

DOI: 10.5846/stxb202108262394

顾娇, 毛莹儿, 李秀秀, 王楠, 朱向涛, 白尚斌. 杉木叶片、细根功能性状对毛竹扩张及伐除的响应. 生态学报, 2023, 43(8): 3286-3294.

Gu J, Mao Y E, Li X X, Wang N, Zhu X T, Bai S B. Responses of leaf and fine root functional traits of *Cunninghamia lanceolata* to *Phyllostachys edulis* expansion and removal. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(8): 3286-3294.

杉木叶片、细根功能性状对毛竹扩张及伐除的响应

顾 娇¹, 毛莹儿¹, 李秀秀¹, 王 楠², 朱向涛², 白尚斌^{2,*}

¹ 浙江农林大学林业与生物技术学院, 临安 311300

² 浙江农林大学暨阳学院, 诸暨 311800

摘要: 功能性状能够反映植物对不同环境的适应策略。毛竹扩张与外来植物入侵相似, 常引起原有植物生存环境的改变, 而原有植物功能性状对毛竹扩张及伐除的响应机制尚不清楚。选取毛竹-杉木混交林和去竹杉木林为研究对象, 以杉木纯林为对照, 比较分析杉木比叶面积、叶干物质含量、叶组织密度等叶功能性状以及比根长、细根生物量、细根根长密度等细根功能性状的变化以及其间的相关关系。结果表明: (1) 与杉木纯林相比, 混交林中杉木的叶相对含水量以及叶干物质含量分别减少了 5.07%、0.032 g/g, 叶组织密度以及比叶面积分别增加了 0.005 g/cm³、10.33 cm²/g; 而去竹杉木林中, 杉木比叶面积、叶相对含水量减少, 叶干物质含量和叶组织密度则呈上升趋势。(2) 与杉木纯林相比, 混交林中杉木细根生物量、细根体积密度以及细根根长密度都不断下降, 而杉木细根比根长在 0—20 cm 土深处显著增加 ($P < 0.05$); 而去竹杉木林中杉木细根比根长、细根根长密度和细根生物量则显著降低 ($P < 0.05$), 细根体积密度在 20—30 cm 土深处有所增加。(3) 杉木纯林中杉木细根功能性状间相关性较为紧密, 混交林及去竹杉木林中杉木叶片功能性状间相关性较高。研究表明, 杉木可通过比叶面积、叶组织密度以及细根比根长等功能性状的调整及性状关联, 以适应毛竹扩张或去除毛竹后引起的空间、资源竞争的变化。研究结果有利于更好地理解杉木叶片、细根对不同生境的响应特征及生态适应策略, 可为毛竹林合理经营与扩张调控提供科学依据。

关键词: 毛竹; 杉木; 植物功能性状; 竞争; 适应策略

Responses of leaf and fine root functional traits of *Cunninghamia lanceolata* to *Phyllostachys edulis* expansion and removal

GU Jiao¹, MAO Yinger¹, LI Xiuxiu¹, WANG Nan², ZHU Xiangtao², BAI Shangbin^{2,*}

¹ College of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A&F University, Linan 311300, China

² Jiyang College, Zhejiang A&F University, Zhujiaji 311800, China

Abstract: Functional traits can reflect the adaptation strategies of plants to different environments. The expansion of *Phyllostachys edulis* is similar to the invasion of alien plants, which often causes changes in the living environment of native plants. However, the response mechanism of the functional traits of native plant functional traits to the expansion and removal of *Phyllostachys edulis* is still unclear. The mixed forest of moso bamboo and Chinese fir and Chinese fir forest after bamboo removal were selected as the research objects, and the pure Chinese fir forest was used as the control. The changes of leaf functional traits, such as specific leaf area, dry matter content and tissue density, as well as fine root functional traits, like specific root length, fine root biomass and fine root length density, and their correlation were measured and analyzed. The results show that: (1) Compared with the pure Chinese fir forest, the leaf relative water content and leaf dry matter content of Chinese fir in mixed forest decreased by 5.07% and 0.032 g/g respectively. However, the leaf tissue density and specific leaf area in mixed forest increased by 0.005 g/cm³ and 10.33 cm²/g respectively. Compared with the

基金项目: 国家自然科学基金项目(31770680, 32171786); 浙江省自然科学基金项目(LY14C160010); 暨阳“533 英才计划”项目

收稿日期: 2021-08-26; **网络出版日期:** 2022-12-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sequia96@163.com

pure Chinese fir forest, the specific leaf area and leaf relative water content of Chinese fir forest after bamboo removal decreased, while the leaf dry matter content and leaf tissue density increased. (2) Compared with the pure Chinese fir forest, the fine root biomass, fine root volume density and fine root length density of *Cunninghamia lanceolata* decreased continuously in mixed forest, but the ratio of fine root to root length increased significantly in 0—20 cm soil depth ($P < 0.05$). Compared with the pure Chinese fir forest, fine root length, fine root length density and fine root biomass decreased significantly in Chinese fir forest after bamboo removal ($P < 0.05$), while fine root volume density increased in soil depth of 20—30 cm. (3) The correlation between fine root functional traits of *Cunninghamia lanceolata* in pure forest was close, and the correlation between leaf functional traits in Chinese fir forest after bamboo removal and mixed forest was high. These results suggest that *Cunninghamia lanceolata* can adapt to the changes of space and resource competition caused by bamboo expansion or removal by adjusting and correlating the functional traits such as specific leaf area, leaf tissue density and fine root to root length. The results will help to better understand the response characteristics of leaves and fine roots of *Cunninghamia lanceolata* to different habitats and ecological adaptation strategies, and provide scientific basis for rational management and expansion regulation of bamboo forest.

Key Words: *Phyllostachys edulis*; *Cunninghamia lanceolata*; plant functional traits; competition; adaptive strategy

植物功能性状是指植物适应外界环境变化所表现出的特性^[1],而这种特性能够表征生境的变化并可能会对生态系统功能产生一定影响。因此,植物功能性状已被应用于个体、种群、群落等生态学问题的研究^[2]。叶片作为植物进行光合作用的主要器官,是植物对外界变化响应最敏感的器官之一^[3]。叶片功能性状是检验植物利用资源能力的重要指标,可以反映植物适应环境变化而表现出的生存对策^[4];根系是植物生长在地下下的营养器官,而直径 ≤ 2 mm的细根则是根系中吸收水分和养分最多的部分^[5]。细根功能性状的变化对植物的生长和分布有重要的指示作用^[6]。叶片、细根等功能性状受气候、地理空间变异、营养、干扰等多种环境因素的影响^[7]。植物入侵/扩张常导致原有植物生存环境发生改变,而以往研究更多关注的是入侵植物本身功能性状与其入侵性的关系,但对原有植物功能性状受入侵/扩张的影响及其性状间关系的认识还相对缺乏,因此,难以预测原有植物是如何响应植物入侵/扩张的。

毛竹(*Phyllostachys edulis*)和杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是我国南方较为常见的植物,两者常常相邻生长,毛竹是单轴散生型竹种,属典型的无性系植物,具有强大的鞭根扩张能力,不断向周边杉木林扩张形成毛竹-杉木混交林^[8]。毛竹扩张严重影响森林内的原生植物群落^[9],毛竹竹秆发达,扩张进入邻近森林会使得树木受到一定的机械性损伤^[10]。同时,毛竹根系具有形态可塑性,细根分布趋于表层,细根比根长增加^[11],通过这种细根竞争策略提高资源获取能力^[12]。毛竹还具有潜在的化感作用^[13],对周边植物生长、发育产生一定的抑制作用。这样毛竹扩张通过掠夺养分、水分、光照以及地上空间等环境资源,可能导致林木叶片根系功能性状发生变化,从而影响周边森林植物的生存能力,降低植物多样性^[14],逐步形成竹进林退的局面。

毛竹在我国虽不属于外来入侵植物,但其扩张过程和机制与入侵植物相似。在扩张过程中毛竹自身功能性状发生了明显变化^[8,15-16],而关于其扩张对邻近森林植物叶片和根系性状及相关性影响的研究相对较少,杉木叶及根系性状如何响应毛竹扩张及伐除尚不清楚。本研究选取毛竹-杉木混交林(MF)以及去竹杉木林(RF)为对象,以杉木纯林(CF)为对照(CK),对比分析毛竹扩张前后以及去除毛竹后杉木的叶片、细根功能性状变化,以阐明毛竹扩张及伐除对杉木地上叶片和地下细根及它们间相关性的影响,旨在揭示杉木对毛竹扩张及伐除的形态、功能响应对策,从而为合理调控毛竹扩张以及退化森林的修复或改造提供科学依据。

1 研究区域和研究方法

1.1 研究区域概况

研究区域位于浙江省杭州市临安区於潜镇南山村(119°13'12"E,30°2'6"N),属于中亚热带季风气候区,

全年温暖湿润,雨量充沛,四季分明。年均降水量为 1613.9 mm,年平均气温为 16.4 ℃。低山丘陵地貌,海拔 100—200 m,土壤为黄壤。植被类型主要以杉木林和毛竹林为主,其中杉木林为天然杉木次生林,受人为干扰较少,面积约 21.33 hm²。毛竹林最初为人工种植并经营的人工林,目前大部分处于抛荒状态,且面积逐年扩大,面积约 3.47 hm²,林下主要有紫珠(*Callicarpa bodinieri*)、日本野桐(*Mallotus japonicus*)等灌木以及姬蕨(*Hypolepis punctata*)、狗脊蕨(*Woodwardia japonica*)等草本植物。

1.2 研究方法

1.2.1 试验设计

于 2008 年,将研究区域内杉木皆伐,通过自然更新形成杉木次生林。与此同时,人工种植经营的毛竹林抛荒后向采伐迹地渐渐扩张,形成一定面积(约 0.73 hm²)的毛竹-杉木混交林。本试验于 2018 年 4 月在毛竹-杉木混交林地段选取部分区域进行毛竹的采伐,形成去竹杉木林,并于 2019 年春季和 2020 年春季分别对采伐区域内的竹笋和幼竹加以清理,避免新竹产生。

试验选取立地条件基本相似的毛竹-杉木混交林、杉木纯林以及去竹杉木林三种林分,在每种林分中设置样地面积为 10 m×20 m 的样方各 3 个,于生长季(2020 年 7 月)毛竹抽枝展叶,地下鞭根快速生长期在每个样方内随机选取 5 株杉木进行叶片、细根样品的采集,并对样地内的树木进行树高、胸径、密度等的调查,样地基本情况见表 1。

表 1 三种林分样地基本情况

Table 1 The basic general situation of the sample site in three types of forest

林分类型 Forest types	土壤含水率 Soil moisture content/%	林分郁闭度 Canopy density	杉木高度 Chinese fir height/m	毛竹高度 Moso bamboo height/m	杉木胸径 Chinese fir diameter at breast height/cm	毛竹胸径 Moso bamboo diameter at breast height/cm	杉木密度 Chinese fir density/(株/hm ²)	毛竹密度 Moso bamboo density/(株/hm ²)
杉木纯林 Pure Chinese fir forest	23.1±2.68b	0.90	6.1±0.25a	/	11.6±4.10a	/	1733±157a	/
去竹杉木林 Chinese Fir release forest after removal of bamboo	33.4±1.62a	0.45	3.5±0.21b	/	5.7±0.59b	/	889±189b	/
毛竹-杉木混交林 Mixed bamboo and Chinese fir forest	26.5±1.93ab	0.82	2.8±0.15b	8.6±0.61	3.5±0.12b	8.4±1.75	878±214b	1092±259

数据均为数据平均值±标准差;同列不同小写字母表示不同林分在 0.05 水平差异性显著

1.2.2 叶片采集方法

于 2020 年 7 月连续晴朗 3—5 d 后的上午,用高枝剪在选取的杉木样株树冠的东南西北四个方向进行采集,每个方向采集 10 片完全伸展、完整的叶片。将采集的叶片放入编号的自封袋中,带回实验室用于叶片功能性状的测定。

1.2.3 细根采集方法

于样地内随机选取 5 个采样点,清除表面凋落物,挖取土壤剖面,用规格为 200 cm³的环刀,从表层向下按 0—10 cm,10—20 cm,20—30 cm 分层取样,将挖出的土芯装入自封袋,编号带回实验室,用于细根功能性状的测定。

1.2.4 叶片功能性状的测定

取出自封袋中的叶片,去除叶柄并清洗干净,平展后用水平仪相机拍照,获得图像,利用 Image J 软件进行叶面积、叶长和叶宽的计算。用游标卡尺(精度 0.01 mm)测定叶厚。用电子天平(精度 0.01 g)称取叶鲜重,将叶片浸于水中,在恒温 4 ℃的黑暗环境中浸泡 12 h,吸去表面水分后用电子天平称取叶片饱和鲜重。称完后将叶片放入 70 ℃的烘箱内烘干至恒重,取出称得叶干重。然后根据已经测得的指标进行其他功能性状指

标的计算。计算公式如下:

$$\text{比叶面积 [SLA/(cm}^2\text{/g)]} = \text{叶面积/叶干重}$$

$$\text{叶干物质含量 [LDMC/(g/g)]} = \text{叶干重/叶饱和鲜重}$$

$$\text{叶相对含水量 [LRWC/(%)]} = (\text{叶鲜重}-\text{叶干重})/(\text{叶饱和鲜重}-\text{叶干重})$$

$$\text{叶组织密度 [LTD/(g/cm}^3\text{)]} = \text{叶干重}/(\text{叶面积}\times\text{叶厚})$$

1.2.5 细根功能性状的测定

挑出自封袋中的根,将毛竹-杉木混交林、去竹杉木林中杉木和毛竹的根区分开来,挑选出各林分直径小于 2 mm 的杉木细根。用游标卡尺测得细根的长度,用排水法测得细根总体积。将细根放入 70 ℃ 烘箱内烘干至恒重,取出用天平称得细根干质量。根据已得数据计算出其他功能指标。计算公式如下:

$$\text{比根长 [SRL/(m/g)]} = \text{根长/根干重}$$

$$\text{细根根长密度 [RLD/(m/cm}^3\text{)]} = \text{根长/环刀体积}$$

$$\text{细根体积密度 [RVD/(g/cm}^3\text{)]} = \text{根干重/根体积}$$

$$\text{细根生物量 [B/(g/m}^2\text{)]} = \text{根干重/环刀底面积}$$

1.3 数据处理

本文采用 Origin 2018 (OriginLab, 美国) 制图,用 SPSS 22.0 (IBM, 美国) 进行数据统计分析。采用单因素方差分析比较三种林分间杉木各叶片、细根功能性状的差异性 (显著性水平为 $P < 0.05$), 再采用双因素方差分析揭示林分和土层深度及其相互作用对杉木细根功能性状的影响,并用 Pearson 相关分析分析各林分叶片、细根功能性状间的相关关系。

2 结果与分析

2.1 不同林分杉木叶片功能性状

与杉木纯林相比,混交林中杉木比叶面积增加了 $10.328 \text{ cm}^2\text{/g}$,而去竹杉木林中杉木比叶面积显著降低了 $24.995 \text{ cm}^2\text{/g}$ ($P < 0.05$)。不同林分间的叶干物质含量介于 $0.328\text{—}0.563 \text{ g/g}$ 之间,与杉木纯林相比,混交林中杉木叶干物质含量降低了 0.032 g/g ,而去竹杉木林中杉木叶干物质含量显著增加 ($P < 0.05$)。与杉木纯林相比,混交林及去竹杉木林中杉木叶相对含水量分别减少了 5.07% 、 21.37% ,且不同林分杉木叶相对含水量均存在显著差异 ($P < 0.05$)。与杉木纯林相比,混交林及去竹杉木林中杉木叶组织密度分别增加了 0.005 g/cm^3 、 0.017 g/cm^3 。说明毛竹扩张降低了杉木保存养水的能力,但是比叶面积的增加使得混交林中杉木能较好地利用光资源以进行光合作用,维持自身生长,保持一定的竞争力。

2.2 不同林分杉木细根功能性状

由表 2 可知,林分对细根比根长、细根体积密度、细根生物量以及细根根长密度都有显著影响 ($P < 0.05$),土层深度对于细根生物量和细根根长密度也有显著影响 ($P < 0.05$);林分与深度的交互作用对比根长有显著影响 ($P < 0.05$)。

与杉木纯林相比,混交林中杉木比根长在 0—20 cm 土深处增加,在 20—30 cm 土深处降低,而去竹杉木林中杉木比根长在 0—30 cm 土深处均显著降低 ($P < 0.05$)。与杉木纯林相比,混交林中各土深处的杉木根长密度、细根体积密度、细根生物量均显著降低 ($P < 0.05$);去竹杉木林中杉木细根根长密度和细根生物量在各个土层均降低,而细根体积密度在 0—20 cm 土深处降低,20—30 cm 土深处有所增加。说明为适应毛竹扩张或去除引起的竞争改变,杉木根系性状表现出响应变化。

2.3 杉木叶片、细根功能性状相关性分析

三种林分中杉木叶片、细根功能性状之间的相关关系表明,杉木纯林中杉木细根功能性状间相关性较为紧密 (表 3),而去竹杉木林 (表 4) 及混交林 (表 5) 中叶片功能性状间相关性较高。细根根长密度、细根体积密度以及细根生物量在杉木纯林中显著相关 ($P < 0.05$),叶相对含水量和叶组织密度在去竹杉木林中显著负

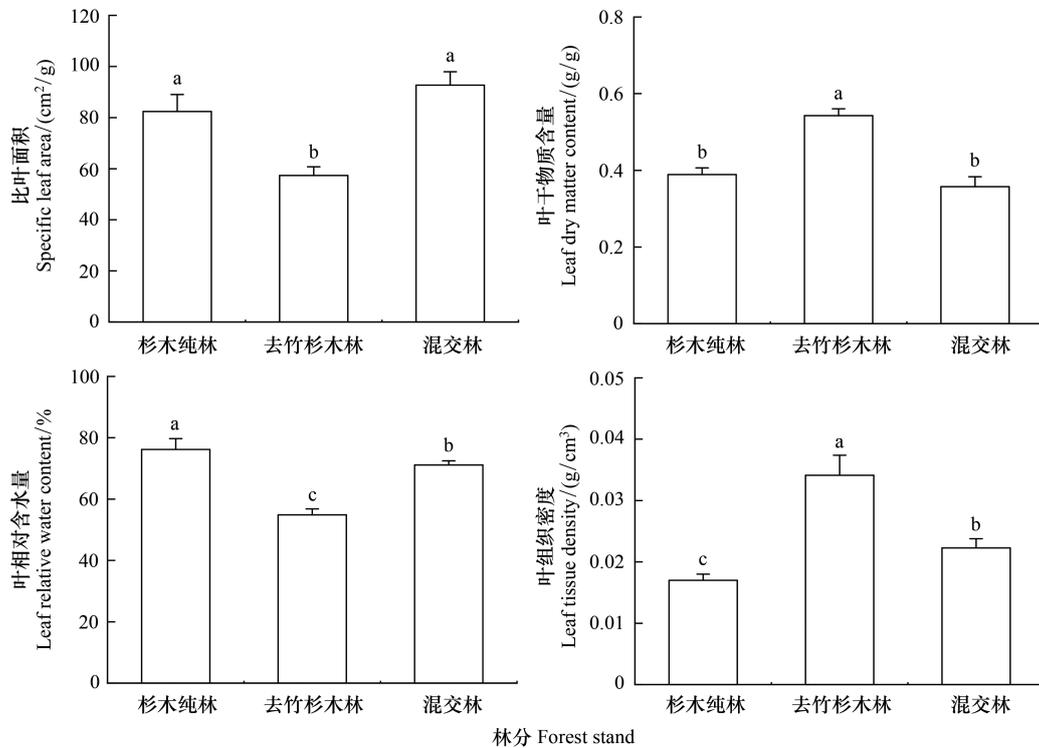


图1 不同林分中杉木叶片功能性状的变化

Fig.1 Changes of leaf functional traits of Chinese fir in different stands

不同小写字母表示不同林分间 0.05 水平差异性显著

相关($P < 0.05$), 比叶面积和叶相对含水量在混交林中呈极显著正相关关系($P < 0.01$)。

表2 林分、土层深度对细根功能性状影响的双因素方差分析

Table 2 Two-way variance analysis of the effects of stand and soil depth on functional traits of fine roots

因子 Factors	SRL/(m/g)			RLD/(m/cm ³)			RVD/(g/cm ³)			B/(g/m ²)		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P	df	F	P
林分 Forest stand	2	195.260	0.000	2	342.364	0.000	2	23.492	0.000	2	119.901	0.000
土层深度 Soil depth	2	1.934	0.173	2	16.828	0.000	2	1.193	0.326	2	19.427	0.000
林分×土层深度 Stand×Depth	4	3.232	0.036	4	1.776	0.178	4	2.426	0.086	4	1.400	0.274

SRL: 比根长 Specific root length; RLD: 细根根长密度 Fine root length density; RVD: 细根体积密度 Fine root volume density; B: 细根生物量 Fine root biomass

3 讨论

3.1 毛竹扩张对叶功能性状的影响

比叶面积反映植物对光资源的捕获能力以及环境的适应性^[17], 研究表明, 比叶面积大的植物能在自身体内积累更多营养物质, 促进自身生长发育, 在与其他植物的竞争中占据更广的生态位^[18]。本研究发现, 与杉木纯林对照相比, 混交林中杉木的比叶面积增加, 这可能是混交林中杉木生长受到毛竹的遮荫影响(表 1), 为使其在与毛竹的竞争中利用更多有限的光资源而表现的功能性状响应。而去竹杉木林中杉木比叶面积的降低可能与该林分内光资源充足有关。叶干物质含量是表征植物对养分保持能力的重要指标^[19], 钟雅琪等^[20]的研究发现, 毛竹扩张使得植物的叶干物质含量降低。本研究发现叶干物质含量在去竹杉木林中增加, 代表

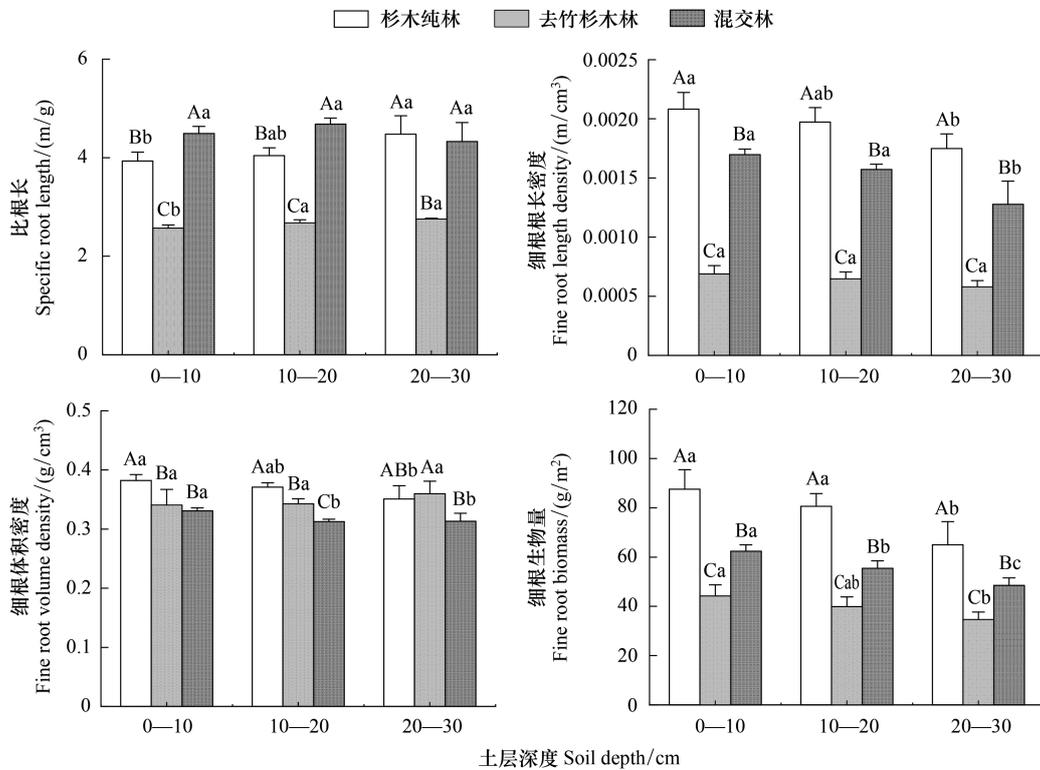


图 2 不同林分中杉木细根功能性状在 3 个土层深度的分布变化

Fig.2 Distribution of functional traits of fine roots of *Chinese fir* in different stands at three soil depths

不同大写字母代表相同土层不同林分间 0.05 水平差异性显著,不同小写字母代表相同林分不同土层间 0.05 水平差异性显著

表 3 杉木纯林中杉木叶片、细根功能性状相关关系分析

Table 3 Correlation analysis of leaf and fine root functional traits in *Chinese fir* forest

	SLA	LDMC	LRWC	LTD	SRL	RLD	RVD
LDMC	-0.72						
LRWC	0.692	0.002					
LTD	-0.915	0.939	-0.343				
SRL	0.426	-0.934	-0.358	-0.754			
RLD	-0.301	0.879	0.48	0.66	-0.991		
RVD	-0.27	0.863	0.508	0.635	-0.986	0.999*	
B	-0.321	0.889	0.461	0.676	-0.994	1.000*	0.999*

* 在置信度(双测)为 0.05 时,相关性是显著的; SLA:比叶面积 Specific leaf area; LDMC:叶干物质含量 Leaf dry matter content; LRWC:叶相对含水量 Relative leaf water content; LTD:叶组织密度 Leaf tissue density

表 4 去竹杉木林中杉木叶片、细根功能性状相关关系分析

Table 4 Correlation analysis of leaf and fine root functional traits in fir release forest after removal of bamboo

	SLA	LDMC	LRWC	LTD	SRL	RLD	RVD
LDMC	0.936						
LRWC	0.965	-0.812					
LTD	-0.969	-0.82	-1.000*				
SRL	0.361	0.011	-0.593	-0.581			
RLD	-0.139	0.218	0.393	0.379	-0.974		
RVD	-0.155	-0.492	-0.109	-0.094	0.865	-0.957	
B	-0.22	0.137	0.467	0.454	-0.989	0.997	-0.93

表 5 混交林中杉木叶片、细根功能性状相关关系分析

Table 5 Correlation analysis of leaf and fine root functional traits in mixed forest

	SLA	LDMC	LRWC	LTD	SRL	RLD	RVD
LDMC	-0.995						
LRWC	1.000**	0.997					
LTD	-0.108	0.004	-0.085				
SRL	-0.965	0.932	0.958	0.365			
RLD	-0.828	0.882	0.841	-0.468	0.652		
RVD	-0.205	0.306	0.228	-0.951	-0.059	0.719	
B	-0.681	0.753	0.698	-0.655	0.465	0.974	0.857

* * 在置信度(双测)为 0.01 时,相关性是显著的

该林分内杉木对于环境资源的利用能力较强^[4]。叶相对含水量反映植物对水分的保持能力,去竹杉木林内杉木密度较小,充足的光照加剧了杉木叶片水分的流失。生长较快的物种通常具有较高的养分含量和水分输导能力,对应较低的叶组织密度^[21],受毛竹扩张的影响,杉木生长缓慢,叶组织密度显著增加,而去竹杉木林内杉木由于恢复年限较短,叶组织密度还未得到明显变化。施宇等^[22]的研究发现叶组织密度与植物碳储备有关,组织密度的增加说明植物以慢速周转的方式生长,具有较多碳储备。研究表明,物种的叶功能性状指标对物种生存环境的变化会产生积极响应,在植被恢复早期阶段叶片具有高组织密度的特点^[23-24],这与去竹杉木林中杉木叶片特点较一致。

3.2 毛竹扩张对细根功能性状的影响

林木细根是吸收水分、养分的重要器官^[25]。根系吸收水分和养分的能力由比根长决定,大部分研究表明植物能通过增加比根长,从而增强根系吸收水分和养分的能力^[16]。有研究发现毛竹会在与其他树种的竞争中调整其细根分布的格局,占据混交林中营养丰富的土壤表层^[26]。本研究中,毛竹扩张显著增加了表层土壤中杉木的比根长,说明杉木在受到毛竹竞争影响时具有自我调节能力,与植物在面对严酷挑战时有对自身特征调整的潜力相符^[27],表现为根系功能性状响应。瞿欢欢等^[28]关于毛竹扩张对桫欏(*Alsophila spinulosa*)根系影响的试验也发现毛竹扩张会增加自身细根生物量,以获得更多水分、养分等资源。相反,去竹杉木林内杉木比根长与对照相比显著降低,这与采伐毛竹后竞争减少有关。由于本试验仅采伐了毛竹地上部分,因此去竹杉木林中残留的毛竹根系仍会对杉木细根生长产生影响,杉木细根生物量随着土层深度的增加而减少,表明杉木细根在各个土层吸收养分及水分能力均被毛竹所限制,尤其是在表层土壤中其获得资源的能力受到抑制,导致杉木生长比对照较弱(表 1),这与前人的研究结果相同^[29]。混交林中毛竹根系发达,地下杉木根系生长发育长期受到抑制,导致杉木个体生长缓慢,毛竹采伐后,林地土壤温度、含水量等环境因子得到改善,促进了杉木根系对养分和水分的吸收,因此杉木根系会得到一定程度上的补偿生长,验证本研究结果中去竹杉木林内杉木细根体积密度有所增加,说明伐除毛竹后杉木生长得以逐渐恢复。

3.3 杉木叶片、细根功能性状的相关性

植物功能性状是连接植物与环境的纽带,与生态系统密切相关^[30]。在植物性状中,叶功能性状反映植物对资源的获取、利用能力^[31];根功能性状则反映植物吸收水分以及养分的能力。本研究中,多种性状间关系紧密。比叶面积和叶相对含水量在混交林中呈正相关,混交林中杉木长期处于遮荫环境中,可能减缓其叶片的蒸腾速率,降低植物内部水分散失^[32],而杉木通过增加比叶面积来适应生境的变化,从而应对混交林中竞争较大的环境。叶相对含水量和叶组织密度在混交林去除毛竹后的林分中呈负相关,说明伐除毛竹后杉木叶对水分的保持能力随叶组织密度增加而降低^[22]。杉木纯林中细根根长密度、细根体积密度以及细根生物量呈正相关,说明杉木纯林中地下细根生长相关性较高,杉木纯林中资源较为丰富,使得杉木细根生长较好,增强杉木对水分及养分的吸收能力,杉木生长好(表 1)。

4 结论

杉木响应毛竹扩张及伐除表现为其叶片、根系性状具有一定的可塑性。杉木在与毛竹的竞争中会试图通过增加比叶面积和比根长,提高自身竞争力,以适应适应毛竹扩张引起的空间、资源竞争的变化,使其在毛竹占优势的竹杉混交林中可维持一定的生长。但是毛竹的扩张使杉木叶干物质含量、细根根长密度、细根体积密度以及生物量均显著下降,引起其获得养分以及保养能力显著下降,导致杉木生长逐渐变缓,长期处于被毛竹压制的状态。去竹杉木林的林分中,由于毛竹伐除年限较短,叶、根功能性状与毛竹纯林相比尚未表现出明显的变化差异,但是林内密度及竞争环境的改变使得杉木生长被压制的状况得到了缓解。

参考文献(References):

- [1] 夏梦洁, 王晓霞, 郝珉辉, 赵秀海, 张春雨. 吉林蛟河针阔混交林功能性状分布格局及其对地形因素的响应. 生态学报, 2021, 41(7): 2794-2802.
- [2] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 2015, 45(4): 325-339.
- [3] Yang L M, Han M, Zhou G S, Li J D. The changes in water-use efficiency and stoma density of *Leymus chinensis* along Northeast China Transect. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(1): 16-23.
- [4] 张慧文, 马剑英, 孙伟, 陈发虎. 不同海拔天山云杉叶功能性状及其与土壤因子的关系. 生态学报, 2010, 30(21): 5747-5758.
- [5] 张小全, 吴可红. 森林细根生产和周转研究. 林业科学, 2001, 37(3): 126-138.
- [6] Farrish K W. Spatial and temporal fine-root distribution in three Louisiana forest soils. *Soil Science Society of America Journal*, 1991, 55(6): 1752-1757.
- [7] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.
- [8] 蔡春菊, 范少辉, 刘希珍, 刘广路. 毛竹向杉木林扩展过程中细根适应策略. 生态学杂志, 2019, 38(4): 967-972.
- [9] 程明圣, 邹娜. 毛竹扩张对森林生态的影响及其管控研究进展. 江汉大学学报·自然科学版, 2021, 49(3): 49-55.
- [10] Okutomi K, Shinoda S, Fukuda H. Causal analysis of the invasion of broad-leaved forest by bamboo in Japan. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7(5): 723-728.
- [11] 刘骏, 杨清培, 宋庆妮, 余定坤, 杨光耀, 祁红艳, 施建敏. 毛竹种群向常绿阔叶林扩张的细根策略. 植物生态学报, 2013, 37(3): 230-238.
- [12] Yan Y J, Xia M P, Fan S H, Zhan M C, Guan F Y. Detecting the competition between Moso bamboos and broad-leaved trees in mixed forests using a terrestrial laser scanner. *Forests*, 2018, 9(9): 520.
- [13] 白尚斌, 周国模, 王懿祥, 梁倩倩, 陈娟, 程艳艳, 沈蕊. 毛竹入侵对常绿阔叶林主要树种的化感作用研究. 环境科学, 2013, 34(10): 4066-4072.
- [14] 童冉, 周本智, 姜丽娜, 曹永慧, 葛晓改, 杨振亚. 毛竹入侵对森林植物和土壤的影响研究进展. 生态学报, 2019, 39(11): 3808-3815.
- [15] 刘广路, 范少辉, 蔡春菊, 刘希珍. 毛竹向撂荒地扩展过程中叶功能性状变化. 南京林业大学学报·自然科学版, 2017, 41(2): 41-46.
- [16] 沈蕊, 白尚斌, 周国模, 王懿祥, 王楠, 温国胜, 陈娟. 毛竹种群向阔叶林扩张的根系形态可塑性. 生态学报, 2016, 36(2): 326-334.
- [17] Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 1999, 143(1): 155-162.
- [18] te Beest M, Esler K J, Richardson D M. Linking functional traits to impacts of invasive plant species: A case study. *Plant Ecology*, 2015, 216(2): 293-305.
- [19] 祁建, 马克明, 张育新. 北京东灵山不同坡位辽东栎(*Quercus liaotungensis*)叶属性的比较. 生态学报, 2008, 28(1): 122-128.
- [20] 钟雅琪, 钟全林, 李宝银, 余华, 徐朝斌, 程栋梁, 乐新贵, 郑文婷. 毛竹扩张对亚热带常绿阔叶林主要树种叶结构型性状的影响. 生态学报, 2020, 40(14): 5018-5028.
- [21] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [22] 施宇, 温仲明, 龚时慧. 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化. 生态学报, 2011, 31(22): 6805-6814.
- [23] 张仕豪, 熊康宁, 张俞, 季传泽, 马学威, 赖佳丽, 闵小莹. 典型石漠化生态系统演替过程优势植物种叶片功能性状特征及影响因素. 生

- 态环境学报, 2019, 28(11): 2165-2175.
- [24] 张增可, 郑心炫, 林华贞, 林欣, 黄柳菁. 海岛植物不同演替阶段植物功能性状与环境因子的变化规律. 生态学报, 2019, 39(10): 3749-3758.
- [25] Comeau P G, Kimmins J P. Above- and below-ground biomass and production of lodgepole pine on sites with differing soil moisture regimes. *Canadian Journal of Forest Research*, 1989, 19(4): 447-454.
- [26] 杨顺尧, 刘苑秋, 郭圣茂, 高茜茜, 郭锦荣, 张田宁. 毛竹扩张对庐山日本柳杉细根生物量空间分布的影响. 江苏农业科学, 2019, 47(14): 178-181.
- [27] García-Cervigón A I, García-López M A, Pistón N, Pugnaire F I, Olano J M. Co-ordination between xylem anatomy, plant architecture and leaf functional traits in response to abiotic and biotic drivers in a nurse cushion plant. *Annals of Botany*, 2021, 127(7): 919-929.
- [28] 瞿欢欢, 邓洪平, 梁盛, 刘邦友, 程莅登. 毛竹扩张对濒危植物桫欏根系形态可塑性的影响. 生态学报, 2020, 40(4): 1219-1227.
- [29] Tang X L, Fan S H, Qi L H, Guan F Y, Liu G L, Du M Y. Effects of understory removal on root production, turnover and total belowground carbon allocation in Moso bamboo forests. *iForest-Biogeosciences and Forestry*, 2015, 9(2): 187-194.
- [30] Lienin P, Kleyer M. Plant trait responses to the environment and effects on ecosystem properties. *Basic and Applied Ecology*, 2012, 13(4): 301-311.
- [31] Vendramini F, Díaz S, Gurvich D E, Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, 2002, 154(1): 147-157.
- [32] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S, Vose J M, Volin J C, Gresham C, Bowman W D. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia*, 1998, 114(4): 471-482.