

# 施肥对毛竹(*Phyllostachys pubescens*)

## 竹笋生长的影响

李睿 M. J. A. 维尔格

(荷兰乌德勒支大学植物生态学与进化生物学系)

钟章成

(西南师范大学生命科学系, 重庆 630715)

**摘要** 毛竹(*Phyllostachys pubescens*)为具有重要经济价值的高大乔木状竹种。本文通过完全随机化区组施肥试验,探讨了施肥量及施肥方式对毛竹竹笋生长的效应。结果表明:在毛竹林内施肥可使出笋数和活笋数提高3倍以上,但对竹笋(幼竹)的个体大小却几乎没有改良效果。竹笋的存活率基本上是恒定的,不随施肥量的改变而改变。当地下茎(竹鞭)穿越养分分布不均的环境时,竹笋能有选择地大量长于养分丰富的地段而避开养分贫乏的地段。另一方面,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,而且这种生理整合在显著增加了长在不利地段的竹笋数(高收益)的同时,基本上没有减少长在有利地段的竹笋数(低耗费)。9m×9m的样方已足以观测到显著的施肥效果,这比传统的毛竹研究中使用的1亩的样方面积效率要高。在竹林培育方面,不均匀施肥如带状或点状施肥要比均匀施肥效率高。

**关键词** 克隆生长 施肥 觅食行为 毛竹 生理整合

## INFLUENCE OF FERTILIZATION ON THE CLONAL GROWTH OF BAMBOO SHOOTS IN *PHYLLOSTACHYS PUBESCENS*

Li Rui and M. J. A. Werger

(Department of Plant Ecology and Evolutionary Biology, University of Utrecht.

P. O. Box 800. 84, 3508 TB Utrecht, The Netherlands)

Zhong Zhangcheng

(Department of Biology, Southwest China Normal University, Chongqing 630715)

**Abstract** *Phyllostachys pubescens* is a tree-like giant bamboo with important economic values. Based on a fertilization experiment designed in a way of completely randomized blocks, we investigated influences of different dosage and way of fertilization on the Clonal growth of new bamboo

本文于1996-07-30收稿,1996-09-15收到修改稿。

- 国家自然科学基金(39330050)及荷兰热带进展研究基金(W86-117)资助课题。李瑞智副教授、董鸣博士、H. 迪克隆(H. de Kroon)博士及应菊英女士提供了大量帮助,杭州大学为李睿提供深造机会,谨此致谢!

shoots in *P. pubescens*. It was shown that the mean number of bamboo shoots emerging and surviving per plot might be significantly increased up to more than three times by the fertilization, although the individual size was not significantly improved. The mean survival rates of bamboo shoots per plot were almost the same in all treatments. The bamboo may be able to selectively place more new shoots in the favourable sites than in unfavourable sites when it encountered a heterogeneous environment. On the other hand, there existed clear evidence that physiological integration occurred between new shoots developing in the poor sites and older shoots established in the good sites. Using plots of 9m × 9m, fertilization showed significant effects. Therefore, it is not necessary to use plots of 1mu (667m<sup>2</sup>) which were traditionally used. It is more profitable to fertilize patchily than evenly for increasing production.

**Key words** Clonal growth, Fertilization, Foraging behaviour, *Phyllostachys pubescens*, Physiological integration

毛竹(*Phyllostachys pubescens*)为高大的乔木状散生竹,原产我国亚热带地区,在我国分布面积达350万公顷,占全国竹林面积的70%左右,为我国最重要的经济竹类植物。虽然很多学者曾进行了一系列的施肥实验(石全太等,1987;叶诚业等,1985;洪顺山等,1986; Fu Maoyi, 1990),且结果表明,施肥能提高竹笋产量。但以往的研究对施肥增产的途径、施肥方式与施肥效率的关系、以及施肥实验的样方面积等方面,尚未深入探讨。本文应用最近提出的有关克隆植物的觅食行为(Foraging behaviour)及生理整合的耗费与收益(costs and benefits of physiological integration)等理论(Salzman *et al.*, 1985; Slade *et al.*, 1987; Stuefer *et al.*, 1994; 董鸣, 1996),对上述问题进行了研究,以期有关科研和生产提供必要的依据。

## 1 研究方法

本试验于重庆市郊的缙云山自然保护区(29°50'N, 106°26'E)内进行。气候属亚热带常绿阔叶林季风气候。有关该地区详细的气候特征、该地区毛竹林的外貌和结构等情况,可参阅 Flierroet 等(1989)和 Liu 等(1988)的文章。试验自1994年6月至1995年5月进行,试验期间没有异常的气象或严重的病虫害。试验地位于缙云山望乡台附近的一斜坡上,坡向东北,坡度约15°,海拔约500~600m。

毛竹林的竹笋产量在相邻年份间常表现出明显的波动,大年出土或存活的竹笋相应的都比小年的竹笋在个体数量上要多得多、在个体大小上要高得多、壮得多(南京林产工学院竹类研究室, 1974)。根据缙云山毛竹林竹笋产量两年1个大小年循环的波动周期,试验前预计1995年将是1个小年。

当1995年春将要出土的竹笋开始分化孕育前,于1994年6月设置了10个区组,每1区组内环境条件相对一致。在每1区组内,随机设置5个9m × 9m的样方,分别进行如下处理:C:对照(不施肥);H:整个样方均匀施肥;L:整个样方均匀施肥但剂量只有处理H的一半;I:只在样方中心的一半面积即6.35m × 6.35m内按处理H的剂量施肥;O:只在靠样方外部

的一半面积即40.5m<sup>2</sup>内按处理 H 的剂量施肥(图1)。样方间至少间隔6m 宽的缓冲区,其中靠近样方的2m 宽的范围內施予样方内同样剂量的肥料(处理 C 和 I 的缓冲区不施肥)。

处理 H 的施肥剂量如下: N(尿素), 400kg·a<sup>-1</sup>·hm<sup>-2</sup>; P(过磷酸钙), 100 kg·a<sup>-1</sup>·hm<sup>-2</sup>; K(氯化钾), 100kg·a<sup>-1</sup>·hm<sup>-2</sup>。肥料分3次均匀撒施于土表:1994年6月为30%;1994年9月为40%;1995年1月为30%。为保证肥效,施肥前清除林下灌丛及杂草,施肥后覆以一薄层表土。

试验开始时,数清每1样方的立竹数并测量每1立竹的胸径以了解立竹密度和个体大小。竹笋于1995年3月底开始出土,为了了解施肥的效果我们于1995年3月26日至5月21日连续进行了9次(每周1次)调查,直到存活的竹笋高达林冠顶部、个体大小定型为止。每次调查时测定:1)新出土的竹笋的坐标位置;2)每1竹笋的高度和基径;3)每1竹笋的活力状况:存活、死亡或被挖去食用。最后两次调查时还记录了存活竹笋的枝下高和胸径。

两因素的方差分析被用于检验不同处理间每样方的平均出笋数、活笋数及竹笋的平均个体大小差异的显著性,检验不同处理间每样方的平均立竹数和立竹的平均个体大小的差异。成对数据的 *t*-检验用于检验同一处理的每1样方内外一半面积间平均出笋数、活笋数的差异的显著性。

对施肥与未施肥的竹子之间的生理整合的耗费与收益的分析根据 Salzman *et al.* (1985)的理论框架。在此耗费指整个样方施肥与只在样方的一半面积内施肥的处理间相应的施肥部分的竹笋数量差异,收益指在样方的一半面积内施肥与整个样方不施肥的处理间未施肥部分的竹笋数量差异。

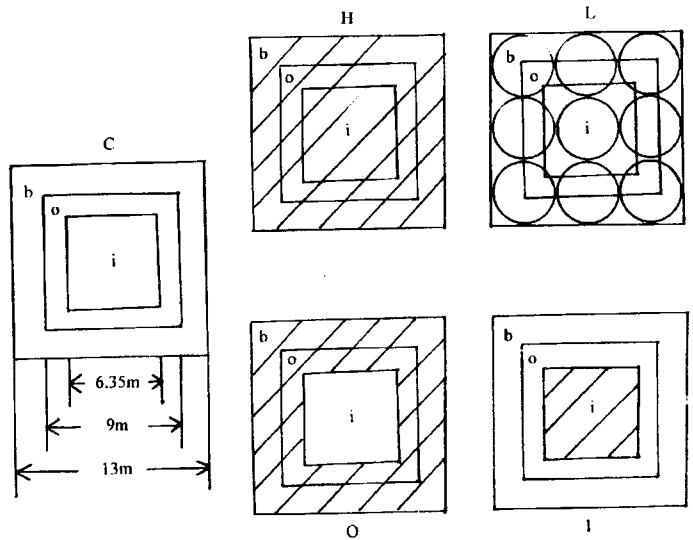


图1 每一区组内5个随机样方的试验设计

Fig. 1 The experimental design for the five random plots of each block  
空白:不施肥 斜线:高浓度施肥 圆圈:施肥剂量为斜线所示浓度的一半  
b:缓冲区 o:9m×9m 样方靠外的一半面积 i:样方中心的一半面积 C:对照 H:整个样方均匀高浓度施肥 L:整个样方均匀低浓度施肥 I:仅于样方中心一半面积内均匀高浓度施肥 O:仅于样方靠外的一半面积内均匀高浓度施肥  
Open; non-fertilization hatched; same fertilizer concentration circle; half dosage of the hatched concentration b; bufferzone o; outer half area of the plot of 9m × 9m i; inner half area C; control H; uniformly fertilized in the whole area L; uniformly fertilized in the whole area with only half dosage of the concentration in treatment I; fertilized only in the inner half area O; fertilized only in the outer half area

## 2 研究结果

### 2.1 概述

表1 1995年3月26~5月21日期间各处理所有10个样方中出笋数、活笋数、挖食竹笋数及死笋数的数量动态  
Table 1 Number dynamics of new shoots emerging, surviving, harvested and died in the 10 plots for each treatment during the period from March 26 to May 21, 1995

月.日	3.26	4.2	4.9	4.16	4.23	4.30	5.7	5.14	5.21	总计 Sum
Month, day										
对照 Control										
出笋数(E)	7	12	13	4	0	0	0	0	0	36
(%)	19.4	33.3	36.1	11.1	0	0	0	0	0	100
活笋数(S)	7	19	32	36	31	8	7	6	6	6
挖笋数(H)	0	0	0	0	0	15	1	0	0	16
死笋数(D)	0	0	0	0	5	8	0	1	0	14
处理 H Treatment H										
出笋数(E)	45	25	31	15	3	0	0	0	0	119
(%)	37.8	21.0	26.1	12.6	2.5	0	0	0	0	100
活笋数(S)	45	61	86	101	98	34	33	33	33	33
挖笋数(H)	0	8	6	0	0	41	1	0	0	56
死笋数(D)	0	1	0	0	6	23	0	0	0	30
处理 L Treatment L										
出笋数(E)	14	16	11	9	0	0	0	0	0	50
(%)	28.0	32.0	22.0	18.0	0	0	0	0	0	100
活笋数(S)	14	29	40	48	44	15	15	15	15	15
挖笋数(H)	0	1	0	1	1	18	0	0	0	21
死笋数(D)	0	0	0	0	3	11	0	0	0	14
处理 I Treatment I										
出笋数(E)	16	11	18	12	5	0	0	0	0	62
(%)	25.8	17.7	29.0	19.4	8.1	0	0	0	0	100
活笋数(S)	16	21	39	51	49	15	14	14	14	14
挖笋数(H)	0	6	0	0	3	25	0	0	0	34
死笋数(D)	0	0	0	0	4	9	1	0	0	14
处理 O Treatment O										
出笋数(E)	36	29	22	17	3	0	1	0	0	108
(%)	33.3	26.9	20.4	15.7	2.8	0	0.9	0	0	100
活笋数(S)	36	55	75	92	87	27	28	24	24	24
挖笋数(H)	0	10	2	0	0	35	0	1	0	48
死笋数(D)	0	0	0	0	8	25	0	3	0	36
总计 Sum										
出笋数(E)	118	93	95	57	11	0	1	0	0	375
(%)	31.5	24.8	25.3	15.2	2.9	0	0.3	0	0	100
活笋数(S)	118	185	272	328	309	99	97	92	92	92
挖笋数(H)	0	25	8	1	4	134	2	1	0	175
死笋数(D)	0	1	0	0	26	76	1	4	0	108

E: 出笋数 E%: 出笋百分数 S: 活笋数 H: 挖食笋数 D: 死笋数

E: Emergences E%: Percentage of emergence S: Survivals H: Harvests D: Deaths

对处理 C、H、L、I 和 O, 每样方的立竹数分别是  $24 \pm 4$ 、 $23 \pm 5$ 、 $25 \pm 6$ 、 $25 \pm 4$  和  $25 \pm 6$  株, 立竹的平均胸径分别是  $10.2 \pm 4.5$  cm、 $10.0 \pm 4.5$  cm、 $10.4 \pm 4.7$  cm、 $10.1 \pm 4.7$  cm 和  $10.3 \pm 4.6$  cm, 相互之间没有显著差异 ( $p > 0.05$ )。故各处理间母竹对竹笋生长发育的资源供给能力在处理前基本上是一样的。

竹笋于3月底开始出土, 出笋期持续约5个星期, 所有处理全部样方的出笋总数共有375株。在其生长过程中, 逐步分化为3类活力明显不同的竹笋: 到4月23日, 那些能存活的竹笋已高达  $159 \pm 87$  cm, 基径达  $10 \pm 2$  cm; 那些将被挖食的竹笋其高度只有  $15 \pm 10$  cm, 基径只有  $6 \pm 2$  cm; 而死笋的高度只有  $5 \pm 2$  cm, 基径只有  $2 \pm 1$  cm ( $p < 0.01$ )。最后, 有92株 (24.5%) 高大强壮的竹笋长入林冠、存活下来; 175株 (46.7%) 较为矮小的竹笋被挖去食用; 108株 (28.8%) 最为矮小的竹笋枯萎死去 (表1)。值得说明的是, 4月2~16日有34株被挖食的竹笋, 当时其活力及命运分化尚不明朗。

## 2.2 施肥对竹笋生产的影响

### 2.2.1 数量

处理 H 和处理 O 之间每样方的平均出笋数及活笋数十分接近, 且二者都与其它3种处理间相应的数值有着明显的差异。虽然处理 L 和处理 I 每样方的平均出笋数、活笋数与对照样方间的差异达不到统计学上的显著性, 但仍可看出施肥确实增加了每样方的竹笋数 (图2)。

### 2.2.2 个体大小

在不同的处理间, 刚出土的竹笋的平均高度和平均基径的差异性是不显著的, 而且完全长定型后的竹笋 (更确切地应称幼竹) 的平均胸径、平均高度和平均枝下高也不随处理不同而不同 (表2)。

表2 各处理新出土的竹笋第1次测量时的平均基径、平均高度及长定型后存活竹笋的平均胸径、平均高度和平均枝下高

Table 2 Mean base diameter (DB) and height ( $\pm$ SE) of newly emerging shoots measured at the first time; and mean diameter at the breast height (DBH), mean height and mean position of the first branch on the stem (HFB)

处理 Treatment	新出土竹笋 Measured on 26 March			定型活笋 Measured on 21 May	
	基径 DB(cm)	高度 Height(cm)	胸径 DBH(cm)	高度 Height(m)	枝下高 HFB(m)
C	$2.7 \pm 1.9$	$4.7 \pm 3.6$	$9.9 \pm 1.2$	$12.7 \pm 1.1$	$5.5 \pm 0.4$
H	$3.1 \pm 1.6$	$5.4 \pm 4.2$	$8.0 \pm 1.8$	$10.7 \pm 1.6$	$4.2 \pm 1.1$
L	$3.2 \pm 1.6$	$5.7 \pm 3.7$	$8.2 \pm 1.0$	$10.8 \pm 1.2$	$4.4 \pm 0.7$
I	$3.6 \pm 1.8$	$7.2 \pm 5.6$	$8.2 \pm 1.3$	$10.5 \pm 1.6$	$4.4 \pm 0.8$
O	$3.0 \pm 1.8$	$5.4 \pm 4.7$	$7.9 \pm 1.7$	$10.3 \pm 1.7$	$4.0 \pm 1.2$

所有变量值在不同处理间的差异在  $p=0.05$  的水平上都不显著; C、H、L、I 和 O 的含义见图1 All the values were not significantly different with different treatments at  $p=0.05$ . What C, H, L, I and O indicated are described in Fig. 1

### 2.2.3 出土和存活过程

第一次调查时发现的出笋数占总出笋数的百分率随处理所用的肥料剂量的增加而增加, 对处理 H、O、L、I 和 C 依次分别为 37.8%、33.3%、28.0%、25.8% 和 19.0%。而且出笋期的持续时间在施肥处理的大多数样方中为 5 个星期, 在未施肥的样方中却只有 4 个星期。

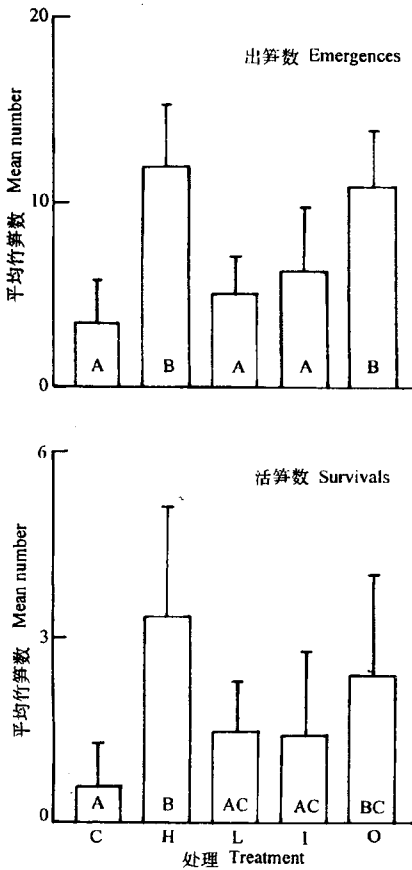


图2 各处理每样方的平均出笋数、平均活笋数 (±标准差)

Fig. 2 Mean number (±SE) of the new shoots emerging and surviving per plot under different treatments

C, H, L, I, O 代表的意义参见图1。标有相同字母的数值在  $p=0.05$  的水平上相互间的差异不显著。

What C, H, L, I and O indicated are described in Fig. 1. The values with the same letter are not significantly different from each other at  $p=0.05$ .

这表明施肥不仅促进了竹笋提前出土,还延长了出笋期(表2)。另外,处理 C、H、L、I 和 O 的竹笋存活率依次分别为 16.7%、27.7%、30.0%、22.6% 和 22.2%,但不同处理间每样方竹笋的平均存活率的差异是不显著的( $p>0.05$ )。

### 2.3 生理整合的耗费与收益

在处理 H、L 和 I 的样方内部一半面积中的平均出笋数、活笋数显著地要比外部一半面积中的多,而在处理 O 和对照 C 的样方内外部一半面积的平均出笋数却几乎是一样的。这表明样方内母竹-竹鞭系统所贮藏的养分物质通过地下茎被再分配部分地用于样方外的竹笋生产,缓冲区内 2m 宽的施肥带尚不足以消除这一资源再分配效应(图3)。处理 O 的内部一半面积的平均出笋数显著地要比对照 C 的相应的出笋数多,而外部一半面积的平均出笋数却与处理 H 的没有显著差异;对活笋数,相应的值差异不显著,但处理 O 的样方内部一半面积的平均活笋数要多于对照样方的内部一半面积的平均活笋数,如果把第 2~4 周期间部分竹笋曾为人所挖的因素考虑进去,这一差异将会更加明显。可见,至少对出笋数来说竹子的生理整合的收益是显著的而耗费却是微乎其微的(图4)。

## 3 分析与讨论

### 3.1 竹笋的生产

每样方的出笋数、活笋数可因施肥而显著增加,而竹笋(幼竹)的个体大小却几乎没有为此所改良。虽然 1995 年(小年)的竹笋产量由未施肥的每 100m<sup>2</sup> 内 4±3 株出笋数和 1±1 株活笋数提高到处理 H 的每 100m<sup>2</sup> 内 15±4 株出笋数和 4±2 株活笋数,然而与 1994 年(大年)未施肥条件下的每 100m<sup>2</sup> 内 35±11 株出笋数和 7±2 株活笋数相比,1995 年施肥后的竹笋产量仍是很低的,这可能受到了其它能造成竹林养分亏缺的因素如立竹的叶龄结构等的制约<sup>1)</sup>。可利用的资源主要集中用于增加竹笋数量而非增加个体大小,将会增加种群在生境中驻留和延续的机会。

1) 李睿等,1995:毛竹无性繁殖潜力的年际变化(待刊)。

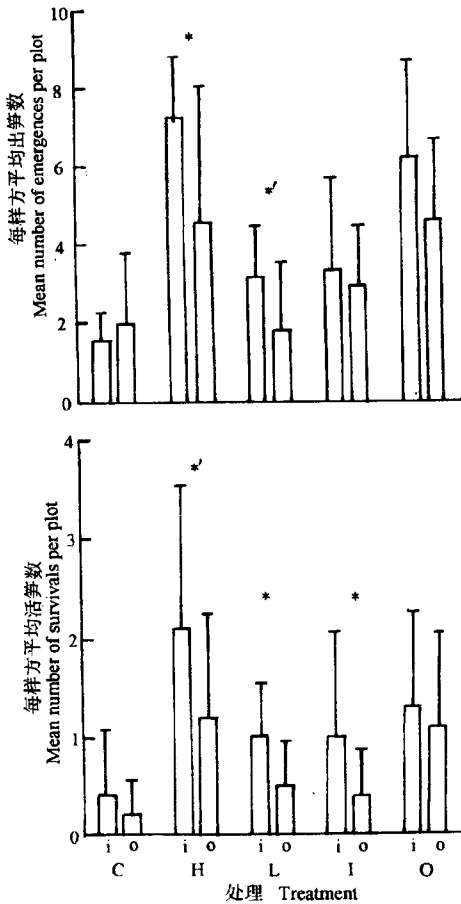


图3 各处理每样方中心和靠外的一半面积内各自的平均出笋数、平均活笋数(±标准差)

Fig. 3 Mean number (±SE) of the new shoots emerging and surviving in the outer and inner half area per plot under different treatments

C、H、L、I、O、i、o 代表的意义参见图1 What C、H、L、I、O、i and o indicated are described in Fig. 1 \* :  $p < 0.05$ ; \*' :  $p < 0.10$

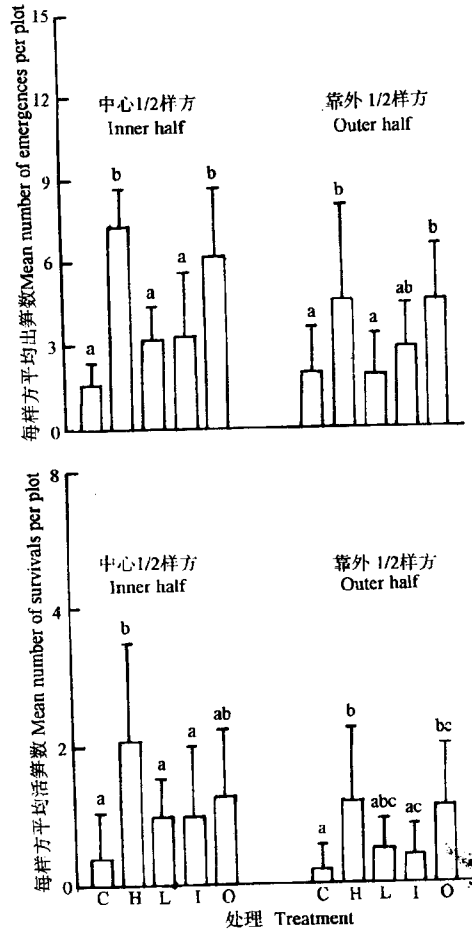


图4 各处理每样方中心或靠外的一半面积内各自的平均出笋数、平均活笋数(±标准差)

Fig. 4 Mean number (±SE) of the new shoots emerging and surviving in the outer or inner half area per plot under different treatments

C、H、L、I、O 代表的意义参见图1 标有相同字母的数值在  $p = 0.05$  的水平上相互间的差异不显著 What C、H、L、I、O indicated are described in Fig. 1. The values with the same letter are not significantly different from each other at  $p = 0.05$

各处理间的竹笋存活率都在12%左右,这与我们观察到的竹笋的存活率在不同地段上和不同年份间无明显差异的现象是一致的。显然,毛竹对种群更新的调节主要是通过控制出笋数的多少来实现的。

另一方面,毛竹竹笋能有选择地大量生长于那些养分丰富的地段,9m×9m 宽的样方已足以观察到明显的施肥效果,这比传统使用的1亩的样方面积(石全太等,1987;叶诚业等,1985;洪顺山等,1986)效率要高得多。

施肥之所以对毛竹的竹笋产量起到立竿见影的增产作用,一方面是由于它有十分庞大的根系,毛竹根的生物量可达85t·hm<sup>-2</sup>,其中64%为具有强吸收力的细根(吴炳生,

1984);另一方面是由于其吸收养分的速度相当快,据试验当于伐桩内灌注20%的硫酸铜溶液后,2~3天后即可看到与其相连的立竹的叶子枯黄凋萎,施肥后1个月竹叶的叶绿素含量即可比未施肥竹株的竹叶高88%(石全太等,1987)。

### 3.2 生理整合

在土壤养分的空间分布不均匀的情况下,养分贫乏地段上竹笋的萌发和存活可通过地下茎的联系得到养分丰富地段的立竹及其鞭根系统的资源供给。竹(笋)株之间的这种生理整合,缓解了局部不利环境的胁迫作用(Salzman *et al.*, 1985)。

毛竹生理整合的收益大于耗费,其他学者对克隆植物的研究也发现了类似的现象(Hartnett *et al.*, 1983; Salzman *et al.*, 1985; Slade *et al.*, 1987; Stuefer *et al.*, 1994)。Hartnett 等(1983)认为这样高的净收益是通过生理整合诱导提高了供给资源的植株的光合速率而形成的;Slade 等(1987)认为长于有利地段的植株只把其剩余的资源转运到不利地段供那里的植株需要;Stuefer 等(1994)则认为这是由于不同资源如水和光合产物等在不同地段间相互转运的结果。不管原因何在,在生产上,不均匀施肥如带状、点状(伐桩)施肥要比均匀施肥效率高,这样不仅少花劳力,而且可提高单位重量肥料的肥效,这与石全太等(1987)的结果是一致的。

## 参 考 文 献

- 石全太、卞尧荣,1987:竹伐桩内施化肥研究,竹子研究汇刊,6(1) 24~34。
- 叶诚业、赖小明、傅晓冯,1985:毛竹根外施肥增产效益初探,竹子研究汇刊,4(2) 55~60。
- 吴炳生,1984:毛竹林地下结构与产量初析,竹子研究汇刊,3(1) 49~58。
- 南京林产土学院竹类研究室,1974:竹林培育,农业出版社,1~201。
- 洪顺山、江业根,1986:毛竹林氮磷钾3要素肥效试验,亚林科技,(3) 21~30。
- 董鸣,1996:资源异质性生境中的植物克隆生长:觅食行为,植物学报,38:828~835。
- Fliervoet, L. M., Zhong, Z. C., Liu, Y. C., Miao, S. L., Dong, M., Werger, M. J. A., 1989: Diversity and above-ground structure of the understorey of *Phyllostachys pubescens* groves on Mount Jinyun, Sichuan, China. *Flora* 182: 203~219.
- Fu Maoyi, 1986: Fertilization trials on *Phyllostachys pubescens* stand. pp. 82~85. In: Higuchi, T. (ed.), *Bamboo production and utilization*. Proceedings of the Project Group P 5. 04, Production and Utilization of Bamboo and Related Species, XVIII IUFRO World Congress, Ljubijana 1986. Wood Research Institute, Kyoto.
- Hartnett, D. C., Bazzaz, F. A., 1983: Physiological integration among intracloonal ramets in *Solidago canadensis*, *Ecology*, 64: 779~788.
- Liu, Y. C., Fliervoet, L. M., Zhong, Z. C., Werger, M. J. A., 1988: Stand structure of giant bamboo (*Phyllostachys pubescens*) groves in Sichuan, China. In: Verboeven, J. T. A., Heil, G. W., M. J. A. Werger (eds.), *Vegetation structure in relation to carbon and nutrient economy*. SPB Academic Publishing, The Hague. pp. 37~43.
- Salzman, A. G., Parker, M. A., 1985: Neighbours ameliorate local salinity stress for a rhizomatous plant in a heterogeneous environment, *Oecologia*, 65: 273~277.
- Slade, A. J., Hutchings, M. J., 1987: The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, 75: 95~112.
- Stuefer, J. F., During, H. J., de Kroon, H., 1994: High benefits of clonal integration in two stoloniferous species, in response to heterogeneous light environments, *Journal of Ecology*, 82: 511~518.