

麻竹枝叶生长对钩梢的响应

童 龙¹, 王 玲², 谢锦忠^{1*}, 陈丽洁³, 张 玮¹, 耿养会³

(1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400; 2. 重庆市荣昌县林业局, 重庆 荣昌 402460;
3. 重庆市林业科学研究院, 重庆 400036)

摘要:为了解冠层生物量积累、分配及枝叶大小对麻竹立竹受营林措施干扰(钩梢)后的响应,对不同竹龄全梢、钩梢麻竹地上构件生物量、生物量比、单叶特征、大小枝生物量分配比例及商品竹叶数量进行了调查。结果表明:麻竹立竹地上现存生物量分配格局为秆>枝>叶。叶生物量、叶/枝和叶/秆生物量比为2年生>3年生>1年生。随着竹龄的增加,枝、秆生物量、地上生物量和枝/秆生物量比总体上呈增加的趋势。2年生和3年生立竹枝、叶生物量分配比例显著高于1年生立竹,秆生物量分配比例显著小于1年生立竹。此外,随着竹龄的增加,立竹减少了对0~8 mm枝生物量的分配,增加了对8~16 mm、16 mm以上枝生物量的投入,以提高空间拓展能力,截获更多光资源。钩梢强烈影响了生物量分配格局,显著减小了麻竹立竹枝、叶、秆、地上生物量。钩梢后麻竹立竹增加了枝、叶生物量分配比例,减少了秆生物量的分配比例,同时提高了单叶叶面积和单叶干质量,增加了8~16 mm、16 mm以上枝生物量分配比例,减小0~8 mm枝生物量分配比例,以权衡枝叶的生长,提高立竹对环境的适合度。钩梢后立竹叶/枝、叶/秆、枝/秆生物量比升高,表明生物量分配更多地向叶和枝倾斜。钩梢麻竹商品竹叶数量较全梢麻竹增加29.68%,且发生部位明显降低,钩梢后冠层下部商品竹叶数量增加79.73%,中部商品竹叶数量增加25.81%,降低了采摘高度。在钩梢后的一个生长季内,钩梢影响了麻竹立竹资源利用策略,表现为枝与叶之间关系的变化,但随着钩梢年限的增加其变化规律如何尚需进一步研究。

关键词:麻竹;钩梢;生物量分配;大小枝;单叶特征;商品竹叶

中图分类号:S795.5

文献标识码:A

Branch and Leaf Growth of *Dendrocalamus latiflorus* Response to Truncation

TONG Long¹, WANG Ling², XIE Jin-zhong¹, CHEN Li-jie³, ZHANG Wei¹, GENG Yang-hui³

(1. Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Fuyang 311400, Zhejiang, China; 2. Forest Bureau of Rongchang County, Chongqing, Rongchang 402460, Chongqing, China; 3. Chongqing Academy of Forestry, Chongqing 400036, China)

Abstract: In order to understand the influence of truncation on canopy biomass accumulation, distribution and branch and leaf size of *Dendrocalamus latiflorus*, the modular biomass, biomass ratio, leaf area and dry weight, the size of branch biomass distribution ratio and the quantity of commodity leaves of *D. latiflorus* with different ages were measured and analyzed. The results showed that the aboveground modular biomass of *D. latiflorus* was in the order of stem > branch > leaf. The leaf biomass, leaf/branch biomass ratio and leaf/stem biomass ratio showed a trend of 2a > 3a > 1a. With the increase of age, the aboveground biomass, branch biomass, stem biomass branch/stem biomass ratio of *D. latiflorus* followed an increasing trend. The allocation proportion of branch biomass and leaf biomass of 2- and 3-year-old *D. latiflorus* were significantly higher than that of 1-year-old *D. latiflorus*, while the allocation

收稿日期:2014-04-20

基金项目:国家林业局林业公益性行业科研专项项目(201204711)

作者简介:童龙(1988—),男,安徽枞阳人,硕士研究生,主要从事竹林生态研究。

* 通讯作者:副研究员,博士,主要从事竹类资源与利用研究。E-mail:jzhxie@163.net

proportion of stem biomass of 2- and 3-year-old *D. latiflorus* were significantly lower than that of 1-year-old *D. latiflorus*. In order to improve the spatial expansion capability to intercept more light resources, the *D. latiflorus* stand reduced the 0–8 mm branch biomass allocation, while increased the branch biomass input of the 8–16 mm, 16 mm or above. Truncation strongly affected the biomass distribution pattern, significantly reduced the branch, leaf, stem, and aboveground biomass. After truncating, the *D. latiflorus* stand increased the allocation proportion of branch biomass and leaf biomass, reduced the allocation proportion of stem biomass. At the same time, it improved the single leaf area and dry weight and increased the biomass allocation proportion of 8–16 mm, 16 mm or higher branch, reduced the biomass allocation proportion of 0–8 mm branch for the purpose of balancing the growth of branch and leaf, and improve the environmental suitability of truncated *D. latiflorus*. After *D. latiflorus* stand was truncated, the biomass ratio of leaf/branch, leaf/stem, and branch/stem increased, indicating that the biomass allocation inclined to the leaf and branch. Truncation reduced the picking height, the results showed that after *D. latiflorus* was truncated, the commodity leaf increased by 29.68% compared with the untruncated stand, the number of commodity leaf at the bottom of canopy increased by 79.73% and that in the middle of canopy increased by 25.81%. The change of the relationship between branch and leaf showed that truncation influenced the resource utilization strategy of *D. latiflorus* stands in the first growing seasons after truncating. However, further studies on change regulation with the age of truncation are needed.

Key words: *Dendrocalamus latiflorus*; truncation; biomass allocation; branch diameter; leaf characteristics; commodity leaf

林冠层集中了森林生态系统中生物学活性最强的生物组分,是植物进行光合作用的主要场所^[1]。冠层光合作用不仅受到太阳辐射、温度、湿度等环境因子的影响^[2],还有受到冠层的树冠形状^[3]、叶片散布^[4]、叶角分布^[5]、叶片大小的影响。植物冠层枝、叶空间分布是植物用以适应环境和提高整体光合效能所采取的一种生态对策。枝、叶生物量及其分配直接影响着植物的生长^[6],植物枝条起到营养物质转运、导水功能和机械支撑作用^[7],而叶片光合体现出植物同化固碳释氧的功能。植物通过优化生物量分配格局提高适合度,对环境条件变化作出响应,以达到最大限度地获取光、营养和水资源^[8];植物在生长过程中,会把有限的资源分配给限制性资源的构件,减少非限制性资源构件的分配^[9]。枝叶大小关系是植物的重要生活史策略^[10],枝、叶功能之间的权衡体现了植物适应特定环境的构型塑造^[11-12]。

麻竹(*Dendrocalamus latiflorus* Munro)属禾本科(Poaceae)竹亚科(Bambusoideae)牡竹属(*Dendrocalamus* Nees),为地下茎合轴型竹类植物(丛生竹),主要分布于福建、台湾、广东、广西、海南、贵州、云南、贵州和浙江南部等地^[13],并已在四川、重庆等地成功引种。麻竹叶肉宽厚,气味香溢,且含有大量对人体有益的活性物质,包括黄酮酚酸类、生物活性多

糖、氨基酸肽类、萜醌类、萜类内酯等^[14]。作为纯天然绿色食品包装材料,宽大的麻竹叶通常加工成商品竹叶,用于包裹粽子及其它食物。但目前麻竹商品竹叶在生产与采集过程中还存在诸多亟待解决的问题,如麻竹植株过高不易采摘、单株商品竹叶产量过低、劳动力成本增加等。在前期调查中发现,自然断梢麻竹的商品竹叶数量要高于全梢麻竹的商品竹叶数量,且断梢麻竹的商品竹叶分布高度较全梢麻竹商品竹叶分布高度显著降低,更有利于采摘。因此,可以通过人工钩梢试验进一步探索麻竹叶用林的培育措施。以往对麻竹的研究,主要侧重在引种、育苗、竹笋丰产栽培、生物量、生态系统养分特征及光合生理特性等方面^[15-19],随着麻竹的经营由单一的笋用林朝着笋叶两用林的目标转变,其经营措施也应相应适当调整,但目前尚无这方面的系统研究报道。本文通过对不同竹龄全梢、钩梢麻竹地上构件生物量、生物量比、单叶特征、大小枝生物量分配比例及商品竹叶数量进行调查,分析了不同竹龄全梢、钩梢麻竹地上生物量分配格局,特别是对立竹支撑构件(枝)和光合同化构件(叶)生物量在冠层的分配,为研究不同营林模式(钩梢)下的麻竹环境适应机制和麻竹的经营管理提供理论依据。

1 研究区概况

试验地设在重庆市荣昌县路孔镇富民菌种合作

社的麻竹基地内。荣昌县位于重庆市西部,地理位置 $105^{\circ}17' \sim 105^{\circ}44'E, 29^{\circ}15' \sim 29^{\circ}41'N$ 。该区域属亚热带季风性湿润气候,年平均降水量 1 099 mm,年平均气温 $17.8^{\circ}C$,年总积温 $6\ 482^{\circ}C$,无霜期 327 d,年平均日照时数 1 282 h。全境地貌以浅丘为主,地势起伏平缓,土壤为黄棕壤,土地肥沃,平均海拔高度 380 m。试验地土壤 pH 值 4.83,有机质含量 $21.2\text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,全氮 $1.25\text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,水解性氮 $77.6\text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,有效磷 $16.2\text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效钾 $60.6\text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

2 材料与方法

2.1 试验材料及处理

该麻竹试验林于 2001 年春移栽母竹造林,面积 15 hm^2 ,按株行距 $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ 设计,初植密度为 $400\text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。现为正常经营的笋用竹林,每丛留母竹 5~6 株,分别为 1 年生 2 株、2 年生 2~3 株、3 年生 1 株。在每年的 2 月中下旬或 3 月初进行扒土,使竹蔸、笋头的芽目暴露。笋目曝光约 10 d 左右进行第 1 次施肥。第 1 次施肥以有机肥为主,当地竹农使用的是有机鸡粪肥(其含氮、磷(P_2O_5)、钾(K_2O)约为 1.63%、1.54%、0.085%),用量为 $20\text{ kg} \cdot \text{丛}^{-1}$,沟施。第 2 次施肥在出笋初期,第 3 次施肥在出笋盛期,两次共计施笋用复合肥(氮:磷:钾 = 12:5:6) $2\text{ kg} \cdot \text{丛}^{-1}$ 。麻竹 5 月底至 6 月初开始发笋,定为发笋前期,7 月底至 8 月中旬大量发笋定为发笋盛期,9 月上旬开始留竹,且发笋量较少,定为后期。麻竹一般于 3—4 月发叶,恢复生长活动,5—11 月间出笋长竹,幼竹生长可延至 12 月,此后进入休眠。在基地内设置两块 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 的样地,其中一块于 2013 年 3 月中旬对每丛母竹进行钩梢处理,按竹高的 30% 钩梢去除梢部,梢部基本无可利用的商品叶,另一块不进行钩梢处理作为对照。试验竹林立竹密度为 $2\ 118 \pm 171\text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$,平均胸径为 7.84 cm,平均竹高为 11.3 m,平均枝下高为 2.4 m。麻竹属大径级丛生竹种,因此 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 的试验区域可以满足样本需求。两块样地共有样竹 33 丛,其中对照样地 17 丛,钩梢处理样地 16 丛。

2.2 调查方法

2013 年 12 月中旬,于笋期结束对样地内麻竹进行每竹检尺,然后计算各龄级样竹的平均胸径。其中钩梢处理测试样竹的平均胸径为 8.02 cm,平均竹高为 7.8 m,平均枝下高为 1.6 m;对照样地的样

竹平均胸径为 7.81 cm,平均竹高为 11.1 m,平均枝下高为 2.3 m。钩梢处理样地的样竹平均胸径与对照样地之间并无显著差异($P > 0.05$),两块样地的样竹平均竹高与平均枝下高则差异显著($P < 0.05$)。在两块样地内分别选取 1 年生、2 年生、3 年生全梢和钩梢麻竹标准立竹各 15 株,齐地伐倒,分别测定枝、叶、秆的鲜质量,并取样枝、叶、秆混合样, $105^{\circ}C$ 杀青后, $85^{\circ}C$ 下烘干至恒质量,测定含水率,计算各构件的生物量。对不同处理的麻竹立竹按竹冠高度分为下部(0~4 m 段)、中部(4~8 m 段)、梢部(8 m 以上)3 层分别随机采集混合样叶片,测定其单叶叶面积和单叶干质量。单叶叶面积采用 WinRHIZO 软件(加拿大 Regent 公司)扫描处理获得;单叶干质量取样叶在 $80^{\circ}C$ 下烘至恒质量,称质量获得(精度 0.000 1)。同时统计单株商品叶(符合当地企业加工要求的当年生叶片,标准为宽度大于 8 cm,且长度大于 36 cm)数量;将分离出的枝条按枝的基径将其分为 0~8 mm、8~16 mm、大于 16 mm 3 个等级,分别进行生物量统计。

2.3 数据分析

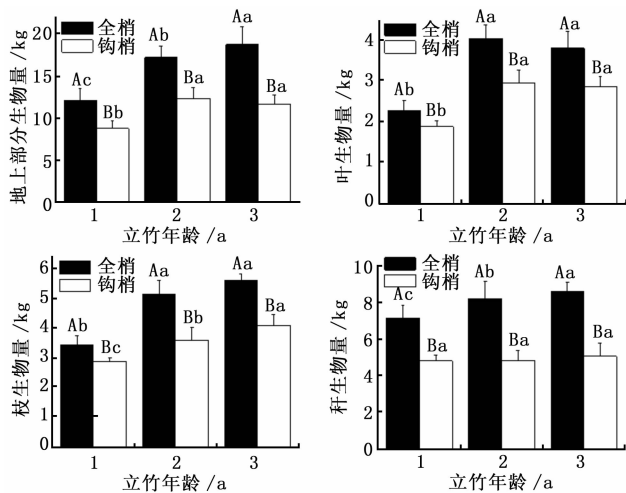
采用 SPSS18.0 统计分析软件中的单因素方差分析(One-way ANOVA)对同一竹龄不同处理间和同一处理不同竹龄间测定的参数进行差异显著性检验,用 LSD 法进行多重比较($P < 0.05$)。采用 Origin7.5 软件作图。

3 结果与分析

3.1 钩梢对麻竹立竹地上构件生物量积累的影响

试验表明,钩梢对相同竹龄麻竹立竹的地上生物量和枝、叶、秆构件的生物量均有显著的影响。从图 1 可以看出,钩梢后不同竹龄麻竹立竹的地上生物量和枝、叶、秆生物量均显著地减小($P < 0.05$),1 年生、2 年生、3 年生钩梢麻竹立竹叶生物量较全梢麻竹分别减小 17.10%、26.91% 和 24.87%;1 年生、2 年生、3 年生钩梢麻竹立竹枝生物量较全梢麻竹分别减小 16.37%、30.33% 和 26.81%;2 年生和 3 年生立竹的减小幅度要大于 1 年生立竹。这可能是由于 1 年生立竹处在组织生长阶段,而 2 年生和 3 年生立竹已经发育完成,成为功能竹。同一类型的麻竹立竹,随着竹龄的增大,除叶生物量外,枝、秆生物量和地上生物量均呈增大的趋势。无论是全梢麻竹还是钩梢麻竹,2 年生、3 年生立竹枝、叶、秆生物量和地上生物量均显著地高于 1 年生立竹($P <$

0.05)。3年生麻竹立竹叶生物量较2年生立竹叶生物量有小幅减小,全梢麻竹减小5.68%,钩梢麻竹减小3.04%,可能是因为随着竹林郁闭度的增加,立竹生长空间受到限制,林内的光竞争加剧所致。



注:不同大写字母表示相同竹龄不同类型麻竹立竹间差异显著($P < 0.05$);

不同小写字母表示同一类型麻竹不同竹龄立竹间差异显著($P < 0.05$)。下同。

图1 不同类型麻竹立竹地上生物量积累

3.2 钩梢对麻竹立竹构件生物量分配格局的影响

从表1可以看出,不同竹龄的全梢麻竹和钩梢麻竹,其构件生物量分配比例大小顺序均为秆>枝>叶。相同竹龄的麻竹立竹,钩梢后显著提高了枝、叶生物量分配比例($P < 0.05$),显著降低了秆生物量分配比例($P < 0.05$)。同一类型麻竹立竹,随着竹龄的增加,枝生物量分配比例呈增加的趋势,秆生物量分配比例呈与枝生物量分配比例相反的变化规律。3年生全梢麻竹枝生物量分配比例显著高于1年生、2年生全梢麻竹枝生物量分配比例($P < 0.05$),2年生钩梢麻竹枝生物量分配比例与1年生、3年生钩梢麻竹枝生物量分配比例差异不显著($P > 0.05$)。2年生、3年生全梢麻竹和钩梢麻竹秆生物量分配比例显著地低于1年生立竹秆生物量分配比例($P < 0.05$),其中2年生立竹秆生物量分配比例高于3年生立竹秆生物量分配比例,但差异不显著($P > 0.05$)。随着竹龄的增加,叶生物量分配比例呈先增加再降低的趋势,其中2年生、3年生立竹叶生物量分配比例显著地高于1年生立竹叶生物量分配比例,2年生立竹叶生物量分配比例高于3年生立竹叶生物量分配比例,但差异不显著($P > 0.05$)。上述结果表明,钩梢后麻竹立竹生物量向支

撑构件(枝)和光合同化构件(叶)倾斜,增大立竹空间拓展能力。

表1 不同类型麻竹立竹构件生物量分配比例

类型	立竹年龄/a	叶/%	枝/%	秆/%
全梢	1	16.43 ± 1.23Bb	27.31 ± 1.38Bb	56.26 ± 2.34Aa
	2	22.54 ± 1.32Ba	28.76 ± 1.73Bb	48.70 ± 3.12Ab
	3	21.02 ± 2.03Ba	32.12 ± 2.13Ba	46.86 ± 2.81Ab
钩梢	1	20.37 ± 1.84Ab	30.84 ± 2.45Ab	48.79 ± 1.78Ba
	2	26.42 ± 2.31Aa	32.63 ± 1.31Aab	40.95 ± 2.08Bb
	3	23.83 ± 1.73Aa	34.65 ± 3.13Aa	41.52 ± 2.54Bb

3.3 钩梢对麻竹立竹构件生物量比的影响

从图2可以看出,同一类型不同竹龄麻竹立竹,叶/枝、叶/秆生物量比随着竹龄的增加呈先增大再减小的趋势,即不同竹龄麻竹立竹的叶/枝、叶/秆生物量比均为2年生>3年生>1年生。除全梢麻竹3年生立竹叶/枝生物量比与1年生立竹差异不显著外,其它全梢麻竹和钩梢麻竹的叶/枝、叶/秆生物量比均是2年生、3年生立竹显著地高于1年生立竹($P < 0.05$);枝/秆生物量比随着竹龄的增加而显著升高。对比相同竹龄不同类型的麻竹立竹叶/枝、叶/秆、枝/秆生物量比发现,钩梢后麻竹立竹叶/枝、叶/秆、枝/秆生物量比,除1年生、3年生立竹叶/枝生物量比增加不显著外,其它均显著增加。以上结果表明,麻竹立竹为适应环境及对抗动环境作出响应,通过协调构件间的生长关系,提高其对环境的适合度。

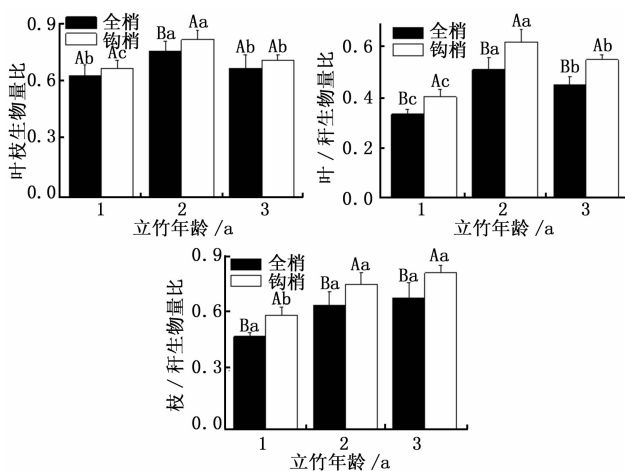


图2 不同类型麻竹立竹构件生物量比

3.4 钩梢对麻竹立竹大小枝生物量分配格局的影响

枝条大小比例的分配,可以反映植物对空间的利用和拓展能力。同一类型不同竹龄麻竹立竹,随

着竹龄的增加,其0~8 mm枝生物量分配比例呈减小的趋势,8~16 mm枝和16 mm以上枝生物量分配比例呈增加的趋势(表2),这与随着竹龄的增加,叶生物量增加的趋势也相符合。其中全梢麻竹2年生、3年生立竹0~8 mm、8~16 mm、16 mm以上枝生物量分配比例显著高于1年生立竹($P < 0.05$)。钩梢后不同竹龄的立竹0~8 mm枝生物量分配比例显著减小($P < 0.05$),8~16 mm和16 mm以上枝生物量分配比例显著增加($P < 0.05$)。这表明钩梢麻竹立竹提高了大枝生物量分配比例,减小了小枝生物量分配比例,以提升空间拓展能力,截获更多的光资源。同时,大枝生物量分配比例的增加还与钩梢后麻竹立竹单叶叶面积的增加有关。

表2 钩梢对麻竹立竹大小枝生物量分配比例的影响

类型	立竹年龄/a	0~8 mm枝/%	8~16 mm枝/%	≥16 mm枝/%
全梢	1	48.62 ± 3.88Aa	41.32 ± 2.83Bb	10.06 ± 0.62Bb
	2	42.25 ± 4.16Ab	44.14 ± 3.42Ba	13.61 ± 0.81Ba
	3	40.33 ± 3.35Ab	45.46 ± 2.14Ba	14.21 ± 0.88Ba
钩梢	1	38.12 ± 2.79Ba	47.87 ± 4.08Ab	14.01 ± 1.32Ac
	2	27.9 ± 2.45Bb	54.32 ± 4.32Aa	17.78 ± 0.86Ab
	3	25.81 ± 1.67Bb	53.86 ± 3.82Aa	20.56 ± 1.78Aa

3.5 钩梢对麻竹立竹叶片特征的影响

叶面积的大小直接影响植物的光合作用。从表3可以看出,麻竹立竹单叶叶面积、冠层叶面积、单叶干质量在不同类型麻竹立竹的不同冠层间均差异显著($P < 0.05$)。全梢麻竹立竹冠层单叶叶面积大小依次为中部 > 下部 > 梢部;单叶干质量在全梢麻竹立竹中部与梢部、下部差异显著($P < 0.05$),梢部与下部之间差异不显著($P > 0.05$)。钩梢后麻竹立竹单株冠层叶面积减少 10.06 m²,较全梢麻竹立竹冠层总叶面积减少 22.45%。不同类型麻竹同一冠层中部和下部的单叶叶面积和单叶干质量均差异显著($P < 0.05$);钩梢麻竹立竹冠层中部、下部单叶叶面积和单叶干质量均比全梢麻竹立竹显著增加,下部单叶叶面积和单叶干质量分别增加 11.24% 和 13.76%,中部分别增加 9.74% 和 12.03%。全梢麻竹立竹的商品竹叶主要发生在冠层中部和下部,梢部商品竹叶数量仅占全株总商品竹叶数量的 8.13%。钩梢后麻竹立竹商品竹叶发生数量明显高于全梢麻竹,商品竹叶数量较全梢麻竹增加 29.68%,而且商品竹叶发生部位明显降低,冠层下部商品竹叶数量增加 79.73%,而中部商品竹叶数量增加 25.81%。

表3 不同类型麻竹立竹冠层叶片特征

指标	冠层	钩梢	全梢
单叶叶面积/cm ²	梢部	-	114.17 ± 11.08A
	中部	192.69 ± 14.34Aa	175.58 ± 13.60Bb
	下部	158.34 ± 12.28Ba	142.34 ± 11.38Cb
单叶干质量/g	梢部	-	0.58 ± 0.07A
	中部	0.94 ± 0.08Aa	0.84 ± 0.07Bb
	下部	0.71 ± 0.06Ba	0.63 ± 0.06Ab
冠层叶面积/m ²	梢部	-	10.68 ± 0.83A
	中部	24.57 ± 2.63Aa	28.55 ± 3.42Ba
	下部	10.18 ± 1.14Ba	5.58 ± 0.57Cb
商品竹叶数量/片	梢部	-	23 ± 10C
	中部	234 ± 35Aa	186 ± 27Ab
	下部	133 ± 20Ba	74 ± 14Bb

注:不同大写字母表示同一类型麻竹立竹不同冠层间差异显著($P < 0.05$),不同小写字母表示不同类型麻竹立竹同一冠层间差异显著($P < 0.05$)。

4 结论与讨论

植物在其生活史中,通过不断优化自身的资源分配来提高适合度,以适应环境的变化^[20]。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,其光合产物在各构件间的分配比例也不相同^[21]。本文研究发现,随着立竹年龄的增大,不同类型麻竹立竹枝、叶、秆生物量和地上生物量及叶/枝、叶/秆、枝/秆生物量比均为2年生、3年生立竹显著高于1年生立竹,这与干物质的不断积累和立竹含水率的动态变化等有关。竹子不像木本植物,其高度、粗度和体积一经形成便不再增长,只是干物质的逐年积累。同时随着竹龄的增加,麻竹立竹主枝和次生枝上有很多隐芽和芽点会萌发,抽枝长叶,拓展生存空间,提高其竞争力。

植物对资源的竞争能力的大小是通过平衡构件生物量分配比例来实现^[22]。通过优化生物量在构件的分配比例对竞争作出响应,影响植物形态的主要环境因子是光,对光资源的竞争关系到植物物质和能量累积,植物利用光资源的主要生存对策是以最小的机械支持代价获取最大的叶面积指数,以保证自身能够最大化利用光资源。构件生物量分配比例不同,反映了植物的生态应对策略^[8]。研究发现,随着竹龄的增加,麻竹立竹枝生物量分配比例上升,而秆生物量分配比例出现下降,叶生物量分配比例先上升再小幅下降。这是因为竹类植物的生物学特性与树木有所差异,竹子作为典型的无性系繁殖植物类型,具有强烈的生理整合功能^[23]。1年生麻竹

由于处在生长发育阶段,其生理机能还未发育完全,因此其枝、叶生物量分配比例较小。2年生、3年生麻竹具有较高的生长势,生长旺盛,是种群中的功能竹^[19],需要更多的资源来进行生长代谢活动。2年生或3年生母竹通过生理整合功能供应1年生立竹生长初期所需的营养,随着1年生立竹的生长发育,其所需营养逐步实现可以自我供给。麻竹立竹为提高其对环境的适合度增加了对枝、叶生物量的分配,减少了对秆生物量的分配,以此获取更多的光资源,产生更多的光合产物,有利于种群的更新和抵御外界环境干扰,提高种群的稳定性。随着立竹的生长发育,竹林郁闭度增大,林内的生长空间受到限制,光照强度减弱,通风条件变差,叶片之间的光竞争加剧,导致立竹中下部部分枝条枯死和叶片过早衰老脱落。不同构件间在资源分配上存在着权衡,权衡的目的就是更好、更快地促进植物的生长发育,提高其生态适合度^[21]。

在竹林培育中,为了防止风刮、雪压等引起的倒伏、断折,一般都采取钩梢措施。钩梢是对麻竹的一种直接的影响方式,强烈地改变了原有麻竹的构件生物量分配格局。钩梢使不同竹龄立竹的地上生物量和枝、叶、秆生物量均显著地减小;同时也使冠层的叶面积显著地减小。有研究表明,对美洲山杨(*Populus tremuloides* Michx.)^[24]进行修枝和对毛竹(*Phyllostachys edulis* (Carr.) H. de Lehaie)^[25]进行钩梢后,其叶生物量分配比例增加。这与本文的研究结果相一致,钩梢后麻竹立竹的枝、叶生物量分配比例显著升高,秆生物量分配比例显著下降。植物构件生物量比是植物体适合度的重要体现,其充分反应了植物应对竞争所采取的环境资源获取策略和生物量分配趋向的权衡^[22]。钩梢麻竹的叶/枝、叶/秆、枝/秆构件生物量比显著高于全梢麻竹,这说明钩梢麻竹立竹通过不断地增加竹冠层生物量,尤其是支撑构件(枝)和光合同化构件(叶)生物量在冠层的分配以生产更多的光合同化产物,补偿钩梢后冠层叶面积的损失。植物体内各构件之间存在着一种协调反馈机制,当构件部分缺失或丧失功能,剩余部分构件将表现出功能加强的现象,具有自我修复的能力,以在一定程度上补偿因组织损失而减少的功能^[26-27]。研究显示去除植物部分叶片,剩余叶片的光合能力得到了加强^[28]。钩梢后生物量的再分配可能与植物内部的氮动态分配、碳水化合物的迁移^[26]及地下根系生物量分配减小有关^[24],还与钩

梢后优化了林内光照、水分和风速等环境因素相关,进而提高光能利用效率和水分利用效率^[29],目前研究认为这可能是基于树木自身的一种补偿调节机制。

叶片与枝条的生长关系是植物形成不同冠层结构以充分利用空间资源的一种策略,有利于植株通过构型调整增强自身的光合效率和竞争力,以适应不同的生境条件^[30]。枝叶大小是植物冠层结构作用的结果^[10],是由茎上叶生物量对茎的机械支撑与传导作用需求所导致,两者的相关关系反映了叶片在生化和水力生物学方面的功能需求^[31]。Westoby等^[32]研究发现,茎细小的物种其着生的叶面积和其它附属物均较小,而茎粗大的物种其着生的叶面积和附属物均较大,Corner^[33]定律也表达了类似的涵义。研究发现,钩梢麻竹径阶0~8 mm枝生物量分配比例降低,8~16 mm和16 mm以上枝生物量分配比例增加。这是由于钩梢后枝上着生的单叶叶面积的增加和叶片数量的增加,枝条需要增加更多的生物量来满足支撑作用和养分运输功能^[7]。研究还发现钩梢后麻竹立竹冠层的单叶叶面积、单叶干质量及商品竹叶数量均有不同幅度增加。冠层单叶叶面积的增加,有利于捕获更多光资源进行光合生产。这与钩梢麻竹立竹提高了8~16 mm和16 mm以上径阶枝生物量分配比例的结果相符合。同时,钩梢麻竹立竹冠层下部叶面积显著增加,这是由于钩梢后立竹失去顶端优势,一方面促进了枝条上的隐芽和芽点的萌发,提高了冠层下部叶片发生的数量;另一方面冠层中部枝、叶的生长减少了下部叶片的有效光源,从而促进冠层下部单叶叶面积的增加以提高透射光的利用率^[34],提高光能利用效率。

总之,通过钩梢措施,人为干扰麻竹立竹的生长,立竹顶端优势的消弱和植物内在的生长补偿调节机制共同作用,增加了枝、叶生物量分配比例,提高了单株立竹的商品竹叶产量。同时,对麻竹林采取钩梢措施,既能提高竹农收入,又能够降低商品竹叶的采摘高度,以降低劳动强度和生产成本。由于本文仅对钩梢后一个生长季内的麻竹地上构件生物量、生物量比、单叶特征、大小枝生物量分配比例及商品竹叶数量进行测定分析,难以完全反映随钩梢年限增加麻竹生长特性和生理特性的变化规律,因此,要全面揭示麻竹钩梢措施的影响机理,还需要持续观测、展开更多更深入的研究。

参考文献:

- [1] 李德志, 臧润国. 森林冠层结构与功能及其时空变化研究进展[J]. 世界林业研究, 2004, 17(3): 12-16.
- [2] 邱建丽, 李意德, 陈德祥, 等. 森林冠层结构的生态学研究现状与展望[J]. 广东林业科技, 2008, 24(1): 75-82.
- [3] Wang Y P, Jarvis P G. Influence of crown structural properties on PAR absorption, photosynthesis, and transpiration in Sitka spruce: application of a model (MAESTRO)[J]. Tree physiology, 1990, 7(1): 297-316.
- [4] Stockle C O. Canopy photosynthesis and transpiration estimates using radiation interception models with different levels of detail[J]. Ecological modelling, 1992, 60(1): 31-44.
- [5] Campbell G S. Extinction coefficients for radiation in plant canopies calculated using an ellipsoidal inclination angle distribution[J]. Agricultural and forest meteorology, 1986, 36(4): 317-321.
- [6] Normand F, Bissery C, Damour G, et al. Hydraulic and mechanical stem properties affect leaf-stem allometry in mango cultivars[J]. New Phytologist, 2008, 178(3): 590-602.
- [7] Almeras T, Costes E, SALLES J C. Identification of biomechanical factors involved in stem shape variability between apricot tree varieties[J]. Annals of Botany, 2004, 93(4): 455-468.
- [8] McConaughay K D M, Coleman J S. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients[J]. Ecology, 1999, 80(8): 2581-2593.
- [9] Weiner J. Allocation, plasticity and allometry in plants[J]. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2004, 6(4): 207-215.
- [10] Westoby M, Falster D S, Moles A T, et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species[J]. Annual review of ecology and systematics, 2002, 33(1): 125-159.
- [11] Enquist B J, Niklas K J. Invariant scaling relations across tree-dominated communities[J]. Nature, 2001, 410(6829): 655-660.
- [12] Enquist B J, Niklas K J. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants[J]. Science, 2002, 295(5559): 1517-1520.
- [13] 易同培, 史军义, 马丽莎, 等. 中国竹类图志[M]. 北京: 科学出版社, 2008.
- [14] 谢碧霞, 陆志科. 麻竹叶抑菌活性成分的分离鉴定[J]. 中南林业学院学报, 2005, 25(5): 10-14.
- [15] 周本智, 吴良如, 邹跃国. 闽南麻竹人工林地稍部分现存生物量的研究[J]. 林业科学研究, 1999, 12(1): 47-52.
- [16] 邓玉林, 陈其兵, 江心. 引栽麻竹特性及优化培肥方案初探[J]. 四川农业大学学报, 2000, 18(1): 43-45.
- [17] 邱尔发, 陈卓梅, 郑郁善, 等. 山地麻竹笋用林生态系统生物量、生产力及能量结构[J]. 林业科学研究, 2004, 17(6): 726-730.
- [18] 邱尔发, 陈卓梅, 郑郁善, 等. 麻竹山地笋用林凋落物发生、分解及养分归还动态[J]. 应用生态学报, 2005, 16(5): 811-814.
- [19] 邱尔发, 洪伟, 郑郁善, 等. 麻竹山地笋用林笋期叶片光合及呼吸性状研究[J]. 林业科学, 2001, 37(S1): 148-153.
- [20] Fabbro T, Körner C. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation[J]. Functional Ecology of Plants, 2004, 199(1): 70-81.
- [21] 顾大彤, 陈双林, 郭子武, 等. 四季竹立竹地上现存生物量分配及其与构件因子关系[J]. 林业科学研究, 2011, 24(4): 495-499.
- [22] 郭子武, 杨清平, 李迎春, 等. 密度对四季竹地上生物量分配格局及异速增长模式的制约性调节[J]. 生态学杂志, 2013, 32(3): 515-521.
- [23] 庄明浩, 李迎春, 陈双林. 竹子生理整合作用的生态学意义及研究进展[J]. 竹子研究汇刊, 2011, 30(2): 5-9.
- [24] Stevens M T, Kruger E L, Lindroth R L. Variation in tolerance to herbivory is mediated by differences in biomass allocation in aspen[J]. Functional Ecology, 2008, 22(1): 40-47.
- [25] 朱强根, 金爱武, 王意锟, 等. 不同营林模式下毛竹枝叶的生物量分配: 异速生长分析[J]. 植物生态学报, 2013, 37(9): 811-819.
- [26] Eyles A, Pinkard E A, Mohammed C. Shifts in biomass and resource allocation patterns following defoliation in *Eucalyptus globulus* growing with varying water and nutrient supplies[J]. Tree physiology, 2009, 29(6): 753-764.
- [27] Alcorn P J, Forrester D I, Thomas D S, et al. Changes in whole-tree water use following live-crown pruning in young plantation-grown *Eucalyptus pilularis* and *Eucalyptus cloeziana*[J]. Forests, 2013, 4(1): 106-121.
- [28] Quentin A G, Pinkard E A, Beadle C L, et al. Do artificial and natural defoliation have similar effects on physiology of *Eucalyptus globulus* Labill. seedlings? [J]. Annals of Forest Science, 2010, 67(2): 203.
- [29] 孙尚伟, 尹伟伦, 夏新莉, 等. 修枝对复合农林系统内小气候及作物生长的影响[J]. 北京林业大学学报, 2009, 31(1): 25-30.
- [30] 李钰, 赵成章, 董小刚, 等. 高寒草地狼毒枝-叶性状的坡度差异性[J]. 植物生态学报, 2013, 37(8): 709-717.
- [31] Brouat C, McKey D. Leaf-stem allometry, hollow stems, and the evolution of caulinary domatia in myrmecophytes[J]. New Phytologist, 2001, 151(2): 391-406.
- [32] Westoby M, Wright I J. The leaf size-twigs size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species[J]. Oecologia, 2003, 135(4): 621-628.
- [33] Corner E J H. The durian theory or the origin of the modern tree[J]. Annals of Botany, 1949, 13(4): 367-414.
- [34] Gillespie A R, Allen H L, Vose J M. Amount and vertical distribution of foliage of young loblolly pine trees as affected by canopy position and silvicultural treatment[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1994, 24(7): 1337-1344.