

竹子扩张生态学研究: 过程、后效与机制

杨清培 杨光耀* 宋庆妮 施建敏 欧阳明 祁红艳 方向民

江西农业大学江西省竹子种质资源与利用重点实验室, 南昌 330045

摘要 竹子是竹亚科植物的总称, 在人类文化与经济活动中扮演着重要角色, 然而竹子也会向其邻近的生态系统不断入侵扩张, 引发一系列生态环境问题。该综述试图从竹子扩张过程、扩张后效、扩张机制等方面, 总结竹子扩张生态学方面取得的研究进展, 以为生态系统保护提供参考。综述认为: (1)竹子扩张过程主要包括地下渗透、地上成竹、竞争排斥和优势维持4个阶段; (2)竹子扩张不同程度地会影响邻近生态系统的群落组成与结构、生物多样性、土壤性质、生态过程与功能, 并造成生态景观的破坏; (3)竹子扩张既与其生长快速、繁殖力强、形态多样、集团协同等内禀优势有关, 也与邻近生态系统可入侵性有关; 竹子可通过遮光、机械损伤、凋落物抑制、养分竞争与化感作用等直接或间接的竞争方式排斥其他植物, 且自然或人类干扰有利于竹子扩张。因此, 竹子扩张机制符合“内禀优势-资源机遇-干扰促进”的生物入侵假说。建议在未来环境变化背景下, 加强竹子对环境变化的响应与适应、竹林-阔(针)叶林界面特征、竹子扩张过程与格局、扩张生态效应评价、竹子扩张防控与合理利用等领域的研究。

关键词 竹子扩张, 过程与机制, 生态效应, 竹林-阔(针)叶林界面, 本土植物入侵, 全球变化

引用格式: 杨清培, 杨光耀, 宋庆妮, 施建敏, 欧阳明, 祁红艳, 方向民 (2015). 竹子扩张生态学研究: 过程、后效与机制. 植物生态学报, 39, 110–124. doi: 10.17521/cjpe.2015.0012

Ecological studies on bamboo expansion: process, consequence and mechanism

YANG Qing-Pei, YANG Guang-Yao*, SONG Qing-Ni, SHI Jian-Min, OUYANG Ming, QI Hong-Yan, and FANG Xiang-Min

Jiangxi Provincial Key Laboratory for Bamboo Germplasm Resources and Utilization, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China

Abstract

Bamboos (Poaceae: Bambusoideae) have posed a serious threat to native ecosystems, though they play an important role socially and economically. Here we review recent research progresses on bamboo expansion with emphasis on process, consequence and mechanism. Based on the review it is considered that (1) the bamboo expansion process can be divided into four stages including underground extension, aboveground sprouting, exclusive competition, and absolute dominance; (2) Bamboo expansion will likely lead to drastic shifts in community structure and composition, biodiversity, soil properties (physical, chemical and microbial), ecological processes and functions, and local landscape; and (3) bamboos, with many inherent superiorities of rapid growth, clonal reproduction, phenotypic plasticity and collaboration, could gradually invade into adjacent communities especially derived forests, by means of shading, physical damage, litterfall, nutrient competition and allelopathy. Disturbances to neighboring communities are likely to facilitate bamboo expansion. Therefore, bamboo expansion is a typical example of local biological invasion brought about by interactions among inherent superiority, resource opportunity and disturbance by human or nature (wind, snow-ice, etc.). At a time of rapid global changes, we are confronted with new challenges from biological invasion. We recommend that priorities for future studies should be directed at understanding the responses and adaptations of bamboo to global environmental changes, bamboo-broadleaved/coniferous forest interface characteristics, bamboo expansion process and pattern, ecological risk evaluation, management and control strategies of bamboo expansion, and proper utilization of bamboo resources. This overview suggests that more attentions should be paid to native invasive species aside from alien species.

Key words bamboo expansion, process and mechanism, ecological effect, bamboo-broadleaved (coniferous) forest interface, native species invasion, global change

Citation: Yang QP, Yang GY, Song QN, Shi JM, Ouyang M, Qi HY, Fang XM (2015). Ecological studies on bamboo expansion: process, consequence and mechanism. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 110–124. doi: 10.17521/cjpe.2015.0012

竹子是禾本科竹亚科植物的总称。竹子在全世界约有70多属1200多种(Kleinhenz & Midmore, 2001), 是一类特殊的森林资源。从热带、亚热带到温带, 从冲积平原到高山之巅, 到处都有竹子的身影(Larpkern *et al.*, 2011)。从食品、建材、纤维、艺术到现代化工, 到处都有竹子的贡献, 因此, 它在人类文化与经济活动中扮演着十分重要的角色(Shanmughavel & Francis, 1997; Ruiz-Pérez *et al.*, 2001)。

然而, 竹子也是一类入侵性较强的植物(Lima *et al.*, 2012)。近年发现, 竹子会不断地向邻近群落(尤其是受损群落)入侵, 竹林面积呈现不断扩张的趋势, 给邻近的生态系统及生物资源构成了巨大的威胁。群落结构破坏(Okutomi *et al.*, 1996)、生物多样性丧失(白尚斌等, 2013a)、自然更新困难(Larpkern *et al.*, 2009, 2011)、群落演替停滞(Griscom & Ashton, 2006)等问题在亚太及南美常有发生。然而, 当谈及生物入侵时, 人们想到的却是外来生物入侵(Carey *et al.*, 2012), 因为某些外来植物给生态环境或社会经济造成了严重影响(Pimentel *et al.*, 2005; 刘婷婷等, 2010)。或因是常见的本地植物, 或因其较高的经济价值, 人们对竹子扩张却司空见惯, 甚至心有所愿。

所幸的是, 随着人类生态意识的觉醒, 近年来竹子扩张问题开始受到关注。本文收集了国内外相关文献, 总结了竹子扩张领域的研究进展, 重点分析了竹子扩张过程、扩张效应和扩张机制问题, 最后, 对竹子扩张生态学研究提出了一些建议, 以期今后竹子扩张机制及防控技术等相关研究提供借鉴和参考。

1 竹子类型与竹子扩张

1.1 竹子类型与分布

竹子由地下茎、秆、枝、叶等营养器官和花、果等生殖器官构成。有些竹子年年开花或间隔几年开花, 有些竹子几十年(或几百年)才开一次花, 花后集体死亡(Janzen, 1976), 故地下茎是竹子分类的重要器官。根据地下茎形态特征可将竹子分为3种类型: (1)散生竹, 如刚竹属(*Phyllostachys*)、酸竹属

(*Acidosasa*); (2)丛生竹, 如*Guadua*属和箬竹属(*Bambusa*); (3)混生竹, 如赤竹属(*Sasa*)和箬竹属(*Indocalamus*) (Shanmughavel & Francis, 1997)。竹子具有多种生活型: (1)有的高大呈乔木状, 如毛竹(*Phyllostachys heterocyclus* ‘*Pubescens*’), 高10–20 m, 直径10–20 cm; 歪脚龙竹(别名: 巨龙竹) (*Dendrocalamus sinicus*)高30 m, 直径达30 cm, 为世界上已知最粗大的巨型丛生竹种(易同培等, 2008); (2)有的矮小呈灌木状, 如*Sasa kurilensis* (Tripathi *et al.*, 2006a, 2006b)、*Chusquea tenuiflora* (Veblen, 1982)秆高不足2 m、华西箭竹(*Fargesia nitida*) (Tao *et al.*, 2008)秆高2–5 m; (3)有的呈藤状, 如*Dinochloa*属秆高10–30 m, 直径只有1–3 cm; 梨藤竹属(*Melocalamus*)秆高达20–40 m, 直径3–5 cm (易同培等, 2008)。

全世界竹林面积约2200万hm², 分为3大地理分布区, 即亚太竹区、美洲竹区和非洲竹区(窦营和余学军, 2008)(图1)。亚太竹区主要包括中国、东南亚、南亚及太平洋诸岛, 是世界上最大的竹区, 竹子有50多属900多种, 既有丛生竹, 又有散生竹; 美洲竹区主要包括美国东南及拉美各国, 共有18个属270多种竹子, 除*Arundinaria*属为散生型外, 其余17属均为丛生型。非洲竹区主要是几内亚湾沿岸国家、苏丹及马达加斯加, 竹子资源相对贫乏。欧洲没有天然分布的竹种。近百年来, 欧洲国家和美国、加拿大等国从亚洲、非洲和拉丁美洲引种了大量的竹种, 竹林面积呈增加趋势(Jiang, 2007)。

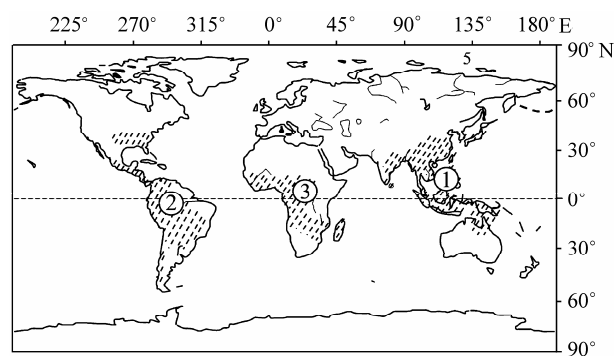


图1 世界竹子分布示意。①亚太区; ②美洲区; ③非洲区。
Fig. 1 Illustration of bamboo distribution around the world. ① Asia-Pacific region; ② American region; ③ African region.

1.2 竹子扩张现状

近年遥感监测或森林调查发现, 不论是亚太还是南美, 都不同程度地发生了竹子扩张, 即竹子向邻近的群落逐渐蔓延, 并排斥其他植物, 最后成为群落冠层(Okutomi *et al.*, 1996; Griscom & Ashton, 2003)、下木层或灌木层优势种(Taylor & Qin, 1988; Abe *et al.*, 2002), 本文称之为竹子扩张(图2)。

我国素有“竹子王国”之称, 不仅竹子种类最多, 有48属约500种, 而且竹林资源面积最大。2003年达到 $4.99 \times 10^6 \text{ hm}^2$ (Chen *et al.*, 2009)。近年各地竹林扩张迅速, 如浙江天目山自然保护区, 1985–2003年仅毛竹林总面积就增加了近34倍, 平均年增长 4.47 hm^2 (丁丽霞等, 2006), 又如河南鸡公山自然保护区, 仅1994–2007年毛竹林总面积就增加了 63.83 hm^2 (杨怀等, 2010), 竹林扩张现象在云南(施济普等, 2001)、四川(黄茹等, 2009)、江西(杨清培等, 2011)、江苏(史纪明等, 2013)、台湾(Lin *et al.*, 2013)等地也都有报道。

在日本, 竹子扩张也十分严重, 从东部到西部,

多地毛竹林面积平均年增长速率达2.0% (Suzuki & Nakagoshi, 2008), 经济发达的东京地区竹子扩张速度更快, 年平均增幅9.6%, 水平扩张距离达 $2.1 \text{ m}\cdot\text{a}^{-1}$ (Isagi & Torii, 1998)。除了低海拔地区外, 高海拔地区竹子也在扩张。近32年来, *Sasa kurilensis*向雪线草甸扩张了47.5%, 水平扩张距离达12.5 m, 东南坡扩张速度更甚(Kudo *et al.*, 2011)。

南美竹子扩张也不容忽视, 仅在1962–2000年, 亚马逊地区 $40\,000 \text{ hm}^2$ 研究范围内, 就有 $2\,000 \text{ hm}^2$ 森林受到竹子扩张的危害。竹子扩张已成为亚马逊地区森林生态系统的重要威胁因素(Lima *et al.*, 2012)。

1.3 竹子扩张过程

综合文献分析, 竹子扩张过程可以划分为: 地下渗透、地上成竹、竞争排斥和优势维持4个阶段(图3)。

1.3.1 地下渗透阶段

散生竹和混生竹地下茎(竹鞭)、丛生竹的秆柄横向生长, 从竹林边缘向邻近生态系统地下渗透,

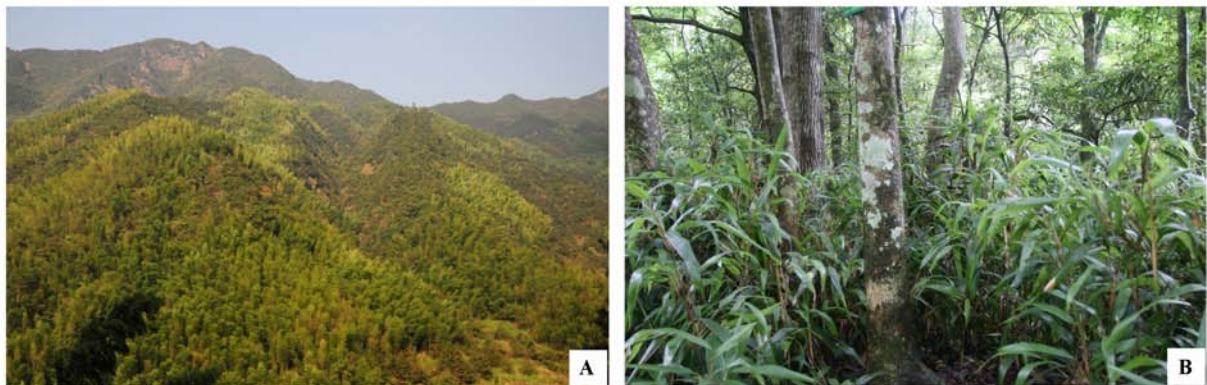


图2 竹子扩张。A, 毛竹向邻近次生林扩张。B, 箬竹在阔叶林下扩张。

Fig. 2 Bamboo expansion. A, Expansion of *Phyllostachys heterocycla* 'Pubescens' into an adjacent secondary forest. B, Expansion of *Indocalamus tessellatus* in the understory of broadleaved forest.

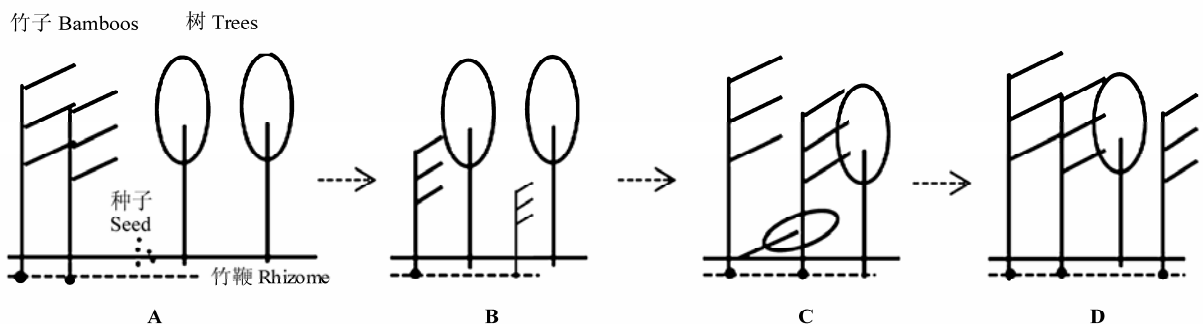


图3 竹子向邻近群落扩张的4个阶段。A, 地下渗透; B, 地上成竹; C, 竞争排斥; D, 优势维持。

Fig. 3 Four stages of bamboo expansion into adjacent ecosystem. A, Underground extension; B, Aboveground sprouting; C, Exclusive competition; D, Dominance maintaining.

但鞭龄较小或资源条件不足, 暂未产生新竹(Okutomi *et al.*, 1996), 或者某些竹子(主要是丛生竹)在开花结实后, 种子扩散到邻近生态系统, 但暂未萌发或未形成新竹(Griscom & Ashton, 2003; Kudo *et al.*, 2011)。

1.3.2 地上成竹阶段

从延伸渗透进去的竹鞭长出少量新竹(Okutomi *et al.*, 1996), 或种子萌发成幼苗, 但对受侵生态系统的群落结构、物种组成影响不大(Griscom & Ashton, 2003)。

1.3.3 竞争排斥阶段

入侵竹子数量越来越多, 或个体越来越高, 此时受侵生态系统中其他植物死亡数量增加, 并逐渐退出群落, 竹子在群落冠层、下木层或灌木层取得优势(Okutomi *et al.*, 1996; Wang *et al.*, 2012a, 2012b)。

1.3.4 优势维持阶段

竹子在受侵生态系统中成为优势种后, 继续通过各种竞争方式妨碍树种更新, 抑制群落演替, 直到开花结实死亡(Okutomi *et al.*, 1996; Griscom & Ashton, 2003, 2006; Kudo *et al.*, 2011), 甚至在开花后, 有些竹子种子还会快速萌发长成新竹, 继续维持其优势地位(Griscom & Ashton, 2006; de Carvalho *et al.*, 2013)。

2 竹子扩张的生态效应

不可否认, 竹子在林业生产、生态恢复和传统美学中有一定的意义(Zhou *et al.*, 2005), 但竹子扩张引发的一系列生态环境问题, 引起了社会的广泛关注(白尚斌等, 2013a)。认识与评价竹子扩张的生态效应, 是制定竹子(尤其是自然保护区竹林)管理政策的重要依据。近年对竹子扩张生态效应主要从群落组成结构、生物多样性、土壤理化性质、生态系统功能与过程、生态景观等方面进行了初步评价(图4)。

2.1 改变群落结构与组成

竹子扩张影响了邻近群落结构与物种组成, 尤其是高大竹种扩张效应更为明显。如毛竹向次生阔叶林成功扩张后, 竹子在乔木层占绝对优势, 只有部分高过竹子或少量适应性较强的树种保留下来, 下木层发育不良, 基本没有树木出现(Okutomi *et al.*, 1996; Touyama *et al.*, 1998)。一些中小竹子扩张

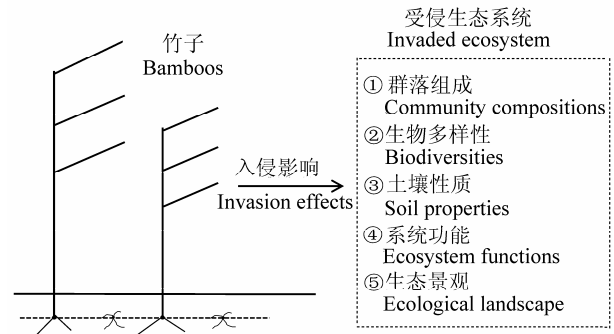


图4 竹子扩张对邻近生态系统造成5个方面的影响。

Fig. 4 Five aspects of effects on adjacent ecosystems by bamboo expansion.

后, 林下苔藓植物的数量明显减少, 导致林下地被层缺失(Wang *et al.*, 2012)。*Guadua weberbaueri*扩张后, 树木密度由616株·hm⁻²降至83.3株·hm⁻², 基断面积由37.9 m²·hm⁻²降至4.8 m²·hm⁻² (Griscom & Ashton, 2003, 2006)。在群落结构变化的同时, 物种组成也发生了变化(Lima *et al.*, 2012), 阳性植物明显减少。另外, 竹子扩张会影响受侵群落中其他植物的空间分布格局(黄茹等, 2009)。

2.2 降低动植物生物多样性

竹林扩张严重影响了植物群落多样性。白尚斌等(2013a)通过7年毛竹扩张定位观测发现, 除草本多样性增加外, 受侵群落乔木层和灌木层的物种丰富度、Simpson指数和Pielou均匀度指数显著降低($p < 0.05$)。另一些学者发现, 中小竹子扩张会导致林下灌木与草本植物多样性也明显下降(Taylor *et al.*, 2004; Tao *et al.*, 2012)。值得注意的是, 竹子扩张加剧了某些珍稀植物的濒危程度(Zhang & Cao, 1995; 俞志雄等, 1999)。去除竹子可恢复生物多样性的试验结果也验证了竹子扩张对植物多样性的影响(Larperkern *et al.*, 2011; 白尚斌等, 2013a)。

竹子扩张还降低了动物多样性。如天目山常绿阔叶林转变成毛竹林后, 鸟类种类和个体数量分别减少了85.7%和83.3% (杨淑贞等, 2008), 食物减少被认为是鸟类减少的直接原因(杨淑贞等, 2008)。Touyama等(1998)还发现, 竹子扩张不但降低了地表蚂蚁多样性, 也改变了蚂蚁功能类群。然而这研究仅局限于林分尺度, 如何从景观尺度上评价竹子扩张(竹林面积、立竹数量及格局)对生物多样性的影响, 还有待于进一步研究。

2.3 影响土壤理化性质与微生物组成

竹子扩张会改变受侵生态系统土壤物理性质, 如导致土壤容重下降, 含水率和孔隙度增加(Tao *et al.*, 2012), 也会影响到土壤化学性质, 如pH值降低(Umemura & Takenaka, 2014), 土壤有机质(薛敬意等, 2002)、全P或有效P(薛敬意等, 2002; 齐泽民和王开运, 2007; 吴家森等, 2008)、有效K(薛敬意等, 2002; 吴家森等, 2008)等养分含量下降。同时, 竹子扩张还影响了土壤养分转化过程, 如常绿阔叶林转换成竹阔混交林或毛竹林后, N素硝化作用和总矿化作用明显减弱(Yan *et al.*, 2008; 宋庆妮等, 2013a)。

Tripathi等(2006b)发现从受侵的岳桦(*Betula ermanii*)林中移除竹子*Sasa kurilensis*可增加土壤微生物生物量碳、生物量氮。王奇赞等(2009)认为毛竹扩张对土壤细菌结构及多样性影响不大; 而Lin等(2013)发现毛竹扩张还增加了日本柳杉(*Cryptomeria japonica*)人工林土壤的微生物数量。可见, 不同竹种扩张对不同林分微生物的影响存在较大的差异, 可能与竹子对养分的利用与归还密切相关(Tripathi *et al.*, 2006a; 刘骏等, 2013a, 2013b), 因此, 竹子扩张对土壤微生物的影响需要进一步研究。

2.4 减弱生态系统功能与抑制群落更新

竹子扩张还影响森林生态系统的水土保持、生物量与碳储量等生态功能。如日本西南部的森林在受竹林扩张而荒废后, 其水土保持功能下降, 增加了山体滑坡的概率(Dura & Hiura, 2006)。竹子扩张还会导致群落生物量下降(施济普等, 2001), 如*Guadua weberbaueri*和*G. sarcocarpa*扩张造成森林地上生物量下降超过40.0% (de Carvalho *et al.*, 2013)。竹子扩张还会改变森林碳水循环过程(Komatsu *et al.*, 2012)。如毛竹向亚热带常绿阔叶林生态系统扩张, 虽然植被年固碳量提高了14.18%, 但总碳储量减少了15.37%, 其中植被碳储量减少了12.01%, 土壤碳储量减少了17.30% (杨清培等, 2011)。

另外, 竹子扩张会妨碍森林自然更新和群落正常演替。因为扩张到邻近群落的竹子不但影响树木幼苗(树)的生存生长(Taylor & Qin, 1988; Kubota & Hara, 1996; Griscom & Ashton, 2003), 而且影响到大树的生长(Wang *et al.*, 2012), 所以竹子起到了生

态筛(ecological filter)的作用(Itô & Hino, 2007), 控制着森林结构与发展动态(Tao *et al.*, 2012)。

2.5 改变森林景观

竹子扩张极大地影响了当地生态景观。如仅在日本东京2 135 hm²范围内, 从1951–1985年竹林从16.0 hm²增加至304.0 hm², 竹林数量从24个增加到174个(Suzuki & Nakagoshi, 2008)。1961–1974年分别有28.8 hm²和6.38 hm²落叶阔叶林和灌木林转变成毛竹林, 1974–1987年又分别有17.8 hm²落叶阔叶林、2.9 hm²灌木林和10.7 hm²荒地转变成毛竹林, 致使当地生态景观发生了较大的变化(Okutomi *et al.*, 1996)。

当然, 竹子扩张对邻近生态系统的影响是多方面的, 其影响程度与扩张时间、扩张强度有关, 如亚高山华西箭竹密度小于10株·m⁻²时, 林下生物多样性与林木更新就不会受影响(Wang *et al.*, 2012), 而且也不是所有的植物都受影响(Wang *et al.*, 2012; Tao *et al.*, 2012)。竹子扩张时间、扩张强度对哪些植物或生态系统有哪些影响, 还有待进一步研究。

3 竹子扩张的潜在机制

竹子能向邻近的生态系统扩张, 既与自身生物学属性(即内禀优势)有关, 也受邻近生态系统中生物和非生物因素(群落可入侵性)的影响(Suzuki & Nakagoshi, 2008)。深入研究扩张机制对竹子扩张的早期预测、提前防控以及受侵生态系统的恢复与管理均具有重要的指导意义。

3.1 竹子扩张的内禀优势

3.1.1 生长快速

与一般树种相比, 竹子具有许多优势。首先, 竹秆、枝和鞭上有许多节与节间, 生长时每个节间都有居间分生组织, 多个居间分生组织能同时进行细胞分裂和生长(而树木主干只有1个顶端分生组织), 所以竹子生长十分迅速(Kleinhenz & Midmore, 2001)。如毛竹可在2–3个月内完成10–20 m的茎秆高生长, 生长高峰期可达1.0–2.0 m·d⁻¹。高生长结束, 竹枝渐次伸展, 随后长叶。一个冠幅为3.0 m、体积为70.0 m³的浓密树冠, 可在1–2个月内形成。尽管*Guadua weberbaueri*不及毛竹生长快, 但其高生长速度也有9–30 cm·d⁻¹ (Torezan & Silveira, 2000), 其他树种难以与之媲美(Griscom & Ashton, 2006)。因此, 快速高生长与树冠形成, 有利于竹子在地上光

资源竞争中取得优势。同时, 竹子地下茎的水平生长也很迅速, 如毛竹鞭横向生长速度一般达 $4\text{--}5\text{ m}\cdot\text{a}^{-1}$ (廖光庐, 1984), *Arundinaria gigantea*竹鞭横向生长速度平均为 $1.5\text{ m}\cdot\text{a}^{-1}$, 最大时可达 $4.68\text{ m}\cdot\text{a}^{-1}$ (Gagnon *et al.*, 2007), *Sasa kurilensis*为 $0.39\text{ m}\cdot\text{a}^{-1}$ (Kudo *et al.*, 2011), 而且竹鞭上生长大量的不定根(鞭根), 这有利于竹子形成对地下空间与养分、水分的竞争优势(周本智和傅懋毅, 2004)。

3.1.2 繁殖力强

竹子繁殖能力极强。许多竹子的地下茎不但是养分、水分的储藏器官和运输器官, 而且是竹子的繁殖器官。鞭育笋、笋成竹、竹养鞭, 如此循环, 繁殖速度惊人(Kleinhenz & Midmore, 2001), 如毛竹每年可生新竹 $2\ 000\text{--}3\ 000\text{株}\cdot\text{hm}^{-2}$ (Li *et al.*, 2000); 千岛箬竹(*Sasa kurilensis*) 2年内竹秆密度可增加 $30\%\text{--}150\%$ (Kudo *et al.*, 2011), *Arundinaria gigantea*增长速率可达 $20\%\text{--}50\%$ (Gagnon *et al.*, 2007)。一些丛生竹不但能产生大量种子, 而且种子休眠期较短, 能迅速成林(Montti *et al.*, 2011)。另外, 有些竹子(如*Chusquea ramosissima*)可以同时进行营养繁殖与种子繁殖(Montti *et al.*, 2011), 形成强大的繁殖体压力(propagule pressure), 向邻近群落不间断输入大量新竹个体(Lockwood *et al.*, 2005)。这样, 竹子一旦侵入邻近的生态系统, 就能在较短的时间内迅速占领空间(Lima *et al.*, 2012), 对林下其他植物施加持续影响(Montti *et al.*, 2011)。

3.1.3 表型多变

竹子不但种类多、差异大, 而且同一竹种在形态、生理与生态方面都表现出较强的可塑性, 从而提高了竹子的适应性。在阴蔽的条件下, 多种竹子的叶片会变薄、变宽、比叶面积(special leaf area, SLA)增大, 叶绿素、N含量较高(Lei & Koike, 1998; Yang *et al.*, 2014), 暗呼吸速度降低, 光合作用饱和点降低或不变(Lei & Koike, 1998), 但光合速率仍能维持在较高水平。Montti等(2014)发现*Chusquea ramosissima*的叶面积、比叶面积与总生物量的可塑性指数较大, 分别为0.91、0.23和0.88。同时, 一些竹子的分枝夹角增大(Wang *et al.*, 2006)、竹秆伸长(Gagnon *et al.*, 2007), 即枝、秆等器官都表现出较强的可塑性。这些可塑性增强了竹子对光资源的竞争优势(Gagnon *et al.*, 2007)。

另外, 竹子细根也表现出较大的可塑性, 如毛

竹在与阔叶树竞争的过程中, 其比根长(special root length, SRL)显著增加, 生长速率和周转率均高于阔叶树(刘骏等, 2013a), 说明竹子对土壤养分资源的获取也具有较大的可塑性。这些可塑性增加了竹子的生态幅、耐受性与竞争力(Yang *et al.*, 2014)。

3.1.4 集团协同

竹子完全不同于普通木本植物, 它是一种典型的克隆植物。竹子分株间具有明显的生理整合作用与克隆分工现象(Li *et al.*, 2000; Saitoh *et al.*, 2002, 2006), 这不但提高了竹子对恶劣环境的适应能力, 而且也易形成一种集团竞争力。如毛竹通过竹鞭连续分枝生长, 可形成一个庞大鞭系(廖光庐, 1988; 陈建华等, 1999), 鞭又不断地孕笋成竹, 可谓“独竹成林”(廖光庐, 1988), 这样, 竹子与树木间的竞争其实是“协同团队”对“离散个体”的非对称性竞争。竹子在数量上、策略上占明显优势。而且, 竹子生理整合还很巧妙, 它存在一个“开关(cut off point)”, 当在克隆协同体的一些竹子单株受到高强度胁迫时(如动物过度啃食), 其他单株就停止(或减少)向这些单株提供资源, 即生理整合停止(或减弱), 避免资源浪费, 以此保证整体竞争力(Wang *et al.*, 2006)。

当然, 常绿、长寿等叶片特性也有利于竹子扩张。常绿, 可保证竹子充分利用“物候空缺(phenological gaps)”, 在其他树木落叶期间, 竹子不但能占领空间资源, 遮蔽其他植物, 而且能进行光合作用(Lei & Koike, 1998)。叶片长寿, 可保证长期、连续的光合作用(Lei & Koike, 1998)。另外, 竹子生态位宽且对木本植物重叠度较大, 展现出较明显的竞争优势(杨清培等, 2012), 同时, 代际生态位分离现象(Sandhu *et al.*, 2013)也可能是竹子扩张的内因之一。总之, 竹子具有生长快、繁殖率高和适应性强等入侵植物所具有的生物学特性(Lake & Leishman, 2004)。

3.2 竹子与其他植物的竞争方式

竹子能否在竞争中战胜其他植物, 是决定竹子成功扩张的关键(图3)。根据前期研究, 竹子取代其他植物而成为群落优势种, 通常采用5个方面的作用方式, 即: (1)遮阴作用; (2)机械损伤; (3)凋落物抑制; (4)养分竞争; (5)化感作用(图5)。

3.2.1 遮阴作用

遮阴是竹子竞争排斥其他植物的重要方式。在竹子扩张过程中(图3, 图5), 快速繁殖与快速生长,

大大增加了林分郁闭度(Griscom & Ashton, 2006; Lima *et al.*, 2012), 林下光照突然降低, 许多植物还来不及适应, 得不到充足的光照而饥饿死亡(Suzaki & Nakatsubo, 2001), 尤其是那些次生林中的阳性植物(如拟赤杨(*Alniphyllum fortunei*)、枫香树(*Liquidambar formosana*)、金钱松(*Pseudolarix amabilis*)等)被淘汰得更快。林下一些中小竹种扩张, 也很容易形成连片覆盖(Wang *et al.*, 2012; Tao *et al.*, 2012), 随着竹子密度增加, 相对光强(竹冠下光强/竹冠上的光强)下降增快, 有时下降96.5% (Caccia *et al.*, 2009), 林下幼苗和幼树死亡率高(Abe *et al.*, 2002; Taylor *et al.*, 2004, 2006; Caccia *et al.*, 2009)。相对光强下降, 限制了阳性植物成为优势种的可能, 甚至威胁到它的生存, 只有一些极端耐阴的植物存活下来(Tao *et al.*, 2012)。

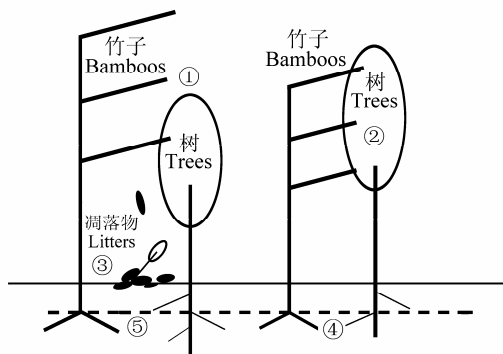


图5 竹子扩张过程中竞争排斥其他植物的5个潜在机制示意图。①遮阴作用; ②机械损伤; ③凋落物抑制; ④养分竞争; ⑤化感作用。

Fig. 5 Conceptual diagram illustrating five potential pathways by which trees are displaced by bamboo expansion. ① shading; ② mechanical damage; ③ litterfall inhibition; ④ competition for nutrient and water; ⑤ allelopathic effect.

3.2.2 机械伤害

机械伤害是竹子对其他植物的又一作用方式(图5)。竹秆、竹枝特别柔韧, 频繁地受风吹摆动, 会对邻近树木产生机械损伤(Okutomi *et al.*, 1996; de Carvalho *et al.*, 2013)。一些大型竹子(如毛竹)可以伤害树木的顶梢, 形成“断头”树; 较矮的竹可伤害树木枝条, 形成“高脚”树。一旦受到大风、冰雪灾害, 这些树很快折断, 只剩无枝树干, 在竹林浓密的竹荫下, 很难再萌生新梢(暂未发表)。 *Guadua weberbaueri* 长有倒钩刺, 攀爬树冠(Torezan & Silveira,

2000), 也会对树木造成机械损伤, 导致树木死亡(de Carvalho *et al.*, 2013)。另外, 竹枝凋落对林下幼苗、幼树也会造成机械损伤, 增加它们的死亡率(Griscom & Ashton, 2003, 2006)。

3.2.3 凋落物抑制

竹子不但能产生大量的凋落物(Christanty *et al.*, 1996; Watanabe *et al.*, 2013), 而且竹子凋落物氮、磷含量较低(Tripathi *et al.*, 2006a)、硅含量高(Watanabe *et al.*, 2013), 分解速度慢(Tripathi *et al.*, 2006a), 因此可在地面累积, 形成厚实的凋落物层, 从而可改变地面的微环境(Facelli & Pickett, 1991), 妨碍树木种子萌发、幼苗定植和生长发育, 影响群落的更新(Larpkern *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2012; Tao *et al.*, 2012), 即使竹子开花死亡, 也不会在此期限内有所改善(Monti *et al.*, 2011)。移除凋落物可增加树苗的多度与多样性, 充分证明竹子凋落物对种子的萌发和幼苗定植有一定的负面影响(Larpkern *et al.*, 2011)。

3.2.4 养分竞争

地下养分竞争是竹子战胜其他植物的重要方式。刘骏等(2013a)发现竹林与阔叶林相比, 不但细根生物量大而且根长密度大, 细根生长速率和周转率均高于阔叶树。毛竹与橡树(*Sassafras tzumu*)混交时, 毛竹鞭根有向上层集中的现象(刘桂华和李宏开, 2002), 并将竹笋有选择地放置在养分丰富的地段(Li *et al.*, 2000), 即便是无鞭的丛生竹, 如 *Bambusa arundinacea* 的根也可伸到8 m开外的地方与柚木(*Tectona grandis*)和 *Vateria indica* 竞争养分, 并对树木根系活动有强烈的抑制作用, 越是外围的根, 吸收能力越强(Divakara *et al.*, 2001), 且地下根系可富集大量钾, 从而限制了柚木生长(Chandrasekara, 1996)。另外, 毛竹还偏向吸收铵态氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$), 减弱硝化作用, 减少硝态氮($\text{NO}_3^-\text{-N}$) 养分供应, 从而限制喜硝植物生长(宋庆妮等, 2013a)。

3.2.5 化感作用

化感作用(allelopathy)是许多外来植物入侵所采用的化学武器(Hierro & Callaway, 2003), 可能也是竹子向邻近群落扩张的重要作用方式。目前一些模拟实验发现, 竹叶及竹鞭的提取物对杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)的种子发芽或幼苗生长具有不同程度的抑制作用(黄启堂, 2008a, 2008b; 白

尚斌等, 2013b)。已从竹叶或竹林土壤提出物中分析出羟基苯基乙酸、羟基苯甲酸、对香豆酸、香草酸、阿魏酸、紫丁香酸、五羟黄酮和芸香苷等化感物质。竹子与树木间的化感作用被认为是竹子扩张的原因之一(Chou & Yang, 1982; Eyini *et al.*, 1989; Grombone-Guaratini *et al.*, 2009)。但这些结果主要来自室内模拟实验, 在自然界中竹子释放哪些化感物质、多大程度限制林下植物生长更新, 还有待深入研究。

3.3 影响竹子扩张的外界因素

3.3.1 群落可入侵性

竹子能否扩张, 除了其内禀优势外, 很大程度上还依赖于邻近群落的抵抗力和稳定性, 即群落可入侵性(invasibility)。邻近群落结构简单、物种多样性较低, 竹子就更容易入侵, 如毛竹向灌木林、人工林和落叶阔叶林的平均扩张速率分别为3.0、2.5和1.8 m·a⁻¹ (Okutomi *et al.*, 1996), 但也有人认为扩张距离受林分结构影响不大(Gagnon *et al.*, 2007), 竹林扩张与群落所在坡度、坡向等有一定的相关性(Suzuki & Nakagoshi, 2008)。

同时, 自然干扰(台风、冰雪、火灾等)有利于竹子扩张(Smith & Nelson, 2011; Tomimatsu *et al.*, 2011)。Gagnon等(2007)发现邻近森林受台风干扰后, 北美*Arundinaria gigantea*扩张速度增加了1倍。另外, 动物干扰也会增加竹子的表现竞争能力(apparent competition)(Iida, 2004; Caccia *et al.*, 2009)。梅花鹿(*Cervus nippon*)经常蹭撕树皮, 导致树木死亡形成林窗(Ando *et al.*, 2006), 偏好竹林生境的鼠类喜取食树木种子, 从而影响了森林更替(Iida, 2004)。多种干扰组合在一起更有助于很多小而分散的竹林扩张, 合并形成一个大而密的竹林(Gagnon & Platt, 2008; Smith & Nelson, 2011)。总之, 干扰产生林窗, 为竹子扩张提供了资源与机会, 增加了群落的可入侵性。

3.3.2 人为活动

人类活动是影响竹子扩张的能动因素。生产上为了扩大竹林面积, 采用劈山清杂、翻土施肥等方法进行扩鞭造林, 地上部分年平均扩张距离可达5.0 m左右, 而且深翻可大大提高新竹质量(董晨玲, 2003), 但增加采笋量可降低竹林扩张速率(Okutomi *et al.*, 1996)。另外, 林木采收、伐薪烧炭等干扰, 都会给竹子扩张创造机会(Marod *et al.*, 1999; Larpkern

et al., 2011), 如阿根廷东北部半落叶森林择伐后, 竹子(如*Chusquea ramosissima*)成为林窗最强竞争者(Tabarelli & Mantovani, 2000; Campanello *et al.*, 2007)。可见, 人类经营性干扰活动对竹子扩张起到了促进作用(Gagnon *et al.*, 2007)。

综合上述结果来看, 影响竹子扩张的因素虽然多种多样, 但是竹子扩张符合“内禀优势、资源机遇与干扰促进”的生物入侵机制(Blumenthal, 2006; Catford *et al.*, 2009)。

4 竹子扩张研究展望

虽然竹子扩张受到了一定程度的关注, 但对竹子扩张过程、后效及机制的认识还处于初级阶段, 尚存在诸多有待解决的问题, 而且未来全球环境变化已成为一个不争的事实, 包括竹类植物在内的生物生理、行为与分布格局必将受到环境变化的影响(Thuiller *et al.*, 2008, 金佳鑫等, 2013), 那么, 如何科学地确定竹子扩张与环境因子的关系, 科学地预测环境变化背景下竹子扩张格局及其生态效应? 结合前文, 我们认为当前或今后一段时期竹子扩张生态学研究应在以下几方面重点推进(图6)。

4.1 加强竹子扩张的内禀优势的基础研究

内禀优势是竹子扩张的基础, 虽然以往对竹子快速生长、生理整合、形态可塑性等方面进行了初步研究(Torezan & Silveira, 2000; Kleinhenz & Midmore, 2001; Saitoh *et al.*, 2006; Gagnon *et al.*, 2007; Kudo *et al.*, 2011), 但许多研究仍停留在定性或对比分析层次。今后应该加强竹秆和竹鞭快速生长发育、克隆繁殖与入侵性、生理整合与分工、形态可塑与环境、信号识别与觅食行为等方面的机制研究。同时, 环境变化已经发生或继续加剧发生, 并将不同时空尺度上对竹类植物产生影响, 竹子生理、结构及行为会做出什么样的响应与调整, 这些调整能否保证竹子继续保持其竞争优势, 这些问题人们并不清楚。未来环境变化是综合因素相互作用的结果, 应注意运用综合的手段, 模拟多种环境因子(如养分、光照、温度、水分)的交互作用对竹子这些内禀优势的影响及竹子对这些环境因子的适应机理。这些问题可能涉及分子、细胞、个体、群体等不同层次, 有必要从多层次和不同时空尺度上加强竹子扩张的内禀优势基础研究。

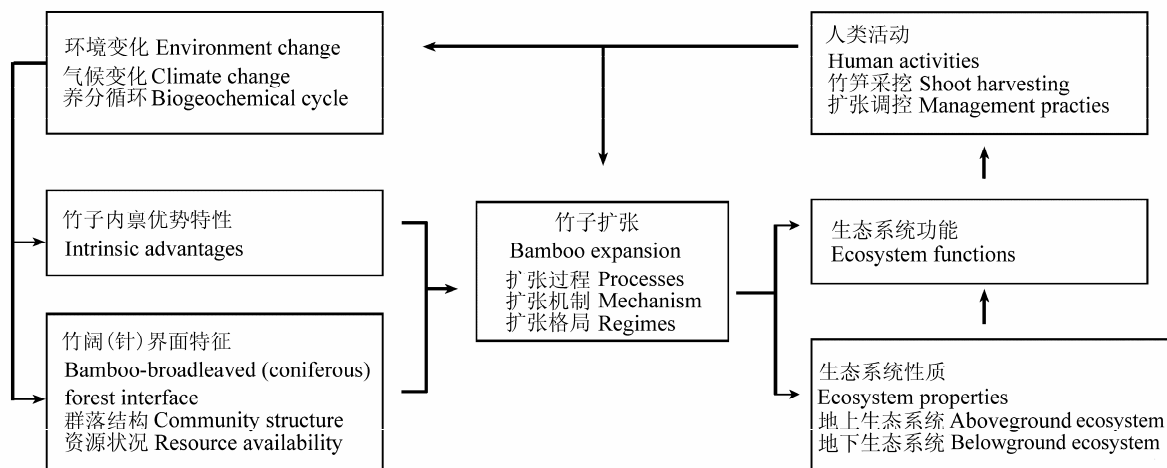


图6 竹子扩张及其生态效应研究展望。

Fig. 6 Research outlook on bamboo expansion and ecological effects.

4.2 重视竹林-阔(针)叶林界面定位观测

竹子扩张不同于一般外来植物的跳跃散播、插花式的入侵方式(Harris *et al.*, 2011), 它主要是逐步地、有趋向性地向邻近生态系统渗透扩张的过程(Tomimatsu *et al.*, 2011), 因此在竹林与阔(针)叶林间必然存在一个生态界面——竹林-阔(针)叶林界面。生态界面就是一堵“生态墙”(Okutomi *et al.*, 1996)、一个“生态闸”, 对生态系统间物流、能量流与信息流的调控发挥着重要作用(Ducherer *et al.*, 2009), 因此, 竹林-阔(针)叶林界面决定竹子能否扩张、扩张速率与格局。那么, 竹林-阔(针)叶林界面特征、物种组成、群落结构、资源与微气候特征与竹子扩张的关系怎样? 这些特征在界面两侧差异如何? 存在多大“势差”, 才能驱动竹子从“高势”向“低势”扩张? 竹林密度、扩鞭长笋等对界面形成的繁殖体压力有多大? 要想回答这些问题, 需要长期定位观测和进行界面控制实验, 特别是森林破碎化、残次化对竹林-阔(针)叶林界面的影响及其与竹子扩张的关系, 需要长期定位研究。同时, 更需要通过遥感技术从大尺度上进行扩张速率与面积的长期监测。

4.3 围绕竹子扩张过程、机制与格局的研究

扩张过程与机制是竹子扩张生态学研究的核心。前文将竹子扩张过程大致划分为地下渗透、地上成竹、竞争排斥和优势维持4个阶段(图3), 其扩张机制符合“内禀优势、资源机遇与干扰促进”的生物入侵机制, 但竹子种类不同, 扩张过程与机制应有所差异。针对扩张过程, 今后应对不同竹种进行详

细的过程描述, 包括阶段划分、扩张距离、历时长短等, 为竹子扩张诊断与清晰表述提供参考。针对扩张机制, 除加强个体水平的资源感知、信号传导、觅养行为等识别与应答机制外, 还应加强种群水平的地下渗透、自我识别、分工调控的分子或生理机制研究, 加强群落水平的种间竞争与协同(尤其是竹子与木本植物间的竞争、竹子与微生物间的协同)、生态位重叠与分离、化感作用、根系互动、地上与地下过程的耦联及其反馈调节等机制研究。针对干扰促进效应(Franklin *et al.*, 2010; 宋庆妮等, 2013b; Rockwell *et al.*, 2014), 还要加强干扰与资源、干扰与植物、干扰与微生物等生态关系的研究。另外, 根据竹子扩张机制、环境变化与群落可入侵性情景, 构建竹子扩张预测模型, 能提高竹子在原分布区与新引种区的扩张格局的解释力与预测力, 防止盲目引种栽培。

4.4 强化竹子扩张的生态效应评价的研究

认识和评价竹子扩张的生态效应是制定竹子管理政策的基础(Carey *et al.*, 2012)。对竹子扩张生态效应的评价才刚刚开始, 从个体、种群、群落、生态系统和生态景观等不同水平, 对竹子扩张的生态后效进行系统、定量的评价, 是今后的一项艰巨任务。结合前期成果, 我们应该加强以下工作: 竹子扩张对生物多样性(包括地上/地下植物、动物与微生物)(包括地上/地下的植物、动物与微生物)、林分更新、群落演替、生物地球化学循环、生态系统服务功能与竹子花后系统退化与崩溃等方面的影响评

价, 尤其要加强竹子扩张对自然保护区珍稀动植物、涵养水源、保育土壤、净化空气等森林生态系统功能的影响研究与评价。

4.5 综合竹子扩张管控与合理利用的研究

虽然竹子扩张已造成许多类似外来生物入侵的危害, 但与外来植物不同, 竹子是一类经济价值较高的植物, 因此对待竹子扩张我们存在管控与利用的选择与矛盾, 怎样防其“害”, 用其“利”? 针对其害, 目前有人提出了一些初步管控方法。蔡亮等(2003)对即将扩张或地下渗透阶段的扩张, 提出了挖沟、灌水的设想; Suzuki和Nakagoshi (2008)对地上成竹或竞争排斥阶段的扩张, 主要是加大采笋量与伐竹量。但在劳动力成本日益高涨的条件下, 这些方法难以推行。探索省力高效的防控方法(如竹子专用除草剂研制、扩张防护林培育)将是一个挑战性的问题。针对其利, 对竹子扩张已形成的大量混交林(如竹阔混交林、竹杉混交林、竹松混交林)中秆形好、节间长、笋量大、质量好的竹子不能一刀切地去除(李成伟和黄启堂, 2011), 而应因势利导、合理利用。那么, 怎样调节竹阔(针)混交林群落结构、树种组成, 实现竹林高产高值利用, 又保持群落稳定? 这也是一个值得探讨的问题。特别值得注意的是, 有关竹子扩张还存在一个在哪里“管”, 在哪里“用”的问题, 因为它关系到农村经济发展与生态保护的平衡, 需要政策制定者认真思考。

5 总结

竹子种类多、分布广、分布面积大, 是重要的植物资源, 具有重要的文化经济价值。然而竹子扩张会对生态环境产生许多潜在的影响, 这应该引起社会的关注。近年有关竹子扩张过程、机理、入侵后效等研究方面都取得了很大进步。研究发现竹子具有生长快速、繁殖力强、形态多样、集团协同等内禀优势, 通过遮阴、机械损伤、凋落物抑制、养分竞争与化感作用等竞争方式, 排挤其他植物并不断地向邻近植物群落入侵扩张, 且不同程度地影响了群落的组成结构、生物多样性、土壤性质、生态过程与功能。各种自然和人为干扰有利于竹子扩张, 其扩张机制符合“内禀优势、资源机遇与干扰促进”等生物入侵假说。在未来全球环境变化背景下, 竹子扩张的生态学研究, 仍然面临很多挑战。

竹子扩张的过程、机制及生态效应等与外来植

物入侵存在许多相同或相似之处, 是一种典型的本土植物入侵。因此, 在对待生物入侵时, 我们不仅要关注外来生物, 而且要注意本土生物入侵。只有这样, 才能保证生态系统的健康可持续发展。

基金项目 国家自然科学基金(31260120和314-6077)和江西省自然科学基金(20122BAB204019)。

参考文献

- Abe M, Izaki J, Miguchi H, Masaki T, Makita A, Nakashizuka T (2002). The effects of *Sasa* and canopy gap formation on tree regeneration in an old beech forest. *Journal of Vegetation Science*, 13, 565–574.
- Ando M, Itaya A, Yamamoto SI, Shibata EI (2006). Expansion of dwarf bamboo, *Sasa nipponica*, grassland under feeding pressure of sika deer, *Cervus Nippon*, on subalpine coniferous forest in central Japan. *Journal of Forest Research*, 11, 51–55.
- Bai SB, Zhou GM, Wang YX, Liang QQ, Chen J, Cheng YY, Shen X (2013a). Plant species diversity and its dynamics in forests invaded by Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*). *Biodiversity Science*, 21, 288–295. (in Chinese with English abstract) [白尚斌, 周国模, 王懿祥, 梁倩倩, 陈娟, 程艳艳, 沈蕊 (2013a). 森林群落植物多样性对毛竹入侵的响应及动态变化. 生物多样性, 21, 288–295.]
- Bai SB, Zhou GM, Wang YX, Liang QQ, Chen J, Cheng YY, Shen X (2013b). Allelopathic potential of *Phyllostachys edulis* on two dominant tree species of evergreen broad-leaved forest in its invasive process. *Environmental Science*, 34, 4066–4072. (in Chinese with English abstract) [白尚斌, 周国模, 王懿祥, 梁倩倩, 陈娟, 程艳艳, 沈蕊 (2013b). 毛竹入侵对常绿阔叶林主要树种的化感作用研究. 环境科学, 34, 4066–4072.]
- Blumenthal DM (2006). Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion. *Ecology Letters*, 9, 887–895.
- Caccia FD, Chaneton EJ, Kitzberger T (2009). Direct and indirect effects of understorey bamboo shape tree regeneration niches in a mixed temperate forest. *Oecologia*, 161, 771–780.
- Cai L, Zhang RL, Li CF, Ding Y (2003). A method to inhibit the expansion of *Phyllostachys pubescens* stands based on the analysis of underground rhizome. *Journal of Northeast Forestry University*, 31(5), 68–70. (in Chinese with English abstract) [蔡亮, 张瑞霖, 李春福, 丁颀 (2003). 基于竹鞭状态分析的抑制毛竹林扩散的方法. 东北林业大学学报, 31(5), 68–70.]
- Campanello PI, Genoveva Gatti M, Ares A, Montti L, Goldstein G (2007). Tree regeneration and microclimate in a

- liana and bamboo-dominated semideciduous Atlantic Forest. *Forest Ecology and Management*, 252, 108–117.
- Carey MP, Sanderson BL, Barnas KA, Olden JD (2012). Native invaders—challenges for science, management, policy, and society. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10, 373–381.
- Catford JA, Jansson R, Nilsson C (2009). Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions*, 15, 22–40.
- Chandrashekara UM (1996). Ecology of *Bambusa arudinacea* (Retz.) Willd. growing in teak plantations of Kerala, India. *Forest Ecology and Management*, 87, 149–162.
- Chen XG, Zhang XQ, Zhang YP, Booth T, He XH (2009). Changes of carbon stocks in bamboo stands in China during 100 years. *Forest Ecology and Management*, 258, 1489–1496.
- Chen JH, He ZA, Tang FW (1999). The law of development and growth of upper part and underground part of Moao bamboo (*Phyllostachys pubescens* Mazel). *Journal of Hunan Forestry Science & Technology*, 26(4), 26–30. (in Chinese with English abstract) [陈建华, 何正安, 汤放文 (1999). 毛竹地下部分和地上部分生长发育规律. 湖南林业科技, 26(4), 26–30.]
- Chou CH, Yang CM (1982). Allelopathic research of subtropical vegetation in Taiwan II. Comparative exclusion of understory by *Phyllostachys edulis* and *Cryptomeria japonica*. *Journal of Chemical Ecology*, 8, 1489–1507.
- Christanty L, Mailly D, Kimmins JP (1996). “Without bamboo, the land dies”: Biomass, litterfall, and soil organic matter dynamics of a Javanese bamboo talun-kebun system. *Forest Ecology and Management*, 87, 75–88.
- de Carvalho AL, Nelson BW, Bianchini MC, Plagnol D, Kuplich TM, Daly DC (2013). Bamboo-dominated forests of the southwest amazon: Detection, spatial extent, life cycle length and flowering waves. *PLoS ONE*, 8, e54852.
- Ding LX, Wang ZL, Zhou GM, DU QZ (2006). Monitoring *Phyllostachys pubescens* stands expansion in National Nature Reserve of Mount Tianmu by remote sensing. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 23, 297–300. (in Chinese with English abstract) [丁丽霞, 王祖良, 周国模, 杜晴洲 (2006). 天目山国家级自然保护区毛竹林扩张遥感监测. 浙江林学院学报, 23, 297–300.]
- Divakara BN, Mohan-Kumar B, Balachandran PV, Kamalam NV (2001). Bamboo hedgerow systems in Kerala, India: Root distribution and competition with trees for phosphorus. *Agroforestry Systems*, 51, 189–200.
- Dong CL (2003). Study on growth effect on new stands of *Phyllostachys heterocycla* cv. *Pubescens* through rhizome expanding and growing. *Journal of Bamboo Research*, 22(4), 30–33. (in Chinese with English abstract) [董晨玲 (2003). 毛竹扩鞭成林新竹生长效果研究. 竹子研究汇刊, 22(4), 30–33.]
- Dou Y, Yu XJ (2008). Comparison of the development of the world bamboo industry. *World Agriculture*, (7), 18–21. (in Chinese with English abstract) [窦营, 余学军 (2008). 世界竹产业的发展与比较. 世界农业, (7), 18–21.]
- Ducherer K, Bai YG, Thompson D, Broersma K (2009). Dynamic responses of a British Columbian forest-grass land interface to prescribed burning. *Western North American Naturalist*, 69, 75–87.
- Dura DB, Hiura H (2006). Expansion characteristics of bamboo stand and sediment disaster in South Western Japan. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 9, 622–631.
- Eyini M, Jayakumar M, Pannirselvam S (1989). Allelopathic effect of bamboo leaf extract on the seedling of groundnut. *Tropical Ecology*, 30, 138–141.
- Franklin DC, Prior LD, Hogarth NJ, McMahon CR (2010). Bamboo, fire and flood: Consequences of disturbance for the vegetative growth of a clumping, clonal plant. *Plant Ecology*, 208, 319–332.
- Facelli J, Pickett SA (1991). Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, 57, 1–32.
- Gagnon PR, Platt WJ, Moser EB (2007). Response of a native bamboo [*Arundinaria gigantea* (Walt.) Muhl.] in a wind-disturbed forest. *Forest Ecology and Management*, 241, 288–294.
- Gagnon PR, Platt WJ (2008). Multiple disturbances accelerate clonal growth in a potentially monodominant bamboo. *Ecology*, 89, 612–618.
- Griscom BW, Ashton PMS (2006). A self-perpetuating bamboo disturbance cycle in a neotropical forest. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 587–597.
- Griscom BW, Ashton PMS (2003). Bamboo control of forest succession: *Guadua sarcocarpa* in Southeastern Peru. *Forest Ecology and Management*, 175, 445–454.
- Grombone-Guaratini MT, Jensen RC, Cardoso-Lopes EM, Torres LMB (2009). Allelopathic potential of *Aulonemia aristulata* (Döll) Macclure, a native bamboo of Atlantic rain forest. *Allelopathy Journal*, 24, 183–190.
- Harris CM, Stanford HL, Edwards C, Travis JMJ, Park KJ (2011). Integrating demographic data and a mechanistic dispersal model to predict invasion spread of *Rhododendron ponticum* in different habitats. *Ecological Informatics*, 6, 187–195.
- Hierro JL, Callaway RM (2003). Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant and Soil*, 256, 29–39.
- Huang QT (2008a). Effect of leaf and root allelochemicals of *Phyllostachys heterocycla* cv. *Pubescens* on germination of *Pinus massoniana*. *Journal of Fujian College of Forestry*, 28, 6–8. (in Chinese with English abstract) [黄启堂 (2008a). 毛竹叶和鞭生化物质对马尾松种子的发芽效应. 福建林学院学报, 28, 6–8.]

- Huang QT (2008b). Effect of leaf and root allelochemicals of *Phyllostachys heterocycla* cv. *Pubescens* on germination of Chinese fir seed. *Journal of Fujian Forestry Science and Technology*, 35(2), 75–77. (in Chinese with English abstract) [黄启堂 (2008b). 毛竹叶及其竹鞭生化物质对杉木种子的发芽效应. 福建林业科技, 35(2), 75–77.]
- Huang R, Qi DF, Tao JP, Jiang H, Hao YQ, He YG (2009). Effects of bamboo-invasion disturbance on the spatial distribution of *Alsophila spinulosa* population. *Journal of Sichuan Normal University (Natural Science)*, 32, 106–111. (in Chinese with English abstract) [黄茹, 齐代华, 陶建平, 江洪, 郝云庆, 何裕刚 (2009). 竹类入侵干扰对桫欏种群空间分布格局的影响. 四川师范大学学报(自然科学版), 32, 106–111.]
- Iida S (2004). Indirect negative influence of dwarf bamboo on survival of *Quercus acorn* by hoarding behavior of wood mice. *Forest Ecology and Management*, 202, 257–263.
- Isagi Y, Torii A (1998). Range expansion and its mechanisms in a naturalized bamboo species, *Phyllostachys pubescens*, in Japan. *Journal of Sustainable Forestry*, 6, 127–141.
- Itô H, Hino T (2007). Dwarf bamboo as an ecological filter for forest regeneration. *Ecological Research*, 22, 706–711.
- Janzen DH (1976). Why bamboos wait so long to flower? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7, 347–391.
- Jiang ZH (2007). *Bamboo and Rattan in the World*. China Forestry Publishing House, Beijing.
- Jin JX, Jiang H, Peng W, Zhang LJ, Lu XH, Xu JH, Zhang XY, Wang Y (2013). Evaluating the impact of soil factors on the potential distribution of *Phyllostachys edulis* (bamboo) in China based on the species distribution model. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 631–640. (in Chinese with English abstract) [金佳鑫, 江洪, 彭威, 张林静, 卢学鹤, 徐建辉, 张秀英, 王颖 (2013). 基于物种分布模型评价土壤因子对我国毛竹潜在分布的影响. 植物生态学报, 37, 631–640.]
- Kiyoshi O, Shigeyuki S, Hiroko F (1996). Causal analysis of the invasion of broad-leaved forest by bamboo in Japan. *Journal of Vegetation Science*, 7, 723–728.
- Kleinhenz V, Midmore DJ (2001). Aspects of bamboo agronomy. *Advances in Agronomy*, 74, 99–153.
- Komatsu H, Onozawa Y, Kume T, Tsuruta K, Shinohara Y, Otsuki K (2012). Canopy conductance for a Moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) forest in western Japan. *Agricultural and Forest Meteorology*, 156, 111–120.
- Kubota Y, Hara T (1996). Recruitment processes and species coexistence in a sub-boreal forest in northern Japan. *Annals of Botany*, 78, 741–748.
- Kudo G, Amagai Y, Hoshino B, Kaneko M (2011). Invasion of dwarf bamboo into alpine snow-meadows in northern Japan: Pattern of expansion and impact on species diversity. *Ecology and Evolution*, 1, 85–96.
- Lake JC, Leishman MR (2004). Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation*, 117, 215–226.
- Larpkern P, Moe S, Totland Ø (2011). Bamboo dominance reduces tree regeneration in a disturbed tropical forest. *Oecologia*, 165, 161–168.
- Larpkern P, Moe SR, Totland Ø (2009). The effects of environmental variables and human disturbance on woody species richness and diversity in a bamboo-deciduous forest in northeastern Thailand. *Ecological Research*, 24, 147–156.
- Lei TT, Koike T (1998). Functional leaf phenotypes for shaded and open environments of a dominant dwarf bamboo (*Sasa senanensis*) in northern Japan. *International Journal of Plant Sciences*, 159, 812–820.
- Li CW, Huang QT (2011). Bamboo shoot productivity in different mixed *Phyllostachys heterocycla* cv. *Pubescens* forest. *Subtropical Agriculture Research*, 7(2), 26–29. (in Chinese with English abstract) [李成伟, 黄启堂 (2011). 竹阔混交模式对毛竹出笋量的影响. 亚热带农业研究, 7(2), 26–29.]
- Li R, Werger MJA, de Kroon H, During HJ, Zhong ZC (2000). Interactions between shoot age structure, nutrient availability and physiological integration in the giant bamboo *Phyllostachys pubescens*. *Plant Biology*, 2, 437–446.
- Liao GL (1984). Study on the annual growth rhythm of the rhizome apices of *Phyllostachys pubescens*. *Journal of Bamboo Research*, 3(1), 59–63. (in Chinese with English abstract) [廖光庐 (1984). 毛竹鞭梢年生长节律的研究. 竹子研究汇刊, 3(1), 59–63.]
- Liao GL (1988). Analysis and investigation on the structure of rhizome system of bamboo forests. *Journal of Bamboo Research*, 7(3), 35–44. (in Chinese with English abstract) [廖光庐 (1988). 毛竹林鞭系结构调查分析. 竹子研究汇刊, 7(3), 35–44.]
- Lima RAF, Rother DC, Muler AE, Lepsch IF, Rodrigues RR (2012). Bamboo overabundance alters forest structure and dynamics in the Atlantic forest hotspot. *Biological Conservation*, 147, 32–39.
- Lin YT, Tang SL, Pai CW, Whitman WB, Coleman DC, Chiu CY (2013). Changes in the soil bacterial communities in a cedar plantation invaded by Moso bamboo. *Microbial Ecology*, 67, 421–429.
- Liu GH, Li HK (2002). Bamboo rhizome system of mixed forest of *Sassafras tsumu* and *Phyllostachys pubescens*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 13, 385–389. (in Chinese with English abstract) [刘桂华, 李宏开 (2002). 檫树毛竹混交林中毛竹鞭根的研究. 应用生态学报, 13, 385–389.]
- Liu J, Yang QP, Song QN, Yu DK, Yang GY, Qi HY, Shi JM (2013a). Strategy of fine root expansion of *Phyllostachys pubescens* population into evergreen broad-leaved forest.

- Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 230–238. (in Chinese with English abstract) [刘骏, 杨清培, 宋庆妮, 余定坤, 杨光耀, 祁红艳, 施建敏 (2013a). 毛竹种群向常绿阔叶林扩张的细根策略. *植物生态学报*, 37, 230–238.]
- Liu J, Yang QP, Yu DK, Zhao GD, Wang B (2013b). Contribution of fine root to soil nutrient heterogeneity at two sides of the bamboo and broad-leaved forest interface. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 739–749. (in Chinese with English abstract) [刘骏, 杨清培, 余定坤, 宋庆妮, 赵广东, 王兵 (2013b). 细根对竹林-阔叶林界面两侧土壤养分异质性形成的贡献. *植物生态学报*, 37, 739–749.]
- Liu TT, Zhang HJ, Ma ZY (2010). Assessment of economic damage from biological invasion. *Ecological Economy*, (2), 173–175, 178. (in Chinese with English abstract) [刘婷婷, 张洪军, 马忠玉 (2010). 生物入侵造成经济损失评估的研究进展. *生态经济*, (2), 173–175, 178.]
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 223–228.
- Marod D, Kutintara U, Yarwudhi C, Tanaka H, Nakashisuka T (1999). Structural dynamics of a natural mixed deciduous forest in western Thailand. *Journal of Vegetation Science*, 10, 777–786.
- Montti L, Campanello PI, Gatti MG, Blundo C, Austin AT, Sala OE, Goldstein G (2011). Understory bamboo flowering provides a very narrow light window of opportunity for canopy-tree recruitment in a neotropical forest of Misiones, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 262, 1360–1369.
- Montti L, Villagra M, Campanello PI, Gatti MG, Goldstein G (2014). Functional traits enhance invasiveness of bamboos over co-occurring tree saplings in the semideciduous Atlantic Forest. *Acta Oecologica*, 54, 36–44.
- Okutomi K, Shinoda S, Fukuda H (1996). Causal analysis of the invasion of broad-leaved forest by bamboo in Japan. *Journal of Vegetation Science*, 7, 723–728.
- Pimentel D, Zuniga R, Morrison D (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52, 273–288.
- Qi ZM, Wang KY (2007). Influence of subalpine *Fargesia denudate* with different density on soil biological properties in western Sichuan. *Journal of Soil and Water Conservation*, 21(4), 154–158, 176. (in Chinese with English abstract) [齐泽民, 王开运 (2007). 川西亚高山不同密度缺苞箭竹对土壤生物学特性的影响. *水土保持学报*, 21(4), 154–158, 176.]
- Rockwell CA, Kainer KA, d'Oliveira MVN, Staudhammer CL, Baraloto C (2014). Logging in bamboo-dominated forests in southwestern Amazonia: Caveats and opportunities for smallholder forest management. *Forest Ecology and Management*, 315, 202–210.
- Ruiz-Pérez, M, Fu MY, Yang XS, Belcher B (2001). Bamboo forestry in China: toward environmentally friendly expansion. *Journal of Forestry Research*, 99(7), 14–20.
- Saitoh T, Seiwa K, Nishiwaki A (2002). Importance of physiological integration of dwarf bamboo to persistence in forest understory: A field experiment. *Journal of Ecology*, 90, 78–85.
- Saitoh T, Seiwa K, Nishiwaki A (2006). Effects of resource heterogeneity on nitrogen translocation within clonal fragments of *Sasa palmata*: An isotopic (^{15}N) assessment. *Annals of Botany*, 98, 657–663.
- Sandhu, HS, Shi P, Yang Q (2013). Intraspecific spatial niche differentiation: Evidence from *Phyllostachys edulis*. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 287–292.
- Shanmughavel P, Francis K (1997). Balance and turnover of nutrients in a bamboo plantation (*Bambusa bambos*) of different ages. *Biology and Fertility of Soils*, 25, 69–74.
- Shi JM, Zhang JL, Jiao ZY, Wang YL (2013). Investigation of *Phyllostachys pubescens* expansion to *Cunninghamia lanceolata* forest. *Journal of Jiangsu Forestry Science & Technology*, 40(1), 7–9, 41. (in Chinese with English abstract) [史纪明, 张纪林, 教忠意, 汪有良 (2013). 毛竹对杉木林入侵效应初步调查研究. *江苏林业科技*, 40(1), 7–9, 41.]
- Shi JP, Zhang GM, Bai KJ, Tang JW (2001). Effects of invasion of *Dendrocalamus membranaceus* Munro on community biomass and plant diversity. *Journal of Plant Resources and Environment*, 10(4), 34–37. (in Chinese with English abstract) [施济普, 张光明, 白坤甲, 唐建维 (2001). 黄竹侵入对群落生物量及植物多样性的影响. *植物资源与环境学报*, 10(4), 34–37.]
- Smith M, Nelson BW (2011). Fire favours expansion of bamboo-dominated forests in the south-west Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 27, 59–64.
- Song QN, Yang QP, Liu J, Yu DK, Fang K, Xu P, He YJ (2013a). Effects of *Phyllostachys edulis* expansion on soil nitrogen mineralization and its availability in evergreen broadleaf forest. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 338–344. (in Chinese with English abstract) [宋庆妮, 杨清培, 刘骏, 余定坤, 方楷, 徐佩, 何宇娟 (2013a). 毛竹扩张对常绿阔叶林土壤氮素矿化及有效性的影响. *应用生态学报*, 24, 338–344.]
- Song QN, Yang QP, Wang B, Qi HY, Ouyang M, Chen FS (2013b). Potential effects of soil moisture variation on soil nitrogen mineralization for *Phyllostachys edulis* forest and evergreen broadleaved forest in a subtropical region of China. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 3297–3304. (in Chinese with English abstract) [宋庆妮, 杨清培, 王兵, 祁红艳, 欧阳明, 陈伏生 (2013b). 水分变化对毛竹林与常绿阔叶林土壤N素矿化的潜在影响. *生态学杂志*,

- 32, 3297–3304.]
- Suzaki T, Nakatsubo T (2001). Impact of the bamboo *Phyllostachys bambusoides* on the light environment and plant communities on riverbanks. *Journal of Forest Research*, 6, 81–86.
- Suzuki S, Nakagoshi N (2008). Expansion of bamboo forests caused by reduced bamboo-shoot harvest under different natural and artificial conditions. *Ecological Research*, 23, 641–647.
- Tabarelli M, Mantovani W (2000). Gap-phase regeneration in a tropical montane forest: The effects of gap structure and bamboo species. *Plant Ecology*, 148, 149–155.
- Tao JP, Shi XP, Wang YJ (2012). Effects of different bamboo densities on understory species diversity and trees regeneration in an *Abies faxoniana* forest, Southwest China. *Scientific Research and Essays*, 7, 660–668.
- Tao JP, Song LX, Wang YJ, Zhang WY (2008). Response of clonal plasticity of *Fargesia nitida* to different canopy conditions of subalpine coniferous forest. *Frontiers of Biology in China*, 3, 463–469.
- Taylor AH, Huang JY, Zhou SQ (2004). Canopy tree development and undergrowth bamboo dynamics in old-growth *Abies-Betula* forests in southwestern China: A 12-year study. *Forest Ecology and Management*, 200, 347–360.
- Taylor AH, Jang SW, Zhao LJ, Liang CP, Miao CJ, Huang JY (2006). Regeneration patterns and tree species coexistence in old-growth *Abies-Picea* forests in southwestern China. *Forest Ecology and Management*, 223, 303–317.
- Taylor AH, Qin ZS (1988). Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan, China. *The Journal of Ecology*, 76, 1204–1218.
- Thuiller W, Albert C, Araújo MB, Berry PM, Cabeza M, Guisan A, Hickler T, Midgley GF, Paterson J, Schurr FM, Sykes MT, Zimmermann NE (2008). Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9, 137–152.
- Tomimatsu H, Yamagishi H, Tanaka I, Sato M, Kondo R, Konno Y (2011). Consequences of forest fragmentation in an understory plant community: Extensive range expansion of native dwarf bamboo. *Plant Species Biology*, 26, 3–12.
- Torezan JMD, Silveira M (2000). The biomass of bamboo (*Guadua weberbaueri* Pilger) in open forest of the Southwestern Amazon. *Ecotropica*, 6, 71–76.
- Touyama Y, Yamamoto T, Nakagoshi N (1998). Myrmecofaunal change with bamboo invasion into broadleaf forests. *Journal of Forest Research*, 3, 155–159.
- Tripathi SK, Sumida A, Shibata H, Ono K, Uemura S, Kodama Y, Hara T (2006a). Leaf litterfall and decomposition of different above- and below-ground parts of birch (*Betula ermanii*) trees and dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*) shrubs in a young secondary forest in Northern Japan. *Biology and Fertility of Soils*, 43, 237–246.
- Tripathi SK, Sumida A, Ono K, Shibata H, Uemura S, Takahashi K, Hara T (2006b). The effects of understorey dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*) removal on soil fertility in a *Betula ermanii* forest of northern Japan. *Ecological Research*, 21, 315–320.
- Umemura M, Takenaka C (2014). Changes in chemical characteristics of surface soils in hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*) forests induced by the invasion of exotic Moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) in central Japan. *Plant Species Biology*, doi: 10.1111/1442-1984.12038.
- Veblen TT (1982). Growth patterns of Chusquea bamboos in the understory of Chilean Nothofagus forests and their influences in forest dynamics. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 109, 474–487.
- Wang QZ, Xu QF, Jiang PK, Hua Q (2009). DGGE analysis of PCR of 16S rDNA V3 fragments of soil bacteria community in soil under natural broadleaf forest invaded by *Phyllostachy pubescens* in Tianmu Mountain Nature Reserve. *Acta Pedologica Sinica*, 46, 662–669. (in Chinese with English abstract) [王奇赞, 徐秋芳, 姜培坤, 华秦 (2009). 天目山毛竹入侵阔叶林后土壤细菌群落16S rDNA V3区片段PCR的DGGE分析. *土壤学报*, 46, 662–669.]
- Wang W, Franklin SB, Ren Y, Ouellette JR (2006). Growth of bamboo *Fargesia qinlingensis* and regeneration of trees in a mixed hardwood-conifer forest in the Qinling Mountains, China. *Forest Ecology and Management*, 234, 107–115.
- Wang YJ, Shi XP, Peng Y, Zhong ZC, Tao JP (2012a). Effects of fine-scale pattern of dwarf bamboo on understory species diversity in *Abies faxoniana* forest, Southwest, China. *Sains Malaysiana*, 41, 649–657.
- Wang YJ, Shi XP, Tao JP (2012b). Effects of different bamboo densities on understory species diversity and trees regeneration in an *Abies faxoniana* forest, Southwest China. *Scientific Research and Essays*, 7, 660–668.
- Watanabe T, Fukuzawa K, Shibata H (2013). Temporal changes in litterfall, litter decomposition and their chemical composition in *Sasa* dwarf bamboo in a natural forest ecosystem of northern Japan. *Journal of Forest Research*, 18, 129–138.
- Wu JS, Jiang PK, Wang ZL (2008). The effects of *Phyllostachys pubescens* expansion on soil fertility in National Nature Reserve of Mount Tianmu. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 30, 689–692. (in Chinese with English abstract) [吴家森, 姜培坤, 王祖良 (2008). 天目山国家级自然保护区毛竹扩张对林地土壤肥力的影响. *江西农业大学学报*, 30, 689–692.]
- Xue JY, Tang JW, Sha LQ, Meng Y, Huang JG, Guo XM, Dao JH, Duan WG, Duan WY (2002). Variation of soil nutrient dynamics under *Dendrocalamus membranaceus* forest in

- Xishuangbanna. *Journal of Northeast Forestry University*, 30(5), 27–31. (in Chinese with English abstract) [薛敬意, 唐建维, 沙丽清, 孟盈, 黄建国, 郭贤明, 刀建红, 段文贵, 段文勇 (2002). 黄竹侵入对热带林地土壤养分的影响. *东北林业大学学报*, 30(5), 27–31.]
- Yan ER, Wang XH, Huang JJ, Li GY, Zhou W (2008). Decline of soil nitrogen mineralization and nitrification during forest conversion of evergreen broad-leaved forest to plantations in the subtropical area of Eastern China. *Biogeochemistry*, 89, 239–251.
- Yang H, Li PX, Dai HT, Liu D, Yao XS (2010). Effects of *Phyllostachys pubescens* expansion on plant species diversity in Jigong Mountain and discussion of control measures. *Journal of Xinyang Normal University (Natural Science Edition)*, 23, 553–557. (in Chinese with English abstract) [杨怀, 李培学, 戴慧堂, 刘丹, 姚贤胜 (2010). 鸡公山毛竹扩张对植物多样性的影响及控制措施. *信阳师范学院学报(自然科学版)*, 23, 553–557.]
- Yang QP, Wang B, Guo QR, Zhao GD, Fang K, Liu YQ (2011). Effects of *Phyllostachys edulis* expansion on carbon storage of evergreen broad-leaved forest in Dagangshan Mountain, Jiangxi. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 33, 529–536. (in Chinese with English abstract) [杨清培, 王兵, 郭起荣, 赵广东, 方楷, 刘苑秋 (2011). 大岗山毛竹扩张对常绿阔叶林生态系统碳储特征的影响. *江西农业大学学报*, 33, 529–536.]
- Yang QP, Wang B, Guo QR, Yang GY, Zhao GD, Yu DK, Song QN (2012). Niche characteristics and DCA ordination of main species of *Phyllostachys edulis* forests in Dagangshan Mountain, Jiangxi Province. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 34, 1163–1170. (in Chinese with English abstract) [杨清培, 王兵, 郭起荣, 杨光耀, 赵广东, 余定坤, 宋庆妮 (2012). 江西大岗山毛竹林中主要树种生态位及DCA排序分析. *江西农业大学学报*, 34, 1163–1170.]
- Yang SJ, Sun M, Zhang YJ, Cochard H, Cao KF (2014). Strong leaf morphological, anatomical, and physiological responses of a subtropical woody bamboo (*Sinarundinaria nitida*) to contrasting light environments. *Plant Ecology*, 215, 97–109.
- Yang SZ, Du QZ, Chen JX, Liu L (2008). Effect of *Phyllostachys heterocycla* var. *pubescens* spreading on bird diversity. *Journal of Zhejiang Forest & Technology*, 28(4), 43–46. (in Chinese with English abstract) [杨淑贞, 杜晴洲, 陈建新, 刘亮 (2008). 天目山毛竹林蔓延对鸟类多样性的影响研究. *浙江林业科技*, 28(4), 43–46.]
- Yi TP, Shi JY, Ma LS, Wang HT, Yang L (2008). Bamboo Altas of China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [易同培, 史军义, 马丽莎, 王海涛, 杨林 (2008). 中国竹类图志. 科学出版社, 北京.]
- Yu ZX, Liao J, Lin XC, Zheng QY, Zhang JP, Qiu LH, Li ZQ, Xiao GM (1999). Ecological studies on communities of *Sinomanglietia glauca*. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 21(2), 73–77. (in Chinese with English abstract) [俞志雄, 廖军, 林新春, 郑庆衍, 张津平, 裘利洪, 李志强 (1999). 华木莲植物群落的生态学研究. *江西农业大学学报*, 21(2), 73–77.]
- Zhang J, Cao M (1995). Tropical forest vegetation of Xishuangbanna, SW China and its secondary changes, with special reference to some problems in local nature conservation. *Biological Conservation*, 73, 229–238.
- Zhou BZ, Fu MY (2004). Review on bamboos under ground rhizome-root system research. *Forest Research*, 17, 533–540. (in Chinese with English abstract) [周本智, 傅懋毅 (2004). 竹林地下鞭根系统研究进展. *林业科学研究*, 17, 533–540.]
- Zhou BZ, Fu MY, Xie JZ, Yang X, Li ZC (2005). Ecological functions of bamboo forest: Research and application. *Journal of Forestry Research*, 16, 143–147.

责任编辑: 刘 庆 责任编辑: 王 葳