

## 四季竹生态自适应的立竹秆形结构特征

顾大形<sup>1,2</sup>, 黄玉清<sup>2</sup>, 陈双林<sup>1\*</sup>

(1. 中国林业科学研究院 亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400;

2. 广西壮族自治区 广西植物研究所, 广西 桂林 541006)

**摘要:**植株结构是植物对环境响应的基础,是植物生态自适应的机制之一。为探究四季竹的生态自适应性,对四季竹立竹秆形结构因子进行了调查和分析。结果表明:四季竹立竹胸径与立竹全高、立竹枝下高、立竹胸高壁厚,立竹全高与立竹胸高壁厚、立竹枝下高均呈极显著正相关,立竹节间长与立竹全高呈显著正相关,其它结构因子间相关性不显著。立竹全高、立竹枝下高与立竹胸径间均具有极显著的二次函数关系,分别为  $TH = -171.849 + 69.96D - 0.194D^2$  和  $BH = 47.306 + 7.433D - 0.115D^2$ , 立竹胸高壁厚与立竹胸径呈极显著的线性函数关系,  $WT = -0.1447 + 0.2453D$ 。在试验四季竹林中立竹相对全高、相对枝下高和相对胸高壁厚的平均值均比较稳定,分别为 30.27、9.36 和 0.24。立竹秆形结构特征在一定程度上可以解释四季竹的生态自适应性。

**关键词:**四季竹;秆形结构因子;生态自适应性

中图分类号: Q948.15 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2012)02-0214-05

## The characteristics of culm structure to ecological self-adaptability of *Oligostachyum lubricum* ramet

GU Da-Xing<sup>1,2</sup>, HUANG Yu-Qing<sup>2</sup>, CHEN Shuang-Lin<sup>1\*</sup>

(1. Research Institute of Subtropical Forest, Chinese Forestry Academy, Fuyang 311400, China; 2. Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and the Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China)

**Abstract:** Modular structure, the basic of environmental response of plant, is one of the ecological auto-adaptive mechanisms of plant. Characteristics and relationship among culm structure factors of ramet were measured and analyzed to reveal ecological auto-adaptability of *Oligostachyum lubricum*. Very significant positive correlation between diameter at breast height(DBH) and stem total height(TH), height under branch(BH), wall thickness at breast height(WT), and between TH and WT, BH were found. There were significant positive correlation between internode length(IL) and TH, while no significant positive correlation among other culm structure factors was found. The relation between DBH and TH, BH, WT could be described as  $TH = -171.849 + 69.96D - 0.194D^2$ ,  $BH = 47.306 + 7.433D - 0.115D^2$ ,  $WT = -0.1447 + 0.2453D$ , respectively. Ramet relative TH (RTH)、relative BH (RBH) and relative WT (RWT) were 30.27, 9.36 and 0.24 respectively, and were stable in test forest. The characteristics of culm structure could reveal the mechanism of ecological auto-adaptability of *O. lubricum* ramet to some extent.

**Key words:** *Oligostachyum lubricum*; culm structure factors; ecological auto-adaptability

① 收稿日期: 2011-08-23 修回日期: 2012-02-22

基金项目: 国家林业公益性行业科研专项(201004008);浙江省省院合作项目(2010SY01);广西科技计划项目(桂科攻 1140002-1-3)[Supported by National Forestry Research Specific Public Service Sectors(201004008);Zhejiang Provincial Institute Cooperative Projects(2010SY01);Guangxi Science and Technology Plan Project(1140002-1-3)]

作者简介: 顾大形(1984-),男,河南周口人,硕士,从事植物生态学研究,(E-mail) gudaxing2008@163.com。

\* 通讯作者: 陈双林,博士,研究员,主要研究方向为竹林生态,(E-mail)cslbamboo@126.com。

四季竹(*Oligostachyum lubricum*)隶属竹亚科少穗竹属,地下茎为复轴混生型,竹枝通常为3分枝,部分秆浅紫色,秆高4~6 m,地径1~3.5 cm,枝叶茂盛、通体碧绿,观赏价值高(潘寅辉等,2006a)。生态适应性强,成林速度快,在瘠薄土壤中也能良好生长,并具较强的抗旱能力。笋期5~10月,长达6个月,是一种夏秋优良笋用竹种。四季竹竹笋产量高,笋质脆嫩,笋味略苦,营养丰富,具有清热解毒之功效(何元荪等,2004),有很好的开发利用价值。四季竹研究主要集中在生物学特性(潘寅辉等,2006b;马全东,2001)、竹林抚育管理和笋期调控(何元荪等,2004)及叶面积与竹笋产量关系(潘寅辉等,2006b)等方面,而尚无秆形结构因子关系的研究。

系统论认为系统结构是决定系统功能的基础(吕永波等,2003)。复杂的植株系统是由根、干、枝、叶等构件通过一定的协调机制有机结合在一起的,各构件结构共同决定了植株的功能和生态适应性。目前有关结构因子间关系的研究仅停留在揭示植株生物学特性(周益权等,2010)及对生物量或材积的估算(陈双林等,2008)、构件与环境关系(张文辉等,2003)等方面,而通过构件结构解释植物生态自适应性的研究则尚未见报道。四季竹立竹作为一个能量、物质流通和储存的系统,其光合作用功能和生态分布等能力的发挥离不开其复杂的结构系统,其中立竹竹秆是竹根吸收的营养物质和竹冠光合产物的双向运输通道,也是立竹枝叶系统的支撑构件,因此对四季竹立竹秆形结构进行研究,不仅可以进一步了解四季竹生长发育的结构基础和生态学特征,而且还有利于揭示立竹结构因子间的协调关系,为揭示四季竹的生态自适应机制提供结构上的形态解释。

## 1 材料与方法

### 1.1 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,年均气温15.4℃,1月平均气温3.2℃,7月均气温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。土壤为红壤,pH值4.71,有机质含量69.71 mg·kg<sup>-1</sup>,全氮1.67 g·kg<sup>-1</sup>,全磷0.869 g·

kg<sup>-1</sup>,全钾9.93 g·kg<sup>-1</sup>,水解性氮0.198 g·kg<sup>-1</sup>,速效磷0.067 g·kg<sup>-1</sup>,速效钾0.074 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,面积1.4 hm<sup>2</sup>,初植密度每株1 800 hm<sup>2</sup>,母竹为2年立竹,径级1.5 cm左右。试验林2007年笋期后郁闭成林,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立竹密度为每公顷55 000株,立竹平均胸径14.46 mm,立竹年龄比1年:2年为3:11。

### 1.2 调查方法

试验林不实施林地垦复和施肥,土壤理化性质和林分密度基本相同,土壤、林分密度对试验调查的立竹秆形影响小。由于竹子没有次生形成层,在幼竹抽枝展叶后竹秆的形态特征(全高、胸径、壁厚、节间长等)不会随年龄的增加而有所变化(江泽慧等,2002),即立竹年龄不会对立竹秆形特征产生影响,故本文中的四季竹样竹包含1年生和2年生两种年龄的立竹。2009年9月在试验四季竹林中随机选取样竹66株,调查各样竹的胸径、全高、枝下高等立竹秆形结构因子,并从中随机选取15株样竹齐地伐倒,统计立竹竹节数,然后用立竹全高和节数计算立竹平均节间长。在立竹距基部1.3 m处剪断竹秆,用精度0.01 mm的数显游标卡尺(HGL)在截面4个垂直方向上测量立竹胸高壁厚。

### 1.3 数据分析

为消除立竹胸径对立竹全高、枝下高和胸高壁厚的影响,引入相对指标的概念,计算方法为立竹相对全高、相对枝下高、相对胸高壁厚分别为立竹全高、立竹枝下高、立竹胸高壁厚与立竹胸径之比。试验数据在Excel统计软件中进行整理,应用SPSS 16.0统计软件对立竹秆形结构因子进行相关性分析,构建立竹胸径与其它秆形结构因子的函数关系模型。

## 2 结果与分析

### 2.1 立竹秆形结构因子相关分析

立竹胸径与立竹全高、立竹枝下高和立竹胸高壁厚间均具有极显著的正相关关系(表1)。立竹全高与立竹胸高壁厚、立竹枝下高也具有极显著的正相关关系,立竹节间长与立竹全高具有显著的正相

关性,其它结构因子间相关性不显著。也即表明,立竹胸径是立竹秆形最重要的特征因子。

表 1 四季竹立竹秆形结构因子间相关关系

Table 1 Correlationship among culm structure factors of *O. lubricum* ramet

	DBH	WT	TH	BH	IL
DBH	1				
WT	0.9318**	1			
TH	0.7491**	0.6989**	1		
BH	0.8134**	0.3988	0.6787**	1	
IL	0.1916	0.2552	0.5951*	0.1782	1

DBH:立竹胸径 Diameter at breast height; WT:立竹胸高壁厚 Wall thickness at breast height; TH:立竹全高 Total height; BH:立竹枝下高 Height under branch; IL:立竹节间长 Internode length.\* 和\*\* 分别表示相关性显著和极显著。下同。

## 2.2 立竹胸径与立竹全高和相对全高的关系

立竹全高是表征立竹秆形纵向特征的一个重要结构因子,也是表示立竹大小的重要指标。在生态学上立竹全高主要与土壤状况、温度、水分等环境因子有关,在生物学上则主要受立竹胸径的控制。四季竹立竹胸径和立竹全高具有极显著的正相关关系,经回归分析,立竹胸径与立竹全高具有极显著( $P<0.01$ )的二次函数关系,  $TH = -171.85 + 69.96D - 0.19D^2$  ( $R^2 = 0.5612$ , TH 为立竹全高/cm, D 为立竹胸径/mm)。由图 1 可以看出,随着立竹胸径的增大,立竹全高增高的趋势逐渐趋于平缓,这可能是因为四季竹为利于种群的更新生长,通过生理整合的方式将营养物质储存在根茎中以最大化地利用光合产物和土壤养分,从而限制了立竹全高的增加速度,也即无性系分株间存在着“利他”的适应机制(盛丽娟等,2007)。

如图 1 所示,四季竹不同径级立竹的相对全高无显著差异( $P>0.05$ ),平均值为 30.27,变异系数 0.14,说明在试验条件下立竹胸径与立竹全高间具有较为稳定的比例关系。与毛竹(*Phyllostachys pubescens*)(陈双林等,2001)、实心狭叶方竹(*Chimonobambusa angustifolia* f. *repleta*)(温中斌等,2009)、大木竹(*Bambusa wenchouensis*)(苏文会等,2006)比较,四季竹有着较大的相对全高。

## 2.3 立竹胸径与立竹枝下高和相对枝下高的关系

立竹枝下高表示立竹竹秆下部无枝部分的长度。已有研究表明,立竹枝下高不仅与竹子的遗传学特性有关,而且与林分密度以及立竹胸径等有关(汪阳东,2001)。四季竹在试验林分密度条件下,立

竹胸径和立竹枝下高呈极显著的二次函数关系,  $BH = 47.306 + 7.433D - 0.115D^2$  ( $R^2 = 0.6616$ , BH 为立竹全高/cm, D 为立竹胸径/mm)。在试验林分立竹胸径范围内立竹枝下高随立竹胸径的增大而增加。

如图 2 所示,在试验林中四季竹不同径级立竹的相对枝下高相对稳定,无显著差异( $P>0.05$ ),平均值 9.36,变异系数 0.11。四季竹立竹相对枝下高较雷竹(*Phyllostachys praecox* f. *preveynalis*)(张卓文等,2004)、麻竹(*Dendrocalamus latiflorus*)(陈开盛,2002)等竹种高。

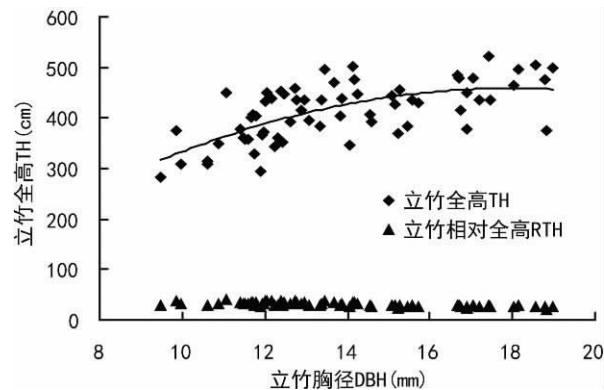


图 1 四季竹立竹胸径与立竹全高和相对全高关系

Fig. 1 The relationship between DBH, TH and RTH of *O. lubricum* ramet

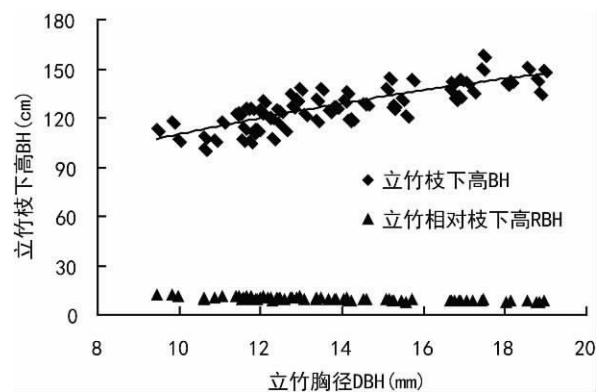


图 2 四季竹立竹胸径与立竹枝下高和相对枝下高关系

Fig. 2 The relationship between DBH, BH and RBH of *O. lubricum* ramet

## 2.4 立竹胸径与立竹胸高壁厚和相对壁厚的关系

立竹竹秆壁厚生长所需的营养物质基本来自母竹的供应,而母竹储存物质的多少与其生境条件有关,立竹壁厚受立竹生境的气候、立地条件、林分结构、经营水平等影响(汪阳东等,2002; 刘庆等,

2001),相同立地条件相同样龄立竹的壁厚与地径显著正相关(庄裕根,2007),立竹竹秆壁厚受立竹所遗传的自身生长发育机制所控制,也即立竹竹秆壁厚受环境因素和遗传因素的双重影响。四季竹立竹胸高壁厚受立竹胸径的显著影响,二者间呈极显著的线性关系, $WT = -0.1447 + 0.2453D$  ( $R^2 = 0.8683$ ,  $WT$  为胸高壁厚/mm,  $D$  为立竹胸径/mm)。

如图3所示,四季竹不同径级立竹相对胸高壁厚无显著差异( $P > 0.05$ ),平均值0.235,变异系数0.08。四季竹立竹相对胸高壁厚远远大于撑麻7号(*Bambusa pervariabilis* × *Dendrocalamus latiflorus*)(庄裕根,2007)、料慈竹(*Bambusa dialagia*)(吴炳生等,1997)、斑苦竹(*Pleioblastus maculata*)(曾炳山,1993)等竹种。

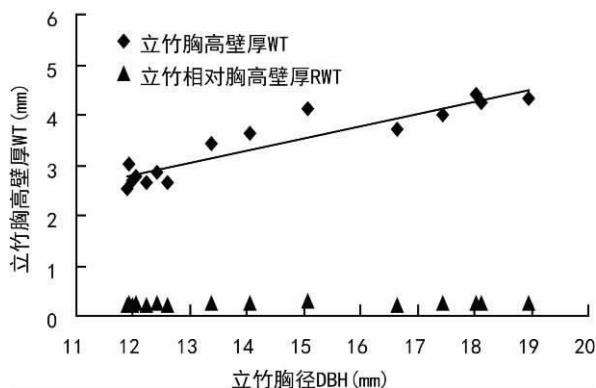


图3 四季竹立竹胸径与立竹胸高壁厚和相对胸高壁厚关系

Fig. 3 The relationship between DBH, WT and RWT of *O. lubricum* ramet

### 3 讨论

目前,植物的生态自适应性主要通过植物对环境作用的生理生化反应过程(Mittova等,2002;Abdelilah & Ezzedine,2005)、组织结构变化(张振贤等,2003)、表型可塑性(Sultan & Bazzaz,1993)等一系列的植物—环境响应过程来揭示。这些过程主要以植株的生理响应方式、组织受损伤程度、觅食策略的改变等环境响应结果来标记植物对特定环境的自适应程度,这对于揭示植物的生态适应机制具有较强的直观性。然而植物的生态自适应机制不应仅仅体现在植物对环境扰动的响应方面,还应包括植物自身的结构特征,因为植株构件不仅是植株对环境

响应的结构基础,同时也在一定程度上决定了植物的适生范围和对环境的响应方式。

四季竹秆形结构因子中立竹胸径与立竹全高、枝下高、胸高壁厚均具有极显著的正相关关系,由于立竹在笋期竹笋破土前其径向生长就已经停止,因此可以认为四季竹立竹全高、枝下高、胸高壁厚是立竹胸径的从属结构因子。四季竹立竹相对全高具有较强的稳定性,并且具有较高的相对全高,在相同立竹胸径条件下四季竹立竹较毛竹、大木竹、实心狭叶方竹等竹种有着较大的立竹全高,而立竹全高在一定程度上可以表示立竹在群落中对光资源的竞争能力,因此较高的立竹相对全高意味着四季竹具有较大的光合能力,这样不仅可以增加其生长速率,使其迅速抢占有利的生态位,同时还有利于基株体内营养物质的积累,增强四季竹在群落中的竞争能力和抵抗环境变化的能力,提高其物种优势度。四季竹立竹相对枝下高较毛竹和雷竹等主要经济竹种高,较高的立竹相对枝下高可以增强四季竹林下的通风和透光能力,改善林下环境,有利于笋芽的萌发和新竹的形态建成,促进无性系种群的更新。四季竹立竹胸高壁厚与立竹胸径具有极显著的正相关关系,有着较大的和较为稳定的相对壁厚,说明四季竹立竹秆具有较强的韧性,这有利于支撑其相对较大生物量的竹冠系统和增强其抗雨雪冰冻的能力。据笔者调查,在2008年早春特大雨雪冰冻期间,试验地毛竹林、雷竹林都出现了大面积的立竹竹秆折断、劈裂或倒伏现象,而四季竹林损坏程度极低,这也与四季竹有着较大的立竹相对壁厚有关。因此在全球气候变化导致极端气候逐渐增加的情况下,从秆形结构特征揭示的四季竹的适生条件将逐渐扩大,特别是台风、暴雨等极端天气频发的沿海地区。

通过对四季竹秆形结构的分析,其秆形结构因子间具有较强的协调性,这是四季竹在长期与环境相互作用过程中形成的形态适应能力。四季竹较为稳定并且较大的相对全高、相对枝下高和相对胸高壁厚等立竹秆形结构因子决定了立竹具有较强的光合、子代更新和抵御极端天气的能力,从而大大提高了四季竹无性系对环境的适应能力。因此四季竹特有的立竹秆形结构特征在一定程度上可以解释四季竹的生态自适应性,是四季竹的生态适应机制之一。

### 参考文献:

吕永波,胡天军,雷黎,等. 2003. 系统工程[M]. 北京:清华大学出版社.

- 学出版社  
江泽慧,萧江华,许煌灿,等. 2002. 世界竹藤[M]. 沈阳:辽宁科学技术出版
- Abdelilah C, Ezzedine EF. 2005. Effects of cadmium and copper on antioxidant capacities, lignification and auxin degradation in leaves of pea (*Pisum sativum*) seedlings[J]. *C R Bio.*, **328**:23–31
- Chen SL(陈双林), Wu BL(吴柏林), Yu MZ(虞敏之), et al. 2008. The relationship among main component factors and establishment of timber volume table(毛竹材积主要构件因子关系研究及材积表编制)[J]. *J Fujian Fore Sci Tech*(福建林业科技), **35**(2):30–33
- Chen SL(陈双林), Wu BL(吴柏林), Zhang DM(张德明), et al. 2001. Study on crown structure and function of *Phyllostachys pubescens* Stands for culm and shoot production(笋材两用毛竹林冠层结构及其生产力功能研究)[J]. *Fore Res*(林业科学研究), **14**(4):349–355
- Chen KS(陈开盛). 2002. Studies on the annual dynamic of mountain dendrocalamus latiflorus growth and its prediction model(山地麻竹生长年动态及其预测模型研究)[J]. *J Fujian Fore Sci Tech*(福建林业科技), **29**(2):21–25
- He YS(何元荪), Wei JY(魏建永), Lu XY(陆晓友). 2004. Preliminary study on shooting time control and cultivation management of *Oligostachyum lubricum* stand(四季竹栽培管理和笋期调控技术)[J]. *J Zhejiang Fore Sci Tech*(浙江林业科技), **24**(6):34–36
- Liu Q(刘庆), He H(何海), Shen ZP(沈昭萍). 2001. Study on the growth status and correlative environment factors of bamboo, *neosinocalamus affinis* from chengdu region(成都地区慈竹生长状况及其与环境因子关系的初步分析)[J]. *Sichuan Environ*(四川环境), **20**(4):43–46
- Mittova V, Tal M, Volokita M, et al. 2002. Salt stress induces up-regulation of an efficient chloroplast antioxidant system in the salt-tolerant wild tomato species *Lycopersicon pennellii* but not in the cultivated species[J]. *Phys Plant.*, **115**:393–400
- Ma QD(马全东). 2001. Shooting characteristics of *Oligostachyum lubricum*(四季竹笋生长特性的研究)[J]. *Chin Fore Sci Tech*(林业科技开发), **15**:37–38
- Pan YH(潘寅辉), Gao LD(高立旦), Yu MZ(虞敏之), et al. 2006a. A study on the shooting and height growth of *Oligostachyum Lubricum*(四季竹发笋及幼竹高生长规律研究)[J]. *J Bamboo Res*(竹子研究汇刊), **25**(1):27–29,36
- Pan YH(潘寅辉), Yu MZ(虞敏之), Hu JJ(胡建军), et al. 2006b. Preliminary study on the correlation between yield of bamboo shoot and leaf area index of *Oligostachyum lubricum*(四季竹叶面积指数与竹笋产量的关系)[J]. *J SW Coll*(西南林学院学报), **26**(5):21–23,32
- Shen LJ(盛丽娟), Li DZ(李德志), Zhu ZL(朱志玲), et al. 2007. Carbon physiological integration in clonal plants and its ecological effects(克隆植物的碳素生理整合及其生态学效应)[J]. *Chin J Appl Environ Biol*(应用与环境生物学报), **13**(6):888–894
- Su WH(苏文会), Gu XP(顾小平), Yue JJ(岳进军), et al. 2006. Study on the Structure of Culm Form of *Bambusa wenchouensis*(大木竹秆形结构的研究)[J]. *Fore Res*(林业科学研究), **19**(1):98–101
- Sultan SE, Bazzaz FA. 1993. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. III. The evolution of ecological breadth for nutrient environment[J]. *Evolution*, **47**(4):1 050–1 071
- Wang YD(汪阳东). 2001. Current Research on Bamboo Culm Form(竹子秆形生长和变异的研究进展)[J]. *J Bamboo Res*(竹子研究汇刊), **20**(4):28–32,66
- Wang YD(汪阳东), Wei DH(韦德煌). 2002. The effect of weather factors on the culm growth of moso bamboo(气象因素对毛竹秆形生长变异的影响)[J]. *J Bamboo Res*(竹子研究汇刊), **21**(1):46–52
- Wen ZB(温中斌), Gan XH(甘小洪), Niu YP(牛一平). 2009. The Culm form Characteristic and the Variation of *Chimonobambusa angustifolia* f. *repleta* Population(实心狭叶方竹秆形特性及变异规律研究)[J]. *J China W Norm Univ; Nat Sci Edi*(西南师范大学学报·自然科学版), **30**(1):21–26
- Wu BS(吴炳生), Jiang HY(江鸿跃), Nie Y(聂勇), et al. 1997. Study on culm-form structure of *Bambusa distlagia*(料慈竹秆形结构的研究)[J]. *J Nanjing Fore Univ*(南京林业大学学报), **21**(4):59–61
- Zeng BS(曾炳山). 1993. Studies on the structure of culm form of several bamboo species(几种竹子秆形结构的研究)[J]. *Fore Sci Techn*(林业科技通讯), **8**:4–7
- Zhang WH(张文辉), Wang YP(王延平), Liu GB(刘国彬). 2003. The relationship between modular growth of *Kingdonia uniflora* and the environment(独叶草构件生长及其与环境的关系)[J]. *Biod Sci*(生物多样性), **11**(2):132–140
- Zhang ZW(张卓文), Cai CF(蔡崇法), Shen BX(沈宝仙), et al. 2004. Studies on the New Bamboo Culm Growth after Mother Trees Planted and Its Density Management for Bamboo Shoots Forest of *Phyllostachys praecox* f. *preveynalis*(笋用雷竹林引种后新立竹生长规律与经营密度研究)[J]. *J Huazhong Agric Univ*(华中农业大学学报), **23**(3):348–351
- Zhang ZX(张振贤), Guo YK(郭延奎), Ai XZ(艾希珍), et al. 2003. Effects of sunlight and temperature on ultrastructure and functions of chloroplast of cucumber in solar greenhouse(日光温室光温因子对黄瓜叶绿体超微结构及其功能的影响)[J]. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), **14**(8):1 287–1 290
- Zhou YQ(周益权), Gu XP(顾小平), Li BX(黎本祥), et al. 2010. Culm characteristic of three sympodial bamboo species in south sichuan(川南地区3种丛生竹秆特性研究)[J]. *J Fujian Coll Fore*(福建林学院学报), **30**(1):45–50
- Zhuang YG(庄裕根). 2007. Study on the relationship of main component factors of *Bambusa pervariabilis* × *Dendrocalamus latiflorus*(撑麻7号竹材构件因子关系研究)[J]. *World Bamboo Rattan*(世界竹藤通讯), **5**(4):35–38