

# 地震干扰后恢复群落物种组成与生物量分配特征

王梦君<sup>1</sup>, 刘万德<sup>2</sup>, 张玉波<sup>1</sup>, 李俊清<sup>1\*</sup>, 赵志江<sup>1</sup>

(1. 北京林业大学 省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083; 2. 中国林科院 资源与昆虫研究所, 云南 昆明 650224)

**摘要:**在对四川王朗自然保护区地震干扰后恢复群落(群落 E)大量调查的基础上,通过收获法研究了群落 E 草本层的物种组成和生物量分配特征,并与未受干扰的原始林群落(群落 F)相比较,结果表明:群落 E 中科、属、种丰富度、草本层总生物量均显著低于群落 F。群落 E 地上生物量、地下生物量、草本及灌木物种生物量也均显著低于群落 F,并且 2 种群落生物量均主要分布于地上及草本植物;群落 E 生物量主要分布于针刺悬钩子(*Rubus pungens*)、掌裂蟹甲草(*Cacalia palmatisecta*)和宽翅香青(*Anaphalis latialata*)3 个物种,而群落 F 生物量主要分布于短尾铁线莲(*Clematis brevicaudata*)、针刺悬钩子和长果升麻(*Souliea vaginata*)3 个物种。研究表明,土壤是地震干扰后群落恢复速度及生物量大小的主要限制因子。

**关键词:**恢复群落;物种组成;生物量分配;四川

**中图分类号:**S718.542      **文献标志码:**A      **文章编号:**1001-7461(2010)03-0001-06

## Species Composition and Biomass Allocation in Restoration Community after Earthquake in Wanglang Nature Reserve

WANG Meng-jun<sup>1</sup>, LIU Wan-de<sup>2</sup>, ZHANG Yu-bo<sup>1</sup>, LI Jun-qing<sup>1</sup>, ZHAO Zhi-jiang<sup>1</sup>

(1. The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;  
2. Research Institute of Resource Insects, Chinese Academy of Forestry, Kunming, Yunnan 650224, China)

**Abstract:** The importance of forest biomass has attracted a great deal of experimental and theoretical attention, while attention is rarely paid to biomass of restoration community destroyed by earthquake in Wanglang Nature Reserve, Sichuan Province, China. In order to fully understand about the species composition and biomass allocation in restoration community, we conducted community investigations by randomly setting three sample plots (each with a size of 20 m×20 m) in restoration community and primary community respectively. Each plot was divided into 16 subplots (5 m×5 m), in which we set one quadrat (1 m×1 m) and all herb layer plant materials were put in pockets returning the laboratory. These plant materials were sorted by species. The species materials were divided into above- and under-ground parts, then over-dried at 80℃ to constant weight. The study showed that the family, genera and species richness in the community E were lower than in the community F. Community F had higher above- and under-ground biomass, herbaceous species and shrub seeding biomass. Biomass allocated mainly in above-ground and herbaceous species in the community E and the community F. In the same time, biomass in the community E distributed mainly in *Rubus pungens*, *Cacalia palmatisecta* and *Anaphalis latialata*, while the community F mainly in *Clematis brevicaudata*, *Rubus pungens* and *Souliea vaginata*. The soil was the key limiting factor which restricted species composition and biomass in community restoration after earthquake.

**Key words:** restoration community; species composition; biomass allocation; Sichuan

收稿日期:2009-10-27    修回日期:2009-11-19  
基金项目:国家林业局保护司项目(AT0410);国家“十一五”科技支撑项目(2008BADB0B04)  
作者简介:王梦君,女,博士研究生,主要从事恢复生态学研究。  
\* 通讯作者:李俊清,男,教授,博士生导师,主要从事生态学研究。

作为表征生态系统特征的重要参数,生物量是生态系统最基本和最重要的过程之一<sup>[1-2]</sup>。生物量反映了群落利用自然资源的能力,是评定群落生产力的高低和研究生态系统物质循环的基础,也是反映群落所处生态环境的重要指标。同时,生物量也是对未来气候变化预测的基础<sup>[3]</sup>。对群落生物量及其随时间变化率的准确估测是反映群落内植被在碳循环中所起作用的必要条件<sup>[4-5]</sup>。生物量的研究既可为生态系统的光合作用、水分平衡、物质循环、能量交换等研究工作提供基础资料,也可为维护生态系统的稳定和可持续发展提供科学依据。然而,当前部分类型群落生物量及其分布的准确估测是相当缺乏的<sup>[6]</sup>,尤其是对于低频度大型自然干扰后恢复的群落。

干扰是自然界中普遍存在的现象<sup>[7-9]</sup>。某些大型低频度干扰如飓风、滑坡、洪水、火山喷发、地震等都会对种群、群落和生态系统结构产生重要的影响<sup>[10]</sup>。如飓风对森林群落结构造成极大破坏,导致大量树木个体死亡和受伤<sup>[11]</sup>,增加了森林生态系统中的养分流失,从而也导致了群落生物量的变化。大型低频度干扰后群落生物量迅速降低<sup>[12]</sup>,单一的飓风就能显著降低群落的生物量<sup>[13]</sup>,随后产生的滑坡和泥石流会进一步加剧群落生物量的损失<sup>[14]</sup>。干扰后,恢复群落生物量大小是群落恢复程度的量化指标之一,而群落中生物量的分配则反映了物种对环境的适应对策<sup>[15]</sup>。生物量分配对于植物生态对策的形成具有关键作用<sup>[16]</sup>,同时也是物种竞争能力的重要表现<sup>[17]</sup>。Pyankov 等<sup>[18]</sup>认为,定量估测植物器官对植物总体生物量的贡献能够使人们了解物种的重要适应策略。而在群落水平上,生物量也能够反映群落结构的差异<sup>[15]</sup>。因此,加强干扰后恢复群落生物量的研究不仅能够了解群落的恢复状况,同时也能够了解物种对干扰后群落生境的适应策略。当前,对于大型低频度干扰后群落生物量的研究主要集中于飓风干扰群落<sup>[12-14,19-20]</sup>,而对于地震干扰后群落生物量的研究极少见报道。

四川省平武县王朗自然保护区处于断裂地层(龙门山地震带)结构之上,地层活跃,频繁的地震活动常常导致生态环境不同程度的破坏。1976年8月16日和8月23日,松潘、平武交界地区分别发生了震级为7.2和6.7级的大地震,震后出现了大量山体滑坡,造成许多地方植被消失,地面被大块岩石及碎石覆盖,破坏相对较轻的地方也出现大面积的箭竹死亡,万余立方米的木材被掩埋,使王朗的森林资源遭到了极大的破坏,现在保护区内还保留着许

多地震遗迹。但迄今为止,对王朗自然保护区内干扰后群落的研究较少<sup>[21-26]</sup>,而对地震后恢复群落的研究更为少见<sup>[27]</sup>。2008年5月12日,在四川龙门山逆冲推覆构造带断裂带上发生的8.0级汶川大地震是我国大陆历史上发生的破坏性最严重的地震灾害干扰事件,地震灾区是我国生物多样性保护的关键区域,也是大熊猫主要栖息地和大熊猫野生种群的重点分布区。这次地震造成的山体滑坡、泥石流、堰塞湖等次生灾害,对植被和林地造成破坏严重,甚至使森林群落的结构破坏,局部地区森林覆盖率下降,森林生态功能衰退。因此,笔者以王朗自然保护区1976年地震遗迹为研究对象,探讨恢复群落的生物量大小及分配特征,分析群落恢复水平及物种对干扰后生境的适应策略,为该区域本次地震后植被恢复策略的制定提供科学参考,同时填补大型低频度自然干扰后恢复群落生物量研究的空白。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究地点位于四川省西北部平武县的王朗自然保护区,面积32 297 hm<sup>2</sup>。王朗自然保护区是我国最早建立的3个大熊猫自然保护区之一。该保护区地处青藏高原东缘,地势西北高、东南低,属深切割型山地,海拔2 300~4 980 m,相对高差近2 700 m,从而造成复杂的地形和气候,以及丰富的生物多样性。该区气候属于丹巴-松潘半湿润气候区,因受地理位置影响,形成了暖温带、温带、寒温带、亚寒带和永冻带等不同的气候带。保护区内年均气温2.9℃,年降水量862.5 mm。土壤分布与基岩及水热条件的垂直分布密切相关,分布有山地棕壤(2 300~2 850 m)、山地暗棕壤(2 600~3 500 m)、亚高山草甸土(阳坡2 300~3 500 m)、高山草甸土(3 500~4 000 m)、高山流石滩荒漠土(4 000 m以上)。

亚高山寒性针叶林是该区植被的重要组成部分,也是分布最广的森林植被类型。主要地带性优势树种有松科的冷杉属、云杉属、落叶松属、松属以及柏科的圆柏属树种,分布海拔2 300~3 600 m。不同地段由不同的种属构成不同的群落类型,如海拔2 800 m的大窝凼以岷江冷杉(*Abies faxoniana*)纯林成片分布,竹根岔则以紫果云杉(*Picea purpurea*)纯林为多。在海拔稍高的地段则为岷江冷杉、紫果云杉与红杉(*Larix potaninii*)、方枝柏(*Sabina saltuaria*)等组成的小块混交林。在海拔2 600 m以下地段,冷杉、云杉遭砍伐后零星地分布于落叶阔叶林内,也分布有作为林下伴生和次生植被类

型的灌木林,主要组成有缺苞箭竹(*Fargesia denudata*)、五裂茶藨子(*Ribes meyeri*)等。

1976 年地震后至今,该区植被恢复以自然更新为主。在干扰严重的地震滑坡上,由于土壤流失严重,岩石覆盖率高,植被仅以少量草丛为主,乔木及灌木仅有少量幼苗存在,植被恢复速度较慢。

1.2 方法

1.2.1 数据收集 野外调查于 2008 年 7—8 月进行。在王朗自然保护区 1976 年地震遗迹及未受地震干扰的原始林群落分别设置 3 块样地,样地面积均为 20 m×20 m,记录每个样地所在的坡度、海拔、郁闭度、岩石裸露度等指标。利用网络样方法将样地分割成 5 m×5 m 的小样方,然后在每个 5 m×5 m 的小样方中心选取 1 个 1 m×1 m 的草本样方,记录每个草本样方中草本的种类、多度、盖度和平均高度;采用全部收获的方法,将草本样方中的物种全部收回实验室,按照生长型分类后,分别将地上部分和地下部分烘干称重,测定生物量。

1.2.2 数据分析 利用野外调查资料分别统计地震滑坡恢复群落和原始群落草本层的科、属、种数及物种丰富度;分别按照不同生长型、不同部位、不同物种统计恢复群落与原始群落生物量大小及分配。

所有数据均在 SPSS(SPSS Inc. Chicago, IL, USA)软件上进行分析。

2 结果与分析

2.1 物种组成及丰富度特征

2.1.1 物种组成 根据野外调查数据,地震滑坡上恢复群落(群落 E)的草本层中共有物种 24 种,分属 16 科 22 属,其中,草本植物 15 种,分属 12 科 15 属,灌木幼苗 5 种,分属 2 科 5 属,乔木幼苗 4 种,分属 2 科 2 属;未受地震影响的原始群落(群落 F)的草本层中共有物种 38 种,分属 23 科 33 属,其中,草本植物 26 种,分属 14 科 22 属,灌木幼苗 8 种,分属 6 科 7 属,乔木幼苗 4 种,分属 4 科 4 属。

2.1.2 物种丰富度 群落 E 在科、属、种丰富度上均极显著低于群落 F(图 1)。在地震滑坡迹地上,恢复群落(群落 E)草本层小样方在科、属、种水平上的平均丰富度分别为 3.533、4.000、4.2000,而未受地震影响的原始群落(群落 F)分别为 6.400、7.600、7.800。2 种类型的平均丰富度在科、属、种上存在极显著差异( $p<0.001$ )。

2.2 群落生物量

群落 E 的草本层总生物量显著低于群落 F 的草本层总生物量(图 2)。地震遗迹恢复群落(群落 E)草

本层的总生物量为  $188\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ ,而未受地震影响的原始群落(群落 F)为  $942\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ ,2 种群落类型的草本层总生物量存在显著差异( $p<0.05$ )。

图 1 恢复群落及原始群落物种丰富度  
Fig. 1 Species richness in the restoration community and primary community  
注: \* 代表  $p<0.05$ , \*\* 代表  $p<0.01$ , \*\*\* 代表  $p<0.001$ 。下同。

图 2 群落生物量  
Fig. 2 Biomass in the restoration community and primary community

2.3 生物量分配特征

2.3.1 生物量在地上和地下的分配 群落 E 的地上生物量平均为  $121\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ ,占总生物量的 64.60%,地下生物量平均为  $664\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ ,占总生物量的 35.40%;群落 F 的地上生物量平均为  $506\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ ,占总生物量的 53.79%,地下生物量平均为  $435\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ ,占总生物量的 46.21%。2 种群落类型中,地上生物量均高于地下生物量,其中群落 E 的地上和地下生物量均显著低于群落 F( $p<0.05$ )(图 2)。

2.3.2 生物量在不同生长型之间的分配 群落 E 中草本植物生物量占总生物量的 58.06%,灌木幼苗生物量占总生物量的 35.13%,乔木幼苗生物量较少,仅占总生物量的 6.80%;群落 F 中,草本植物占总生物量的 57.75%,灌木幼苗生物量占总生物

量的 38.27%，乔木幼苗生物量仅占总生物量的 3.98%。群落 E 中，草本植物和灌木幼苗的生物量显著低于群落 F ( $p<0.05$ )，而乔木幼苗之间没有显著差异 ( $p>0.05$ ) (图 3)。

2.3.3 生物量在不同物种之间的分配 物种生物量超过样地总生物量 1.00% 的物种中，群落 E 和群落 F 中分别有 19 种和 17 种，这些物种生物量分别占各群落类型总生物量的 97.63% 和 94.47%。在群落 E 中，生物量排在前三位的物种分别是针刺悬钩子 (*Rubus pungens*)、掌裂蟹甲草 (*Cacalia palmatisecta*) 和宽翅香青 (*Anaphalis latialata*)，分别占总生物量的 30.05%、13.37% 和 12.84%，而 3 个物种的密度百分比分别为 4.44%、6.96% 和 6.36% (表 1)。在群落 F 中，生物量排在前三位的物种分

别是短尾铁线莲 (*Clematis brevicaudata*)、针刺悬钩子和长果升麻 (*Souliea vaginata*)，分别占总生物量的 23.57%、22.39% 和 10.41%，3 个物种的密度百分比分别为 0.77%、0.77% 和 6.53%。

图 3 不同生长型的生物量大小

Fig. 3 Biomass allocation in different growth forms

表 1 生物量在不同物种间的分配 (生物量前 10 位的物种)

Table 1 Biomass allocation in different species

群落类型	物种名称	生物量 /(kg·hm <sup>-2</sup> )	生物量百分比 /%	密度 /(株·hm <sup>-2</sup> )	密度百分比 /%
E	针刺悬钩子 <i>Rubus pungens</i>	56.4	30.05	24 667	4.44
E	掌裂蟹甲草 <i>Cacalia palmatisecta</i>	25.1	13.37	38 667	6.96
E	宽翅香青 <i>Anaphalis latialata</i>	24.1	12.84	35 333	6.36
E	珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	16.9	9.00	10 000	1.80
E	长芽绣线菊 <i>Spiraea longigemmis</i>	6.9	3.70	2 667	0.48
E	皂柳 <i>Salix wallichiana</i>	5.6	2.98	2 000	0.36
E	丛毛羊胡子草 <i>Eriophorum comosum</i>	5.5	2.95	100 000	18.01
E	柳兰 <i>Epilobium angustifolium</i>	5.1	2.70	13 333	2.40
E	野燕麦 <i>Avena fatua</i>	4.8	2.53	250 000	45.02
E	野葱 <i>Allium victorialis</i>	4.5	2.41	19 333	3.48
F	短尾铁线莲 <i>Clematis brevicaudata</i>	221.9	23.57	7 333	0.77
F	针刺悬钩子	210.8	22.39	7 333	0.77
F	长果升麻 <i>Souliea vaginata</i>	98.0	10.41	62 000	6.53
F	紫花碎米荠 <i>Cardamine tangutorum</i>	45.5	4.84	17 333	1.83
F	冰川茶藨子 <i>Ribes glaciale</i>	42.0	4.46	667	0.07
F	大叶茜草 <i>Rubia leiocaulis</i>	35.2	3.74	14 667	1.54
F	缺苞箭竹 <i>Fargesia denudata</i>	33.9	3.60	13 333	1.40
F	卵叶韭 <i>Allium ovalifolium</i>	31.6	3.36	44 667	4.71
F	紫花卫矛 <i>Euonymus porphyreus</i>	28.1	2.99	1 333	0.14

3 结论与讨论

3.1 物种组成

在植物群落中，发生在不同时空范围的干扰，直接或间接影响着生物有机体的所有水平<sup>[28]</sup>，对种群、群落和生态系统结构具有重要的影响<sup>[10]</sup>。干扰通过改变植物群落内的环境条件、物种组成和多样性等，进而影响森林群落的结构和功能，导致其演替进程的变化甚至改变演替方向，并通过干扰强度影响演替进程。在四川王朗自然保护区地震遗迹上，群落 E 在物种组成和丰富度方面与群落 F 存在显著差异。在物种组成上，群落 E 与群落共有物种仅有 8 种，分别约占群落 E 和群落 F 的 1/3 和 1/5。群落 E 草本植物中，菊科物种最多，而群落 F 中毛茛科物种最多；灌木幼苗中，群落 E 多为蔷薇科物种，而群落 F 中物种则平均分布于各科之间；乔木

幼苗中，群落 E 均为先锋物种，而群落 F 则为顶级群落物种。群落 E 在科、属和物种丰富度上均显著低于群落 F。物种组成与丰富度上的差异源于群落内生境的差异。在群落 E 中，由于地震影响，地震后地表植被消失，土壤破坏严重，裸露岩石及岩石碎屑覆盖率极高，严重影响地表植被的恢复，所恢复物种也多为耐旱耐贫瘠的阳性先锋物种。生存条件的缺失是地震后群落恢复较慢的主要原因。

3.2 生物量及分配

生物量是随时空而变化的<sup>[29]</sup>。在时间上，生物量随演替阶段而变化，森林生物量通常随年龄的增加而增加，在成熟林时接近一个稳定值<sup>[30-31]</sup>；在空间上，生物量随不同地区、不同群落类型、不同生境等条件的变化而变化。此外，生物量也随环境梯度及干扰等的变化而变化<sup>[32]</sup>。在四川王朗自然保护区地震遗迹上，群落 E 草本层生物量低于群落 F，这与

2 种群落类型的土壤养分及水分等生境因子的差异有关。地震滑坡上的岩石裸露程度较高,土层浅薄,较少的土壤限制了养分的供应,从而阻碍了植物的生长。水分被认为是限制植物生长的关键因子,是植物存活和竞争的重要资源<sup>[33-34]</sup>,而群落 E 中由于较少的土壤及较高的裸岩及岩石碎屑覆盖率,使得水分极易流失,造成植物供水不足,干旱的环境也限制了植物的生长。因此群落 E 中生物量显著低于群落 F。

群落中生物量的分配则反映了物种对环境的应对策略<sup>[15]</sup>。植物中生物量的分配是理解和描述植物对环境因子(如养分、水分和 CO<sub>2</sub> 的获得等)反应的关键<sup>[35-38]</sup>。在同一植株内部,不同部位其生物量分配也是不均的,一般来说,地下生物量占 20%左右,而地上生物量占 70%左右<sup>[39]</sup>。但在四川王朗自然保护区,地下生物量均高于 35%。生物量在地上及地下分配的转移被认为是面对环境变化和限制因子时保持生产力的一个重要机制<sup>[40-41]</sup>,是植物对环境条件改变所产生的生理反应。此外,生物量在不同物种之间的分配也反映了群落所处生境条件的变化。在群落 E 和群落 F 中,生物量排在前 3 位的物种均超过总生物量的 50%,而其中共有物种仅有 1 种,群落 E 中另外 2 个物种均为菊科,而群落 F 中另外 2 个物种均为毛茛科。生物量在不同种及科之间的分配可能与物种及科的特性有关,而其中具体关系有待进一步研究。

地震后群落恢复速度较慢,恢复 30 a 的群落中草本层物种丰富度仅为原始林群落的 1/2,而生物量为原始林群落的 1/5,表明群落恢复到原始林群落还需要较长的时间。2008 年的汶川地震对植被的破坏程度更甚于 1976 年,其生境破坏更为严重,植被恢复更为困难。根据本文的研究,限制植被恢复的主要因子是土壤条件,因此,如何迅速恢复地震破坏地区土壤条件成为植被恢复的关键。利用人工措施恢复土壤条件,然后进行人工更新可能是地震后植被迅速恢复的较好措施。

致谢:本研究得到四川王朗自然保护区的帮助,在此表示感谢!

参考文献:

[1] ZHENG Z, FENG Z, CAO M, *et al.* Forest structure and biomass of a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, Southwest China[J]. *Biotropica*, 2006, 38(3): 318-327.

[2] 李春明, 杜记山, 张会儒. 间伐对长白山落叶松林分生物量的影响[J]. 西北林学院学报, 2008, 23(6): 69-73.

LI C M, DU J S, ZHANG H R. Influence of thinning on the biomass of *Larix olgensis* plantation[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2008, 23(6): 69-73.

[3] DIXON R K, SOLOMON A M, BROWN S, *et al.* Carbon

pools and flux of global forest ecosystems[J]. *Science*, 1994, 263: 185-190.

[4] BROWN S L, SCHROEDER P, KERN J S. Spatial distribution of biomass in forests of the eastern USA[J]. *Forest Ecology and Management*, 1999, 123(1): 81-90.

[5] 马惠芬, 司马永康, 李思广, 等. 黄家河流域天然林的生长量、物种多样性监测及其预警[J]. 西北林学院学报, 2007, 22(5): 215-221.

MA H F, SIMA Y K, LI S G, *et al.* Monitoring of the yield and the species diversity of natural forests in the Huangjiahe River basin and their early-warning significance[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2007, 22(5): 215-221.

[6] SCHROEDER P, BROWN S, Mo J, *et al.* Biomass estimation for temperate broadleaf forests of the United States using inventory data[J]. *Forest Science*, 1997, 43(3): 424-434.

[7] CONNELL J H. Diversity in tropical rain forest and coral reefs [J]. *Science*, 1978, 199(4335): 1302-1310.

[8] PERES C A, JOS B, LAURANCE W F. Detecting anthropogenic disturbance in tropical forests[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2006, 21(5): 227-229.

[9] SHEIL D, BURSLEM D F. Disturbing hypotheses in tropical forests[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2003, 18(1): 18-26.

[10] SLETVOLD N, RYDGREN K. Population dynamics in *digitalis purpurea*: the interaction of disturbance and seed bank dynamics[J]. *Journal of Ecology*, 2007, 95(6): 1346-1359.

[11] CHAZDON R L. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances[J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2003, 6(1-2): 51-71.

[12] MASCARO J, PERFECTO I, BARROS O, *et al.* Aboveground biomass accumulation in a tropical wet forest in Nicaragua following a catastrophic hurricane disturbance[J]. *Biotropica*, 2005, 37(4): 600-608.

[13] MCNULTY S G. Hurricane impacts on US forest carbon sequestration[J]. *Environmental Pollution*, 2002, 116(S1): 17-24.

[14] LUGO A E. Effects and outcomes of Caribbean hurricanes in a climate change scenario[J]. *The Science of the Total Environment*, 2000, 262(3): 243-251.

[15] BARRAT-SEGRETAIN M H. Biomass allocation in three macrophyte species in relation to the disturbance level of their habitat[J]. *Freshwater Biology*, 2001, 46(7): 935-945.

[16] HILLS J M, MURPHY K J, PULFORD I D, *et al.* A method for classifying European riverine wetland ecosystems using functional vegetation groups[J]. *Functional Ecology*, 1994, 8(2): 242-252.

[17] KEDDY P, FRASER L H, WISHEU I C. A comparative approach to examine competitive response of 48 wetland plant species[J]. *Journal of Vegetation Science*, 1998, 9(6): 777-786.

[18] PYANKOV V I, IVANOV L A. Biomass allocation in boreal plants with different ecological strategies[J]. *Russian Journal of Ecology*, 2000, 31(2): 1-7.

[19] GLOOR M, PHILLIPS O L, LLOYD J J, *et al.* Does the disturbance hypothesis explain the biomass increase in basin-

wide Amazon forest plot data[J]. *Global Change Biology*, 2009, 15(10): 2418-2430.

[20] VAN BLOEM S J, MURPHY P G, LUGO A E, *et al.* The influence of hurricane winds on Caribbean dry forest structure and nutrient pools[J]. *Biotropica*, 2005, 37(4): 571-583.

[21] 申国珍, 李俊清, 蒋仕伟. 大熊猫栖息地亚高山针叶林结构和动态特征[J]. *生态学报*, 2004, 24(6): 1294-1299.

SHEN G Z, LI J Q, JIANG S W. Structure and dynamics of subalpine forests in giant panda habitat[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(6): 1294-1299.

[22] 申国珍, 李俊清, 任艳林, 等. 大熊猫栖息地亚高山针叶林结构和干扰关系研究[J]. *北京林业大学学报*, 2002, 24(5): 115-119.

SHEN G Z, LI J Q, REN Y L, *et al.* Disturbances and subalpine forest structure in giant panda's habitat[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2002, 24(5): 115-119.

[23] 欧阳志云, 刘建国, 肖寒, 等. 卧龙自然保护区大熊猫生境评价[J]. *生态学报*, 2001, 21(11): 1869-1874.

OUYANG Z Y, LIU J G, XIAO H, *et al.* An assessment of giant panda habitat in Wolong Nature Reserve[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(11): 1869-1874.

[24] 林英华, 顾海军, 隆廷伦, 等. 森林采伐对平武大熊猫栖息地的影响[J]. *林业科学*, 2005, 41(1): 109-115.

LIN Y H, GU H J, LONG T L, *et al.* Impact of logging upon the habitat of giant panda in Pingwu County, Sichuan, China[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005, 41(1): 109-115.

[25] 巩文, 任继文, 赵长青, 等. 甘肃省大熊猫栖息地生境分析[J]. *林业科学*, 2005, 41(5): 86-90.

GONG W, REN J W, ZHAO C Q, *et al.* Environmental analysis on giant panda habitat in Gansu Province[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005, 41(5): 86-90.

[26] 毛志宏, 朱教君. 干扰对植物群落物种组成及多样性的影响[J]. *生态学报*, 2006, 26(8): 2695-2701.

MAO Z H, ZHU J J. Effects of disturbances on species composition and diversity of plant communities[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(8): 2695-2701.

[27] 王梦君, 李俊清. 四川省王朗自然保护区地震干扰后大熊猫栖息地的恢复[J]. *生态学报*, 2008, 28(12): 5848-5855.

WANG M J, LI J Q. Research on habitat restoration of giant panda after a grave disturbance of earthquake in Wanglang Nature Reserve, Sichuan Province[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(12): 5848-5855.

[28] GUARIGUATA M R, OSTERTAG R. Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics[J]. *Forest Ecology and Management*, 2001, 148(1): 185-206.

[29] SAATCHI S S, HOUGHTON R A, DOS SANTOS ALV-ALA R C, *et al.* Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin[J]. *Global Change Biology*, 2007, 13(4): 816-837.

[30] WHITMORE T C. Tropical rain forests of the far east[M]. 2 ed. Oxford: Clarendon Press, 1984. 94-128.

[31] HOSHIZAKI K, NIIYAMA K, KIMURA K, *et al.* Temporal and spatial variation of forest biomass in relation to stand dynamics in a mature, lowland tropical rainforest, Malaysia[J]. *Ecological Research*, 2004, 19(3): 357-363.

[32] HOUGHTON R A. Aboveground forest biomass and the global carbon balance[J]. *Global Change Biology*, 2005, 11(6): 945-958.

[33] VIL M, SARDANS J. Plant competition in Mediterranean type vegetation[J]. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10(2): 281-294.

[34] LLORET F, PEÑUELAS J, ESTIARTE M. Experimental evidence of reduced diversity of seedlings due to climate modification in a Mediterranean-type community[J]. *Global Change Biology*, 2004, 10(2): 248 - 258.

[35] CHAPIN F S. III. The mineral nutrition of wild plants[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1980, 11: 233-260.

[36] AERTS R, CHAPIN F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns[J]. *Advances in Ecological Research*, 2000, 30(2): 1-68.

[37] POORTER H, NAGEL O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: A quantitative review[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2000, 27(6): 595-607.

[38] VAN WIJK M T, WILLIAMS M, GOUGH L, *et al.* Luxury consumption of soil nutrients: A possible competitive strategy in above-ground and below-ground biomass allocation and root morphology for slow-growing arctic vegetation[J]. *Journal of Ecology*, 2003, 91(4): 664-676.

[39] HOUGHTON R A, LAWRENCE K T, HACKLER J L, *et al.* The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: A comparison of estimates[J]. *Global Change Biology*, 2001, 7(7): 731-746.

[40] DAVIDSON R L. Effect of root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some pasture grasses and clover[J]. *Annals of Botany*, 1969, 33: 561-569.

[41] SEBASTIA M T. Plant guilds drive biomass response to global warming and water availability in subalpine grassland[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2007, 44(1): 158-167.