毛管持水量 Capillary water holding capacity	6	18.7	5.737	0.026
非毛管孔隙度 Non-Capillary porosity	7	2.1	0.537	0.514

McConnaughay 等^[41]提出的生物量最优理论认为,植物通过调节各构件生物量分配来响应环境因子的变化,目的是最大化地获取光、水分及养分资源。因此,为了增强生态适应性,植物会减少非限制性资源构件的分配,而增大获取限制性资源的构件分配。本研究发现,不同土层厚度的筇竹构件生物量分配存在差异,但这种差异性均不显著,可能原因一是试验地气候条件决定了土壤水分等物理因子对筇竹生长限制性不强,更多的可能是土壤养分、生长空间等的影响。即本研究中土壤物理因子还没有达到影响筇竹产生生物量可塑性对策的程度,这符合可塑性成本与限制假说,即无论可塑性是适应的或非适应的,都可能涉及其产生和维持的成本,只有收益大于成本时,可塑性才会被检测到^[42-43]。二是忽略了不同土层厚度的筇竹立竹的平均密度、胸径的差异所造成的影响,研究表明,植物种群胸径、密度的大小会导致个体之间产生地上部光的竞争及地下部水分的竞争^[44],如四季竹(*Oligostachyum lubricum*)在种植密度超出合适范围时,会将更多地生物量分配给构件秆,从而促进立竹纵向生长来获取更多的光资源^[7]。

但随着土层厚度的递增,筇竹各构件生物量存在着一定的变化规律。研究表明,叶片是植物蒸腾作用的器官,其生物量分配与水分利用密切相关^[45]。在本研究中,叶的生物量分配存在随土层的递增而递增的趋势,这可能是在水分资源条件较低的薄层土生境中,筇竹通过减少叶片生物量分配,从而降低蒸腾速率来减少水分的损失,以保证其存活。筇竹秆生物量分配随着土层厚度的递增而递减,这与竹子茎秆具有一定的贮水功能的研究结果相一致^[46]。即在水分相对贫瘠的薄土层和中土层生境中,筇竹增大对储水构件秆的生物量分配,以储存更多的水分来维持其正常生长。梁宽等^[47]对淡竹(*Phyllostachys glauca*)的研究也得到了相似的结论,即在土壤水分等土壤物理因子较差的高裸岩率生境中,淡竹会通过增加秆生物量、降低叶生物量来克服不利条件。3种土层生境的筇竹的根冠比随着土层厚度的递增而递增,这与雷竹、斑苦竹在低水分资源下增大地下部分生物量分配有所差异^[22,40],其原因进一步说明试验地筇竹生长并不是水分的主要影响,可能是地下生长空间或养分等。总之,不同处理间筇竹生物量分配虽然差异不显著,但亦呈现了一定的规律性。在生产上,可以选择土层厚度较大的立地来造林,或者通过增加土层厚度来改造筇竹低效林,从而达到促进筇竹的生长发育、种群稳定与扩张的效果。

冗余分析表明,筇竹构件生物量分配与土壤含水量、最大持水量、毛管持水量、总孔隙度、毛管孔隙度皆呈显著正相关,与毛管孔隙度呈正相关,这与前人的研究结果基本一致^[48-53],即土壤含水量可以直接影响土壤的酶促作用及生物化学的强度,改善土壤肥力。总孔隙度直接决定了土壤养分的生物有效性,并对土壤肥力的发挥和通气透水性有直接影响。管孔隙度越大,则土壤保持水能力越好。而非毛管孔隙度越大,透气性则

越好。最大持水量和毛管持水量分别反映了土壤的蓄水能力和供水能力。综合可知, 这些物理因子对植物的生长皆有不同程度的促进作用。箬竹构件生物量分配与土壤容重呈现显著的负相关, 这和李倩倩等^[54]研究结果一致, 土壤容重的变化直接导致土壤紧实度的改变, 土壤容重越大, 土壤紧实度越大, 土壤储水空间越小, 不利于植物生物量的积累, 因此两者呈现负相关性。

本研究得出土壤物理因子与箬竹构件生物量有着不同程度的关系, 土壤含水量、总孔隙度、最大持水量和容重起着决定性的作用, 这与其他学者研究结果有所差异, 其原因是研究地土壤特性和植物生物学特性的差异所造成的结果。如张志云等^[55]研究得出在花岗岩为母岩发育的土壤中, 影响杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 生物量积累的主导物理因子是容重和非毛管孔隙度。而刘姝媛等^[56]研究表明土壤毛管孔隙度和毛管持水量是影响广东省桉树 (*Eucalyptus robusta*) 人工林生物量积累分配的主导因子。

4 结论

(1) 3 种土层厚度中, 厚土层的物理性质最好, 中土层次之, 薄土层最差, 其中厚土层和薄土层的各物理因子均达显著水平 ($P < 0.05$)。随着土层厚度的增加, 箬竹总生物量和构件生物量均显著增加 ($P < 0.05$)。

(2) 不同土层厚度的箬竹生物量分配虽然差异不显著 ($P > 0.05$), 但亦呈现了一定的规律性, 即在水分贫瘠的生境中, 箬竹会优先将生物量分配给秆, 并通过减少叶生物量来响应水分缺失的不利环境。

(3) 土壤物理性质可以解释箬竹构件生物量分配的绝大部分变异, 其中, 土壤含水量、总孔隙度、最大持水量和容重是影响箬竹构件生物量分配的主导因子。在生产中, 可以通过竹阔叶混交、垦覆松土等措施来改善土壤物理性质, 从而促进箬竹的生长。

(4) 本实验存在一定局限性, 即没有排除箬竹立竹胸径、密度以及土壤养分对箬竹构件生物量积累、分配所造成的影响。

参考文献 (References):

- [1] 武高林, 陈敏, 杜国祯. 三种高寒植物幼苗生物量分配及性状特征对光照和养分的响应. 生态学报, 2010, 30(1): 60-66.
- [2] 周兵, 闫小红, 肖宜安, 王宁, 旷志强. 不同生境下入侵植物胜红蓟种群构件生物量分配特性. 生态学报, 2015, 35(8): 2602-2608.
- [3] Sebasti  M T. Plant guilds drive biomass response to global warming and water availability in subalpine grassland. Journal of Applied Ecology, 2007, 44(1): 158-167.
- [4] Grether G F. Environmental change, phenotypic plasticity, and genetic compensation. The American Naturalist, 2005, 166(4): E115-E123.
- [5] 王姝, 周道玮. 植物表型可塑性研究进展. 生态学报, 2017, 37(24): 8161-8169.
- [6] Fabbro T, K mer C. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2004, 199(1): 70-81.
- [7] 郭子武, 杨清平, 李迎春, 陈双林. 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. 生态学杂志, 2013, 32(3): 515-521.
- [8] 张磊, 吕光辉, 蒋腊梅, 腾德雄, 张仰, 李周康. 四种荒漠植物生物量分配对土壤因子的响应及异速生长分析. 广西植物, 2019, 39(9): 1201-1211.
- [9] 闫帮国, 樊博, 何光熊, 史亮涛, 潘志贤, 李建查, 岳学文, 刘刚才. 干热河谷草本植物生物量分配及其对环境因子的响应. 应用生态学报, 2016, 27(10): 3173-3181.
- [10] Xu H, Li Y, Xu G Q, Zou T. Ecophysiological response and morphological adjustment of two Central Asian desert shrubs towards variation in summer precipitation. Plant, Cell & Environment, 2007, 30(4): 399-409.
- [11] Poorter H, Nagel O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. Australian Journal of Plant Physiology, 2000, 27(6): 595-607.
- [12] Wilschut R A, van Kleunen M. Drought alters plant-soil feedback effects on biomass allocation but not on plant performance. Plant and Soil, 2021, 462(1): 285-296.
- [13] 杨贵羽, 罗远培, 李保国, 陈晓远. 水分胁迫持续时间对冬小麦根冠生物量累积的影响. 干旱地区农业研究, 2006, 24(4): 94-98, 112-112.
- [14] 万婷, 涂卫国, 席欢, 李裕冬, 唐学芳, 杨一川. 川西北不同程度沙化草地植被和土壤特征研究. 草地学报, 2013, 21(4): 650-657.
- [15] 罗华智, 刘伟, 杨楠, 杨孔, 谢红旗. 高原麝鼠对若尔盖高原湿地草原土壤性质和植物生物量的扰动效应. 西南农业学报, 2020, 33(3): 626-630.
- [16] 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.

- [17] 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.
- [18] 顾大彤, 陈双林, 郭子武, 杨清平, 李迎春. 四季竹立竹地上现存生物量分配及其与构件因子关系. 林业科学研究, 2011, 24(4): 495-499.
- [19] 高贵宾, 潘雁红, 吴良如, 钟浩, 袁娜, 徐旻昱. 不同覆盖栽培年限雷竹林生物量分配格局研究. 江西农业大学学报, 2015, 37(4): 663-669.
- [20] 高贵宾, 钟浩, 潘雁红, 吴良如, 吴志庄, 温星. 生态因子对美丽箬竹盆栽苗生物量分配的影响. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2017, 41(5): 35-41.
- [21] Fukuzawa K, Shibata H, Takagi K, Satoh F, Koike T, Sasa K. Vertical distribution and seasonal pattern of fine-root dynamics in a cool-temperate forest in northern Japan: implication of the understory vegetation, *Sasa* dwarf bamboo. Ecological Research, 2007, 22(3): 485-495.
- [22] 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.
- [23] 吴家森, 胡睦荫, 蔡庭付, 余国军. 毛竹生长与土壤环境. 竹子研究汇刊, 2006, 25(2): 3-6.
- [24] 毛美红, 俞婷婷, 傅柳方, 吴建明, 朱志建. 草甘膦对毛竹笋用林土壤理化性质的影响分析. 竹子研究汇刊, 2011, 30(3): 29-32.
- [25] 高强伟, 代斌, 罗承德, 刘丽, 马丹, 张翠翠. 蜀南竹海毛竹林土壤物理性质空间异质性. 生态学报, 2016, 36(8): 2255-2263.
- [26] 樊燕, 郭春兰, 方楷, 黎祖尧, 施建敏. 石灰岩山地优势种淡竹生物量分配的影响主因研究. 广西植物, 2016, 36(10): 1171-1178.
- [27] 顾大彤, 陈双林, 郑炜曼, 毛仙琴. 竹子生态适应性研究综述. 竹子研究汇刊, 2010, 29(1): 17-23.
- [28] 周云娥, 毛美红, 朱志建. 湖州市不同竹林土壤理化性质比较分析. 竹子研究汇刊, 2008, 27(3): 31-36.
- [29] 董文渊. 滇东北箬竹资源保护和开发利用研究. 竹类研究, 1997, (2): 33-38.
- [30] 董文渊, 黄宝龙, 谢泽轩, 谢周华, 刘厚源. 箬竹开花结实特性的研究. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2001, 25(6): 30-32.
- [31] 杨奕, 董文渊, 邱月群, 李雯, 杨佳俊, 韩妍. 箬竹笋生长过程中营养成分的变化. 东北林业大学学报, 2015, 43(1): 80-82, 87-87.
- [32] 董文渊, 邱月群, 王逸之, 杨奕, 胡戎. 天然箬竹居群形态遗传多样性. 东北林业大学学报, 2016, 44(5): 101-103.
- [33] 董文渊, 黄宝龙, 谢泽轩, 谢周华, 刘厚源. 箬竹无性系种群生物量结构与动态研究. 林业科学研究, 2002, 15(4): 416-420.
- [34] 董文渊, 黄宝龙, 谢泽轩, 谢周华, 刘厚源. 不同水分条件下箬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.
- [35] 吴义远, 董文渊, 王婷, 郑静楠, 尹泽南, 谢泽轩, 田发坤. 土层厚度对箬竹无性系种群形态可塑性的影响. 西北林学院学报, 2019, 34(5): 29-34.
- [36] 吴义远, 董文渊, 刘培, 张孟楠, 谢泽轩, 田发坤. 不同土壤水分和养分条件下箬竹竹秆解剖特征及其适应可塑性. 北京林业大学学报, 2020, 42(4): 80-90.
- [37] 卫茂荣. 一次取样连续测定土壤物理性质的方法. 辽宁林业科技, 1990(1): 56-57, 49.
- [38] 樊博, 林丽, 曹广民, 柯浔, 李以康, 杜岩功, 郭小伟, 李茜, 钱大文, 兰玉婷, 周春丽. 不同演替状态下高寒草甸土壤物理性质与植物根系的相互关系. 生态学报, 2020, 40(7): 2300-2309.
- [39] 王政权, 王庆成. 森林土壤物理性质的空间异质性研究. 生态学报, 2000, 20(6): 945-950.
- [40] 岳春雷, 何奇江, 汪奎宏, 翁甫金. 不同土壤水分条件下雷竹无性系的生长. 浙江林业科技, 2002, 22(1): 25-27.
- [41] McConnaughay K D M, Coleman J S. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. Ecology, 1999, 80(8): 2581-2593.
- [42] Van Kleunen M, Fischer M. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. New Phytologist, 2005, 166(1): 49-60.
- [43] Auld J R, Agrawal A A, Relyea R A. Re-evaluating the costs and limits of adaptive phenotypic plasticity. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2010, 277(1681): 503-511.
- [44] Bloom A J, Chapin III F S, Mooney H A. Resource limitation in plants-an economic analogy. Annual Review of Ecology and Systematics, 1985, 16: 363-392.
- [45] 朱铁霞, 高阳, 高凯, 李志华. 干旱胁迫下菊芋各器官生物量及物质分配规律. 生态学报, 2019, 39(21): 8021-8026.
- [46] Yang S J, Zhang Y J, Goldstein G, Sun M, Ma R Y, Cao K F. Determinants of water circulation in a woody bamboo species: afternoon use and night-time recharge of culm water storage. Tree Physiology, 2015, 35(9): 964-974.
- [47] 梁宽, 樊燕, 卜文圣, 王龙凤, 施建敏. 石灰岩山地优势种淡竹的表型可塑性研究. 江西农业大学学报, 2017, 39(6): 1178-1186.
- [48] 蔡晓布, 张永青, 邵伟. 不同退化程度高寒草原土壤肥力变化特征. 生态学报, 2008, 28(3): 1034-1044.
- [49] 张希彪, 上官周平. 人为干扰对黄土高原子午岭油松人工林土壤物理性质的影响. 生态学报, 2006, 26(11): 3685-3695.
- [50] 马戎, 王进鑫, 张玉玉, 胡杭丽. 水肥条件对煤矿石土壤上两种牧草光合及生物量的影响. 水土保持研究, 2021, 28(1): 179-187.
- [51] 刘道锟, 孙海龙, 甘秋妹, 那萌. 大兴安岭干旱阳坡不同植被退化阶段土壤理化性质与物种多样性研究. 森林工程, 2016, 32(2): 1-6.
- [52] 李卓, 吴普特, 冯浩, 赵西宁, 黄俊, 庄文化. 容重对土壤水分蓄持能力影响模拟试验研究. 土壤学报, 2010, 47(4): 611-620.
- [53] 吴昊, 马昕昕, 肖楠楠, 万洪秀. 土壤物理性质对秦岭松栎林建群种形态及物种多样性的影响. 土壤, 2020, 52(5): 1068-1075.
- [54] 李倩倩, 许晨阳, 耿增超, 张久成, 陈树兰, 王慧玲, 张妍, 负方悦, 杨林, 董胜虎. 生物炭对壤土土壤容重和团聚体的影响. 环境科学, 2019, 40(7): 3388-3396.
- [55] 张志云, 蔡学林, 黎祖尧, 欧阳勋志, 钟志鸿. 土壤物理性质与林木生长关系的研究. 江西农业大学学报, 1992, (6): 64-68.
- [56] 刘妹媛, 刘月秀, 叶金盛, 宫彦章, 曾曙才. 广东省桉树人工林土壤有机碳密度及其影响因子. 应用生态学报, 2010, 21(8): 1981-1985.