

亚高山暗针叶林林缘华西箭竹对岷江冷杉 幼苗更新的影响

李媛 陶建平* 王永健 余小红 席一

(西南大学生命科学学院,三峡库区生态环境教育部重点实验室,重庆 400715)

摘要 大量研究表明在箭竹-冷杉林下,竹类对冷杉的影响大于其它树种。在卧龙自然保护区岷江冷杉(*Abies faxoniana*)林下,华西箭竹(*Fargesia nitida*)为灌木层优势种。为了进一步了解箭竹对岷江冷杉幼苗更新的影响,该文采用样带法在四川省卧龙自然保护区亚高山岷江冷杉林林缘,针对华西箭竹和岷江冷杉幼苗展开调查研究。以竹丛覆盖区域为边界,分别向竹丛外 2 m(带 1)、1 m(带 2),向竹丛内 1 m(带 3)、2 m(带 4)、3 m(带 5)做 5 条长 30 m 的相邻样带,每条样带划分为 30 个连续的 1 m × 1 m 小样方。对岷江冷杉幼苗数量动态、种群结构、生长与生物量的研究表明:1)离竹丛越远,大年龄岷江冷杉幼苗数量越多,岷江冷杉幼苗转化率(下一径级苗木数量与前一径级苗木数量之比)随年龄增加而减小,随离竹丛距离增大而增大。2)苗木高度与径级结构相似,随深入竹丛,幼苗数量峰值的径级和高度级分布从较大径级(Ⅲ)向小径级(Ⅰ)变化。3)华西箭竹的存在抑制了岷江冷杉小径级幼苗(Ⅰ)的高生长,基径与高度的回归也表明离竹丛越远,高生长相对更大,但一定密度华西箭竹(带 4)增大了大径级(Ⅲ)岷江冷杉幼苗冠幅的扩展。4)岷江冷杉幼苗总生物量随华西箭竹密度的增高而减小,华西箭竹的大量存在抑制岷江冷杉幼苗对地下生物量的分配。总的看来,一定密度华西箭竹环境下岷江冷杉幼苗的生长和更新较好,华西箭竹大量分布的区域,岷江冷杉幼苗的更新和生长受到抑制,可能会影响岷江冷杉种群的扩散以及群落的发展。
关键词 华西箭竹 岷江冷杉 幼苗更新 种群结构 生物量分配

EFFECTS OF *FARGESIA NITIDA* ON REGENERATION OF *ABIES FAXONIANA* SEEDLINGS NEAR THE EDGE OF SUBALPINE DARK CONIFEROUS FOREST

LI Yuan, TAO Jian-Ping*, WANG Yong-Jian, YU Xiao-Hong, and XI Yi

Key Laboratory of Three Gorges Reservoir Region, Ministry of Education, College of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract **Aims** Many researches have shown that the interlaced roots of dwarf bamboo (*Fargesia nitida*) can influence the regeneration of trees and the growth of seedlings and saplings through competition for light, water and nutrients. We explore the effect of dwarf bamboo on the regeneration of *Abies faxoniana* on the forest edge and estimate the effect of dwarf bamboo on the dispersal and community development. We asked: 1) how will quantitative characteristics and population structure change under different densities of *F. nitida*, and 2) how will the density of *F. nitida* influence the growth and biomass allocation of *A. faxoniana* seedlings?

Methods We sampled five belt transects and analyzed 30 plots within each transect in Wolong Giant Panda Nature Reserve (30°51'41" N, 102°58'21" E) during August and September 2005. The transects were selected based on different densities of *F. nitida* (i.e., distance to the *F. nitida* cluster): 2 m outside the cluster (Zone 1), 1 m outside the cluster (Zone 2), 1 m inside the cluster (Zone 3), 2 m inside the cluster (Zone 4) and 3 m inside the cluster (Zone 5). We measured the height, basal diameter and crown of each *A. faxoniana* seedling. We used five *BD* classes: I ($0 < BD < 0.3$ cm), II ($0.3 \text{ cm} \leq BD < 0.6$ cm), III ($0.6 \text{ cm} \leq BD < 0.9$ cm), IV ($0.9 \text{ cm} \leq BD < 1.2$ cm), V ($BD \geq 1.2$ cm), and five size classes: I ($0 < H < 15$ cm), II ($15 \text{ cm} \leq H < 30$ cm), III ($30 \text{ cm} \leq H < 45$ cm), IV ($45 \text{ cm} \leq H < 60$ cm), and V ($H \geq 60$ cm). The seedlings were divided into two groups, large ($H > 0.2$ m) and small ($H \leq 0.2$ m), to explore the accumulation and allocation of biomass by *A. faxoniana* seedlings. We obtained data on biomass from re-

收稿日期:2006-02-22 接受日期:2006-07-29

基金项目:国家自然科学基金(30300047和30500388)和国家重点基础研究发展规划项目(2002CB111505)

感谢四川卧龙亚高山暗针叶林生态系统定位研究站为野外工作提供的便利

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: taojianping@163.com

E-mail of the first author: xly1126@swu.edu.cn

gression equations based on a sample of 60 *A. faxoniana* seedlings.

Important findings Regeneration and growth of *A. faxoniana* seedlings were restrained in the *F. nitida*-dominated zones, and dispersal of the *A. faxoniana* population and development of an *A. faxoniana*-dominated community were affected. Closer to *F. nitida* clusters, the number of old seedlings and the efficiency of transformation (seedling number ratio of the next *BD* class to the preceding *BD* class) were reduced (the older the *A. faxoniana* seedlings, the smaller the efficiency of transformation); the peak of number of seedlings moved from larger (III) to the smallest size (I); the total biomass and allocation of biomass aboveground of *A. faxoniana* seedlings decreased; and the presence of *F. nitida* restrained the height growth of small (I) *A. faxoniana* seedlings (confirmed by regression of basal diameter and height). The expansion of crowns of bigger (III) seedlings increased in moderate density (Zone 4) of *F. nitida*.

Key words *Fargesia nitida*, *Abies faxoniana*, regeneration of seedling, population structure, allocation of biomass

箭竹-冷杉暗针叶林是川西亚高山的代表性植被类型之一,也是世界珍稀动物大熊猫的栖息环境。由于天然和人为等因素的干扰,亚高山箭竹-冷杉林生态系统及其生态功能退化,严重威胁着大熊猫种群的生存和繁衍(Taylor *et al.*, 2002)。岷江冷杉(*Abies faxoniana*)以林窗更新为主,幼苗多生于林窗和林缘,林内幼苗存活率低,很难发展到幼树阶段,因而天然更新不良(刘庆, 2002)。而竹类密集丛生的秆枝和盘根错节的根系可通过和林内树种争夺光、水分和养分等资源直接和间接地影响乔木树种的更新以及幼苗、幼树的生长,同时也会极大地降低森林木本植物的多样性(Taylor *et al.*, 1996; González *et al.*, 2002; Noguchi & Yoshida, 2004)。

卧龙自然保护区是典型的生态环境脆弱地带,同时又是一个具有世界意义的、典型的、有代表性的自然综合体,对于涵养岷江上游水源、维护成都平原的生态环境和保障农业生产等方面有着十分重要的意义(刘庆, 2002)。卧龙自然保护区岷江冷杉林下分布着成片的冷箭竹(*Bashania fangiana*)、峨眉玉山竹(*Yushania chungii*)和华西箭竹(*Fargesia nitida*)等(刘庆, 2002),相对于其它小径竹,华西箭竹的研究较少。研究显示,在箭竹-冷杉林下,竹类对冷杉更新的抑制作用更大(Taylor & Qin, 1988; Taylor *et al.*, 2004),但对于林缘环境箭竹对冷杉更新的影响有待进一步深入研究。本研究以卧龙自然保护区亚高山岷江冷杉林林缘不同华西箭竹环境下的岷江冷杉幼苗为对象展开研究,主要内容:1)不同华西箭竹环境中岷江冷杉幼苗种群更新的数量特征;2)不同华西箭竹环境中岷江冷杉幼苗的种群结构(高度结构和径级结构);3)华西箭竹的存在对岷江冷杉幼苗生长和生物量积累的影响。目的在于探索林缘华西箭竹对岷江冷杉更新的作用,评估华西箭竹可能

对优势树种种群的扩散和群落发展造成的影响。

1 研究区域概况与研究方法

1.1 研究区域概况

四川省卧龙自然保护区位于横断山脉东部的邛崃山系南坡,岷江上游阿坝州汶川县境,总面积 2 000 km²,是四川省最大的自然保护区之一。区内地貌属于四川盆地边缘山地,为四川盆地向川西高原过渡地带。土壤为发育于冷杉林下的山地棕色暗针叶林土,厚度 25 ~ 70 cm 左右。气候属青藏高原气候区范围,西风急流南支和东南季风控制其天气过程,其特点为气候凉爽、气温年较差小、干湿季明显、相对湿度大,年平均气温 4.3 °C,年降水量 848.9 mm,年蒸发量 772.5 mm,日照时数 1 185.4 h,降水天数长达 200 d 以上,年平均相对湿度 80.1%(秦自生等, 1993)。

本研究在保护区境内四川卧龙亚高山暗针叶林生态系统定位研究站(102°58'21" E, 30°51'41" N,海拔 2 750 ~ 2 760 m)附近的岷江冷杉暗针叶林林缘进行。群落植物种类组成较丰富,层次结构明显。乔木层可分两个亚层,Ⅰ亚层高 30 ~ 40 m,建群种为岷江冷杉,Ⅱ亚层高 15 ~ 20 m,主要树种有岷江冷杉、糙皮桦(*Betula utilis*)、红桦(*B. albo-sinensis*)、川滇长尾槭(*Acer caudatum* var. *pratitii*)等。灌木层高 1 ~ 7 m,总盖度为 70%,以华西箭竹为优势种,密度约为 15 ~ 50 株·m⁻²,伴生种有山光杜鹃(*Rhododendron oreodoxa*)、大叶金顶杜鹃(*R. faberi*)、桦叶荚(*Viburnum betulifolium*)和红毛花楸(*Sorbus rufopilosa*)等。草本层分布不均匀,盖度在 10% ~ 70% 之间,主要有钝齿楼梯草(*Elatostema obtusum*)、羽裂蟹甲草(*Cacalia tangutica*)和苔草(*Carex* sp.)等。林下主要更新幼苗有岷江冷杉幼苗、糙皮桦幼苗、川滇长尾槭

幼苗等。地表有较为发达的苔藓层(3~5 cm),枯枝落叶层平均厚约 2 cm。

1.2 实验设计

野外调查 :于 2005 年 8~9 月,在卧龙自然保护区邓生原始岷江冷杉林林缘进行。选择林缘华西箭竹分布较规则的环境,以华西箭竹覆盖的地域为边界,分别向竹林内 1、2、3 m 和向外 1、2 m 处做 5 条连续的长 30 m 的样带(SW-NE),5 条样带由外向内分别用带 1、带 2、带 3、带 4 和带 5 表示,由带 1 至带 5 逐渐深入竹丛,华西箭竹的密度逐渐增高。每条样带由 30 个连续的 1 m×1 m 样方组成,调查每个样方中岷江冷杉幼苗的数量、高度、基径和冠幅。如图 1。

岷江冷杉幼苗生物量的确定 :由于在自然保护区大量取样有困难,加之岷江冷杉生长速度很慢,所以本实验中岷江冷杉幼苗的生物量数据由 60 株幼苗建立的回归方程而得到。方程的建立过程如下 :首先分析岷江冷杉幼苗叶干重、枝干重、茎干重、根干重与基径和株高的相关关系,以显著相关的形态参数(基径)为自变量建立预测各部分生物量的回归模型,然后通过实测数据,用 χ^2 检验模型的可信度,最后得到生物量预测模型见表 1。

1.3 数据处理

结合 5 条样带中岷江冷杉幼苗的高度(H)特

征,将幼苗高度划分为 5 级 :I($H < 15$ cm),II(15 cm $\leq H < 30$ cm),III(30 cm $\leq H < 45$ cm),IV(45 cm $\leq H < 60$ cm),V($H \geq 60$ cm);根据基径(BD)的分布状况,也将其划分为 5 个等级 :I($BD < 0.3$ cm),II(0.3 cm $\leq BD < 0.6$ cm),III(0.6 cm $\leq BD < 0.9$ cm),IV(0.9 cm $\leq BD < 1.2$ cm),V($BD \geq 1.2$ cm)。结合幼苗生物量与高度的分布特征,将幼苗划分为两类来探讨生物量的差异 :小幼苗($H < 0.2$ m),大幼苗($H \geq 0.2$ m)(Taylor *et al.*, 2004)。

采用 One-way ANOVA 分析 5 条样带中以及每条样带内样方间,密度、数量、高度、基径、冠幅以及生物量的差异,并做多重比较。使用 Regression 分析不同样带中岷江冷杉幼苗高度与基径的相关关系,并进行显著性检验。所有数据分析均用 SPSS10.0 完成。

2 研究结果

2.1 华西箭竹对岷江冷杉幼苗密度的影响

每条样带内各个样方间存在差异,但未达到显著水平($p > 0.05$)。在 5 条样带中,带 5 岷江冷杉幼苗密度最低,只有 9 株·m⁻²;带 3 中,幼苗密度最高,达 61 株·m⁻²。5 条样带岷江冷杉幼苗的总密度变化规律 :带 3 > 带 2 > 带 4 > 带 1 > 带 5。从带 3 向竹

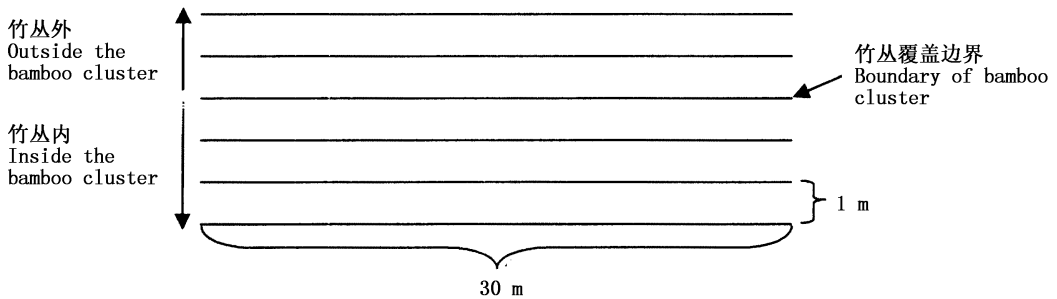


图 1 样带设置示意图

Fig.1 Design of transect sampling

在林缘,以竹丛覆盖的区域为边界,分别向竹丛外 2、1 m 和向竹丛内 1、2、3 m 设置 5 条样带(带 1 至带 5),每条样带由 30 个 1 m×1 m 的连续小样方构成。Five belt transects with 30 continuous 1 m×1 m plots were arranged at the edge of the forest. From the boundary of bamboo cluster, 2 m outside the cluster (Zone 1), 1 m outside the cluster (Zone 2), 1 m inside the cluster (Zone 3), 2 m inside the cluster (Zone 4) and 3 m inside the cluster (Zone 5)

表 1 生物量回归模型

Table 1 Regression models of biomass

	线性回归方程 Liner regression	相关系数 Correlation coefficient (R^2)
根干重与基径 Root dry mass and basal diameter	$y = 10.674x - 2.603$	0.582**
茎干重与基径 Stem dry mass and basal diameter	$y = 13.754x - 4.146$	0.530**
叶干重与基径 Leave dry mass and basal diameter	$y = 1.173x - 0.268$	0.598**
枝干重与基径 Branch dry mass and basal diameter	$y = 7.266x - 2.092$	0.618**

** : $p < 0.01$

丛内和向外延伸的过程中,幼苗总数均有所减小,但带4、带5的幼苗减小更快。随径级的增加,5条样带中幼苗的数量呈现不同的变化趋势,带1、带2幼苗数量先增大后减小,带4、带5幼苗数量随年龄的增加而减小。由带5依次向带1,较大年龄幼苗(Ⅳ、Ⅴ级幼苗)的密度没有显著差异($p > 0.05$),有逐渐增大的趋势;带3、带4的Ⅰ级幼苗密度显著($p < 0.05$)高于其余样带;带3的Ⅱ级幼苗密度显著高于其余样带;带2的Ⅲ级幼苗密度显著($p < 0.05$)高于带4和带5的幼苗密度。华西箭竹密度较低的带3中,小径级幼苗最多。幼苗的分布和数量总体

表现出:离竹丛越远,大幼苗数量越多;离竹丛越近,小幼苗数量越多;在竹丛内,随着华西箭竹密度的增高,幼苗总量都有减少的趋势(表2)。

计算出每种环境中小龄级幼苗向较大龄级幼苗的逐步转化率,即每一径级岷江冷杉幼苗数量与前一径级岷江冷杉幼苗数量之比,分别以 $A(Ⅱ/Ⅰ)$ 、 $B(Ⅲ/Ⅱ)$ 、 $C(Ⅳ/Ⅲ)$ 、 $D(Ⅴ/Ⅳ)$ 表示不同年龄级幼苗的转化率。由表3可知,带1和带2幼苗每一阶段的转化率均高于带4和带5,并且离竹丛越远,小龄级幼苗向较大龄级幼苗的转化率越大。

2.2 不同环境中岷江冷杉幼苗种群结构

表2 5条样带中不同径级岷江冷杉幼苗的密度
Table 2 Density of different BD class of seedling in five different transects

径级 BD class	带1 Zone 1		带2 Zone 2		带3 Zone 3		带4 Zone 4		带5 Zone 5	
	株数 Number	密度(ind.·m ⁻²) Density	株数 Number	密度(ind.·m ⁻²) Density	株数 Number	密度(ind.·m ⁻²) Density	株数 Number	密度(ind.·m ⁻²) Density	株数 Number	密度(ind.·m ⁻²) Density
Ⅰ级	7	2 ± 0.42 ^b	28	9 ± 0.08 ^b	66	22 ± 0.04 ^a	73	24 ± 0.01 ^a	15	5 ± 0.02 ^b
Ⅱ级	21	7 ± 0.50 ^b	42	14 ± 1.84 ^b	81	27 ± 1.90 ^a	24	8 ± 1.35 ^b	9	3 ± 0.11 ^b
Ⅲ级	27	9 ± 0.19 ^{ab}	34	11 ± 0.59 ^a	28	9 ± 0.68 ^{ab}	15	5 ± 0.69 ^{bc}	4	1 ± 0.22 ^c
Ⅳ级	20	7 ± 0.73 ^{ns}	12	4 ± 0.33 ^{ns}	5	2 ± 0.22 ^{ns}	1	0	0	0
Ⅴ级	8	3 ± 0.22 ^{ns}	3	1 ± 0.22 ^{ns}	3	1 ± 0.33 ^{ns}	0	0	0	0
总合 Total	83	28	119	40	183	61	113	38	28	9

表中不同字母表示差异显著,ns表示没有显著差异。The values sharing the different letters are significantly different at $p < 0.05$. The ns means that there is no significant difference.

表3 5条样带幼苗向幼树的转化率
Table 3 Efficiency of transformation from seedlings to saplings in five different transects

转化率 Efficiency of transformation	带1 Zone 1	带2 Zone 2	带3 Zone 3	带4 Zone 4	带5 Zone 5
A(Ⅱ/Ⅰ)	/	/	/	0.33	0.60
B(Ⅲ/Ⅱ)	/	0.81	0.35	0.63	0.44
C(Ⅳ/Ⅲ)	0.74	0.35	0.18	0.07	0.00
D(Ⅴ/Ⅳ)	0.40	0.25	0.60	0.00	0.00

2.2.1 岷江冷杉幼苗冠幅、高度的差异

带4和带5大径级($BD \geq 0.9$ cm)的岷江冷杉幼苗消失,Ⅲ级(0.6 cm $\leq BD < 0.9$ cm)岷江冷杉幼苗的冠幅在带4极显著($p < 0.01$)地大于带2、带3和带5(表4)。与冠幅不同的是,基径大于0.3 cm的岷江冷杉幼苗的高度在5条样带间差异不显著($p > 0.05$),只有Ⅰ级($BD < 0.3$ cm)岷江冷杉幼苗的高度差异显著($p < 0.05$):带1显著高于其余环境,带2、带3和带4之间差异均不显著,带4、带5之间差异不显著(表5)。

2.2.2 岷江冷杉幼苗径级结构和高度结构

5条样带中岷江冷杉幼苗的径级结构有差异(图2)。带1、带2、带3各径级幼苗都有分布,带1

幼苗在各径级的数量较为平均,Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ级数量相对较多,以Ⅲ级最多;带2以Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ级的幼苗数量相对较多,以Ⅱ级最多;带3以Ⅰ、Ⅱ级数量最多。带4、带5都是Ⅰ级数量最多,但带5各径级数量都很少。可以看出,随深入竹丛(即由带1依次向带5)幼苗数量峰值的径级分布从较大径级(Ⅲ)向小径级(Ⅰ)变化。

5条样带中岷江冷杉幼苗的高度结构与径级结构相似(图3)。带1、带2和带3各高度级幼苗都有分布,带1幼苗在各高度级的数量较为平均,Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ高度级数量相对较多,以Ⅲ级最多;带2中Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ高度级的幼苗数量相对较多,以Ⅱ级最多;带3中Ⅰ、Ⅱ高度级数量最多。带4、带5都是Ⅰ高度级数

量最多,但带 5 只在前 3 个高度级有幼苗分布,且各高度级数量都很少。可以看出,随深入竹丛(即由带

1 依次向带 5),幼苗数量峰值的高度级分布也表现为从较大高度级(Ⅲ)向小高度级(Ⅰ)变化。

表 4 5 条样带不同径级岷江冷杉幼苗平均冠幅(平均值 ± 标准误)
Table 4 Average crown of different BD classes in five different transects (Mean ± SE)

径级 (cm) BD class	平均冠幅 Average crown (cm ⁻²)				
	带 1 Zone 1	带 2 Zone 2	带 3 Zone 3	带 4 Zone 4	带 5 Zone 5
0.0~0.3	32.00 ± 4.62 ^{ns}	34.00 ± 9.92 ^{ns}	46.00 ± 9.10 ^{ns}	47.00 ± 8.58 ^{ns}	39.00 ± 0.00 ^{ns}
0.3~0.6	254.00 ± 74.78 ^{ns}	176.00 ± 24.50 ^{ns}	227.00 ± 47.44 ^{ns}	251.00 ± 73.17 ^{ns}	132.00 ± 27.44 ^{ns}
0.6~0.9	543.00 ± 95.66 ^{ab}	460.00 ± 65.09 ^b	431.00 ± 50.96 ^b	737.00 ± 151.22 ^a	140.00 ± 59.20 ^b
0.9~1.2	1 194.00 ± 126.42 ^{ns}	1 096.00 ± 157.52 ^{ns}	891.00 ± 532.80 ^{ns}	/	/
≥1.2	1 578.00 ± 405.54 ^{ns}	2 988.00 ± 556.57 ^{ns}	4 150.00 ± 1299.52 ^{ns}	/	/

表中不同字母表示差异显著,ns 表示没有显著差异 The values sharing the different letters are significantly different at $p < 0.01$. The ns means that there is no significant difference

表 5 5 条样带不同径级岷江冷杉幼苗的平均高度(平均值 ± 标准误)
Table 5 Average height of different BD classes in five different transects (Mean ± SE)

径级 (cm) BD class	平均高度 Average height (cm)				
	带 1 Zone 1	带 2 Zone 2	带 3 Zone 3	带 4 Zone 4	带 5 Zone 5
0.0~0.3	8.79 ± 1.30 ^a	6.39 ± 0.60 ^b	7.72 ± 0.38 ^b	5.48 ± 0.35 ^{bc}	4.27 ± 0.47 ^c
0.3~0.6	16.45 ± 1.50 ^{ns}	18.66 ± 1.03 ^{ns}	18.02 ± 0.73 ^{ns}	15.88 ± 2.05 ^{ns}	19.33 ± 1.70 ^{ns}
0.6~0.9	32.22 ± 1.78 ^{ns}	30.24 ± 1.64 ^{ns}	29.14 ± 2.07 ^{ns}	29.87 ± 2.87 ^{ns}	30.25 ± 6.05 ^{ns}
0.9~1.2	43.78 ± 2.69 ^{ns}	40.42 ± 3.08 ^{ns}	41.40 ± 10.27 ^{ns}	/	/
≥1.2	49.13 ± 5.66 ^{ns}	62.00 ± 9.24 ^{ns}	53.67 ± 10.90 ^{ns}	/	/

表中不同字母表示差异显著,ns 表示没有显著差异 The values sharing the different letters are significantly different at $p < 0.01$. The ns means that there is no significant difference

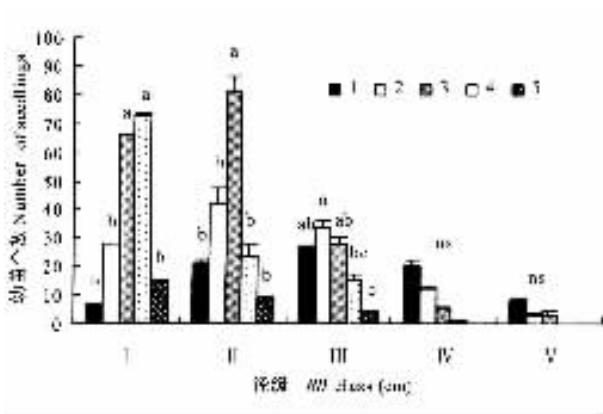


图 2 5 条样带幼苗径级结构图

Fig.2 Different BD classes of seedlings in five different transects 1、2、3、4、5 分别代表带 1、带 2、带 3、带 4、带 5 1, 2, 3, 4, and 5 represent Zone 1, Zone 2, Zone 3, Zone 4 and Zone 5, respectively

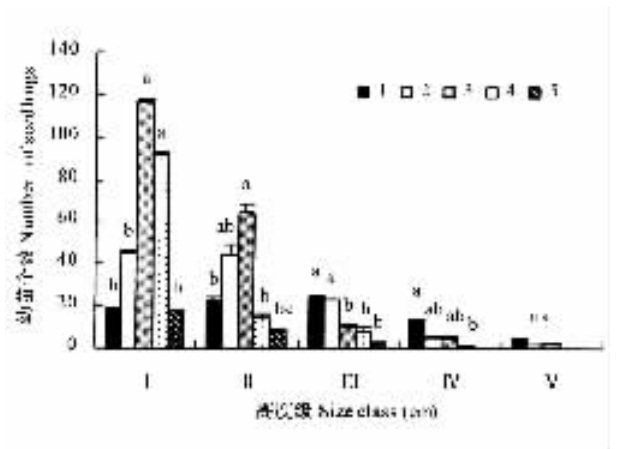


图 3 5 条样带幼苗高度结构图

Fig.3 Different size classes of seedling in five different transects 1、2、3、4、5 分别代表带 1、带 2、带 3、带 4、带 5 1, 2, 3, 4, and 5 represent Zone 1, Zone 2, Zone 3, Zone 4 and Zone 5, respectively

2.2.3 高度与基径回归分析

以基径为自变量,高度为因变量建立线性回归方程(表 6)。各个环境中高度与基径的相关系数都达到极显著水平($p < 0.01$)。由线性回归方程的斜率可看出,离竹丛越远(即由带 5 依次向带 1),回归方程的斜率越大。由此可知,相同径级的岷江冷杉幼苗,离竹丛越远,高度相对更高。

2.3 华西箭竹对岷江冷杉幼苗生物量的影响

华西箭竹的存在对小幼苗的生物量的影响不大。小幼苗各部分生物量在带 3 均最大,除带 3 中小幼苗生物量和根冠比明显高于带 5 外($p < 0.05$),其它环境中小幼苗的生物量和根冠比均无显著差异。随着幼苗的生长,竹丛对幼苗生物量的影响增

大。从竹丛外向竹丛内(即从带 1 依次向带 5),岷江冷杉大幼苗各部分生物量及总生物量均逐渐增大。大幼苗生物量在带 1 中最大,竹丛外大幼苗各部分生物量及总生物量显著大于竹丛内大幼苗各部

分生物量及总生物量($p < 0.05$),竹丛外各样带(带 1、带 2)间以及竹丛内各样带(带 3、带 4、带 5)间没有显著差异。竹丛外各样带幼苗普遍具有较大的根冠比(表 7)。

表 6 5 条样带高度与基径回归方程及相关系数
Table 6 Regression equation and correlation coefficient in five different transects

	带 1 Zone 1	带 2 Zone 2	带 3 Zone 3	带 4 Zone 4	带 5 Zone 5
线性回归 Linear regression	$y = 42.78x - 1.43$	$y = 42.32x - 0.62$	$y = 40.84x - 0.39$	$y = 37.83x - 0.64$	$y = 36.58x + 0.99$
相关系数 Correlation coefficient (R^2)	0.61	0.67	0.53	0.49	0.52
相关系数的 F 值 F -value of R^2	116.82**	195.43**	114.88**	41.69**	10.36**

基径为自变量,高度为因变量 Basal diameter is the independent and height is the dependent ** : $p < 0.01$

表 7 5 条样带两种幼苗各部分生物量(平均值 \pm 标准误)
Table 7 Biomass of different organs of two size seedlings in five different transects (Mean \pm SE)

各部分总生物量 Total biomass of each part ($g \cdot 30 m^{-2}$)	带 1 Zone 1	带 2 Zone 2	带 3 Zone 3	带 4 Zone 4	带 5 Zone 5
小幼苗 Younger seedling $H < 0.2 m$					
根总生物量 Total biomass of roots	2.04 ± 0.09^{ab}	2.25 ± 0.11^{ab}	5.17 ± 0.01^a	1.97 ± 0.06^{ab}	0.43 ± 0.18^b
茎总生物量 Total biomass of stems	2.10 ± 0.43^{ab}	2.13 ± 0.42^{ab}	4.95 ± 0.05^a	1.90 ± 0.24^{ab}	0.43 ± 0.72^b
叶总生物量 Total biomass of leaves	0.24 ± 0.45^{ab}	0.26 ± 0.42^{ab}	0.61 ± 0.05^a	0.23 ± 0.24^{ab}	0.05 ± 0.74^b
枝总生物量 Total biomass of branches	1.18 ± 0.42^{ab}	1.22 ± 0.41^{ab}	2.83 ± 0.05^a	1.08 ± 0.24^{ab}	0.24 ± 0.71^b
地上总生物量 Total biomass of aboveground	3.56 ± 0.04^{ab}	3.71 ± 0.03^{ab}	8.59 ± 0.01^a	3.29 ± 0.02^{ab}	0.73 ± 0.06^b
根冠比 Root mass/aboveground mass	0.44 ± 0.13^{ab}	0.69 ± 0.73^{ab}	1.50 ± 0.59^a	0.64 ± 0.79^{ab}	0.12 ± 0.28^b
小幼苗总生物量 Total biomass	5.56 ± 0.56^{ab}	5.86 ± 2.28^{ab}	13.56 ± 1.67^a	5.18 ± 2.32^{ab}	1.16 ± 0.43^b
大幼苗 Older seedling $H \geq 0.2 m$					
根总生物量 Total biomass of roots	12.99 ± 0.67^a	10.83 ± 0.80^a	8.45 ± 0.07^a	2.58 ± 0.43^b	0.97 ± 1.30^b
茎总生物量 Total biomass of stems	15.26 ± 0.63^a	12.34 ± 0.71^a	9.51 ± 0.07^a	2.90 ± 0.39^b	1.04 ± 1.17^b
叶总生物量 Total biomass of leaves	1.46 ± 0.56^a	1.23 ± 0.68^a	0.96 ± 0.06^a	0.29 ± 0.37^b	0.11 ± 1.10^b
枝总生物量 Total biomass of branches	8.24 ± 0.34^a	6.72 ± 0.38^a	5.20 ± 0.04^a	1.58 ± 0.21^b	0.58 ± 0.63^b
地上总生物量 Total biomass of aboveground	24.89 ± 0.09^a	20.30 ± 0.10^a	15.70 ± 0.01^a	4.79 ± 0.05^b	1.74 ± 0.16^b
根冠比 Root mass/aboveground mass	0.99 ± 0.17^a	1.12 ± 0.33^a	0.97 ± 0.13^a	0.29 ± 0.33^b	0.15 ± 0.22^b
大幼苗总生物量 Total biomass	37.95 ± 1.46^a	31.11 ± 1.58^a	24.11 ± 1.69^a	7.35 ± 1.83^b	2.70 ± 1.21^b
幼苗总生物量 Total biomass of seedlings	43.51 ± 0.85^a	36.97 ± 1.57^a	37.67 ± 1.68^a	12.53 ± 2.05^b	3.86 ± 0.84^b

表中不同字母表示差异显著 The values sharing the different letters are significantly different at $p < 0.05$

3 讨论

华西箭竹通过影响岷江冷杉幼苗的数量、高度、基径以及冠幅特征,抑制冷杉幼苗的更新和生长,从而影响到岷江冷杉种群的扩散以及群落的发展。一方面,华西箭竹影响岷江冷杉幼苗的数量及分布。首先,华西箭竹的密度与岷江冷杉幼苗的数量呈负相关。华西箭竹密度较大的区域岷江冷杉幼苗的数量非常稀少,而华西箭竹密度较小的环境岷江冷杉幼苗的数量很大。在日本(Nakashizuka, 1989)、中国西南部(Taylor *et al.*, 1996)、哥斯达黎加(Widmer, 1998)等地的相关研究中也证实了这个现象。其次,华西箭竹抑制岷江冷杉幼苗的存活。我们发现,竹丛外大径级岷江冷杉幼苗更多,而小径级岷江冷杉幼苗主要分布在竹丛内,离竹丛越远,幼苗向更大径级的转化率越高(表 3),这与 Guilherme 等(2004)和

Taylor 等(2004)的研究结果类似。另一方面,华西箭竹影响岷江冷杉幼苗的生长。异速生长(高度基径比)可以全面的表现出苗木生长状况。Antos 等(2000)在研究不同环境下云杉和冷杉幼苗库的变化时发现,无论是云杉还是冷杉,种内异速生长无显著差异,这与我们的研究结果相同。但从总体上看,由竹丛外至竹丛内,异速生长呈现逐渐减小的趋势,表明不同华西箭竹环境对岷江冷杉幼苗的异速生长有抑制作用。在相同基径的基础上,竹丛外的岷江冷杉幼苗有长得更高的倾向,而在相同高度的基础上,竹丛内幼苗有长得更粗壮的倾向。这可能与岷江冷杉幼苗具高寒耐荫特征有关。

竹丛内外不同的光照和养分条件导致岷江冷杉幼苗密度和生长的差异。首先,对于耐荫的岷江冷杉,阴暗潮湿的环境对其种子萌发和幼苗存活更有利。在一定的郁闭环境中,岷江冷杉的更新和生长

呈现出较好的态势,黄忠良等(2001)和陈圣宾等(2005)的研究也证实了这点。研究发现,大径级的岷江冷杉幼苗只在竹丛外有分布,离竹丛越远苗木数量越多,而且岷江冷杉幼苗的基径越大,表现越明显。这与竹丛外较多的光照,可以为幼苗生长提供更多的光合产物有关。其次,较好的光照条件显著促进小径级岷江冷杉幼苗的高生长,Mckinley和van Auken(2005)也有相同的研究结果。在完全不受华西箭竹影响的环境中,小径级岷江冷杉幼苗的株高显著增大(表5)。同时,华西箭竹的存在显著增大了大径级(Ⅲ级)岷江冷杉幼苗冠幅的扩展(表4),如带4冠幅显著大于其余环境。对光照的竞争使得带4幼苗的冠幅显著大于其余样带。这一点也可由对生物量的分析得知,华西箭竹密度的增高伴随着岷江冷杉幼苗根冠比的减小(表7),在带4中,幼苗地上部分分配更多的生物量,冠幅显著增大。在光照较强的带1、带2中,光照已不再是幼苗生长的限制因子,幼苗不需要通过太多枝条的扩展来获光,幼苗冠幅没有显著差异。过于郁闭的环境中岷江冷杉幼苗生存困难(带5小径级幼苗数量很少,而大径级幼苗缺失),可能与高密度华西箭竹环境下,凋落物对种子与土壤接触的阻隔作用(黄忠良等,2001),盘根错节的根部对岷江冷杉幼苗扎根的排挤作用(Narukawa & Yamamoto, 2002),以及林下光照不足和光质的改变(陈圣宾等,2005)等因素有关。竹类的密度直接导致土壤营养成分和土壤含水量的变化。竹丛内外的生态环境影响岷江冷杉幼苗C的固定和分配过程不同。研究结果显示,华西箭竹的大量存在可以显著减小岷江冷杉幼苗各部分的生物量(表7),这可能与竹类的存在使土壤含水量显著增高,岷江冷杉幼苗对水分竞争处于劣势,处在缺水状态的岷江冷杉幼苗关闭气孔,CO₂摄入减少,进而导致同化产物减少有关(Takahashi *et al.*, 2003)。鲁叶江等(2005)在缺苞箭竹(*F. denudata*)群落密度对土壤养分影响的研究中发现,竹密度对土壤中N、K储量没有显著影响,而土壤中P储量随箭竹密度增高而显著减少。低P胁迫时会有更多碳水化合物向根部运输,使植物根冠比增加(郭再华等,2005)。在我们实验中根冠比在竹丛内变化不明显,可能与岷江冷杉幼苗年龄尚小不足以表现出差异有关。

竹丛内外华西箭竹与岷江冷杉采取不同的竞争策略,导致岷江冷杉幼苗在竹丛内外密度、生长方面的差异。岷江冷杉是一种生长速度缓慢、有性繁殖的物种,其更新过程很大程度依赖于种子产量(刘

庆,2002)。同时岷江冷杉又是一种高寒耐荫种,幼树耐荫,但其种子萌发和幼苗生长则需要相对更多的光照。华西箭竹是一种克隆植物,在自然生境条件下具备无性繁殖和营养生长的特征,克隆生长特性使其在同岷江冷杉幼苗的资源竞争中处于优势地位。大量的研究表明,在日本(Nakashizuka, 1989)和中国西南部(Taylor *et al.*, 1996)地区,处于森林灌木层的小径竹能快速侵入采伐迹地或火烧迹地进行克隆生长。箭竹具有快速生长的特性,这意味着土壤养分的供应对其生长发育起着决定性的作用(鲁叶江等,2005)。为满足快速生长的需求,华西箭竹盘根错节的地下茎迅速占据土壤空间,使得大幼苗地下部分的扩展受到限制,在对土壤营养物质的竞争方面,岷江冷杉幼苗处于劣势;地上成丛生长的茎秆、繁茂的枝叶,一方面与冷杉幼苗争夺生存空间,另一方面削弱了到达地面的光照,使得华西箭竹种子萌发、幼苗生长受到限制。对岷江冷杉幼苗来说,一定程度的荫蔽条件对幼苗的生长有利,而且幼苗扎根不深,一定密度的华西箭竹对地下空间的占据不会影响到岷江冷杉幼苗的扎根,所以在一定密度的华西箭竹环境下岷江冷杉幼苗长势良好。但是随着幼苗的生长,岷江冷杉对营养物质需求、地下部分对生长空间的需求,以及幼苗对光照的需求均有所增加,所以竹丛内幼苗死亡率增大,幼苗向幼树的转化率下降。

在不同的华西箭竹密度环境中,岷江冷杉幼苗受到各种环境因子以及其自身生物学特性的影响,表现出不同的数量特征和生物量分配特征。过于郁闭和过于开阔的环境都对苗木的生长和更新不利,岷江冷杉幼苗在各种环境中处在存活和生长不断变化的平衡中,在一定的华西箭竹密度(带3)环境中存活和更新较好。

参 考 文 献

- Antos JA, Parish R, Conley K (2000). Age structure and growth of the tree-seedling bank in subalpine spruce-fir forest of south-central British Columbia. *The American Midland Naturalist*, 143, 342–354.
- Chen SB (陈圣宾), Song AQ (宋爱琴), Li ZJ (李振基) (2005). Research advance in response of forest seedling regeneration to light environmental heterogeneity. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 16, 360–370. (in Chinese with English abstract)
- González ME, Veblen TT, Donoso C, Ealeria L (2002). Tree regeneration responses in a lowland Nothofagus-dominated forest after bamboo dieback in South-Central Chile. *Plant Ecology*, 161,

- 59 – 73.
- Guilherme FAG, Oliveira-Filho AT, Appolinário V, Bearzoti E (2004). Effects of flooding regime and woody bamboos on tree community dynamics in a section of tropical semideciduous forest in South-Eastern Brazil. *Plant Ecology*, 174, 19 – 36.
- Guo ZH (郭再华), He LY (贺立源), Xu CG (徐才国) (2005). Morphological variety of plants tolerance to low-P stress. *Chinese Journal of Soil Science (土壤通报)*, 36, 760 – 764. (in Chinese with English abstract)
- Huang ZL (黄忠良), Peng SL (彭少麟), Yi S (易俗) (2001). Factors affecting seedling establishment in monsoon evergreen broad-leaved forest. *Journal of Tropical and Subtropical Botany (热带亚热带植物学报)*, 9, 123 – 128. (in Chinese with English abstract)
- Liu Q (刘庆) (2002). *Ecological Research on Subalpine Coniferous Forests in China (亚高山针叶林生态学研究)*. Sichuan University Publishing House, Chengdu, 33 – 98, 217 – 233. (in Chinese)
- Lu YJ (鲁叶江), Wang KY (王开运), Yang WQ (杨万勤), Wu FZ (吴福忠) (2005). Effects of *Fargesia denudata* density on soil nutrient pool. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 16, 996 – 1001. (in Chinese with English abstract)
- Mckinley DC, van Auken OW (2005). Influence of interacting factors on the growth and mortality of *Juniperus* seedlings. *The American Midland Naturalist*, 154, 320 – 330.
- Nakashizuka T (1989). Role of uprooting in composition and dynamics of an old-growth forest in Japan. *Ecology*, 70, 1273 – 1278.
- Narukawa Y, Yamamoto S (2002). Effects of dwarf bamboo (*Sasa* sp.) and forest floor microsites on conifer seedling recruitment in a subalpine forest, Japan. *Forest Ecology and Management*, 163, 61 – 70.
- Noguchi M, Yoshida T (2004). Tree regeneration in partially cut conifer-hardwood mixed forests in northern Japan, roles of establishment substrate and dwarf bamboo. *Forest Ecology and Management*, 190, 335 – 344.
- Qin ZS (秦自生), Taylor AH, Cai XS (蔡绪慎) (1993). *Bamboo and Forest Dynamic Succession in the Ecological Environment of Giant Panda in Wolong (卧龙大熊猫生态环境的竹子与森林动态演替)*. China Forestry Publishing House, Beijing, 1 – 23, 211 – 319. (in Chinese)
- Takahashi K, Uemura S, Suzuku J, Hara T (2003). Effects of understory dwarf bamboo on soil water and the growth of overstory trees in a dense secondary *Betula ermanii* forest, northern Japan. *Ecological Research*, 18, 767 – 774.
- Taylor AH, Qin ZS, Liu J (1996). Structure and dynamics of subalpine forest in the Wanglang Natural Reserve, China. *Vegetatio*, 134, 125 – 138.
- Taylor AH, Qin ZS (1988). Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan, China. *Journal of Ecology*, 76, 1204 – 1218.
- 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 JP, Wilson B, Mills RG, Burns RG (2002). Comparison of microbial numbers and enzymatic activities in surface and subsoils using various techniques. *Soil Biology & Biochemistry*, 34, 387 – 401.
- Widmer Y (1998). Pattern and performance of understory bamboos (*Chusquea* spp.) under different canopy closures in old-growth oak forests in Costa Rica. *Biotropica*, 30, 400 – 415.

责任编辑:王政权 责任编辑:刘丽娟