

大熊猫栖息地亚高山针叶林结构和动态特征

申国珍¹, 李俊清², 蒋仕伟³

(1. 中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室, 北京 100093; 2. 北京林业大学资源与环境学院, 北京 100083;
3. 王朗国家级自然保护区, 四川 622550)

摘要:亚高山针叶林是大熊猫适宜的栖息环境, 其结构和动态规律严重影响大熊猫的生存和繁衍及其进化潜力的维持, 是恢复退化大熊猫栖息地的唯一科学依据。通过样方法和中心点四分法调查了大熊猫栖息地 4 个亚高山针叶林样地和该样地所在森林的 62 个林窗, 研究了该类森林的结构及其更新与大熊猫主食竹生长、林窗干扰的关系, 以期揭示亚高山针叶林的动态规律, 为大熊猫栖息地的恢复提供科学依据。研究结果表明: 岷江冷杉 *Abies faxoniana* 和紫果云杉 *Picea purpurea* 是亚高山针叶林的主体, 其所构成的森林是大熊猫重要的栖息环境。岷江冷杉种群年龄呈现连续分布格局, 而紫果云杉种群年龄呈间歇性分布, 其在 250~500 a 之间没有更新。该类森林中普遍存在着林窗干扰和更新现象, 90% 的林窗下分布有岷江冷杉和紫果云杉更新的幼苗、幼树和大树。但林窗内不同树种更新密度不同: 岷江冷杉更新幼苗、幼树和大树占有更新树种的 82.5%, 而紫果云杉和糙皮桦的更新幼苗、幼树和大树占 11.3%。岷江冷杉和紫果云杉的更新同时受林下大熊猫主食竹生长状况的影响: 主食竹盖度高, 更新树种幼苗、幼树的密度低, 即主食竹的生长抑制了岷江冷杉和紫果云杉的更新。

关键词:亚高山针叶林; 竹子; 林窗; 干扰

Structure and dynamics of subalpine forests in giant panda habitat

SHEN Guo-Zhen¹, LI Jun-Qing², JIANG Shi-Wei³ (1. Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Science, Beijing 100093, China; 2. College of Resources and Environment, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 3. Wanglang National Natural Reserve, Sichuan, 622550). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(6): 1294~1299.

Abstract: The structure and regeneration mechanism of subalpine forest, one of the most important habitats for Giant panda was determined by the abundance of understory bamboo and gap disturbance regime. Four sample plots ranged from 5000 m² to 4000 m² in size and sixty-two gaps were investigated through sample plot and Point-centred quarter Method to explore the forest characteristics and the relationships of forest regeneration with bamboo and gap disturbance in Wanglang Nature Reserve.

Abies faxoniana and *Picea purpurea* were the most abundant tree species in the forest. The density of *Abies faxoniana* was 2~8 times higher than those of *Picea purpurea*. The forests displayed continuous age distribution pattern or discontinuous pattern in the period of 250 and 500 years.

In three of the plots, non-regeneration of *Picea purpurea* lasted for more than 100 years in the past 550~600 years. Gap survey indicated the prevalence of a gap-phase mode of regeneration and canopy disturbance of *Abies faxoniana*, *Picea purpurea* and *Betula utilis*. Saplings, small and large seedling and trees regenerated in 90% of the gaps. Density of *Abies faxoniana* were the highest, with percentage of 82.5% compared with other tree such as *Picea purpurea* with 11.3% and *Betula Utilis* with 6.2%. The sapling and seedling densities of these trees were correlated with gap size ($P < 0.05$), and the correlation of *Abies faxoniana* with gap size was the highest ($r = 0.48$) followed by *Picea purpurea* ($r = 0.37$) and *Betula*

基金项目:中国科学院知识创新工程重要方向资助项目(KSCX2-SW-109);世界自然基金会(WWF)资助项目(0108)

收稿日期:2003-02-08;**修订日期:**2004-01-16

作者简介:申国珍(1973~),男,内蒙古呼和浩特人,博士,主要从事保护生物学和恢复生态学研究。E-mail:snj@ns.ibcas.ac.cn

Foundation item: This work was supported by the important directional item of CAS' knowledge innovation project (No. KSCX2-SW-109) and WWF (No. 0108)

Received date: 2003-02-08; **Accepted date:** 2004-01-16

Biography: SHEN Guo-Zhen, Ph. D., mainly engaged in conservation biology and restoration ecology. E-mail: sgz-rgf@sina.com, snj@ns.ibcas.ac.cn

utilis ($r=0.32$). The gaps, which had a density of 17.49 个/ hm^2 , turned over every 469 year, which meant 0.199/ hm^2 gaps were formed each year. Gap sized from 49 m^2 to 675 m^2 and mean size of the gaps was 26 m^2 .

In the meantime, the forest regeneration was determined by the growth competition between the bamboo and seedlings. The fact that low density of saplings and seedlings of trees when the bamboo cover is high indicated that bamboo growth impeded the forest regeneration process. The abundance of saplings and seedlings of *Abies faxoniana* in plot 1 and 3 with low bamboo density was 5~6 times higher than those of *Abies faxoniana* in plot 2 and 4 with high bamboo density, and the abundance of saplings and seedlings of *Picea purpurea* in plot 1 and 3 was 10 times those of *Picea purpurea* in plot 2 and 4. The density of *Abies faxoniana* seedlings was 20~40 times those of *Picea purpurea* in plot 1 and 3 with low bamboo cover, and the seedling density of *Abies faxoniana* was 6~9 times of those of *Picea purpurea* in plot 2 and 4 with high bamboo cover. These suggested that bamboo cover effected *Abies faxoniana* more than *Picea purpurea*. The life history traits of bamboo that it flowered intermittently and die-off periodically every few decades led to the synchronism of tree regeneration; in plot 1 and 3 with declining bamboo cover, the forest regeneration ability was high between last 100~140 years.

Key words: subalpine forests; bamboo; gap; regeneration; disturbance

文章编号:1000-0933(2004)06-1294-06 中图分类号:Q948,S718 文献标识码:A

大熊猫栖息地退化非常严重。近半个世纪以来,由于森林砍伐、铁路和公路的建设,以及不断增强的人类经济活动的影响,大熊猫栖息地已由原来的 50 000 多 km^2 减至现今的约 12 000 km^2 ,并一再被分割^[1]。自然保护区的建立在一定程度上对大熊猫的保护起到了一定的作用,但现阶段各大熊猫保护区都面临不同程度退化问题,且保护区面积太小,不能满足大熊猫种群进化潜力维持的需求^[2]。如何恢复保护区内和保护区之间(通过建立走廊带)退化的栖息地,使得野外大熊猫种群在更大的分布区内形成集合种群(metapopulation),保证和维持其自然进化潜力^[3],引起国内外关注。胡锦涛^[4,5]、秦自生^[6]、李承彪^[7]、Taylor^[8,9]、Reid^[10]、申国珍^[11~13]等人对大熊猫栖息地的特征、大熊猫对栖息地的选择、栖息地恢复指标等方面进行了研究,刘建国、欧阳志云、陈利顶^[1,14~16]等人从景观生态学方面对大熊猫栖息地破碎化指标及其空间格局进行了研究。大熊猫、主食竹和森林三者协同进化^[17]。恢复大熊猫退化的栖息地,不单单是大熊猫主食竹的恢复,而是按照栖息地本身特征及其自然演替规律来恢复大熊猫适宜的生存环境,恢复一种上层林木、主食竹、灌丛之间协调的森林环境。恢复栖息地,首先要清楚大熊猫适宜栖息地的结构和动态规律,本文通过样方和样线调查方法,研究了大熊猫适宜栖息地亚高山针叶林的结构及其动态特征,揭示大熊猫栖息地森林的动态规律,为退化栖息地的恢复提供理论依据。

1 研究地点概况

本研究是在王朗国家级自然保护区完成的。保护区位于四川省西北部的平武县,103°50'~104°58'E,31°59'~33°02'N,面积 32 297 hm^2 ,是我国最早建立的以保护大熊猫(*Ailuropodia melanoleuca David*)等珍稀动物为主的自然保护区之一。

本研究区域地处四川盆地西缘北段的岷山山系南部地带,区内山高谷深,海拔高度 23 00~4 980 m,V 形峡谷发育。气候上具有季风气候与高原气候间过渡的性质,属于丹巴-松潘半湿润气候区。总的特点是:温凉、湿润,降水量多,强度大且集中于夏秋季。年积温 857.8 $^{\circ}\text{C}$,年平均气温 2.26 $^{\circ}\text{C}$,最热月(8月)平均气温 12 $^{\circ}\text{C}$,最冷月(1月)平均气温 -7.2 $^{\circ}\text{C}$,年降水量 1088 mm。土壤以暗棕壤、棕壤和山地草甸土为主。土壤冻结天数超过 150 d。森林类型属于亚高山暗针叶林区,山地植被垂直变化明显,山体自下而上依次出现针阔混交林(23 00~2 650 m)、暗针叶林(2 650~3 200 m)、灌丛草甸(3 200~4 200 m)、流石滩植被和终年积雪(4 200 m 以上)。

海拔 2700~3200 m 之间的沟底冲积坡的森林保存较为完整,主要是以紫果云杉 *Picea purpurea*、岷江冷杉 *Abies faxoniana*、方枝柏 *Sabina saltuaria*、红桦 *Betula albosinensis*、糙皮桦 *Betula utilis* 等为主的针阔叶森林类型,构成了大熊猫最适宜的栖息环境及箭竹适生生境。林下竹种单一,仅缺苞箭竹 *Fargesia denudata* 一种,已于 1975 年大面积开花枯死,现正在恢复中。2700 m 以下的针叶林于 20 世纪 50 年代已基本采光,现在主要是阔叶林分布。

2 研究方法

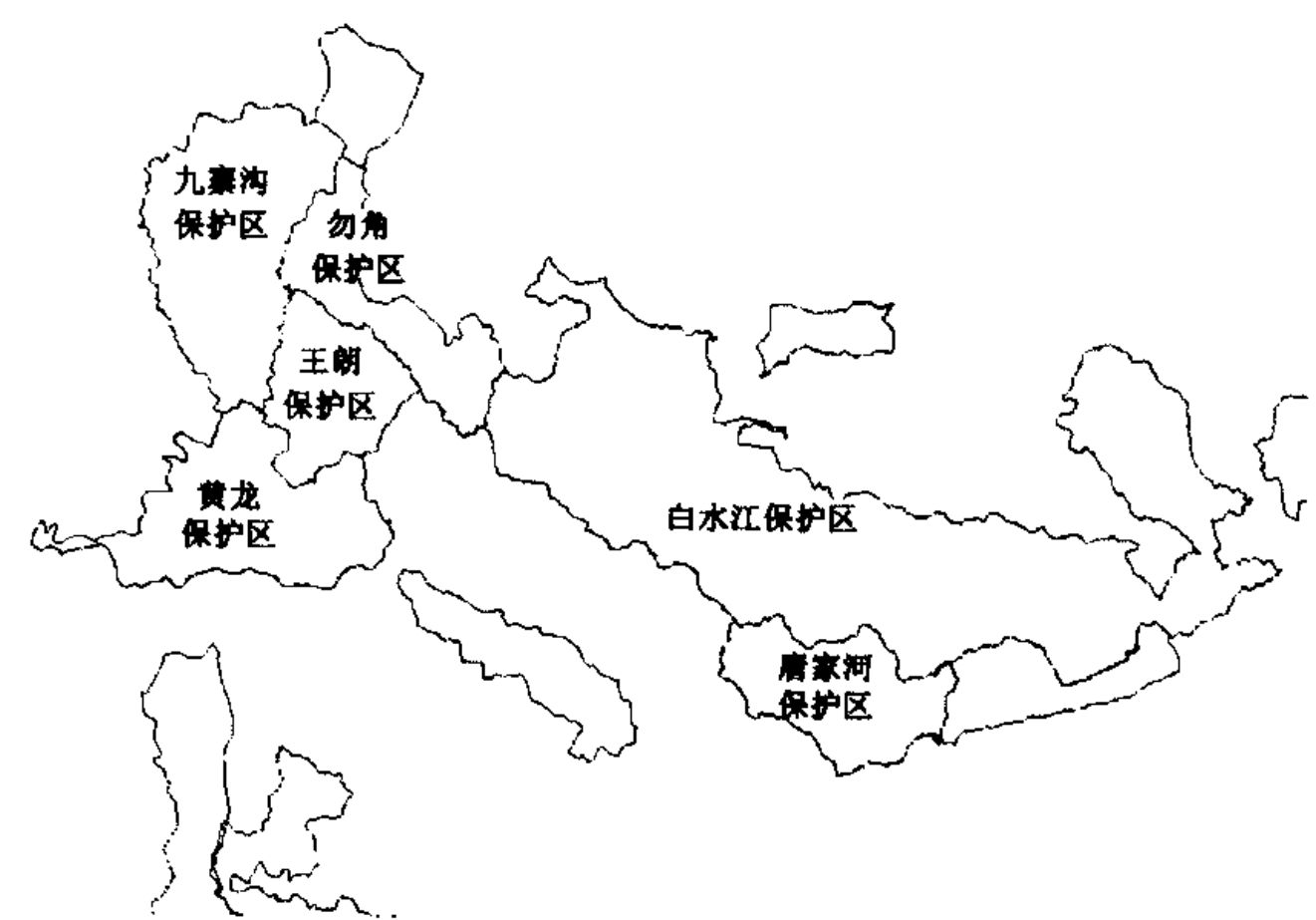


图 1 王朗保护区位置示意图

Fig. 1 The location of Wanglang Nature Reserve

(1)样方调查方法^[18] 岷江冷杉-紫果云杉林是王朗自然保护区典型的地带性植被,是大熊猫适宜的栖息环境,因此选择4个没有人为干扰痕迹的岷江冷杉-紫果云杉林作为研究对象。在四个不同地点设立4个样方(表1),将每个样方以5m的间距分割成邻接小样方。记录每个邻接小样方里大树($DBH > 5\text{ cm}$)的胸径和树高,幼树($DBH < 4\text{ cm}$,高 $> 1.4\text{ m}$)和幼苗($DBH > 0.2\text{ cm}$,高 $< 1.4\text{ m}$)的数量,高度大于1.4m灌木的株数,大树的残桩等。用生长锥钻取林地内大树髓心以估测其年龄。

(2)竹子的测量 在每个样地中随机设50个 $2\text{ m} \times 1\text{ m}$ 的小样方,测定每一小样方中竹子的高度、株数和盖度。邻接小样方中竹子的盖度按如下记录: $< 1\%$ 、 $1\% \sim 5\%$ 、 $5\% \sim 25\%$ 、 $25\% \sim 50\%$ 、 $50\% \sim 75\%$ 和 $> 75\%$ 。其中,样地2、4的竹子是1976年开花并死亡的,竹子盖度 $< 5\%$ 。为了探讨竹子和森林更新及其结构的关系,将样地2、4(竹子盖度 $< 5\%$)的数据同样地1、3(竹子盖度为68%)进行比较。同样,灌木的测量是在每个样地中随机布设50个 $2\text{ m} \times 1\text{ m}$ 的小样方,记录每一小样方中灌木的种类、株数和盖度。

表1 大熊猫栖息地调查样方属性表

Table 1 Attributes of sampled plots in Giant panda habitat

样方号 Plot No.	地点 Location	海拔高度 Elevation(m)	坡度 Slope(°)	坡向 Aspect(°)	样方面积 Plot area (m ²)	邻接小样方面积 Size of sub-plot(m ²)
1	牧羊场 Muyangchang	2480	2	78	50×100	5×5
2	大窝凼 Dawodang	2990	20	126	50×80	5×5
3	竹根岔 Zhugengcha	3020	3	78	50×100	5×5
4	铁板房 Tiebanfang	2890	14	236	50×100	5×5

(3)林窗调查方法 为了探讨林窗干扰和森林更新的关系,研究了岷江冷杉-紫果云杉林的62个林窗的属性。在岷江冷杉-紫果云杉林中随机布设17条样线,样线垂直于等高线方向布置,长为125m,并利用点四分法对样线进行调查,对样线上出现的林窗大小进行测量。文中所测林窗为林窗制造者与周围林冠树种基部所构成的空间^[19,20],测量时记录林窗内所有木本植物的名称、高度和胸径,同时调查更新状况。测量林窗的最大直径长度并记为 L 及与之垂直的最大直径长度 W ,并假设林窗形状为一椭圆形,以公式 $A = \pi LW/4$ 计算其面积。

3 结果与分析

3.1 大熊猫栖息地森林群落多样地特征分析

4个样地是岷江冷杉、紫果云杉林,是四川盆地西缘山地大面积亚高山针叶林的主要类型^[21]。群落外貌整齐,分层明显。乔木层以紫果云杉或岷江冷杉单种组成纯林。岷江冷杉、紫果云杉在林地中占优势,其大树($DBH > 5.0\text{ cm}$)树干所占比例分别为77%(63%~86%)、80%(69%~100%)。大部分岷江冷杉都小于250a,很少有大于350a的岷江冷杉出现(表2)。岷江冷杉种群年龄结构呈现连续分布格局:在40~250a的20a的各龄级中均有分布,呈连续更新趋势。紫果云杉的年龄为350~600a,其种群年龄结构呈现间歇性分布格局:在250~500a之间有40a的间隙中没有更新,在550~600a之间有100a的时间内没有更新。

表2 样方主要乔木树种数量特征

Table 2 Characteristics of trees in plots

样方 Plot	糙皮桦 ^①			岷江冷杉 ^②			紫果云杉 ^③			方枝柏 ^④			
	D(cm)	A(a)	n	D(cm)	A(a)	n	D(cm)	A(a)	n	D(cm)	A(a)	n	
1	Min	4	33	19	4.3	43	131	4	38	66	5.3	46	37
	Max	16.2	111	19	65.8	375	131	91.2	466	66	46.3	265	37
	x/n	7.79	60.95	19	30.82	155.62	131	34.08	160.2	66	10.99	145.32	37
	S. D.	3.71	24.08		12.25	50.04		17.38	69.9		7.19	39.08	
2	Min	6.5	31	6	7.2	52	44	12	98	21			
	Max	29	124	6	95.6	455	44	120	491	21			
	x/n	14.02	67.83	6	38.17	148.41	44	60.92	259.67	21			
	S. D.	9.38	33.61		22.65	75.74		30.68	135.09				
3	Min	4.1	28	6	4.2	24	128	16	70	36	4.4	73	2
	Max	21.3	91	6	62.8	358	128	98.2	616	36	8	80	2
	x/n	10.55	68.5	6	30.04	133.44	128	57.33	289.23	36	6.2	76.5	2
	S. D.	5.92	23.24		16.14	55.11		26.49	196.08		2.55	4	
4	Min	4.2	21	10	4.8	22	79	11.9	89	13	50.5	480	1
	Max	25.2	210	10	78.3	465	79	74.5	555	13	50.5	480	1
	x/n	14.54	108.7	10	41.71	180.61	79	53.92	339.38	13	50.5	480	1
	S. D.	6.03	56.46		18.42	90.97		23.93	152.82				

① *Betula Utilis*; ② *Abies faxoniana*; ③ *Picea Purpurea*; ④ *Sabina saltuaria*; D: 胸径; A: 年龄

灌木层不甚发育,种类较少。常见种类有秀丽莓 *Rubus amabilis*(重要值为43)、美花铁线莲 *Clematis potaninii*(重要值为27)、陇塞忍冬 *Lonicera tangutica*(重要值为24)、紫花卫矛 *Eunymus porphyreus*(重要值为16)、柳叶忍冬 *Lonicera lanceolata*(重

要值为 13)、川滇长尾槭 *Acer caudatum* (重要值为 12)、红花蔷薇 *Rosa moyesii* (重要值为 7) 等。其中, 样地 1、3 林下缺苞箭竹 (*Fargesia denudata*) 盖度小于 5%, 灌木密度为 1312 株/hm², 灌木种类为 29 种; 而样地 2、4 缺苞箭竹盖度为 68%, 灌木密度为 390 株/hm², 灌木种类为 23 种, 即缺苞箭竹盖度大, 灌木株数密度和种类比较小(表 3, 4)。

林下潮湿阴暗, 生长着大量苔藓植物。林下有倒木、倒丘和倒坑等典型老龄林特征指示物, 倒木形成林窗现象非常普遍。

表 3 样方灌木数量特征统计

Table 3 Numbers and important value of shrubs in plots

物种 Species	样方 1 Plot 1		样方 2 plot 2		样方 3 Plot 3		样方 4 Plot 4	
	N	IV	N	IV	N	IV	N	IV
美花铁线莲 <i>Clematis potaninii</i>	189	48.23	6	9.7	151	43.28	5	7.27
陇塞忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	50	20.04	10	10.82	116	37.36	39	29.45
金花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	4	2.23	0	0	41	14.35	4	4.81
紫花卫矛 <i>Eunymus porphyreus</i>	48	15.95	9	11.47	122	30.76	4	4.81
苞叶杜鹃 <i>Rhododendron bracteatum</i>	27	5.73	0	0	1	0.73	0	0
岷江冷杉 <i>Abies faxonina</i>	13	6.84	5	9.11	31	13.98	6	8.73
秀丽莓 <i>Rubus amabilis</i>	166	42.56	68	64.69	73	20.39	64	44.61
甘青茶藨 <i>Ribes meyeri</i>	1	0.69	14	16.88	11	3.41	2	1.9
柳叶忍冬 <i>Lonicera lanceolata</i>	13	6.84	5	9.11	27	10.48	25	26.26
菰帽悬钩子 <i>Rubus pileatus</i>	0	0	0	0	7	2.22	5	7.27
白桦 <i>Betula platyphlla</i>	9	4.61	0	0	1	0.73	10	8.48
红花蔷薇 <i>Rosa moyesii</i>	33	10.43	3	4.23	23	6.98	7	5.13
华西忍冬 <i>Lonicera tatsienensis</i>	10	2.6	0	0	3	1.04	1	1.45
峨眉蔷薇 <i>Rosa omeiensis</i>	0	0	2	3.65	5	1.92	1	1.45
冰川茶藨 <i>Ribes glaciale</i>	2	1.39	5	7.88	29	6.74	3	2.34
红毛五加 <i>Acanthopanax giraldii</i>	33	8.27	15	15	2	0.88	0	0
西南樱桃 <i>Prunus pilosiuscula</i>	6	3.62	4	7.29	2	1.46	0	0
皂柳 <i>Salix wallichiana</i>	0	0	0	0	3	1.04	1	1.45
陕甘花楸 <i>Sorbus koehneana</i>	4	1.69	3	4.23	6	1.49	1	1.45
方枝柏 <i>Sabina saltuaria</i>	3	1.54	0	0	1	0.73	0	0
川滇长尾槭 <i>Acer caudatum</i>	21	7.52	17	18.64			25	24.24
南方六道木 <i>Abelia dielsii</i>	4	0.61	0	0	—	—	9	9.05
细齿稠李 <i>Madenia hypoluca</i>	0	0	4	7.29	—	—	1	1.45
挂苦绣球 <i>Hydrangea xanthoneura</i>	0	0	—	—	—	—	12	8.36
巴东小檗 <i>Berberis henryana</i>	12	5.07	—	—	—	—	—	—
云南山梅花 <i>Philadelphus delavayi</i>	4	1.15	—	—	—	—	—	—
干萼忍冬 <i>Lonicera deflexicalyx</i>	1	0.69	—	—	—	—	—	—
云锦杜鹃 <i>Rhododendron faithae</i>	1	0.69	—	—	—	—	—	—
干萼忍冬 <i>Lonicera deflexicalyx</i>	3	1	—	—	—	—	—	—
合计 Total	657	200	170	200	655	200	225	200

N: 数量 Number; IV: 重要值 Important value

3.2 竹子和森林更新关系

本研究所调查的 4 个样地中岷江冷杉和紫果云杉是优势种。同一个样地中, 岷江冷杉的大树密度是紫果云杉大树密度的 2~8 倍(表 5)。大熊猫主食竹-缺苞箭竹盖度大的样地 2 和 4, 岷江冷杉和紫果云杉幼树的数量很小, 明显低于样地 1、3(表 5)。这是因为大熊猫主食竹的生长限制了树木幼苗的更新和补充的进程。样地 1 和 3 林下竹子盖度小(盖度 < 5%), 岷江冷杉和紫果云杉幼苗、幼树的丰富度分别是竹子盖度大的样地 2 和 4(盖度为 68%) 幼苗、幼树丰富度的 5~6 倍和 10 倍。竹子密度大的林地中, 尽管林冠层有大量岷江冷杉和紫果云杉分布, 但其幼树密度小于 10 株/hm²。那就是说, 同等条件下竹子对岷江冷杉更新的影响要比对紫果云杉更新的影响显著。在竹子盖度小的样地 1 和 3 内, 岷江冷杉幼苗密度大约是紫果云杉幼苗密度的 20~40 倍, 而在竹子盖度大的样地 2 和 4 内, 岷江冷杉的幼苗密度则是紫果云杉幼苗密度的 6~9 倍(表 5)。

3.3 林窗干扰和森林更新

林窗调查结果显示, 该类森林中普遍存在着林窗干扰现象。林地中穿行 2125 m 的线路上共出现了 62 个林窗, 即每 100 m 的线路上平均会遇到 2.918 个林窗, 平均每年有 0.199/hm² 个林窗形成。林窗的平均大小是 226 m² (49~675 m²)。在所调查的 62 个林窗中, 90% 的林窗下都有岷江冷杉、紫果云杉和糙皮桦幼苗、幼树和大树的分布。但不同树种在林窗下的更新密度不同: 岷江冷杉的幼苗、幼树和大树占林窗下所有更新树种的 82.5%, 而紫果云杉和糙皮桦的幼苗、幼树和大树的更新密度仅占

11.3%和6.2%。其中,岷江冷杉和紫果云杉幼苗、幼树和大树密度同林窗面积呈正相关关系($P < 0.05$),相关系数高达86%。

4 讨论

森林的组成、结构和斑块的大小与其干扰历史有关,而这些干扰又促进了森林的更新和补充过程^[22,23]。王朗自然保护区亚高山针叶林的组成、结构与其干扰历史相关^[13]。树木的风倒、掘根和折干等干扰现象促进了树木的更新,而树木对这些干扰的反应因干扰的种类、大小和竹子的生长状况而不同。

大熊猫栖息地的林窗干扰影响森林的结构及其更新格局^[13]。亚高山针叶林的更新是在一棵或几棵林冠树种死亡而形成的林窗内进行的,林窗更新使森林组成能够得以维持。但不同树种更新格局不同,糙皮桦在面积大于400 m²的林窗内更新最好,因为该树种是非耐阴树种,种子产量大,且种子重量轻,容易远距离传播;紫果云杉是耐阴树种,其在林窗内更新不好。不同物种,其寿命和死亡率不同,这种特性又补偿了一些物种因更新能力差而被其它物种替代的可能性。比如在研究样地中,岷江冷杉幼苗、幼树的丰富度是紫果云杉幼苗、幼树的2~5倍,即紫果云杉有被岷江冷杉取代的可能性。但同时,紫果云杉死亡个体数同存活个体数的比例(9.7%)低于岷江冷杉死亡个体数同存活个体数的比例(13.1%),即紫果云杉的寿命长、死亡率低,这种特性补偿了其因更新慢而补充慢的缺点,从而抑制了被繁殖能力强的岷江冷杉取代的可能性。岷江冷杉和紫果云杉不同的繁殖力和死亡率意味着一种亚高山针叶林里这两个物种能够共生的机制。

岷江冷杉、紫果云杉、红桦和糙皮桦的幼苗、幼树和小树在林下里呈集群分布格局,集群的尺度与观察到的林窗的大小基本一致^[13],这说明在王朗自然保护区的亚高山针叶林的更新过程中,林窗更新模式占绝对优势。不同树种其幼苗、幼树集群尺度不同。糙皮桦的幼苗、幼树和集群尺度大于或等于岷江冷杉幼苗、幼树集群尺度。可见同岷江冷杉相比,糙皮桦在大林窗内才能更新。糙皮桦的更新能力比比岷江冷杉、紫果云杉的更新能力强。这是因为糙皮桦不耐阴、寿命短、种子产量大、种子轻而易于传播、生长速度快的特点的原因。这些生活史特点使糙皮桦更容易占据大林窗,同时阻碍其它长寿命物种的替换。王朗自然保护区的岷江冷杉和糙皮桦能够共生,可能就是因为它们能够占据不同大小的林窗而能够各自良好更新的缘故。

表5 主要树种幼苗、幼树密度、大树(DBH>5.0cm)与竹子盖度关系(株/hm²)

Table 5 The relationship between density of seedlings, saplings and tree (DBH>5.0cm) and bamboo cover

样地号 Plot No.	主食竹盖度(%) B. Cover(%)	幼苗 Seedling			幼树 Sapling			大树 Tree					
		Abfa	Pipu	Acer	Sasa	Abfa	Pipu	Acer	Sasa	Abfa	Pipu	Acer	Sasa
1	2	667	38	115	48	42	2	24	44	276	136	42	72
2	74	143	25	537	3	9	0	0	6	140	33	15	0
3	5	811	19	5	2	84	0	2	6	290	74	16	6
4	62	111	15	483	2	4	0	112	0	188	24	22	2

* 幼苗 Seedling: DBH>0.2 cm, h<1.4 m; 幼树 sapling: DBH<4 cm, h>1.4 m; Abfa 岷江冷杉; Pipu 紫果云杉; Acer 川滇长尾槭; Sasa 方枝柏

王朗自然保护区大熊猫栖息地森林的更新格局受林窗干扰影响的同时也受林下竹子同树木幼苗生长竞争的影响^[13]。竹子的生长抑制了林下森林的更新,竹子密的地方林下树木的幼苗和幼树少,这种情况尤其在林窗下最明显。总之,竹子的密集生长减慢了树木填充林窗的进程而形成开阔的林地。但是,树木幼苗、幼树在竹子周期性大面积死亡后会迅速更新而填充林窗。

林窗干扰严重影响着大熊猫栖息地亚高山针叶林的组成和结构及其动态过程。但是,栖息地森林的组成和结构及其动态过程不单单受干扰特性和物种生活史相互作用的驱动^[24,25],同时也是树种幼苗、幼树同竹子生长竞争以及竹子自身周期性生长规律共同驱动的结果。也正是这些作用,使得大熊猫适宜栖息地始终能够维持一种上层林木、主食竹、灌丛之间协调的森林环

表4 竹子数量特征

Table 4 Characteristics of bamboo in plots

样方 Plot	数量特征 Characteristics	最小值 Min	最大值 Max	均值 X/n	标准差 S. D.
2	竹子盖度 Bamboo cover(%)	4	79	74	1.173
	竹子密度 Bamboo density(n/m ²)	5	305	66.000	51.315
	竹子高度 Bamboo height(m)	1.19	4.8	3.069	0.647
4	竹子盖度 Bamboo cover(%)	15	81	62	0.949
	竹子密度 Bamboo density(n/m ²)	9	179	97.596	46.328
	竹子高度 Bamboo height(m)	1.5	3.8	2.493	0.536

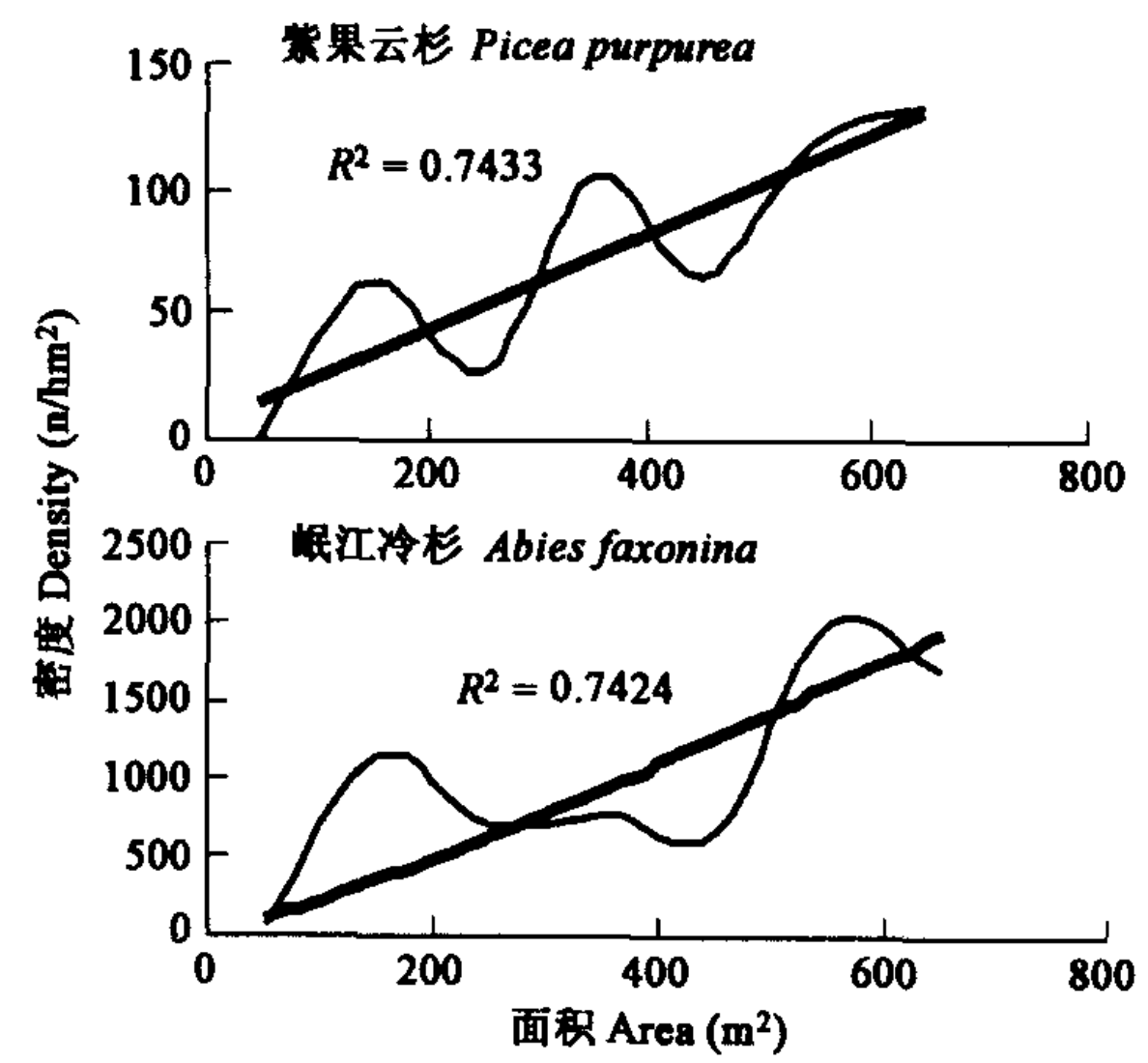


图2 林窗下岷江冷杉、紫果云杉更新密度和林窗面积关系

Fig. 2 The relationship between the areas of gaps and the regeneration density of *Abies faxoniana* and *Picea purpurea*

境,为大熊猫这个古老物种的生存和繁衍提供庇护所。

References:

- [1] Hu J C. *Research on the Giant Panda*. Shanghai: Shanghai Scientific and Technological Education Publishing House, 2001.
- [2] Liu J G. Ecological degradation in projected areas: the case of Wolong Nature Reserve for Giant pandas. *Science*, 2001, **292**:98~101.
- [3] Pan W S, Lu Z. *A Chance for Lasting Survival*. Beijing: Beijing University Press, 2001.
- [4] Hu J C. *Advance of Biological Study of Giant Panda*. Chengdu: Chengdu Science and Technology Press, 1990.
- [5] Hu J C. Situation and Protection of Giant Panda Population. *Journal of Sichuan Normal University*, 2001, **21**(1):5~11.
- [6] Qing Z S and Taylor A H. *Dynamics and Succession of Forests and Bamboo in Wolong Giant Panda Habitat*. Beijing: Chinese Forestry Press, 1993.
- [7] Li C B. *Study of Food Bamboo of Giant Panda*. Guiyang: Guizhou Science and Technology Press, 1997.
- [8] Taylor A H & Qin Z S. *Tree replacement patterns in subalpine Abies-Betula forests in the Wolong Natural Reserve*, Sichuan, China. *Vegetatio*, 1988b, **78**:141~149.
- [9] Taylor A H & Q Z S. Structure and composition of selective cut and uncut *Abies-Tsuga* in the Wolong Natural Reserve, and implication for giant panda conservation in China. *Biological Conservation*, 1989, **47**:83~108.
- [10] Reid D, Hu J C. Giant panda selection between *Bashania fangiana* bamboo habitats in Wolong Reserve, Sichuan, China. *Chinese J. of Applied Ecology*, 1991, **28**:228~243.
- [11] Shen G Z, Li J Q, Zhang M R. Suggestion for the Restoration of Degraded Ecosystem in Giant Panda Habitat. *Journal of Inner Mongolia University*, 2002, **23**(1):36~40.
- [12] Shen G Z, Li J Q, et al. Indicators for Giant Panda Habitat Degradation and Restoration. *Journal of Beijing Forestry University*, 2002, **24**(4):1~5.
- [13] Shen G Z, Li J Q, et al. Disturbance and Structure of Subalpine Forests in Giant Panda Habitats. *Journal of Beijing Forestry University*, 2002, **24**(5/6):115~119.
- [14] Ouyang Z Y, Li Z X, et al. The Recovery Process of Giant Panda Habitat in Wolong Nature Reserve, Sichuan China. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(11):1840~1849.
- [15] Ouyang Z Y, Liu J G, ZHANG H M. Study of Community Structure of Giant Panda Habitat in Wolong. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, **20**(3):458~462.
- [16] Chen L D, Liu X H. Habitat Fragmentation of Giant Panda in Wolong Nature Reserve, Sichuan China. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, **19**(3):291~297.
- [17] Yi T P. Classification and distribution of Bamboo for Giant Panda. *Bamboo Research*, 1985, **4**(1):11~27.
- [18] Taylor A H & Qin Z S. Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan, China. *Journal of Ecology*, 1988a, **76**, 1204~1218.
- [19] Wu N. Dynamics of forest gaps in subalpine coniferous forests on the eastern slope of Gongga mountain. *Acta Phytocologica Sinica*, 1999, **23**(3):228~237.
- [20] Zang R G, Liu J Y. *Gap Dynamics and Forest Biodiversity*. Beijing: Chinese Forestry Press, 1999.
- [21] Liu Q. *Ecological research on subalpine coniferous forests in China*. Chengdu: Sichuan University Press, 2002.
- [22] Payette S, et al. Disturbance regime of a cold temperate forest as deduced from tree-ring patterns: the Tantara Ecological Reserve, Quebec. *Can. J. For. Res.*, 1990, **20**:1221~1241.
- [23] Glenn-Lewin D D, Peet R K & Veblen T T. *Plant succession theory and prediction*, Chapman & Hall, New York, 1992.
- [24] Veblen T T. Structure and dynamics of *Nothofagus* forests near timberline in south-central Chile. *Ecology*, 1978, **60**(5):937~945.
- [25] Liu J F, Hong W. Time Series Model of Age and DBH of Geshikao. *Acta Phytocologica Sinica*, 1999, **23**(3):283~288.

参考文献:

- [1] 胡锦矗. 大熊猫的研究. 上海:上海科技教育出版社, 2001.
- [3] 潘文石, 吕植. 继续生存的机会. 北京:北京大学出版社, 2001.
- [4] 胡锦矗. 大熊猫生物科学研究与进展. 成都:成都科学技术出版社, 1990.
- [5] 胡锦矗. 大熊猫的种群现状与保护. 四川师范大学学报, 2001, **21**(1):5~11.
- [6] 秦自生, 艾伦. 泰勒著. 卧龙大熊猫生态环境的竹子与森林动态演替. 北京:中国林业出版社, 1993.
- [7] 李承彪主编. 大熊猫主食竹研究. 贵阳:贵州科技出版社, 1997.
- [10] Reid D, 胡锦矗. 卧龙自然保护区大熊猫对冷箭竹的选择研究. 应用生态学报, 1991, **28**:228~243.
- [11] 申国珍, 李俊清, 张明如. 大熊猫栖息地退化生态系统恢复与重建探讨. 内蒙古农业大学学报, 2002, **23**(1):36~40.
- [12] 申国珍, 李俊清, 任艳林, 等. 大熊猫栖息地退化和恢复标准指标体系研究. 北京林业大学学报, 2002, **24**(4):1~5.
- [13] 申国珍, 李俊清, 马宇飞, 等. 大熊猫栖息地亚高山针叶林结构和干扰关系研究. 北京林业大学学报, 2002, **24**(5/6):115~119.
- [14] 欧阳志云, 李振新, 刘建国. 卧龙自然保护区大熊猫生境恢复过程的研究. 生态学报, 2002, **22**(11):1840~1849.
- [15] 欧阳志云, 刘建国, 张和民. 卧龙大熊猫生境的群落结构研究. 生态学报, 2000, **20**(3):458~462.
- [16] 陈利顶, 刘雪华. 卧龙自然保护区大熊猫生境破碎化研究. 生态学报, 1999, **9**(3):291~297.
- [17] 易同培. 大熊猫主食竹的分类和分布(一). 竹子研究汇刊, 1985, **4**(1):11~27.
- [19] 吴宁. 贡嘎山东坡亚高山针叶林的林窗动态研究. 植物生态学报, 1999, **23**(3):228~237.
- [20] 臧润国, 刘静艳. 林隙动态与森林生物多样性. 北京:中国林业出版社, 1999.
- [21] 刘庆. 亚高山针叶林生态学研究. 成都:四川大学出版社, 2002.
- [25] 刘金福, 洪伟. 格氏栲种群个体年龄与胸径的时间序列模型研究. 植物生态学报, 1999, **23**(3):283~288.