

野化培训大熊猫采食和人为砍伐对 拐棍竹无性系种群更新的影响

周世强, 黄金燕, 张亚辉, 李仁贵, 李德生, 张和民*

(中国保护大熊猫研究中心, 濒危动物繁殖与保护遗传四川省重点实验室, 四川卧龙 623006)

摘要: 亚高山竹类占据着野生大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca*) 食物组分的 99%, 竹子的生命周期与大熊猫的生活史密切相关, 竹子的更新和生长直接影响着大熊猫的生存与保护。为了弄清大熊猫的采食利用和人为砍伐是否促进或制约竹子的繁殖更新, 应用样方法、定位观察法, 连续研究了卧龙自然保护区大熊猫栖息地内野化培训大熊猫采食、人为砍伐和对照样方中拐棍竹无性系种群的更新动态。结果表明, 在相同种群数量和环境条件的基础上 ($p > 0.05$), 被大熊猫采食竹子的比例为 67.07%, 致死率 29.07%; 人为砍伐竹子的比例为 65.67%, 致死率 46.68%, 可见与大熊猫采食相比, 砍伐更为影响拐棍竹种群的生存。从出笋数量来看, 不同处理方式有利于拐棍竹无性系种群的更新 ($p < 0.05$), 尤其是人为砍伐措施大大提高了竹子的出笋率, 但人为砍伐样方的竹笋质量 (地径和株高生长) 却远低于大熊猫采食和对照样方, 未能达到大熊猫觅食的选择利用标准。不同年份之间, 各种处理方式下的拐棍竹出笋数量波动较大 ($p = 0.006 \sim 0.035$), 并随着恢复时间的延长, 逐渐趋于相似 (2007, $p = 0.825$)。不同处理方式之间, 拐棍竹无性系种群的年补充率, 各年份均具有显著性差异 ($p < 0.05$, 除 2007 年外), 年死亡率仅 2003 年和 2004 年有明显的差异 ($p < 0.05$), 2005 ~ 2007 年均不显著 ($p > 0.05$)。拐棍竹无性系种群的年补充率与年死亡率之间表现出年补充率 > 年死亡率的格局 ($p < 0.05$), 唯有大熊猫采食样方的 2004 年和 2005 年、人为砍伐和对照样方的 2005 年的年死亡率略高于年补充率 ($p > 0.05$), 这表明拐棍竹无性系种群对大熊猫采食和人为砍伐具有无性系整合的补偿效应。

关键词: 拐棍竹; 无性系; 种群; 大熊猫; 采食; 砍伐; 更新动态; 野化培训; 卧龙自然保护区

文章编号: 1000-0933 (2009)09-4804-11 中图分类号: Q143, Q958 文献标识码: A

The effects of wildness training giant pandas grazing and artificial harvesting on the regeneration of umbrella bamboo (*Fargesia robusta*) clone population

ZHOU Shi-Qiang, HUANG Jin-Yan, ZHANG Ya-Hui, Li Ren-Gui, LI De-Sheng, ZHANG He-Min*

China Conservation and Research Center for the Giant Panda, Key Laboratory for Reproduction and Conservation Genetics of Endangered Wildlife of Sichuan Province, Wolong, Sichuan Province 623006, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(9): 4804 ~ 4814.

Abstract: 99% of the giant panda's (*Ailuropoda melanoleuca*) diet consists of the subalpine bamboo species. Thus, the life span of the giant panda is directly related to the life span of the bamboo it feeds upon. The regeneration of bamboo is linked directly to the giant panda's survival and conservation. Our goal was to find out whether giant panda grazing or human harvesting would best promote clonal regeneration of bamboo. From 2003 to 2007, using the plot sample and positioning observation methods, clonal regeneration of umbrella bamboo (*Fargesia robusta*) was studied in the Wolong Natural Reserve of China. Three types of plots were located in the reserve: grazed (bamboo in the wild training enclosure from July 2003 to Sept. 2004), harvested (bamboo cut in the spring of 2004), and control. Results showed that under similar demographic and environmental conditions ($p > 0.05$), the grazing and death rates of bamboo for the grazed plot

基金项目: 中国保护大熊猫研究中心大熊猫俱乐部资助项目 (GP2004-09)

收稿日期: 2009-01-14; **修订日期:** 2009-02-26

致谢: 美国密西根州立大学刘伟先生对本文写作给予帮助, 圣地亚哥动物园 Jennifer Keating 女士润色英文摘要, 特此感谢。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wolong_zhm@126.com

were 67.07% and 29.07%; vs. the harvested plot of 65.67% and 46.68%. Compared to giant panda grazing, harvesting strongly restricted the viability of the umbrella bamboo population. The result of analysis on the bamboo shoots indicated that grazing and harvesting promoted the shooting rate of umbrella bamboo ($p < 0.05$). The quality of bamboo shoots (length and diameter) in the harvested plots was no better than that of the grazed and control plots ($p < 0.05$), and giant pandas were inclined to feed on the bamboo shoots in the harvested plots ($p < 0.05$). The fecundity of the bamboo shoots varied over the years in the grazed and harvested plots ($p = 0.006 - 0.035$). After a long period of renewal, the densities of the bamboo shoots converged in all plots. Apart from 2007, annual culm recruitment of the umbrella bamboo clone population was significantly different among the three plot types from 2003 - 2006 ($p < 0.05$). Annual culm mortality was significantly different among the three plot types during 2003 and 2004 ($p < 0.05$), but no significance from 2005 to 2007. In the grazed and harvested plots, the mortality rate was significantly lower than the recruitment rate in 2003, 2004, 2006, and 2007 ($p < 0.05$). However, the mortality rate of the grazed plot in 2004 and 2005 along with the harvested and control plots in 2005 showed an increase in the recruitment rate. There was no significant difference between the recruitment and mortality rates ($p > 0.05$). Overall, both grazing and harvesting measures had the potential to improve the umbrella bamboo fecundity, and results suggested that clonal regeneration of umbrella bamboo was actively affected by giant panda grazing and proper harvesting.

Key Words: Umbrella bamboo (*Fargesia robusta*); clone; population; Giant Panda (*Ailuropoda melanoleuca*); grazing; harvesting; regeneration dynamic; wildness training; Wolong Nature Reserve

亚高山竹类是决定野生大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca*) 种群生存繁衍的外部因素之一,它们占据着大熊猫食物构成的 99% 以上,并为该物种提供了最为适应的栖息环境^[1,2]。因此,大熊猫的生活史与竹类的生命周期密切相关,竹子的更新直接影响着大熊猫的生存与保护,比如 20 世纪七八十年代,由于邛崃山系和岷山山系竹子的大面积开花枯死造成野生大熊猫部分老弱病残个体因食物短缺而死亡,以及对其他幸存大熊猫的觅食策略和移动格局的影响^[3-6]。中外科技人员广泛研究了大熊猫栖息地的森林更新格局^[5,7-9],生物多样性特征^[10],岛屿化生境和竹类对大熊猫的影响^[11,12],以及主食竹的种群结构、动态、种子萌发、生存和生长发育特性及影响因素等^[5,9,13-15]。然而,很少有人分析大熊猫的采食利用对竹子繁殖更新和生长发育的影响,目前仅见有在秦岭地区对秦岭箭竹 (*Fargesia qinlingensis*) 在大熊猫采食和人工模拟状态下无性系更新的研究^[16]。

随着圈养大熊猫“三难”问题的突破,圈养大熊猫的繁殖、育幼和生存能力等得到很大提高,圈养种群数量逐年增大^[17,18],从而,导致圈养大熊猫对竹子的需求增加,同时直接砍伐不仅对野生竹类的生长发育具有影响,而且一方面干扰了野生大熊猫的栖息地,另一方面造成了森林植被的水土流失。为了缓解圈养种群增加对野生竹子的砍伐压力,恢复退耕后的栖息地,建立人工竹子基地势在必行,而且卧龙特区在 2002 年春季已人工营造了 80hm² 竹林,现已郁闭成林^[19]。那么,人为砍伐对野生竹类的影响如何? 怎样适度砍伐才能促进野生和栽培竹林的持续利用? 目前还缺乏对上述问题的研究报道^[16]。

拐棍竹 (*Fargesia robusta*) 系禾本科竹亚科箭竹属植物,多年生,一次性开花枯死,又从种子进行繁殖更新的无性系木质草本植物,是卧龙自然保护区及其周边地区野生大熊猫的主食竹种之一^[1,2,9,20]。卧龙自然保护区野生大熊猫主要采食拐棍竹的竹笋、幼竹和成竹的竹秆、枝叶,常于发情交配后的 5~6 月份和冬季下移至海拔较低的拐棍竹林中进行觅食,因而,拐棍竹的更新对于雌性受孕大熊猫的妊娠和育幼起着关键的作用,也是大熊猫季节性垂直迁徙的机制所在^[1,2,21]。

本文主要研究的目的在于了解拐棍竹无性系种群对大熊猫采食和人为砍伐的更新响应策略。为此,利用进行圈养大熊猫野化培训的受控实验条件,对野化培训圈内、圈外分布的拐棍竹,分别布设固定样方,2003~2007 年连续 5 年 7 次调查大熊猫利用后、人为砍伐后以及对照样地的竹子新笋数量和生长发育指数,并进行

了统计分析, 以期为圈养大熊猫的竹子基地建设(如竹子采伐作业、竹林人工抚育等)和野生竹林的保护管理提供参考。

1 实验概况

1.1 实验样地的自然地理特征

大熊猫野化培训圈修建于 2003 年, 位于四川省卧龙国家级自然保护区中国保护大熊猫研究中心的东南部($103^{\circ}13'28'' \sim 103^{\circ}13'51''\text{E}$, $31^{\circ}4'20'' \sim 31^{\circ}4'42''\text{N}$), 面积大约 27000m^2 , 海拔高度 $2070 \sim 2140\text{m}$, 平均坡度 $20 \sim 30^{\circ}$, 坡向西北坡(图 1)。据对 2003 年 7 月~2004 年 9 月的气象数据统计, 平均最高气温 15°C , 平均最低气温 4.77°C , 1 月份平均最高气温 $(6.45 \pm 0.68)^{\circ}\text{C}$, 最低气温 $(-5 \pm 0.39)^{\circ}\text{C}$, 7 月份平均最高气温 $(22.20 \pm 0.63)^{\circ}\text{C}$, 最低气温 $(12.70 \pm 0.40)^{\circ}\text{C}$, 空气相对湿度达 95% 以上。培训圈的土壤类型为山地棕壤^[22]。

野化培训圈内主要分布有拐棍竹和短锥玉山竹(*Yushania brevipaniculata*)两种大熊猫主食竹种, 拐棍竹占竹林面积的 95% 以上^[23]。其植被类型为以野核桃(*Juglans cathayensis*)、红麸杨(*Rhus punjabensis* var. *sinica*)、华西枫杨(*Pterocarya insignis*)、连香树(*Cercidiphyllum japonicum*)、扇叶槭(*Acer flabellatum*)、五裂槭(*A. oliverianum*)、大翅色木槭(*Acer mono* Var. *maeropterum*)、长序稠李(*Prunus brachypoda* Var. *seudossiori*)、槐树(*Sophora japonica*)等植物为优势成分构成的落叶阔叶林, 混生有少量人工栽培的麦吊云杉(*Picea brachytyla*), 是卧龙野生大熊猫的最佳栖息地(落叶阔叶林、针阔混交林和亚高山暗针叶林)之一^[24,25]。

对照样地和人为砍伐样地均位于与野化培训圈的林分结构、植物组分相同以及海拔范围和土壤类型相似的地带, 且与野化培训圈邻接, 气候条件亦无变化(图 1)。

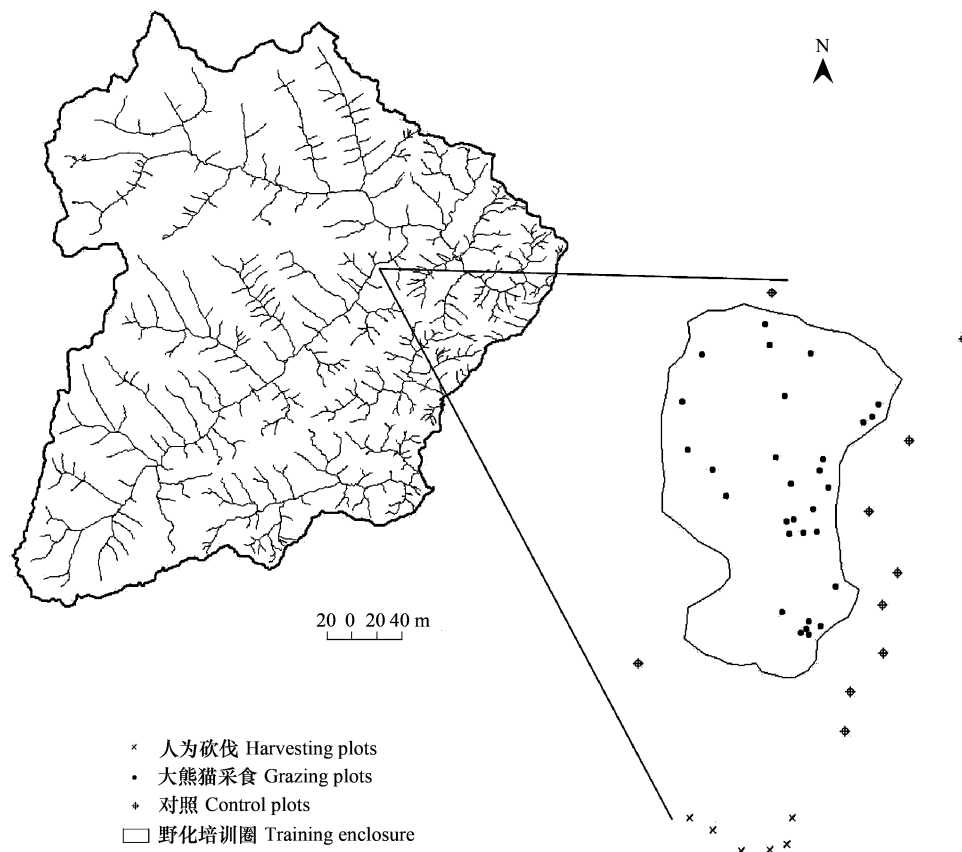


图 1 大熊猫野化培训圈及砍伐和对照样方位置图

Fig. 1 Location of the Giant Panda's field training area and grazing, harvesting and control plots

1.2 野化培训大熊猫的概况

实验动物为中国保护大熊猫研究中心饲养场人工繁殖的大熊猫个体,名为“祥祥”,雄性,是大熊猫 20[#]于 2001 年 8 月 25 日生产的双胞胎之一,谱系号为 531,其胞弟“福福”,谱系号为 532,作为圈养对象。“祥祥”于 2003 年 7 月 8 日放入野化培训圈,体重 62.2kg,2004 年 9 月 15 日将其转移至新建的中型圈(240000m²)继续进行培训实验,体重达到 68.2kg。2006 年 4 月 29 日正式放归野外,2007 年 2 月 19 日发现因与放归区域野生大熊猫争夺领地和食物,打斗能力较弱而死亡^[26]。

2 研究方法

2.1 实验设计

为了对大熊猫采食、人为砍伐和对照处理 3 种方式下拐棍竹无性系更新的对比研究,选择进行圈养大熊猫野化培训所在地(图 1)的竹林开展实验。大熊猫采食样地布设于野化培训圈内;人为砍伐样地利用 2004 年春季饲养人员所砍伐的拐棍竹林(150m²)设置样方;对照样地则选择与野化培训圈和人为砍伐竹林环境相似的区域随机设置调查样方。

大熊猫采食样方首先运用地理信息系统(GIS)技术(ArcView 3.3)在室内将野化培训圈的竹子与非竹子分布斑块区分开来,并利用 GIS 的随机取样模块在竹子斑块中产生随机取样点;其次对产生后的随机点,根据所处斑块编号进行实地调查,经综合考察评估后(包括竹子分布格局、竹子数量以及坡度、坡向等因子),选择基本具有代表性的小区布设小样方^[27],样方数量 30 个。人为砍伐样方在砍伐竹林区域采用随机确定样方起点,根据实地情况并按相距一定距离(2~5m)和方向(上坡方向)布设小样方,但限于砍伐竹林面积较小,仅设置了 6 个小样方。对照样方则根据与野化培训圈相距 20~100m 范围内,竹子生长状况同野化培训圈基本相似的区域进行设置,共计 10 个小样方。

3 种处理的样方大小采用人们通常使用的小径竹样方面积(1m×1m)^[9],在统计分析之前,对于不同年份所调查的拐棍竹无性系种群数据,进行了方差齐性检验和 Kolmogorov-Smirnov 正态分布检验,结果表明不同处理的种群数量是来自相同方差的不同总体,满足方差分析的前提(levene statistic = 0.055~2.106、df₁ = 2、df₂ = 43、Sig. = 0.082~0.946, $p = 0.05$),且通过了正态性检验(Kolmogorov-Smirnov Z = 0.842~1.401, Sig. = 0.051~0.477, $p = 0.05$)^[28]。

2.2 数据收集

从 2003 年春季开始,历时 5a 时间,每年进行 1~2 次拐棍竹的样方调查,共收集数据 7 次。在样方中,主要调查竹子的种群数量(出笋数、死亡数、各龄级现存个体数)、生长发育指数(地径、株高)、鲜重(样株)以及环境特征(坡度、坡向、植被盖度)等,测定单位分别是 Culms/m²、mm、cm、g、°和%。

2.3 统计分析

将所收集的数据输入计算机 Microsoft Excel 2003 数据库中,利用 SPSS16.0 for Windows 软件统计不同处理方式的竹笋数量,并计算拐棍竹的年补充率(Recruitment)和年死亡率(Mortality),年补充率是单位面积上(m²)、生长季节初期所发新笋的数量占全部植株总数的百分比,年死亡率为单位面积上(m²)、单位时间范围内(a)死亡的竹子数量(含竹笋)占全部植株总数的百分比^[13,16]。同时,对不同处理方式和不同年份之间,无性系更新数量、竹子的年补充率和年死亡率进行方差分析(ANOVA)和多重比较(LSD 法),显著性水平设置为 0.05^[28]。

3 结果与分析

3.1 不同处理方式前的拐棍竹无性系种群数量

由于 2003 年 7 月圈养大熊猫放入野化培训圈时,拐棍竹无性系种群虽处于竹笋萌发的后期,但大熊猫的取食和人为砍伐同样对当年生竹的数量和生长发育具有影响,因而不同处理之前数据的比较,采用样地中多年生竹(≥2002 年生竹)进行分析。据统计,不同处理之前各样地的种群数量分别是对照 15.10culms/m²、人为砍伐 18.67culms/m²和熊猫采食 14.67culms/m²(表 1)。

表 1 不同处理方式前的拐棍竹无性系种群数量

Table 1 Clone population density of *Fargesia robusta* before treatments in grazing, harvesting, and control plots in Wolong Nature Reserve (Culms/m²)

处理方式 Treatments	样方数 No. of plots	种群数量 Population density
对 照 Control plots	10	15.10 ± 3.76
人为砍伐 Harvesting plots	6	18.67 ± 8.87
熊猫采食 Grazing plots	30	14.67 ± 9.16

对不同处理之前的各拐棍竹无性系种群数量进行方差分析(ANOVA),结果表明他们三者之间和两两之间均无显著性差异($df_1 = 2$ 、 $df_2 = 43$ 、 $p = 0.562$, $p_{\text{对照-大熊猫采食}} = 0.41$ 、 $p_{\text{对照-人为砍伐}} = 0.889$ 、 $p_{\text{大熊猫采食-人为砍伐}} = 0.287$)。

3.2 拐棍竹被采食和砍伐的无性系种群数量

导致大熊猫拐棍竹被采食和死亡的因素包括大熊猫、人类(砍伐或踩踏)、昆虫以及其他动物(鹿科动物、啮齿动物等)^[13],其中大熊猫采食和人为砍伐影响强度最大(表2)。

结束实验后的2005年至2007年,不同处理样地之间拐棍竹的死亡数量在2005年与2007年中没有显著性差异(表2, $p > 0.05$),而2006年昆虫和其他动物致死的竹子数量三者之间具有极其明显的差异($p < 0.05$, 表2)。

表 2 拐棍竹无性系种群被采食和砍伐的百分率(%)

Table 2 Percentage of *Fargesia robusta* clone population killed by predators and harvesting

处理方式 Treatments	取食者 Predators	多年生竹 Adult bamboo	竹笋 Bamboo shoots				
			2003	2004	2005	2006	2007
对照	<i>n</i>	15.10	2.80	5.30	3.70	3.80	4.70
Control	大熊猫 Giant pandas	- **	- **	- **	-	-	-
	人类 People	- **	14.29 **	9.43 **	-	-	-
	昆虫 Insects	-	3.57	39.62	18.92	- **	4.26
	其它 Other	7.95	7.14	7.55	45.95	31.58 **	2.13
人为砍伐	<i>n</i>	18.67	2.50	18.17	6.17	10.67	6.00
Harvesting	大熊猫 Giant pandas	- **	- **	- **	-	-	-
	人类 People	67.86 **	46.80 **	24.77 **	-	-	-
	昆虫 Insects	-	-	8.26	21.56	60.92 **	11.17
	其它 Other	-	-	-	8.10	28.12 **	-
大熊猫采食	<i>n</i>	14.80	4.87	5.87	5.90	2.80	5.27
Grazing	大熊猫 Giant pandas	21.42 **	32.24 **	33.56 **	-	-	-
	人类 People	- **	2.05 **	6.81 **	-	-	-
	昆虫 Insects	-	1.44	18.23	12.37	- **	1.90
	其它 Other	7.91	11.70	9.71	18.14	25.00 **	-

n 是样方中的平均竹子个体数 *n* is average bamboo numbers of plot(culms/m²); * 显著差异 Significant difference($p < 0.05$), ** 极显著差异 Most significant difference($p < 0.01$)

3.3 不同处理方式的拐棍竹新笋数量动态

大熊猫采食和砍伐都有利于拐棍竹无性系种群的更新,不同处理方式各年份的新笋数量明显高于对照样方,经方差分析,除2005年($p = 0.233$)和2007年($p = 0.825$)的差异不显著之外,不同处理之间均具有显著性差异($p = 0.000 \sim 0.030$),并且人为砍伐的影响强度除2003年外(2004年春才进行的砍伐),一直高于大熊猫的采食,同时随着恢复时间的延长,竹子的出笋数量趋于相等,不同处理的影响效力逐渐减弱(2007年, $p = 0.825$)(图2)。

不同年份各种处理方式所发新笋的数量分别为2003年对照2.8 culms/m²、人为砍伐2.50 culms/m²和大

熊猫采食 4.87 culms/m²,2004 年 5.30、18.17 culms/m² 和 5.87 culms/m²,2005 年 3.70、6.17 culms/m² 和 5.90 culms/m²,2006 年 3.80、10.17 culms/m² 和 2.80 culms/m²,2007 年 4.70、6.00 culms/m² 和 5.27 culms/m²。

从各年份中不同处理方式之间的 LSD 法检验发现,砍伐对拐棍竹无性系种群的繁殖更新带来极大的促进效益,与大熊猫采食和对照样方之间的显著性水平平均达到 0.05($p=0.000\sim0.038$);而大熊猫的采食样方,除 2003 年与对照和砍伐样方有显著差异之外($p=0.038$),其余年份都表现出无明显的差异现象($p=0.124\sim0.892$)。

不同处理方式拐棍竹更新数量在各年份之间的分布格局具有波动性($p<0.05$),这与昆虫危害、其他动物采食和处理方式的影响强度密切相关(表 2),从 2005 年开始,大熊猫采食样方的新笋数量逐渐向对照样方趋近,砍伐样方在 2005 年降低后,2006 年又突然升高,2007 年 3 种处理方式之间的新笋数量相差较小($p>0.05$,图 2)。经方差分析表明,大熊猫采食样方各年间的出笋数量差异最为显著,其次是人为砍伐样方,而对照样方无差异($p_{\text{大熊猫采食}}<0.01,p_{\text{砍伐}}<0.05,p_{\text{对照}}>0.05$)(表 3,图 2)。

3.4 不同处理方式下拐棍竹新笋的生长发育特性

亚高山竹类的形态特征(地径、株高)既是大熊猫选择利用的标准,也为拐棍竹无性系种群更新的质量指标^[1,2,29]。表 4 看出,圈养大熊猫采食和人为砍伐都明显降低了拐棍竹新笋的地径和株高生长,且人为砍伐影响强度更大,持续性更强(表 3)。不同年份新笋之间的生长发育特性具有差异($p<0.05$),2003 年和 2004 年主要是大熊猫选择利用导致株高较低,而地径高于对照样方,2005~2007 年地径和株高生长又比对照样方偏低;人为砍伐影响下的地径和株高生长一直低于对照样方,也不及野化培训大熊猫的采食样方(表 4)。

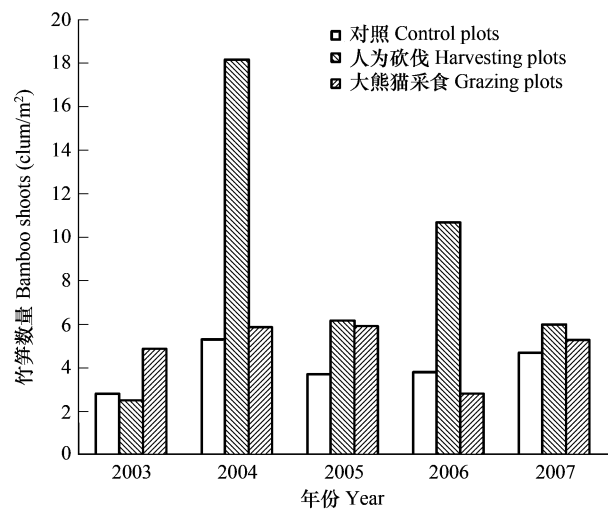


图 2 不同处理方式各年份拐棍竹的竹笋数量*
Fig. 2 Each year means ($\pm 1SE$) bamboo shoots of *Fargesia robusta* in grazing, harvesting, and control plots in Wolong Nature Reserve

表 3 不同处理方式下不同年份之间的方差分析

Table 3 The ANOVA of each experimental type between different years

处理方式 Treatments		平方和 Sum of squares	自由度 df	均方 Mean Square	F	P
对照 Control	组间 Between Groups	47.080	4	11.770	1.399	0.250
	组内 Within Groups	378.600	45	8.413		
	合计 Total	425.680	49			
砍伐 Harvesting	组间 Between Groups	672.200	4	168.050	3.051	0.035
	组内 Within Groups	1377.000	25	55.080		
	合计 Total	2049.200	29			
熊猫采食 Grazing	组间 Between Groups	220.707	4	55.177	3.793	0.006
	组内 Within Groups	2109.267	145	14.547		
	合计 Total	2329.973	149			

3.5 不同处理方式下拐棍竹种群的年补充率和年死亡率

不同处理方式之间拐棍竹无性系种群的年补充率除 2007 年外($n=45,F=0.408,p=0.667$),其他年份均具有显著性差异($n=45,F=3.606\sim8.643,p=0.001\sim0.036$);年死亡率仅 2003 和 2004 年不同处理之间表现出较为明显的差异($n=45,F_{2003}=6.399,F_{2004}=5.234;p_{2003}=0.004,p_{2004}=0.001$),2005~2007 年差异则

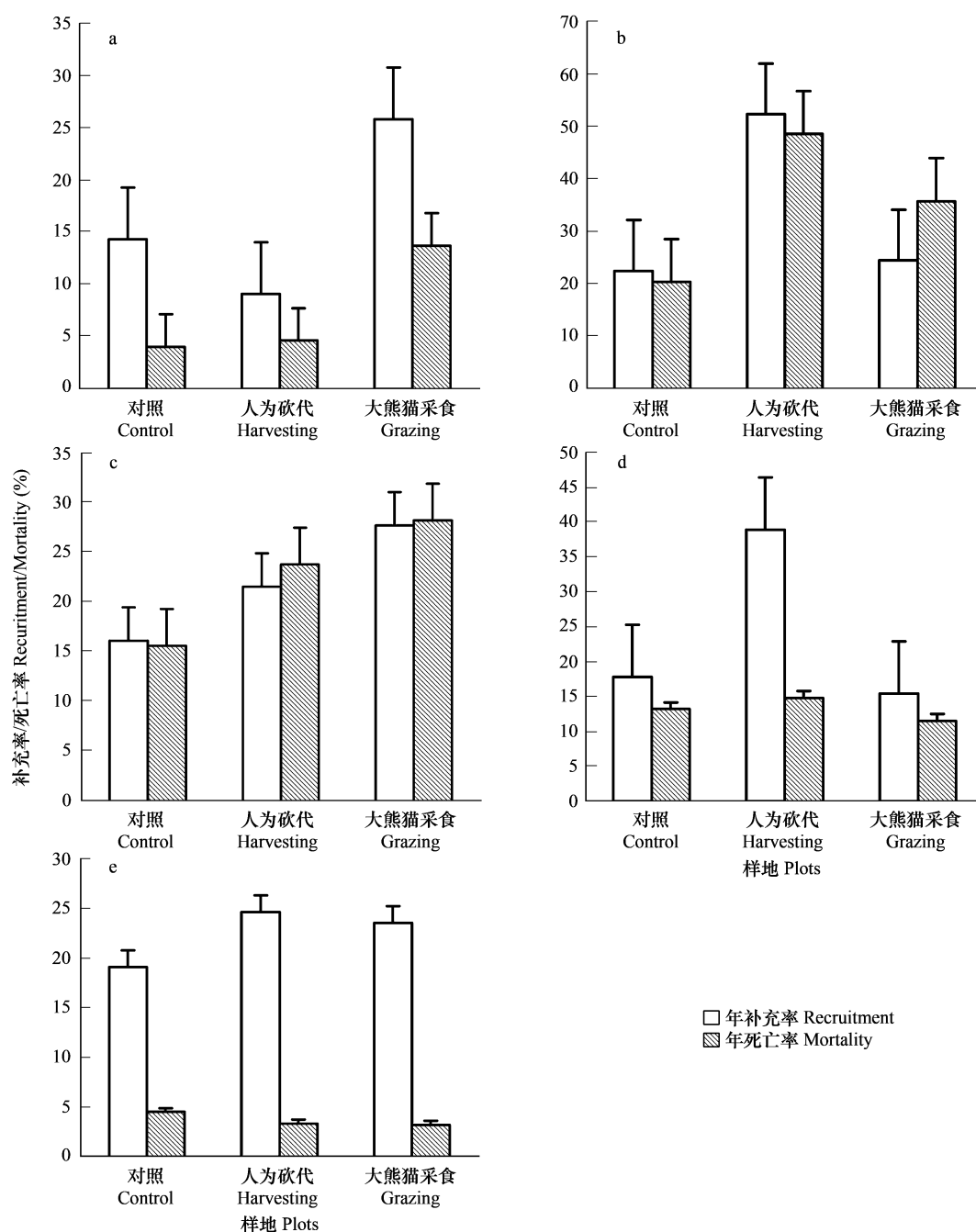


图3 不同处理方式下2003~2007年生拐棍竹种群的年平均补充率和年死亡率

Fig. 3 Mean (± 1 SE) annual mortality rate and annual recruitment rate of *Fargesia robusta* population in grazing, harvesting, and control plots in 2003 (a), 2004 (b), 2005 (c), 2006 (d) and 2007 (e) in Wolong Nature Reserve

所发的拐棍竹竹笋易被昆虫危害和其他动物的啃食 ($p < 0.05$, 表2)。

从拐棍竹种群对大熊猫采食和人为砍伐响应的无性系更新动态分析,短期内砍伐样方的出笋数量高于大熊猫采食和对照样方,但2~3a后则趋于相同水平,并且波动性较大(图2)。大熊猫采食能促进拐棍竹种群的无性系更新,并且变化幅度相对于人为砍伐较为平稳,影响效果具有持续性;除2003年和2007年有明显的差异 ($p < 0.05$) 外,其余年份均与对照样方的差异不甚显著 ($p > 0.05$),可见大熊猫对竹子的采食利用不仅有利于自身种群的繁衍生存,而且是促进竹子自然更新和持续利用的最佳策略。分析拐棍竹种群对大熊猫采食与人为砍伐的不同响应,这与竹林的种群密度制约有关,虽然两者总体的竹林密度相差不大,但大熊猫采食

后的残桩个体和未取食对象仍占据着大量的资源空间,并且竹子残桩的死亡时间持续较长;人为砍伐的竹子残桩和未砍伐的细小成竹的留存数量逐渐降低(95.29% ~ 32.73%),竞争能力较弱,从而为新笋的萌发提供了更多的空间,由于缺乏较高多年生竹的营养积累和遮阴庇护,新笋的地径和株高生长明显低于大熊猫采食和对照样方,食物质量较差,几乎未达到大熊猫觅食的选择标准^[1,2,29](表4)。

不同处理方式之间拐棍竹无性系种群的年补充率除2007年外,其他年份均具有显著性差异($p < 0.05$,图3),这说明其结果与大熊猫采食和人为砍伐促进竹子种群更新的实验假设相符。年死亡率仅2003年和2004年有明显的差异($p < 0.05$),2005~2007年均不显著($p > 0.05$)(图3),2003年和2004年的年死亡率与对照相比,相差的原因主要为实验措施的效果,即大熊猫采食和人为砍伐的直接作用。

2004年(在样方调查期间,发现野化培训大熊猫对2004年的竹笋已经有所采食,并且部分竹笋未留存残桩,从而使发笋的数量统计值偏低)和2005年大熊猫采食样方、2005年对照和人为砍伐样方的年死亡率略高于年补充率,但差异不显著($p > 0.05$),2003~2007年拐棍竹无性系种群的年补充率都明显大于各年度的年死亡率($p < 0.05$,图3),表明不同处理措施有利于拐棍竹无性系种群的增长,呈现出无性系种群的生理整合效应(physiological integration)^[16,31]。该结论不同于秦岭箭竹对大熊猫采食和模拟状态下的更新动态,一是秦岭箭竹的实验是野生大熊猫的利用样地,本实验为圈养大熊猫的野化培训圈;二是竹子被大熊猫采食和人为砍伐的强度相差较大,秦岭箭竹仅为19.37%和16.52%,而拐棍竹高达67.07%和65.67%;三是所处地理环境和气候条件不同^[16]。

圈养大熊猫采食样方的拐棍竹无性系种群的更新数据未显示出所谓的“施肥效应(fertilizer effect)”,而人为砍伐的绝对个体数量具有“施肥效应”的迹象,因为营养和光照(尤其是光照)严重影响竹子的无性系分株动态^[1,6,13],大熊猫采食较小影响竹林的盖度,而人为砍伐几乎将较高的多年生个体全部伐除,仅留存个体矮小的植株,从而降低了竹林的覆盖度,有利于光照的射入,同时也验证了更新复壮技术可以延缓竹子开花枯死和自然更新的理论^[14]。然而,人为砍伐样方竹笋的地径和株高生长明显不及大熊猫采食和对照样方(表4),缺乏生产力的持续性,并且随着砍伐残桩的枯死分解,容易造成大熊猫栖息地的水土流失。

References:

- [1] Schaller G B, Hu J C, Pan W S, Zhu J. The giant pandas of Wolong. University of Chicago Press, Chicago, IL., 1985. 47—107.
- [2] Hu J C. Research on the giant panda. Shanghai: Shanghai Publishing House of Science Technology and Education, 2001. 63—117.
- [3] Taylor A H, Qin Z S. Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan, China. *Journal of Ecology*, 1988, 76(4):1204—1218.
- [4] Taylor A H, Qin Z S. Tree replacement patterns in subalpine *Abies-Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan, China. *Vegetatio*, 1988, 78(3):141—149.
- [5] Taylor A H, Qin Z S. Structure and dynamics of bamboos in the Wolong Natural Reserve, China. *American Journal of Botany*, 1993, 80(4):375—384.
- [6] Reid D G, Taylor A H, Hu J C, Qin Z S. Environmental influences on *Bashania fangiana* Bamboo growth and implications for giant panda conservation. *Journal of Applied Ecology*, 1991, 28(3):855—868.
- [7] Taylor A H, Huang J Y, Zhou S Q. Canopy tree development and undergrowth bamboo dynamics in old-growth *Abies Betula* forests in southwestern China: a 12-year study. *Forest Ecology and Management*, 2004, 200(3):347—360.
- [8] Taylor A H, Jang S W, Zhao L J, Liang C P, Miao C J, Huang J Y. Regeneration patterns and tree species coexistence in old-growth *Abies Picea* forests in southwestern China. *Forest Ecology and Management*, 2006, 223(3):303—317.
- [9] Qin Z S, Taylor A H, Cai X C. Bamboos and forest dynamic succession of giant panda's habitat in Wolong. Beijing: China Forestry Publishing House, 1993. 1—389.
- [10] Huang J Y, Zhou S Q, Tan Y C, Zhou X P, Wang P Y, Zhang H M. Study on the species of plant community in the giant habitat of Wolong Natural Reserve: species richness, species diversity and evenness. *Scientia Silvae Sinicae*, 2007, 43(3):73—78.
- [11] Liu J G, Linderman M, Ouyang Z Y, An L, Yang J, Zhang H M. Ecological Degradation in Protected Areas: The Case of Wolong Nature Reserve

不显著($n=45, F=0.287 \sim 2.388, p=0.104 \sim 0.667$) (图3)。

表4 不同处理方式不同年份拐棍竹竹笋的生长发育指数

Table 4 Growth characters of Umbrella bamboo shoots in different treatments from 2003 to 2007

生长发育指数 Growth index	处理方式 Treatments	年份 Year				
		2003	2004	2005	2006	2007
地径	对照 Control plots	14.34	17.35	17.60	13.78	16.42
Basal diameter(mm)	人为砍伐 Harvesting plots	12.59	14.48	5.39	3.43	5.60
	大熊猫采食 Grazing plots	18.03	16.23	12.28	5.94	11.33
株高	对照 Control plots	343.55	71.16	50.42	139.52	63.60
Culm height(cm)	人为砍伐 Harvesting plots	18.46	37.73	61.80	69.83	53.40
	大熊猫采食 Grazing plots	128.45	20.44	73.58	78.26	53.33

2003 年大熊猫采食样方的年补充率(25.86 ± 2.06)% 大大高于人为砍伐($p=0.001$) 和对照样方($p=0.007$), 分别是 2.85 倍和 1.58 倍(多重比较的 LSD 法检验, 下同); 2004 年的年补充率为人为砍伐样方高于大熊猫采食($p=0.001$) 和对照样方($p=0.000$), 大熊猫采食和对照样方之间无明显差异($p=0.729$); 2005 年的年补充率仅大熊猫采食样方与对照样方有差异($p=0.012$), 大熊猫采食与人为砍伐($p=0.262$)、人为砍伐与对照($p=0.293$) 两两之间差异不甚明显; 2006 年人为砍伐样方分别高于对照样方($p=0.004$) 和大熊猫采食样方($p=0.000$), 而大熊猫采食与对照之间无显著差异($p=0.634$)。

2003 年拐棍竹无性系种群的年死亡率呈现出与年补充率极为相似的格局, 仅大熊猫采食与对照之间有显著性差异($p=0.003$); 2004 年人为砍伐样方($(48.71 \pm 9.12)\%$) 比大熊猫采食样方($(35.85 \pm 3.23)\%$, $p=0.043$) 和对照样方都高($(20.43 \pm 3.13)\%$, $p=0.002$), 大熊猫采食样方略大于对照样方, 但两者之间的差异不明显($p=0.052$); 2005 年拐棍竹种群的年死亡率呈现出大熊猫采食样方 > 人为砍伐样方 > 对照样方的规律, 但三者两两之间均无显著性的差异($p=0.106 \sim 0.341$); 2006 年和 2007 年不同处理方式下拐棍竹种群的年死亡率, 多重比较结果均为不显著($p=0.407 \sim 0.928$), 并且绝对值也相差甚微(图3)。

拐棍竹种群年补充率与年死亡率之间的方差分析表明, 对照样方除 2003 年($n=19, F=5.620, p=0.029$) 和 2007 年($n=19, F=7.888, p=0.012$) 具有显著性差异之外, 其余年份(2005~2006 年) 差异均不明显($n=19, F=0.014 \sim 0.971, p=0.338 \sim 0.908$)。人为砍伐样方头 3a 的年补充率和年死亡率之间差异较小, 没有明显的差异性($n=11, F=0.062 \sim 3.253, p=0.105 \sim 0.808$), 2006~2007 年则与此相反, 差异显著($n=11, F=9.954 \sim 12.731, p=0.005 \sim 0.010$)。2003 年和 2007 年大熊猫采食样方的年补充率明显高于年死亡率($n=59, F=20.470 \sim 59.315, p=0.000$), 年补充率分别为年死亡率的 1.89 倍与 7.39 倍; 2004 年和 2005 年的年死亡率都稍大于年补充率, 2006 年两者相差甚微, 年补充率略高于年死亡率, 而且 2004~2006 年呈现出与对照样方极为相似的检验结果($n=59, F=0.016 \sim 3.917, p=0.053 \sim 0.900$) (图3)。

4 讨论

在环境条件、初始种群数量基本相似的拐棍竹分布区域(表1), 采用圈养大熊猫野化培训和人为砍伐的处理措施, 通过 2003~2007 年的连续定位调查, 分析了拐棍竹无性系种群对不同处理方式的响应规律。在试验期间, 被野化培训大熊猫采食的竹子比例为 67.07%, 远高于野生大熊猫对拐棍竹的采食率(15.68%), 这是因为卧龙野生大熊猫仅在 5~6 月份下移到拐棍竹林里采食竹笋, 其一年中 85% 的时间栖息于海拔 2600m 以上的冷箭竹(*Bashania faberi*) 林^[1,2,13], 而实验大熊猫 15 个月内(2003 年 7 月~2005 年 9 月) 一直生活在野化培训圈, 即使饲养人员每日补充了一些人工饲料, 但仍以竹子为主食^[29]。野化培训大熊猫的采食强度与人为砍伐的强度(65.67%) 较为接近, 但导致竹子的死亡数量却具有明显的差距($p < 0.05$), 前者仅 29.07%, 后者为 46.68%, 主要是因为大熊猫采食所留存的竹子残桩较高, 平均达到 65cm^[30], 被食竹子的死亡时间持续较长, 据观察, 到 2007 年底, 还有 80% 左右的残桩仍未完全枯死。人为砍伐的竹子残桩留存较短, 大约 10~20cm, 生命力较弱, 2~3a 之后几乎全部死亡。同时, 相对于大熊猫采食和对照样方而言, 人为砍伐样方中

- for Giant Pandas. Science, 2001, 292:98—101.
- [12] Linderman M, Bearer S, An L, Tan Y, Ouyang Z, Liu J. The effects of understory bamboo on broad-scale estimates of Giant Panda Habitat. Bio. Con., 2005, 121(3): 383—390.
- [13] Taylor A H, Qin Zisheng. Culm dynamics and dry-matter production of bamboos in the Wolong and Tangjiahe giant panda reserve, Sichuan, China. Journal of Applied Ecology, 1987, 24(2):419—433.
- [14] Li C B. A study of staple food bamboo for the giant panda. Guiyang: Guizhou Publishing House of Science & Technology, 1997. 83—221.
- [15] Wang W, Franklin S B, Ren Y, Ouellette J R. Growth of bamboo *Fargesia qinlingensis* and regeneration of trees in a mixed hardwood-conifer forest in the Qinling Mountains, China. Forest Ecology and Management, 2006, 234(2):107—115.
- [16] Wang W, Franklin S B, Ouellette J R. Clonal regeneration of an arrow bamboo, *Fargesia qinlingensis*, following giant panda herbivory. Plant Ecology, 2007, 192(1):97—106.
- [17] Zhang H M, Wang Y P. Study on reproduction of giant panda. Beijing: China Forstry Publishing House, 2003. 1—285.
- [18] Wang P Y, Zhang G Q, Wei R P, Li D S, Huang Y, Zhou X P, Zhang H M. Study on Improving Survival Rate of Giant Panda (*Ailuropoda melanoleuca*). Chinese Journal of Zoology, 2003, 38(5):58—63.
- [19] Zhou S Q, Huang J Y, Wei R P, Zhang Y H, Liu B, Song S X, Wang P Y, Zhang H M. The Popultion density and biomass of bamboos in the giant panda food base of Wolong. Journal of Sichuan Forestry Science and Technology, 2008, 29(3):8—13.
- [20] Yi T P. Bamboo flora of Sichuan. Beijing: China Forestry Publishing House, 1997. 85—87.
- [21] Liu X H, Skidmore A K, Wang T J, Yong Y G, Prins H H T. Giant Panda Movements in Foping Nature Reserve, China. The Journal of Wildlife Management, 2002, 66(4): 1179—1188.
- [22] Zhang W R. The forest soils and its vertical distribution laws of Wolong Nature Reserve. Scientia Silvae Sinicae, 1983, 19(3), 254—268.
- [23] Zhou S Q, Huang J Y, Wang P Y, Zhang H M. A study on the feature of bamboo growth and biomass structure in giant panda's field training area. Journal of Bamboo Research, 2004, 23(2):21—25.
- [24] Wolong Nature Reserve Administer, Biology of Nanchong Normal collage, Conservation Department of Sichuan Forest Office. Wolong Plant vegetation and resource plants. Chengdu: Sichuan Publishing House of Science & Technology, 1987. 11—194.
- [25] Zhou S Q, Huang J Y, Wang P Y, Zhang H M. A study of the diversity of the plant community in Giant Pandas' Field Training Area. Journal of Sichuan Forestry Science and Technology, 2005, 26(1):15—20.
- [26] Zhou S Q, Huang J Y, Liu B, Zhang Y H, Song S X, Huang Y, Li D S, Zhang H Q, Wei R P, Tan C X, Wang P Y, Zhang H M. Effects of the patchy environmental factors on the behavior exhibitions of wildness training giant panda in habitat patch. Sichuan Journal of Zoology, 2008, 27(4):510—515.
- [27] Zhou S Q, Huang J Y, Liu B, Zhang Y H, Zhou X P, Li D S, Wang P Y, Zhang H M. Habitat patch utilization frequencies of wildness training giant Panda and its relationship with patch resources. Sichuan Journal of Zoology, 2008, 27(1):127—130.
- [28] Zhang H B, Jia L X, Li L. Valuable book of Spss. Beijing: Publishing House of Electronics Industry, 2007. 25—116.
- [29] Zhou S Q, Huang J Y, Li W, Liu B, Xie H, Yang J, Wang P Y, Zhang H M. Food habits and selection for Umbrella Bamoo (*Fargesia robusta*) of wildness training giant panda. Sichuan Journal of Zoology, 2006, 25(1):76—80.
- [30] Zhou S Q, Huang J Y, Li W, Wang P Y, Zhang H M. An analysis on the Shape Features of Remnant Stakes of Umbrella Bamboo Left behind by the Field Training Giant Panda. Journal of Bamboo Research, 2006, 25(1):14—19.
- [31] Piter D A. Does clonal integration improve competitive ability? A test using aspen (*Populus tremuloides* [Salicaceae]) invasion into prairie. American Journal of Botany, 2002, 98(3):494—499.

参考文献:

- [2] 胡锦涛. 大熊猫研究. 上海: 上海科技教育出版社, 2001. 63—117.
- [9] 秦自生, 艾伦·泰勒, 蔡绪慎. 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. 1—389.
- [10] 黄金燕, 周世强, 谭迎春, 周小平, 王鹏彦, 张和民. 卧龙自然保护区大熊猫栖息地植物群落多样性研究: 丰富度、物种多样性指数和均匀度. 林业科学, 2007, 43(3):73—78.
- [14] 李成彪. 大熊猫主食竹研究. 贵阳: 贵州科技出版社, 1997. 83—221.
- [17] 张和民, 王鹏彦. 大熊猫繁殖研究. 北京: 中国林业出版社, 2003. 1—285.
- [18] 王鹏彦, 张贵权, 魏荣平, 李德生, 黄炎, 周小平, 张和民. 提高圈养大熊猫仔兽成活率的研究. 动物学杂志, 2003, 38(5):58—63.

- [19] 周世强,黄金燕,魏荣平,张亚辉,刘斌,宋仕贤,王鹏彦,张和民. 卧龙大熊猫食物基地的竹子种群密度及生物量. 四川林业科技,2008,29(3):8~13.
- [20] 易同培. 四川竹类植物志. 北京:中国林业出版社,1997. 85—87.
- [22] 张万儒. 卧龙自然保护区的森林土壤及其垂直分布规律. 林业科学,1983,19(3):254~268.
- [23] 周世强,黄金燕,王鹏彦,张和民. 大熊猫野化培训圈主食竹种生长发育特性及生物量结构调查. 竹子研究汇刊,2004,23(2):21~25.
- [24] 卧龙自然保护区管理局,南充师范学院生物系,四川省林业厅保护处. 卧龙植被及资源植物. 成都:四川科学技术出版社,1987. 11~194.
- [25] 周世强,黄金燕,王鹏彦,张和民. 大熊猫野化培训圈森林植物群落多样性研究. 四川林业科技,2005,26(1):15~20.
- [26] 周世强,黄金燕,刘斌,张亚辉,宋仕贤,黄炎,李德生,周小平,张贵权,魏荣平,汤纯香,王鹏彦,张和民. 环境因子对野化培训大熊猫在生境斑块中行为表现的影响. 四川动物,2008,27(4):510~515.
- [27] 周世强,黄金燕,刘斌,周小平,李德生,王鹏彦,张和民. 野化培训大熊猫对生境斑块的利用频率及其与斑块资源的关系. 四川动物,2008,27(1):127~130.
- [28] 张红兵,贾来喜,李潞. SPSS 宝典. 北京:电子工业出版社,2007. 25—116.
- [29] 周世强,黄金燕,李伟,刘斌,谢浩,杨杰,王鹏彦,张和民. 野化培训大熊猫的食性及其对拐棍竹的选择利用. 四川动物,2006,25(1):76~80.
- [30] 周世强,黄金燕,李伟,王鹏彦,张和民. 野化培训大熊猫利用后拐棍竹残桩的形态特征分析. 竹子研究汇刊,2006,25(1):14~19.