

DOI:10.12403/j.1001-1498.20220244

# 林下植被演替过程中毛竹地下鞭系统形态和生物量分配变化特征

董亚文<sup>1,2</sup>, 陈双林<sup>1\*</sup>, 汪舍平<sup>3</sup>, 郭子武<sup>1</sup>, 何玉友<sup>1</sup>, 张 玮<sup>1</sup>

(1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 杭州 311400; 2. 南京林业大学, 江苏 南京 210037;

3. 浙江省常山县林业技术推广站, 浙江 常山 324200)

**摘要:** [目的] 毛竹林是我国重要的森林资源, 近年来主产区疏于管理乃至荒废的毛竹林面积不断增大, 影响竹产业可持续发展, 而林下植被演替过程中毛竹地下鞭系统形态和生物量分配及其适应性生存策略尚不清楚。

[方法] 选取林下植被演替前立地条件和经营水平基本一致, 竹材 6~8 a 采伐一次形成的林下植被演替 9、21 a 和纯林 (对照) 的三类试验毛竹林, 按 0~10 cm (表层)、10~20 cm (中层)、20 cm 以下 (深层) 土层逐层挖掘 2 m × 2 m 样方中所有地下鞭, 分离竹鞭、鞭根 (粗根), 调查其形态和生物量, 分析林下植被演替过程中毛竹地下鞭系形态和生物量分配的适应性特征。[结果]: (1) 随着林下植被演替的进行, 毛竹鞭径、鞭段数、鞭节数变化不明显, 演替 21 a 毛竹林鞭长和演替 9 a 毛竹林竹鞭侧芽数较毛竹纯林分别增加 48.2%、20.74% ( $P < 0.05$ ), 竹鞭形态变化的土层由中层向表层和深层转移, 产生明显的垂直空间上的适应性变化; (2) 鞭根形态变化较竹鞭迟钝, 总体上相对稳定, 主要是演替 9 a 毛竹林鞭根的根长降低 30.04% ( $P < 0.05$ ), 但这种变化会随演替的进行而消除; (3) 演替 9、21 a 毛竹林竹鞭和系统生物量较毛竹纯林分别降低 17.2%、19.6% 和 60.9%、46.9%, 鞭根生物量均降低 25.0%。随着演替的进行, 毛竹林将 50% 竹鞭生物量分配到深层土层来获取生存空间, 而将 47.6% 鞭根生物量分配到表层土层来竞争土壤养分和水分, 存在地下鞭系统生物量从土壤空间的局部调节向全生存空间调节的适应性变化, 且趋向于将更多的资源投资于鞭根的权衡策略; (4) 竹鞭、鞭根形态指标间的相关关系及强度随演替的进行而趋于增强, 竹鞭形态是反映林下植被演替过程中地下鞭系统变化的主要指标。[结论] 随林下植被演替的进行, 毛竹林资源竞争趋于激烈, 会对竹鞭、鞭根形态和生物量分配产生重要影响, 并且存在明显的演替年限效应, 地下鞭系统资源的分配符合广泛吸收策略和强化策略。

**关键词:** 林下植被演替; 毛竹; 地下鞭系统; 形态结构; 生物量; 生存策略

**中图分类号:** S718.55; S795

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1001-1498(2023)03-0158-10

毛竹 (*Phyllostachys edulis* (Carrière) J. Houz.) 林是我国重要的森林资源, 占我国竹林总面积的 72.9%<sup>[1]</sup>, 以毛竹为主要原材料的竹产业已成为我国重点竹产区农村经济社会发展的支柱产业, 也是竹产区群众家庭经济收入的重要来源。但近年来我国竹产业面临着成本压力、市场压力、生

态压力和劳动力压力等, 竹材、竹笋价格持续下降, 毛竹林经济效益明显下滑, 严重影响竹农经营毛竹林的积极性, 一些交通不便的边远山区毛竹林疏于管理乃至荒废现象非常严重, 面积逐年扩大, 这对我国竹产业可持续发展和竹产区生态环境保护带来了不利影响<sup>[2]</sup>, 已引起竹业界和竹产区各级政

收稿日期: 2022-05-12 修回日期: 2022-08-10

基金项目: 浙江省重点研发计划项目 (2020C02008)

\* 通讯作者: 陈双林, 研究员, 博士, 主要从事竹林生态与培育研究. E-mail: cslbamboo@126.com

府的高度重视, 毛竹林生态系统演替规律和多功能效益发挥变化亟需加强研究, 其中, 毛竹林地下鞭系统的生态适应性生长机制是重要研究方向。

Löhmus 等<sup>[3]</sup> 提出在环境变化条件下, 树木为了维持和改善对矿质营养的吸收采用广泛吸收策略 (extensive for aging strategy) 和强化策略 (intensive for aging strategy), 促使根系生物量<sup>[4]</sup> 和形态<sup>[5-8]</sup> 的适应性变化, 从而即使在恶劣的条件下也能维持树木生长。其中, 广泛吸收策略是指植物通过增加根系生物量和长度来获取养分, 强化策略是指采取根形态适应和依赖根际微生物来吸收养分。竹子应对环境的剧烈变化也会促使地下鞭系统的生长策略产生适应性调整, 刘玉芳等<sup>[9]</sup> 研究发现河竹 (*Phyllostachys rivalis* H.R.Zhao et A.t.Liu) 会增加竹鞭、鞭根生物量及其分配比例, 改变竹鞭、鞭根形态来适应淹水环境; 郭子武等<sup>[10]</sup> 研究认为毛竹和高节竹 (*Phyllostachys prominens* W.Y. Xiong) 相互入侵产生的资源竞争会引起两竹种地下鞭系统形态和生物量分配的明显变化; 安艳飞<sup>[11]</sup> 等认为粗放经营、集约经营绿竹 (*Dendrocymopsis oldhami* (Munro) Keng f.) 林土壤性状差异明显, 绿竹林根系形态和生物量分配也产生较大的差异。毛竹林在林下植被演替过程中, 群落结构组成不断发生变化, 甚至是剧变, 引起毛竹林环境也发生渐变或剧变, 会不会对地下鞭系生长产生明显的影响呢, 目前尚不清楚。为此, 本试验通过对林下植被演替过程中毛竹林地下鞭系统形态和生物量分配的变化进行研究, 有助于揭示林下植被演替过程中毛竹林地下鞭系统的适应性生长策略, 对解释毛竹与环境之间的耦合关系具有重要意义, 同时为疏于管理和荒废毛竹林促进群落演替或恢复可持续经营提供理论参考。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验地概况

试验地位于浙江省常山县芳村镇棋盘山 (118°40' E, 29°07' N), 海拔 450~550 m, 属亚热带季风气候, 四季分明, 雨量充沛。年平均气温 17.7 °C, 年平均日照总时数 1 731.2 h, 年平均相对湿度 76%, 年平均降雨量 1 760 mm, 无霜期 279 d 左右。试验区位于该县主要饮用水源芙蓉水库上游, 属中低山地貌, 土壤类型为沙质红壤。

现存植被由次生常绿阔叶林、各类针 (竹) 阔混交林、毛竹林等类型组成, 森林覆盖率 75% 以上。试验地毛竹林资源较丰富, 面积达 60 hm<sup>2</sup>, 原来均采用笋材两用毛竹林经营方式, 本世纪初因当地芙蓉水库的饮用水源区生态移民, 毛竹林逐渐疏于管理, 林下植被逐渐恢复, 形成了不同林下植被演替年限的混交毛竹林, 仅有小面积毛竹纯林由留守农户继续实施笋材两用毛竹林经营。

### 1.2 试验方法

2021 年 5 月下旬, 在试验地选择林下植被演替前立地条件和经营类型及经营水平一致, 但实施二种经营方式的试验毛竹林, 一种是仅采用 6~8 a 集中采伐一次竹材, 伐除 4 度以上和部分 4 度竹及弱小竹、倒伏竹、病虫害竹等, 不进行劈山除杂, 也不进行施肥和林地垦复, 林下植被发育较好, 形成林下植被演替年限分别为 9、21 a 的混交试验毛竹林; 另一种为对照, 实施笋材两用毛竹纯林经营, 主要采取季节性劈山除杂和留笋养竹、伐竹等抚育措施, 不施肥和林地垦复。每类试验林各 0.5 hm<sup>2</sup> 左右。试验林基本情况见表 1。其中林下植被演替 9 a 毛竹林乔木树种主要有壳斗科 (Fagaceae)、山茶科 (Theaceae)、蔷薇科 (Rosaceae)、樟科 (Lauraceae) 等 9 科 12 属 13 种, 优势树种主要有东南石栎 (*Lithocarpus hariandii* (Hance) Rehd)、木荷 (*Schima superba* Gardn.et Champ.)、短柄枹 (*Quercus serrata* var. *brevipetiolata* (A.DC.) Nakai.)、老鼠矢 (*Symplocos stellaris* Brand.)、苦槠 (*Castanopsis sclerophylla* (Lindl.) Schott)、杉木 (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.) 等, 灌木主要有山茶科、金缕梅科 (Hamamelidaceae)、豆科 (Leguminosae)、杜鹃花科 (Ericaceae) 等 8 科 10 属 11 种, 主要有柃木 (*Eurya japonica* Thunb.)、檫木 (*Loropetalum chinense* (R.Br.) Oliver)、美丽胡枝子 (*Lespedeza Formosa* (Vog.) Koehne)、马银花 (*Rhododendron ovatum* (Lindl.) Planch.ex Maxim.)、油茶 (*Camellia oleifera* Abel.) 等; 演替 21 a 毛竹林乔木树种主要有山茶科、壳斗科、冬青科等 7 科 11 属 15 种, 优势树种主要有木荷、东南石栎、石栎 (*Lithocarpus glaber* (Thunb.) Nakai)、苦槠、杉木、青冈 (*Quercus glauca* Thunb.) 等, 灌木主要有山茶科、杜鹃花科等 9 科 12 属 15 种, 主要有柃木、

马银花、江南越桔 (*Vaccinium mandarinorum* Diels.) 等。林下植被演替 21 a 毛竹林较演替 9 a 毛

竹林乔木密度增加 340.0%，优势度增加 800.0%，灌木密度降低 50.0%，优势度降低 58.3%。

表 1 试验毛竹林基本情况

Table 1 Basic information of experimental *Phyllostachys edulis* stands

演替年限 Succession period/a	海拔 Altitude/m	坡向 Slopeaspect	坡位 Slopeposition	坡度 Slopegradient/(°)	毛竹 <i>Phyllostachys edulis</i>				乔灌木 Arbor and shrub								
					密度 Density/ (株·hm <sup>-2</sup> )			合计 Total	平均胸径 Mean DBH/cm			密度 Density/ (株·hm <sup>-2</sup> )	平均树高 Average tree height/ m	平均地径 Average ground diameter/ cm	郁闭度 Crown density		
					I 度	II 度	III 度		I 度	II 度	III 度					平均 Average	
0	500	西	中下	36	375	700	875	1950	9.9	9.4	9.4	9.6				0.60	
9	520	西	中下	36	417	475	1 192	2 138	10.2	9.4	10.1	9.9	8 000	0.76	0.76		0.70
21	490	西	中下	36	450	375	550	1 375	9.0	8.5	8.4	8.6	27 511	2.42	1.69		0.85

在各试验林内按等高线分别随机设置 2 m × 2 m 样方各 3 个。去除样方表面枯枝落叶和林下植被，按 0~10 cm(表层)、10~20 cm(中层)、>20 cm(深层)土层逐层挖掘样方中所有的地下鞭，分离竹鞭、鞭根(粗根)，用清水小心冲洗干净，风干，调查测量各土层竹鞭的鞭径、鞭段数、鞭长、鞭节数、侧芽数、鞭重等，并取鞭样各 3 份。各土层所有鞭根称量质量并各取样 3 份，利用根系分析系统 WINRhizo2009a 测定鞭根长、表面积、直径、体积等指标。用竹鞭、鞭根样品测含水率计算干质量。

### 1.3 数据分析

试验数据在 Excel2003 统计软件中进行整理和表格制作，在 SPSS22.0 统计软件中进行统计分析，比较不同林下植被演替年限毛竹林各调查指标间的差异，采用单因素方差分析(one-way ANOVA)并结合 LSD 检验比较各指标间的差异显著性。表中数据均为平均值 ± 标准差，显著性水平设置为  $\alpha=0.05$ 。

## 2 结果与分析

### 2.1 试验毛竹林竹鞭形态结构

由表 2 可知，从试验毛竹林地下鞭系统调查指标的均值或合计分析，鞭径、鞭段数、鞭节数 3 类试验毛竹林间差异并不显著，鞭长演替 21 a 毛竹林较演替 9 a 和对照毛竹林分别显著降低 48.2% 和 48.3%，侧芽数演替 9 a 毛竹林较演替 21 a、对照毛竹林分别显著增加 12.8%、20.7%；从同一演替年限不同土层分析，不同演替年限毛竹

林不同土层间鞭径差异均不显著，演替 9、21 a 毛竹林鞭段数各土层间也均无显著差异，演替 9 a 毛竹林 0~10 cm 土层鞭长、鞭节数、侧芽数显著高于 10~20 cm、>20 cm 土层，演替 21 a 毛竹林 >20 cm 土层鞭长显著高于 0~10 cm、10~20 cm 土层，鞭节数各土层间无显著差异，10~20 cm 土层侧芽数显著大于 0~10 cm 土层。与对照毛竹林相比，演替 9、21 a 毛竹林的鞭径无明显变化，演替 9 a 毛竹林竹鞭形态变化主要发生于中层(10~20 cm)土层，而演替 21 a 毛竹林主要发生于表层(0~10 cm)和深层(>20 cm)土层。可见，随着演替年限的增加，毛竹林环境发生明显变化及林下植被地下系统的竞争加剧，会导致竹鞭形态结构发生明显的垂直空间上的适应性生长变化。

### 2.2 试验毛竹林鞭根形态结构

由表 3 可知，从试验毛竹林地下鞭系统调查指标的均值或合计分析，根径、表面积、体积、比根长、组织密度 3 类试验毛竹林间差异不显著，根长演替 9 a 毛竹林较毛竹纯林降低 30.0%，比表面积演替 21 a 毛竹林较演替 9 a 毛竹林显著增加 16.8%；从相同演替年限不同土层分析，随土层的加深，各演替年限毛竹林鞭根的根径呈“Λ”型变化，演替 9 a 毛竹林鞭根的根长、表面积、体积呈“V”型变化，而演替 21 a 和对照毛竹林鞭根的根长、表面积、体积则呈持续降低趋势。比根长、比表面积、组织密度不同演替年限毛竹林不同土层间均无明显变化；与对照毛竹林相比，演替 9 a 毛竹林 0~10 cm、10~20 cm 土层鞭根的根长、表面

表2 试验毛竹林竹鞭形态结构

Table 2 Rhizome morphological structure of experimental *Phyllostachys edulis* stands

演替年限 Succession period/a	土层深度 Soil depth/cm	鞭径 Rhizome diameter/mm	鞭段数/(个·m <sup>-2</sup> ) Rhizome segments number	鞭长 Rhizome length/(m·m <sup>-2</sup> )	鞭节数/(个·m <sup>-2</sup> ) Rhizome internode number	侧芽数/(个·m <sup>-2</sup> ) Lateral buds number
21	0~10	22.01 ± 2.48 Aa	2.25 ± 0.25 Aa	0.58 ± 0.13 Bb	30.88 ± 5.38 Ba	14.75 ± 4.00 Bb
	10~20	23.28 ± 1.19 Aa	2.00 ± 0.25 Aa	0.61 ± 0.15 Bb	26.75 ± 3.25 Ba	21.13 ± 1.38 Aa
	>20	22.21 ± 0.85 Aa	2.13 ± 0.13 Aa	1.10 ± 0.11 Ba	37.38 ± 7.38 Aa	13.75 ± 2.75 Aab
	合计		6.38 ± 0.22 A	2.30 ± 0.25 B	95.00 ± 13.87 A	49.63 ± 2.69 AB
	平均	22.50 ± 1.56A				
9	0~10	22.49 ± 1.15 Aa	1.50 ± 0.50 Ba	1.95 ± 0.23 Aa	52.25 ± 5.50 Aa	26.50 ± 0.75 Aa
	10~20	22.61 ± 0.54 Aa	2.08 ± 0.29 Aa	1.05 ± 0.20 Ab	32.50 ± 1.52 Ab	16.88 ± 2.38 Ab
	<20	23.81 ± 0.55 Aa	2.00 ± 1.00 Aa	1.45 ± 0.22 ABb	23.88 ± 8.63 Ab	12.63 ± 0.88 Ab
	合计		5.58 ± 1.04 A	4.44 ± 0.45 A	108.63 ± 12.88 A	56.00 ± 2.79 A
	平均	22.97 ± 0.94A				
0	0-10	22.59 ± 0.85 Aa	1.25 ± 0.00 Bc	2.26 ± 0.06 Aa	61.88 ± 9.63 Aa	21.08 ± 4.73 ABa
	10~20	23.46 ± 1.86 Aa	1.63 ± 0.13 Ab	0.60 ± 0.02 Bc	20.75 ± 0.25 Cb	9.17 ± 2.84 Bb
	>20	24.00 ± 1.51 Aa	2.50 ± 0.25 Aa	1.58 ± 0.19 Ab	31.50 ± 0.25 Aab	16.13 ± 0.63 Aa
	合计		5.38 ± 0.22 A	4.45 ± 0.19 A	114.13 ± 0.78 A	46.38 ± 5.00 B
	平均	23.35 ± 1.41 A				

注: 大写字母表示不同演替年限毛竹林相同土层间差异显著, 小写字母表示同一演替年限毛竹林不同土层间差异显著。下同

Notes: In the table, capital letters indicate significant differences in the same soil layers of *Phyllostachys edulis* stands succession for different years, and lower case letters indicate significant differences between different soil layers of *Phyllostachys edulis* stands succession for same years, the same below

积分别显著降低 48.6%、50.9%和 50.2%、41.9%。演替 21 a 毛竹林鞭根形态发生变化的主要指标是根径、根长, 其中, 0~10 cm 土层根径显著降低 12.7%, 10~20 cm、>20 cm 土层根长分别显著降低 25.7%、33.9%, 其他指标均无显著差异。可见, 毛竹林鞭根形态结构的变化较竹鞭迟钝, 在一定的演替年限范围内, 鞭根会发生形态塑性的适应性变化, 尔后, 随演替年限的进一步增加, 鞭根形态结构的变化会趋于消除。

### 2.3 试验毛竹林竹鞭、鞭根生物量及其分配

由表 4 可见, 从试验毛竹林地下鞭系统调查指标的均值或合计分析, 演替 9、21 a 毛竹林竹鞭生物量和系统生物量较毛竹纯林分别显著降低 17.2%、19.6% 和 60.9%、46.9%, 演替 21 a 毛竹林竹鞭生物量分配比例显著低于毛竹纯林、演替 9 a 毛竹林, 但鞭根生物量分配比例显著高于毛竹纯林、演替 9 a 毛竹林; 从同一演替年限不同土层分析, 演替 9 a 毛竹林 0~10 cm 土层竹鞭、鞭根生物量和系统生物量显著高于 10~20 cm、>20 cm 土层, 而各土层竹鞭、鞭根生物量分配比例无

显著差异; 演替 21 a 毛竹林竹鞭生物量及其分配比例随土层的加深呈升高趋势, >20 cm 土层显著高于 0~10 cm、10~20 cm 土层, 鞭根生物量随土层的加深显著降低, 系统生物量、鞭根生物量分配比例 0~10 cm 土层显著高于 10~20 cm、>20 cm 土层; 与毛竹纯林比较, 演替 9 a 毛竹林地下鞭系生物量及其分配比例变化主要发生于 >20 cm 土层, 其中, 竹鞭生物量及其分配比例分别显著降低 33.3%、17.5%, 鞭根生物量及其分配比例分别显著升高 37.5%、83.0%, 而 0~10 cm 和 10~20 cm 土层除鞭根生物量显著降低外, 其他总体上变化不明显, 也即局部土层的资源投资进行了适应性调节。演替 21 a 毛竹林地下鞭系统生物量及其分配比例各土层总体上均发生了较为明显的变化, 其中, 竹鞭生物量、鞭根生物量、系统生物量和竹鞭生物量分配比例总体上显著降低, 而鞭根生物量分配比例总体上显著升高, 其中表层鞭根生物量分配比例显著升高 47.6%, 表层竹鞭生物量分配比例降低 47.2%。可见, 在毛竹林下植被演替过程中, 由于生存空间竞争加剧, 会导致地下鞭系统生物量锐

表3 试验毛竹林鞭根形态结构

Table 3 Rhizome root morphological structure of experimental *Phyllostachys edulis* stands

演替年限 Succession period /a	土层深度 Soil depth/ cm	根径 Root diameter/ mm	根长 Root length/ (m·m <sup>-2</sup> )	表面积 Surface area/ (m <sup>2</sup> ·m <sup>-2</sup> )	体积 Volume/ (10 <sup>-3</sup> m <sup>3</sup> ·m <sup>-2</sup> )	比根长 Specific root length/(cm·g <sup>-1</sup> )	比表面积 Specific root surface area/ (cm <sup>2</sup> ·g <sup>-1</sup> )	组织密度 Tissue density/ (g·cm <sup>-3</sup> )
21	0~10	2.40 ± 0.23 Bb	74.16 ± 7.58 Aa	0.56 ± 0.08 Aa	0.34 ± 0.09 Aa	30.85 ± 4.68 Aa	23.03 ± 1.64 Aa	7.38 ± 0.76 Aa
	10~20	3.05 ± 0.31 Aa	30.94 ± 8.04 Bb	0.29 ± 0.07 ABb	0.21 ± 0.05 Aab	23.39 ± 0.26 Aa	21.70 ± 0.75 Aa	6.76 ± 0.77 Aa
	>20	2.70 ± 0.43 Ab	16.79 ± 4.75 Bc	0.16 ± 0.05 Ab	0.12 ± 0.03 Ab	24.41 ± 2.30 Aa	22.68 ± 2.83 Aa	6.42 ± 0.84 Aa
	合计		120.60 ± 14.81 AB	1.00 ± 0.07 A	0.69 ± 0.11 A			
	平均	2.70 ± 0.43 A				26.88 ± 4.71 A	22.55 ± 1.64 A	6.93 ± 0.78 A
9	0~10	2.65 ± 0.21 ABa	32.17 ± 13.94 Bab	0.26 ± 0.13 Ba	0.17 ± 0.09 Aa	23.25 ± 8.70 Aa	18.72 ± 6.62 Aa	9.50 ± 3.56 Aa
	10~20	2.80 ± 0.37 ABa	20.74 ± 3.05 Cb	0.18 ± 0.04 Ba	0.14 ± 0.05 Aa	23.38 ± 6.39 Aa	20.25 ± 2.40 Aa	7.33 ± 0.53 Aa
	>20	2.57 ± 0.15 Ba	38.14 ± 20.91 Aa	0.32 ± 0.19 Aa	0.21 ± 0.11 Aa	22.59 ± 1.77 Aa	18.92 ± 0.33 Aa	8.21 ± 0.63 Aa
	合计		90.67 ± 33.96 B	0.76 ± 0.30 A	0.52 ± 0.22 A			
	平均	2.65 ± 0.27 A				23.07 ± 5.48 A	19.3 ± 3.60 B	8.34 ± 2.06 A
0	0~10	2.75 ± 0.26 Aa	62.62 ± 47.39 Aa	0.53 ± 0.45 Aa	0.36 ± 0.31 Aa	25.11 ± 2.77 Aa	21.05 ± 2.59 Aa	7.74 ± 0.61 Aa
	10~20	2.46 ± 0.28 Bb	41.65 ± 7.92 Aab	0.31 ± 0.04 Aa	0.19 ± 0.03 Aa	27.54 ± 2.48 Aa	20.69 ± 1.80 Aa	8.19 ± 0.93 Aa
	>20	2.69 ± 0.35 ABab	25.39 ± 15.70 ABb	0.20 ± 0.13 Aa	0.13 ± 0.07 Aa	23.43 ± 6.79 Aa	18.94 ± 4.09 Aa	8.41 ± 1.28 Aa
	合计		129.60 ± 55.27 A	1.04 ± 0.48 A	0.68 ± 0.35 A			
	平均	2.62 ± 0.32 A				25.36 ± 4.26 A	20.23 ± 2.76 AB	8.11 ± 0.90 A

表4 试验毛竹林竹鞭、鞭根生物量分配

Table 4 Biomass allocation of rhizome and rhizome root of experimental *Phyllostachys edulis* stands

演替年限 Succession period/a	土层深度 Soil depth/cm	竹鞭生物量		鞭根生物量		系统生物量		竹鞭生物量分配比例		鞭根生物量分配比例	
		Bamboo rhizome biomass/ (kg·m <sup>-2</sup> )	Bamboo root biomass/ (kg·m <sup>-2</sup> )	System biomass/ (kg·m <sup>-2</sup> )	Biomass distribution ratio of bamboo rhizome/%	Biomass distribution ratio of bamboo root/%					
21	0~10	0.08 ± 0.03 Bb	0.22 ± 0.00 Ba	0.30 ± 0.03 Ba	26.53 ± 6.35 Bb	73.47 ± 6.35 Aa					
	10~20	0.08 ± 0.02 Bb	0.13 ± 0.03 ABb	0.22 ± 0.04 Bb	38.65 ± 6.40 Bb	61.35 ± 6.40 Ab					
	>20	0.17 ± 0.02 Ca	0.07 ± 0.02 Bc	0.24 ± 0.00 Cb	70.88 ± 9.10 Ba	29.13 ± 9.10 Ab					
	合计	0.34 ± 0.02 C	0.42 ± 0.05 B	0.76 ± 0.02 C	44.36 ± 4.53 B	55.64 ± 4.53 A					
	平均										
9	0~10	0.34 ± 0.05 Aa	0.22 ± 0.03 Ba	0.56 ± 0.08 Aa	60.89 ± 0.24 Aa	39.11 ± 0.24 Ba					
	10~20	0.14 ± 0.04 ABc	0.09 ± 0.02 Bb	0.24 ± 0.05 Bc	60.86 ± 6.39 Aa	39.14 ± 6.39 Ba					
	>20	0.24 ± 0.03 Bb	0.11 ± 0.00 Ab	0.35 ± 0.03 Bb	68.18 ± 2.4 Ba	31.82 ± 2.48 Aa					
	合计	0.72 ± 0.07 B	0.42 ± 0.01 B	1.15 ± 0.07 B	63.11 ± 1.81 A	36.89 ± 1.81 B					
	平均										
0	0~10	0.33 ± 0.04 Aa	0.33 ± 0.08 Aa	0.66 ± 0.07 Aa	50.21 ± 7.97 Ab	49.79 ± 7.97 Ba					
	10~20	0.18 ± 0.04 Ab	0.15 ± 0.03 Ab	0.33 ± 0.01 Ac	53.56 ± 10.89 ABb	46.44 ± 10.89 ABa					
	>20	0.36 ± 0.02 Aa	0.08 ± 0.01 Bb	0.44 ± 0.02 Ab	82.61 ± 1.1 Aa	17.39 ± 1.11 Bb					
	合计	0.87 ± 0.07 A	0.56 ± 0.06 A	1.43 ± 0.06 A	60.76 ± 3.99 A	39.72 ± 5.48 B					
	平均										

减, 但会通过提高鞭根的资源投资及土壤空间的局部调节向全生存空间调节的适应性变化。

## 2.4 试验毛竹林竹鞭、鞭根形态特征相关性和主成分分析

由表5可知, 不同演替年限毛竹林竹鞭、鞭根

形态特征指标间存在一定的相关性, 鞭段数与鞭长呈正相关关系, 演替9、21 a毛竹林的鞭段数与鞭长呈极显著相关, 演替9 a毛竹林侧芽数与鞭段数呈显著正相关, 与鞭长、鞭节数呈极显著正相关。不同演替年限毛竹林竹鞭与鞭根形态特征之间的相

关性差异较大, 对照毛竹林和演替 9 a 毛竹林比根长、根比表面积与鞭段数、鞭长、鞭节数、侧芽数呈正相关关系, 而演替 21 a 毛竹林呈负相关关系, 其中演替 9 a 毛竹林比根长与鞭节数、侧芽数

呈显著正相关, 演替 21 a 毛竹林比根长与侧芽数呈显著负相关。对照毛竹林与演替 9 a 毛竹林根组织密度与根表面积、比根长均呈负相关, 而演替 21 a 毛竹林分别呈显著正相关、极显著正相关。

表 5 试验毛竹林竹鞭、鞭根形态特征的相关性

Table 5 Correlation between rhizome and rhizome root morphological structure of experimental *Phyllostachys edulis* stands

指标 Index	演替年限 Succession period/a	鞭径 Rhizome diameter/ mm	鞭段数/ (个·m <sup>-2</sup> ) Rhizome segments number	鞭长 Rhizome Length/ (m·m <sup>-2</sup> )	鞭节数/ (个·m <sup>-2</sup> ) Rhizome internode number	侧芽数/ (个·m <sup>-2</sup> ) Lateral buds number	根长 Root length/ (m·m <sup>-2</sup> )	根表面积 Root surface area/ (m <sup>2</sup> ·m <sup>-2</sup> )	根体积 Root volume/ (10 <sup>-3</sup> m <sup>3</sup> ·m <sup>-2</sup> )	比根长 Specific root length/ (cm·g <sup>-1</sup> )	根比表面积 Specific root surface area/(cm <sup>2</sup> ·g <sup>-1</sup> )
鞭段数/(个·m <sup>-2</sup> ) Rhizome segments number	21	0.403									
	9	-0.146									
	0	0.631									
鞭长 Rhizome length/ (m·m <sup>-2</sup> )	21	0.056	0.818**								
	9	0.050	0.900**								
	0	0.534	0.172								
鞭节数/(个·m <sup>-2</sup> ) Rhizome internode number	21	0.054	0.870**	0.958**							
	9	0.109	0.916**	0.936**							
	0	0.049	0.727*	0.904**							
侧芽数/(个·m <sup>-2</sup> ) Lateral buds number	21	0.076	0.328	0.330	0.510						
	9	0.191	0.743*	0.829**	0.856**						
	0	0.049	0.640	0.511	0.759*						
根长 Root length/ (m·m <sup>-2</sup> )	21	-0.043	-0.453	-0.488	-0.573	-0.567					
	9	0.319	0.165	0.405	0.240	0.140					
	0	-0.497	-0.223	0.026	0.050	0.115					
根表面积 Root surface area/ (m <sup>2</sup> ·m <sup>-2</sup> )	21	-0.048	-0.446	-0.528	-0.585	-0.470	0.963**				
	9	0.255	0.160	0.355	0.215	0.073	0.986**				
	0	-0.472	-0.242	0.129	0.126	0.144	0.980**				
根体积 Root volume/ (10 <sup>-3</sup> m <sup>3</sup> ·m <sup>-2</sup> )	21	-0.015	-0.299	-0.482	-0.465	-0.205	0.727*	0.884**			
	9	0.170	0.135	0.273	0.169	-0.021	0.933**	0.980**			
	0	-0.422	-0.264	0.232	0.197	0.163	0.919**	0.979**			
比根长 Specific root length/(cm·g <sup>-1</sup> )	21	-0.098	-0.504	-0.435	-0.553	-0.678*	0.887**	0.737*	0.343		
	9	0.489	0.486	0.755	0.670*	0.756*	0.686*	0.610	0.490		
	0	-0.292	0.208	0.033	0.162	0.343	0.598	0.471	0.319		
根比表面积 Specific root surface area/ (cm <sup>2</sup> ·g <sup>-1</sup> )	21	-0.347	-0.297	-0.336	-0.354	-0.602	0.793*	0.767*	0.608	0.730*	
	9	0.333	0.608	0.714*	0.770*	0.691*	0.562	0.570	0.552	0.834**	
	0	-0.153	0.311	0.317	0.450	0.649	0.597	0.545	0.465	0.885**	
根组织密度 Root tissue density/ (g·cm <sup>-3</sup> )	21	0.122	-0.497	-0.353	-0.516	-0.507	0.642	0.453*	0.022	0.846**	0.255
	9	0.029	-0.480	-0.368	-0.368	-0.260	-0.238	-0.340	-0.446	-0.292	-0.764*
	0	-0.277	-0.250	-0.602	-0.629	-0.705*	-0.185	-0.295	-0.399	-0.071	-0.518

注: \*表示差异显著 ( $P < 0.05$ ), \*\*表示差异极显著 ( $P < 0.01$ )

Notes: \*Indicates significant different ( $P < 0.05$ ), \*\* Indicates extremely significant different ( $P < 0.01$ )

研究表明在林下植被演替过程中,毛竹林竹鞭、鞭根各形态特征指标的相关关系及强度差异较大,总体而言,随演替年限的增加,地下鞭系统形态指标间相关关系更趋于密切。可见,林下植被演替过程中毛竹通过增强竹鞭、鞭根性状间的协调与权衡来适应竞争强度提高的环境。

对不同演替年限毛竹林各土层竹鞭、鞭根的11个形态指标进行主成分分析(表6),得到3个特征值大于1.000的主成分,贡献率依次为45.551%、22.545%和17.437%,累计贡献率为

85.533%,可以反映不同林下植被演替年限毛竹林各土层竹鞭、鞭根形态特征的大部分变异信息。在第1主成分中载荷量较大的因子由大到小为鞭节数>鞭径>鞭段数,反映竹鞭的信息;第2主成分包括比根长、根比表面积,主要反映鞭根的信息;第3主成分中竹鞭侧芽数具有较高载荷,表达的是竹鞭侧芽萌发生长潜力的信息。可见,竹鞭形态是反映林下植被演替过程中毛竹地下鞭系统变化的主要指标。

表6 试验毛竹林竹鞭、鞭根形态特征的主成分分析

Table 6 Principal component analysis of rhizome and rhizome root morphological structure of experimental *Phyllostachys edulis* stands

主成分 Principal component	指标 Index											特征值 characteristic value	贡献率 Contribution rate%	累计贡献率 Cumulative contribution rate%
	鞭节数/ (个·m <sup>-2</sup> ) Rhizome internode number	鞭径 Rhizome diameter/ mm	鞭段数/ (个·m <sup>-2</sup> ) Rhizome segments number	鞭长 Rhizome length/ (m·m <sup>-2</sup> )	侧芽数 Lateral buds number/ (个·m <sup>-2</sup> )	根组织 密度 Root tissue density/ (g·cm <sup>-3</sup> )	根体积 Root volume/ (10 <sup>-3</sup> m <sup>3</sup> ·m <sup>-2</sup> )	比根长 Specific root length/ (cm·g <sup>-1</sup> )	根比表 面积 Specific root surface area/ (cm <sup>2</sup> ·g <sup>-1</sup> )	根长 Root length/ (m·m <sup>-2</sup> )	根表面积 Root surface area/ (m <sup>2</sup> ·m <sup>-2</sup> )			
1	0.847	0.823	0.808	0.779	0.682	-0.699	-0.758	-0.436	-0.561	-0.302	-0.483	5.011	45.551	45.551
2	0.040	0.529	0.558	0.562	-0.27	0.500	0.049	0.780	0.616	0.497	-0.103	2.480	22.545	68.096
3	0.094	-0.146	-0.109	-0.05	0.646	-0.037	0.413	0.335	0.534	-0.652	-0.639	1.918	17.437	85.533

### 3 讨论

林木获取和利用土壤的物质和能量均是通过根系实现,根系的分布特征反映土壤物质和能量被利用的可能性以及生产力<sup>[12]</sup>。大量研究证实,林木拥有地下空间的大小和对土壤营养及水分的利用与根系的分布格局密切相关。地下鞭系统的结构和空间分布状况是竹林地下系统重要的特征之一。鞭长、鞭段数等形态塑性变化是提高竹子觅养分、水分能力,增强竞争能力的重要途径<sup>[13]</sup>。本研究发现在林下植被演替过程中,毛竹竹鞭形态及在各土层的分布会发生较为明显的变化,且存在演替年限效应。其中,演替9a毛竹林鞭长、鞭节数、侧芽数在0~10cm土层升高且显著大于其他两土层,而演替21a毛竹林鞭长、鞭节数总体下降,表层和中层土层竹鞭减少,深层土层竹鞭增多,并且出现单鞭变短、鞭段数增加等现象,这与杉木毛竹混交林的竹鞭结构特征变化研究结果基本一致<sup>[14]</sup>。分析认为毛竹林在一定的林下植被演替年限内,林下植被除增强群落竞争外,也充当了“库源”的角色,通过营养

元素的吸收与积累及以有机物形式归还土壤,促进竹子枯落物分解,改良了林地土壤,提高了发笋潜力<sup>[14]</sup>,竹林密度趋于增大,促使竹鞭趋于上浮来汲取养分,但随林下植被的进一步发育丰富,毛竹林乔灌木数量明显增多,群落竞争激烈,尤其是表层土层,迫使竹鞭以短鞭节多鞭段的形式向深层土壤延伸生长,在拥挤的地下空间中尽可能地拓展生存空间<sup>[15]</sup>。说明毛竹存在通过改变竹鞭形态及在各土层的分布格局来应对环境变化的策略<sup>[9-11]</sup>,为此,可考虑通过适度的人工干扰控制林下植被生长,构建不同演替阶段合理林分结构的竹混交林。

本研究结果显示,林下植被演替9a毛竹林鞭根根长显著降低,并且主要集中在表层和深层土层。演替过程中,大量凋落物积累使表层土壤有大量植物易利用的水分和养分,鞭根多集中于表层土壤。由于较高密度的灌木和乔木,且植物根系大都分布于0~20cm土层,毛竹竞争表层土壤资源的同时向深层土层扩展。尔后,随演替年限的进一步增加,林下乔灌木密度、地径和高度愈来愈大,树木的地下系统向深层土壤发展,毛竹一方面通过提

高鞭根根长、比根长和比表面积,降低组织密度来适应变化的竞争环境,另一方面根系觅养策略或觅养行为发生根本性的变化,通过表层土层鞭根的集中式生长来提高对土壤水分和养分的吸收与利用效率<sup>[16-17]</sup>,使投入同样的成本能有较高的养分利用效率<sup>[18-20]</sup>。说明在林下植被演替过程中,毛竹林根系形态塑性受环境竞争影响显著,符合根系塑性理论<sup>[21]</sup>,也体现出毛竹林根系可塑性在获取资源方面的重要性。

随着林下植被演替年限的增加,毛竹林竹鞭生物量和系统生物量显著降低,演替 9、21 a 毛竹林鞭根生物量显著低于毛竹纯林,其中演替 21 a 毛竹林鞭根系统生物量降低 46.9%,说明林下植被演替对毛竹林地下鞭系生物量积累有重要影响。生物量分配指植物将有限的资源分配到不同器官或者结构功能上,能反映植物的潜在生长特征,可以实现对外界环境变化的更好适应<sup>[21, 22-24]</sup>,是预测竞争能力和生长状态的重要指标之一<sup>[10]</sup>。本研究中,随着林下植被演替年限的增加,演替 21 a 毛竹林竹鞭生物量分配比例显著降低,鞭根生物量分配比例显著提高,且将更多的鞭生物量分配到较深土层,而将更多的鞭根生物量分配到表层土壤,这与林下植被竞争加剧直接相关,说明为适应与林下植被的竞争,毛竹会将更多的能量投入到表层土层鞭根的生长,以较小的投资汲取更多资源,同时竹鞭被挤压深层土层求得生存空间来竞争更多资源<sup>[25]</sup>。进一步分析发现,随林下植被演替的进行,毛竹林竹鞭、鞭根形态特征之间的相关关系趋于密切,相关强度趋于增强,在资源投资分配上体现出竹鞭、鞭根形态塑性应对环境变化的协调与权衡机制,符合最大化提高养分和水分吸收能力的广泛吸收策略和强化策略。

## 4 结论

随林下植被演替的进行,毛竹林存在通过改变竹鞭形态及垂直空间上的分布格局来应对环境变化的策略,以短鞭节多鞭段的形式尽可能地拓展生存空间,竹鞭形态变化的土层由中层向表层和深层转移。竹鞭形态也是反映林下植被演替过程中毛竹林地下鞭系统变化的主要指标;鞭根形态结构变化较竹鞭迟钝,总体相对稳定,主要是一定的演替年限内毛竹林鞭根的根长发生显著降低的适应性变化,而且这种变化会随演替的继续进行而趋于消除;毛

竹将更多的竹鞭生物量分配到较深土层,而将更多的鞭根生物量分配到表层土层,并存在地下鞭系统生物量分配从土壤空间的局部调节向全生存空间的适应性调节现象,趋向于将更多的资源投资于鞭根的生存权衡策略。综上所述,林下植被演替会对毛竹林竹鞭、鞭根形态结构、生物量及其分配产生重要影响,并存在明显的演替年限效应,地下鞭系统资源的分配符合广泛吸收策略和强化策略。根据林下植被演替过程中毛竹林地下鞭系统形态结构和生物量分配的变化特征,可以通过间伐或目标树培育等林下植被管理措施,构建不同演替阶段的合理林分结构的竹木混交林,促进林下植被正向演替或恢复毛竹林可持续经营能力。研究有助于解释毛竹与环境之间的耦合关系,但林下植被演替是一个复杂的过程,需结合群落地上部分结构状况及生产力发挥等进一步开展研究。

## 参考文献:

- [1] 汪亚芳,刘宗悦,张宝刚. 入侵毛竹皆伐对亚热带森林土壤微生物生物量和酶活性的影响[J]. 应用生态学报, 2022, 33(5): 1233-1239.
- [2] 殷家扬. 弃营年限对毛竹林生态系统林分结构因子和各碳库碳分配格局的影响[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2020.
- [3] LÖHMUS K, TRUU M, TRUU J, *et al.* Functional diversity of culturable bacterial communities in the rhizosphere in relation to fine-root and soil parameters in alder stands on forest, abandoned agricultural, and oil-shale mining areas[J]. *Plant and Soil*, 2006, 283(1/2): 1-10.
- [4] 曹国华,姚继周,杨鑫,等. 水杉人工林细根形态及生物量分布规律[J]. 安徽农业科学, 2016, 44(2): 9-11.
- [5] 张俪予,张军回,张蕾,等. 兴安落叶松和白桦细根形态对环境变化的响应[J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(6): 15-23.
- [6] 倪薇,霍常富,王朋. 落叶松(*Larix*)细根形态特征沿纬度梯度的可塑性[J]. 生态学杂志, 2014, 33(9): 2322-2329.
- [7] 宋香静,李胜男,郭嘉,等. 环境变化对湿地植物根系的影响研究[J]. 水生态学杂志, 2017, 38(2): 1-9.
- [8] 单立山. 西北典型荒漠植物根系形态结构和功能及抗旱生理研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2013.
- [9] 刘玉芳. 长期淹水对河竹鞭根系统形态和生理塑性的影响[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2015.
- [10] 郭子武,陈双林,江志标,等. 毛竹和高节竹相互侵入后林分地下鞭根系统竞争效应[J]. 生态学杂志, 2016, 35(10): 2615-2620.



- [11] 安艳飞, 周本智, 温从辉, 等. 不同经营方式对绿竹地下结构和林分生物量的影响[J]. 林业科学研究, 2009, 22 ( 1 ): 1-6.
- [12] 田乐宇, 王 鑫, 孙衍汤, 等. 海南中部丘陵区3种林分根系分布特征[J]. 应用与环境生物学报, 2021, 27 ( 6 ): 1530-1537.
- [13] 杜 峰, 梁宗锁, 胡莉娟, 等. 植物竞争研究综述[J]. 生态学杂志, 2004, 23 ( 4 ): 157-163.
- [14] 郑郁善, 王舒凤. 杉木毛竹混交林的毛竹地下鞭根结构特征研究[J]. 林业科学, 2000, 36 ( 6 ): 69-72.
- [15] 董建文, 张兴正, 林德根. 不同土壤管理措施的毛竹扩鞭效果研究[J]. 江西农业大学学报, 2000, 22 ( 1 ): 37-40.
- [16] 戚德辉, 温仲明, 杨士梭, 等. 基于功能性状的铁杆蒿对环境变化的响应与适应[J]. 应用生态学报, 2015, 26 ( 7 ): 1921-1927.
- [17] 刘 骏, 杨清培, 宋庆妮, 等. 毛竹种群向常绿阔叶林扩张的细根策略[J]. 植物生态学报, 2013, 37 ( 3 ): 230-238.
- [18] BAUHUS J, KHANNA P K, MENDEN N. Aboveground and belowground interactions in mixed plantations of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2000, 30(12): 1886-1894.
- [19] OSTONEN I, PÜTTSEPP Ü, BIEL C. Specific root length as an indicator of environmental change[J]. Plant Biosystems, 2007, 141(3): 426-442.
- [20] METCALFE D B, MEIR P, ARAGÃO L E O C, *et al.* The effects of water availability on root growth and morphology in an Amazon rainforest[J]. Plant and Soil, 2008, 311(s1-2): 189-199.
- [21] MAKITA N, HIRANO Y, MIZOGUCHI T, *et al.* Very fine roots respond to soil depth: biomass allocation, morphology, and physiology in a broad - leaved temperate forest[J]. Ecological Research, 2011, 26(1): 95-104.
- [22] 卢立华, 李 华, 农 友, 等. 南亚热带4种人工林生物量及其分配格局[J]. 中南林业科技大学学报, 2020, 40 ( 8 ): 91-98.
- [23] 郭 耆, 赵厚本, 周光益, 等. 南亚热带4个树种人工林生物量及其分配格局[J]. 林业科学研究, 2022, 35 ( 1 ): 182-189.
- [24] 郭 强, 官凤英, 辉朝茂, 等. 密度和施肥调控对巨龙竹新竹生长及生物量特征的影响[J]. 北京林业大学学报, 2022, 44 ( 4 ): 95-106.
- [25] 董利虎, 李凤日, 贾炜玮, 等. 林木竞争对红松人工林立木生物量影响及模型研究[J]. 北京林业大学学报, 2013, 35 ( 6 ): 15-22.

# Morphology and Biomass Distribution of Underground Rhizome of *Phyllostachys edulis* during the Succession of Understory Vegetation

DONG Ya-wen<sup>1,2</sup>, CHEN Shuang-lin<sup>1</sup>, WANG She-ping<sup>3</sup>, GUO Zi-wu<sup>1</sup>, HE Yu-you<sup>1</sup>, ZHANG Wei<sup>1</sup>

(1. Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, Zhejiang, China;

2. Nanjing Forestry University, Jiangsu 210037, China; 3. Forestry technology Extension Station of Changshan County, Zhejiang Province, Changshan 324200, Zhejiang, China)

**Abstract:** [Objective] Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) is an important forest resource in China. Morphology and biomass allocation of underground rhizome and their adaptive survival strategies are still unknown. [Method] Three types of experimental moso bamboo forests were selected, which were harvested once every 6-8 years, understory vegetation succession of 9 and 21 years, and pure forest (control). All the underground rhizome in the 2 m × 2 m quadrat, and the rhizome and roots (thick roots) in 0~10 cm (surface layer), 10~20 cm (middle layer), and below 20 cm (deep layer) were excavated and separated by layer. The morphology and biomass and investigated, and the adaptive characteristics of the morphology and biomass distribution of the underground rhizome during the succession of understory vegetation were analyzed. [Result] The results showed that: (1) With the succession of understory vegetation, the rhizome diameter, number of rhizome segments, and number of *rhizome nodes* of moso bamboo did not change significantly. Compared with the pure forest, it increased by 48.2% and 20.74%, respectively ( $P < 0.05$ ), and the soil layer of the rhizome shape shifted from the middle layer to the top layer and the deep layer, resulting in obvious vertical space adaptive changes; (2) Compared with whip, the shape change of the root rhizome was relatively stable, mainly because the root length of moso bamboo *rhizome* decreased by 30.04% ( $P < 0.05$ ) after 9 years of succession, but this change disappeared with the progress of succession; (3) In the 9th and 21st succession years, the biomass of bamboo whip and system in Moso bamboo stand decreased by 17.2%, 19.6% and 60.9%, 46.9% respectively compared with pure moso bamboo stand, and the biomass of rhizome decreased by 25.0%. With the progress of succession, the moso bamboo forest distributed 50% of the bamboo whip biomass to the deep soil layer to obtain living space, and distributed 47.6% of rhizome biomass to the top soil layer to compete for soil nutrients and water, and there was an underground rhizome system. The adaptive change of biomass from local regulation of soil space to regulation of whole living space tended to invest more resources in the trade-off strategy of rhizome; (4) Correlation and intensity between the morphology indicators of bamboo whip and rhizome tended to increase with the progress of succession, and the morphology of bamboo whip was the main index reflecting the change of underground rhizome system in the process of understory vegetation succession. [Conclusion] With the succession of understory vegetation, the competition of *Phyllostachys edulis* resources tends to be fierce, which will have an important impact on the morphology and biomass allocation of whip and rhizome root, and the effects of succession year are obvious. The allocation of resources in the underground rhizome system meets the extensive foraging strategy and intensive foraging strategy.

**Keywords:** Undergrowth vegetation succession; *Phyllostachys edulis*; Underground rhizome system; Morphological structure; Biomass; Survival strategy