

竹类植物种群生态学研究进展与展望

王 微^{1,2}, 陶建平^{1*}, 宋利霞¹, 冉春燕¹

(1. 西南大学 生命科学学院 三峡库区生态环境教育部重点实验室 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室, 重庆 400715; 2. 重庆文理学院, 重庆 402168)

摘 要: 综述了竹类种群生理生态学、种群动态、繁殖特性、无性系种群特征等几个方面的研究进展, 概括了群落水平上竹类种群对森林更新的影响。并从竹类种群克隆多样性与微进化、生长适应机理、开花机制, 以及竹类种群与林窗更新等四个方面展望未来竹类种群生态学研究的重点和主要趋势。

关键词: 竹类植物; 种群生态学; 无性系

中图分类号: Q948, Q145 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2006)04-0412-06

Advances on the researches of bamboo population ecology

WANG Wei^{1,2}, TAO Jian-ping^{1*}, SONG Li-xia¹, RAN Chun-yan¹

(1. *Key Laboratory of the Three Gorges Reservoir Region's Eco-Environment (Ministry of Education), Chongqing Key Lab of Plant Ecology and Resource Research for Three Gorges Reservoir Region, College of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China;* 2. *Department of Life Sciences Chongqing University of Arts and Sciences, Chongqing 402168, China*)

Abstract: Advances of ecophysiology, population dynamics, reproductive characteristics and clone population traits of bamboo were reviewed, and the effects of dwarf bamboo population on forest regeneration in community levels were discussed in this paper. Some developing research contents, such as bamboo clonal diversity and microevolution, mechanisms of bamboo growth and adaptability, bamboo bloom mechanisms and the relationship between bamboo population and forest gap regeneration, were outlined in this paper to prognosticate the highlights and trends of bamboo population ecology researches.

Key words: bamboo; population ecology; clone population

禾本科(Gramineae)竹亚科(Bambusoideae)植物, 世界上大约 70 余属 1 200 多种, 主要生长在热带和亚热带, 尤以季风盛行的地区为多(Dransfield 等, 1995)。竹类一般为木本, 呈乔木或灌木状, 靠竹株基部和地下茎的侧芽进行抽鞭发笋, 繁殖成丛、成林。由于竹子种类多、分布广、生长快、用途多, 是陆地植物资源重要的组成部分, 数千年来一直对区域

经济的发展和生态环境的保护起着十分重要的作用(李睿, 1999)。竹类植物属于典型的无性系植物, 克隆生长形式使竹类具有许多特有的生长性质, 使之能有效地寻找空间, 利用异质性生境。同时, 竹类的克隆生长过程还深刻影响着群落的物种组成、物种多样性及群落的格局和动态。因此, 竹类种群生态学的研究有着重要的理论和实践意义。本文从竹类

收稿日期: 2004-12-20 修回日期: 2005-06-25

基金项目: 国家自然科学基金项目(30300047); 国家重点基础研究发展规划(2002CB111505); 中国科学院成都生物研究所恢复生态学开放基金(R02-03); 重庆文理学院科研启动经费课题资助[Supported by the National Natural Science Foundation of China (30300047); State Key Basic Research and Development Plan of China(2002CB111505); Open Foundation for Restoration Ecology of Chengdu Institute of Biology(R02-03)]

作者简介: 王微(1981-), 女, 湖北黄冈人, 硕士生, 研究方向为植物生态学, (E-mail) mmiww@etang.com.

* 通讯作者(Author for correspondence)

种群生理生态、种群动态、繁殖特性、无性系种群特征及竹类在群落中的重要性等方面对近年来国内外竹类植物种群的研究内容和方法作一综述,并展望其发展趋势。

1 竹类种群生理生态学研究

竹子光合生态方面的研究直到上世纪 80 年代末才有报道,主要研究赤竹(*Sasa* sp.)、毛竹(*Phyllostachys pubescens*)和雷竹(*Ph. praecox*)的光合特性及其与温度、光照强度和空气湿度等环境因子的相互关系(许大全等,1987;黄启民等,1989;Li, 1998),其中关于毛竹的研究尤为详尽。对毛竹实生苗的光饱和点和光补偿点的研究表明毛竹实生苗在林内的弱光条件也能很好地进行光合作用(杨迪蝶等,1990)。毛竹一年生新叶比二年生老叶具有更高的光合能力,因此竹笋大小年的产生取决于一年生新叶数的比例,其他任何影响叶光合能力的因素,如干旱或施肥,都会影响竹林的生产率(Li 等, 1998a)。水分对竹子的生态作用显示,立竹的高度、胸径及种群总的生物量与土壤湿度成正相关(钟章成等,1990;Liu 等,2004),其无性系种群的觅食行为和生长形态也随湿度的不同而发生改变(Liu 等, 2004)。养分在竹类植物体内的积累和再分配,影响着竹子的生长和发育,很多研究表明,氮、磷、钾三种元素对于竹类生长有较强的促进效应,其中氮素最为重要,这种促进效应主要表现在竹叶营养元素含量的增加,能极大地提高竹子的光合能力(Ueda, 1960;洪顺山等,1992;Li 等,1998b)。对龟甲竹(*Ph. heterocycla*)、苦竹(*Pleioblastus chino*)等竹类的叶和根中硅含量的测定表明,竹叶中硅含量相当高,占其干重的 7.6%~12.7%,根中硅含量也可达干重的 2.4%左右,增加硅肥含量可以促进竹类的充分生长,同时能增强抵抗病害的能力(Motomura 等,2000;Lux 等,2003)。

2 竹类种群动态

2.1 立竹密度和调节

植物种群在自然状态下的调节过程反映了种群对群落结构及相应环境条件的适应及利用方式。竹类无性系种群通过密度制约过程调控克隆生长,从而影响无性系分株的大小和数量。在一定密度范围

内,新竹株数随立竹留养密度的增加而增加,超过这一范围,竹笋、新竹产量均下降(叶致云,1988)。对于散生竹毛竹,竹笋的出土和成活与带一年生新叶的立竹密度呈正相关,而与带老叶的立竹数相关性不显著;另外,竹笋的死亡率是非密度制约的(Li 等,1998a)。对于丛生竹如慈竹(*Neosinocalamus affinis*)、刺竹(*Bambusa blumeana*)的密度调节则是由丛间及丛内两个水平密度来实现的,只有二者密度均达到合适范围,才有利于新竹产量的提高(杨宇明等,1998)。由于竹类植物通常在竹笋和幼竹的生长阶段就基本确定了无性系个体的大小,刘庆(1999)从竹笋到幼竹整个生长阶段来考察斑苦竹(*Pleioblastus maculatus*)生长和繁殖的密度调节,结果表明,发笋数、退笋数和成竹数均与无性系分株密度相关,它们的最适密度都为 2.5×10^4 株/hm²,退笋率和成竹率与繁殖构件的出土时间呈直线相关关系。

2.2 非对称竞争

植物竞争是一种普遍现象,无性系植物种群内的分株间同样存在竞争,其方式可分为对称竞争和非对称竞争两种(Weiner,1990)。非对称竞争指较大的个体,相对于其个体大小来说,不成比例地大量获取各种环境资源,吸收各种营养物质,抑制了较小的个体的生长(Weiner 等,1986)。竹类种群内笋体间对母竹贮存的营养物质的竞争是非对称的,与出笋时竹笋个体的大小密切相关,个体越大,竞争能力越强,较大的个体相对于自身大小来说具有“加速”的资源获取能力,致使较小的竹笋的死亡风险相对更大(刘庆,1999)。非对称竞争保证了母竹有限的资源有效地用于那些生长健壮、有竞争潜力的竹笋,使之在与其它物种的竞争中立于不败之地。

2.3 种群统计与年龄结构

种群统计的核心即是建立生命表,从中可准确分析、预测种群的数量动态。年龄结构是无性系种群的重要属性之一,对无性系种群的出生率和死亡率都有很大影响。从斑苦竹(刘庆,1999)、慈竹(苏智先等,1992)、箬竹(*Qiongzhueta tumidinoda*)(董文渊,2000)和缺苞箭竹(*Fragesia denudata*)(王金锡等,1993)的种群生命表可知,其竹笋—幼竹无性系种群的存活曲线都介于 B 型与 C 型之间,主要反映在竹笋到幼竹生长前期死亡率较高,后期死亡率较低且稳定的趋势。斑苦竹及箬竹的年龄结构基本稳定,但表现轻度衰退的现象,而在不同立地条件

下的缺苞箭竹种群年龄结构差异较大,如土层较深厚、排水良好、阳光充足的地段有利于其生长,种群的年龄结构趋于稳定,种群的兴衰和坡位也很有关系,从河阶地向山体中部推移,种群个体数增加,趋于增长。刘庆(1999)还采用 Leslie 矩阵表达和预测了斑苦竹无性系种群的数量和年龄结构变化趋势,结果表明斑苦竹无性系种群大小呈初期降低、后期稳步增长的趋势,与 Callaghan(1976)对比氏苔草(*Carex bigelowii*),以及 Law 等(1977)对早熟禾(*Poa annua*)的矩阵预测结果相似,对比研究说明 Leslie 矩阵用来预测靠无性繁殖来扩大种群数量的竹类植物的年龄结构和数量动态具有较高的可靠性。

3 竹类种群繁殖特性

3.1 无性繁殖对策与资源分配

植物在长期的进化过程中形成了自身特定的繁殖对策。竹类植物既可以进行有性繁殖,也可以进行无性繁殖,但以无性繁殖为主。无性系植物的克隆生长与克隆繁殖是两个密切相关的过程,因此将生长和繁殖过程中资源分配与投资结合,从能量的角度来考察竹类的生态对策是有意义的。通过对斑苦竹无性系种群在两种不同生境条件下繁殖对策的研究表明,斑苦竹对其环境表现出不同的适应特征。在基株密度大和相对稳定的生境中,基株积累的能量主要用于营养生长,投资于克隆繁殖的能量较少,能量再分配的策略在于产生少量而较大的竹笋,类似于 K-对策;而在基株密度小和不稳定生境中,能量分配则表现类似于 r-对策(刘庆,1999)。对慈竹无性系种群从构件、分株和种群三个层次考察不同龄级的能量配置(钟章成等,1990;苏智先等,1991),表明慈竹种群单位能量值(KJ/g)变化随生长发育阶段和年龄不同而异,换叶期单位能值骤然下降,到生殖阶段,因产生新克隆个体,耗费大量能量,单位能值降低。对箬竹无性系种群不同年龄分株及各构件单位的生物量配置的研究(董文渊,2000),也从侧面反映了竹类无性系种群在繁殖过程中资源分配策略总是向着利于种群的繁衍发展方向进行的。

3.2 有性繁殖与开花假说

绝大多数的竹类在经历一个周期(约 30~120 年),一生只开一次花,结实后枯死,而后又以种子萌发成幼苗,经过无性繁殖阶段,再进入有性繁殖期,使种族更新繁衍。对于竹子从种子萌发开始到更新

复壮过程所积累资料很少(Numata 等,1974; Watanabe 等,1983; Venkatesh, 1984; 秦自生等,1995),秦自生等(1993)对冷箭竹进行过较为详细的研究,冷箭竹的开花周期约为 45~55 a,开花期一般为 5~6 月,开花后持续 6 d 时间而枯萎,由于开花期内植食性昆虫和草食动物的破坏,箭竹种子产量较低,种子相对较重,常落在开花后的母株下以保持原来的领地,母株开花结实后枯死有利于种群的更新(秦自生等,1995)。

大多数竹子靠风媒传粉,仅热带几种草本竹类是靠昆虫传粉(Soderstrom 等,1979)。最近发现,蜜蜂在一些竹类进行风媒传粉的过程中起到间接的帮助作用,表明传粉的有效性在试图解释竹类的大面积开花是可以考虑的(Huang 等,2002)。竹类种群开花机理是当前保护生物学研究中最具争议性和挑战性的议题之一。对于开花原因的假说主要有周期学说、环境诱因学说、营养学说和地震学说等,有关竹类植物开花的生理机制,还有待于进一步的研究。

4 竹类无性系种群特征

4.1 克隆生长格局

竹类克隆生长格局是指竹类植物的地下茎(竹鞭、竹筴)为了无性繁殖而进行的营养扩散和生长过程在水平空间所占据的位置和拓展的速率。随时间的推移和种群内新分株的产生,竹类无性系分株种群常表现出聚集程度逐渐降低的集群分布格局(刘庆等,1996)。竹类不同的觅食行为在空间上表现为不同的生长格局,可划分为侵略扩展格局(如美竹(*Phyllostachys decora*)、白夹竹(*Ph. nidularia*)、毛竹等单竹型竹类)、稳定扩展格局(如慈竹、油竹(*Fargesia angustissim*)等合轴型竹类)及稳定—侵略复合格局(如冷箭竹(*Bashania fangian*)、短锥玉山竹(*Yushania brevipaniculata*)等亚高山复轴型竹类)三种类型,它们反映了竹类植物对空间资源的不同适应策略和利用能力。在研究竹类克隆生长格局的方法的探索中,刘庆等(1996)针对竹类植物无加粗生长的特点,采用“倒逐龄级累加法”(RAA)分析竹类植物种群前期的克隆生长格局和动态,得到了可靠的结果,此方法在相关的研究中有较为重要的应用价值。

4.2 生理整合作用

整合作用是指光合同化产物、矿质养分以及水

分等通过克隆分株间的连接物在它们之间的转移 (Caraco 等, 1991)。整合作用的研究包括整合强度、整合速率、整合方向、分株的益耗、整合作用的机理、发生和停止的时间与原因等 (Slade 等, 1987)。目前, 关于竹类无性系种群的生理整合的研究尚处于起步阶段。

施肥影响毛竹竹笋的生长, 当竹鞭穿越养分分布不均的环境时, 竹笋能有选择地大量生长于养分丰富的地段而避开养分贫乏的地段, 且跨越于有利地段和不利地段的竹(笋)株间有明显的生理整合作用 (Li, 1998)。对毛竹林的立竹年龄结构和营养元素的可利用性的相互关系研究表明, 施肥对新竹的个体大小、产生的竹笋总数都没有显著影响, 在斑块施肥的情况下, 生长于未施肥地段的竹笋通过竹鞭从相邻的施肥地段的母竹那里吸收养分, 故增加了未施肥地段竹笋的产量而降低了施肥地段竹笋的产量 (Li 等, 2000)。箬竹的施肥实验 (董文渊, 2000) 及斑苦竹的去叶实验 (刘庆, 1999) 也显示其无性系分株间通过地下茎的运输实现资源共享, 且生理整合的收益显著高于耗费。

在异质性生境中, 相连的无性系分株间的整合作用对于增加种群的净增长率和存活率的意义尤为重要 (Stuefer 等, 1994)。两种不同的光环境下赤竹 (*Sasa palmat*), 由于基株间的生理整合作用, 林窗下的无性系基株的光合产物能够传递至林下与之相连的基株, 保证了在光限制条件下的赤竹的持续生长 (Saitoh 等, 2002)。

4.3 觅食行为和形态可塑性

有机体在其生境内通过搜寻或分枝以增强其基本资源获取的过程称为觅食 (Slade 等, 1987)。由于植物觅食行为可凭借形态可塑性完成, 所以与克隆分株放置相关的形态可塑性在许多克隆植物觅食行为研究中成为重点 (Hutchings 等, 1994)。对斑苦竹在不同密度情况下分株表型的研究表明, 分株大小在高度和基径上与分株密度负相关, 且每一分株的总枝长和叶面积也都与分株密度呈负相关 (刘庆, 1999)。在不同水分资源供应条件下, 竹类形态特征表现出明显的适应性变化, 随着水分资源有效性的提高, 其分株的高度、直径、分枝长度、分枝角度、叶面积、隔离者长度和直径等相应增加, 分株密度和隔离者总长度则相应减小; 在水分资源有效性较低的生境中, 无性系生长则选择水资源相对丰富的微生境放置分株, 隔离者能量分配较高, 这种能量的再分

配主要用于隔离者总长度的增加而不是形成更大的笋芽, 充分体现了竹类无性系生长的觅食行为及趋利避害的生态适应性 (董文渊, 2000; Liu 等, 2004)。在不同的遮光条件下, 弱光环境中赤竹的分株相对于与之根茎相连的在开敞地段生长的分株表现出比叶面积增大的特征 (Saitoh 等, 2002), 这种分株叶特征的改变有利于个体最大限度地获取光资源。

5 竹类种群在群落中的重要性

竹类存在于不同类型的群落中, 并在许多群落中处于主导地位, 发挥着重要作用。在许多温带森林, 林下竹层的分布和多度对林窗内树种更新的速度、周转率及组成起着重要的影响 (Taylor 等, 1988; Peters 等, 1992; Taylor 等, 1995)。大量的研究表明, 在日本、智利及中国西南部等地区处于森林灌木层的小径竹 (如赤竹、箬竹 (*Indocalamus* sp.)、箭竹 (*Fargesia* sp.) 等) 能快速侵入采伐迹地或火烧迹地进行克隆生长。密集丛生的秆枝和盘根错节的根系可通过与林内树种争夺光、水分和养分等资源直接或间接地影响乔木树种的更新以及幼苗、幼树的生长, 极大地降低森林木本植物的生物多样性 (秦自生等, 1993; Iida 等, 1995; Taylor 等, 1995; Abe 等, 2002)。同时这些灌木状竹类还可降低林地灌草层的生物多样性 (Iida 等, 1995)。

林冠下层竹子的周期性开花枯死的干扰, 使灌木层优势种相互竞争, 产生了灌木层优势种的不同组合, 造成了森林群落周期性干扰演替, 同时为新的物种入侵开辟空间, 改变林冠的结构, 并最终对森林的动态演替和发展起着重要的作用 (Taylor 等, 1995; Banana 等, 2001; Martins 等, 2004)。许多研究从生理生态学的角度探讨了竹类对群落中植物的影响, Kobayashi 等 (2004) 研究了光获取对山毛榉的碳利用的影响, 结果表明林下枯死的白纹阴阳竹 (锦竹) (*Sasa kurilensis*) 层决定了山毛榉幼苗生长的光环境, 因而其幼苗的光合产量主要由漫射光强度决定。Cao (2001) 对林下有密集箬叶竹 (*Indocalamus longiauritus*) 的山毛榉林内不同光环境下的落叶及常绿阔叶树种幼树的形态及生长研究表明, 由于竹类的间接影响, 常绿树种相对于落叶树种生长出较厚的叶及茎, 且高度和直径增长相对较快。此外, Divakara 等 (2001) 用 ^{32}P 示踪法比较研究了柚木 (*Tectona grandis*)—茨竹 (*Bambusa arundi-*

nacea)篱墙系统与马拉巴尔白松(*Vateria indica*)—茨竹篱墙系统中不同土层中竹根的分布和生长情况,评估其与树木对P竞争的影响范围,从而指导当地的农林系统的生产和经营。

6 竹类种群生态学研究展望

自上世纪80年代世界范围内开展无性系种群生态学研究以来,无性系植物种群生态学的研究已成为当前世界生态研究的热点之一。目前此类研究多以草本为对象,而关于木本克隆的研究相对较少,竹类植物作为一种极好的木本无性系种群的研究材料,其本身还具有重要的经济和保护价值,所以竹类种群生态学研究不仅在理论上可以促进木本克隆生态学的研究,丰富竹类植物生态学研究的内容和方法,而且在森林生产和物种保护方面也具有重要的实践意义。

竹类种群生态学研究时间不长,研究竹种较少,许多领域尚属空白,展望竹类种群生态学的发展,以下几个领域将可能成为研究的重点:(1)竹类种群克隆多样性与微进化。生物多样性是生态学和保护生物学的核心问题,竹类种群对生境异质性的长期适应过程必然导致表型可塑性具有多样性,甚至可引起遗传上的分化,从而表现出遗传多样性。探讨竹类种群内部遗传变异和分化对环境适应的微进化机理将对竹类物种多样性的保护和持续利用提供理论依据。(2)竹类种群的生长适应机理及生态对策。包括竹类种群动态的长期观测、克隆生长过程与适应对策以及从能量分配角度对整合作用的研究。(3)竹类开花机理的探讨。由于竹类生长周期较长,开花原因复杂,目前的几种假说尚不能很好地解释竹类大面积开花的机理,进一步深入此类研究不仅为保护生物学提供相关理论依据,而且在一定程度上还可拓展竹类生态学朝微观方向的发展。(4)竹类种群与林窗更新。至今,众多研究成果中未见有林窗更新同植物克隆生长相关的内容,这一方面可能是由于草本克隆在林窗更新中所起的作用不明显,因而未引起人们的注意,另一方面也可能是因为木本克隆研究在操作上有一定技术难度的缘故。竹类以及其它一些灌木层的优势种,在森林更新中的作用已引起许多学者的注意,但是对竹类的克隆习性和克隆生长过程对群落更新的影响过程和机制的研究还有待于进一步深入,相应的木本克隆植物的研究

方法也有待于在竹类种群的研究中得到改进和创新。

参考文献:

- 王金锡,马志贵. 1993. 大熊猫主食竹生态学研究[M]. 成都:四川科学技术出版社.
- 刘庆. 1999. 斑苦竹无性系种群生态学研究[M]. 成都:成都科技大学出版社.
- 许大全,李德耀,邱国雄. 1987. 毛竹叶光合作用的气孔限制研究[J]. 植物生理学报,13(2):154-160.
- 李睿. 1999. 竹类生态学研究进展与展望[A]. 见:董鸣, Werger MJA. 生态学研究文集[C]. 重庆:西南师范大学出版社:20-26.
- 李睿, Werger MJA, 钟章成. 1997. 毛竹竹笋种群内的非对称竞争[A]. 钟章成. 植物生态学研究进展[C]. 重庆:西南师范大学出版社:220-224.
- 秦自生, Taylor AH, 蔡绪慎. 1993. 卧龙大熊猫生态环境的竹子与森林动态演替[M]. 北京:中国林业出版社.
- 董文渊. 2000. 筴竹无性系生长及栽培机制的研究[D]. 南京:南京林业大学森林资源与环境学院.
- Abe M, Izaki J, Miguchi H, et al. 2002. The effects of *Sasa* and canopy gap formation on tree regeneration in an old beech forest[J]. *J Vegetation Sci*, 13(4):565-574.
- Banana A Y, Tweheyo M. 2001. The ecological changes of *Echuya afromontane* bamboo forest, Uganda[J]. *Afri J Ecol*, 39(4):366-373.
- Callaghan T V. 1976. Strategies of growth and population dynamics of plant; 3. Growth and population dynamics of *Carex bigelowii* in an alpine environment[J]. *Oikos*, 27:402-413.
- Cao K F. 2001. Morphology and growth of deciduous and evergreen broad-leaved saplings under different light conditions in a Chinese beech forest with dense bamboo undergrowth[J]. *Ecol Res*, 16(3):509-517.
- Caraco T, Kelly C K. 1991. On the adaptive value of physiological integration in clonal plants[J]. *Ecology*, 72:81-93.
- Divakara B N, Kumar B M, Balachandran P V, et al. 2001. Bamboo hedgerow systems in Kerala, India; Root distribution and competition with trees for phosphorus[J]. *Agroforestry Syst*, 51:189-200.
- Dransfield S, Widjaja E A. 1995. Bamboos-plant resources of Southeast Asia, No. 7[M]. Leiden:Backhuys Publishers.
- Hong SS(洪顺山), Hu BT(胡炳堂). 1992. The responses of fertilization on the plantations of *Phyllostachys pubescens* (毛竹林施肥效应研究)[J]. *For Res* (林业科学研究), 5(4):371-378.
- Huang QM(黄启民), Yang DD(杨迪蝶), Gao AX(高爱新). 1989. Studies on the photosynthesis of *Phyllostachys pubescens* under different conditions(不同条件下毛竹光合作用的研究)[J]. *Bamboo Res* (竹类研究), (2):8-17.
- Huang SQ, Yang HF, Lu I, et al. 2002. Honeybee-assisted wind pollination in bamboo *Phyllostachy nidularia* (Bambusoideae: poaceae)[J]. *Bot J Linn Soc*, 138(1):1-7.
- Hutchings M J, de Kroon H. 1994. Foraging in plants: The role of morphological plasticity in resource acquisition[J]. *Adv Ecol Res*, 25:159-238.

- Iida S, Nakashizuka T. 1995. Forest fragmentation and its effect on species-diversity in suburban coppice forests in Japan[J]. *For Ecol Man*, **73**:197—210.
- Kobayashi T, Shimano K, Muraoka H. 2004. Effect of light availability on the carbon gain of beech (*Fagus crenata*) seedlings with reference to the density of dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*) in an understory of Japan Sea type beech forest [J]. *Plant Species Biology*, **19**(1):33—46.
- Law R, Bradshaw A D, Putwain P D. 1977. Life history variation in *Poa annua* [J]. *Evolution*, **31**:233—246.
- Li R. 1998. Clonal growth in the giant bamboo *Phyllostachys pubescens* [D]. Utrecht: Utrecht University.
- Li R, Werger M J A, de Kroon H, et al. 2000. Interactions between shoot age structure, nutrient availability and physiological integration in the giant bamboo *Phyllostachys pubescens* [J]. *Plant Bio*, **2**(4):437—446.
- Li R, Werger M J A, During H J, et al. 1998a. Biennial variation in production of new shoots in groves of the giant bamboo *Phyllostachys pubescens* in Sichuan, China [J]. *Plant Ecol*, **135**:103—112.
- Li R, Werger M J A, During H J, et al. 1998b. Carbon and nutrient dynamics in relation to growth rhythm in the giant bamboo *Phyllostachys pubescens* [J]. *Plant and Soil*, **201**:113—123.
- Liu Q, Li YX, Zhong ZC. 2004. Effects of moisture availability on clonal growth in bamboo *Pleioblastus maculata* [J]. *Plant Ecol*, **173**(1):107—113.
- Liu Q(刘庆), Zhong ZC(钟章成). 1996. Studies on structure and dynamic of biomass of *Pleioblastus maculata* (斑苦竹无性系种群生物量结构与动态研究) [J]. *Bamboo Res* (竹类研究), (1):51—56.
- Lux A, Luxova M, Abe J, et al. 2003. Silicification of bamboo (*Phyllostachys heterocycla* Mitf.) root and leaf [J]. *Plant and Soil*, **255**:85—91.
- Martins S V, Júnior R C, Rodrigues R R, et al. 2004. Colonization of gaps produced by death of bamboo clumps in semi-deciduous mesophytic forest in south-eastern Brazil [J]. *Plant Ecol*, **172**:121—131.
- Motomura H, Fujii T. 2000. Distribution of silicified cells in the leaf blades of *Pleioblastus chino* (Franchet et Savatier) Makino (Bambusoideae) [J]. *Ann Bot*, **85**:751—757.
- Numata M, Ikusima I, Ohga N. 1974. Ecological aspects of bamboo flowering. Ecological studies of bamboo forest in Japan III [J]. *Botanical Magazine of Tokyo*, **87**:271—284.
- Peters R, Nakashizuka T, Ohkubo T. 1992. Regeneration and development in beech-dwarf bamboo forest in Japan [J]. *For Ecol Man*, **55**:35—50.
- Qin ZS(秦自生), Taylor A H. 1995. Study on reproductive characteristic of *Bashania fangenia* (冷箭竹生殖特性研究) [J]. *Acta Bot Boreali-Occident Sin* (西北植物学报), **15**(3):229—233.
- Saitoh T, Seiwa K, Nishiwaki A. 2002. Importance of physiological integration of dwarf bamboo to persistence in forest understorey; a field experiment [J]. *J Ecol*, **90**:78—86.
- Slade A J, Hutchings M J. 1987. The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea* [J]. *J Ecol*, **75**:95—112.
- Soderstrom T, Calderon C E. 1979. A commentary on the bamboo (Poaceae; Bambusoideae) [J]. *Biotropica*, **11**:161—172.
- Stuefer J F, During H J, de Kroon H. 1994. High benefits of clonal integration in two stoloniferous species in response to heterogeneous light environment [J]. *J Ecol*, **82**:511—518.
- Su ZX(苏智先), Zhong ZC(钟章成). 1991. Studies on the biomass structure of *Neosinocalamus affinis* population in Jinyun Mountain (缙云山慈竹种群生物量结构研究) [J]. *Acta Phytoecol Geobot Sin* (植物生态学与地植物学报), **15**(3):240—252.
- Su ZX(苏智先), Zhong ZC(钟章成). 1992. Growth and development patterns of clone population of *Neosinocalamus affinis* (慈竹无性系种群生长发育初探) [J]. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **3**(3):289—291.
- Taylor A H, Qin ZS. 1997. The dynamics of temperate bamboo forests and panda conservation in China [A]. In: Chapman GP. *The Bamboos* [C]. London: Academic Press, 189—203.
- Taylor A H, Qin ZS, Liu J. 1995. Tree regeneration in an *Abies faxoniana* forest after bamboo dieback, Wanglang Natural Reserve, China [J]. *Can J For Res*, **25**:2 034—2 039.
- Ueda K, Ueda S. 1961. Effect of silicic acid on bamboo-growth [J]. *Bull Kyoto Univ Forests*, **33**:79—99 (in Japanese).
- Venkatesh C S. 1984. Dichogamy and breeding systems in a tropical bamboo *Ochlandra travancorica* [J]. *Biotropica*, **16**:309—312.
- Watanabe M, Ueda K, Manabe I, et al. 1983. Flowering, seedling, germination, and flowering periodicity of *Phyllostachys pubescens* [J]. *J Japan Fore Soc*, **64**:107—111.
- Weiner J. 1990. Asymmetric competition in populations [J]. *Tree*, **5**(11):360—364.
- Weiner J, Thomas S C. 1986. Size variability and competition in plant monocultures [J]. *Oikos*, **47**:211—222.
- Yang DD(杨迪蝶), Huang QM(黄启民). 1990. The research on biomass and photosynthesis of bamboo seedlings and interrelated factors (毛竹适生苗生物量及光合速率的研究) [J]. *For Res* (林业科学研究), **3**(5):461—465.
- Yang YM(杨宇明), Hui CM(辉朝茂). 1998. Study on the biological characteristics (刺竹的生物学特性的研究). *For Res* (林业科学研究), **11**(3):265—270.
- Ye ZY(叶致云). 1988. A study on the relationship between different density and new individuals of bamboo wood (毛竹林不同密度与新竹株数关系的研究) [J]. *Bamboo Res* (竹类研究), **7**(41):61—64.
- Zhong ZC(钟章成), Li R(李睿). 1990. Studies on the quantitative dynamics of *Neosinocalamus affinis* (慈竹的数量生态研究) [J]. *Acta Phytoecol Geobot Sin* (植物生态学与地植物学报), **14**(1):63—68.