

卧龙自然保护区大熊猫栖息地植物群落多样性Ⅴ： 不同竹林的物种多样性*

周世强 黄金燕 张亚辉 李德生 黄炎 周小平 王鹏彦 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 卧龙 623006)

摘要 采用 α -多样性、 β -多样性和植物区系等参数,分析了卧龙自然保护区野生大熊猫栖息地主食竹种各竹林的物种多样性特征。结果表明,物种丰富度、物种优势度、物种均匀度和植物区系成分在3种竹林中都有着显著性差异($P<0.05$)。物种丰富度和优势度的排序是拐棍竹林>冷箭竹林>短锥玉山竹林;Shannon-Wiener多样性指数呈现出拐棍竹林>短锥玉山竹林>冷箭竹林的变化格局;Simpson多样性指数为冷箭竹林大于拐棍竹林和短锥玉山竹林,而拐棍竹林与短锥玉山竹林相差不大;群落均匀度两指数(J_{sw} 和 J_{si})均表现为短锥玉山竹林>拐棍竹林>冷箭竹林。不同竹林各层次的 α -多样性,无论是乔木层、灌木层,还是草本植物层,在3种竹林之间均具有不同的变化。拐棍竹林、冷箭竹林和短锥玉山竹林的植物科属地理分布格局较为相似($P>0.05$),都以温带地理成分为主,具有与卧龙自然保护区整体植物区系地理成分的相同模式,但就植物种类而言,3种竹林的差异极其显著($P<0.05$);同时,各竹林中乔木层优势树木的重要值、灌木层植物的平均数量,以及草本层植物的平均盖度之间也具有明显的差异($P<0.05$)。3种竹林之间的相似性系数(β -多样性)很低,具有各自的组成物种和群落结构($P<0.05$),这与不同竹种的生物学特性、海拔分布范围和生长发育阶段密切相关。本研究结果可为竹林分布的制图、退化生境的恢复、地震灾害受损栖息地的重建以及圈养大熊猫食物基地的建设等提供参考资料。图3 表5 参32

关键词 卧龙自然保护区;大熊猫;栖息地;物种多样性;竹林

CLC S795.02 (271)

Diversity of Plant Community of Giant Panda's Habitat in the Wolong Nature Reserve V: Species Diversity in Different Bamboo Forests*

ZHOU Shiqiang, HUANG Jinyan, ZHANG Yahui, LI Desheng, HUANG Yan,

ZHOU Xiaoping, WANG Pengyan & ZHANG Hemin**

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

Abstract Forty-eight forest sampling plots between 2 000 m and 3 000 m in the Wolong Nature Reserve, located at the western edge of the Sichuan Basin, were investigated. The species diversity of different bamboo forests was studied using the indices on both α -diversity and β -diversity. The species richness, species dominance, species evenness and plant flora were found significantly different at the 0.05 level among three bamboo forests. The species richness and species dominance were highest in *Fargesia robusta* forest, then in *Bashania faberi* forest and lowest in *Yushania brevipaniculata* forest. The ordination pattern of Shannon-wiener index was *F. robusta* forest>*B. faberi* forest>*Y. brevipaniculata* forest. The Simpson index of *B. faberi* forest was more than that of *F. robusta* forest and that of *Y. brevipaniculata* forest, and the difference between that of *F. robusta* forest and that of *Y. brevipaniculata* forest was not significant. The two indices of species evenness (J_{sw} and J_{si}) were *Y. brevipaniculata* forest > *F. robusta* forest > *B. faberi* forest. The α -diversity values of arbor layer, shrub layer and herb layer had different changes in the three bamboo forests. The plant flora, which primary component was temperate zone distribution types, was similar in different bamboo forests ($P>0.05$) and coincident with that of the Wolong Nature Reserve. The species of the three bamboo forests were significantly different at 0.05 levels, and so did the importance value of dominant species of arbor layer, the quantity of shrub layer and the coverage of herb layer. The comparability index (β -diversity) was very small among the three bamboo forests, mainly due to different plant species compositions and community structures ($P<0.05$). These differences can be explained by the biological characteristics of different bamboo species, their altitudinal distributions and growth phases. The results can be applied in mapping of bamboo distribution, restoration of degraded habitats, recovery of giant panda's habitats destroyed by the "5·12" Wenchuan Earthquake and its aftershocks, and establishment of in-captive giant panda food bases. Fig 3, Tab 5, Ref 32

Keywords Wolong Nature Reserve; giant panda; *Ailuropoda melanoleuca*; habitat; species diversity; bamboo forest

CLC S795.02 (271)

收稿日期: 2008-11-24 接受日期: 2009-01-22

*卧龙大熊猫俱乐部资助项目 Supported by the Wolong Giant Panda Club Foundation of China

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

物种多样性为一个地区或群落内生物丰富多彩和环境异质性的定量指标,也是制定自然保护管理策略的理论依据^[1]。通过调查和分析研究区域的物种多样性特征,可以不仅了解该地区植物群落的生态经济价值、植被衰退和恢复状态^[2-5],而且为自然灾害后生态环境的恢复和重建提供树种选择和层次构建的模式参考^[6,7],同时比较不同起源(比如人工营造和天然更新、原始林和次生林等)的相同优势植物群落的物种多样性指数,其结果可用于指导人工林的经营或次生林的改造^[8,9]。

野生大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)栖息地的破碎化与岛屿化现象,随着我国20世纪90年代“大熊猫栖息地保护工程”、“天然林保护工程”以及“退耕还林工程”等项目的实施,已得到了初步的改善,野生大熊猫的种群数量有所增长^[10]。然而,从技术角度分析,大熊猫栖息地的植被恢复,除采取自然恢复过程之外,人们主要进行的是植树造林作业(尤其是退耕还林工程),并且以外来树种的单一人工林结构为其营造模式^[7]。比如卧龙自然保护区,主要造林树种为日本落叶松(*Larix kaempferi*)、四川红杉(*L. mastersiana*)、水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)、板栗(*Castanea mollissima*)等,占该地区历年退耕还林面积的95%以上;即使营造的少量竹树混交林,也因缺乏配套的经营管理措施,逐渐发展为人工纯林,导致林下的竹子和其他灌草植物几乎荡然无存。经对郁闭成林的人工林内野生大熊猫利用状况的多年监测,人们发现人工林未能为大熊猫提供适宜的栖息环境,一是缺乏食物资源,二是林分郁闭过大,三是生境结构简单^[11]。

四川盆地向青藏高原过渡地带的亚高山竹类不仅是我国国宝大熊猫的主要食物资源,而且构成了山地垂直分布带中各森林植物群落灌木层的优势层片^[10,12-18]。竹子的生命周期影响着森林植被的动态演替,竹子的开花枯死有利于乔木树种、灌木和草本地被植物的繁殖更新和生长发育,随着竹子的自然恢复和郁闭成林,其它植物的种群数量和生存能力将趋于降低^[15-19]。因此,亚高山竹类的生态生物学研究具有重要的理论和实践意义。

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,以及对其它幸存大熊猫的觅食策略和移动格局产生较大的影响,大熊猫主食竹类的研究因此引起了国内外的广泛重视和科学家的积极参与,研究范围主要涉及资源调查、竹子分类、更新繁殖以及人工营造等方面,而从生物多样性角度分析竹林特征的报道较为少见^[13,18-22]。

鉴于此,本文作者利用多年在卧龙自然保护区大熊猫栖息地的样方调查数据,对以拐棍竹(*Fargesia robusta*)、冷箭竹(*Bashania faberi*)和短锥玉山竹(*Yushania brevipaniculata*)为优势灌木层片的植物群落,采用 α -多样性和 β -多样性指数进行比较分析,以期探讨不同竹林物种多样性的差异和对森林群落结构的影响。本文研究结果可以为大熊猫退化生境的植被恢复和“5·12”汶川大地震后大熊猫栖息地的恢复重建在植被恢复的模式选择、营造林分的树种选择、造林结构的类型选择以及遵循因地制宜原则等方面提供有益指导。

1 研究区概况

卧龙自然保护区位于四川省汶川县西南部,邛崃山系的

东南坡,岷江上游的映秀西侧(东经102°52′~103°24′,北纬30°45′~31°25′),东西横贯60 km,南北跨越63 km,总面积200 000 hm²,是我国最大的自然保护区之一,主要保护大熊猫、金丝猴(*Rhinopithecus roxellanae*)、牛羚(*Budorcas taxicolor*)、珙桐(*Davidia involucrata*)、水青树(*Tetracentron sinense*)、四川红杉等珍稀濒危动植物以及整个森林生态系统。

卧龙地处四川盆地向青藏高原过渡的高山峡谷地带,地势由西北向东南急剧递减。由于新构造运动的抬升作用及河流的侵蚀影响,区内山高谷深,相对高差悬殊。西北的四姑娘山海拔高达6 250 m,东部木江坪海拔高度仅1 150 m,两地相距48 km,相对高差却达5 100 m。区内主要河流有皮条河、正河、西河和中河,河流两侧发育许多支流,形成树枝状水系,河谷呈“V”形状,落差较大,具有丰富的水电资源。

卧龙自然保护区属青藏高原气候区,夏季凉爽多雨,冬季寒冷干燥。平均气温9.8℃,最低气温(1月)−1.7℃,最高气温(7月)17℃,年日照时数926.7 h,年降雨量1 800 mm,蒸发量873.9 mm,相对湿度80%以上。

根据中国林业科学研究院张万儒先生对卧龙自然保护区森林土壤及其垂直分布规律的研究,本区发育有从亚热带到冰缘环境的各种土壤类型。从河谷到山顶,主要土壤类型垂直分布为:山地黄壤、山地黄棕壤、山地暗棕壤、山地棕色暗针叶林土、亚高山草甸土、高山草甸土和高山寒漠土^[23]。

研究区位于海拔2 000~3 000 m的落叶阔叶林、针阔混交林和亚高山暗针叶林,主要组成树种为铁杉(*Tsuga chinensis*)、岷江冷杉(*Abies faxoniana*)、麦吊云杉(*Picea brachytyla*)、四川红杉、西南樱桃(*Prunus pilosiuscula*)、华西枫杨(*Pterocarya insignis*)、连香树(*Cercidiphyllum japonicum*)、疏花槭(*Acer laxiflorum*)、川滇长尾槭(*A. caudatum* var. *prattii*)、水青树、领春木(*Euptelea pleiospermum*)、红桦(*Betula albo-sinensis*)、糙皮桦(*B. utilis*)等^[1,24],是卧龙自然保护区野生大熊猫的主要栖息地和种群数量集中分布区域^[12]。

2 样地概况及研究方法

2.1 样地概况

根据卧龙野生大熊猫种群数量的地理分布和栖息地的利用调查,我们选定海拔2 000~3 000 m范围内历年所调查的分布有拐棍竹、冷箭竹和短锥玉山竹的48个植被样方进行物种多样性分析。样地概况见表1。

2.2 研究方法

2.2.1 取样方法和数据处理 ① 取样调查方法:在大熊猫主要栖息地采取“样方法”^[24]调查,每个样方根据实地情况,随机设置调查面积100~500 m²,分乔木层、灌木层和草本植物层,乔木调查采用大样方进行,灌木测定3~5个5 m×5 m的小样方,草本植物则选择5个1 m×1 m的小样方测量。在调查过程中,详细记录样方里的植物种名、个体数量、生长发育指数(胸径、树高、冠幅、盖度、多度等)和人为活动状况以及海拔高度、坡度、坡向等自然地理特征。

② 区系比较方法:将野外调查数据输入自行编制的大熊猫栖息地植物群落数据库系统(采用Access软件),查阅有

表1 大熊猫栖息地不同竹林样地概况
Table 1 General situation of the sampling plots in different bamboo forests of giant panda's habitat

样方号 No. of plots	海拔 Altitude (h/m)	调查地点 Location of plots	坡向 Aspect	坡度 Slop gradient ($\alpha/^{\circ}$)	竹子种类 Bamboo species
wl-01	2950	石棚子 Shipengzi	NE	≥ 41	冷箭竹 BF
wl-02	2420	石棚子 Shipengzi	NE	31~40	冷箭竹 BF
wl-03	2100	蒿子坪 Haoziping	SE	≥ 41	拐棍竹 FR
wl-04	2200	西河 Xi river	SW	31~40	冷箭竹 BF
wl-05	2525	干沟 Gangou	NE	6~20	拐棍竹 FR
wl-06	2500	白岩 Baiyan	NE	0~5	拐棍竹 FR
wl-07	2480	白岩 Baiyan	NE	0~5	拐棍竹 FR
wl-08	2500	白岩 Baiyan	NE	6~20	拐棍竹 FR
wl-09	2520	白岩 Baiyan	NE	6~20	拐棍竹 FR
wl-10	2500	金瓜树沟 Jinguashugou	E	≥ 41	拐棍竹 FR
wl-11	2500	金瓜树沟 Jinguashugou	E	6~20	拐棍竹 FR
wl-12	2970	金瓜树沟 Jinguashugou	E	≥ 41	拐棍竹 FR
wl-13	2460	樱桃坪 Cherry ground	NE	6~20	拐棍竹 FR
wl-14	2420	樱桃坪 Cherry ground	NE	0~5	拐棍竹 FR
wl-15	2285	臭水沟 Xiushuigou	NE	0~5	拐棍竹 FR
wl-16	2450	臭水沟 Xiushuigou	NE	0~5	拐棍竹 FR
wl-17	2580	金瓜树沟 Jinguashugou	N	21~30	拐棍竹 FR
wl-18	2450	23X	E	31~40	拐棍竹 FR
wl-19	2450	23X	E	≥ 41	拐棍竹 FR
wl-20	2600	36X	E	6~20	冷箭竹 BF
wl-21	2620	36X	W	0~5	冷箭竹 BF
wl-22	2630	36X	SW	6~20	冷箭竹 BF
wl-23	2745	37X	N	6~20	冷箭竹 BF
wl-24	3035	9X	S	6~20	冷箭竹 BF
wl-25	2840	二道坪 Erdaoping	NE	6~20	冷箭竹 BF
wl-26	2875	28X	W	0~5	冷箭竹 BF
wl-27	2875	28X	E	6~20	冷箭竹 BF
wl-28	2790	46X	N	31~40	冷箭竹 BF
wl-29	2730	45X	NE	21~30	冷箭竹 BF
wl-30	2650	44X	NE	6~20	冷箭竹 BF
wl-31	2500	五一棚 Wuyipeng	E	6~20	拐棍竹 FR
wl-32	2480	五一棚 Wuyipeng	S	21~30	拐棍竹 FR
wl-33	2300	五一棚 Wuyipeng	SW	31~40	拐棍竹 FR
wl-34	2300	沙湾 Shawan	SW	31~40	拐棍竹 FR
wl-35	2500	鹦哥嘴 Yinggezhuai	SW	≥ 41	拐棍竹 FR
wl-36	2600	实验林场 Forest centre	NE	≥ 41	拐棍竹 FR
wl-37	2600	杨子沟 Yangzigou	NW	31~40	冷箭竹 BF
wl-38	2300	沙湾 Shawan	NW	≥ 41	拐棍竹 FR
wl-39	2750	龙眼井 Longyanjing	NE	6~20	短锥玉山竹 YB
wl-40	2910	高岩窝 Gaoyanwo	NW	6~20	短锥玉山竹 YB
wl-41	2840	高岩窝 Gaoyanwo	NE	21~30	短锥玉山竹 YB
wl-42	2250	白岩沟 Baiyangou	NE	31~40	拐棍竹 FR
wl-43	2450	白岩沟 Baiyangou	NE	31~40	拐棍竹 FR
wl-44	2630	板棚子沟 Banpengzigou	NW	0~5	短锥玉山竹 YB
wl-45	2890	板棚子沟 Banpengzigou	SE	31~40	短锥玉山竹 YB
wl-46	2700	龙眼沟 Longyangou	SW	31~40	短锥玉山竹 YB
wl-47	2700	板棚子沟 Banpengzigou	NE	6~20	短锥玉山竹 YB
wl-48	2350	海罗石 Hailuoshi	SE	≥ 41	短锥玉山竹 YB

FR: 拐棍竹; BF: 冷箭竹; YB: 短锥玉山竹. 下同 FR: *Fargesia robusta*; BF: *Bashania faberi*; YB: *Yushania brevipaniculata*. The same below

关的植物分类书籍矫正植物的学名, 初步进行一些统计分
析, 综合各层植物的名录, 统计区系组成数量. 针对乔木层,
在Excel中计算每个样方各优势树种的重要值和优势度.

树种重要值和优势度的计算公式如下:

乔木的重要值: $IV_{tr} = \text{相对密度} + \text{相对优势度} + \text{相对高度}$ (1)

乔木的优势度: $DV_{tr} = (\text{相对频度} + \text{相对重要值})/2$ (2)

对灌木层和草本植物层分别统计各灌木的种群数量和
草本植物的覆盖度.

2.2.2 群落 α -多样性测度 α -多样性指数是群落中物种丰富度和个体在各物种中分布均匀程度的定量指标^[1, 4, 25], 本文研究采用最常用的丰富度指数(S)、Shannon-Wiener多样性指数(H')、Simpson多样性指数(D)和群落均匀度指数(J_{sw} 和 J_{si})以及优势度指数(I)进行 α -多样性测度。

① 丰富度指数(S): S 为种 i 所在样方的物种总数。

② 物种多样性指数

Shannon-Wiener指数(H'):

$$H' = -\sum P_i \ln P_i \quad (3)$$

Simpson指数(D):

$$D = \sum n_i(n_i - 1) / N(N - 1) \quad (4)$$

③ 均匀度指数

Pielou均匀度指数(J_{sw} 和 J_{si}):

$$J_{sw} = (-\sum P_i \ln P_i) / \ln S \quad (5)$$

$$J_{si} = (1 - \sum P_i^2) / (1 - 1/S) \quad (6)$$

④ 优势度指数

Margelef指数(I):

$$I = (S - 1) / \ln(N) \quad (7)$$

式中, P_i 为种 i 的相对密度; N 为种 i 所在样方各个种的数量之和; n_i 为种 i 的个体数量; S 为种 i 所在样方的物种总数。

2.2.3 群落 β -多样性测度 群落 β -多样性指数是群落内环境异质性变化或群落间环境变化而导致的物种丰富度和均匀度变化的指标, 测定此参数的简便方法为测度群落或生境的相似性系数, 目前主要采用早期提出的Jaccard指数和Sorensen指数^[1, 4, 25]。本文应用Jaccard指数进行分析, 其计算公式为:

$$C_j = j / (a + b - j) \quad (8)$$

其中, j 为两个群落或样地共有种数; a 和 b 分别为样地A和B中的物种数。

2.2.4 分析方法 将样方数据输入ACCESS 2007数据库中, 利用OFFICE 2007分析工具转化成EXCESS 2007文件, 采用物种多样性指数计算公式进行各种指数的计算, 并应用SPSS 16.0 软件作统计分析 with 假设检验, 整体之间采用方差分析(ANOVA), 竹林两两之间的 α -多样性指数和植物区系比较利用多重比较分析的LSD法检验, 群落 β -多样性指数采用 χ^2 法进行独立性检验, 显著性水平设为0.05。

3 结果与分析

3.1 卧龙大熊猫栖息地不同竹林的 α -多样性

3.1.1 不同竹林林分的 α -多样性 对卧龙自然保护区大熊猫栖息地主食竹种各林分 α -多样性的统计分析结果表明, 不同竹林的物种多样性具有明显的差异(图1, 图2, 表2)。物种丰富度和优势度的排序是拐棍竹林>冷箭竹林>短锥玉山竹林, 分别为拐棍竹林27.57和5.43、冷箭竹林23.67和4.47、短锥玉山竹林19.22和3.51, 经方差分析, 两指数在不同的竹林之间具有显著性差异($P < 0.05$); 尤其是拐棍竹林与短锥玉山竹林之间差异更为明显($P = 0.016$ 和 $P = 0.005$), 冷箭竹林与拐棍竹林和短锥玉山竹林两两之间差异不显著($P > 0.05$)。Shannon-Wiener多样性指数则呈现出拐棍竹林>短锥玉山竹林>冷箭竹林的变化格局, Simpson多样性指数是冷箭竹林

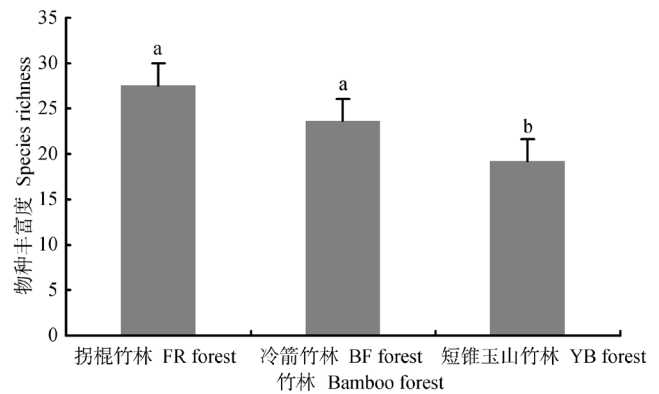


图1 卧龙大熊猫栖息地不同竹林的物种丰富度

Fig. 1 Species richness of different bamboo forests in Wolong giant panda's habitat

图中柱形上方的字母表示多重比较分析的结果, 相同字母表明两者之间无显著性差异($P > 0.05$), 不同字母之间则有显著性差异($P < 0.05$)

In this bar chart, the letters figured the results of multiple comparisons (LSD) on the top of bars. The same letters indicate no significant differences ($P > 0.05$), and the different letters show the significant differences ($P < 0.05$)

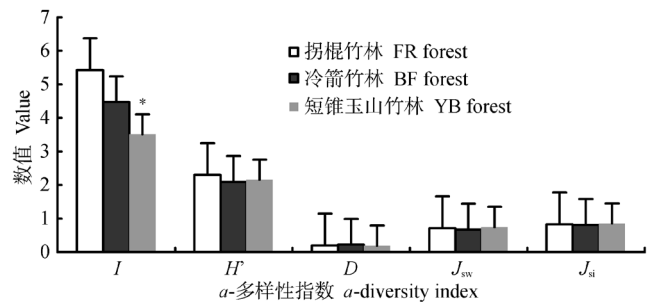


图2 卧龙大熊猫栖息地不同竹林的 α -多样性指数

Fig. 2 α -diversity index of different bamboo forests in Wolong giant panda's habitat

*表示多重比较检验的结果($P < 0.05$)

*shows the significant differences of multiple comparisons (LSD) ($P < 0.05$)

大于拐棍竹林和短锥玉山竹林, 而拐棍竹林与短锥玉山竹林相差不大, 群落均匀度两指数(J_{sw} 和 J_{si})表现为短锥玉山竹林>拐棍竹林>冷箭竹林, 但统计检验结果, 这3种竹林之间的Shannon-Wiener多样性指数、Simpson多样性指数和群落均匀度指数均无显著性差异($P = 0.263 \sim 0.735$), 说明物种在这3种竹林中的分布处于均匀状态。

3.1.2 不同竹林各层次的 α -多样性 从表2的统计数据显示, 无论是乔木层、灌木层, 还是草本植物层, 各指数在拐棍竹林、冷箭竹林和短锥玉山竹林之间均具有不同的变化。乔木层的物种数(S)、优势度指数(I)、Shannon-Wiener指数(H')、Simpson指数(D)以及群落均匀度指数(J_{sw} 和 J_{si})的数量格局与整个林分相似, 而灌木层和草本植物层除物种数(S)、优势度指数(I)与整个林分较为相似之外, 其他指数的分布规律都略有差异, Shannon-Wiener指数(H')为拐棍竹林>冷箭竹林>短锥玉山竹林, Simpson指数(D)为短锥玉山竹林>冷箭竹林>拐棍竹林, 群落均匀度两指数在不同竹林之间的变化趋势截然不同, J_{sw} 指数为拐棍竹林>冷箭竹林>短锥玉山竹林, 但 J_{si} 指数则为冷箭竹林>拐棍竹林>短锥玉山竹林。方差分析结果仅乔木层的Simpson指数(D)、群落均匀度指数中的 J_{si} , 灌木层的物种数(S)、优势度指数(I)、Shannon-Wiener指数

表2 卧龙大熊猫栖息地不同竹林各层次的 α -多样性指数
Table 2 α -diversity of each forest layer of different bamboo forests in Wolong giant panda's habitat

竹林 Bamboo forest	物种数 Species (S)	Margelef指数 Margelef index (I)	Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index (H')	Simpson指数 Simpson index (D)	Pielou指数 Pielou index (J _{sw})	Pielou指数 Pielou index (J _{st})
乔木层 Arbor layer						
拐棍竹林 FR forest	8.5000	2.0473	1.4985	0.3350 ^a	0.7681	0.8038 ^a
冷箭竹林 BF forest	9.2667	1.8640	1.2640	0.4547 ^a	0.6447	0.6453 ^b
短锥玉山竹林 YB forest	5.8889	1.3822	1.4756	0.2478 ^b	0.8478	0.8889 ^c
灌木层 Shrub layer						
拐棍竹林 FR forest	13.5769 ^a	3.0192 ^a	1.7592 ^a	0.3127	0.6927	0.7358
冷箭竹林 BF forest	12.1333 ^a	2.5100 ^a	1.5893 ^a	0.3173	0.6780	0.7520
短锥玉山竹林 YB forest	7.2222 ^b	1.3378 ^b	1.2511 ^b	0.4122	0.6478	0.6900
草本层 Herb layer						
拐棍竹林 FR forest	7.4231	2.1431	2.5081	0.2842	1.1773	0.7842
冷箭竹林 BF forest	8.0667	2.3107	1.4953	0.2867	0.7447	0.7660
短锥玉山竹林 YB forest	6.4444	1.6700	1.2133	0.3611	0.7144	0.7444

表中数字右上角的字母表示多重比较检验(LSD)的结果,相同字母和无字母标注表示两者之间无显著性差异($P>0.05$),不同字母之间则为显著性差异($P<0.05$)
In this table, the letters figured the results of multiple comparisons(LSD) on the right top of numbers. The same letters and no letter indicate no significant differences ($P>0.05$), and the different letters show the significant differences ($P<0.05$)

(H')在3种竹林之间有显著性差异之外($P<0.05$),乔木层和灌木层的其余指数、草本层的所有指数均无明显差异($P>0.05$).

3.2 卧龙大熊猫栖息地不同竹林的植物区系特征

将各竹林所有调查样方出现的植物种类进行区系分析,拐棍竹林、冷箭竹林和短锥玉山竹林的植物科属地理分布格局较为相似($P>0.05$),均以温带地理分布科属为主,具有与卧龙自然保护区整体植物区系地理成分的相同模式^[14, 24],但就植物种类多样性而言,3种竹林差异极其显著(One-Sample Test, $P<0.0001$),且各竹林的乔木层、灌木层和草本地被层的种类变化亦是如此.拐棍竹林、冷箭竹林和短锥玉山竹林的植物种数分别为263种、186种和98种,排序依次是拐棍竹林>冷箭竹林>短锥玉山竹林(图3).

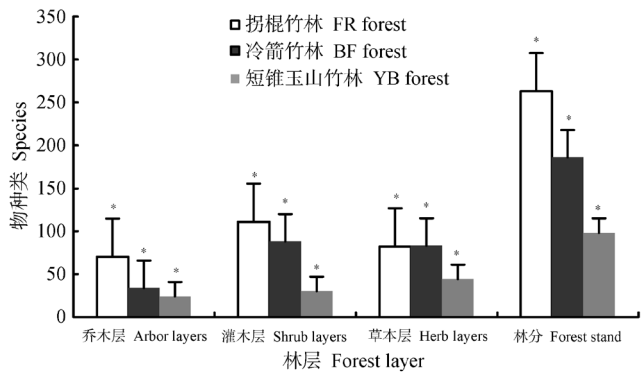


图3 卧龙大熊猫栖息地不同竹林各层次的植物组分
Fig. 3 Plant species of each layer in different bamboo forests in Wolong giant panda's habitat

*表示多重比较检验的结果($P<0.05$)
*shows the significant differences of multiple comparisons (LSD) ($P<0.05$)

从竹林乔木层主要优势树种的重要值来看,不同竹林之间不仅种类数量相差较大,而且树种重要值也不甚相同(表3, $P<0.0001$).拐棍竹林在所列的30个树种中占了90%,是冷箭竹林、短锥玉山竹林的2.25倍和2.08倍,树种主要以麦吊云杉、四川红杉、云南铁杉、金钱槭、小泡花树、蛮青冈和红

表3 卧龙大熊猫栖息地不同竹林乔木层主要树种的重要值比较
Table 3 Important values of dominant species of arbor layer in different bamboo forests in Wolong giant panda's habitat

树种名称 Species	竹林 Bamboo forest		
	拐棍竹林* FR forest	冷箭竹林* BF forest	短锥玉山竹林* YB forest
岷江冷杉 <i>Abies faxoniana</i>	5.4894	143.1849	81.1288
麦吊云杉 <i>Picea brachytyla</i>	172.8087	85.5556	83.8609
铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	37.6688	148.8403	88.7520
云南铁杉 <i>T. dumosa</i>	139.899	59.9159	74.6621
四川红杉 <i>Larix mastersiana</i>	157.4548	97.0887	
华山松 <i>Pinus armandi</i>	83.8549		
糙皮桦 <i>Betula utilis</i>	23.4604	94.3516	35.2305
红桦 <i>B. albo-sinensis</i>	56.9571	30.6967	55.8007
疏花槭 <i>Acer laxiflorum</i>	27.0511	84.3206	
川滇长尾槭 <i>A. caudatum</i> var. <i>prattii</i>	41.2877	41.7694	39.0208
大翅色木槭 <i>A. mono</i> var. <i>maeropterum</i>	21.9216		
青榨槭 <i>A. davidii</i>	28.2943		20.2839
五裂槭 <i>A. oliverianum</i>	48.7326		
房县槭 <i>A. franchetii</i>	36.7081		31.9549
扇叶槭 <i>A. flabellatum</i>			35.5589
金钱槭 <i>Dipteronia sinensis</i>	104.5013		
藏刺榛 <i>Corylus ferox</i> var. <i>thibetica</i>	77.2181	5.6022	
西南樱桃 <i>Prunus pilosiuscula</i>	12.5085	39.4199	
尾叶樱 <i>P. dielsiana</i>	26.8980		
细齿稠李 <i>P. vaniotii</i>	28.2859		
华榎 <i>Tilia chinensis</i>	47.6168		29.7264
多毛榎 <i>T. intonsa</i>	37.8696		15.1748
华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	16.9833		
水青树 <i>Tetracentron sinense</i>	48.8200		
太白杨 <i>Populus purdomii</i>			57.5395
大叶杨 <i>P. lasiocarpa</i>	68.2202		
领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	33.2745		
小泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i> var. <i>glaberrimuscula</i>	92.7496		
蛮青冈 <i>Cyclobalanopsis oxyodon</i>	103.7810		
榉木 <i>Aralia chinensis</i>	17.2609		
细梗吴茱萸五加 <i>Acanthopanax evodiaefolius</i> var. <i>gracilis</i>		7.2279	

*表示多重比较检验的结果($P<0.05$)
*shows the significant differences of multiple comparisons (LSD) ($P<0.05$)

桦等为优势成分, 冷箭竹林则以岷江冷杉、铁杉、四川红杉以及糙皮桦等为主, 虽然冷箭竹林与短锥玉山竹林优势种类数量相差较小, 但树种组分或重要值之间差异明显, 短锥玉山竹林的优势物种的重要值除少数种外, 几乎无明显的极差变化, 数值趋于均衡分布, 优势成分与冷箭竹林相同(表3).

统计不同竹林灌木层植物(除竹种外)的平均总数量(株、丛数)和草本植物层的平均总盖度(%), 拐棍竹林与冷箭竹林不仅种类数量相异(图3), 而且数量和盖度之间也具有明显不同(表4, $P<0.05$); 而拐棍竹林同短锥玉山竹林相比, 灌木层植物的种群数量相差不大, 草本植物层的盖度具有显著差异(表4, $P<0.05$); 冷箭竹林与短锥玉山竹林的灌木植物的种群数量之间差异较大, 草本植物的平均总盖度也差异明显(表4, $P<0.05$).

表4 不同竹林灌木层植物的平均数量和草本层植物的平均盖度
Table 4 Plant quantity of shrub layer and plant coverage of herb layer in different bamboo forests

竹林 Bamboo forest	灌木层(株/丛数) Shrub layer (Quantity)	草本层盖度 Herb layer coverage (%)
拐棍竹林 FR forest	57.82*	19.55*
冷箭竹林 BF forest	33.34*	50.11*
短锥玉山竹林 YB forest	57.38*	26.25*

*表示多重比较检验的结果($P<0.05$)

*shows the significant differences of multiple comparisons (LSD) ($P<0.05$)

3.3 卧龙大熊猫栖息地不同竹林的 β -多样性

β -多样性指数不仅反映植物群落在环境变化梯度上或植被演替阶段中的物种组分差异, 而且可以作为植物群落之间的环境异质性高低的指标, 一般而言, 不同群落之间所共有的物种数愈少, β -多样性越低, 群落的相似性愈小, 两者的差异越大^[5, 26]. 从卧龙自然保护区大熊猫栖息地不同竹林 β -多样性(Jaccard指数)的比较分析可以看出, 拐棍竹林、冷箭竹林和短锥玉山竹林无论是整个林分, 还是乔木层、灌木层和草本植物层之间的群落相似性系数均偏低, 仅为0.058 8~0.372 4 (表5). 拐棍竹林-冷箭竹林的 β -多样性指数各林层均高于拐棍竹林-短锥玉山竹林, 冷箭竹林-短锥玉山竹林的相似性系数又明显小于拐棍竹林-冷箭竹林

和拐棍竹林-短锥玉山竹林, 3种竹林 β -多样性指数的排序为拐棍竹林-冷箭竹林>拐棍竹林-短锥玉山竹林>冷箭竹林-短锥玉山竹林(表5).

为了分析不同竹林之间各林层组成物种的相似程度, 我们采用 2×2 列联表的独立性检验(χ^2 法), 结果表明, 各竹林及其不同林层之间的组成植物均具有明显的差异(表5, $P<0.05$).

4 讨论

利用卫星遥感图像与地理信息系统的结合分析野生大熊猫栖息地的变化格局、类型划分以及质量评估是目前广泛应用于大熊猫保护管理和栖息地监测的高新技术手段, 且取得了很好的成效, 但是根据遥感图像进行大熊猫主食竹分布的制图却无法获得较为理想的效果, 究其原因, 主要是由于竹类生长于上层乔木覆盖之下, 无法解译不同竹子的辐射波段, 以致难以提取竹子分布信息^[13, 27-30]. 而如果通过分析不同竹林的物种多样性、植物区系特征以及环境背景值的差异, 找出不同竹林各自特有的组分因子, 采用人工智能技术建立竹种与组分因子的相关性, 从而间接绘制竹类分布图不失为一种值得探讨的途径^[31].

由于不同竹种的生态生物学特性不同, 所形成的竹林结构和植物组分也就具有明显的相异性^[19, 23]. 从物种多样性来看, 卧龙自然保护区大熊猫栖息地3种主要竹林的物种数、优势度、植物区系成分以及林分相似性均具有显著性差异($P<0.05$), 拐棍竹分布的海拔高度低于冷箭竹和短锥玉山竹, 该竹子的地径和高度均大于冷箭竹和短锥玉山竹, 因而拐棍竹林内的物种数多、优势度指数高、区系组成丰富, 与冷箭竹林和短锥玉山竹林的相似性程度低, 且无性系种群密度远远小于后两者^[19]; 处于相同海拔高度、地径和株高相差不大的冷箭竹和短锥玉山竹, 其林分的物种多样性指数也差异明显, 分析形成这种差异的机制主要是冷箭竹林属于残存老竹林和更新竹林, 林地空隙多, 利于各层植物的生长发育和繁殖更新, 而短锥玉山竹林处于旺盛生长期, 竹林茂密, 不利于其它林层植物的分布, 尤其是草本地被植物的生长.

表5 卧龙大熊猫栖息地不同竹林的 β -多样性和 χ^2 值*
Table 5 β -diversity and χ^2 value of different bamboo forests in Wolong giant panda's habitat

竹林 Bamboo forest	乔木层 Arbor layer			竹林 Bamboo forest	灌木层 Shrub layer		
	拐棍竹林 FR forest	冷箭竹林 BF forest	短锥玉山竹林 YB forest		拐棍竹林 FR forest	冷箭竹林 BF forest	短锥玉山竹林 YB forest
拐棍竹林 FR forest	1			拐棍竹林 FR forest	1	0.	
冷箭竹林 BF forest	0.2530 (8.807)	1		冷箭竹林 BF forest	0.3724 (16.704)	1	
短锥玉山竹林 YB forest	0.2051 (8.037)	0.0930 (9.180)	1	短锥玉山竹林 YB forest	0.0846 (17.734)	0.1919 (10.296)	1
竹林 Bamboo forest	草本层 Herb layer			竹林 Bamboo forest	林分 Forest stand		
	拐棍竹林 FR forest	冷箭竹林 BF forest	短锥玉山竹林 YB forest		拐棍竹林 FR forest	冷箭竹林 BF forest	短锥玉山竹林 YB forest
拐棍竹林 FR forest	1			拐棍竹林 FR forest	1		
冷箭竹林 BF forest	0.1967 (14.094)	1		冷箭竹林 BF forest	0.2829 (17.527)	1	
短锥玉山竹林 YB forest	0.0973 (16.666)	0.0588 (17.195)	1	短锥玉山竹林 YB forest	0.1246 (26.652)	0.1315 (22.021)	1

表中括号内的数字为 χ^2 值 The numbers in the brackets were χ^2 value ($d_1=1, \chi^2_{0.01}=6.63, \chi^2>\chi^2_{0.01}, P<0.05$)

拐棍竹林、冷箭竹林和短锥玉山竹林三者之间群落的相似性系数(β -多样性指数)很低,仅0.058 8~0.372 4,说明它们之间的环境异质性较高,植物组分虽地理成分相似,但组成植物各不相同。根据不同竹林各层的最优构成植物,尤其是乔木层的优势树种,我们可以建立竹子分布与优势树种分布的相关关系,并利用遥感图像绘制大熊猫主食竹的空间分布图。

通过分析一个地区或特定植物群落的结构组分,不仅可以了解该地区或研究对象的群落学特征和环境变化规律,而且可以为退化植被的恢复、人工林营造以及自然灾害的恢复重建提供最佳模式的选择与参考^[7, 32]。对卧龙自然保护区大熊猫栖息地3种竹林的物种多样性的分析表明,拐棍竹林、冷箭竹林和短锥玉山竹林无论是物种数量、优势度指数,还是竹林之间的相似性系数都具有显著性差异,这与不同竹子的生物学特性、海拔分布范围和生长发育阶段等因素密切相关^[1, 19]。研究的结果同样为我们在建立圈养大熊猫的食物基地、“5·12”汶川大地震后受损大熊猫栖息地的恢复提供了依据:不同竹子的人工林营造应选择与其自然分布相应的海拔高度和环境特征,同时以营造竹树混交林为主,且以该竹种野生环境中的伴生植物作为配置对象,不仅有利于食物基地或受损栖息地的恢复、扩大现有栖息地和走廊带的连接,而且也有助于竹林自身的生长发育,从而提高大熊猫食物的数量与品质。

致谢 美国密歇根州立大学博士研究生刘伟先生对本文的英文摘要进行了细致地修改。

References

- Ma KP (马克平), Huang JF (黄建辉), Yu SL (于顺利), Chen LZ (陈灵芝). Plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing, China: II. Species richness, evenness and species diversities. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 1995, **15** (3): 268~277
- Shi SY (石胜友), Yang JD (杨季冬), Wang ZP (王周平), Li XG (李旭光). Species diversity in the progression ecological restoration of artificial mixed forest after wind-damage in Jinyun mountain, Sichuan. *Biodiv Sci* (生物多样性), 2002, **10** (3): 274~279
- Zhao CM (赵常明), Chen QH (陈庆恒), Qiao YK (乔永康), Pan KW (潘开文). Dynamics of species diversity in the restoration process of artificial spruce conifer forest in the eastern edge of Qinghai-Tibet plateau. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 2002, **26** (Suppl): 20~29
- Hou RP (侯瑞萍), Zhang KB (张克斌), Qiao F (乔锋), Li R (李瑞), Yang JJ (杨俊杰). Biodiversity and desertification in the ecotone of agriculture-animal husbandry. *Ecol & Environ* (生态环境), 2004, **13** (3): 350~353
- Zhu WZ (朱万泽), Cai XH (蔡小虎), He F (何飞), Wang JX (王金锡). Response of species diversity to restoration succession: The case of the moist evergreen broad-leaved forests in the western edge of Sichuan Basin. *Biodiv Sci* (生物多样性), 1996, **14** (1): 1~12
- Wang RQ (王仁卿), KauzeFujiwara, You HM (尤海梅). Theory and practices for forest vegetation restoration: Native forest with native tress-introduction of the Miyawaki's method for reconstruction of "environmental protection forest (ecological method to reforestation)". *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 2002, **26** (Suppl): 1417~1425
- Shen GZ (申国珍), Xie ZQ (谢宗强), Feng CY (冯朝阳), Xu WT (徐文婷), Guo K (郭柯). Influence of the Wenchuan earthquake on giant panda habitats and strategies for restoration. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 2008, **32** (6): 1417~1425
- Feng YZ (冯耀宗). Species diversity and managed ecosystem stability. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2003, **14** (6): 853~857
- Zhang GH (张刚华), Xiao JH (萧江华), Nie JZ (聂洁珠), Chen SI (陈双林), Guo YW (郭子武). Study on the species diversity at Moso bamboo stands of different type. *For Res* (林业科学研究), 2007, **20** (5): 615~621
- State Forestry Administration of China (国家林业局). The 3rd National Survey Report on Giant Panda in China. Beijing, China (北京): Science Press (科学出版社), 2006. 40~137
- Bearer SL. The effect of forest harvesting on giant panda habitat use in Wolong Nature Reserve, China: [Ph. D. Degree Dissertation]. East Lansing, MI, USA: Michigan State University, 2005
- Hu JC (胡锦矗), Schaller GB, Pan WS (潘文石), Zhu J (朱靖). Wolong's Panda. Chengdu, China (成都): Sichuan Publishing House of Science & Technology (四川科学技术出版社), 1985
- Yi TP (易同培). Bamboo Flora of Sichuan. Beijing, China (北京): China Forestry Publishing House (中国林业出版社), 1997
- Wolong Nature Reserve Administration (卧龙自然保护区管理局), Biology of Nanchong Normal College (南充师范学院生物系), Conservation Department of Sichuan Forest Office (四川省林业厅保护处). Wolong Plant Vegetation and Resource Plants. Chengdu, China (成都): Sichuan Publishing House of Science & Technology (四川科学技术出版社), 1987. 11~194
- Taylor AH, Qin ZH. Culm dynamics and dry-matter production of bamboos in the Wolong and Tangjiahe giant panda reserves, Sichuan, China. *J Appl Ecol*, 1987, **24**: 419~433
- Taylor AH, Qin ZH. Bamboo dieback: An opportunity to restore panda habitat. *Environ Conserv*, 1991, **17**: 166~168
- Taylor AH, Huang JY, Zhou SQ. Canopy tree development and undergrowth bamboo dynamics in old-growth *Abies-Betula* forests in southwestern China: A 12-year study. *For Ecol & Manage*, 2004, **200**: 347~360
- Wang W, Franklin SB, Ren Y, Ouellette JR. Growth of bamboo *Fargesia qinlingensis* and regeneration of trees in a mixed hardwood-conifer forest in the Qinling Mountains, China. *For Ecol & Manage*, 2006, **234**: 107~115
- Qin ZS (秦自生), Taylor AH, Cai XC (蔡绪慎). Bamboos and Forest Dynamic Succession of Giant Panda's Habitat in Wolong. Beijing, China (北京): China Forestry Publishing House (中国林业出版社), 1993. 1~325
- Taylor AH, Qin ZS. Bamboo regeneration after flowering in the Wolong giant panda Reserve, China. *Biol Conserv*, 1993a, **63**: 231~234
- Zhou SQ (周世强), Huang JY (黄金燕). A study on the clonal population structure of young *Bashania fangiana* after natural regeneration. *J Bamboo Res* (竹子研究汇刊), 1998, **17** (1): 88~96
- Li CB (李成彪). A Study of Staple Food Bamboo for the Giant Panda. Guiyang, China (贵州): Sichuan Publishing House of Science &

- Technology (四川科学技术出版社), 1997. 83~221
- 23 Zhang WR (张万儒). The forest soils and its vertical distribution laws of Wolong Nature Reserve. *Sci Silv Sin* (林业科学), 1983, **19** (3): 254~268
- 24 Zhou SQ (周世强), Huang JY (黄金燕), Tan YC (谭迎春), Zhou XP (周小平), Wang PY (王鹏彦), Zhang HM (张和民). Diversity of the plant community of giant panda's habitat in Wolong Nature Reserve —— I. The basic characters of plant community. *J Sichuan For Sci & Technol* (四川林业科技), 2003, **24** (2): 6~11
- 25 Zhao HF (赵洪峰), Lei HM (雷富民). Bird diversity in typical degraded ecosystem in the upper reaches of Minjiang River, Sichuan, China. *Chin J Appl Environ Biol* (应用与环境生物学报), 2003, **9** (1): 42~48
- 26 Meng QF (孟庆繁), Hu YY (胡隐月), Wang QD (王庆贵), Zhang FB (张凤斌). β -diversity of forest communities in east Heilongjiang Province. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 1999, **10** (2): 140~142
- 27 Lan LB (兰立波), Liu QZ (刘琼招), Chen SL (陈顺理). Field spectral characteristics of the giant panda's chieffood bamboos in the mountainous region of west Sichuan. *Mount Res* (山地研究), 1988, **6** (3): 175~182
- 28 Linderman MA, Liu J, Qi J, An L, Ouyang Z, Yang J, Tan Y. Using artificial neural networks to map the spatial distribution of understorey bamboo from remote sensing data. *Int J Remote Sensing*, 2004, **25** (9): 1685~1700
- 29 Linderman MA, Bearer S, An L, Tan YC, Ouyang ZY, Liu JG. The effects of understorey bamboo on broad-scale of giant panda habitat. *Biol Conser*, 2005, **121**: 383~390
- 30 Ouyang ZY (欧阳志云), Liu JG (刘建国), Xiao H (肖寒), Tan YC (谭迎春), Zhang HM (张和民). An assessment of giant panda habitat in Wolong Nature Reserve. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2001, **21** (11): 1869~1974
- 31 Bian M (卞萌), Wang TJ (汪铁军), Liu YY (刘艳芳), Fei T (费腾), Skidmore AK. Detection of understorey bamboo in giant panda habitats using an indirect remote sensing approach. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2007, **27** (11): 4824~4831
- 32 Zhou SQ (周世强), Guo Q (郭勤), Huang JY (黄金燕). The best forestation models of converting cropland to forestland project - The cubic artificial plant community. *Sichuan For Explor & Des* (四川林勘设计), 2005, **3**: 19~22