

# 四季竹立竹地上现存生物量分配及其与构件因子关系

顾大形, 陈双林\*, 郭子武, 杨清平, 李迎春

(中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400)

**摘要:**通过对四季竹立竹构件因子和地上生物量的调查,分析了立竹地上现存生物量分配格局及立竹构件因子与构件生物量的关系。结果表明:地上现存生物量分配格局1年生立竹为竹秆>竹叶>竹枝,2年生立竹为竹叶>竹秆>竹枝,2年生立竹竹秆和竹叶生物量分配比例较1年生立竹分别极显著减少和增加,而竹枝生物量分配比例不同年龄立竹间无显著变化。2年生立竹各构件因子与构件生物量间大多呈显著或极显著相关,立竹全高、枝下高、枝盘数是立竹胸径的从属因子,立竹胸径对立竹构件生物量和地上部分总生物量起着决定作用,两者具有极显著的三次曲线函数关系。四季竹在资源分配时对竹叶构件的倾斜有利于种群对已占领生境的巩固和新生境的开拓。

**关键词:**四季竹;立竹构件;生物量模型;生物量分配格局

中图分类号:S795.9

文献标识码:A

## Above-ground Biomass Allocation and Relationship with Ramet Component of *Oligostachyum lubricum*

GU Da-xing, CHEN Shuang-lin, GUO Zi-wu, YANG Qing-ping, LI Ying-chun

(Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Fuyang 311400, Zhejiang, China)

**Abstract:** The above-ground biomass and component factors of *Oligostachyum lubricum* were investigated and the above-ground biomass allocation and its relationship with ramet component were analyzed. The results indicated that present above-ground biomass allocation pattern of 1-year-old stands was stem > foliage > twig and that of 2-year-old stands was foliage > stem > twig. The rate of stem biomass of 2-year-old stands was extremely lower while that of foliage biomass of 2-year-old stands was extremely higher respectively than that of 1-year-old stands. However, there was no significant difference in twig biomass between 1- and 2-year-old stands. There were significant or very significant correlation between component factors and component biomass of 2-year-old stands. The total height (TH), height under branch (HB) and round of branches (RB) were subordinate factors of the diameter at breast-height (DBH) of 2-year-old stands. DBH of stands had decisive effects on the biomass of each component and above-ground part of stands and the relationship between them followed very significantly a cubic function. Increasing in allocation proportion of foliage biomass was beneficial to develop new habitat and consolidate present habitat for *O. lubricum*.

**Key words:** *Oligostachyum lubricum*; ramet component; biomass model; biomass allocation pattern

构件是植物体上具有生死过程和潜在分生能力的形态学单位,是植株生长发育的基础<sup>[1-2]</sup>。构件因子是描述植物构件形态的特征因子,即表征植株

构件体积的指标,对于同种植物而言,体积的大小基本可以代表生物量储量,因此可以通过构件因子来描述植物群落的生物量,这也是目前在生产实践中

收稿日期:2010-04-12

基金项目:杭州市科技攻关专项“杭州市笋用竹栽培水平提升的关键技术研究与示范”(20070632B31);杭州市重大科技创新项目“高品质笋用竹种质资源发掘与开发利用关键技术研究与示范”(20072312A23)

作者简介:顾大形(1984—),男,河南商人,硕士研究生,主要从事竹林生态研究。

\* 通讯作者:E-mail:cslbamboo@126.com

常用的森林生物量估算方法<sup>[3]</sup>。植株在生长过程中,在把有限的资源分配给叶、枝、秆等不同构件时会进行权衡,即对一种构件投入的增加就意味着对其它构件投入的减少,故植物在生长发育过程中通过不断优化生物量分配格局来提高适合度,以适应环境的变化<sup>[4-5]</sup>。因此植株构件因子与生物量关系及由此形成的生物量分配格局是自身遗传因素、环境压力及自然选择共同作用的结果<sup>[6-8]</sup>,在一定程度上可以反映植物对环境的适应能力和生长发育规律<sup>[9-11]</sup>,因而经常被作为研究植物与环境间生态关系的重要依据<sup>[12-14]</sup>。

克隆植物具有基株以分株为单位的克隆构件性和分株以分枝为单位的有机体构件性<sup>[15]</sup>。竹类植物作为典型的克隆植物,构件生物量分配基本集中在以分株为单位的有机体构件水平上,主要研究了立竹构件生物量估算和生物量分配格局对不同环境条件的响应<sup>[16]</sup>等方面,其中生物量分配格局对环境的响应是通过构件生物量分配格局的“可塑性”来表示。立竹构件生物量分配格局不仅是遗传的结果,也是对环境长期作用的响应,在一定程度上可以反映立竹对环境的进化适应结果<sup>[17]</sup>。因此,通过对自然条件下生长期构件生物量分配格局的分析,在一定程度上可以揭示立竹生态自适应策略。

四季竹(*Oligostachyum lubricum*(Wen) King f.) 属禾本科(Gramineae)竹亚科(Bambusoideae)少穗竹属(*Oligostachyum* Z. P. Wang et G. H. Ye),地下茎为复轴混生型,枝叶茂盛,观赏价值高。其笋期长,竹笋产量高,笋质脆嫩,营养丰富,且生态适应性强,耐瘠薄、干旱,是一种夏秋季出笋的优良笋用竹种,具有很好的开发利用价值。目前四季竹的研究包括生物学特性<sup>[18-20]</sup>、竹林抚育管理和笋期调控<sup>[21]</sup>及叶面积与竹笋产量关系<sup>[22]</sup>等方面,而就其生物量分配及与立竹构件因子关系未见有研究报道。本文对四季竹立竹主要构件因子(即有机体构件)及地上生物量进行了调查,建立了立竹主要构件因子与构件生物量间的数学模型,并分析了不同年龄立竹地上生物量分配格局,旨在为四季竹环境适应机制及种群更新的基本过程和功能研究提供理论依据。

## 1 试验地概况

试验地位于浙江省临安市太湖源镇(119°37'E,30°20'N),属中亚热带季风气候区,温暖湿润,四

季分明。年降水量1 250~1 600 mm,年平均气温15.4℃,1月平均气温3.2℃,7月平均气温29.9℃,极端低温-13.3℃,极端高温40.2℃,≥10℃的年均积温5 100℃,年均无霜期235 d,年日照时数1 850~1 950 h<sup>[23]</sup>。土壤为红壤,pH值4.71,有机质含量69.71 mg·kg<sup>-1</sup>,全N 1.67 g·kg<sup>-1</sup>,全P 0.869 g·kg<sup>-1</sup>,全K 9.93 g·kg<sup>-1</sup>。

试验林地原为农业耕作用地,连片分布,立地条件一致。2005年春季营造四季竹林,面积1.4 hm<sup>2</sup>,初植密度1 800株·hm<sup>-2</sup>,母竹为2年生立竹,径级1.5 cm左右,2007年笋期后郁闭成林。试验林经营粗放,未实施林地垦复和施肥,出笋前期与后期采收竹笋,秋冬季、春季选择性挖取竹苗,冬季伐除2年生及以上立竹,立竹在林分中分布较为均匀。调查期间试验林林分平均密度44 000株·hm<sup>-2</sup>,1年生、2年生立竹比例为3:11。

## 2 材料与方法

### 2.1 调查方法

2009年9月在试验四季竹林中设置2 m×2 m样地15个。调查各个样地中所有2年生立竹和当年已成竹的1年生立竹(已基本完成高生长,抽枝长叶的立竹)的胸径、全高、枝下高、枝盘数等立竹构件形态指标。并在各个样地中随机选取各径级1~2年生样竹各3株齐地伐倒,将样竹的秆、枝、叶分离,分别测定鲜质量,再分别取秆、枝、叶的混合鲜样70±0.5 g,经105℃杀青后,70℃烘干至恒质量,测定各构件含水率,计算立竹各构件的干生物量。

### 2.2 数据分析

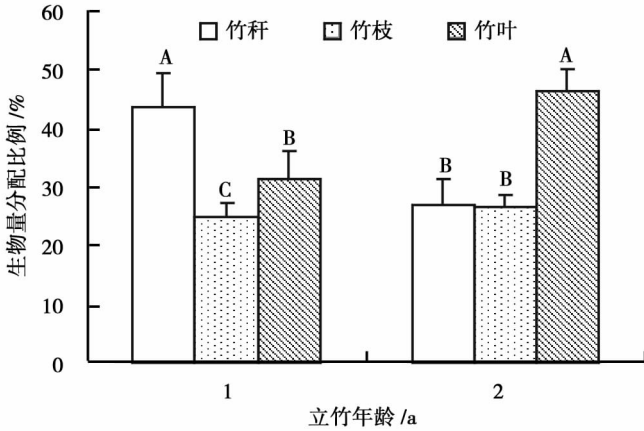
试验数据在Excel 2003统计软件中进行整理和作图,根据四季竹不同年龄立竹的构件鲜质量和干质量的测定值计算立竹构件含水率和生物量分配比例。应用SPSS 16.0统计分析软件分析立竹主要构件因子与构件生物量间的Pearson相关系数,通过2年生立竹主要构件因子与地上构件生物量间的通径分析筛选出影响立竹地上构件生物量的代表性构件因子,并通过回归分析建立代表性立竹构件因子与构件生物量的估测模型。

## 3 结果与分析

### 3.1 立竹构件生物量分配格局

由图1可知,四季竹1年生立竹竹秆、竹枝、竹叶生物量分配比例分别为43.72%、24.79%和

31.49%,两两间差异均达极显著水平。2年生立竹地上部分构件生物量分配大小顺序为竹叶>竹秆>竹枝,其中竹叶生物量分配比例极显著高于竹秆和竹枝,而竹秆和竹枝间无显著差异。1年生立竹和2年生立竹比较,竹秆、竹叶生物量分配比例差异极显著,2年生立竹竹秆和竹叶生物量分配比例较1年生立竹分别减少和增加了16.62%、14.86%,而竹枝分配比例无显著差异。这可能是由于部分1年生立



注:不同年龄立竹同一构件不同大写字母表示差异极显著( $p < 0.01$ )。

图1 四季竹不同年龄立竹构件生物量分配

竹尚未完全展叶,而2年生立竹竹叶构件则已经发育完全。

### 3.2 立竹主要构件因子与构件生物量关系

3.2.1 立竹主要构件因子与构件生物量相关性分析 调查是在9月初进行的,由于此时一些1年生立竹抽枝长叶还未完成,而2年生立竹已经发育完成,成为功能竹,因此立竹主要构件因子与构件生物量的关系通过2年生立竹的有关数据进行统计分析。由表1分析可知,立竹胸径与各构件生物量及地上部分总生物量均呈极显著正相关。立竹全高除与竹叶生物量相关性不显著外,与其它构件生物量和地上部分总生物量相关性均达极显著水平。立竹枝下高与各构件生物量和地上部分总生物量呈显著正相关,而立竹枝盘数与竹秆生物量和地上部分总生物量具有显著的负相关,与竹枝、竹叶生物量相关性不显著。立竹胸径与立竹全高、枝下高、枝盘数具有显著或极显著的相关性,立竹全高、枝下高与枝盘数相关性极显著,说明立竹胸径、全高、枝下高、枝盘数等立竹主要构件因子在彼此间相互影响的同时,共同对立竹构件生物量产生直接或间接的影响。

表1 四季竹立竹主要构件因子与构件生物量的相关系数

项目	胸径 DBH	全高 TH	枝下高 HB	枝盘数 RB	竹秆生物量 Bs	竹枝生物量 Bt	竹叶生物量 Bf	地上生物量 Ba
胸径 DBH	1							
全高 TH	0.439 **	1						
枝下高 HB	0.408 **	0.176	1					
枝盘数 RB	-0.363 *	0.417 **	-0.411 **	1				
竹秆生物量 Bs	0.932 **	0.492 **	0.377 *	-0.325 *	1			
竹枝生物量 Bt	0.799 **	0.441 **	0.354 *	-0.228	0.880 **	1		
竹叶生物量 Bf	0.760 **	0.272	0.326 *	-0.296	0.809 **	0.937 **	1	
地上生物量 Ba	0.862 **	0.402 **	0.365 *	-0.301 *	0.928 **	0.977 **	0.965 **	1

注: \*\* 表示相关性极显著( $P \leq 0.01$ ), \* 表示相关性显著( $0.01 < P \leq 0.05$ )。下同。

3.2.2 立竹构件因子对地上部分生物量分配的影响 为更深入地理解四季竹立竹主要构件因子对立竹生物量分配的影响,在相关分析的基础上,通过通径分析了解立竹主要构件因子对立竹地上部分总生物量的直接和间接影响的大小。从立竹地上部分总生物量与立竹胸径、全高、枝下高、枝盘数的通径系数可知(表2),立竹胸径对立竹地上部分总生物量产生极显著的直接正效应,同时立竹胸径还通过其它立竹构件因子对立竹地上生物量产生较大的间接正效应,致使两者的相关性进一步增强。立竹全高、

枝下高、枝盘数对立竹地上部分总生物量产生的直接效应都很小,但它们通过其它构件因子对立竹地上部分总生物量的间接效应均较大,结果致使立竹全高、枝下高、枝盘数与立竹地上部分总生物量的相关性均得到极大加强,分别达到极显著或显著水平。立竹全高、枝下高、枝盘数对立竹地上部分总生物量产生的间接效应中,通过立竹胸径产生的间接效应占总间接效应的比例都很大,分别达到91.8%、93.7%和98.7%,说明四季竹立竹构件因子中立竹胸径对立竹生物量的影响最大,具有决定性的作用。

表2 四季竹地上部分总生物量分配的立竹构件因子通径分析

构件因子	直接效应	间接效应				总计	相关系数
		X1→Y	X2→Y	X3→Y	X4→Y		
胸径 X1	0.841 **		0.013	0.007	0.001	0.022	0.862 **
全高 X2	0.031	0.369		0.003	-0.001	0.371	0.402 **
枝下高 X3	0.017	0.342	0.005		0.001	0.348	0.365 *
枝盘数 X4	-0.002	-0.305	0.013	-0.007		-0.299	-0.301 *

注:Y为立竹地上部分总生物量。

### 3.3 立竹胸径与构件生物量模型构建

通过四季竹立竹主要构件因子与地上部分总生物量的关系分析可知,立竹胸径对立竹地上生物量具有决定性的影响,因此可以通过立竹胸径与立竹构件生物量的回归模型对四季竹林地上生物量进行估测。在对立竹胸径与立竹竹秆、竹枝、竹叶和地上部分总生物量的关系进行构建时采用多种

函数关系进行模拟,然后从中选择拟合效果最好( $R^2$ 值最大)的函数作为估测函数模型。由于所调查的1年生立竹的枝叶部分还未发育完全,故不对其竹枝、竹叶生物量模型进行模拟。由表3可知,所筛选出的立竹胸径与构件生物量、地上部分总生物量的三次曲线函数模型回归效果均达到了极显著相关水平。

表3 四季竹不同年龄立竹构件生物量模型

立竹年龄/a	项目	数学模型	$R^2$	F	显著性水平
1	Bs	$Bs = 0.044 - 1.305 \times 10^{-4}D + 2.287 \times 10^{-5}D^2 + 3.298 \times 10^{-5}D^3$	0.912	158.467	0.000
	Ba	$Ba = -0.073 + 0.051D - 0.003D^2 + 1.120 \times 10^{-4}D^3$	0.694	34.736	0.000
2	Bs	$Bs = 0.095 + 0.046D - 0.005D^2 + 2.022 \times 10^{-4}D^3$	0.880	300.926	0.000
	Bt	$Bt = -0.142 + 0.067D - 0.007D^2 + 2.614 \times 10^{-4}D^3$	0.668	26.171	0.000
	Bf	$Bf = -0.277 + 0.124D - 0.012D^2 + 4.472 \times 10^{-4}D^3$	0.600	19.505	0.000
	Ba	$Ba = -0.515 + 0.237D - 0.024D^2 + 9.108 \times 10^{-4}D^3$	0.769	43.321	0.000

注:D为立竹胸径(DBH/mm)。

## 4 结论与讨论

由无机物质合成有机物质是植物的主要功能,因此一段时间种群进行光合作用总积累的净初级生产量即生物量的大小可以代表植物生产力功能的强弱,而植株功能的发挥是以植株结构为基础的。四季竹立竹主要构件因子中除立竹枝盘数与竹枝、竹叶生物量及立竹全高与竹叶生物量的相关性较弱外,立竹其它构件因子与构件生物量均具有极显著或显著的相关性。通过立竹主要构件因子与地上生物量的通径分析表明,立竹全高、枝下高、枝盘数基本上是通过立竹胸径而影响地上生物量的,立竹胸径是影响立竹地上生物量最重要的构件因子,这与麻竹(*Dendrocalamus latiflorus* Munro)<sup>[24]</sup>、瓜多竹(*Guadua amplexifolia* J. Presl)<sup>[25]</sup>、花吊丝竹(*D. minor* var *amoenus* (Q. H. Dai et C. F. Huang) Hsueh et D. Z. Li)<sup>[26]</sup>等竹种研究得出的立竹胸径和全高共同决定立竹地上部分总生物量的结论不太一致,可能是由于四季竹与其它竹种比较,其竹秆占地上部分总生物量的比例较小所致。而且四季竹立竹全

高、枝下高、枝盘数与立竹胸径呈极显著或显著相关,说明立竹全高、枝下高、枝盘数是立竹胸径的从属因子。从立竹胸径与立竹构件生物量的相关系数中可以看出,立竹胸径与立竹各构件及地上部分总生物量均呈极显著的正相关,因此基于生物量生产这一竹林功能考虑,在四季竹林中要尽量培育较大径级的立竹。

生物量在各器官的分配比例因树种的不同而有差异,反映了植物对环境资源的不同利用方式<sup>[27]</sup>。同时多年生植物生物量的分配格局与生长年龄密切相关,不同生长年龄植株的生理活性及功能不同,因此其光合产物在各构件间的分配也不尽相同<sup>[28]</sup>。四季竹1年生立竹由于形态建成刚刚完成,而还未完全抽枝长叶,因此竹秆所占生物量比例最大,而竹叶的比例较小。随着立竹年龄的增加,其生长所需营养逐渐由母竹供应过渡到自给自足,并且通过地下茎的生理整合功能将光合产物供应给无性系种群的更新生长。2年生立竹在形态、生理功能上均已发育成熟,是种群中的功能竹,此时的资源分配更多地向竹叶倾斜,使竹叶生物量比例较1年生立竹提高14.86%,达

到46.35%,超过竹秆而成为最大的地上生物量分配构件,这一比例远远大于毛竹(*Phyllostachys edulis* (Carr.) H. de Lehaie)<sup>[29]</sup>、麻竹<sup>[30]</sup>、版纳甜龙竹(*D. hamiltonii* Nees et Arn. ex Munro)<sup>[31]</sup>、狭叶方竹(*Chimonobambusa angustifolia* C. D. Chu et C. S. Chao)<sup>[32]</sup>和阿帕斯竹(*Gigantochloa apus* (Schult. & Schult. f.) Kurz)<sup>[33]</sup>等竹种相应的比例。由此可见,四季竹立竹各器官的生长速率不同,光合产物在各器官间的分配也不等量,即四季竹立竹对资源分配的权衡是存在的。过去对植物资源分配的权衡大多集中在营养生长和繁殖生长的权衡上<sup>[34]</sup>,其实在营养生长过程中,不同构件间也存在资源分配的权衡,权衡的目的就是更好、更快地促进植物的生长发育,增强其生态适合度。四季竹2年生立竹在资源分配上对竹叶的倾斜,可迅速提高立竹种群的光合性能,使立竹种群生长速度加快,物质积累增多,有利于种群的更新和对环境干扰抵御能力的增强,也有利于四季竹对已占领生境的巩固和新生境的开拓,这可能是四季竹生态适应性较强的机制之一。

## 参考文献:

- [1] 李亚,陈芳,马全林,等.沙地一年生植物五星蒿的构件特征研究[J].草业科学,2009,26(7):66-71
- [2] White J. Perspectives on Plant Population Ecology[M]. Massachusetts: Sinauer Associates Inc., 1984:15-47
- [3] 刘长成,魏雅芬,刘玉国,等.贵州普定喀斯特次生林乔灌层地上生物量[J].植物生态学报,2009,33(4):698-705
- [4] Fabbro T, Korner C. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation[J]. Flora, 2004, 199: 70-81
- [5] 刘左军,杜国祯,陈家宽.不同生境下黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)个体大小依赖的繁殖分配[J].植物生态学报,2002,26(1):44-50
- [6] 张学勇,杨允菲,邵奎龙,等.辽东半岛不同生境结缕草无性系种群构件生物量结构[J].草业科学,2006,23(4):78-81
- [7] 许振柱,周广胜.不同温度条件下土壤水分对羊草幼苗生长的影响[J].生态学杂志,2005,24(3):256-260
- [8] 李红丽,智颖飙,雷光春,等.不同水位梯度下克隆植物大米草的生长繁殖特性和生物量分配格局[J].生态学报,2009,29(7):3525-3531
- [9] De Kroon H, Hutchings M J. Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered[J]. Journal of Ecology, 1995, 82: 143-152
- [10] 王静,杨持,王铁娟.放牧退化群落中冷蒿种群生物量资源分配的变化[J].应用生态学报,2005,16(12):2316-2320
- [11] 张文辉,李红,李景侠,等.秦岭独叶草种群个体和构件生物量动态研究[J].应用生态学报,2003,14(4):530-534
- [12] 徐莉,王丽,岳明,等.新疆阜康荒漠红砂种群构件结

- 构与环境因子的灰色关联度分析[J].植物生态学报,2003,27(6):742-748
- [13] 杨允菲,邢福.松嫩平原杂类草甸阿尔泰狗娃花无性系种群构件年龄结构[J].应用生态学报,2008,19(4):757-762
- [14] 刘玉成,杜道林.缙云山大头茶幼苗种群构件结构及与环境因子的多元分析[J].植物生态学报,1996,20(4):338-347
- [15] 王建成,施翔,张道远,等.不同水分下准噶尔无叶豆分株种群特征和生物量分配差异[J].生态学报,2009,29(12):6475-6481
- [16] 吴福忠,王开运,杨万勤,等.缺苞箭竹密度对其生物量分配格局的影响[J].应用生态学报,2005,16(6):991-995
- [17] 李红丽,智颖飙,赵磊,等.大米草自然衰退种群对N、P添加的生态响应[J].生态学报,2007,27(7):2725-2732
- [18] 潘寅辉,高立旦,虞敏之,等.四季竹发笋及幼竹高生长规律研究[J].竹子研究汇刊,2006,25(1):27-29,36
- [19] 王波,何奇江,郑连喜.四季竹地下鞭根系统生长规律研究[J].世界竹藤通讯,2008,6(5):16-18
- [20] 马全东.四季竹笋生长特性的研究[J].林业科技开发,2001,15(增刊):37-38
- [21] 何元荪,魏建永,陆晓友.四季竹栽培管理和笋期调控技术[J].浙江林业科技,2004,24(6):34-36
- [22] 潘寅辉,虞敏之,胡建军,等.四季竹叶面积指数与竹笋产量的关系[J].西南林学院学报,2006,26(5):21-23,32
- [23] 刘丽,陈双林,李艳红.基于林分结构和竹笋产量的有机材料覆盖雷竹林退化程度评价[J].浙江林学院学报,2010,27(1):15-21
- [24] 尤志达.山地麻竹笋用林单株生物量结构研究[J].江西农业大学学报:自然科学版,2002,24(6):806-809
- [25] 马兰涛,陈双林,邹跃国,等.*Guadua amplexifolia* 现存生物量分配和竹材物理结构研究[J].广西植物,2009,29(2):217-221
- [26] 郭子武,李迎春,杨清平,等.花吊丝竹立竹构件与生物量关系的研究[J].热带亚热带植物学报,2009,17(6):543-548
- [27] Tilman D. Plant Strategies and the Structure and Dynamics of Plant Communities[M]. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1988:52-97
- [28] 郑进焜,董文渊,陈冲.海子坪天然毛竹无性系种群地上部分生物量结构研究[J].林业调查规划,2009,4(1):30-33
- [29] 彭在清,林益明,刘建斌,等.福建永春毛竹种群生物量和能量研究[J].厦门大学学报:自然科学版,2002,41(5):579-583
- [30] 林益明,肖贤担.麻竹种群生物量结构和能量分布[J].竹子研究汇刊,2000,19(4):36-41
- [31] 杨清,苏光荣,段柱标,等.版纳甜龙竹种群生物量结构及其回归模型[J].西北农林科技大学学报,2008,36(7):127-134
- [32] 甘小洪,陈启贵,汪海,等.实心狭叶方竹种群的生物量结构与地下茎生长规律研究[J].林业科学研究,2009,22(5):662-666
- [33] 苏毅杰.阿帕斯立竹现存地上生物量及其构件因子关系研究[J].竹子研究汇刊,2009,28(2):25-28
- [34] 冯丽,张景光,张志山,等.腾格里沙漠人工固沙植被中油蒿的生长及生物量分配动态[J].植物生态学报,2009,33(6):1132-1139