

岷山北部大熊猫主食竹天然更新与生态因子的关系

李波^{①②†}, 张曼^{①②†}, 钟雪^{①②}, MOERMOND Timothy^{①②}, 冉江洪^{①②*}, 杨旭煜^③

① 四川大学生命科学学院, 生物资源与生态环境教育部重点实验室, 成都 610064;

② 四川省濒危野生动物保护生物学重点实验室, 成都 610064;

③ 四川省野生动物资源调查保护管理站, 成都 610081

† 同等贡献

* 联系人, E-mail: rjhong-01@163.com

2012-05-21 收稿, 2012-07-23 接受

四川省野生动物资源调查保护管理站和国家自然科学基金人才培养基金(J1103518)资助

摘要 为了探究箭竹(*Fargesia* spp.)天然更新与生态因子的关系, 2010和2011年在岷山北部四川包座和贡杠岭2个大熊猫自然保护区设置样方对开花后枯死竹林的更新状况进行了调查. 共调查大样方183个, 小样方717个. 共记录可能影响箭竹天然更新的生态因子变量12个(地形及林分因子: 海拔、坡向、坡度、坡位、乔木郁闭度和灌木盖度; 微生境因子: 上层植被盖度、草本盖度、苔藓盖度、苔藓厚度、枯枝落叶盖度和枯立竹密度). 以箭竹幼苗密度作为衡量天然更新的指标, 分别采用单因素方差分析和基于广义线性模型的负二项回归分析幼苗密度与地形及林分因子、微生境因子的关系. 结果表明: (1) 坡向、坡度、坡位和灌木盖度对箭竹幼苗密度的影响不显著, 仅海拔高度和乔木郁闭度对箭竹幼苗密度影响显著, 幼苗密度随着海拔高度和乔木郁闭度的增大呈现先增大后减小的趋势; (2) 在微生境上苔藓厚度、苔藓盖度和枯立竹密度3个因子对幼苗密度影响显著. 苔藓在地面的存在, 对更新具有促进作用, 随着苔藓盖度和苔藓厚度的增大, 幼苗密度增大; 而环境中存在的枯立竹则不利于箭竹的更新, 随着枯立竹密度增大, 箭竹幼苗密度减小, 因此极早地去除枯立竹可能会有利于竹类的天然更新. 同时, 由于该区域存在较大强度的放牧活动, 放牧强度大时会在地表的苔藓造成破坏, 并使幼苗受到践踏而死, 因此在竹类恢复更新区域应最大限度地减小放牧强度, 以利于竹类的快速恢复.

关键词

大熊猫
主食竹
天然更新
生态因子

大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)是以竹类为食的、我国特有的珍稀濒危动物^[1,2]. 竹类资源是大熊猫生存的基础, 竹类大面积开花枯死后会导致大熊猫食物短缺, 迫使大熊猫个体迁移, 严重时会造成大熊猫个体的死亡^[3]. 竹类开花枯死后能否良好和迅速的自然更新, 关系到大熊猫食物基地的建立, 决定着大熊猫种群的扩张与长远生存利益^[4].

竹林大面积开花枯死后, 主要通过种子萌发进行天然有性更新^[5,6]. 成熟的种子脱落, 遇适宜的气候和土壤条件萌发长出幼苗, 自然生长发育经若干年后恢复至成林这一过程, 称为天然更新过程^[7,8].

这一更新过程进行的顺利与否以及所经历的时间长短除了取决于竹种的生物学特性外, 还与影响种子萌发及幼苗生长的各种生物及非生物因子密切相关^[8-10]. 目前国内对大熊猫主食竹天然更新的研究主要集中在种子特性研究和更新幼竹的生长发育规律研究、主食竹种的更新复壮等营林技术方面^[11-14], 而竹子天然更新与生态因子关系的研究较少, 仅有的2篇对王朗自然保护区缺苞箭竹天然更新与生态因子关系研究的论文, 得到的结果还不尽一致^[8,15].

2004年, 位于四川和甘肃省的岷山北部大熊猫栖息地出现了竹类大面积开花现象, 到2007年大面

引用格式: 李波, 张曼, 钟雪, 等. 岷山北部大熊猫主食竹天然更新与生态因子的关系. 科学通报, 2013, 58: 1528-1533

英文版见: Li B, Zhang M, Zhong X, et al. Factors influencing the natural regeneration of arrow bamboo in giant panda habitat of the north Minshan Mountains, southwestern China. Chin Sci Bull, 2013, 58: 2128-2133, doi: 10.1007/s11434-012-5641-x

积开花过程基本结束. 本次开花的竹种是区域内仅有分布的两种(华西箭竹 *Fargesia nitida* 和缺苞箭竹 *F. denudata*), 两者同时开花, 开花面积达 73082 hm², 并使四川省九寨沟县和若尔盖县的大熊猫迁移^[16], 目前该区域的竹林正处于更新恢复阶段. 为了了解区域内竹类的恢复状况, 探究箭竹天然更新与生态因子的关系, 2010 和 2011 年分别在岷山北部四川包座自然保护区和四川贡杠岭自然保护区设置样方对开花枯死后竹林的更新状况进行了调查, 目标是(1) 评估区域竹类的恢复更新质量; (2) 确定箭竹天然更新与生态因子的关系; (3) 为促进该区域大熊猫栖息地保护及竹林更新恢复提供可行性建议.

1 材料和方法

(i) 研究区域概况. 研究区域位于岷山北部四川省九寨沟县和若尔盖县 2 个相连的大熊猫保护区内, 即若尔盖县四川包座自然保护区(东经 103°12'~103°37', 北纬 33°03'~34°39')和九寨沟县四川贡杠岭自然保护区(东经 103°24'~103°48', 北纬 33°02'~33°44'), 这 2 个保护区在地理位置上毗邻, 自然环境和植被状况都极为相似. 地貌以高山峡谷地貌为主, 气候属北亚热带气候和暖温带气候的过渡区, 年平均温度 12.7°, 平均降水量 600~800 mm^[17]. 植被主要是以紫果云杉(*Picea purpurea*)、粗枝云杉(*P. asperata*)和岷江冷杉(*Abies faxoniana*)等组成的寒温性针叶林为主^[17].

该区域海拔 2400~3500 m 的针叶林下分布有华西箭竹和缺苞箭竹 2 种大熊猫主食竹, 这 2 种竹种同时开花枯死, 目前该区域的竹林正处于更新恢复阶段. 由于华西箭竹和缺苞箭竹这 2 个竹种在研究区分布条件大体一致, 常混杂生长, 仅从幼苗很难区分这 2 个种, 因此调查和分析时, 我们把这 2 个竹种归为一类, 统称为箭竹.

(ii) 样方设置及参数测量. 2010 年 6~7 月和 2011 年 6~7 月分别在包座自然保护区和贡杠岭自然保护区的开花枯死竹林内设置 26 条调查样线, 在样线上设置 10 m×10 m 的大样方, 用于测量地形、乔木郁闭度等变量. 将大样方进一步分为 4 个 5 m×5 m 的样方, 用来测量灌木盖度, 以大样方中 4 个 5 m×5 m 样方的灌木平均盖度作为大样方的灌木盖度值. 由于大样方中的箭竹不是均匀分布, 其生长方式既有散生又有簇生, 因此, 根据大样方中箭竹的分布和生长状况, 在每个 10 m×10 m 的大样方中设置 3~5 个 1 m×1 m 小样方来调查箭竹更新幼苗的株数、高度并测量有关的微生境变量. 小样方的设置方法如下: (1) 沿对角线均匀设置 3 个小样方; (2) 在对角线的 3/4 处各设置 1 个小样方, 共 4 个样方; (3) 在 4 角和中心各设置 1 个小样方, 共 5 个小样方(图 1). 在样方内记录可能影响箭竹更新的生态因子变量共 12 个(表 1).

箭竹开花结实后, 种子更新一般集中于最初的 3~5 年内, 随着时间的推移, 由于种子的萌发率下降而使竹苗数目趋于稳定^[11,16]. 同时, 研究区的箭竹幼苗高度和密度呈显著正相关关系(包座: $r=0.286$,

表 1 影响箭竹天然更新的生态因子变量

生态因子分类	变量	备注
地形	海拔(m)	GPS 在 3D 导航情况下测定, 分为 3 个级别, <2800, 2800~3000, >3000
	坡向(°)	罗盘测量, 分为阴坡(337.5°~67.5°), 阳坡(157.5°~247.5°), 半阴半阳坡(67.5°~157.5°, 247.5°~337.5°), 无坡向 4 个, 无坡向是指样方在平地(特别是在脊部的平地)或凹地中, 不能判别它的坡向
	坡度(°)	罗盘测量, 划分为 5 个级别, <5°, 6°~20°, 21°~30°, 31°~40°, >40°, 基本采用林学上对坡度级别的划分
	坡位	划分为上、中、下坡和谷地 4 个类型
林分	乔木郁闭度	估测, 划分为 5 个级别, <0.2, 0.2~0.40, 0.41~0.6, 0.61~0.8, >0.8
	灌木盖度(%)	估测, 不包括枯竹盖度, 划分为 3 个级别, 0~20%, 21%~40%, 41%~60%, >60%
微生境	上层植被盖度(%)	小样方中乔木和灌木(不包括枯竹)总盖度
		估测, 精确到 10%
	草本盖度(%)	估测, 精确到 10%
	枯枝阔叶盖度(%)	估测, 精确到 10%
	苔藓盖度(%)	估测, 精确到 10%
	苔藓厚度(cm)	卷尺测量, 精确到 0.5 cm
	枯立竹密度(株/m ²)	直接计数, 小样方内直立未倒伏的枯死竹数目

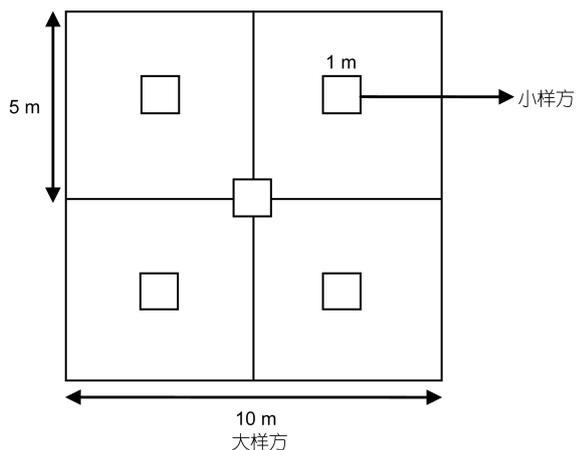


图1 大样方中5 m×5 m样方和小样方布设图

$P < 0.001$; 贡杠岭: $r = 0.455$, $P < 0.001$), 因此我们选择单位面积箭竹幼苗的株数(幼苗密度)作为衡量天然更新的指标. 分析地形、林分因子和幼苗密度的关系时, 以大样方中小样方幼苗密度的平均值作为大样方的幼苗密度, 分析微生境因子和幼苗密度的关系时, 直接用小样方的数据进行分析.

(iii) 统计分析方法. 采用非参数估计中 2 个独立样本的 Mann-Whitney U 检验对 2 个研究区的箭竹幼苗密度进行对比分析, 结果发现包座和贡杠岭自然保护区的幼苗密度不具有显著差异($P = 0.078 > 0.05$), 因此将 2 个地点收集的数据合并进行分析.

将原始数据进行转换, 用 One-Sample Kolmogorov-Smirnov 检验对转换后的数据进行正态分布检验, 在样本满足正态分布的前提下($P = 0.227 > 0.05$), 采用 One-Way ANOVA (单因素方差分析)分析地形因子和林分因子对箭竹幼苗密度的影响是否显著, Levene 检验方差齐性, 采用 LSD 法进行多重比较. 各变量在描述时采用 $\text{Mean} \pm SE$ 表示, 其中 Mean 为算术平均值, SE 为标准误差. 所有检验的显著水平设定为 0.05, 即当 $P < 0.05$ 时差异显著.

采用 Spearman 相关性分析分析微生境变量之间的相关关系, 当变量间相关系数的绝对值 $|r| \geq 0.5$, 将

相关性强的自变量剔除, 保留生物学意义较为重要的变量^[18,19]. 由于因变量和自变量都为数值型变量, 我们选用基于广义线性模型(generalized linear model, GLM)的负二项回归分析因变量箭竹幼苗密度与自变量微生境因子之间的关系.

数据整理和统计工作皆在 SPSS16.0 平台上进行.

2 结果

2.1 研究区域竹类更新质量评估

调查大样方(10 m×10 m)共 183 个, 小样方(1 m×1 m)共 717 个, 箭竹幼苗密度范围为 0~465 株 m^{-2} . 在所调查的小样方中, 有大约四分之三(76.71%)的小样方中的幼苗密度低于 80 株 m^{-2} . 研究区域幼苗的平均密度为 (59.93 ± 2.40) 株 m^{-2} , 该区域竹林开花前成竹的平均密度为 (42.8 ± 1.17) 株 m^{-2} (根据全国第 3 次大熊猫调查的数据统计), 以此为标准, 对研究区竹林更新质量进行评估. 717 个小样方的统计结果显示, 43.6% 的样方被评定为更新较差, 更新中等和更新较好的样方分别占 27.2% 和 23.29%, 仅 3.21% 的样方无箭竹更新幼苗分布. 将 2 个保护区分别进行评估也得到同样的结果(表 2).

总体而言, 区域内大部分的地段都实现了箭竹的天然更新, 但是更新质量较差.

2.2 箭竹更新与地形及林分因子的关系

单因素方差分析的结果表明, 不同海拔梯度的箭竹幼苗密度差异显著($F_{2,180} = 3.17$, $P = 0.044 < 0.05$), 不同乔木郁闭度下的幼苗密度差异极显著($F_{4,178} = 4.094$, $P = 0.003 < 0.01$), 不同的坡向、坡度、坡位和灌木盖度的幼苗密度差异不显著(表 3).

通过进行多重比较发现, 海拔 2800~3000 m 与海拔 3000 m 以上 2 个梯度幼苗密度差异显著($P = 0.045 < 0.05$), 它们都与海拔 2800 m 以下的幼苗密度差异不显著($P > 0.05$), 海拔 2800~3000 m 的箭竹幼

表2 箭竹更新质量评估表

质量分级	幼苗密度(株 m^{-2})	贡杠岭自然保护区		包座自然保护区		总计	
		样方数	百分数(%)	样方数	百分数(%)	样方数	百分数(%)
没有更新	0	10	2.82	13	3.58	23	3.21
差	<40	148	41.81	184	50.69	332	46.30
中	40~80	109	30.79	86	23.69	195	27.20
好	>80	87	24.58	80	22.04	167	23.29

表 3 地形及林分因子不同组别的箭竹幼苗密度方差分析

因子	df	F	P ^{a)}
海拔	df ₁ =2, df ₂ =180	3.17	0.044*
坡向	df ₁ =3, df ₂ =179	0.519	0.67
坡度	df ₁ =4, df ₂ =178	1.83	0.125
坡位	df ₁ =3, df ₂ =179	0.363	0.78
乔木郁闭度	df ₁ =4, df ₂ =178	4.094	0.003**
灌木盖度	df ₁ =3, df ₂ =179	0.505	0.68

a) *示差异显著, **示差异极显著

苗密度最大(68.97±6.13 株 m⁻²), 海拔 2800 m 以下的幼苗密度次之(59.41±5.57 株 m⁻²), 海拔 3000 m 以上幼苗密度最小(47.9±6.20 株 m⁻²)(图 2(a)); 乔木郁闭度在 0.41~0.6 时的幼苗密度最大(76.72±9.69 株 m⁻²), 郁闭度为 0.61~0.8 时的幼苗密度次之(72.88±8.32 株 m⁻²), 它们都高于郁闭度 0.21~0.4 时的幼苗密度(56.73±6.12 株 m⁻²), 但是差异不显著, 而它们都显著高于郁闭度<0.2(44.3±5.37 株 m⁻²)和>0.8(51.55±10.42 株/m²)时的幼苗密度(图 2(b)).

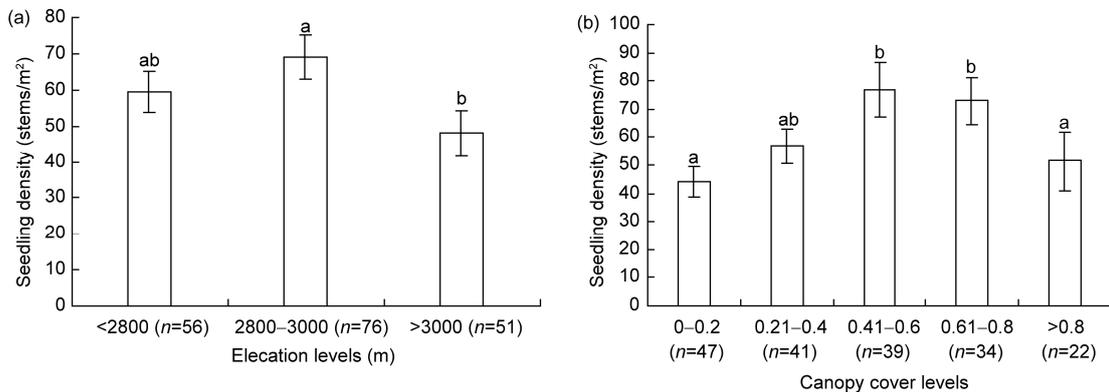


图 2 不同海拔梯度和郁闭度等级的幼苗密度(Mean±SE 株 m⁻²)

数值为平均数±标准误, 两两多重比较的显著性以字母标注于图形上方, 字母相同表示差异不显著, 字母不同表示差异显著, ab 表示与 a 和 b 都无显著性差异

表 4 微生境因子间 Spearman 秩相关系数^{a)}

变量	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₅	X ₆
X ₁ 上层植被盖度(%)	1	-0.043	0.259**	0.037	-0.026	-0.007
X ₂ 草本盖度(%)		1	-0.121	0.081*	-0.053	-0.040
X ₃ 枯枝落叶盖度(%)			1	-0.627**	-0.455**	0.021
X ₄ 苔藓盖度(%)				1	0.332**	-0.039
X ₅ 苔藓厚度(cm)					1	-0.064
X ₆ 枯立竹密度(株 m ⁻²)						1

a) *示差异显著, **示差异极显著

2.3 箭竹更新与微生境因子的关系

通过对上层植被盖度、草本盖度、枯枝落叶盖度、苔藓盖度、苔藓厚度和枯立竹密度 6 个微生境变量作相关性分析(表 4), 发现枯枝落叶盖度和苔藓盖度 2 个变量间的两两相关分析系数的绝对值>0.5, 依据两两相关系数大小、相关性叠加频次和变量的生物学意义, 剔除枯枝落叶盖度, 剩余变量进入随后的回归分析.

将保留的 5 个变量纳入广义线性模型, 进行全因子拟合(表 5, 全因子模型). 结果显示, 上层植被盖度和草本盖度 2 个变量的拟合 P 值分别为 0.143 和 0.859, 我们采用向后逐步剔除变量的方法(将拟合 P 值大于 0.1 的变量剔除)依次剔除草本盖度(P=0.895)和上层植被盖度(P=0.143) 2 个变量, 保留具有统计学意义的因子苔藓盖度、苔藓厚度和枯立竹密度 3 个变量纳入模型重新进行拟合.

结果显示, 苔藓盖度(P=0.009)、苔藓厚度(P<0.001)和枯立竹密度(P=0.009)对箭竹幼苗密度的

表5 负二项回归分析幼苗密度与微生境因子的关系

变量	B	SE	Wald χ^2	df	P
全因子模型					
上层植被盖度	0.000	0.0001	2.141	1	0.143
草本盖度	-0.028	0.1556	0.032	1	0.859
苔藓盖度	0.277	0.1234	5.027	1	0.025
苔藓厚度	0.168	0.0242	48.233	1	<0.001
枯立竹密度	-0.003	0.0011	7.729	1	0.005
优选因子模型					
苔藓盖度	0.298	0.1137	6.893	1	0.009
苔藓厚度	0.176	0.0220	64.259	1	<0.001
枯立竹密度	-0.003	0.0010	9.070	1	0.003

影响显著, 上层植被盖度和草本盖度对幼苗密度的影响不显著. 根据相关系数, 随着苔藓盖度($B=0.298$)和苔藓厚度($B=0.176$)的增大, 幼苗密度增大, 随着枯立竹密度增大($B=-0.003$), 幼苗密度减小(表 5, 优选因子模型).

3 讨论

本文结果表明, 坡向、坡度、坡位和灌木盖度对箭竹幼苗密度的影响不显著, 仅海拔高度和乔木郁闭度对箭竹幼苗密度影响显著. 海拔 2800~3000 m 的箭竹幼苗密度明显高于海拔 2800 m 以下或 3000 m 以上的幼苗密度, 说明 2800~3000 m 的海拔段为该区域箭竹生长更新的最适海拔, 箭竹更新良好.

乔木层郁闭度 0.41~0.6 及 0.61~0.8 时的幼苗密度显著高于郁闭度 <0.2 和 >0.8 时的幼苗密度, 说明郁闭度过高或过低都不利于箭竹的更新, 这与李承彪^[8]及贾昊和武吉华^[16]对王朗自然保护区缺苞箭竹的研究结果一致. 乔木作为森林群落的最高层, 其郁闭度的大小对林下环境(如光照、温度、湿度)等产生影响^[20], 从而影响箭竹种子的萌发和天然更新. 过分荫蔽的环境会显著影响根系的发育, 使竹子幼苗的根系生长脆弱, 根系竞争能力差, 影响幼苗对水分和养分的吸收, 造成幼苗死亡^[15]. 而在郁闭度很低的开阔地段, 大量光线射入林地地面, 这些地段常常灌木杂草丛生, 也不利于更新^[16,21]. 因此, 箭竹更新最好的条件应该具备既要有足够的光照又要有一定的荫蔽, 即在一个适合的郁闭度下, 光照条件适中, 各种水热条件适宜, 更新良好.

苔藓盖度和苔藓厚度对箭竹幼苗密度的影响显著, 随着苔藓盖度和苔藓厚度的增大, 幼苗密度增大.

这与李承彪^[8]研究结果基本一致, 其研究结果还认为, 当苔藓厚度 >15 cm 时则不利于箭竹更新, 本研究实地测量的苔藓厚度范围为 0~10 cm, 在这个范围内, 箭竹幼苗密度与苔藓厚度呈正相关关系. 马志贵和王金锡^[15]对王朗自然保护区缺苞箭竹天然更新的研究结果认为, 在地面苔藓极少时缺苞箭竹的更新良好, 随着苔藓厚度的增加, 幼苗密度减小. 这与本文和李承彪的研究结果都不同, 马志贵和王金锡的研究样方数量很少(仅 17 个数据), 因此我们认为其研究结果还存在一定不确定性. 苔藓植物作为许多生态系统的主要地被物, 其生理特性导致微气候(温度、空气湿度、土壤湿度等)的变化, 常常影响植物的种子萌发和幼苗存活, 与植物的更新密切相关^[22]. 没有苔藓层或者苔藓层过厚对植物的早期生长都是不利的, 一定厚度的苔藓的存在对箭竹的更新具有促进作用, 这是因为箭竹种子成熟落地后主要在苔藓层中贮藏, 由于苔藓具有保湿和无病菌污染的优点, 使种子具有较高的发芽率, 从而提高了种子萌发更新的成功率^[8]. 而在较厚(如 >15 cm)的苔藓层中, 若幼苗根系不能穿过苔藓层到达腐殖质或幼苗高度不能够超过苔藓层, 植株则无法获得生长所必需的水分、养分和光照等, 常会导致幼苗的死亡, 从而不利于更新^[22].

环境中枯立竹的存在不利于箭竹更新, 枯立竹密度越大, 单位面积的幼苗数目越少. 周世强和黄金燕^[12]对卧龙自然保护区冷箭竹天然更新的研究也发现, 环境中大量残存的枯立竹会影响幼竹的生长, 不利于更新. 竹林开花枯死后, 随着时间的推移, 地下茎开始腐烂, 但是腐烂速度是非常缓慢的, 枯立竹常常占据地下及地上空间, 使幼苗的可利用空间减少,

枯立竹过密也可能会影响到下层的光照强度和ación, 从而影响更新.

从本文的研究结果可以看出, 在所调查的 12 个生态因子中, 箭竹天然更新与微生境因子是密切相关的, 即主要是苔藓厚度、苔藓盖度和枯立竹密度. 这是因为箭竹开花后, 地下部分死亡, 其更新方式是通过种子萌发更新, 而在种子萌发转化为幼苗的过程中, 幼苗尚未形成相对较大的根系系统, 其呼吸和养分吸收等资源利用仅局限在一定的区域内, 这种

小尺度的微生境具有其特定的光照、温度、湿度、微地形和竞争环境^[23], 因此微生境的有利与否对幼苗的发生与存活具有决定性的作用. 本研究的结果也显示, 箭竹更新密度与枯立竹密度呈负相关关系, 极早地去除枯立竹可能会有利于竹类的天然更新. 同时, 由于该区域存在较大强度的放牧活动, 对地表的苔藓造成破坏, 并使幼苗受到践踏而死, 因此, 在竹类恢复更新区域应最大限度地减小放牧强度, 以利于竹类的快速恢复.

致谢 感谢四川包座自然保护区和贡杠岭自然保护区管理局的大力支持和协助; 感谢实验室的王妮、郑雯、焦迎迎同学以及四川大学 2008 级生态学专业本科生参与野外数据收集工作; 感谢徐雨老师在数据统计分析过程中所提供的帮助.

参考文献

- 1 胡锦涛. 大熊猫研究. 上海: 上海教育出版社, 2001
- 2 万秋红, 方盛国, 李建国, 等. 唐家河自然保护区大熊猫的家庭网络: 当代基因流评估. 科学通报, 2005, 50: 1738-1745
- 3 秦自生. 四川大熊猫的生态环境及主食竹种更新. 竹子研究会刊, 1985, 4: 1-10
- 4 Wang W, Franklin S B, Cirtain M C. Seed germination and seedling growth in the arrow bamboo *Fargesia qinlingensis*. Ecol Res, 2007, 22: 467-474
- 5 田星群. 山地竹开花的生态观察及更新. 竹类研究, 1987, 2: 39-43
- 6 Taylor A H, Qin Z S. Regeneration from seed of *Sinarundinaria fangiana*, a bamboo, in the Wolong Giant Panda reserve, Sichuan, China. Amer J Bot, 1988, 75: 1065-1073
- 7 刘颖颖, 傅金和. 大熊猫栖息地竹子及开花现象综述. 世界竹藤通讯, 2007, 5: 1-4
- 8 李承彪. 大熊猫主食竹研究. 贵阳: 贵阳科技出版社, 1997. 141-146
- 9 Hilton J R. The influence of dry storage temperature on the response of *Bromus sterilis* L. seeds to light. New Phytol, 1984, 198: 129-134
- 10 Catovsky S, Bazzaz F A. The role of resource interactions and seedling regeneration in maintaining a positive feedback in hemlock stands. J Ecol, 2000, 88: 100-112
- 11 秦自生, 蔡绪慎, 黄金燕. 冷箭竹种子特性及自然更新. 竹子研究会刊, 1989, 8: 1-12
- 12 周世强, 黄金燕. 冷箭竹更新幼龄种群生长发育特性的初步研究. 四川林业科技, 2002, 23: 30-33
- 13 周世强. 更新复壮技术对冷箭竹生态条件及生长习性影响的初步研究. 竹子研究会刊, 1994, 13: 26-36
- 14 周世强. 冷箭竹更新复壮技术及生态效益分析. 生态经济, 1994, 3: 53-55
- 15 马志贵, 王金锡. 缺苞箭竹更新与生态因子关系的研究. 四川林业科技, 1989, 10: 34-39
- 16 贾昊, 武吉华. 四川王朗自然保护区大熊猫主食竹天然更新. 北京师范大学学报, 1991, 27: 250-256
- 17 王颖, 冉江洪, 凌林, 等. 岷山北部竹类开花状况及对大熊猫的影响调查. 四川动物, 2009, 28: 368-371
- 18 Zuur A F, Ieno E N, Walker N J, et al. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. New York: Springer, 2009, 16: 539-546
- 19 Lahaye W S, Gutierrez R J. Nest sites and nesting habitat of the northern spotted owl in northwestern California. Condor, 1999, 101: 324-330
- 20 Wang Y J, Tao J P, Zhang C Z. Factors influencing the distribution and growth of dwarf bamboo, *Fargesia nitida*, in a subalpine forest in Wolong Nature Reserve, southwest China. Ecol Res, 2008, 24: 1013-1021
- 21 Holmgren M, Scheffer M, Huston M A. The interplay of facilitation and competition in plant communities. Ecology, 1997, 78: 1966-1975
- 22 蔺菲, 郝占庆, 叶吉. 苔藓植物对植物天然更新的影响. 生态学杂志, 2006, 25: 456-460
- 23 陈迪马, 潘存德, 刘翠玲, 等. 影响天山云杉天然更新与幼苗存活的微生境变量分析. 新疆农业大学学报, 2005, 28: 35-39