

DOI:10.12171/j.1000-1522.20190290

## 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

吴义远<sup>1</sup> 董文渊<sup>1</sup> 刘培<sup>2</sup> 张孟楠<sup>2</sup> 谢泽轩<sup>3</sup> 田发坤<sup>3</sup>

(1. 西南林业大学箬竹研究院, 云南 昆明 650224; 2. 西南林业大学林学院, 云南 昆明 650224;  
3. 云南省昭通市大关县林业和草原局, 云南 昭通 657000)

**摘要:**【目的】为探究箬竹秆对不同土壤水分和养分条件的适应策略, 本论文研究了不同土层厚度生境中的天然箬竹林竹秆解剖结构变化规律, 旨在为箬竹工艺材用林培育提供理论指导。【方法】采用冗余分析与蒙特卡洛检验方法, 分析了3种土层深度0~40 cm、0~80 cm和0~120 cm箬竹林竹秆解剖结构特征与土壤养分、水分的关系。【结果】(1)随着土壤水分和养分含量的递增, 箬竹竹秆基本组织比量、维管束密度呈现显著递减的趋势( $P < 0.05$ ); 而输导组织比量, 纤维组织比量, 维管束长、宽表现出明显递增的趋势( $P < 0.05$ )。即与中土层及厚土层生境相比较, 薄土层竹秆维管束产生了形状小、密度大的重要适应特征。(2)3种土层厚度生境中, 薄土层生境箬竹竹秆组织比量和维管束大小的变异系数及可塑性指数均为最大。即与中土层及厚土层生境相比较, 薄土层生境中竹秆维管束以更强的调节能力来适应低水分、养分的环境。(3)土壤水分和养分因子对箬竹竹秆解剖结构有着显著影响( $P < 0.05$ ), 单一土壤因子对箬竹竹秆解剖结构影响的重要性大小排序为全K > 水解N > 速效K > 有效P > 全P > 全N > 含水量 > 有机碳 > 酸碱度。【结论】土壤水分和养分含量的不同是影响箬竹竹秆的解剖结构可塑性的根本原因, 解剖结构可塑性使得箬竹在不同土层厚度生境中形成适应性差异, 竹秆维管束的大小和密度呈现的明显可塑性, 是箬竹对土壤因子产生的重要适应特征。竹秆解剖特征及其适应可塑性对箬竹适应土层厚度异质性具有重要生态作用。

**关键词:** 土壤水分; 土壤养分; 竹秆解剖结构; 可塑性; 箬竹

**中图分类号:** S759.1<sup>+</sup>5; S718.51<sup>+</sup>6 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2020)04-0080-11

**引文格式:** 吴义远, 董文渊, 刘培, 等. 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 [J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(4): 80-90. Wu Yiyuan, Dong Wenyuan, Liu Pei, et al. Anatomical characteristics and adaptability plasticity of *Qiongzhusua tumidinoda* stalk under different soil water and nutrient conditions [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(4): 80-90.

### Anatomical characteristics and adaptability plasticity of *Qiongzhusua tumidinoda* stalk under different soil water and nutrient conditions

Wu Yiyuan<sup>1</sup> Dong Wenyuan<sup>1</sup> Liu Pei<sup>2</sup> Zhang Mengnan<sup>2</sup> Xie Zexuan<sup>3</sup> Tian Fakun<sup>3</sup>

(1. Institute of Qiong Bamboo of Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China;

2. College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China;

3. Daguang County Forestry and Grassland Administration, Zhaotong 657000, Yunnan, China)

**Abstract:** [Objective] This paper aims to explore adaptive strategies of natural *Qiongzhusua tumidinoda* stalk under different soil water and nutrient conditions. We studied the changes of stalk anatomical structure of *Q. tumidinoda* in habitats with different soil thickness to provide theoretical guidance for the cultivation of processing timber forest of *Q. tumidinoda*. [Method] In this paper, we used redundant analysis and Monte Carlo test methods to analyze the relationship between stalk anatomical structure characteristics of *Q.*

收稿日期: 2019-07-15 修回日期: 2019-09-21

基金项目: 林业公益性行业科研专项(201204103), 中央财政林业科技推广示范项目(【2018】TG14号)。

第一作者: 吴义远. 主要研究方向: 森林生态. Email: 1148311123@qq.com 地址: 650224 云南省昆明市盘龙区白龙寺 300 号西南林业大学箬竹研究院。

责任作者: 董文渊, 博士, 教授. 主要研究方向: 竹类无性系种群生态学. Email: wydong6839@sina.com 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

*tumidinoda* and soil nutrients and water in three soil layers of thin soil (0–40 cm), medium soil (0–80 cm) and thick soil layer (0–120 cm). [Result] (1) With the increase of soil moisture and nutrient content, the stalk anatomy of *Q. tumidinoda* had a significant decreasing trend of basic tissue ratio and vascular bundle density ( $P < 0.05$ ). The ratio of transmission tissue, fiber tissue, length and width of vascular bundle showed an obvious increasing trend ( $P < 0.05$ ), i.e. compared with the habitats in medium and thick soil layers, the vascular bundles of bamboo stalk in thin soil layers had important adaptability characteristics of small shape and large density. (2) Among three types of soil thickness habitats, the variation coefficient and plasticity index of *Q. tumidinoda* stalk tissue proportions and vascular bundle size in thin soil habitats were the largest, i.e. compared with the habitats in medium and thick soil layers, the vascular bundles of bamboo stalk in the habitats with thin soil layers had stronger regulation ability to adapt to the environment with low moisture and nutrients. (3) The stalk anatomical structure of *Q. tumidinoda* was affected by different degrees of soil moisture and nutrients ( $P < 0.05$ ). Significance of single soil factor on the stalk anatomical structure of *Q. tumidinoda* was sequentially followed as total potassium > hydrolyzed potassium > available potassium > available phosphorus > total phosphorus > total nitrogen > water content > organic carbon > pH. [Conclusion] The difference in soil moisture and nutrient content is the root cause of stalk anatomical plasticity of *Q. tumidinoda*. Stalk anatomical plasticity makes *Q. tumidinoda* forming adaptive differences in different soil thickness habitats. The obvious plasticity of the size and density of bamboo vascular bundles is an important adaptation characteristic of *Q. tumidinoda* to soil factors. Anatomical characteristics of bamboo stalks and their adaptation plasticity play an important ecological role in adapting *Q. tumidinoda* to soil thickness heterogeneity.

**Key words:** soil moisture; soil nutrient; bamboo stalk anatomy; plasticity; *Qiongzhusua tumidinoda*

结构为植物生理功能发挥的基础,结构和功能的统一为植物适应异质生境的生物学基础,植物生态解剖学是采用植物形态解剖学的实验方法,对生长在不同生境中的植物或演替系列中的优势种进行研究,以探讨其在外形态特征和内部显微结构动态变化的规律以及功能相互变化的科学<sup>[1]</sup>。植物器官的解剖结构、生理功能存在着密切联系的关系,在长期适应环境的过程中,植物的叶、秆、枝等器官的解剖结构皆表现出了明显的可塑性变化<sup>[2-4]</sup>。研究表明,在不同的土壤水分和养分条件下,植物茎、枝可通过改变其木质部和韧皮部形态结构,从而对土壤水肥条件差异作出相应的反映<sup>[5-7]</sup>。木质部栓塞是限制植物正常生长发育的重要因素之一<sup>[8-9]</sup>,植物的抗栓塞能力与其木质部导管直径及导水率大小有直接关系,一般认为同一植物内木质部导管直径越小,导水率越大,抗栓塞能力则越高<sup>[10-12]</sup>。研究表明,在相同水分条件下,植物茎、秆木质部导管直径和导水率均低于根且不易发生栓塞<sup>[13-14]</sup>。因此研究植物茎的解剖结构特征及其适应可塑性具有重要意义。竹类植物因其克隆生长特性而与其他植物不同,具有特异性,因此在异质生境中产生很强的适应能力<sup>[15]</sup>。目前竹类植物生态适应性研究主要集中于竹类植物秆、枝在异质环境中的形态可塑性和生理可塑性方面<sup>[16-21]</sup>,针对竹类植物秆、枝解剖结构环境塑性响应

对策的研究较少,只是集中在竹子茎秆、枝木质部解剖结构与海拔及坡向<sup>[22]</sup>、水分<sup>[23]</sup>、光合作用<sup>[24]</sup>等方面。

箬竹 (*Qiongzhusua tumidinoda*) 是禾本科 (Gramineae) 箬竹属植物,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<sup>[25]</sup>。箬竹秆环极度突起,是制作手杖、竹工艺品、圆竹家具和庭园绿化的佳品<sup>[26]</sup>。箬竹笋味甘鲜嫩、营养丰富,是云南省传统出口的创汇大宗商品,其笋干、盐渍笋及清水笋长期畅销日本及港澳台地区<sup>[27]</sup>。近年来,随着箬竹笋、材市场价格的大幅度上升,天然箬竹林开发过度,使得箬竹种群加速退化<sup>[28]</sup>。目前关于箬竹生态适应性相关研究主要在立地类型及质量划分<sup>[29]</sup>,不同水分条件下箬竹地下茎的形态可塑性<sup>[30]</sup>,不同容器材质、规格对箬竹容器苗生长的影响等方面<sup>[31]</sup>,关于箬竹竹秆的形态解剖结构环境塑性响应规律的研究尚未见报道。本文通过不同水分、养分条件下箬竹秆解剖结构塑性变化规律的研究,阐明箬竹秆形态塑性变化的结构基础及其影响因子,揭示箬竹秆形态变异的环境作用机制,为工艺材用林培育提供理论基础及技术指导。

## 1 研究地概况与研究方法

### 1.1 研究地概况

实验地位于云南省大关县木杆镇银吉村徐家湾

(28°06'43" ~ 28°06'56"N、103°58'02" ~ 103°59'40"E), 海拔 1 310 ~ 1 340 m, 属于中温带大陆性气候, 年平均温度 10.5 °C, 最高温度 29 °C, 最低温度 -10 °C, 年平均降水量 1 200 mm, 年平均蒸发量 1 076 mm, 相对湿度 85%。土壤呈酸性, 以黄壤土为主, 成土母岩以页岩为主, 土壤深度 15 ~ 120 cm。其上层乔木有钝齿木荷 (*Schima crenata*)、扁刺锥 (*Castanopsis platyacantha*)、白檀 (*Symplocos paniculata*) 等, 林分郁闭度 0.2 ~ 0.5, 林下植物有卷柏 (*Selaginella tamariscina*)、粗齿冷水花 (*Pilea sinofasciata*)、楼梯

草 (*Elatostema involucreatum*) 等, 盖度约 30% 左右。

## 1.2 研究方法

### 1.2.1 野外调查采样

2018 年 4 月, 调研并选取了竹林结构基本一致的 3 种类型的 10 m × 10 m 样地, 3 种样地立地条件见表 1。在每个样地内随机抽取具有代表性的秆龄 2 年的箬竹各 3 株作为样株, 每株从竹秆 2/3 秆高处截取一段 2 ~ 2.5 cm 左右 (节间中部) 作为实验材料, 立即放入 70% 的 FAA 固定液固定, 带回实验室用于解剖结构分析。

表 1 3 种生境的立地条件

Tab. 1 Site conditions of the three habitats

样地类型 Sample plot type	海拔 Elevation/m	坡位 Slope position	坡向 Slope aspect	坡度 Slope degree/(°)	土层深度 Soil depth/cm
A1 薄土层 Thin soil layer	1 330	坡下部 Lower slope	半阳坡 Semi-sunny slope	28°	0 ~ 40
A2 中土层 Medium soil layer	1 326	坡下部 Lower slope	半阳坡 Semi-sunny slope	31°	0 ~ 80
A3 厚土层 Thick soil layer	1 320	坡下部 Lower slope	半阳坡 Semi-sunny slope	29°	0 ~ 120

采用五点取样法分别在每个样地上设置 5 个 1 m × 1 m 的采样点, 除去土壤表面凋落物并挖掘土壤剖面, 分别采集 0 ~ 10 cm、10 ~ 20 cm 和 20 ~ 30 cm 的土层土壤样品。踢除石砾和根系等杂物, 采用四分法均匀混合后装入布质土壤袋中, 立即带往实验室进行土壤理化性质分析。

### 1.2.2 指标测量

将取回的竹秆材料用 20% 的乙二胺软化后, 按石蜡切片法制成蜡块, 切片厚度 8 ~ 15 μm。使用间苯三酚-盐酸溶液染色, 丙三醇封片。Nikon E100 光学显微镜下观察拍照, D3K-MS 测量组织比量、维管束大小及密度的测量。

解剖结构组成: 4 倍下, 在电脑中找到具有代表性的视野进行拍照并观察。

组织比量: 10 倍下, 在电脑中使用网格法统计纤维组织、基本组织和输导组织所占的网格比例, 得到试样的组织比量。

维管束大小: 10 倍下, 在电脑中测量维管束长度 (μm)、维管束宽度 (μm)。

维管束密度: 40 倍下 (视野面积 0.16 mm<sup>2</sup>), 在竹秆横切面上等距设 3 个观察点, 以每个点为圆心, 计数每个视野中维管束的数目并除以视野面积。每个视野测计 9 次, 取其算术平均值为该视野的维管束密度 (个/mm<sup>2</sup>)。

依据文献 [32] 中的土壤理化性质测定法, 土壤含水量采用烘干法测定, pH 采用电位法测定 (用蒸馏水浸提土壤)。根据文献 [33] 土壤有机质采用重铬酸钾外加热法测定, 全 N 采用凯氏定氮法测定, 水解 N 采用碱解扩散法测定, 全 P、有效 P 采用钼锑抗

比色法测定, 全 K 采用氢氧化钠熔融火焰光度计测定法, 速效 K 使用乙酸铵浸提火焰光度计法测定。每个样品进行 3 次平行重复测定。

### 1.3 数据分析

使用 Microsoft Excel 2016 对数据进行初步整理分析。使用 SPSS 17.0 进行单因素 (one-way ANOVA) 方差分析; 使用 Canoco 4.5 软件进行 RDA 排序及相关性分析。

竹秆解剖结构可塑性指标<sup>[34]</sup>:

变异系数 = 标准差/算术平均值

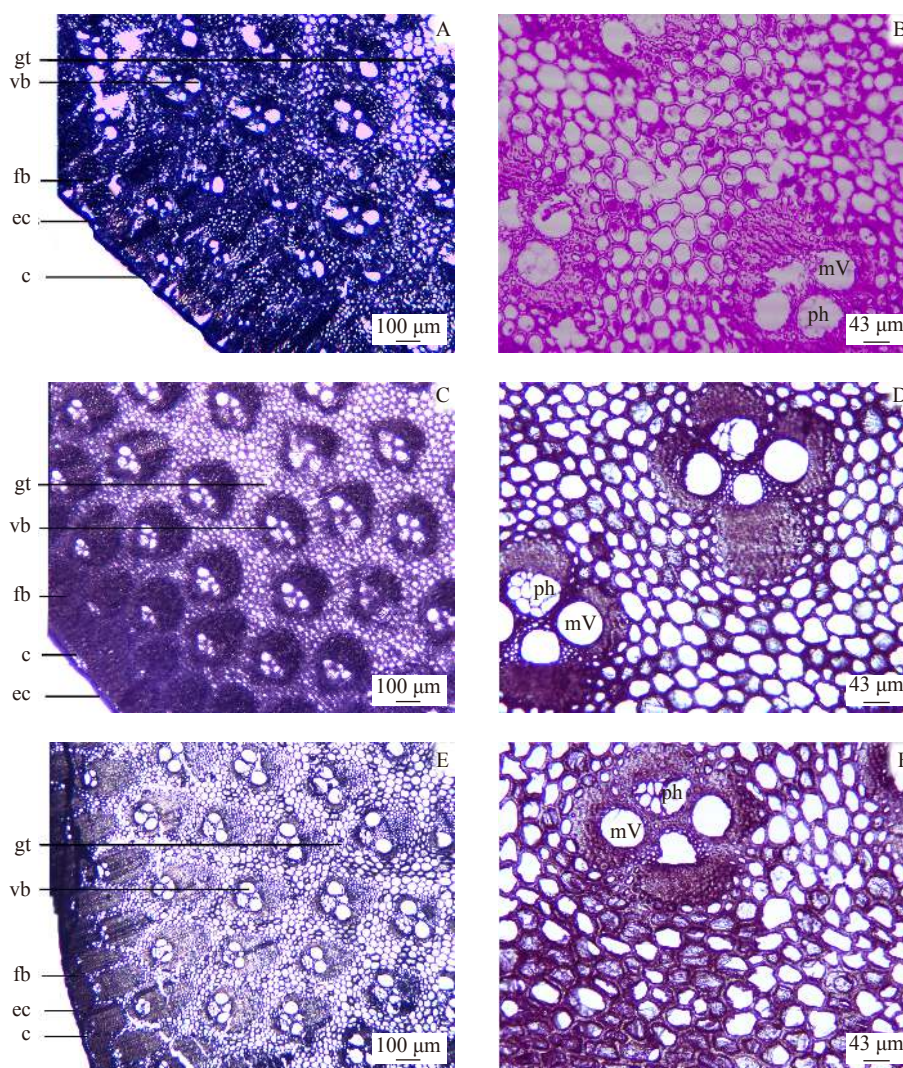
可塑性指数 = (最大值 - 最小值)/最大值

## 2 结果与分析

### 2.1 不同生境的竹秆解剖特征比较

3 种生境中, 箬竹竹秆解剖结构在组成上没有差异, 均由表皮、皮层、维管束和基本组织构成, 维管束呈分散状排列于基本组织中 (图 1)。

虽然不同生境中箬竹秆的解剖结构组成没有差异, 但各种细胞组织比量差异明显 (表 2)。具体规律表现为随着土层厚度的增加, 箬竹竹秆纤维组织、输导组织比量随之递增, 其中厚土层生境中竹秆纤维组织、输导组织比量分别比薄土层生境增加了 10.93% 和 14.65%, 差异达显著水平 ( $P < 0.05$ )。而基本组织比量呈现出随着土层厚度增加而下降的趋势, 其中厚土层和中土层生境中基本组织比量分别较薄土层生境显著下降了 1.33% 和 4.41%。不同生境, 箬竹维管束密度由高到低分别为薄土层 (A1) > 中土层 (A2) > 厚土层 (A3), 即随土层厚度增加而减少, 其降幅分别为 24.25% 和 2.46%。不同土层厚度生境



A、B 为薄土层箬竹竹秆横切面,  $\times 4, \times 10$ ; C、D 为中土层箬竹竹秆横切面,  $\times 4, \times 10$ ; E、F 厚土层箬竹竹秆横切面,  $\times 4, \times 10$ 。ec 为表皮细胞; c 为皮层; fb 为纤维束; gt 为基本组织; vb 为维管束; ph 为韧皮部; mV 为后生木质部导管。A, B, transvers section of *Qiongzhusua tumidinoda* stalk in thin soil,  $\times 4, \times 10$ ; C, D, the transvers section of *Qiongzhusua tumidinoda* stalk in moderate soil,  $\times 4, \times 10$ ; E, F, transvers section of *Qiongzhusua tumidinoda* stalk in thick soil,  $\times 4, \times 10$ ; ec, epidermis; c, cortex; fb, fiber bundle; gt, ground tissue; vb, vascular bundle; ph: phloem, mV: main xylem vessel.

图 1 不同生境箬竹竹秆解剖结构

Fig. 1 Anatomy of *Qiongzhusua tumidinoda* stalk under different habitats

表 2 不同生境箬竹竹秆组织比量及维管束解剖结构形态比较

Tab. 2 Comparison of tissue proportion and vascular bundle morphology and anatomical feature of *Qiongzhusua tumidinoda* stalk under different habitats

样地类型 Sample plot type	基本组织比量 Ground tissue proportion/%	纤维组织比量 Fiber tissue proportion/%	输导组织比量 Conducting tissue proportion/%	维管束密度/(个·mm <sup>-2</sup> ) Vascular bundle density/(number·mm <sup>-2</sup> )	维管束长度 Vascular bundle length/ $\mu\text{m}$	维管束宽度 Vascular bundle width/ $\mu\text{m}$	维管束长宽比 Vascular bundle length-width ratio
A1	73.57 $\pm$ 1.06a	20.49 $\pm$ 0.91b	5.94 $\pm$ 0.39c	6.20 $\pm$ 0.83a	293.70 $\pm$ 21.35b	264.98 $\pm$ 18.73b	1.11 $\pm$ 0.09a
A2	71.40 $\pm$ 1.03b	22.13 $\pm$ 1.04a	6.47 $\pm$ 0.42b	4.99 $\pm$ 0.55b	313.13 $\pm$ 16.42b	270.63 $\pm$ 14.03ab	1.15 $\pm$ 0.05a
A3	70.46 $\pm$ 1.81b	22.73 $\pm$ 1.79a	6.81 $\pm$ 0.43a	4.87 $\pm$ 0.63b	324.49 $\pm$ 21.92a	280.26 $\pm$ 17.92a	1.16 $\pm$ 0.10a

注: 不同小写字母表示同一指标在不同类型样地的  $P < 0.05$  水平上差异显著。Note: different lowercase letters indicate that the difference of same index in different sample plot types is significant at  $P < 0.05$  level.

中, 箬竹维管束长度、宽度和长宽比均呈现出随着土层厚度增加而增加的趋势, 其中厚土层生境中维管束长度和宽度与薄土层生境差异显著, 而竹秆维管束长宽比在 3 个土层厚度生境中差异均不显著。

## 2.2 不同生境的竹秆解剖结构塑性特征比较

计算 3 种生境的竹秆解剖结构变异系数及可塑性指数(表 3), 结果表明, 随着土层厚度的增加, 箬竹竹秆基本组织比量和纤维组织比量的变异系数和

表3 不同生境箬竹解剖结构变异系数和可塑性指数

Tab. 3 Variation coefficients and plasticity indexes of *Qiongzhueta tumidinoda* under different habitats

指标 Index	A1		A2		A3	
	变异系数 Variation coefficient	可塑性指标 Plasticity index	变异系数 Variation coefficient	可塑性指标 Plasticity index	变异系数 Variation coefficient	可塑性指标 Plasticity index
基本组织比量 Ground tissue proportion	0.013	0.051	0.014	0.053	0.026	0.068
纤维组织比量 Fiber tissue proportion	0.045	0.144	0.047	0.162	0.080	0.196
输导组织比量 Conducting tissue proportion	0.066	0.212	0.065	0.184	0.063	0.182
维管束密度 Vascular bundle density	0.134	0.426	0.110	0.275	0.129	0.318
维管束长度 Vascular bundle length	0.073	0.252	0.052	0.210	0.066	0.206
维管束宽度 Vascular bundle width	0.071	0.246	0.052	0.164	0.064	0.212

可塑性指数均随之递增;但输导组织比量的变异系数和可塑性指数则表现出随土层递增而递减的趋势。比较3种生境中的维管束可以得出,薄土层生境的维管束大小和密度的变异系数和可塑性指数均最大。

### 2.3 不同生境土壤因子的比较

表4为3种生境的0~30 cm土层的土壤理化性质。由表4可知,同一生境不同土层深度情况下,除了酸碱度无明显规律,土壤水分和土壤养分均呈现出随着土层深度的增加而降低的趋势。在薄土层(A1)生境中,0~10 cm土层中的含水量、有机质、全N、水解N、全P、速效P、全K含量较10~20 cm和20~30 cm土层分别显著减少了39.49%和51.53%、15.90%和50.64%、19.62%和14.11%、20.74%和37.63%、13.79%和28.00%、9.68%和19.05%、32.18%和17.43%。速效K含量分别减少了5.20%和7.03%。在中土层(A2)生境中,0~10 cm土层中的含水量、有机质、全N、水解N、全P、速效P、全K、速效K含量较10~20 cm和20~30 cm土层分别减少了33.38%和16.30%、2.08%和49.74%、21.65%和11.88%、18.93%和36.53%、14.29%和30.00%、6.67%和3.42%、11.32%和10.35%、6.52%和37.79%。在厚土层(A3)生境中,0~10 cm土层中的含水量、有机质、全N、水解N、全P、速效P、全K、速效K含量较10~20 cm和20~30 cm土层分别减少了14.80%和36.10%、14.13%和43.76%、22.15%和10.97%、12.06%和18.29%、15.38%和24.24%、2.82%和4.35%、9.79%和14.07%、4.87%和48.85%。

同一土层中土壤pH与不同土层厚度的生境无明显关系,而土壤水分和养分含量在不同生境中均呈现出随土层厚度增加而增加的趋势。其具体表现为,在0~10 cm土层中,厚土层(A3)生境中的土壤

含水量、有机质、全N、水解N、全P、速效P、全K、速效K含量较薄土层(A1)和中土层(A2)分别增加了17.95%和3.49%、9.36%和12.34%、6.10%和8.44%、9.65%和21.60%、10.26%和17.14%、2.82%和19.13%、7.78%和21.75%、23.69%和36.96%。在10~20 cm土层中,厚土层(A3)生境中的土壤含水量、有机质、全N、水解N、全P、速效P、全K、速效K含量较薄土层(A1)和中土层(A2)分别增加了25.54%和11.70%、3.25%和22.19%、5.48%和6.08%、16.71%和23.35%、9.09%和16.67%、6.67%和21.74%、9.34%和16.35%、25.02%和54.26%。在20~30 cm土层中,厚土层(A3)生境中的土壤含水量、有机质、全N、水解N、全P、速效P、全K、速效K含量较薄土层(A1)和中土层(A2)分别增加了7.64%和26.06%、6.45%和8.46%、37.46%和12.26%、16.00%和14.29%、5.76%和18.97%、5.41%和13.26%、9.09%和38.75%。

### 2.4 箬竹竹秆解剖结构与土壤因子的相关关系

表5为土壤因子对箬竹竹秆解剖结构的差异性解释量,竹秆解剖结构在前两轴9种土壤因子(第I轴为96.5%、第II轴为3.2%)能累计解释竹秆解剖结构的99.8%。表明前两轴能够反映箬竹竹秆解剖结构与土壤因子关系的绝大部分信息,且其信息主要由第I轴决定。

土壤含水量、有机碳、全N、水解N、全K、速效K、全P和有效P的箭头连线皆较长(图2),表明其土壤因子可以较好的解释竹秆解剖结构的差异,这与表6的分析相一致。其中土壤含水量、全N与维管束宽度,全K与维管束长度、纤维组织比量和输导组织比量,有机碳和基本组织比量、维管束密度的夹角小且方向基本一致,呈显著正相关,说明土壤含水量、全N对维管束宽度存在显著正效应。全K是影

表 4 不同生境 0~30 cm 土层的土壤水分、养分含量

Tab. 4 Contents of soil moisture and nutrients in 0~30 cm soil layer under different habitats

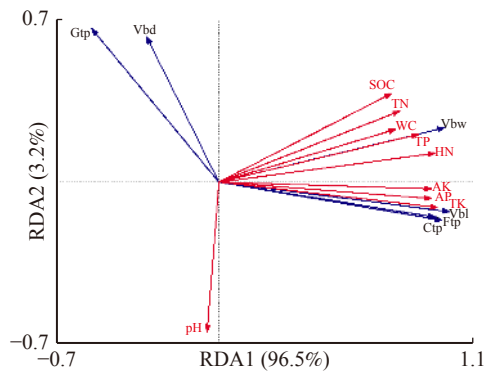
样地类型 Sample plot type	土层厚度 Soil thickness/cm	pH	含水率 Water content/%	有机质 Organic matter/(g·kg <sup>-1</sup> )	全氮 Total nitrogen/(g·kg <sup>-1</sup> )	水解氮 Hydrolyzed nitrogen/(mg·kg <sup>-1</sup> )	全磷 Total phosphorus/(g·kg <sup>-1</sup> )	有效磷 Available phosphorus/(mg·kg <sup>-1</sup> )	全钾 Total potassium/(g·kg <sup>-1</sup> )	速效钾 Available potassium/(mg·kg <sup>-1</sup> )
A1	0~10	3.53 ± 0.09Cb	16.32 ± 0.70Ab	47.17 ± 1.46Ac	4.23 ± 0.04Ac	226.10 ± 16.00Ac	0.29 ± 0.01Ab	2.79 ± 0.03Ac	21.15 ± 1.94Ab	107.08 ± 1.39Ac
	10~20	3.90 ± 0.19Aa	11.70 ± 1.28Bb	39.67 ± 0.45Bb	3.40 ± 0.11Bb	179.20 ± 3.40Bb	0.25 ± 0.02Bc	2.52 ± 0.03Bb	20.05 ± 0.84Ac	72.62 ± 4.61Bc
	20~30	3.78 ± 0.04Bc	10.77 ± 0.35Bb	19.58 ± 1.78Cb	2.92 ± 0.19Cb	130.20 ± 4.30Cc	0.18 ± 0.01Cc	2.04 ± 0.01Cc	18.64 ± 0.75Ab	60.31 ± 1.62Cc
A2	0~10	3.68 ± 0.03Ca	19.89 ± 0.24Aa	53.81 ± 0.57Ab	4.62 ± 0.09Ab	288.40 ± 6.40Ab	0.35 ± 0.03Ab	3.45 ± 0.03Ab	27.03 ± 1.40Ab	169.85 ± 2.71Ab
	10~20	3.89B ± 0.03Ba	13.25 ± 0.60Bb	50.98 ± 2.63Ba	3.62 ± 0.18Ba	233.80 ± 6.20Ba	0.30 ± 0.02Bb	3.22 ± 0.11Ba	23.97 ± 0.98Bb	158.77 ± 8.41Bb
	20~30	4.03 ± 0.02Aa	11.09 ± 0.70Ca	26.48 ± 0.64Ba	3.19 ± 0.05Ca	148.40 ± 1.70Cb	0.21 ± 0.02Cb	3.11 ± 0.09Bb	21.49 ± 0.68Ca	98.46 ± 1.15Cb
A3	0~10	3.74 ± 0.6Ca	20.61 ± 0.94Aa	59.37 ± 0.06Aa	4.92 ± 0.04Aa	319.20 ± 16.30Aa	0.39 ± 0.03Aa	3.55 ± 0.40Aa	29.31 ± 4.66Aa	222.57 ± 3.25Aa
	10~20	4.09 ± 0.02Aa	17.56 ± 0.57Ba	52.69 ± 0.34Ba	3.83 ± 0.05Ba	280.70 ± 1.10Ba	0.33 ± 0.02Ba	3.45 ± 0.04Aa	26.44 ± 1.43ABa	211.74 ± 10.82Aa
	20~30	3.90 ± 0.04Bb	11.22 ± 1.36Ca	28.67 ± 1.02Ca	3.41 ± 0.12Ca	237.30 ± 6.50Ca	0.25 ± 0.01Ca	3.30 ± 0.11Ba	22.72 ± 0.97Ba	108.31 ± 2.01Ba

注:不同大写字母表明同一生境不同土层之间差异显著( $P < 0.05$ ),不同小写字母表明同一土层之间差异显著( $P < 0.05$ )。Notes: different capital letters indicate significant difference in different soil layers of the same sample plot at  $P < 0.05$  level, different lowercase letters indicate significant difference in different sample plots for the same soil layer at  $P < 0.05$  level.

表 5 笋竹竹秆解剖结构 RDA 排序的特征值及累积解释量

Tab. 5 Eigenvalues and cumulative interpretation quantity of RDA ordination of anatomy of *Qiongzhueta tumidimoda* stalk

排序轴 Sorting axis	第一轴 First axis	第二轴 Second axis	第三轴 Third axis	第四轴 Fourth axis
特征解释量 Characteristic interpretation quantity	0.965	0.032	0.002	0.000
特征与土壤因子相关系数 Correlation coefficients between characteristics and soil factors	1.000	1.000	1.000	1.000
特征累积解释量 Accumulative interpretation characteristics/%	96.5	99.8	100.0	100.0
特征-土壤因子关系累积解释量 Accumulative interpretation of characteristics-soil factor correlaton/%	96.5	99.8	100.0	100.0
典范特征值 Canonical eigenvalue		1.000		
总特征值 Total eigenvalue		1.000		



Gtp 为基本组织比量; Ftp 为纤维组织比量; Ctp 为输导组织比量; Vbd 为维管束密度; Vbl 为维管束长度; Vbw 为维管束宽度; WC 为含水量; pH 为酸碱度; SOC 为有机碳; TN 为全氮; HN 为水解氮; TP 为全磷; AP 为有效磷; TK 为全钾; AK 为速效钾。Gtp, ground tissue proportion; Ftp, fiber tissue proportion; Ctp, conducting tissue proportion; Vbd, vascular bundle density; Vbl, vascular bundle length; Vbw, vascular bundle width; WC, water content; pH, degree of acid or alkali; SOC, soil organic carbon; TN, total nitrogen; HN, hydrolyzed nitrogen; TP, total phosphorus; AP, available phosphorus; TK, total potassium; AK, available potassium.

图2 箬竹竹秆解剖结构与土壤因子的冗余度分析

Fig. 2 Redundancy analysis on anatomy of *Qiongzhusua tumidinoda* stalk and soil factors

响维管束长度、纤维组织比量及输导组织比量大小的主导因子。有机碳和全 N 与维管束密度呈正相关性,有机碳主要影响基本组织比量的大小。酸碱度对基本组织比量、维管束密度和维管束宽度的大小均呈现较强的负相关。含水量、全 P、水解 N、速效 K、有效 P 和全 K 均对基本组织比量和维管束密度呈现较强的负相关。这些结果表明,土壤水分和养分对竹秆的基本组织比量和维管束密度起到一定的抑制作用,而对纤维组织比量、输导组织比量、维管束长度和维管束宽度起到不同程度的促进作用。

综上所述可以看出,不同土壤因子对箬竹竹秆解剖结构的影响差异较大。土壤因子对箬竹竹秆解剖结构贡献的重要性排序依次为全 K > 水解 N > 速效 K > 有效 P > 全 P > 全 N > 含水量 > 有机碳 > 酸碱度。全 K、水解 N、速效 K、有效 P 和全 P 具有明显高于其他土壤因子的解释量,分别占总信息量的 85.3%、83.6%、80.9%、80.7% 和 71.5%,对箬竹竹秆解剖结构的形成起到了主导作用。相关性分析显示,除酸碱度外,其他 8 个土壤因子对竹秆解剖结构的影响均达到了显著水平( $P < 0.05$ ) (表 6)。

表 6 土壤因子变量解释的重要性排序和显著性检验结果

Tab. 6 Importance sort and significance test results of variable interpretation for soil factors

土壤因子 Soil factor	重要性排序 Order of importance	解释量 Interpretation quantity/%	F	P
全K Total K	1	85.3	40.647	0.002
水解N Hydrolyzed N	2	83.6	35.748	0.002
速效K Available K	3	80.9	29.642	0.002
有效P Available P	4	80.7	29.316	0.002
全P Total P	5	71.5	17.519	0.006
全N Total N	6	58.9	10.043	0.010
含水量 Water content	7	56.0	8.919	0.012
有机碳 Organic carbon	8	53.8	8.315	0.024
酸碱度 pH	9	1.60	0.117	0.818

### 3 讨 论

#### 3.1 不同土层厚度生境的箬竹竹秆解剖特征比较分析

从整体上看,同一生境不同土层深度对土壤水分和养分含量影响的差异性显著,在数量变化上呈现垂直分布规律,即随土壤层深度的增加,土壤水分和养分均随之降低。这与云雷等<sup>[35]</sup>、刘冠宏等<sup>[36]</sup>对不同生境中土壤养分垂直分布的研究结论一致。此外本论文研究得出随着土层厚度的增加,同一土层中土壤水分和养分含量随之增加,即表明厚土层生境中 0~30 cm 的品质最好,中土层次之,薄土层最差。与李晓莎等<sup>[37]</sup>对冀北山地干旱阳坡土壤厚度的

空间分布规律的研究结果一致。

木质部输送水分的效率与导管内径的大小关系密切,且呈正相关性。且导管直径与木质部栓塞发生难易密切相关,小导管不易发生栓塞<sup>[4, 38-40]</sup>。本研究结果表明,不同土壤生境对箬竹竹秆解剖存在显著影响,具体表现为随着土层厚度的递增,箬竹竹秆基本组织比量、维管束长度、宽度及长宽比均呈现出递增的趋势,纤维组织比量、输导组织比量和维管束密度呈现逐渐递减的趋势。即厚土层生境的竹秆具有更大的导管,这可能是在水分和养分资源相对丰富的条件下,为了汲取更多的水分和养分,箬竹竹秆产生了更大的导管。而在土壤水分和养分相对贫瘠的

薄土层生境中,竹秆产生了更多数量的小导管。表明箬竹产生了一种适应对策,即一方面通过减小导管内径来防止导管发生栓塞现象,另一方面通过增加导管数量从而汲取更多的水分和养分资源以维持自身的生长发育。

本研究得出土壤含水量对箬竹竹秆解剖结构的解释量高达 56.0%,表明含水量与箬竹竹秆解剖结构关系密切。这是因为含水量的增减直接导致土壤中的酶促作用以及生物化学反应强度的大小,进而改善土壤肥力的大小<sup>[41]</sup>。同时土壤养分状况作为维持土壤物质产生和生态功能的基础,其决定竹子的生长状况<sup>[42]</sup>。研究表明,C、N 添加可以增强微生物活性,促进微生物矿化速率,从而导致可利用 N 增加<sup>[43-44]</sup>。P 能增强植物的水分利用效率,进而促进植物的生长发育<sup>[45]</sup>。K 素有“品质元素”之称,有利于促进植物营养器官的生长<sup>[46-47]</sup>。本研究表明,土壤养分对箬竹竹秆解剖结构的影响均达到了显著水平( $P < 0.05$ ),其中土壤养分各指标的重要性排序依次为全 K > 水解 N > 速效 K > 有效 P > 全 P > 全 N > 含水量 > 有机碳,说明 P、K 元素对箬竹竹秆解剖结构形成作用最大,在生产上可以通过调节 P、K 含量促进其秆形建成。此外土壤 C、N、P、K 元素作为土壤肥力的物质基础,其与土壤酶活性具有紧密的联系<sup>[48]</sup>。因此为了进一步研究箬竹竹秆解剖结构与土壤因子的关系,还需要探求其与土壤酶活性之间的关系。

### 3.2 不同土壤水分、养分条件下箬竹竹秆解剖结构可塑性比较分析

变异系数和可塑性指数是衡量植物适应能力的两个指标,植物适应环境的能力与变异系数和可塑性指数成正相关性<sup>[49]</sup>,可塑性是生物增加适合度适应环境的重要策略,其中变异系数反映了生物的潜在适应能力,可塑性指数则反映了生物克服异质环境的能力<sup>[50]</sup>,变异系数和可塑性指数是反映生物适应环境的两个重要指标<sup>[51-52]</sup>,具有高可塑性的物种往往对不同生境条件具有广泛的耐受性<sup>[53]</sup>。以往研究多集中于植物茎木质部解剖结构对水分条件的适应可塑性,其中干旱条件下,植物茎木质部具有更大的导管及更高的输导组织比量<sup>[4,5,54]</sup>。而本研究发现,与中土层生境及厚土层生境相比较,薄土层生境中竹秆输导组织比量和维管束大小及密度的变异系数和可塑性指数均最大,表明薄土层生境竹秆维管束具有更大的可塑性,其具有更强的调节能力,以克服并适应低水分、养分的环境。而厚土层生境的基本组织比量和纤维组织比量最大,这可能是竹秆通过可塑性维持竹秆在高水分、养分环境下结构的稳定性而产生的对策。

## 4 结 论

土壤因子在竹秆解剖结构的发育中存在重要的作用,从竹秆解剖特征角度来看,在土壤水分和养分较低的薄土层生境中,箬竹一方面产生了不易发生栓塞的较小形态的维管束,另一方面通过扩大维管束的密度,从而适应不利的生存环境。从竹秆解剖塑性的角度来看,与水分及养分相对充足的中土层及厚土层生境相比较,薄土层生境的竹秆维管束产生了更大的塑性,具有更明显的调节作用。此外,本研究还得出 P、K 元素对箬竹竹秆解剖结构形成作用最大,在生产上可以通过调节 P、K 含量促进其秆形建成。

### 参 考 文 献

- [1] 史刚荣. 七种阔叶常绿植物叶片的生态解剖学研究[J]. *广西植物*, 2004, 24(4): 334-338.  
Shi G R. A study on ecological anatomy of leaves in 7 broad-leaved evergreen plants[J]. *Guihaia*, 2004, 24(4): 334-338.
- [2] Niu S L, Jiang G M, Wan S Q, et al. Ecophysiological acclimation to different soil moistures in plants from a semi-arid sandland[J]. *Journal of Arid Environments*, 2005, 63(2): 353-365.
- [3] 钟悦鸣,董芳宇,王文娟,等. 不同生境胡杨叶片解剖特征及其适应可塑性[J]. *北京林业大学学报*, 2017, 39(10): 53-61.  
Zhong Y M, Dong F Y, Wang W J, et al. Anatomical characteristics and adaptability plasticity of *Populus euphratica* in different habitats[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2017, 39(10): 53-61.
- [4] 木巴热克·阿尤普,伊丽米努尔,荆卫民. 不同水分处理下几种柽柳属植物幼株木质部栓塞及其解剖结构特征[J]. *北京林业大学学报*, 2017, 39(10): 42-52.  
Ayup M, Yiliminuer, Jing W M. Xlem anatomical features and native xylem embolism of several *Tamarix* spp. species seedlings under different water treatments[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2017, 39(10): 42-52.
- [5] 史刚荣,程雪莲,刘蕾,等. 扁担木叶片和次生木质部解剖和水分生理特征的可塑性[J]. *应用生态学报*, 2006, 17(10): 1801-1806.  
Shi G R, Cheng X L, Liu L, et al. Response of morphological and anatomical characteristics of *Kobresia humilis* to different habitats in watershed in alpine meadow in the Yellow River source zone[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(10): 1801-1806.
- [6] 李积兰,张海燕,李希来. 黄河上游高寒草甸矮嵩草形态解剖特征对流域生境的响应[J]. *中国草地学报*, 2018, 40(1): 99-104.  
Li J L, Zhang H Y, Li X L. Response of morphological and anatomical characteristics of *Kobresia humilis* to the different habitats in watershed in alpine meadow in the Yellow River source[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2018, 40(1): 99-104.
- [7] 辛桂亮,郑俊鸣,叶志勇,等. 秋茄次生木质部的生态解剖学研究[J]. *植物科学学报*, 2015, 33(6): 792-800.  
Xin G L, Zheng J M, Ye Z Y, et al. Ecological anatomical



- characteristics of secondary xylem in *Kandelia obovata* Sheue et al[J]. *Plant Science Journal*, 2015, 33(6): 792-800.
- [8] Choat B, Jansen S, Brodribb T J, et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought[J]. *Nature*, 2012, 491: 752-755.
- [9] 李荣, 姜在民, 张硕新, 等. 木本植物木质部栓塞脆弱性研究[J]. *植物生态学报*, 2015, 39(8): 838-848.
- Li R, Jiang Z M, Zhang S X, et al. A review of new research progress on the vulnerability of xylem embolism of wood plants[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, 39(8): 838-848.
- [10] Cochard H, Tyree M T. Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism[J]. *Tree Physiology*, 1990, 6(4): 393-407.
- [11] 张海昕, 李姝, 张硕新, 等. 4个杨树无性系木质部导管与栓塞脆弱性的关系[J]. *林业科学*, 2013, 49(5): 54-61.
- Zhang H X, Li S, Zhang S X, et al. Relationships between xylem vessel structure and embolism vulnerability in four *Populus* clones[J]. *Sci Sinica*, 2013, 49(5): 54-61.
- [12] 李荣, 党维, 蔡靖, 等. 6个耐旱树种木质部结构与栓塞脆弱性的关系[J]. *植物生态学报*, 2016, 40(3): 255-263.
- Li R, Dang W, Cai J, et al. Relationships between xylem structure and embolism vulnerability in six species of drought tolerance[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, 40(3): 255-263.
- [13] Mcelrone A J, Pockman W T, Martínez-Vilalta J, et al. Variation in xylem structure and function in stems and roots of trees to 20 m depth[J]. *New Phytologist*, 2010, 163(3): 507-517.
- [14] Domec J C, Warren J M, Meinzer F C, et al. Safety factors for xylem failure by implosion and air-seeding within roots, trunks and branches of young and old conifer trees[J]. *Iawa Journal*, 2009, 30(2): 101-120.
- [15] 施建敏, 叶学华, 陈伏生, 等. 竹类植物对异质生境的适应: 表型可塑性[J]. *生态学报*, 2014, 34(20): 5687-5695.
- Shi J M, Ye X H, Chen F S, et al. Adaptation of bamboo to heterogeneous habitat: phenotypic plasticity[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(20): 5687-5695.
- [16] 陶建平, 宋利霞. 亚高山暗针叶林不同林冠环境下华西箭竹的克隆可塑性[J]. *生态学报*, 2006, 26(12): 4019-4026.
- Tao J P, Song L X. Response of clonal plasticity of *Fargesia nitida* to different canopy conditions of subalpine coniferous forest[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(12): 4019-4026.
- [17] 杨佳俊, 董文渊, 唐海龙, 等. 坡向对水竹天然林形态可塑性的影响[J]. *西南林业大学学报*, 2015, 35(3): 20-24.
- Yang J J, Dong W Y, Tang H L, et al. The effect of slope directions morphological plasticity of *Phyllostachys heteroclada* natural forest[J]. *Journal of Southwest Forestry College*, 2015, 35(3): 20-24.
- [18] 黄慧敏, 董蓉, 钱凤, 等. 紫耳箭竹克隆形态可塑性对典型冠层结构及光环境的响应[J]. *生态学报*, 2018, 38(19): 52-62.
- Huang H M, Dong R, Qian F, et al. Response of clonal morphological plasticity of *Fargesia decurvata* to different forest canopy structures and light conditions[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(19): 52-62.
- [19] 应叶青, 魏建芬, 解楠楠, 等. 自然低温胁迫对毛竹生理生化特性的影响[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2011, 31(3): 133-136.
- Ying Y Q, Wei J F, Xie N N, et al. Effects of natural low temperature stress on physiological and biochemical properties of *Phyllostachys edulis*[J]. *Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition*, 2011, 31(3): 133-136.
- [20] 刘玉芳, 陈双林, 李迎春, 等. 竹子生理可塑性的环境胁迫效应研究进展[J]. *浙江农林大学学报*, 2014, 31(3): 473-480.
- Liu Y F, Chen S L, Li Y C, et al. Environmental stress on physiological plasticity of bamboo: a review[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2014, 31(3): 473-480.
- [21] 王丽华, 高景, 刘尉, 等. 四川慈竹生理生化指标对 SO<sub>2</sub> 胁迫的响应[J]. *四川农业大学学报*, 2017, 35(4): 547-554.
- Wang L H, Gao J, Liu W, et al. Physio-biochemical responses of *Neosinocalamus affinis* to SO<sub>2</sub> stress[J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2017, 35(4): 547-554.
- [22] 张令峰, 许海峰, 汪佑宏, 等. 不同海拔高度及坡向对毛竹解剖特征影响及其与物理力学性质关系[J]. *安徽农业大学学报*, 2009, 36(1): 77-80.
- Zhang L F, Xu H F, Wang Y H, et al. Impact on bamboo anatomical characteristics of different altitudes and slope and the relationship between them and the main physical & mechanical properties[J]. *Journal of Anhui Agricultural University*, 2009, 36(1): 77-80.
- [23] Saha S, Holbrook N M, Monti L, et al. Water relations of *Chusquea ramosissima* and *Merostachys clausenii* in Iguazu National Park, Argentina[J]. *Plant Physiology*, 2009, 149(4): 1992-1999.
- [24] 潘少安. 三种刚竹属竹子木质部结构及光合—水分关系研究[D]. 金华: 浙江师范大学, 2016.
- Pan S A. The xylme structure and relationship between water relations and photosynthesis in three *Phyllostachys* bamboo[D]. Jinhua: Zhejiang Normal University, 2016.
- [25] 董文渊, 黄宝龙, 谢泽轩, 等. 箬竹生长发育规律的研究[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2002, 26(3): 43-47.
- Dong W Y, Huang B L, Xie Z X, et al. The study on the growth and development rhythm of *Qiongzhusua tumidinoda*[J]. *Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition*, 2002, 26(3): 43-47.
- [26] 董文渊, 黄宝龙, 谢泽轩, 等. 箬竹开花结实特性的研究[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2001, 25(6): 30-32.
- Dong W Y, Huang B L, Xie Z X, et al. Studies on the characters of blossoming and seed bearing of *Qiongzhusua tumidinoda*[J]. *Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition*, 2001, 25(6): 30-32.
- [27] 杨奕, 董文渊, 邱月群, 等. 箬竹笋生长过程中营养成分的变化[J]. *东北林业大学学报*, 2015, 43(1): 80-82.
- Yang Y, Dong W Y, Qiu Y Q, et al. Transformation of nutritional compositions in *Chimonobambusa tumidissima* shoots during growth process[J]. *Journal of Northeast Forestry University*,

- 2015, 43(1): 80–82.
- [28] 董文渊, 邱月群, 王逸之, 等. 天然箬竹居群形态遗传多样性[J]. *东北林业大学学报*, 2016, 44(5): 101–103.  
Dong W Y, Qiu Y Q, Wang Y Z, et al. Morphological genetic diversity of natural *Qiongzhusua tumidinoda* populations[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2016, 44(5): 101–103.
- [29] 毛闻君, 董文渊. 箬竹生长立地类型划分及立地质量评价研究[D]. 昆明: 西南林学院, 2009.  
Mao W J, Dong W Y. *Qiongzhusua tumidinoda* site type classification and site quality evaluation study[D]. Kunming: Southwest Forestry College, 2009.
- [30] 董文渊, 黄宝龙, 谢泽轩, 等. 不同水分条件下箬竹无性系的生态适应性研究[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2002, 26(6): 21–24.  
Dong W Y, Hung B L, Xie Z X, et al. The ecological strategy of clonal growth of *Qiongzhusua tumidinoda* under different levels of water resource supply[J]. *Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition*, 2002, 26(6): 21–24.
- [31] 唐海龙, 董文渊, 王林昊, 等. 容器材质规格和缓释肥量对箬竹容器育苗生长的影响[J]. *西南林业大学学报*, 2016, 36(3): 38–43.  
Tang H L, Dong W Y, Wang L H, et al. Effect of different container material, container size and slow release fertilizer on the growth of container seedlings of *Qiongzhusua tumidinoda*[J]. *Journal of Southwest Forestry College*, 2016, 36(3): 38–43.
- [32] 中国科学院南京土壤所. 土壤理化性质分析[M]. 上海: 上海科技出版社, 1987.  
Nanjing Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences. *Analysis of soil physical and chemical properties*[M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1987.
- [33] 国家林业局. 森林土壤有机质的测定及碳氮比的计算: LY/T1237—1999[S]. 北京: 中国标准出版社, 1999.  
State Forestry Administration. *Determination of organic matter in forest soil and calculation carbon-nitrogen ratio: LY/T1237—1999*[S]. Beijing: China Standard Press, 1999.
- [34] Ashton P M S, Olander L P, Berlyn G P, et al. Changes in leaf structure in relation to crown position and tree size[J]. *Canadian Journal of Botany*, 2011, 76(7): 1180–1187.
- [35] 云雷, 毕华兴, 马雯静, 等. 晋西黄土区林草复合系统土壤养分分布特征及边界效应[J]. *北京林业大学学报*, 2011, 33(2): 37–42.  
Yun L, Bi H X, Ma W J, et al. Distribution characteristics and boundary effects of soil nutrient in silvopastoral system in the loess region of western Shanxi Province, northern China[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2011, 33(2): 37–42.
- [36] 刘冠宏, 李炳怡, 宫大鹏, 等. 林火对北京平谷区油松林土壤化学性质的影响[J]. *北京林业大学学报*, 2019, 41(2): 33–44.  
Liu G H, Li B Y, Gong D P, et al. Effects of forest fire on soil chemical properties of *Pinus tabulaeformis* forest in Pinggu District of Beijing[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2019, 41(2): 33–44.
- [37] 李晓莎, 许中旗, 赵娱, 等. 冀北山地干旱坡土壤厚度及土壤养分的空间异质性[J]. *河北农业大学学报*, 2018, 41(1): 24–30, 48.  
Li X S, Xu Z Q, Zhao Y, et al. Spatial heterogeneity of surface soil nutrient and soil depth in dry south-slope of North Mountain of Hebei[J]. *Journal of Hebei Agricultural University*, 2018, 41(1): 24–30, 48.
- [38] Willigen C V, Sherwin H W, Pammenter N W. Xylem hydraulic characteristics of subtropical trees from contrasting habitats grown under identical environmental conditions[J]. *New Phytologist*, 2000, 145(1): 51–59.
- [39] 林鹏, 林益明, 林建辉. 桐花树和海桑次生木质部的生态解剖[J]. *林业科学*, 2000, 36(2): 125–128.  
Lin P, Lin Y M, Lin J H, et al. Ecological anatomical characteristics of secondary xylem in *Aegiceras corniculatum* and *Sonneratia caseolaris*[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2000, 36(2): 125–128.
- [40] 解丽娜, 贡路, 朱美玲, 等. 塔里木盆地南缘绿洲土壤酶活性与理化因子相关性[J]. *环境科学研究*, 2014, 27(11): 1306–1313.  
Xie L N, Gong L, Zhu M L, et al. Soil enzyme activities and their correlation with physicochemical factors in the oasis of southern margin of Tarim Basin[J]. *Research of Environmental Sciences*, 2014, 27(11): 1306–1313.
- [41] 孙刚, 邓文鑫, 王陆军, 等. 安徽肖坑天然毛竹林生产力及其土壤养分特点[J]. *经济林研究*, 2009, 27(3): 28–32.  
Sun G, Deng W X, Wang L J, et al. Productivity and soil nutrient characteristics of natural bamboo forest in Xiaokeng, Anhui Province[J]. *Economic Forest Research*, 2009, 27(3): 28–32.
- [42] 李卉, 李宝珍, 邹冬生, 等. 水稻秸秆不同处理方式对亚热带农田土壤微生物量碳、氮及氮素矿化的影响[J]. *农业现代化研究*, 2015, 36(2): 303–308.  
Li H, Li B Z, Zou D S, et al. Effects of different treatments of rice straw on soil microbial biomass carbon, nitrogen and nitrogen mineralization in subtropical farmland[J]. *Agricultural Modernization Research*, 2015, 36(2): 303–308.
- [43] 闫国永, 王晓春, 邢亚娟, 等. 兴安落叶松林细根解剖结构和化学组分对N沉降的响应[J]. *北京林业大学学报*, 2016, 38(4): 36–43.  
Yan G Y, Wang X C, Xing Y J, et al. Response of root anatomy and tissue chemistry to nitrogen deposition in larch forest in the Great Xing'an Mountains of northeastern China[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2016, 38(4): 36–43.
- [44] 王力, 邵明安, 侯庆春. 水、氮、磷对杨树生物量的耦合效应[J]. *北京林业大学学报*, 2000, 22(3): 19–22.  
Wang L, Shao M A, Hou Q C. Coupling effect of water, N and P to poplar biomass[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2000, 22(3): 19–22.
- [45] Kering M K, Butler T J, Biermacher J T, et al. Effect of potassium and nitrogen fertilizer on switchgrass productivity and nutrient removal rates under two harvest systems on a low potassium soil[J]. *Bioenergy Research*, 2013, 6(1): 329–335.
- [46] 杜彩艳, 杜建磊, 包立, 等. 不同施钾水平对土壤速效钾含量和三七养分吸收及产量的影响[J]. *中国土壤与肥料*, 2017(6):

- 105–112.
- Du C Y, Du J L, Bao L, et al. Effect of different potassium application levels on available potassium content in soil, nutrient absorption and yield of *Panax notoginseng*[J]. *China Soil and Fertilizer*, 2017(6): 105–112.
- [47] 邱莉萍, 刘军, 王益权, 等. 土壤酶活性与土壤肥力的关系研究[J]. *植物营养与肥料学报*, 2004, 10(3): 277–280.
- Qiu L P, Liu J, Wang Y Q, et al. Relationship between soil enzyme activity and soil fertility[J]. *Chinese Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2004, 10(3): 277–280.
- [48] Valladares F, Wright S J, Lasso E, et al. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest[J]. *Ecology*, 2000, 81(7): 1925–1936.
- [49] Abrams M D, Kubiske M E, Mostoller S A. Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species[J]. *Ecology*, 1994, 75(1): 123–133.
- [50] 耿宇鹏, 张文驹, 李博, 等. 表型可塑性对外来植物的入侵能力[J]. *生物多样性*, 2004, 12(4): 447–455.
- Geng Y P, Zhang W J, Li B, et al. Phenotypic plasticity and invasiveness of alien plants[J]. *Biodiversity Science*, 2004, 12(4): 447–455.
- [51] 徐飞, 郭卫华, 徐伟红, 等. 刺槐幼苗形态、生物量分配和光合特性对水分胁迫的响应[J]. *北京林业大学学报*, 2010, 32(1): 24–30.
- Xu F, Guo W H, Xu W H, et al. Effects of water stress on morphology, biomass allocation and photosynthesis in *Robinia pseudoacacia* seedlings[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2010, 32(1): 24–30.
- [52] Callaway R M, Richards P C L. Phenotypic plasticity and interactions among plants[J]. *Ecology*, 2003, 84(5): 1115–1128.
- [53] 周朝彬, 辛慧慧, 宋于洋. 梭梭次生木质部解剖特征及其可塑性研究[J]. *西北林学院学报*, 2014, 29(2): 207–212.
- Zhou C B, Xin H H, Song Y Y. Secondary xylem anatomical structure and its plasticity of *Halaxylon ammodendron*[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2014, 29(2): 207–212.

(责任编辑 赵 勃  
责任编辑委 孟 平)