

文章编号:1001-7380(2018)03-0011-04

苦竹林立竹形态塑性的林分密度效应

林柳滨

(福建省沙县林业局,福建 沙县 365500)

摘要:为揭示苦竹秆形、枝形和冠形特征对林分密度的响应规律,为苦竹良好形态建成的林分密度构建提供参考,调查测定了3种林分密度(低密度:14 430—16 545 株/hm²;中密度:31 590—34 560 株/hm²;高密度:54 120—55 560 株/hm²)苦竹林2年生立竹秆形、枝形和冠形的主要因子。结果表明,随林分密度的增大,苦竹立竹胸径先升高后下降,立竹全高、枝下高和冠长总体呈上升趋势,而冠幅和枝盘数总体呈下降趋势,立竹胸径、枝下高和冠幅不同林分密度竹林间差异显著,且高密度竹林立竹全高、冠长均显著高于低密度竹林,枝盘数则相反。立竹分枝数、枝长和枝分角随林分密度的增大总体呈下降趋势,而枝夹角则相反,枝长和枝夹角不同林分密度竹林间差异显著,低、中密度竹林分枝数和枝分角显著高于高密度竹林。主成分分析表明中密度苦竹林立竹表型特征综合得分最高。研究表明,苦竹秆形、冠形和枝形存在明显的林分密度效应,林分密度增大苦竹高生长增加,冠形径向扩展受抑而趋于紧缩,枝形趋于稀疏,中密度苦竹林具有最大的立竹胸径、较长分枝与开张的角度,是试验区苦竹林立竹良好形态建成的适宜林分密度。

关键词:苦竹; 林分密度; 形态塑性; 主成分分析; 秆形; 枝形; 冠形

中图分类号:S758.5;S795.9

文献标志码:A

doi:10.3969/j.issn.1001-7380.2018.03.003

Responses of *Pleioblastus amarus* phenotypic plasticity to the changes of plantation density

Lin Liubin

(Forestry Bureau of Shaxian County, Shaxian 365500, China)

Abstract: To approach the response of culm, branch and crown characteristics of *Pleioblastus amarus* to bamboo densities, and provide a theoretical guidance for suitable density of bamboo morphogenesis, the main indexes of culm, branch and crown of aged 2 bamboo from three *P. amarus* plantation densities (low density, 14 430—16 545 culms/hm²; medium density, 31 590—34 560 culms/hm²; high density, 54 120—55 560 culms/hm²) were determined. It was found that with the density increasing, the diameter at breast height (DBH) increased at first then decreased, and total height, height under branch and crown length increased overall while crown width and branch layers decreased. There was significant difference on DBH, height under branch and crown width among three densities. The total height, crown length of high density were higher than those of low density while the branch layers changed in an opposite trend. With the density increasing, branch number at each branch layer, branch length and angle between branches decreased overall while angle between branch and culm changed in an opposite trend. Branch length and angle between branches differed obviously among different density while the branch number at each branch layer, angle between branches of low or middle density was markedly higher than that of high density. Principal Component Analysis indicated that the comprehensive characteristic score of middle stand density was the biggest of the three densities. All results indicated *P. amarus* plantation density influenced culm, branch and crown morphological traits obviously. Height growth of bamboo was promoted, crown width was compressed and branch turned sparse under high density. Bamboo with the biggest DBH and comprehensive score, longer branch and angle at middle density showed the perfect morphological traits and plasticity. So middle bamboo density (31 590—34 560 culms

收稿日期:2018-05-04;修回日期:2018-05-22

基金项目:“十三五”国家重点研发计划重点专项课题“笋用竹林精准培育及高效利用技术集成示范”(2016YFD0600903)

作者简介:林柳滨(1973-),女,福建沙县人,工程师,大学本科毕业。主要从事森林培育与技术推广工作;E-mail:llb299@163.com。

/hm²) was preferred for the suitable morphogenesis for *P. amarus*.

Key words: *Pleioblastus amarus*; Plantation density; Phenotypic plasticity; Principal Component Analysis; Culm shape; Branch shape; Crown shape

苦竹(*Pleioblastus amarus*)隶属禾本科大明竹属,地下茎属于复轴混生型,是优良的笋材兼用竹种。竹材可制作工艺、乐器等。其竹笋味苦,具清热解毒之功效。近些年来,由于保健类食品日益受到青睐,人们对苦竹竹笋消费需求持续增加,福建、贵州、浙江、广东等地对苦竹资源进行了规模化开发利用,但相对来说,苦竹开发与资源利用相对滞后,竹林经营水平也较为粗放。目前苦竹生物学和生态学方面的研究,主要涉及生长发育规律^[1-2]、生物量模型^[3]和器官养分格局^[4]等方面,其密度效应的研究也仅限于施肥^[5]及叶性因子异速生长规律及其密度制约特征等^[6],而秆形、枝形和冠形因子对林分密度变化的响应特征尚不明,不同林分密度下苦竹形态建成与塑性响应的差异性规律尚未见报道。为此,本研究以不同密度的苦竹林为试验材料,调查并分析了3种林分密度的苦竹的立竹秆形、枝形和冠形因子,试图揭示苦竹秆形、枝形和冠形塑性的密度调控机制,为苦竹良好形态建成与丰产林培育的立竹密度构建提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地位于福建省沙县高桥镇(26°26' N, 117°34' E),该镇为沙县苦竹主要分布区,年均气温 19.2℃,年均降水量 1 643 mm,属中亚热带季风性气候。土壤为红壤,pH 4.5—5.5,土壤厚度 1 m 以上。试验区苦竹林面积 300 hm² 以上,总体经营水平较为粗放。由于采笋强度、伐竹强度和经营习惯的差异,使不同林分间的立竹密度差异明显。

1.2 试验方法

试验于 2015 年 7 月开始,在试验区选择经营措施、立地条件基本一致的 3 种立竹密度的苦竹林,各设置 5 m×5 m 样地 6 个,各试验地的立竹密度分别为 14 430—16 545(低密度)、31 590—34 560(中密度)、54 120—55 560 株/hm²(高密度)。在每块试验林中分别选择 2 年生样竹各 20 株,用数显游标卡尺测量立竹胸径,用米尺沿横向、纵向分别测量冠幅,然后齐地于竹秆基部伐倒,测量立竹全高、枝下高和冠长,统计枝盘数,并将冠层分成上、中、下 3

部位,分别测量各部位的枝长、分枝数、枝夹角和枝分角。

1.3 数据分析

试验数据整理与图表制作由 Excel 2007 统计软件完成,并在 SPSS 14.0 统计软件中进行单因素方差分析(one-way ANOVA)和主成分分析。显著性水平设定为 $\alpha=0.05$ 。试验数据均为各个指标试验数据的平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 林分密度对苦竹秆形特征的影响

由表 1 分析可知,随着林分密度的增大,立竹胸径呈先升高后降低的变化趋势,中密度竹林较低、高密度竹林分别升高了 14.91% 和 28.12%,而低密度竹林较高密度竹林升高了 11.49%,3 者间差异显著($P<0.05$)。立竹全高和枝下高随林分密度的增大总体均呈升高的趋势,高密度竹林立竹全高较中密度竹林升高了 8.38%,中密度竹林较低密度竹林升高了 9.29%,高密度与中密度及中密度与低密度竹林间均无显著差异($P>0.05$),高密度竹林立竹全高较低密度竹林升高了 18.45%,2 者间差异显著($P<0.05$)。高密度竹林立竹枝下高较中、低密度竹林分别升高了 19.58% 和 49.67%,中密度竹林较低密度竹林升高了 25.17%,3 者间差异显著($P<0.05$)。

表 1 不同林分密度苦竹林立竹秆形特征

林分密度	立竹胸径/cm	立竹全高/m	立竹枝下高/m
低密度	4.56±0.34 b	7.75±0.51 bc	1.51±0.26 c
中密度	5.24±0.41 a	8.47±0.61 ba	1.89±0.16 b
高密度	4.09±0.38 c	9.18±0.68 a	2.26±0.12 a

同列数据后不同小写字母表示存在显著性差异 ($P<0.05$)

2.2 林分密度对苦竹冠形特征的影响

随着林分密度的增大,苦竹冠长总体呈升高趋势,高密度竹林较低密度竹林增加了 10.90%,2 者间差异显著($P<0.05$),而高密度竹林较中密度竹林仅增加了 5.17%,中密度竹林较低密度竹林增加了 5.45%,高密度与中密度及中密度与低密度竹林间均未达显著差异水平($P>0.05$)。随立竹密度的增大,苦竹林立竹冠幅和枝盘数均总体呈下降趋势,

高密度竹林立竹冠幅较中、低密度竹林分别下降了 10.95% 和 22.78%, 中密度竹林立竹冠幅较低密度竹林下降了 13.29%, 3 者间差异显著 ($P < 0.05$)。高密度竹林立竹枝盘数较中、低密度竹林分别下降了 11.34% 和 15.03%, 前者与后 2 者差异显著 ($P < 0.05$), 但中密度竹林仅较低密度竹林下降了 4.17%, 2 者间差异不显著 ($P > 0.05$) (见表 2)。

表 2 不同林分密度苦竹林立竹冠形特征

林分密度	冠长/m	冠幅/m	枝盘数/盘
低密度	6.24±0.62 b	1.58±0.16 a	20.16±1.08 a
中密度	6.58±0.42 ab	1.37±0.14 b	19.32±1.36 a
高密度	6.92±0.38 a	1.22±0.11 c	17.13±1.51 b

同列数据后不同小写字母表示存在显著性差异 ($P < 0.05$)

2.3 林分密度对苦竹枝形特征的影响

随着冠层部位的升高, 同一林分密度苦竹林立

竹分枝数量均呈明显升高的变化规律, 而枝长、枝夹角和枝分角均呈先升高后下降的变化趋势, 且立竹分枝数量、枝长及枝夹角不同冠层部位间差异显著 ($P < 0.05$); 而枝分角则表现为冠层中部显著高于冠层上部和下部, 而冠层上部、下部间并无显著差异 ($P > 0.05$)。

随苦竹林密度的增大, 立竹分枝数总体上呈下降变化趋势, 高密度竹林同一冠层的立竹分枝数显著低于中、低密度竹林 ($P < 0.05$), 而中密度竹林仅较低密度竹林略有降低, 2 者间分枝数并无显著差异 ($P > 0.05$)。立竹枝长和枝分角随林分密度的增大总体均呈下降趋势, 而枝夹角总体呈升高变化规律, 同一冠层部位立竹枝长和枝夹角不同林分密度竹林间差异显著 ($P < 0.05$), 而低、中密度竹林同一冠层的立竹枝分角并无显著差异 ($P > 0.05$), 且均显著高于高密度竹林 ($P < 0.05$)。

表 3 不同林分密度苦竹林立竹枝形特征

林分密度	冠层部位	分枝数/个	枝长/cm	枝夹角/°	枝分角/°
低密度	上	5.26±0.23 aA	42.85±3.54 bA	14.72±1.01 cC	63.48±5.03 bA
	中	4.43±0.11 bA	55.62±4.11 aA	20.76±1.65 aB	70.33±5.39 aA
	下	2.72±0.16 cA	36.65±2.06 cA	18.96±1.36 bC	61.98±6.11 bA
中密度	上	5.16±0.32 aA	38.48±4.12 bB	17.87±1.28 cB	60.57±5.28 bA
	中	4.23±0.23 bA	46.19±3.58 aB	22.43±1.69 bB	67.36±5.98 aA
	下	2.61±0.14 cA	31.82±3.65 cB	27.21±2.06 aB	58.83±4.36 bA
高密度	上	4.66±0.32 aB	30.87±4.11 bC	38.81±3.05 cA	37.43±3.25 bB
	中	3.68±0.41 bB	38.01±4.36 aC	54.76±4.58 aA	45.03±3.58 aB
	下	2.26±0.13 cB	25.96±2.69 cC	45.23±3.98 bA	39.26±2.44 bB

不同大写字母表示不同林分密度同一冠层部位间的差异显著, 不同小写字母表示同一林分密度的不同冠层部位间的差异显著

2.4 苦竹立竹形态特征因子主成分分析

对不同立竹密度苦竹林的立竹冠形、秆形和枝形因子进行主成分分析, 计算各主成分的特征值、贡献率及累积贡献率 (见表 4), 其中前 4 个主成分贡献率较高, 累计贡献率达 86.427%, 说明前 4 个主成分基本包含了不同密度苦竹林立竹冠形、秆形和枝形的大部分信息, 因此前 4 个主成分可作为描述苦竹冠形、秆形和枝形的综合指标。

表 4 各主成分特征值和方差贡献率

主成分	特征值	方差贡献率/%	累积贡献率/%
1	3.19	35.423	35.423
2	1.84	20.492	55.915
3	1.75	19.467	75.382
4	0.99	11.045	86.427

根据上述分析可求出各主成分的特征化向量, 归纳得出的 4 个主成分的方程为:

$$F_1 = 0.507x_1 + 0.464x_2 + 0.381x_3 + 0.154x_4 + 0.220x_5 + 0.544x_6 - 0.117x_7 - 0.499x_8 + 0.215x_9$$

$$F_2 = 0.143x_1 + 0.305x_2 + 0.288x_3 + 0.109x_4 - 0.173x_5 - 0.178x_6 + 0.542x_7 + 0.280x_8 - 0.599x_9$$

$$F_3 = 0.095x_1 + 0.023x_2 + 0.280x_3 - 0.630x_4 + 0.505x_5 + 0.473x_6 + 0.187x_7 - 0.141x_8 - 0.123x_9$$

$$F_4 = 0.119x_1 + 0.037x_2 + 0.322x_3 - 0.433x_4 - 0.353x_5 + 0.0002x_6 - 0.493x_7 + 0.641x_8 + 0.123x_9$$

式中, $F_1 \sim F_4$ 为主成分, $x_1 \sim x_9$ 依次为立竹胸径、全高、枝下高、枝盘数、冠幅、枝长、分枝数、枝分角和枝夹角。

采用各主成分值乘以其方差贡献率得到各主

成分得分,4 个主成分得分累加得综合得分。具体计算如下(见表 5): $FC = 0.354\ 2F_1 + 0.204\ 9F_2 + 0.194\ 8F_3 + 0.110\ 4F_4$ 。从表 5 分析可以看出,中密度苦竹林立竹表型特征综合得分最高。说明在试验林林分密度条件下,中密度(31 590—34 560 株/ hm^2)是苦竹立竹良好形态建成的适宜林分密度。

表 5 不同林分密度苦竹林立竹表型特征主成分得分及综合得分

林分密度	第 1 主成分	第 2 主成分	第 3 主成分	第 4 主成分	表型综合得分
低密度	4.707 4	-1.105 3	-2.078 8	-0.883 6	0.639 8
中密度	5.408 2	-1.131 9	-2.265 3	-0.258 0	1.753 0
高密度	-0.497 8	2.307 7	-2.461 0	1.601 4	0.950 3

3 结论与讨论

密度是自然界中重要的选择压力之一^[7],密度升高导致的植物生长空间受限和邻体效应增加等,均会对植物构件表型塑性和形态建成产生明显的影响^[8-9]。在低密度条件下,植物的高生长一般会受到促进,而径级生长则受到抑制^[10-12]。本研究表明,随林分密度的增大,苦竹林立竹胸径先升高后下降,中密度苦竹林立竹胸径显著高于低密度和高密度苦竹林,说明适宜的林分密度对苦竹粗生长有一定的促进作用,但密度过高,则会对径向的粗生长产生明显的限制作用,引起胸径的显著降低,这与顾大形等对四季竹(*Oligostachyum lubricum*)的研究结果一致^[13]。随立竹密度的增大,苦竹林立竹全高总体呈升高趋势,且中密度与低密度、高密度苦竹林立竹全高间差异均未达显著水平,而高密度苦竹林立竹全高则显著高于低密度竹林,也即林分密度增大后,单位面积上的个体数量增加在一定程度上降低了资源的可利用水平^[14-15],同时个体间竞争不断加强,苦竹势必通过增加高生长来获取更多的生源要素,以适应高密度引进的生物胁迫,密度越大,生物胁迫越大,立竹高生长趋势越明显。然而林分密度过大林分内部透光能力下降,下部光环境恶化,导致冠层下部枝条大量枯死脱落,从而引起枝下高不断增大,立竹冠层不断上移,枝盘数下降。

枝条是光合器官叶片着生的构件和重要的输导组织,其长度与开展程度对植物冠幅大小和资源获取空间的扩展起到了决定性作用。通常来说,植

物冠幅一般随密度的增加而减小^[11]。本研究表明,随着立竹冠层的升高,分枝数总体下降,而枝长、枝分角和枝夹角均先升高而后下降,也即冠层中部枝条最长,且最开张,因而有效获取资源的空间最大。随着林分密度的增大,苦竹林立竹分枝数总体下降,这说明密度升高所导致的邻体作用增强以及光环境的恶化,引起了立竹枝条产生自疏作用,致使部分枝条脱落,特别是高密度下,分枝数量显著低于中、低密度竹林,出现枝形稀疏现象。林分密度的增大,还引起苦竹枝长和枝分角的明显降低,而枝夹角则明显增大;高密度下苦竹枝长、枝分角显著低于中、低密度竹林,而枝夹角则显著高于中、低密度竹林,说明林分密度的增大,限制了苦竹枝条的伸长和展开,促使立竹趋向于短枝、紧密的收缩式生长,这与高密度下四季竹冠形变化规律基本一致^[13]。主成分分析结果表明,前 4 个主成分的累计贡献率达 86.427%,已基本包含了立竹构件特征的大部分信息,而中密度苦竹林立竹表型特征的综合得分最高,达 1.753 0,分别是低密度和高密度苦竹林立竹的 2.73 倍和 1.84 倍,立竹形态构型最佳。

综上分析,中密度(31 590—34 560 株/ hm^2)苦竹林立竹具有最大胸径、较长分枝与开展角度,且表型特征的综合得分最高,在试验林林分密度和立竹径级条件下,中密度是苦竹立竹良好形态建成的适宜林分密度。

参考文献:

- [1] 方 伟,林新春,洪 平,等.苦竹生长发育规律研究[J].浙江林学院学报,2005,22(1):1-5.
- [2] 高培军,郑郁善,陈礼光,等.苦竹地下竹鞭结构生长规律调查[J].福建林业科技,2003,30(1):5-8.
- [3] 郑容妹,郑郁善,丁闽锋,等.苦竹生物量模型的研究[J].福建林学院学报,2003,23(1):61-64.
- [4] 蒋俊明,费世民,李吉跃,等.苦竹各器官主要营养元素分布及采伐的养分输出[J].四川林业科技,2007,28(2):15-19.
- [5] 林新春,黄必恒,孙培金,等.苦竹林立竹密度和施肥效应研究[J].林业科技开发,2007,32(40):19-22.
- [6] 林 华,陈双林,郭子武,等.苦竹叶片性状及其异速生长关系的密度效应[J].林业科学研究,2017,30(4):617-623.
- [7] JAPHET W, ZHOU D W, ZHANG H X, et al. Evidence of phenotypic plasticity in the response of *Fagopyrum esculentum* to population density and sowing date [J]. Journal of Plant Biology, 2009, 52(4): 303-311.
- [8] 陈青青,李德志.根系隔离条件下的谷子亲缘识别[J].植物生态学报,2015,39(12):1188-1197.

(下转第 17 页)

表3 5个速生刨花楠家系及对照生长性状值

家系号	树高/m	胸径/cm
17	4.60	4.96
19	4.55	4.88
14	4.50	4.82
21	4.50	4.78
6	4.40	4.72
入选群体平均值	4.51	4.83
CK	3.95	4.14
平均现实增益/%	14.18	16.67
平均遗传增益/%	11.76	13.14

4 结论与讨论

(1)造林后6年生刨花楠优树子代树高、胸径2个主要生长性状在家系间均存在极显著差异,在重复间也表现出显著差异,且2个主要生长性状有较高的广义遗传力(树高和胸径分别为82.94%和78.81%)和中等的变异(树高和胸径分别为8.76%和9.87%),表明对刨花楠进行遗传改良是可行的,但树高和胸径的广义遗传力与苗期相比有所降低^[11],这可能与苗期重复间差异较小有关。同时,立地对刨楠的生长有明显影响,造林时应选择立地条件相对较好的中、下坡。

(2)根据刨花楠树高和胸径2个主要生长性状,初选出5个幼林期生长较快的家系,其造林后6

年生时的平均树高和平均胸径分别为4.51 m和4.83 cm,分别大于母树林混种的树高和胸径14.18%和16.67%。其初选出的5个家系与苗期时生长表现较好的家系相近^[11],这也反映出其家系生长性状的遗传稳定性。

参考文献:

- [1] 周家骏,高林.优良阔叶树种造林技术[M].杭州:浙江科学技术出版社,1985:280-285.
- [2] 林朝楷.多用途乡土树种——刨花楠[J].农村百事通,2009(12):31,73.
- [3] 何贵平,骆文坚,冯建民,等.不同立地条件刨花楠天然群落物种多样性比较研究[J].浙江林业科技,2003,23(5):1-3.
- [4] 冯建民,何贵平,骆文坚,等.刨花楠开花结实习性及种子贮藏试验初报[J].浙江林业科技,2005,25(3):23-25.
- [5] 何贵平,黄海泳,骆文坚,等.刨花楠、花梨木、乐东拟单性木兰嫩枝扦插繁殖试验研究[J].浙江林业科技,2004,24(3):30-32.
- [6] 杨钟.刨花楠容器苗基质配方的对比试验[J].江西林业科技,2009(2):68-70.
- [7] 汪炎明.杉木萌芽林中套种刨花楠经营技术及生长效应[J].林业科技开发,2009,23(5):119-121.
- [8] 钟全林,胡滨,程建华,等.粉用刨花楠工业原料林栽培技术研究[J].江西农业大学学报,2008,30(2):257-262.
- [9] 周振琪,郑小军,徐永宏,等.立地和混交模式对刨花楠幼林生长的影响[J].现代农业科技,2016(3):185-186.
- [10] 麻建强,何贵平,骆文坚,等.刨花楠母树林营建技术研究[J].林业科技开发,2010,24(6):112-114.
- [11] 何贵平,麻建强,骆文坚,等.刨花楠优树子代苗期性状变异研究[J].福建林学院学报,2012,32(3):243-245.

(上接第14页)

- [9] 张永丽,肖凯,李雁鸣.种植密度对杂种小麦C6-38/Py85-1旗叶光合特性和产量的调控效应及其生理机制[J].作物学报,2005,31(4):498-505.
- [10] 朴顺姬,杨持,黄绍峰,等.羊草种群密度与生长动态研究[J].植物生态学报,1997,21(1):60-66.
- [11] 黄宝灵,吕成群,蒙钰钰.尾叶桉人工林种群密度的研究[J].应用生态学报,2000,11(1):30-32.
- [12] 林建华.马尾松造林密度与林分生长效应试验[J].福建林业

科技,2005,32(13):137-139.

- [13] 顾大彤,陈双林,郭子武,等.四季竹立竹表型可塑性的林分密度效应.生态学报,2010,29(8):1542-1547.
- [14] MAHERALI H, DELUCIA E H. Influence of climate-driven shifts in biomass allocation on water transport and storage in ponderosa pine[J]. Oecologia, 2001, 129(4): 481-491.
- [15] 杨元武,王根轩,李希来,等.植物密度调控及其对环境变化响应的研究进展[J].生态学报,2011,30(8):1813-1821.