DOI: 10.5846/stxb201901250191

郭子武,章超,杨丽婷,谷 瑞,陈双林, 余兆根.提前钩梢对雷竹地上构件生物量分配及其异速生长的影响.生态学报,2020,40(2):711-718. Guo Z W, Zhang C, Yang L T, Gu R, Chen S L, Yu Z G. Effect of early obtruncation on aboveground biomass accumulation and allocation, and the allometric growth of *Phyllostachys violascens*. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(2):711-718.

提前钩梢对雷竹地上构件生物量分配及其异速生长的 影响

郭子武1,章 超1,杨丽婷1,谷 瑞1,陈双林1,*,余兆根2

- 1 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 杭州 311400
- 2 杭州市杭帮竹笋研究所, 杭州 311300

摘要:为摸清提前钩梢对雷竹地上构件生物量积累与分配及其异速生长模式的影响,为雷竹林合理钩梢提供参考,调查了5月(提前钩梢)、6月(常规时间钩梢)钩梢和未钩梢雷竹林新竹当年(1年生立竹)和第2年(2年生立竹)秆、枝、叶生物量,分析了立竹地上构件生物量积累与分配特征及其异速生长。结果表明:钩梢使雷竹1年生立竹秆、枝、叶生物量显著下降,秆生物量分配比例显著升高,枝、叶生物量分配比例显著下降,枝、叶-总生物量异速生长指数显著增大,秆-总生物量异速生长指数显著减小,且常规时间钩梢立竹叶生物量及其分配比例和出叶强度均显著高于提前钩梢立竹。钩梢也导致雷竹2年生立竹秆、枝、叶生物量明显下降,但秆、枝、叶-总生物量异速生长指数均显著增大,常规时间钩梢立竹叶生物量仅略低于未钩梢立竹,且叶生物量分配比例及出叶强度均显著高于未钩梢和提前钩梢立竹。研究表明提前钩梢对雷竹叶生物量及其分配比例、出叶强度及异速生长均有明显的负面影响,不利于雷竹林光合能力的发挥,因此,雷竹林不宜提前钩梢。

关键词:雷竹;钩梢;生物量分配;异速生长

Effect of early obtruncation on aboveground biomass accumulation and allocation, and the allometric growth of *Phyllostachys violascens*

GUO Ziwu¹, ZHANG Chao¹, YANG Liting¹, GU Rui¹, CHEN Shuanglin^{1,*}, YU Zhaogen²

- 1 Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, China
- 2 Research Institute of Hangbang Bamboo Shoot of Hangzhou, Hangzhou 311300, China

Abstract: The responses of aboveground module biomass accumulation and *Phyllostachys violascens* allometric growth to obtruncation were studied to recommend scientific obtruncation practice. The stem, branch and leaf biomasses of one-year old (1 a) and two-year old (2 a) bamboos either obtruncated or not obtruncated were determined. The allometric growth in biomass was also analyzed. The results showed that obtruncation considerably reduced the stem, branch and leaf biomass of 1 a bamboos. The allocation to stem biomass markedly increased, whereas allocation to branch and leaf biomass decreased considerably. The slopes for the branch and leaf biomass-total biomass of 1 a bamboos significantly increased, whereas the slope for stem biomass decreased. Furthermore, the leaf biomass and its allocation, and the leafing intensity of the bamboos obtruncated at the normal time were all clearly higher than those of the early obtruncated bamboos. The stem, branch and leaf biomass of 2 a bamboos decreased overall after obtruncation, whereas the slopes for branch, stem and leaf biomass-total biomass considerably increased. Furthermore, the leaf biomass of bamboo obtruncated at the normal time was slightly lower than the non-obtruncated bamboos. The leaf biomass allocation and leafing intensity of bamboos obtruncated at the normal

基金项目: 国家重点研发计划课题(2016YFD0600903); 浙江省林业科技计划项目(2017B06); 浙江省重点研发专项(2017C2016)

收稿日期:2019-01-25; 网络出版日期:2019-11-04

^{*}通讯作者 Corresponding author. E-mail: cslbamboo@126.com

time were also higher than those of non-obtruncated and early obtruncated bamboos. All the results indicated that early obtruncation had negative impact on the accumulation of leaf biomass and its allocation, leafing intensity, and biomass allometry. Early obtruncation may also limit the photosynthetic capacity of bamboos. Therefore, early obtruncation is not recommended as a bamboo cultivation practice.

Key Words: Phyllostachys violascens; obtruncation; biomass allocation; allometry

秆、枝、叶是植物重要的地上构件,秆、枝起到输导水分、养分功能和机械支撑作用[1],而叶片的光合碳同化则是植物生物量增长和产出的生物学基础。秆、枝、叶积累的资源及其占总资源的比例,即生物量积累与分配,是植物净碳获取的综合结果与重要驱动因素[2],对植物的生长和繁殖有着直接的影响,可以在一定程度上反应植物对环境的生态适应策略[3]。在农林业生产上,往往会由于特定需要而对植物秆、枝、叶进行部分修剪去除,这对于植物构件剩余部分的生长有着重要的影响[4-6],研究表明适度的生物量去除会促进植物剩余构件生物量积累,从而产生一定的补偿生长效应[7-8],而过度修剪则会对植物产生不可逆的伤害,植物生长能力或生产潜力无法恢复[9]。然而,这些研究多集中于草本刈割、树木修枝或果蔬作物摘叶等[7-12],而生长特性迥异的竹子生物量去除后构件生物量积累特征与分配规律变异的研究较少[13-15]。众所周知,大多数竹子是典型的多年生木本克隆植物,幼株呈现独特的生长特性与资源获取方式[16-19],即通过来自母竹资源与能量传输供给快速完成支撑构件(秆、枝)的形态建成[16-19],其后除定期(1年或2年)换叶外,形态变异较小。故此,竹子构件生物量积累分配与异速生长关系对生物量去除的响应机制势必与草本、农作物和树木截然不同,需要全面而系统的研究。

雷竹(Phyllostachys violascens)为禾本科竹亚科刚竹属的优良笋用竹种,具有成林速度快、出笋早、笋味佳、产量高等特点,已在中国的南方许多省份得到规模化推广栽培。在雷竹主要栽培区的浙北地区冬季常常会出现雨雪冰冻等灾害天气,对雷竹林经营造成严重影响,致使雷竹林立竹受损和减产,严重者还会影响到雷竹林后续几年的产出[20-21]。因此,钩梢则成为该区域雷竹栽培中避免或减少竹林冰冻雪压损伤的重要经营措施。雷竹林通常在每年的6月份钩梢,为便于钩梢省力操作,近年来也有一些竹农提前至新竹木质化程度相对较低的5月份实施。在常规时间钩除立竹顶梢后,去掉了冠层顶部着生密集的枝条和弯曲下垂的梢头,立竹枝叶开张,冠层通透,通风透光,林冠下层光照条件改善[22-23],枝叶生长良好,参与光合作用的生物量增加,立竹生产能力得到一定提升,因而,合理钩梢时间和强度并不会削弱竹林生产能力,反而会在一定程度上提高竹林的生产潜力[13-15]。那么,提前钩梢是否会影响雷竹地上构件生物量积累与分配,特别是叶片生物量,导致其异速生长关系发生改变,进而影响竹笋产量尚不得而知。为此,本研究以雷竹丰产林为研究对象,分析了提前钩梢对1a、2a立竹地上构件生物量积累与分配及其异速生长关系的影响,旨在揭示:1)提前钩梢是否会引起雷竹立竹地上构件生物量积累与分配规律的改变及这种改变的生态学效应?2)提前钩梢导致立竹构件生物量改变的同时,是否也改变了立竹构件间的相对生长(异速生长)关系?3)提前钩梢后不同年龄立竹的响应是否存在差异,这种差异与雷竹林生产潜力发挥的关系如何?通过上述问题的探讨,旨在揭示雷竹对提前钩梢的响应特征,确立雷竹丰产培育适宜的钩梢时间。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于浙江省杭州市余杭区径山镇长乐村(30°33′N,119°86′E),属亚热带湿润季风气候,四季分明,年平均气温 16.2%,7 月平均气温 28.5%,1 月平均气温 3.8%,极端最高气温 40.5%,极端最低气温 -11.6%,年平均降水量 1509 mm,年平均日照时数 1528 h,年平均无霜期 236 d,土壤为红壤。

1.2 试验方法

2017年4月选择立地条件和经营水平基本一致的雷竹丰产林9块,每块试验雷竹林面积不小于0.2 hm²。

经试验雷竹林结构调查,平均立竹密度为(18450±345)株/hm²,平均立竹胸径为(38.89±2.11) mm,立竹年龄 结构(1 a:2 a:3 a)为 1.64:1.36:1。于 2017年 5 月 10 日(提前钩梢)、6 月 10 日(常规时间钩梢)分别对其中 的各三块雷竹试验林的全部新竹进行钩梢处理,另外3块雷竹林为对照(未钩梢)。于2017年11月、2018年 11 月初在每块试验雷竹林中分别随机选取 1 a、2 a 立竹各 10 株,将立竹齐地伐倒后,测量立竹胸径(mm),分 离秆、枝、叶后分别称鲜重(g),并各选取样竹5株,分别取竹秆、竹枝上中下部和竹叶的混合样,105℃杀青 后,85℃下烘干至恒重,称干重,计算各器官含水率和生物量(g)、出叶强度(叶生物量/枝生物量)及相对生物 量(g/mm,构件生物量/立竹胸径)。

1.3 数据分析

试验数据在 SPSS 19.0 统计软件中进行重复测量方差分析(One-Way repeated measures ANOVA)和单因素 方差分析(One-Way ANOVA)。雷竹生物量异速生长用方程 $Y=a\times x^b$ 来描述,其中 x 与 Y 代表各处理总生物量 和构件(枝、秆、叶)生物量,方程斜率 b 为异速生长指数。采用标准化主轴回归分析(Standardized Major Axis, SMA) 计算方程斜率 b, 并比较斜率之间及其与 1.0 的差异性。若斜率间无显著差异, 则给出共同斜率, 并采用 Wald 检验各处理沿共同主轴位移差异的显著性,计算位移量。SMA 分析采用 R 语言的 Smatr 模块完成^[24-26]。

2 结果与分析

2.1 提前钩梢对雷竹地上构件生物量积累的影响

钩梢对雷竹秆、枝、叶及地上构件总生物量和相对秆、枝、叶及总生物量均会产生显著的影响,各钩梢处理 间差异显著(P<0.05),并且对 1 a、2 a 立竹的枝、叶及总生物量和相对枝、叶及总生物量也均有显著差异,但 钩梢和立竹年龄间并不存在显著的交互作用(表 1)。钩梢处理导致雷竹秆、枝、叶及总生物量显著下降(P< 0.05),但提前钩梢立竹秆、枝生物量及1a立竹总生物量与常规时间钩梢并无显著差异(P>0.05),而1a、2a 立竹叶生物量及2a立竹总生物量显著低于常规时间钩梢立竹(P<0.05),且常规时间钩梢2a立竹叶生物量 且与常规时间钩梢相比,提前钩梢并未引起相对秆、枝生物量及1a立竹总生物量的明显变化,但导致1a、2a

仅略低于未钩梢立竹(P>0.05)(表2)。钩梢立竹相对秆、枝、叶及总生物量总体上均显著低于未钩梢立竹, 立竹相对叶生物量及2a立竹总生物量显著下降(表2)。

表 1 钩梢对雷竹地上构件生物量积累的影响 Table 1 Effect of obtruncation on module biomass accumulation of Phyllostachys violascens

				P				
变异来源		构件生物量!	Module bioma:	ss	构件	相对生物量 R	elative module	biomass
Variation source	秆	枝	叶	总生物量	秆	枝	叶	总生物量
	Stem	Branch	Leaf	Total biomass	Stem	Branch	Leaf	Total biomass
钩梢 O Obtruncation	0.042	0.02	0.007	< 0.001	0.038	0.013	0.002	< 0.001
年龄 B Bamboo age	0.079	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.122	< 0.01	< 0.01	0.001
年龄×钩梢 O×B Obtruncation×Bamboo age	0.111	0.03	0.052	0.081	0.177	0.048	0.041	0.054

2.2 提前钩梢对雷竹地上构件生物量分配的影响

钩梢对雷竹出叶强度及秆、枝、叶生物量分配比例会产生显著影响,1 a、2 a 立竹出叶强度和枝、叶生物量 分配比例差异显著,且立竹年龄和钩梢处理间交互作用对雷竹出叶强度的影响显著(表 3)。常规时间钩梢立 竹出叶强度最大,提前钩梢立竹出叶强度最小,钩梢处理间立竹出叶强度差异显著(P<0.05)。钩梢 1 a 立竹 秆生物量分配比例较未钩梢立竹显著升高,而枝、叶生物量分配比例总体上显著下降,且秆、枝生物量分配比 例钩梢处理间并无显著差异,而叶生物量分配比例提前钩梢立竹显著低于常规时间钩梢立竹。提前钩梢2 a 立竹秆生物量分配比例较常规时间钩梢立竹显著增加,仅略高于未钩梢立竹,而叶生物量分配比例则大幅下 降,显著低于常规时间钩梢和未钩梢立竹,而常规时间钩梢立竹叶生物量分配比例显著高于未钩梢立竹,2 a 立竹枝生物量分配比例各处理间差异不显著(表 4)。上述分析表明,提前钩梢会导致雷竹叶生物量分配比例及出叶强度显著下降,对雷竹林生产潜力发挥会产生明显的限制作用。

表 2 不同钩梢时间雷竹林立竹地上构件生物量积累

Table 2 Module biomass accumulation of Phyllostachys violascens under different obtruncation time

). 77. 左水			构件生	上物量			构件相	対生物量	
立竹年龄	Module biomass /g				Relative module biomass / (g/mm)				
Bamboo age/a	Treatments	秆	枝	叶	总生物量	秆	枝	叶	总生物量
age/ a		Stem	Branch	Leaf	Total biomass	Sem	Banch	Leaf	Total biomass
1	未钩梢	789.15±36.15b	283.15±11.84d	297.69±9.51d	1369.99±23.56d	20.44±2.23b	7.33±1.22c	7.71±1.37e	35.48±2.09d
	提前钩梢	691.71±16.28c	159.91±8.96e	139.56±15.34f	$992.18 \pm 12.23 \mathrm{e}$	$18.66 \pm 0.83 c$	$4.12 \pm 1.21 d$	$3.76 \pm 1.03 \mathrm{e}$	26.55 ± 1.06 f
	常规时间钩梢	702.71±37.92c	161.96±9.41e	$196.99 \pm 8.79 \mathrm{e}$	$1061.66 \pm 22.23 \mathrm{e}$	$18.71 \pm 1.65 c$	$4.31 \pm 0.75 d$	$5.24 \pm 0.99 \mathrm{d}$	$28.28 \pm 1.11e$
2	未钩梢	932.85±54.23a	401.16±14.85a	647.83±14.54a	1981.84±46.54a	24.56±3.05a	10.57±3.47a	17.06±1.68a	52.19±2.36a
	提前钩梢	$805.21 \pm 22.45 \mathrm{b}$	$324.74 \pm 15.65 \mathrm{b}$	481.68±11.12c	1611.63±19.68c	$19.78\!\pm\!3.08 \mathrm{bc}$	$7.97 \pm 0.93 \mathrm{b}$	11.83 ± 1.96 b	$39.59 \pm 1.69 c$
	常规时间钩梢	$807.58 \pm 19.36 \mathrm{b}$	349.13±17.98b	630.42±16.43a	1787.13±23.11b	$19.50{\pm}8.32 {\rm bc}$	$8.43 \pm 1.65 \mathrm{b}$	15.22±1.81a	$43.17 \pm 2.54 \mathrm{b}$

表 3 钩梢对雷竹地上构件生物量分配的影响

Table 3 Effect of obtruncation on module biomass allocation of Phyllostachys violascens

金田 表 MG			P			
变异来源 Variation source	出叶强度	生物量分配比例 Biomass allocation				
	Leafing intensity	秆	枝	叶		
钩梢 Obtruncation (O)	< 0.001	0.044	0.046	0.024		
年龄 Bamboo age (B)	< 0.001	0.115	< 0.001	< 0.001		
年龄×钩梢(O×B)	< 0.001	0.305	0.328	0.469		

2.3 提前钩梢对雷竹地上构件生物量异速生长关系的影响

雷竹秆、枝、叶-总生物量间呈等速(b≈1)或异速(b≠1)生长关系,钩梢对雷竹秆、枝、叶-总生物量异速生长关系会产生明显影响。钩梢后 1 a 立竹枝、叶-总生物量异速生长指数显著升高,而秆-总生物量异速生长指数则显著下降,且提前钩梢立竹叶-总生物量异速生长指数显著低于常规时间钩梢立竹,而秆、枝-总生物量异速生长指数显著高于常规时间钩梢立竹,即随总生物量增加,提前钩梢立竹叶生物量增速减小,而秆、枝生物量增速增大(图 1)。钩梢后 2 a 立竹秆、叶-总生物量异速生长指数显著增大,而枝-总生物量异速生长指数是茅增大,且提前钩梢立竹枝、叶-总生物量异速生长指数显著低于常规时间钩梢立竹,而二者秆-总生物量异速生长指数差异不大,这说明随总生物量的增加,常规时间钩梢立竹枝、叶生物量增速增大,而提前钩梢立竹则相反,这与常规时间钩梢立竹叶生物量及其分配比例显著升高的研究结果一致。提前钩梢 2 a 立竹与未钩梢立竹枝-总生物量存在共同斜率(0.808),且沿共同斜率出现了显著的负向移动(移动量 0.064, wald 检验,P=0.008),表明提前钩梢立竹枝生物量有所下降。钩梢 2 a 立竹秆-总生物量也存在共同斜率(1.221),但常规时间钩梢立竹沿共同斜率出现了显著的负向移动(移动量 0.075,wald 检验,P=0.005),表明提前钩梢较常规时间钩梢立竹沿共同斜率出现了显著的负向移动(移动量 0.075,wald 检验,P=0.005),表明提前钩梢较常规时间钩梢立竹沿共同斜率出现了显著的负向移动(移动量 0.075,wald 检验,P=0.005),表明

表 4 不同钩梢时间雷竹林立竹地上构件生物量分配

Table 4 Module biomass allocation of Phyllostachys violascens under different obtruncation time

立竹年龄	处理	出叶强度	生物量分配比例 Biomass allocation/%			
Bamboo age/a	Treatments	Leafing intensity	秆 Stem	枝 Branch	叶 Leaf	
1	未钩梢	1.05±0.09e	57.60±3.01b	20.67±1.39a	21.73±2.01d	
	提前钩梢	$0.91 \pm 0.07 f$	70.28±3.36a	$15.54 \pm 1.42 \mathrm{b}$	14.18±1.21f	
	常规时间钩梢	$1.21 \pm 0.11 d$	66.19±3.49a	15.26 ± 1.36 b	$18.55 \pm 1.15e$	
2	未钩梢	1.61 ± 0.13 b	$47.07 \pm 3.05 cd$	20.24±1.11a	$32.69 \pm 2.26 \mathrm{b}$	
	提前钩梢	$1.48 \pm 0.14 c$	49.96±3.21c	20.15±1.32a	29.89±2.22e	
	常规时间钩梢	1.81±0.11a	$45.19 \pm 2.52 d$	19.53±1.06a	35.28±2.14a	

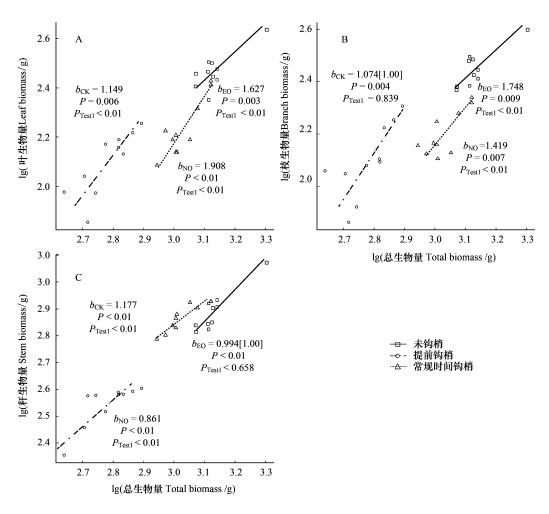


图 1 钩梢对雷竹 1 a 立竹地上构件生物量异速生长的影响

Fig.1 Effect of obtruncation on allometric growth of aboveground module biomass for one-year old Phyllostachys violascens

3 结论与讨论

钩梢能在一定程度上避免或减少雨雪冰冻灾害等对竹林造成的伤害,是雷竹林应对冰雪灾害和减灾防灾的重要经营措施。由于钩梢去掉了竹子的梢头,破坏了其顶端优势,必将对竹子构件生物量积累过程产生重要的影响[13-15]。钩梢后立竹秆、枝生物量及相对秆、枝生物量虽然下降,与常规时间钩梢相比,提前钩梢并未引起秆、枝生物量及1 a 立竹总生物量的明显变化,这可能与散生竹独特的生长规律与支撑构件形态建成特性有关,即竹子形态建成后支撑构件生物量变异较小,因而相同径级立竹的秆、枝生物量差异不大[16]。钩梢处理间 1 a 立竹秆、枝生物量差异较小,同时其抽枝展叶尚不完全,叶片数量与生物量均较少,而钩梢则导致叶片生物量进一步降低,其占总生物量的比重也明显下降,特别是提前钩梢立竹叶生物量比例已降至 15%以下,虽不足以引起立竹总生物量的明显改变,但却势必对立竹后续生长发育、抗逆能力和竹林生产潜力发挥等产生明显的负面影响,提前钩梢 2 a 立竹出叶能力受抑、叶生物量及其分配比例显著降低则进一步印证了这一点。而常规时间钩梢立竹,不仅叶生物量及其分配比例较提前钩梢立竹显著增加,且表现出更强的出叶能力,特别是常规钩梢 2 a 立竹的叶片生物量较其前钩梢显著增加,仅略低于未钩梢立竹,而其叶片生物量分配比例更是超过了未钩梢立竹,这在一定程度上佐证了钩梢与修枝类似,均会引起剩余构件的补偿性生长效应[26-28]。同时也说明,常规钩梢不仅不会削弱雷竹林生产能力,反而在一定程度上促进了雷竹林生产潜力的发挥[13-15]。提前钩梢,不仅降低了当年立竹叶生物量比例及出叶强度,更为严重的是还会引起翌年立竹(壮

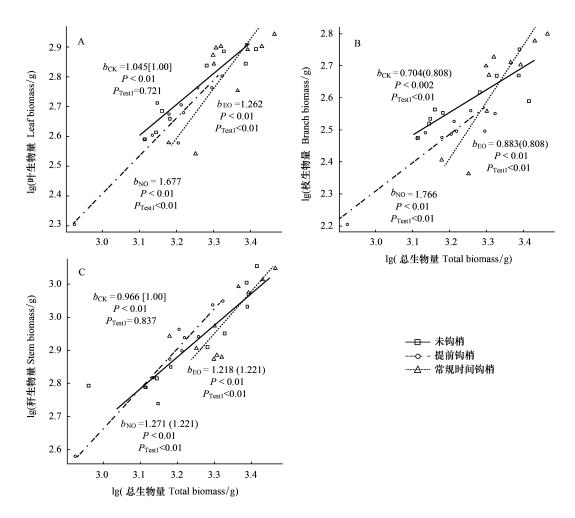


图 2 钩梢对雷竹 2 a 立竹地上构件生物量异速生长的影响

Fig. 2 Effect of obtruncation on allometric growth of aboveground module biomass for two -year old Phyllostachys violascens

龄竹)出叶强度、叶生物量及其比例的显著下降,降低了光合器官的质量与比例,势必对竹林生产潜力产生明显的限制作用。加之提前钩梢,竹秆木质化程度低,组织幼嫩且含水率高,虽然较容易实施,但钩梢后如遇降雨天气,极易导致竹秆顶部腐烂、干枯,严重者会致其下部毗邻枝条脱落,不仅影响立竹正常抽枝展叶及后续叶片生物量的积累,还压缩了冠长,降低了叶片着生的空间,进一步限制了立竹光合能力的发挥,限制了雷竹林生产潜力的提升。当然,由于试验时间的局限性,没有统计试验雷竹林竹笋和竹材产量情况,后续需深入研究提前钩梢对竹笋、竹材产量的影响,但提前钩梢引起了雷竹光合器官的量及其所占比例的显著下降,已被本研究结果所证实,这可能是限制雷竹林生产力发挥的生物学机制。

植物构件生物量积累特征及其相对生长模式主要由遗传因素决定,同时也受环境条件、经营措施和人工干扰的影响^[29-31]。钩梢作为竹林经营中一种特殊的枝条修剪方式,以机械方式强行截去立竹梢头,在降低秆高、枝条数量的同时,也势必会对竹子构件生物量积累及其异速生长关系产生明显的影响^[13-15]。钩梢立竹枝、叶-总生物量异速生长指数显著增大,而1 a 立竹秆-总生物量异速生长指数显著减小,2 a 立竹秆-总生物量异速生长指数则显著增大。提前钩梢1 a 立竹秆(0.994)、枝(1.748)-总生物量异速生长指数显著高于常规时间钩梢立竹(0.861 和 1.419),而叶(1.627)-总生物量异速生长指数则显著低于常规时间钩梢立竹(1.908),这说明随总生物量增加,提前钩梢立竹秆、枝生物量的增速高于常规时间钩梢,而叶生物量增速则低于常规时间钩梢,这与提前钩梢1 a 立竹叶生物量及其分配比例显著下降,而秆生物量分配比例显著增加的研究结果一致,同时也印证了提前钩梢立竹出叶潜力最低的研究结果。其原因可能是1 a 立竹组织幼嫩且对机械伤害

较为敏感,形态建成尚不完全^[16],提前钩梢势必动员更多的光合同化产物用于支撑构件或伤害组织的补偿性生长^[26-28],因而叶片生长和生物量增加会受到一定限制,还可能对立竹(2 a 立竹)后续生长、生物量积累与分配格局产生明显的影响,进而限制竹林生产力的正常发挥产,提前钩梢 2 a 立竹叶生物量及其分配比例显著下降的研究结果也验证了这一点。提前钩梢更导致 2 a 立竹枝、叶-总生物量异速生长指数均显著低于常规时间钩梢,这也说明随总生物量增加,提前钩梢立竹枝、叶生物量增速低于常规时间钩梢,这与常规时间钩梢 2 a 立竹叶生物量及其分配比例、出叶强度较高的研究结果一致,同时也说明了常规时间钩梢促进了雷竹叶片的生物量积累,改变了生物量分配格局,促使更多的生物量向光合器官分配,从而导致常规时间钩梢立竹叶生物量及其分配比例均高于未钩梢立竹,说明适时合理钩梢不仅不会削弱竹林生产能力,反而会在一定程度上提高竹林的生产潜力^[13-15]。

参考文献 (References):

- [1] Alméras T, Costes E, Salles J C. Identification of biomechanical factors involved in stem shape variability between apricot tree varieties. Annals of Botany, 2004, 93(4): 455-468.
- [2] Normand F, Bissery C, Damour G, Lauri P É. Hydraulic and mechanical stem properties affect leaf-stem allometry in mango cultivars. New Phytologist, 2008, 178(3): 590-602.
- [3] 李红丽, 智颖飙, 赵磊, 安树青, 邓自发, 周长芳, 顾舒平. 大米草(Spartina anglica) 自然衰退种群对 N、P 添加的生态响应. 生态学报, 2007, 27(7): 2725-2762.
- [4] Pinkard E A. Effects of pattern and severity of pruning on growth and branch development of pre-canopy closure *Eucalyptus nitens*. Forest Ecology and Management, 2002, 157(1/3): 217-230.
- [5] Alcorn P J, Bauhus J, Smith R G B, Thomas D, James R, Nicotra A. Growth response following green crown pruning in plantation-grown Eucalyptus pilularis and Eucalyptus cloeziana. Canadian Journal of Forest Research, 2008, 38(4): 770-781.
- [6] 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. Tree Physiology, 2009, 29(6): 753-764.
- [7] 孙尚伟, 夏新莉, 刘晓东, 尹伟伦, 陈森锟. 修枝对复合农林系统内作物光合特性及生长的影响. 生态学报, 2008, 28(7): 3185-3192.
- [8] Forrester D I, Collopy J J, Beadle C L, Baker T G. Interactive effects of simultaneously applied thinning, pruning and fertiliser application treatments on growth, biomass production and crown architecture in a young *eucalyptus nitens* plantation. Forest Ecology and Management, 2012, 267: 104-116.
- [9] Zeng B. Aboveground biomass partitioning and leaf development of Chinese subtropical trees following pruning. Forest Ecology and Management, 2003, 173(1/3); 135-144.
- [10] 赵广,韩学琴,王雪梅,廖承飞,闫帮国,刘刚才,李贵华,金杰. 修枝对辣木株高-地径异速生长关系的影响. 生态学杂志, 2018, 37 (2): 391-398.
- [11] 郭安琪,周瑞莲,宋玉,马会雷. 刈割后黑麦草生理保护作用对其补偿性生长的影响. 生态学报, 2018, 38(10); 3495-3503.
- [12] 代永欣,王林,王延书,万贤崇. 摘叶造成的碳限制对刺槐碳素分配和水力学特性的影响. 植物生态学报, 2017, 35(5): 750-758.
- [13] 朱强根,金爱武,王意锟,邱永华,李雪涛,张四海.不同营林模式下毛竹枝叶的生物量分配:异速生长分析.植物生态学报,2013,37 (9):811-819.
- [14] 童龙, 李彬, 陈丽洁, 张玮, 耿养会, 谢锦忠, 王玲. 钩梢强度对麻竹生物量分配和生理特性的影响. 应用生态学报, 2016, 27(10): 3137-3144.
- [15] 桂仁意, 邵继锋, 俞友明, 朱永军, 董敦义, 方伟. 钩梢对 5 年生毛竹竹材物理力学性质的影响. 林业科学, 2011, 47(6): 194-198.
- [16] 萧江华. 中国竹林经营学. 北京: 科学出版社, 2010.
- [17] Yu F H, Wang N, Alpert P, He W M, Dong M. Physiological integration in an introduced, invasive plant increases its spread into experimental communities and modifies their structure. American Journal of Botany, 2009, 96(11): 1983-1989.
- [18] Song Y B, Yu F H, Keser L H, Dawson W, Fischer M, Dong M, Van Kleunen M. United we stand, divided we fall: a meta-analysis of experiments on clonal integration and its relationship to invasiveness. Oecologia, 2013, 171(2): 317-327.
- [19] Guo Z W, Hu J J, Chen S L, Li Y C, Yang Q P, Cai H J. Nitrogen addition and clonal integration alleviate water stress of dependent ramets of *Indocalamus decorus* under heterogeneous soil water environment. Scientific Reports, 2017, 7: 44524.
- [20] 刘军, 徐浩, 刘欢. 杭州市余杭区早竹林冰冻雪灾的损害及其影响因子. 竹子学报, 2016, 35(4): 25-30.
- [21] 郭子武, 谷瑞, 俞文仙, 陈双林, 叶莉莎. 雷竹林严重低温寒害与立竹性状和林地覆盖经营的关系. 广西植物, 2018, 38(12):

- 1599-1604.
- [22] Valladares F, Gianoli E, Gómez J M. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. New Phytologist, 2007, 176(4): 749-763.
- [23] 尚富华,李吉跃,胡磊,宋莲君,支恩波,沈应柏,张志毅.修枝对毛白杨无性系生长、净光合速率和蒸腾速率的影响.中国农学通报,2010,26(23):134-139.
- [24] Falster D S, Warton D I, Wright I J. User's Guide to SMATR: Standardised Major Axis Tests & Routines Version 2.0, Copyright 2006. (2006-03-11). http://bio.mq.edu.au/research/groups/comparative/SMATR/SMATR_users_guide.pdf.
- [25] Warton D I, Wright I J, Falster D S, Westoby M. Bivariate line-fitting methods for allometry. Biological Reviews, 2006, 81(2): 259-291.
- [26] Lisboa M, Acuña E, Cancino J, Chao F, Muñoz F, Rodríguez R, Volker P. Physiological response to pruning severity in *Eucalyptus regnans* plantations. New Forests, 2014, 45(6): 753-764.
- [27] Ortega-Vargas E, Burgueño-Ferreira J A, Ávila-Reséndiz C, Campbell W B, Jarillo-Rodríguez J, López-Ortiz S. Morphological and physiological responses of *Guazuma ulmifolia* Lam. to different pruning dates. Agroforestry Systems, 2019, 93(2): 461-470.
- [28] Senarathne S H S, Atapattu A J, Raveendra T, Mensah S, Dassanayake K B. Biomass allocation and growth performance of *Tithonia diversifolia* (Hemsl.) A. Gray in coconut plantations in Sri Lanka. Agroforestry Systems, 2018, doi: 10.1007/s10457-018-0290-y.
- [29] 郭子武,杨清平,李迎春,陈双林.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.生态学杂志,2013,32(3):515-521.
- [30] Guo Z W, Lin H, Chen S L, Yang Q P. Altitudinal patterns of leaf traits and leaf allometry in bamboo *Pleioblastus amarus*. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 1110.
- [31] 张桥英,彭少麟,增温对入侵植物马缨丹生物量分配和异速生长的影响.生态学报,2018,38(18):6670-6676.