

## 12 种竹子的叶表型变异及其与环境因子的关系

冯 云<sup>1</sup>, 张 韞<sup>2#</sup>, 范少辉<sup>1</sup>, 刘广路<sup>1</sup>, 魏松坡<sup>1</sup>

(1. 国际竹藤中心 国家林业和草原局 竹藤科学与技术重点开放实验室, 北京 100102;

2. 北京市农林科学院 北京草业与环境研究发展中心, 北京 100097)

**摘 要:** 为了解不同竹种的叶表型变异特点及其受环境因子的影响, 筛选出与抗寒性相关的叶表型性状, 选取并测定分布在河南博爱和山东青岛的 12 种竹子的叶表型性状(长、宽、厚、长/宽、鲜质量、饱和鲜质量和干质量), 进行变异分析、主成分分析、性状与环境因子的相关性分析并解析性状间的异速生长关系。结果表明, 由博爱引至青岛后(温度降低但降雨量增加), 蓉城竹和筠竹的叶表型性状在两地间均无显著性差异( $P > 0.05$ ); 黄秆乌哺鸡竹等 8 个刚竹属竹种至少有 1 个叶表型性状显著减小( $P < 0.05$ ); 福建茶秆竹、狭叶青苦竹有多个叶表型性状显著增大( $P < 0.05$ )。所有竹种叶质量的变异系数  $> 20\%$ , 且青岛竹种叶质量的变异系数大于博爱, 主成分分析也表明叶质量基本可以反映叶表型性状的全部信息。所有竹种的叶厚与温度因子显著正相关, 与降雨量呈显著负相关( $P < 0.05$ ), 表现出了与环境相适应的变异特点。异速生长分析表明, 12 种竹子引至青岛后, 叶厚与叶质量的生长速率增加, 且叶质量的生长速率大于叶厚。研究结果表明, 相比刚竹属竹种, 福建茶秆竹与狭叶青苦竹对温度降低但降雨量增加的青岛适应性更强, 且叶质量是叶表型变异的主要因子, 可作为竹类植物耐寒性的重要评价指标。

**关键词:** 竹子; 叶片; 表型性状; 变异系数; 叶质量; 异速生长

**中图分类号:** S795.9

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1001-7461(2024)01-0147-07

### Leaf Phenotypic Variations of the 12 Bamboo Species and Their Relationships with Environmental Factors

FENG Yun<sup>1</sup>, ZHANG Yun<sup>2#</sup>, FAN Shao-hui<sup>1</sup>, LIU Guang-lu<sup>1</sup>, WEI Song-po<sup>1</sup>

(1. International Center for Bamboo and Rattan, Key Laboratory of Bamboo and Rattan Science and Technology, National Forestry and Grassland Administration, Beijing 100102, China; 2. Institute of Grassland, Flowers and Ecology, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China)

**Abstract:** To understand the characteristics of leaf phenotypic variations of different bamboo species and their adaptabilities to the environment, and screen out the leaf phenotypic traits related to cold resistance, 12 bamboo species collected from Boai of Henan Province, and Qingdao of Shandong Province (introduced from Boai) were selected and their leaf phenotypic traits (leaf length, width, thickness, length/width, fresh weight, saturated fresh weight, and dry weight) were measured, respectively. Then, the phenotypic variations and the principal component analysis of the 12 bamboo species in the two sites, the correlation between the leaf phenotypic traits and the environmental factors, and the allometric equations between the leaf phenotypic traits were analyzed. The results illustrated that there were no significant differences between the two sites for *Phyllostachys bissetii* and *P. glauca* f. *yunzhu* when the bamboo species were in-

收稿日期: 2023-01-05 修回日期: 2023-03-14

基金项目: “十四五”国家重点研发计划(2021YFD2200501); 国际竹藤中心基本科研业务费项目(1632020023)。

第一作者: 冯 云, 博士, 高级工程师。研究方向: 生物多样性和种质资源保存保育。E-mail: fengyun@inbr.ac.cn。

# 共同第一作者: 张 韞, 博士, 助理研究员。研究方向: 生态系统生态学。E-mail: zy Zhangyunzy@163.com

troduced from Boai to Qingdao; there were one or several leaf phenotypic traits of the eight bamboo species of *Phyllostachys* significantly lower than that in native habitat; there were several leaf phenotypic traits of *Pleioblastus chino* var. *hisauchii* and *Pseudosasa amabilis* var. *convexa* significantly higher than that in Boai. The phenotypic variation coefficients of leaf weight were higher than 20%, and the variation coefficient of leaf weight in Qingdao was higher than that in Boai. The principal component analysis based on the leaf phenotypic traits showed that the leaf weight could represent all the information of leaf phenotypic traits. There was a significantly positive correlation between the leaf thickness and temperature factors, and there was a significantly negative correlation between the leaf thickness and rainfall for all the species. The allometric analysis indicated that the growth rates of leaf thickness and leaf weight increased when species were introduced from Boai to Qingdao, and the growth rate of leaf weight was higher than that of leaf thickness. In total, the study reveals that compared with *Phyllostachys* species, *Pleioblastus chino* var. *hisauchii* and *Pseudosasa amabilis* var. *convexa* are more adaptable to Qingdao with decreased temperature but increased rainfall, and leaf weight is the main factor of leaf phenotypic traits, which can be used as an important evaluation index for cold tolerance.

**Key words:** bamboo; leaf; phenotypic trait; variation coefficient; leaf weight; allometric growth

植物功能性状是指能够响应生存环境的变化并(或)对生态系统功能有一定影响的植物性状<sup>[1-2]</sup>。近年来,功能性状的相关研究较多,大多从根功能性状<sup>[3]</sup>、叶功能性状入手。叶功能性状不仅易于测量且关系到植物对资源的获取、利用以及利用效率等,可反映植物对环境的适应策略<sup>[4]</sup>。一方面,叶片是植物进行光合作用的主要器官,也是蒸腾作用、水分与气体交换的主要通道,且叶表型性状可直接影响植物的生理生化过程<sup>[5]</sup>。另一方面,在植物的生长发育过程中,叶表型性状之间会形成与环境相适应的生长关系<sup>[6-8]</sup>,同时,叶片也具有较强的表型可塑性<sup>[9-13]</sup>,可反映植物对生长环境的响应和适应<sup>[14-15]</sup>。因此,探索植物叶表型性状在不同地理区域的变异特点,有助于认识环境对植物叶功能性状的作用,深入了解植物对环境的生态适应机理。

我国是世界上竹类资源最丰富的国家,主要分布在长江以南<sup>[16]</sup>,由于低温和降水的限制,北方竹子种类少且面积小。竹子引种不仅可以丰富当地的植物物种多样性,也可作为景观与园林设计中的重要元素。截至目前,山东、河北、北京和陕西等北方地区已经开展了耐寒竹种选育与引种工作近40 a<sup>[17-20]</sup>,部分刚竹属竹种、地被竹等竹种的耐寒性较强<sup>[21]</sup>,但还没有筛选出与耐寒性相关的叶表型性状指标。本研究主要测定并分析12种散生竹在河南博爱与山东青岛(由博爱引至青岛)的叶表型性状的变异特点及其对环境的适应性特征,以期筛选出与抗寒性相关的关键叶表型性状。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区分别位于河南省博爱县博竹苑(35°02′—

35°21′N, 112°57′—113°12′E)和山东省青岛市即墨竹种园(36°18′—36°37′N, 120°07′—121°23′E)。博爱县博竹苑地处暖温带半干旱大陆性季风气候区,年均温14.1℃,年均降水量580.7 mm。青岛市即墨竹种园地处北温带季风区域,属温带季风气候,年均温12.7℃,年均降水量662.1 mm。

根据竹种的生活习性和青岛当地的气候条件,2018年8月从博爱引种了12种散生竹(其中狭叶青苦竹 *Pleioblastus chino* var. *hisauchii* 为混生竹)至青岛,包括10个刚竹属(*Phyllostachys*)、1个矢竹属(*Pseudosasa*)和1个苦竹属(*Pleioblastus*)竹种(表1),种植后的第2年均均有发笋成竹现象<sup>[22]</sup>,且成活率均在98%。在引种2 a后,于2020年9月分别进行叶片表型性状的测定。

### 1.2 表型性状测定

在每个竹种的样地分别设置5个样方(3 m×5 m),每个样方内随机选取平均胸径和平均竹高相当的当年生标准竹5株。选择竹冠上端枝条剪回,并将生长正常、无病虫害的健康叶片分别充分混合。

从每个竹种的每个样方内随机取出20片左右叶片,用电子数显游标卡尺(精度为0.001)测量单个叶片的长与宽并取平均值,测量每个样方内全部叶片的叶厚并取平均值,称量每个样方内所有叶片的鲜质量并取平均值。低温环境下装塑封袋灌水浸泡6 h以上,取出擦干表面水分,称量所有叶片的饱和鲜质量并取平均值。用A4纸装封后带回试验室,烘干后称量所有叶片的干质量并取平均值。

### 1.3 数据处理

方差分析、变异分析、主成分分析、相关性分析、异速生长分析等均在R软件中完成。

自变量(叶长、宽、厚)与因变量(叶鲜质量、饱和鲜质量和干质量)的异速生长关系根据幂函数关系获得,幂函数见式(1),为使数据满足正态分布,两边同时取对数,即为式(2)所示线性函数。

$$Y=\beta X^{\alpha}$$

$$\ln Y=\ln \beta+\alpha \ln X$$

式中:Y 为因变量;X 为自变量; $\alpha$  为异速生长指数, $\ln \beta$  为截距。

2 结果与分析

2.1 叶表型性状变异分析

方差分析结果显示(表 1),博爱的早园竹(*Phyllostachys propinqua*)、斑竹(*P. bambusoides f. lacrima-deae*)、毛环竹(*P. meveri*)的叶长、宽、厚以及黄秆乌哺鸡竹(*P. vivax* ‘Aureocanlis’)、变竹(*P. glauca* var. *variabilis*)、淡竹(*P. glauca*)的长/宽显著大于青岛的相应指标( $P<0.05$ )。青岛

的福建茶秆竹(*Pseudosasa amabilis* var. *convexa*)叶长显著大于博爱,狭叶青苦竹的叶长和叶宽显著大于博爱,但博爱的叶厚显著大于青岛( $P<0.05$ )。博爱的早园竹等刚竹属竹种的鲜质量、饱和鲜质量与干质量均显著高于青岛,而青岛的福建茶秆竹、狭叶青苦竹的叶鲜质量和饱和鲜质量显著高于博爱( $P<0.05$ )。由此可见,刚竹属竹种具有相似的叶表型变异规律,福建茶秆竹与狭叶青苦竹具有相似的叶表型变异规律。

基于 12 种竹子的叶表型变异特点,对刚竹属竹种与非刚竹属竹种(福建茶秆竹与狭叶青苦竹)进行叶表型变异分析(表 2),刚竹属竹种的叶长、宽、厚的平均变异系数在博爱和青岛分别为 13.39%和 12.65%,福建茶秆竹和狭叶青苦竹分别为 13.77%和 11.21%。所有竹种叶质量(鲜质量、饱和鲜质量、干质量)的表型变异系数均 $>20\%$ ,但所有竹种在博爱和青岛的平均表型变异系数相差不大。

表 1 青岛和博爱地区 12 种竹子叶长、宽、厚以及叶鲜质量、饱和鲜质量与干质量的方差分析  
Table 1 The variance analysis of leaf length,width,thickness,leaf fresh weight,saturated fresh weight, and dry weight of 12 bamboo species in Qingdao & Boai

属	竹种	叶长/cm		叶宽/cm		叶厚/cm		长/宽	
		博爱	青岛	博爱	青岛	博爱	青岛	博爱	青岛
刚竹属	黄秆乌哺鸡竹	11.105±0.527a	10.507±0.432a	1.341±0.068b	1.512±0.060a	0.183±0.011a	0.143±0.002b	8.289±0.385a	6.935±0.214b
	两相思竹	12.431±0.708a	10.925±1.348a	1.880±0.100a	1.628±0.097b	0.200±0.014a	0.138±0.008b	6.617±0.302a	6.699±0.523a
	早园竹	12.395±0.399a	10.534±0.607b	1.907±0.058a	1.719±0.101b	0.186±0.013a	0.145±0.009b	6.501±0.145a	6.135±0.230a
	黄槽斑竹	10.717±0.719a	10.161±0.279a	1.763±0.099a	1.588±0.071b	0.174±0.006a	0.153±0.007b	6.080±0.248a	6.397±0.167a
	斑竹	11.356±0.833a	10.278±0.390b	1.754±0.129a	1.556±0.051b	0.172±0.013a	0.150±0.005b	6.478±0.211a	6.603±0.264a
	毛环竹	9.956±0.521a	9.281±0.346b	1.373±0.077a	1.346±0.061a	0.147±0.008a	0.120±0.001b	7.262±0.347a	6.893±0.274a
	变竹	10.816±0.811a	10.521±0.714a	1.487±0.143a	1.693±0.174a	0.171±0.021a	0.151±0.013a	7.289±0.252a	6.238±0.423b
	淡竹	11.696±0.288a	11.468±1.728a	1.754±0.024a	1.813±0.303a	0.196±0.014a	0.154±0.009b	6.671±0.245a	6.348±0.355b
	蓉城竹	8.052±0.323a	9.575±1.551a	1.431±0.059a	1.496±0.218a	0.132±0.004a	0.142±0.014a	5.630±0.213a	6.388±0.442a
	筠竹	11.510±0.615a	10.921±0.381a	1.623±0.067a	1.570±0.069a	0.159±0.013a	0.155±0.004a	7.093±0.207a	6.955±0.275a
矢竹属	福建茶秆竹	17.266±1.487b	19.998±1.146a	2.225±0.174a	2.626±0.351a	0.237±0.026a	0.217±0.018a	7.758±0.215a	7.686±0.716a
苦竹属	狭叶青苦竹	15.782±1.830b	18.793±0.779a	1.645±0.238b	2.091±0.176a	0.239±0.028a	0.194±0.015b	9.641±0.610a	9.044±0.855a

属	竹种	鲜质量/g		饱和鲜质量/g		干质量/g	
		博爱	青岛	博爱	青岛	博爱	青岛
刚竹属	黄秆乌哺鸡竹	0.161±0.011a	0.142±0.011b	0.161±0.012a	0.154±0.014a	0.082±0.006a	0.068±0.006b
	两相思竹	0.245±0.040a	0.153±0.031b	0.247±0.040a	0.164±0.030b	0.129±0.021a	0.069±0.011b
	早园竹	0.228±0.015a	0.161±0.002b	0.235±0.015a	0.171±0.019b	0.115±0.008a	0.074±0.009b
	黄槽斑竹	0.172±0.025a	0.141±0.015b	0.178±0.029a	0.150±0.015a	0.094±0.016a	0.067±0.008b
	斑竹	0.174±0.030a	0.137±0.005b	0.180±0.029a	0.145±0.005b	0.090±0.015a	0.063±0.002b
	毛环竹	0.115±0.011a	0.091±0.011b	0.118±0.011a	0.099±0.010b	0.060±0.005a	0.040±0.003b
	变竹	0.160±0.035a	0.158±0.033a	0.165±0.036a	0.171±0.035a	0.084±0.020a	0.070±0.016a
	淡竹	0.211±0.012a	0.182±0.036a	0.215±0.013a	0.192±0.039a	0.110±0.010a	0.080±0.018b
	蓉城竹	0.092±0.006a	0.125±0.044a	0.095±0.007a	0.135±0.046a	0.046±0.004a	0.057±0.019a
	筠竹	0.161±0.021a	0.155±0.008a	0.169±0.021a	0.168±0.009a	0.083±0.013a	0.075±0.004a
矢竹属	福建茶秆竹	0.379±0.061b	0.532±0.123a	0.387±0.062b	0.563±0.132a	0.181±0.025a	0.236±0.068a
苦竹属	狭叶青苦竹	0.312±0.074b	0.435±0.048a	0.317±0.075b	0.469±0.056a	0.137±0.033a	0.165±0.021a

注:同列数据后字母相同者表示相互间的差异不显著,反之则显著。

2.2 叶表型性状的主成分分析与网络图分析

叶表型性状变异的主成分分析(表 3)表明,第 1 个主成分的特征值为 5.66( $>1$ ),贡献率达

80.88%,说明第 1 个主成分可以基本代表叶表型性状变异的大部分信息,叶质量是叶表型变异的主要因子。

表 2 青岛和博爱地区竹子叶表型性状的变异系数分析

Table 2 The variation coefficient analysis of the bamboo leaf phenotypic traits in Qingdao & Boai

性状	地点	刚竹属		福建茶秆竹和狭叶青苦竹	
		平均值±标准差	变异系数(%)	平均值±标准差	变异系数(%)
叶长/cm	博爱	11.08±1.45	13.06	16.68±1.78	10.69
	青岛	10.58±1.56	14.78	19.46±1.17	6.00
叶宽/cm	博爱	1.64±0.22	13.40	1.93±0.39	19.96
	青岛	1.61±0.21	12.76	2.36±0.41	17.27
叶厚/cm	博爱	0.17±0.02	13.70	0.24±0.03	10.67
	青岛	0.15±0.02	10.40	0.21±0.02	10.37
平均值/cm	博爱	—	13.39	—	13.77
	青岛	—	12.65	—	11.21
鲜质量/g	博爱	0.17±0.05	30.07	0.35±0.08	21.50
	青岛	0.15±0.05	34.22	0.49±0.11	21.70
饱和鲜质量/g	博爱	0.18±0.05	29.68	0.36±0.08	21.61
	青岛	0.16±0.05	33.53	0.52±0.11	21.45
干质量/g	博爱	0.09±0.03	30.30	0.16±0.04	23.63
	青岛	0.07±0.02	32.22	0.20±0.06	31.78
平均值	博爱	—	30.02	—	22.25
	青岛	—	33.32	—	24.98

表 3 青岛和博爱地区竹子叶表型性状的主成分分析

Table 3 Principal component analysis on bamboo leaf phenotypic traits in Qingdao & Boai

性状	主成分		
	1	2	3
叶长	0.410	0	0.273
叶宽	0.366	-0.476	0.131
叶厚	0.362	0.147	-0.882
长/宽	0.233	0.845	0.212
鲜质量	0.416	0	0.152
饱和鲜质量	0.413	0	0.224
干质量	0.411	-0.131	-0.111
特征值	5.66	0.95	0.30
贡献率(%)	80.88	13.55	4.30

基于前 2 个主成分对博爱和青岛的刚竹属竹种、福建茶秆竹和狭叶青苦竹进行可视化分析(图 1),刚竹属竹种与福建茶秆竹、狭叶青苦竹的叶表型性状存在差异,福建茶秆竹与狭叶青苦竹相似性较大。

网络关联图中每个圆圈代表 1 个竹种,连接在圆圈之间的线代表 2 个竹种之间具有相关关系(图 2)。大部分刚竹属竹种紧密聚集在一起,具有较强的相关关系,但福建茶秆竹与狭叶青苦竹均单独聚在一起。由于博爱的黄秆乌哺鸡竹和蓉城竹分别是 10 个刚竹属竹种中叶形指数最大和最小的竹种,这 2 个竹种与其他刚竹属竹种没有聚集在一起。

2.3 叶表型性状与环境因子的相关性分析

博爱和青岛近 10 a 环境因子平均值显示,青岛的温度、年日照时数均低于博爱,但青岛的年降雨量高于博爱(表4)。对叶表型性状与环境因子进行相

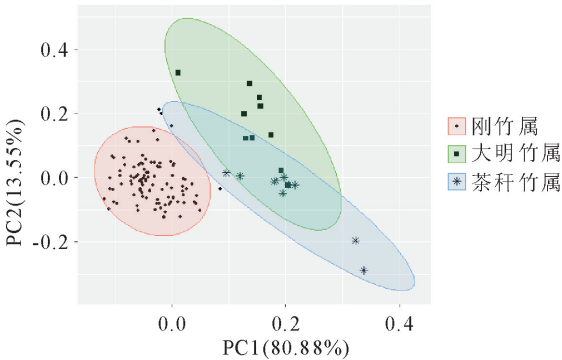
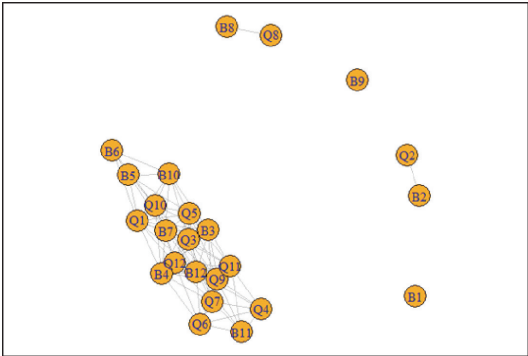


图 1 主成分分析

Fig. 1 The diagram of principal component analysis



B 为博爱,Q 为青岛。1~12 依次为:黄秆乌哺鸡竹、狭叶青苦竹、两相思竹、早园竹、毛环竹、变竹、淡竹、福建茶秆竹、蓉城竹、筠竹、黄槽斑竹和斑竹。

图 2 青岛和博爱地区 12 种竹子的网络关联图

Fig. 2 Network association diagram among the 12 bamboo species in Qingdao & Boai

关性分析(图 3、图 4),可知刚竹属竹种的 7 个叶表型性状均与降雨量呈负相关,而与温度因子呈正相

关,福建茶秆竹与狭叶青苦竹的 7 个叶表型性状均宽、鲜质量、饱和鲜质量、干质量均与年降雨量呈显著正相关,而与温度因子呈显著负相关( $P<0.01$ )。

表 4 青岛和博爱地区的环境因子

Table 4 The environmental factors in Qingdao and Boai

样地	日均温/℃	夜均温/℃	年均温/℃	年日照时数/h	年降水量/mm
青岛	17.25	11.33	14.08	2 457	662.1
博爱	22.25	12.25	16.00	3 234	580.7

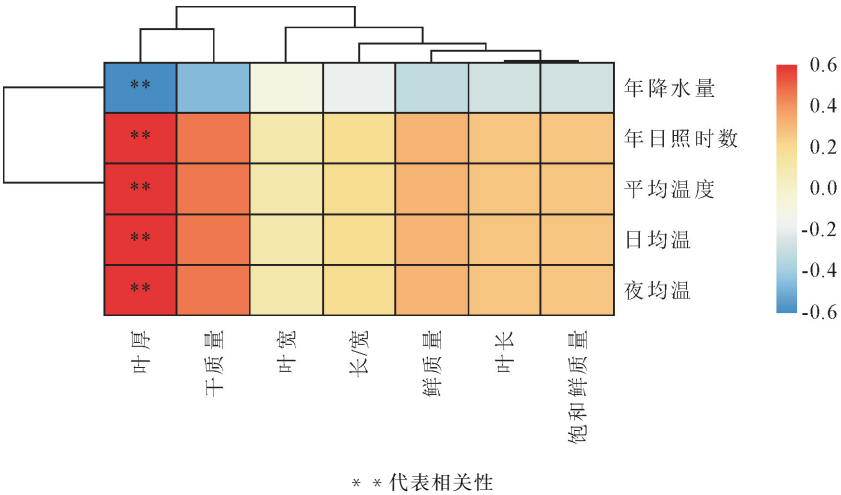


图 3 刚竹属竹种叶表型性状与环境因子的相关性

Fig. 3 The correlation between the environmental factors and the leaf characteristics of *Phyllostachys* species

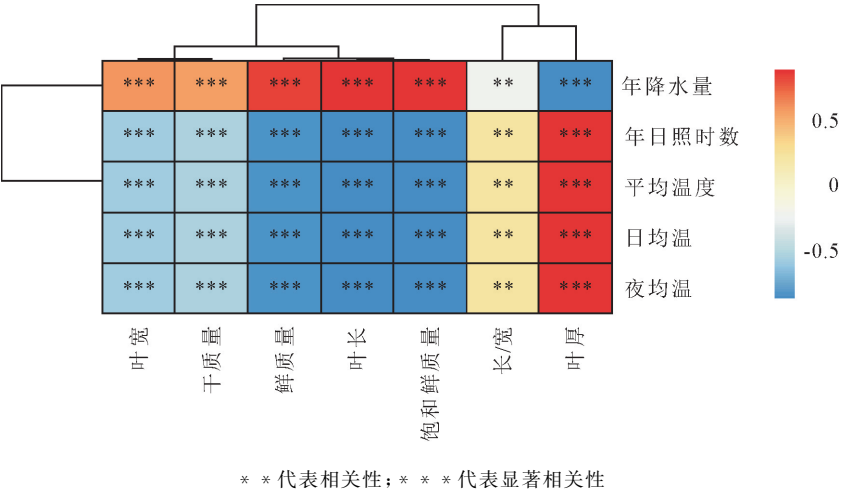


图 4 狭叶青苦竹、福建茶秆竹与环境因子的相关性

Fig. 4 The correlation between the environmental factors and the leaf characteristics of *P. chino* var. *hisauchi* and *P. amabilis* var. *convexa*

2.4 异速生长分析

异速生长方程表明变量之间均呈显著相关( $P<0.01$ )(表 5)。所有异速生长指数  $\alpha$  均显著大于 1.0( $P<0.01$ ),表明自变量和因变量之间存在着异速生长关系,叶质量的生长速率要高于叶长、宽、厚的生长速率。

3 结论与讨论

叶表型变异特点可以反映植物对环境的生态适应性。研究表明,随着纬度与海拔的升高,植物叶片

有变薄、变窄的趋势,以此来减少水分的散失、提高植物对水分的利用效率,同时较小的叶片能够有效降低植物的代谢速率,从而增强植物的抵抗能力<sup>[5,23]</sup>。叶厚作为表征植物叶片物理抵抗能力的重要指标<sup>[24]</sup>,会随着光照强度的减弱而逐渐变薄<sup>[25]</sup>,随着温度的降低而增厚<sup>[26]</sup>。叶厚也与年均气温、年均降水量呈显著负相关<sup>[27]</sup>。本研究中,所有竹种的叶厚与温度因子呈显著正相关,与降雨量呈显著负相关,这与已有的研究结果是一致的<sup>[27]</sup>,即叶厚表现出了与环境相适应的变异特点。

表 5 青岛和博爱的叶表型性状间的异速生长参数

Table 5 The allometric growth parameters of the bamboo leaf traits in Qingdao &amp; Boai

自变量	因变量	参数				等速生长检验	
		$R^2$	$P$	$\alpha$ (95%CI)	$\ln\beta$ (95%CI)		
博爱	叶长	鲜质量	0.926	<0.01	2.019(1.880~2.169)	-2.888(-3.043~-2.733)	<0.01
		饱和鲜质量	0.927	<0.01	1.999(1.862~2.145)	-2.855(-3.007~-2.704)	<0.01
		干质量	0.870	<0.01	1.911(1.739~2.101)	-3.067(-3.261~-2.873)	<0.01
	叶宽	鲜质量	0.639	<0.01	2.539(2.170~2.971)	-1.292(-1.385~-1.199)	<0.01
		饱和鲜质量	0.652	<0.01	2.513(2.153~2.932)	-1.275(-1.366~-1.185)	<0.01
		干质量	0.681	<0.01	2.403(2.073~2.786)	-1.556(-1.639~-1.474)	<0.01
	叶厚	鲜质量	0.888	<0.01	2.203(2.017~2.405)	0.908(0.763~1.053)	<0.01
		饱和鲜质量	0.874	<0.01	2.180(1.986~2.393)	0.902(0.750~1.055)	<0.01
		干质量	0.859	<0.01	2.085(1.890~2.301)	0.527(0.373~0.680)	<0.01
青岛	叶长	鲜质量	0.926	<0.01	2.016(1.877~2.165)	-2.901(-3.055~-2.747)	<0.01
		饱和鲜质量	0.930	<0.01	2.003(1.868~2.147)	-2.857(-3.006~-2.709)	<0.01
		干质量	0.884	<0.01	1.885(1.724~2.062)	-3.110(-3.290~-2.930)	<0.01
	叶宽	鲜质量	0.856	<0.01	2.726(2.467~3.022)	-1.383(-1.449~-1.317)	<0.01
		饱和鲜质量	0.856	<0.01	2.708(2.450~2.991)	-1.350(-1.415~-1.284)	<0.01
		干质量	0.867	<0.01	2.549(2.316~2.805)	-1.690(-1.749~-1.631)	<0.01
	叶厚	鲜质量	0.887	<0.01	3.190(2.921~3.584)	1.835(1.605~2.065)	<0.01
		饱和鲜质量	0.878	<0.01	3.169(2.892~3.474)	1.848(1.610~2.086)	<0.01
		干质量	0.895	<0.01	2.984(2.741~3.248)	1.320(1.113~1.527)	<0.01

伴随着温度降低与降雨减少的过程,植物叶片有变小、变窄的趋势<sup>[5,23]</sup>。据此可以推测,降雨的增加难以抵消温度降低对刚竹属竹种的影响或刚竹属竹种更易受到温度的影响,因此,由博爱引至青岛后,刚竹属叶片有变小、变窄的趋势;但降雨的增加可以抵消温度降低对狭叶青苦竹与福建茶秆竹的影响或2个竹种更易受到降雨的影响,因此,由博爱引至青岛后,这2个竹种叶片有变长或变宽的趋势。故而,不同竹种对环境温度因子与降雨量的响应不同,相较刚竹属竹种,狭叶青苦竹与福建茶秆竹可以更好地适应温度较低但降雨量较高的青岛,即狭叶青苦竹与福建茶秆竹的耐寒性更强,蓉城竹与筠竹次之,其他8个刚竹属种相对最弱。

表型可塑性大的植物可以通过改变植株构件形态、生物量分配、生理机制、遗传特性等多个方面,从而适应于异质生境<sup>[1,4]</sup>。本研究所有竹种的叶质量表现出了较大的可塑性与表型多样性,当引至温度降低、降雨量增加的青岛后,叶质量的表型多样性也随之增加。主成分分析是将多个指标整合为能够反映总体大部分信息的少量指标<sup>[28]</sup>。本研究的主成分分析中第1主成分的贡献率达80.88%,可以反映叶表型性状的全部信息,叶质量的特征向量绝对值要高于叶长、宽、厚。基于前2个主成分的可视化结果表明,刚竹属竹种、狭叶青苦竹、福建茶秆竹之间可以根据叶形态差异进行区分,能直观反映竹种间的相似性,网络图的结果与主成分分析结果基本一致。竹子引至温度降低、降雨量增加的青岛后,叶厚

与叶质量的生长速率均显著增加,且叶质量的生长速率高于叶厚。

综上所述,由博爱引至青岛后,刚竹属竹种的叶片表现出了变小或变轻的适应性特征,而福建茶秆竹与狭叶青苦竹的叶片表现出了变长或变宽的适应性特征,因此,相比刚竹属竹种,狭叶青苦竹与福建茶秆竹对温度降低但降雨量增加的青岛适应性更强。叶质量是叶表型变异的主要因子,可作为竹种耐寒性的重要评价指标。

#### 参考文献:

- [1] 刘晓娟,马克平.植物功能性状研究进展[J].中国科学:生命科学,2015,45(4):325-339.  
LIU X J, MA K P. Plant functional traits-concepts, applications and future directions[J]. Scientia Sinica: Vitae, 2015, 45(4): 325-339. (in Chinese)
- [2] 孟婷婷,倪健,王国宏.植物功能性状与环境及生态系统功能[J].植物生态学报,2007(1):150-165.
- [3] 聂坤,徐明,文春玉,等.黔中地区不同林龄马尾松群落细根功能性状及其异速生长关系[J].西北林学院学报,2022,37(6):10-17.  
NIE K, XU M, WEN C Y, et al. Fine root functional traits and its allometric growth relationship of *Pinus massoniana* forests between different stand ages in central Guizhou[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2022, 37(6): 10-17. (in Chinese)
- [4] 宝乐,刘艳红.东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较[J].生态学报,2009,29(7):3692-3703.  
BAO L, LIU Y H. Comparison of leaf functional traits in different forest communities in Mt. Dongling of Beijing[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3692-3703. (in Chinese)

- [5] 李耀琪, 王志恒. 植物叶片形态的生态功能、地理分布与成因[J]. 植物生态学报, 2021, 45(10): 1154-1172.  
LI Y Q, WANG Z H. Leaf morphological traits: ecological function, geographic distribution and drivers[J]. Journal of Plant Ecology, 2021, 45(10): 1154-1172. (in Chinese)
- [6] 任尚福. 白刺叶片解剖结构性状异速生长与生态适应性研究[J]. 草地学报, 2022, 30(5): 1-13.  
REN S F. Allometric growth and ecological adaptability of the leaf anatomical structure of *Nitraria* spp. [J]. Acta Agrestia Sinica, 2022, 30(5): 1-13. (in Chinese)
- [7] 严德福, 杨允菲, 赵明清. 松嫩平原异质生境芦苇种群叶片的表型可塑性[J]. 东北师大学报: 自然科学版, 2012, 44(2): 78-83.  
YAN D F, YANG Y F, ZHAO M Q. Phenotypic plasticity of leaves on reed populations in heterogeneous habitats in the Songnen Plains of China[J]. Journal of Northeast Normal University: Natural Science Edition, 2012, 44(2): 78-83. (in Chinese)
- [8] 朱瑞清, 刘美玲, 李刚, 等. 2种水分生境下红砂叶片功能性状响应及适应机制[J]. 西北林学院学报, 2020, 35(5): 29-34.  
ZHU R Q, LIU M L, LI G, et al. Responses of leaf functional traits of *Reaumuria soongorica* in two different desert habitats [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2020, 35(5): 29-34. (in Chinese)
- [9] ATKIN O K, LOVEYS B R, ATKINSON L J, et al. Phenotypic plasticity and growth temperature: understanding interspecific variability[J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57(2): 267-281.
- [10] LI J, DU L, GUAN W, et al. Latitudinal and longitudinal clines of phenotypic plasticity in the invasive herb *Solidago canadensis* in China[J]. Oecologia, 2016, 182(3): 755-764.
- [11] KLEUNEN M V, LENSSEN J, FISCHER M, et al. Selection on phenotypic plasticity of morphological traits in response to flooding and competition in the clonal shore plant *Ranunculus reptans* [J]. Journal of Evolutionary Biology, 2010, 20(6): 2126-2137.
- [12] 牛雪婧, 聂靖, 赵雪利, 等. 河北木蓝的叶表型可塑性研究[J]. 植物科学学报, 2020, 38(1): 97-104.  
NIU X J, NIE J, ZHAO X L, et al. Leaf-level phenotypic plasticity of *Indigofera bungeana* Walp. [J]. Plant Science Journal, 2020, 38(1): 97-104. (in Chinese)
- [13] 杨克彤, 陈国鹏, 李广, 等. 兰州市区主要阔叶绿化树种叶表型可塑性特征[J]. 西北林学院学报, 2021, 36(1): 126-131.  
YANG K T, CHEN G P, LI G, et al. Phenotypic plasticity of the main broad-leaved greening tree species in Lanzhou [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2021, 36(1): 126-131. (in Chinese)
- [14] PEPPE D J, ROYER D L, CARIGLINO B, et al. Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications [J]. New Phytologist, 2011, 190(3): 724-739.
- [15] PEPPE D J, LEMONS C R, ROYER D L, et al. Biomechanical and leaf-climate relationships: a comparison of ferns and seed plants[J]. American Journal of Botany, 2014, 101(2): 338-347.
- [16] 耿伯介, 王正平. 中国植物志: 第九卷, 第一分册[M]. 北京: 科学出版社, 1996.
- [17] 孙飞飞. 观赏竹的耐寒性研究及园林应用[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2015.
- [18] 李作军. 6种观赏竹在关中地区引种栽培试验[D]. 陕西杨陵: 西北农林科技大学, 2013.
- [19] 张玮. 耐寒丛生竹种的筛选与快繁技术研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2008.
- [20] 张玮, 谢锦忠, 吴继林, 等. 低温驯化对部分丛生竹种叶片膜脂脂肪酸的影响[J]. 林业科学研究, 2009, 22(1): 139-143.  
ZHANG W, XIE J Z, WU J L, et al. Changes in membrane lipid fatty acids of some sympodial bamboos in response to low temperature exposure[J]. Forest Research, 2009, 22(1): 139-143. (in Chinese)
- [21] 李娟, 高健, 范蕊. 金镶玉竹、黄秆乌哺鸡竹和黄纹竹在北京地区冬季的耐寒生理和叶片结构比较[J]. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2017, 46(5): 527-533.  
LI J, GAO J, FAN R. Changes in physiological indices and leaf structure of *Phyllostachys aureosulcata* f. *spectabilis*, *Ph. vivax* f. *aureocaulis*, *Ph. vivax* f. *huangwenzhu* during winter in Beijing [J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University: Natural Science Edition, 2017, 46(5): 527-533. (in Chinese)
- [22] 冯云, 范少辉, 刘广路, 等. 青岛地区竹种质资源异地保存及生长监测[J]. 世界竹藤通讯, 2021, 19(6): 65-69.
- [23] 张腾驹, 陈小红, 康喜坤, 等. 四川省珙桐天然种群叶表型多样性[J]. 生态学杂志, 2019, 38(1): 35-43.  
ZHANG T J, CHEN X H, KANG X K, et al. Phenotypic diversity of leaf morphologic traits of *Davidia involucreata* natural populations in Sichuan Province [J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, 38(1): 35-43. (in Chinese)
- [24] PÉREZ-HARGUINDEGUY N, DÍAZ S, GARNIER E, et al. Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide[J]. Australian Journal of Botany, 2016, 64(8): 715.
- [25] 张盟, 任可, 柳佳莹, 等. 林冠环境对沿海沙地竹子叶功能性状的影响[J]. 森林与环境学报, 2021, 41(6): 561-569.  
ZHANG M, REN K, LIU J Y, et al. Effects of different canopy conditions on bamboo leaf functional traits in a sandy coastal area [J]. Journal of Forest and Environment, 2021, 41(6): 561-569. (in Chinese)
- [26] NICOTRA A B, LEIGH A, BOYCE C K, et al. The evolution and functional significance of leaf shape in the angiosperms [J]. Functional Plant Biology, 2011, 38(7): 535-552.
- [27] 龚时慧, 温仲明, 施宇. 延河流域植物群落功能性状对环境梯度的响应[J]. 生态学报, 2011, 31(20): 6088-6097.  
GONG S H, WEN Z M, SHI Y. The response of community-weighted mean plant functional traits to environmental gradients in Yanhe river catchment [J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(20): 6088-6097. (in Chinese)
- [28] 经建永, 颜刚刚, 欧阳丽婷, 等. 新疆野生欧洲李表型性状多样性分析[J]. 植物资源与环境学报, 2020, 29(2): 28-37.  
JING J Y, XIE G G, OUYANG L T, et al. Analysis on diversity of phenotypic traits of wild *Prunus domestica* in Xinjiang [J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2020, 29(2): 28-37. (in Chinese)