

不同立竹密度毛竹林的笋生长及碳积累特征研究

张璇^{1,2} 官凤英^{1,2*} 周潇^{1,2} 厉振^{1,2} 傅大伟^{1,2} 黎旻恺^{1,2}

(1.国际竹藤中心 国家林业和草原局/北京市共建竹藤科学与技术重点实验室 中国北京 100102; 2.江苏宜兴竹林生态系统国家定位观测研究站宜兴 214200)

摘要:【目的】密度调控是提质增效、节约经营成本的最佳经营措施,明确立竹密度对毛竹林出笋、春笋生长及笋期碳积累的影响,为研究毛竹整个生长周期的固碳特征以及科学调控毛竹林经营提供理论依据。【方法】在江苏宜兴国有林场设置四种立竹密度毛竹林样地,分别为 D1 (1400 ± 100 株/hm²)、D2 (2000 ± 100 株/hm²)、D3 (2600 ± 100 株/hm²)、D4 (3200 ± 100 株/hm²),每个密度设置 3 个重复,共 12 块样地。于 2023 年 4 月 9 日开始每隔 3 日对各样地出笋进行全面调查,于 4 月 15 日开始每隔 6 日进行春笋取样,采用 Kaplan-Meier 生存分析法对春笋生长进行分析,运用 logistic 生长函数对不同立竹密度春笋碳积累进行拟合。【结果】①总出笋株数随立竹密度增加而降低,出笋高峰期的出笋数表现为 D1>D3>D4>D2。②出笋期内高密度毛竹林累积生存率及平均存活时间都大于低密度毛竹林,具体表现为 D4>D2>D3>D1。③出笋观测期第 9~21 天时,各密度样地均大量退笋。④春笋碳积累量表现为 D1>D4>D2>D3。【结论】立竹密度影响了毛竹林出笋数量、样地内毛竹笋生长时间和毛竹笋期碳积累,低立竹密度毛竹林(D1)具有更多的出笋数及笋期碳积累量,高立竹密度毛竹林(D4)具有更长的毛竹笋生长时间。

关键词:立竹密度; 春笋生长; 生存分析; logistic 生长函数; 碳积累

Characterization of shoot growth and carbon accumulation in moso bamboo based on different stand densities

Abstract: 【Objective】 Density control is the best management measure to improve quality and efficiency, and to save operation cost. To clarify the influence of standing bamboo density on the carbon accumulation in the shoots, spring shoots and shoot stage of moso bamboo forests, so as to provide a theoretical basis for the study of carbon sequestration characteristics of moso bamboo in the whole growth cycle as well as for the scientific control of the moso bamboo forests operation. 【Methods】 Four kinds of standing bamboo densities of moso bamboo forests were set up in Yixing State Forestry Farm in Jiangsu Province, namely, D1 (1400 ± 100 plants/hm²), D2 (2000 ± 100 plants/hm²), D3 (2600 ± 100 plants/hm²) and D4 (3200 ± 100 plants/hm²), and three replications were set up for each density, with a total of 12 sampling plots. On April 9, 2023, we conducted a comprehensive survey of shoot emergence in each plot every 3 days, and on April 15, we sampled spring shoots every 6 days. We analyzed the growth of spring shoots by Kaplan-Meier survival analysis, and fit the logistic growth function to the carbon accumulation of spring shoots with different standing bamboo densities. 【Results】 ①The total number of bamboo shoots decreased with the increase of bamboo density, and the number of bamboo shoots during the peak period was D1>D3>D4>D2. ②The cumulative survival rate and average survival time of high-density moso bamboo forests were greater than those of low-density moso bamboo forests during the period of bamboo shoots, which were D4>D2>D3>D1. ③The number of bamboo shoots in each density sample site retreated from the 9th to

基金项目:十四五国家重点研究计划项目“竹林多目标高效经营技术”(2023YFD2201203)

第一作者:张璇(zhangxuan3724@163.com),博士。*通讯作者:官凤英(guanfy@icbr.ac.cn),研究员。

the 21st day of bamboo shoots observation period. The carbon accumulation of spring bamboo shoots was $D1 > D4 > D2 > D3$. 【Conclusion】 The density of standing bamboo affected the number of bamboo shoots, the growth time of bamboo shoots in the sample plots and the carbon accumulation of bamboo shoots in the bamboo shoot period, and the low-density bamboo forest (D1) had more number of bamboo shoots and bamboo shoots carbon accumulation, while the high-density bamboo forest (D4) had a longer time of bamboo shoots growth.

Key words: bamboo density; spring shoot growth; survival analysis; logistic growth function; carbon accumulation.

毛竹(*Phyllostachys edulis*)作为我国重要的森林资源,具有重要的经济、社会和生态效益,对保障竹材供给和平衡大气二氧化碳具有重要作用。竹林碳汇研究已经逐渐演化为碳汇相关研究领域的重要分支之一。研究表明:毛竹林固碳能力强,是杉木的1.46倍、热带雨林的1.33倍,经营的毛竹林,年固碳能力可提高1.56倍(周国模等,2017)。当前研究主要集中于探讨竹林碳储量、竹林固碳能力、经营模式、竹制品碳储量、竹林增收效应等方面,主要观点包括竹林有着较高的碳储量(张蕊等,2014; Zhou et al., 2009; Du et al., 2010; Duking et al., 2011; Lobovikov et al., 2009; 2012; Nath et al., 2015)、经营模式对竹林固碳能力具有显著影响(周国模等, 2006; 施拥军等, 2013; 刘金山等, 2012; 白尚斌等, 2012)、竹林具备增加森林碳汇(陆国富等, 2012; 黄真娟等, 2013; 吕衡等, 2021)和增加农户收益(Wang et al., 2008; Liu et al., 2011; Qin et al., 2017)的双重功效等。近来,人们越来越重视森林碳封存,以经济效益最大化的毛竹林集约经营方式,正转化为以提高森林碳储量为目的更为优化的经营方式(Wang et al., 2013; Zhang et al., 2014; Nath et al., 2015)。

密度调控是提升竹林质量、提高经济效益、节约经营成本的最佳经营措施(金爱武, 2006),对竹林生产力和碳储量具有重要影响。从竹林经营增汇角度出发,密度调控对于竹林增加碳汇是必不可少的手段。毛竹生长具有其独特性,自毛竹出土高度30 cm左右的出笋期开始到抽枝展叶止,毛竹处于爆发式生长期,其高生长对后期碳素积累能力产生重要影响。毛竹笋期生长规律研究可为研究毛竹整个生长周期的固碳特征以及科学调控毛竹林经营提供理论依据。

因此,本研究以竹林增汇经营为背景,通过毛竹林密度调控,调查了不同立竹密度的毛竹林出笋及快速生长期碳积累,明确不同立竹密度毛竹在出笋期高度生长规律及碳积累动态,探索毛竹出笋期生长和碳积累机制,为揭示毛竹林出笋期固碳过程及碳动态变化提供理论基础,为竹林碳增汇经营及预估毛竹林生长提供科学依据。

1 研究区概况

试验样地设置于中国江苏省无锡市宜兴市丁蜀镇国有宜兴林场(如图1)。国有宜兴林场地处江苏省与浙江省交界处,北纬 $31^{\circ} 07' - 31^{\circ} 37'$, 东经 $119^{\circ} 31' - 120^{\circ} 03'$ 之间,占地5.1万亩,是苏南地区最大的国有林场,活立木蓄积10万 m^3 ,毛竹立竹数250万枝,森林覆盖率达97%,属北亚热带季风气候,是毛竹分布区的东北边缘地带。研究区主要经营措施包括人工择伐IV度及以上老竹、病虫害防治、伐除灌草枯死木、雪压木等,不开展施肥、垦复等集约经营措施。研究区同时还开展毛竹冬、春采挖及开放旅游观光,所有人为因素的强度均为可控。

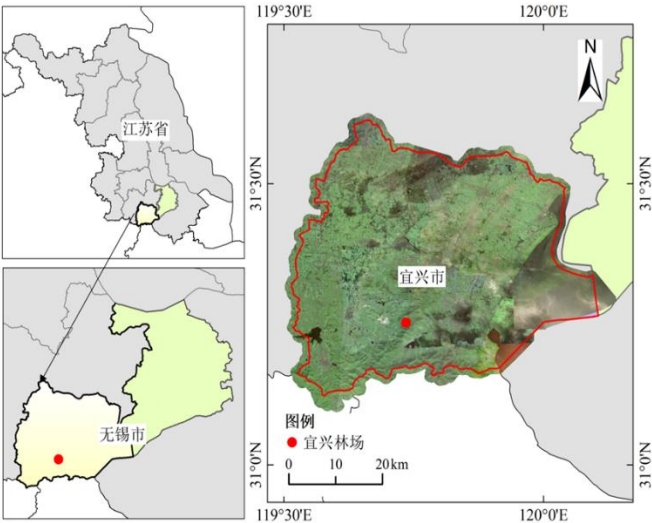


图 1 实验样地位置
Fig.1 Location of experimental plots

2 研究方法

2.1 样地设置

2023 年 1 月，在对国有宜兴市林场毛竹林全面勘查的基础上，选取立地条件相对一致的毛竹纯林，采用典型样地设置法，设置 4 种不同密度的样地，样地大小 20m×20m，密度梯度分别设置为 1400（D1）、2000（D2）、2600（D3）及 3200（D4），每种立竹密度随机设置 3 个重复，共计 12 块样地，并对样地内毛竹的胸径和年龄进行调查。样地基本情况如表 1 所示。

表 1 研究样地基本概况
Tab. 1 Basic characteristics of the three sampling plots

样地 plot	样地编号 No.	立竹密度 density	平均胸径 mean DBH	坡向 aspect	坡位 Slope po sition	海拔 elevation
D1	1	1450	10.29	东北	中坡	116
	2	1500	11.24	东北	中坡	114
	3	1325	10.96	东北	中坡	101
D2	4	1900	10.41	东北	中坡	107
	5	1950	11.31	东北	中坡	109
	6	2100	11.29	东北	中坡	111
D3	9	2675	11.25	西北	中坡	108
	10	2600	9.41	西北	中坡	115
	11	2575	10.67	西北	中坡	110
D4	20	3300	10.47	东北	中坡	120
	21	3250	10.85	东北	中坡	128
	22	3175	10.36	东北	中坡	126

2.2 研究方法

2.2.1 春笋生长调查 在各密度调控样地中，每株毛竹笋边用黄色地插标签进行标号。自 2023 年 4 月 9 日进行第一次出笋调查，至 5 月 9 日止，每隔 3 天进行一次样地内春笋全面调查，共测量 11 期，33 天，持续记录其出土时间、当期生长高度、当期地径。当毛竹笋高度小于 2 m 时，采用钢卷尺测量其高度；当毛竹笋高度超过 2 m 时，采用红外线激光测距仪“勾股测量”精确测量其高度，测量标称精度达到毫米级。

2.2.2 春笋样品采集 自4月15日起,进行第一次春笋样品取样,以后每隔6日,根据当期样本笋生长数据进行取样。取样标准为各样地内春笋标准株,即地径为4月15日高度超过30 cm的平均地径春笋。每个样地取1株,共计12株。调查期内共齐地砍倒60株春笋。4月17日和4月23日取全株笋样,4月29日及以后的笋样,均取根部及以上每一米的中间段(样品长10 cm),包括笋箨。在样地内分别称取毛竹笋鲜重、样品鲜重,及时带回实验室105℃杀青后烘干,称取干重并密封保存。

2.2.3 春笋样品全碳含量测定 将烘干后的春笋样品用粉碎机粉碎并使用密封袋保存。春笋样品的全碳含量利用德国耶拿 multi N/C 2100 型总有机碳/总氮分析仪,采用高温催化燃烧氧化消解进行测定。

2.2.4 生存分析 在本研究中,通过在每一个调查时间点上逐步考虑每株春笋的生存状态(生存或死亡),以步骤性方式计算生存率,对于每个调查时间点,生存率计算为在该时间点之前仍然存活的个体数除以当时存活的总个体数。生存率是通过对各个调查时间点的生存率进行累积乘积而得,由此形成生存曲线。

Kaplan-Meier 生存率计算过程:

假设有 n 个观察对象,每个对象都有一个生存时间 t_i ($i=1, 2, 3, \dots, n$) 和一个二元事件指示器 δ_i (0 表示出现结局, 01 表示失访, 2 表示观测期结束仍存活)。

将所有观察时间从小到大依次排序,得到排序后的观察时间序列 $t_1 \leq t_2 \leq \dots \leq t_n$ 。对于每个观察时间 t_i , 计算在该时间点之前生存下来的个体数 n_i 和在该时间点发生事件的个体数 d_i 。生存率 S_i 计算公式如下:

$$S_i = S_{i-1} \times \left(1 - \frac{d_i}{n_i}\right)$$

初始 $S_0=1$, 即全部个体存活, 然后根据每个观测点事件发生情况逐步计算。利用计算得到的生存率数据, 在各观测点绘制 Kaplan-Meier 生存曲线。

2.2.5 数据处理 使用 Microsoft Office Excel 整理春笋生长数据, 使用 SPSS 26.0 进行生存分析及 logistic 生长方程拟合。

3 结果与分析

3.1 不同密度毛竹林出笋动态

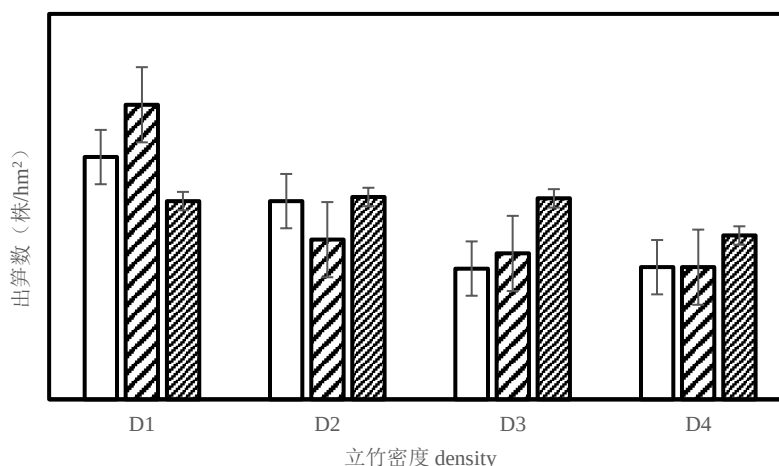


图2 不同立竹密度出笋数

Fig. 2 Number of shoots produced by different bamboo densities

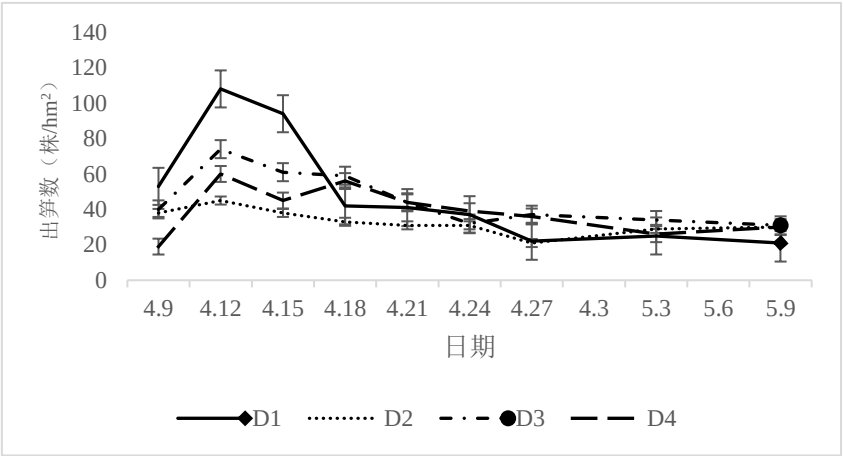


图 3 不同立竹密度出笋数随日期变化

Fig. 3 Variation of shoot number with date for different standing bamboo densities

由图 2 可知，出笋数随立竹密度增加而降低，其中，D1 的平均出笋数为 4450 株/hm²，显著高于 D3 和 D4 ($p<0.05$)。根据由图 3 可以看出，各样地均在 4 月 12 日进入出笋高峰期，并于 4 月 18 日开始缓慢下降，并保持平稳态势直至出笋调查结束。在出笋高峰期（4 月 12-18 日），出笋数 D1>D3>D4>D2。D2 出笋数在整个出笋周期保持平稳水平。

3.2 不同密度毛竹林出笋的生存分析

为保持各样地立竹密度效应，需在出笋期保留各密度对应数量的茁壮春笋，保持毛竹林立柱密度稳定。因此并不能完全跟踪各样地所有春笋观测值至笋期结束。此时，单一的成竹率及退笋率并不能科学阐释春笋生长随时间的动态变化特征，故引入生存分析，利用 Kaplan-Meier 方法对不同立竹密度的春笋生长进行分析，因人为原因剔除的春笋并不会带来曲线的下降，而是以继续水平显示。

通过 SPSS 26.0 软件进行 Kaplan-Meier 生存分析，结果表明，D1 样地共记录 556 株春笋，检剔后春笋数为 88 株，占比 15.8%，D2 样地共记录 407 株春笋，检剔后春笋数为 69 株，占比 17%，D3 样地共记录 360 株春笋，检剔后春笋数为 79 株，占比 21.9%，D4 样地共记录 311 株春笋，检剔后春笋数为 87 株，占比 28%。Logrank 检验及 Breslow 检验结果均为极显著 ($p<0.001$)。

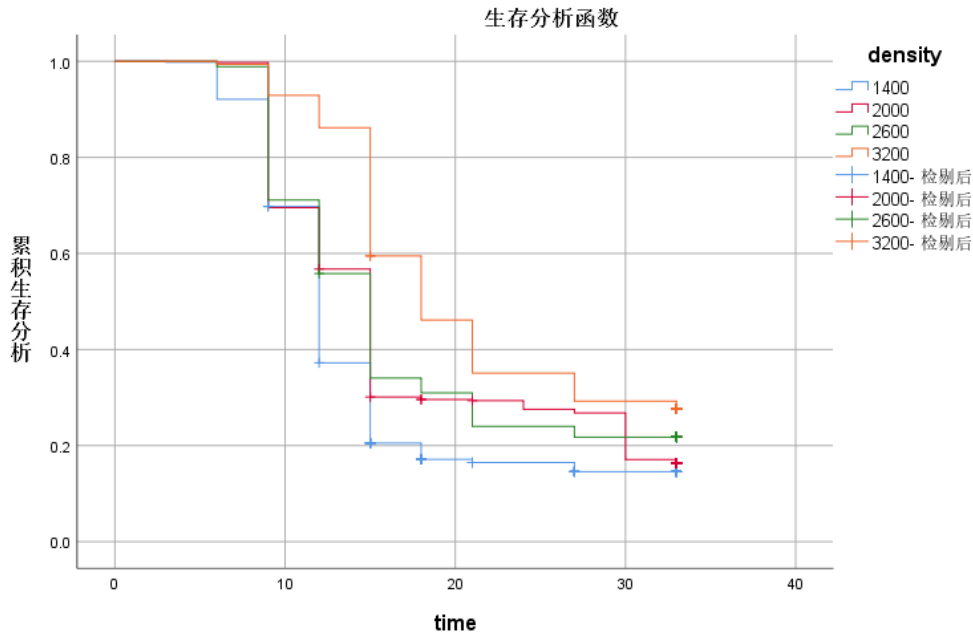


图 4 不同密度毛竹林春笋生长情况随时间变化

Fig. 4 Spring shoot growth of moso bamboo forests of different densities over time

由图 4 可知，观测期（4 月 9 日）起第 9 至 21 天，不同密度样地均出现退笋集中的情况，在这一时期，累积生存率为 $D4>D2\approx D3>D1$ ；在 21 至 30 天时，累计生存率为 $D4>D2>D3>D1$ ；在整个观测期内，D1 处理的累积生存率最低，D4 的累积生存率最高。由表 2 可知，观测期内春笋平均存活时间为 $D4>D2>D3>D1$ 。

表 2 生存分析时间的平均值和中位数

密度				
density	估算	标准误	中位数	标准误
1400	14.961	0.353	12.000	0.189
2000	17.598	0.459	15.000	0.256
2600	17.473	0.480	15.000	0.345
3200	21.385	0.480	18.000	0.697

3.3 不同密度毛竹笋生长函数

为估算毛竹笋随时间的生长变化，本研究对不同密度毛竹林标准株在笋期的碳积累量进行 logistic 生长函数拟合，该模型具体形式如下：

$$W = k/(1 + a \times e^{-b \times t})$$

W 为毛竹笋的碳积累量，k 为特定资源下毛竹笋的特征生长速率，a 为微分常数，b 为毛竹笋最大生长速率。得到结果如下表 3 所示。研究使用决定系数（R²）评判模型优劣，R²越大，表明拟合优度越好。

表 3 不同密度毛竹林春笋碳积累量的生长函数

Tab. 3 Growth functions of fresh weight, biomass and carbon accumulation of spring shoots in bamboo forests of different densities

项目	密度	logistic 生长函数方程	R ²
毛竹笋碳积累量 W	1400	y=2.152/(1+91.794*exp(-4.137*t))	0.896
	2000	y=10937041.632/(1+381906998.695*exp(-3.543*t))	0.956
	2600	y=2493111.685/(1+72492584.875*exp(-3.358*t))	0.958
	3200	y=2.744/(1+156.621*exp(-4.367*t))	0.907

由图 5 可以看出，不同立竹密度样地的出笋均在第四次取样时间（5 月 3 日）时的碳积累量开始快速上升。在取样初期，D2 的春笋碳积累量高于其他三个处理；进入取样中期，D4 春笋碳积累量高于其他处理；在取样第 5 期（5 月 9 日）时，毛竹笋碳积累量表现为 $D1>D4>D2>D3$ 。

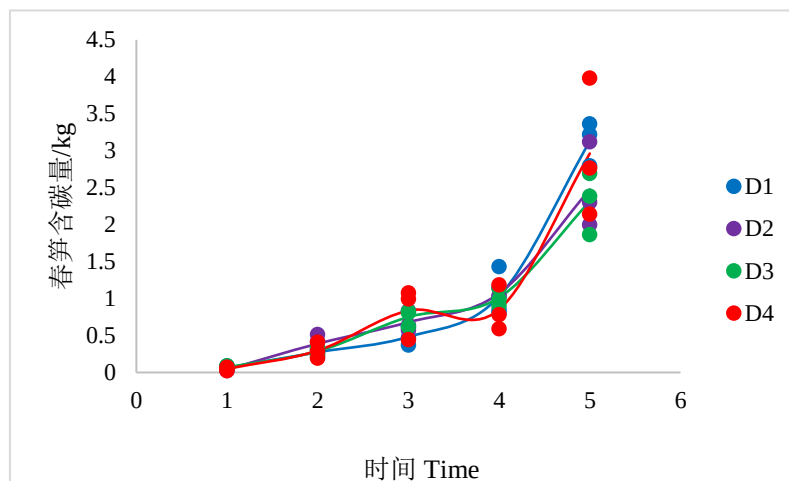


图 5 不同密度毛竹林春笋碳积累动态

Fig. 5 Dynamics of carbon accumulation in spring shoots of moso bamboo forests of different densities

4 讨论

4.1 立竹密度对毛竹林出笋的影响

学者发现,密度对毛竹林出笋具有显著影响(陈赐辉等,2016),毛竹林出笋期第10-20天的出笋量占整个笋期出笋量的80%,期间退笋数多但退笋率低,出笋前期和后期出退笋量少但退笋率高(郑郁善等,1998)。本研究结果表明,密度调控并未改变这一整体规律,各密度样地具有明显的出笋高峰期。在出笋高峰期,最低密度具有最高的出笋数,出笋数随时间变化波动较大,随着立竹密度升高,毛竹林出笋数随时间下降速度更为缓慢。这可能受林内光环境的影响,低密度毛竹林具有更强烈的光照条件,有利于产生更多的分株(罗学刚等,2001)。

4.2 立竹密度对毛竹春笋生长时间的影响

学者通常利用Kaplan-Meier生存分析法在肿瘤、外科、生物、数学等学科研究生存时间的分布规律,以及生存时间和相关因素关系。本研究借鉴以上方法,对不同立竹密度的春笋生长进行分析。结果表明,低密度处理春笋累积生存率低于高密度春笋累积生存率,这可能与毛竹林养分供给有关。研究表明,毛竹鞭根系活力随立竹密度的增大呈先增大后减小(蔡星等,2023),密度调控对毛金竹地下茎侧芽内源激素和营养成分含量均有极显著影响(杨明等,2021)。

4.3 立竹密度对毛竹春笋碳积累的影响

毛竹出笋至抽枝展叶期的生长可以分为两个阶段,第一个阶段为1~21天,该阶段毛竹生长较为缓慢,第二个阶段为第22~33天,该阶段毛竹处于爆发式生长。这可能与毛竹笋的地径与高度生长有关,在第一阶段毛竹的高度生长变化较小,因此生物量碳积累较慢,到了第二阶段,毛竹笋高度快速增加,生物量碳积累变快,生长曲线斜率快速变大。这一生长特征体现了毛竹优秀的固碳能力。

本研究未将毛竹完全抽枝展叶至新竹阶段纳入碳积累动态,后续将对此进行下一步研究。

5 结论

通过设置不同立竹密度毛竹纯林样地,调查春笋生长的地径及高度,对其进行Kaplan-Meier生存分析,利用logistic生长函数对样地春笋标准株碳积累量进行拟合。本研究得到如下结论,立竹密度影响了毛竹林出笋数量、样地内毛竹笋生长时间和毛竹笋期碳积累,低立竹密度毛竹林(D1)具有更多的出笋数及笋期碳积累量,高立竹密度毛竹林(D4)具有更长的毛竹笋生长时间。

参 考 文 献

- Du H.Q., Zhou G.M., Fan W.Y., et al. Spatial Heterogeneity and Carbon Contribution of Aboveground Biomass of Moso Bamboo by Using Geostatistical Theory[J]. *Plant Ecology*, 2010, 207(1):131-139.
- Duking, R., Gielis, J., Liese, W. Carbon flux and carbon stock in a bamboo stand and their relevance for mitigating climate change[J]. *Bamboo Science and Culture*, 2011, 24:1-7.
- Liu J., Jiang P.K., Wang H.L., et al. Seasonal soil CO₂ efflux dynamics after land use change from a natural forest to Moso bamboo plantations in subtropical China[J]. *Forest Ecology and Management*, 2011, 262(6):1131-1137.
- Lobovikov M., Lou Y.P., Schoene D., et al. The poor man's carbon sink: bamboo in climate change and poverty alleviation[R]. *Non-Wood Forest Products. Working Document (FAO)*, 2009.
- Lobovikov M., Schoene D., Lou Y.P. Bamboo in climate change and rural livelihoods[J]. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 2012, 17(3):261-276.
- Nath A.J., Das G., Das A.K. Above ground standing biomass and carbon storage in village bamboos in North East India[J]. *Biomass and Bioenergy*, 2009, 33(9): 1188-1196.
- Qin H., Chen J.H., Wu Q.F., et al. Intensive management decreases soil aggregation and changes the abundance and community compositions of arbuscular mycorrhizal fungi in Moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) forests[J]. *Forest Ecology and Management*, 2017, 400:246-255.
- Wang B., Wei W.J., Liu C.J., et al. Biomass and carbon stock in moso bamboo forests in subtropical China: characteristics and implications[J]. *Journal of Tropical Forest Science*, 2013, 25(1):137-148.
- Wang G.Y., John L.I., Dai, S.Y., et al. Achieving sustainable rural development in Southern China: The contribution of bamboo forestry[J]. *International Journal of Sustainable Development and World Ecology*, 2008, 15(5):484-495.
- Zhang H., Zhuang S., Sun B., et al. Estimation of biomass and carbon storage of moso bamboo (*Phyllostachys pubescens* Mazel ex Houz.) in southern China using a diameter-age bivariate distribution model[J]. *Forestry An International Journal of Forest Research*, 2014, 87(5):674-668.
- Zhou G.M., Jiang P.K., Mo L.F. Bamboo: a possible approach to the control of global warming[J]. *International Journal of Nonlinear Sciences and Numerical Simulation*, 2009, 10(4):547-550.
- 白尚斌, 周国模, 王懿祥, 等. 天目山国家级自然保护区毛竹扩散过程的林分结构变化研究[J]. *西部林业科学*, 2012, 41(1):77-82.
- 蔡星, 吴君, 李秉钧, 等. 长周期母竹留养模式下笋用毛竹的立竹密度对竹鞭特征及根系活力的影响[J]. *福建农林大学学报(自然科学版)*. 2023, 52(4):500-504.
- 陈赐辉, 赖玉玲, 阳纯, 等. 密度对毛竹生长的影响[J]. *湖北林业科技*, 2016, 45(6):10-14.
- 黄真娟, 江洪. 安吉毛竹春秋两季光合特性及碳同化量[J]. *福建林业科技*, 2014, 41(4):1-6.
- 刘金山, 张万耕, 杨传金, 等. 森林碳库及碳汇监测概述[J]. *中南林业调查规划*, 2012, 31(1):61-65.
- 陆国富, 杜华强, 周国模, 等. 毛竹笋快速生长过程中冠层参数动态及其与光合有效辐射的关系[J]. *浙江农林大学学报*, 2012, 29(6):844-850.
- 罗学刚, 董鸣. 蛇莓克隆构型对光照强度的可塑性反应[J]. *植物生态学报*, 2001, 25(4):494-497.
- 吕衡, 张健, 杨阳阳, 等. 竹林生态系统碳汇的组分、固定机制及研究方向[J]. *竹子学报*, 2021, 40(3):90-94.
- 施拥军, 刘恩斌, 周国模, 等. 基于随机过程的毛竹笋期生长模型构建及应用[J]. *林业科学*, 2013, 49(9):89-93.
- 杨明, 孟勇, 彭凌云等. 立竹密度调控对毛竹地下茎内源激素和营养成分的影响[J]. *湖南林业科技*, 2021(04).
- 张蕊, 申贵仓, 张旭东, 等. 四川长宁毛竹林碳储量与碳汇能力估测[J]. *生态学报*, 2014, 34(13):3592-3601.
- 郑郁善, 洪伟, 邱尔发. 毛竹出笋退笋规律的研究[J]. *林业科学*, 1998, 34(Z1).
- 周国模, 施拥军. 竹林碳汇项目开发与实践[M]. 中国林业出版社, 2017:22.
- 周国模, 吴家森, 姜培坤. 不同管理模式对毛竹林碳贮量的影响[J]. *北京林业大学学报*, 2006, 28(6):51-55.