

竹子扩张对阔叶林物种多样性的影响： 两竹种的叠加效应

杨清培^{1*} 郭英荣² 兰文军² 宋庆妮¹ 杨光耀¹

(¹江西农业大学江西省竹子种质资源与利用重点实验室, 南昌 330045; ²江西武夷山国家级自然保护区管理局, 江西上饶 334515)

摘要 研究了不同扩张强度下毛竹和肿节少穗竹对江西武夷山常绿阔叶林群落结构和物种多样性的影响. 结果表明: 毛竹、肿节少穗竹扩张都会不同程度地改变阔叶林群落结构与物种组成, 两者同时高强度扩张时(毛竹 $30 \sim 50 \text{ ind} \cdot 100 \text{ m}^{-2}$, 肿节少穗竹 $300 \sim 500 \text{ ind} \cdot 100 \text{ m}^{-2}$), 群落的乔: 灌(密度比)由 2: 8 变成 1: 9, 竹: 木(密度比)由 0: 10 变成 9: 1. 毛竹、肿节少穗竹扩张对阔叶林物种多样性影响的主效应显著, 毛竹主要影响乔木层, 肿节少穗竹主要影响灌木层, 但两种竹子的交互作用不显著. 两种竹子同时扩张对群落生物多样性的影响存在叠加效应, 尤其是高强度扩张使群落 Shannon 指数下降 91.3%. 毛竹与肿节少穗竹同时低强度扩张时, 两者相互影响不大, 但当达到一定密度后两者会相互竞争排斥. 这表明, 当常绿阔叶林同时遭受毛竹、肿节少穗竹扩张时, 虽然二者交互作用不明显, 但会通过叠加效应影响木本植物, 导致阔叶林群落简单化.

关键词 毛竹; 肿节少穗竹; 物种多样性; 叠加效应; 常绿阔叶林

Addition effects of co-expansion of two bamboos on plant diversity in broad-leaved forests.

YANG Qing-pei^{1*}, GUO Ying-rong², LAN Wen-jun², SONG Qing-ni¹, YANG Guang-yao¹
(¹Jiangxi Province Key Laboratory for Bamboo Germplasm Resources and Utilization, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; ²Administration of Jiangxi Wuyishan National Nature Reserve, Shangrao 334515, Jiangxi, China).

Abstract: The effects of *Phyllostachys edulis* and *Oligostachyum oedogonatum* expansion on species diversity of broad-leaved forests were investigated in Wuyishan National Nature Reserve, Jiangxi Province, China. *Ph. edulis* and/or *O. oedogonatum* expansion changed community structure and species composition. The co-expansion of the two bamboos in high intensity (*Ph. edulis* was $30 \sim 50 \text{ ind} \cdot 100 \text{ m}^{-2}$, *O. oedogonatum* was $300 \sim 500 \text{ ind} \cdot 100 \text{ m}^{-2}$) changed the density ratio of arbor and shrub from 2:8 to 1:9, and density ratio of bamboo and tree from 0:10 to 9:1. The main effects of *Ph. edulis* and *O. oedogonatum* on the species diversity were significant. *Ph. edulis* mainly influenced arbor layer, while *O. oedogonatum* influenced shrub layer more, and the interaction effect of two bamboos was not remarkable. There existed addition effects between *Ph. edulis* and *O. oedogonatum* on species diversity. The co-occurrence of two bamboos in high intensity decreased the Shannon index of community by 91.3%. *Ph. edulis* and *O. oedogonatum* did not compete obviously unless in high density. It was addition effect rather than interaction effect that changed the community structure and reduced species diversity when broad-leaved forest suffered invasion by *Ph. edulis* and *O. oedogonatum*.

Key words: *Phyllostachys edulis*; *Oligostachyum oedogonatum*; species diversity; addition effect; evergreen broad-leaved forest.

本文由国家自然科学基金项目(31460077)和江西武夷山国家级自然保护区项目资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31460077) and the Foundation of Wuyishan National Nature Reserve, Jiangxi Province, China.

2017-03-17 Received, 2017-07-21 Accepted.

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

常绿阔叶林是亚热带地区的地带性植被,其物种组成多样、群落结构复杂,在调节气候、涵养水源和保持水土等方面发挥着重要作用.然而,常绿阔叶林分布区也是多种竹子的适生区,在阔叶林遭受自然或人为干扰后,这些竹子便可向周边阔叶林扩张入侵^[1-3].

竹子扩张现已成为生态学与林业界普遍关注的问题^[1-2].目前,已就竹子扩张过程^[2]、机制^[3]、影响因素^[4-5]及扩张效应^[6-10]开展了大量的研究,然而这些研究都只是针对单一竹种.例如,毛竹(*Phyllostachys edulis*)入侵对常绿阔叶林的碳储量^[11]、生物多样性^[12]、N 循环^[13]等的影响;华西箭竹(*Fargesia nitida*)对群落演替、树种更新的影响^[14-15];瓜多竹(*Guadua sarcocarpa*)扩张对热带雨林树木生长与群落演替的影响^[10].目前,有关多种竹子同时扩张入侵周边森林的研究较少.

全世界竹子有 1200 余种,面积超过 2200 万 hm^2 ^[16].在全球森林面积减少的情况下,竹林面积却呈现逐年增长的趋势^[17],这不乏竹子扩张的原因.我国有竹类植物 500 余种,面积有 500 多万 hm^2 ^[18].亚热带地区除大型竹种毛竹外,还有许多中小竹种,如淡竹(*Ph. glauca*)、桂竹(*Ph. bambusoides*)、水竹(*Ph. heteroclada*)、苦竹(*Pleioblastus amarus*)、肿节少穗竹(*Oligostachyum oedogonatum*)等^[19].这些竹子生境需求很相似,且与阔叶树种存在生态位重叠或交叉,因此,多种竹子可同时向周边森林扩张入侵,从而影响阔叶林群落结构、生物多样性及其生态功能的发挥.为此,本文研究了江西武夷山国家级自然保护区不同竹子、不同扩张强度下阔叶林物种组成、群落结构和物种多样性,以评价多种竹子扩张对周

边森林群落结构及物种多样性的影响.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

武夷山是我国东南部重要山脉,它北连仙霞岭,南接南岭,南北绵延 500 km,是我国动植物迁移的重要通道与分化中心,也是我国 11 个具有全球意义的陆地生物多样性保护的关键区之一^[20].在亚热带季风气候、海拔、复杂地形的共同作用下,这里生物种类繁多,特有成分集中,孑遗珍稀物种多,种内变异丰富^[21].这些动植物联合组成了多种植被类型:常绿阔叶林(海拔<1200 m)、针阔混交林(1200~1700 m)、山地苔藓矮林(1600~1900 m)、山地草甸(1900~2150 m).同时,这里竹类植物种类繁多,除大面积的毛竹林外,还有肿节少穗竹、玉山竹(*Yushania niitakayamensis*)、箬竹(*Indocalamus latifolius*)等,这些竹子在局部区域蔓延扩张已严重影响了武夷山生物多样性的保护^[22].

1.2 试验设计

2016 年在实地踏查的基础上,在江西武夷山自然保护区(27°48′11"—28°0′35" N, 117°39′30"—117°55′47" E)海拔 900~1330 m 地段,选择毛竹、肿节少穗竹不同强度单独扩张及同时扩张的样地(表 1).其中,毛竹扩张强度为: P_0 (CK)、轻度扩张 P_1 (10~30 ind · 100 m^{-2})、重度扩张 P_2 (30~50 ind · 100 m^{-2});肿节少穗竹梯度分别为:对照 O_0 (0 ind · 100 m^{-2})、中度扩张 O_1 (100~300 ind · 100 m^{-2})、重度扩张 O_2 (300~500 ind · 100 m^{-2}).总计 9 个处理: P_0O_0 、 P_0O_1 、 P_0O_2 、 P_1O_0 、 P_1O_1 、 P_1O_2 、 P_2O_0 、 P_2O_1 、 P_2O_2 (表 1).每个处理 3~4 个重复,共设置 30

表 1 样地类型及群落特征
Table 1 Types of sampled plots and community characteristics

处理 Treatment	样地类型 Forest type	乔木层优势种 Dominant species at arbor layer	灌木层优势种 Dominant species at shrub layer	盖度 Coverage	样地数 Plot number
P_0O_0	次生常绿阔叶林	银木荷、甜槠、栲树、檫木	马银花、山榿、鹿角杜鹃、柃木	0.5~0.7	3
P_0O_1	肿节少穗竹轻度扩张	银木荷、甜槠、檫木	肿节少穗竹、马银花、柃木	0.5~0.7	3
P_0O_2	肿节少穗竹重度扩张	甜槠、银木荷	肿节少穗竹	0.5~0.7	3
P_1O_0	毛竹轻度扩张	银木荷、甜槠、毛竹	马银花、柃木	0.6~0.7	4
P_1O_1	毛竹、肿节少穗竹联合轻度扩张	银木荷、甜槠、毛竹	肿节少穗竹、柃木	0.6~0.8	4
P_1O_2	毛竹轻度、肿节少穗竹重度扩张	甜槠、银木荷、毛竹	肿节少穗竹	0.6~0.8	3
P_2O_0	毛竹重度扩张	毛竹	马银花、柃木	0.6~0.7	3
P_2O_1	毛竹重度、肿节少穗竹轻度扩张	毛竹	肿节少穗竹、马银花	0.6~0.7	3
P_2O_2	毛竹、肿节少穗竹重度扩张	毛竹	肿节少穗竹	0.6~0.7	4

银木荷 *Schima argentea*; 甜槠 *Castanopsis eyrei*; 栲树 *Castanopsis fargesii*; 檫木 *Sassafras tzumu*; 马银花 *Rhododendron ovatum*; 山榿 *Lindera reflexa*; 鹿角杜鹃 *Rhododendron latoucheae*; 柃木 *Eurya* sp.

块样地,样地大小 10 m×10 m,将每个样地等分为 4 个 5 m×5 m 样方,对样方内所有植物(DBH>1 cm)进行调查,记录物种、胸径、高度和多度等指标。

1.3 数据处理

1.3.1 群落结构划分 根据植株自然高度将群落分成 0~2、2~4、4~6、6~10 和 10~20 m 五个层次,另外,计算 0~6 m(灌木层)、6~20 m(乔木层)的密度,木本植物与竹子密度的比例,以及物种多样性的各项指标。

1.3.2 物种多样性

物种多度(S)=物种数 (1)

Shannon 多样性指数(H)^[23]:

$$H = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$$
 (2)

生态优势度(D):

$$D = \frac{N(N-1)}{\sum_{i=1}^S n_i(n_i-1)}$$
 (3)

式中: n_i 为样地内物种*i*的个体数(多度);*N*为所有物种的多度之和; P_i 为物种的相对多度, $P_i = n_i/N$;

生态优势度反映了个体数量物种分配的不均匀性,生态优势度越大,表明分配越不均匀^[24]。

效应分析^[25]:

$$Y = P + O + PO + \varepsilon$$
 (4)

式中:*Y*为毛竹、肿竹少穗竹同时扩张对物种多样性各项指标的总效应;*P*为毛竹的主效应;*O*为肿节少穗竹的主效应;*PO*为毛竹和肿节少穗竹的交互效应; ε 为随机误差;*P*+*O*为叠加效应。

1.4 数据处理

利用 Excel 2013 和 Matlab 10.0 软件对数据进行统计分析.采用双因素方差分析(two-way ANOVA)比较毛竹、肿节少穗竹以及两者的交互作用对物种多样性各指标的显著性,利用 Duncan 多重比较法检验各处理间的差异显著性($\alpha = 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 竹子扩张对群落结构的影响

毛竹、肿节少穗竹及两者同时扩张显著减少树木密度(图 1).在未受竹子扩张时(P_0O_0),林分阔叶树密度约为 140 ind·100 m⁻²,乔:灌(密度比)为

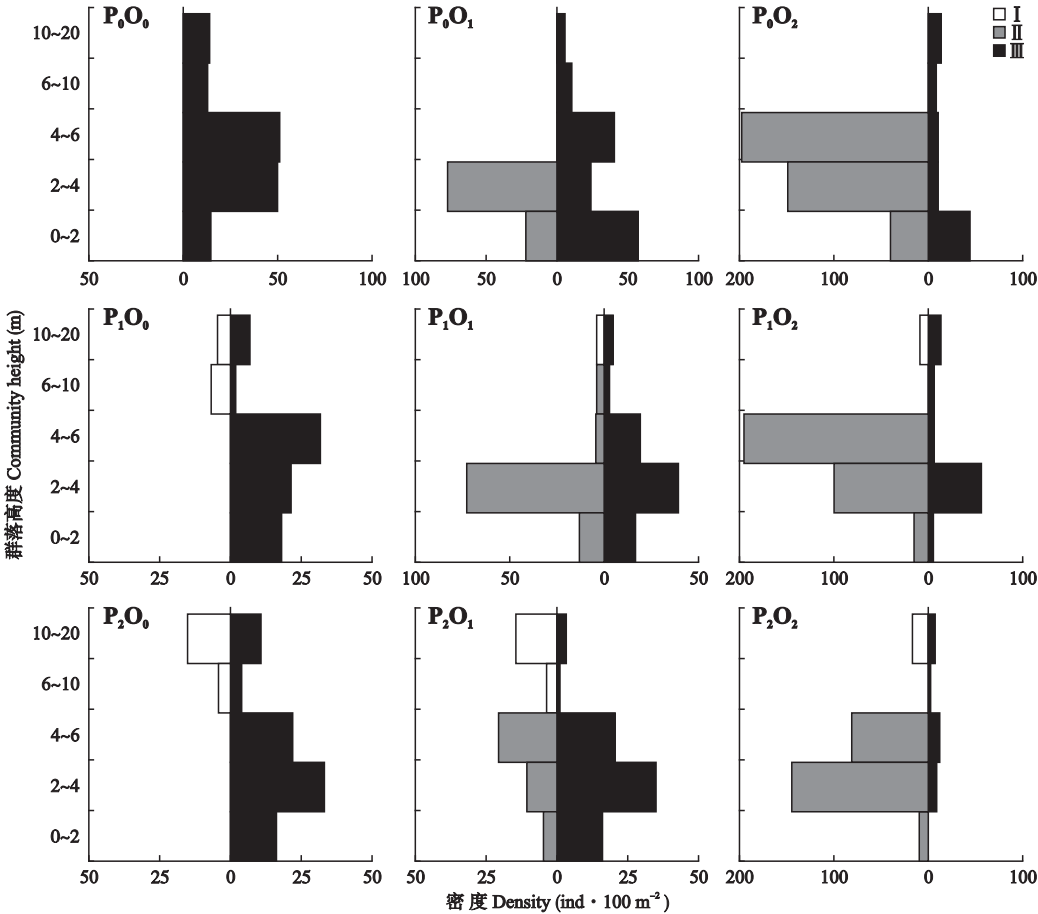


图 1 毛竹、肿节少穗竹扩张对常绿阔叶林群落高度的影响
Fig.1 Effects of *Phyllostachys edulis* and *Oligostachyum oedogonatum* expansions on community height of broad-leaved forests.
I: 毛竹 *Phyllostachys edulis*; II: 肿节少穗竹 *Oligostachyum oedogonatum*; III: 木本植物 Trees.

2 : 8,其中 10~20 m 层次占 10%,0~6 m 灌木层占 80%;毛竹高强度扩张时(P_2O_0),群落结构比例发生明显改变,10~20 m 层比例增大,达 24.5%,但毛竹占 14.7%,而树木占 9.8%;乔 : 灌由 2 : 8 变成 3 : 7,竹 : 木由 0 : 10 变成 2 : 8.

在没有毛竹出现的情况下,肿节少穗竹高强度扩张(P_0O_2),森林群落上层比例明显减少,10~20 m 层仅占 3.0%;而 0~6 m 占 95.7%;肿节少穗竹扩张将群落的乔 : 灌由 2 : 8 变成 1 : 9,竹 : 木由 0 : 10 变成 4 : 6.

当群落受两种竹子同时高强度扩张时(P_2O_2),群落密度达 300 株 · 100 m⁻²,乔 : 灌为 1 : 9,竹 : 木密度比为 9 : 1.此时,群落 10~20 m 层仅占 8.0%,其中毛竹占 6.0%,树木占 2.0%;1~6 m 占 90.0%,肿节少穗竹占 80%,而灌木(包括乔木小树)仅占 10%.乔 : 灌由 2 : 8 变成 1 : 9,竹 : 木由 0 : 10 变成 9 : 1.

2.2 竹子扩张对物种多样性的影响

由图 2 可以看出,毛竹、肿节少穗竹扩张均会降低阔叶林的物种丰富度(S)、Shannon 多样性指数,提高群落优势度,但两者对物种多样性的影响体现出一定的层次差异性.

毛竹扩张对乔木层影响较大,对灌木层影响不明显(图 2 和表 2).不论有无肿节少穗竹伴随,低强度和高强度的毛竹扩张都会降低乔木层物种丰富度,但只有高强度扩张才显著降低物种 Shannon 指数,增加生态优势度.

肿节少穗竹扩张对灌木层和整个群落的物种丰富度、Shannon 指数、生态优势度都有显著影响(图 2 和表 2).不论有无毛竹伴随,肿节少穗竹扩张都会显著降低灌木层物种丰富度、Shannon 指数,增加生态优势度,而且也会影响整个群落物种丰富度.但毛竹与肿节少穗竹同时扩张,对乔木层、灌木层和整个群落的物种丰富度、Shannon 指数和生态优势度的

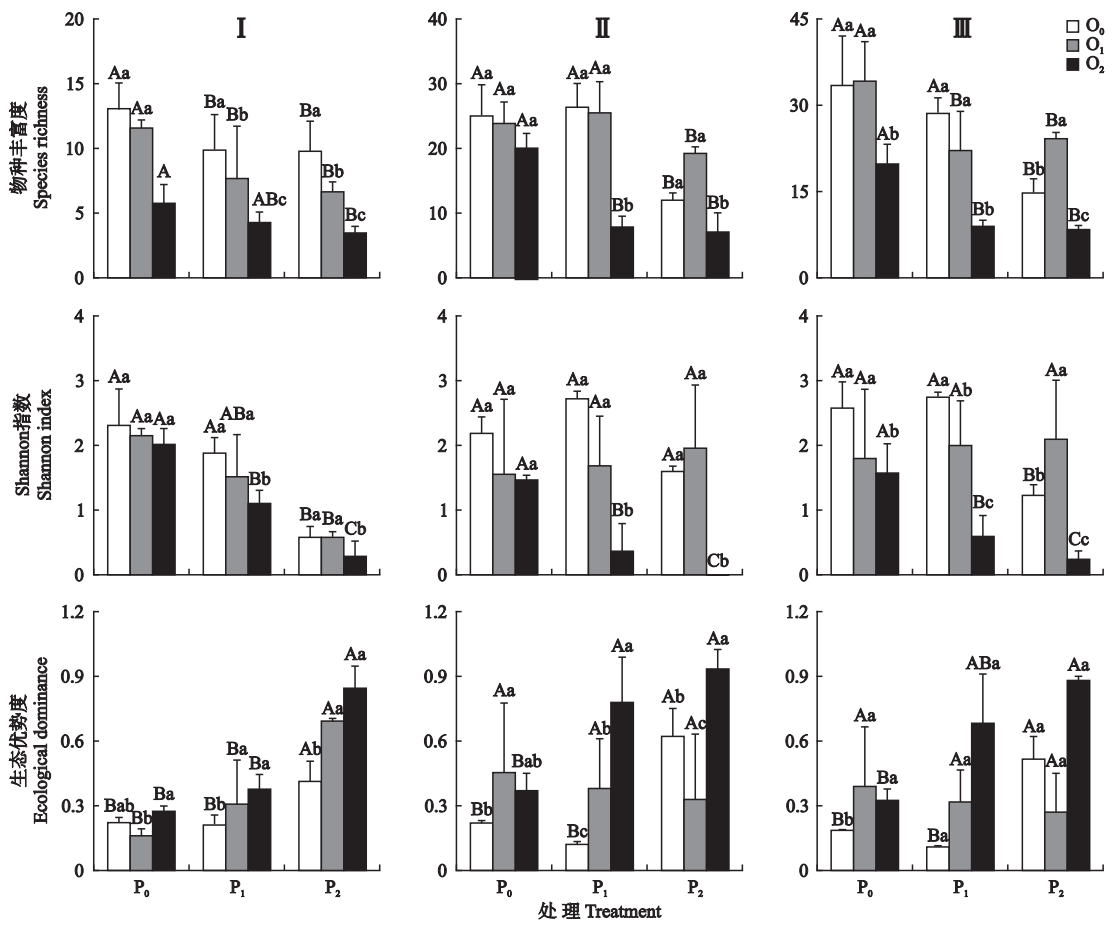


图 2 毛竹、肿节少穗竹扩张对阔叶林物种多样性的影响

Fig.2 Effects of *Phyllostachys edulis* and *Oligostachyum oedogonatum* expansion on species diversity of broad-leaved forests.

I : 乔木层 Arbor layer; II : 灌木层 Shrub layer; III : 群落总体 Total community. 不同大写字母表示毛竹不同扩张强度间差异显著,不同小写字母表示肿节少穗竹不同扩张强度间差异显著 ($P<0.05$) Different capital letters meant significant difference among different expansion intensities of *Ph. edulis*, and different small letters meant significant difference among different expansion intensities of *O. oedogonatum* at 0.05 level.

表 2 毛竹和肿节少穗竹扩张对阔叶林物种多样性影响的方差分析

Table 2 Two-way ANOVA of the effects of *Phyllostachys edulis* and *Oligostachyum oedogonatum* expansion on species diversity of broad-leaved forests

层次 Layer	多样性指数 Diversity index	毛竹 <i>Ph. edulis</i>		肿节少穗竹 <i>O. oedogonatum</i>		交互效应 Interaction effect	
		df	F	df	F	df	F
乔木 Arbor	S	2	5.94 **	2	3.41	4	0.56
	H	2	14.91 **	2	1.25	4	0.17
	D	2	13.28 **	2	2.77	4	0.92
灌木 Shrub	S	2	2.15	2	5.47 *	4	1.80
	H	2	5.47	2	7.53 **	4	1.36
	D	2	2.03	2	4.02 *	4	1.73
群落 Community	S	2	5.48 *	2	10.06 **	4	0.94
	H	2	2.34	2	7.68 **	4	1.47
	D	2	3.09	2	6.61 **	4	2.19

* $P<0.05$; ** $P<0.01$. S: 物种多度 Species richness; H: Shannon 多样性指数 Shannon index; D: 生态优势度 Ecological dominance. 下同 The same below.

表 3 毛竹和肿节少穗竹扩张对常绿阔叶林物种多样性的效应分析

Table 3 Effect analysis of *Phyllostachys edulis* and *Oligostachyum oedogonatum* expansion on species diversity of broad-leaved forests

多样性指数 Diversity index	扩张强度 Expansion intensity	总效应 Total effect (%)	毛竹主效应 Main effect of <i>Ph. edulis</i> (%)	肿节少穗竹主效应 Main effect of <i>O. oedogonatum</i> (%)	交互效应 Interaction effect (%)	叠加效应 Addition effect (%)
S	P_1O_1	-33.4	-14.9	2.5	-10.5	-12.4
	P_2O_2	-74.8	-55.5	-40.6	10.7	-96.0
H	P_1O_1	-22.4	6.9	-29.4	0.1	-22.5
	P_2O_2	-92.3	-52.0	-39.3	-0.5	-91.3
D	P_1O_1	68.6	42.0	115.4	-44.4	157.4
	P_2O_2	381.4	185.2	77.3	59.4	262.5

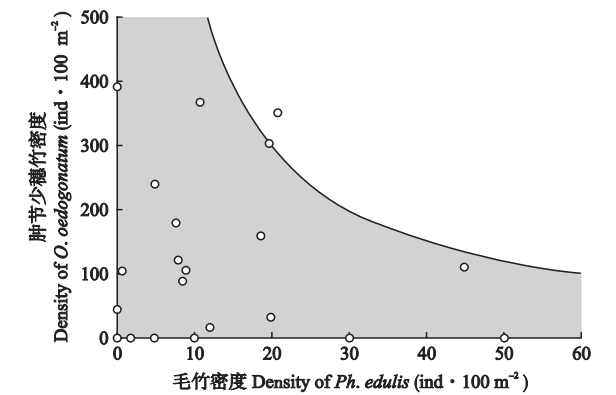


图 3 毛竹与肿竹少穗竹扩张过程中的数量关系

Fig. 3 Quantitative relationship between *Phyllostachys edulis* and *Oligostachyum oedogonatum* in the expansion.

见,两竹种之间也存在空间竞争或资源竞争.

3 讨 论

3.1 毛竹与肿节少穗竹扩张联合改变群落组成与结构

群落结构性特征(形态结构与生态结构)保证了植物在单位空间内充分利用各种自然资源,实现

影响均不显著(表 2).

两种竹子扩张对植物多样性指数的影响表现出明显的叠加效应(表 3).当邻近阔叶林遭受两种竹子同时重度扩张入侵时(P_2O_2),整个群落的物种丰富度、Shannon 指数、生态优势度的叠加效应都明显大于交互效应.另外,毛竹对阔叶林整个群落生物多样性的影响大于肿节少穗竹.

2.3 两种竹子扩张过程中的数量关系

由图 3 可知,武夷山有些地段是毛竹先向阔叶林扩张,有些地段是肿节少穗竹先扩张,但当密度不大时,两者之间互不影响.然而,当毛竹先扩张并成为优势种,密度较大时($40\sim60\text{ ind}\cdot100\text{ m}^{-2}$),肿节少穗竹不容易侵入或生长不良;当肿节少穗竹先扩张并成为林下优势种,密度达到一定程度时($400\sim500\text{ ind}\cdot100\text{ m}^{-2}$),毛竹也难侵入或生长受限.可

功能最大化,但外来生物入侵和本地竹子扩张都会对群落物种组成和群落结构造成一定影响^[3,12,26-27]. 本研究发现,不论毛竹还是肿节少穗竹,单一竹种扩张都会改变群落组成与结构,当它们分别高强度扩张入侵时,竹:木的密度比分别由 0:10 变成 2:8, 0:10 变成 4:6;乔:灌的密度比由 2:8 分别变成 3:7 和 1:9(图 1),即物种比例和结构比例发生明显变化,这与其他研究结果相似.欧阳明等^[26]发现,井冈山自然保护区常绿阔叶林受毛竹扩张时,尽管总立木数有所增加,但木本植物显著减少,群落结构由“L”型变成“T”型.本研究还发现,如果常绿阔叶林同时遭受毛竹和肿节少穗竹扩张入侵时,阔叶林进一步竹林化,毛竹主要改变乔木层,肿节少穗竹主要改变灌木层,尤其是竹子高强度扩张时(P_2O_2),阔叶林乔木层竹:木密度比为 8:2,灌木层竹:木密度比为 9:1,群落结构由梯型变成三角型(图 1).

3.2 毛竹与肿节少穗竹扩张降低群落生物多样性的叠加效应

物种多样性是群落结构与功能实现的基础,一

般采用物种丰度度、Shannon 指数和生态优势度等指标体现^[24]. 本研究发现, 毛竹、肿节少穗竹单独扩张入侵阔叶林, 低强度扩张时对物种多样性的影响不大, 但高强度扩张会显著降低阔叶林的物种丰富度和 Shannon 指数(图 2). 毛竹、肿节少穗竹影响物种丰富度的简单效应分别达-55.5%和-40.6%, 两竹种影响 Shannon 指数的简单效应分别为-52.0%和-39.3%(表 3), 但两种竹子的交互效应不明显(表 2), 表明毛竹或肿节少穗竹对物种多样性的效应受另一种竹子的扩张强度影响较少, 不存在明显的相互协同或相互制约作用. 但两者对各项生物多样性指标的影响却存在叠加效应, 它们同时扩张会严重影响被入侵森林群落的生物多样性(图 2 和表 3).

3.3 毛竹与肿节少穗竹扩张对阔叶林生物多样性影响的叠加效应

毛竹与肿节少穗竹对阔叶林物种多样性的交互作用不明显, 而主要是叠加效应, 这可能与它们的生物生态学特性和竞争能力有关^[28]. 毛竹是大型散生竹种, 高达 10~20 m, 并在 50~60 d 完成高生长, 而其他树木, 如银木荷(*Schima argentea*)、甜槠(*Castanopsis eyrei*)、栲树(*Castanopsis fargesii*), 要达到如此高度至少需要 10 年^[29-30], 而且毛竹每年可发新竹 10~20 ind · 100 m⁻², 这些特点让毛竹迅速抢占林冠上层, 与乔木争夺光资源. 当竹子进入冠层或占领上层后, 许多树木, 尤其是一些阳性植物, 如檫木(*Sassafras tzumu*)、拟赤杨(*Alniphyllum fortunei*), 因得不到充分光照而生长不良、甚至死亡. 肿节少穗竹是一种中小型混生竹, 秆粗 2.0 cm, 高达 4~6 m. 每年可发新竹 200~300 ind · 100 m⁻², 从发笋到成竹仅需 45 d^[31]. 常绿、耐荫性强的生态优势, 让它对林下灌木和乔木的更新小树(苗)形成强烈的竞争. 在肿节少穗竹重度入侵时, 林下灌木层几乎没有灌木存在(表 1). 两竹子空间分离减少竞争, 因此交互作用不明显, 但两者数量庞大, 树冠常绿, 迅速占领群落, 全遮或部分遮荫其他树木, 会导致部分树木过度整枝而难以正常生长. 毛竹主要影响乔木, 肿节少穗竹主要影响灌木, 两者对整个群落多样性的影响存在明显的叠加效应. 有研究表明, 毛竹鞭年均可长 4~5 m, 主要分布在 0~40 cm 土层, 并表现出灵活的可塑性^[32]. 本研究也发现, 肿节少穗竹属复轴型地下茎, 地下竹鞭年均水平生长 0.8 m, 总鞭生物量可达 300 kg · 100 m⁻², 根可达 15 kg · 100 m⁻², 且鞭分布趋浅很明显, 浅土层鞭量最多, 0~10 cm 土层鞭量

占 31%. 毛竹在土壤深处与乔木根系进行竞争, 肿节少穗竹在土壤表层与灌木进行养分与空间竞争, 这也可能是影响树木生长的原因. 地下空间的分层可能也是两种竹子交互效应不显著, 而叠加效应较大的原因. 另外, 两种竹子还可通过化感作用, 干扰树木对资源的利用或种子萌发生长^[31,33]; 或者, 两种竹子通过浓密林冠加大树冠截留, 改变降水分配格局^[34-35], 使林下土壤干燥, 妨碍树木幼(苗)树生长, 从而影响群落物种多样性.

4 结 论

尽管毛竹与肿节少穗竹同时扩张对阔叶林影响的交互作用不明显, 但两者的叠加效应对森林物种组成、结构和物种多样性影响较大. 竹子通过资源竞争、空间竞争和改变环境等方式, 干扰、阻断树木生活史, 最后实现竞争取代. 毛竹竞争排斥乔木, 肿节少穗竹竞争排斥灌木, 两者联合导致群落组成结构简化、物种多样性下降. 目前, 有关竹子扩张研究主要关注单竹种, 本文也只初步研究了毛竹和肿节少穗竹两种竹子对群落结构与物种多样性的叠加效应, 今后需要加强多竹种同时扩张对邻近森林生态系统的影响研究, 尤其是树木种子萌发、幼苗生长及种群更新等方面, 以及多种竹子种间关系的研究.

参考文献

[1] Lima RAF, Rother DC, Muler AE, *et al.* Bamboo overabundance alters forest structure and dynamics in the Atlantic Forest hotspot. *Biological Conservation*, 2012, **147**: 32-39

[2] Isagi Y, Torii A. Range expansion and its mechanisms in a naturalized bamboo species, *Phyllostachys pubescens*, in Japan. *Journal of Sustainable Forestry*, 1998, **6**: 127-141

[3] Kiyoshi O, Shigeyuki S, Hiroko F. Causal analysis of the invasion of broad-leaved forest by bamboo in Japan. *Journal of Vegetation Science*, 1996, **7**: 723-728

[4] Smith M, Nelson BW. Fire favours expansion of bamboo-dominated forests in the south-west Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 2011, **27**: 59-64

[5] Wang Y, Tao J, Zhong Z. Factors influencing the distribution and growth of dwarf bamboo *Fargesia nitida* in a subalpine forest in Wolong Nature Reserve, southwest China. *Ecological Research*, 2009, **24**: 1013-1021

[6] Li Y-C (李永春), Liang X (梁 雪), Li Y-F (李永夫), *et al.* Effects of *Phyllostachys edulis* invasion of native broadleaf forest on soil fungal community. *Chinese*

- Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2016, **27** (2): 585–592 (in Chinese)
- [7] Qian F, Zhang TD, Guo QX, *et al.* Dense understory dwarf bamboo alters the retention of canopy tree seeds. *Acta Oecologica*, 2016, **73**: 38–44
- [8] Wang HC, Tian G, Chiu CY. Invasion of moso bamboo into a Japanese cedar plantation affects the chemical composition and humification of soil organic matter. *Scientific Reports*, 2016, **6**: 32211
- [9] Touyama Y, Yamamoto T, Nakagoshi N. Myrmecofaunal change with bamboo invasion into broadleaf forests. *Journal of Forest Research*, 1998, **3**: 155–159
- [10] Griscom BW, Ashton PMS. Bamboo control of forest succession: *Guadua sarcocarpa* in Southeastern Peru. *Forest Ecology and Management*, 2003, **175**: 445–454
- [11] Yang Q-P (杨清培), Wang B (王兵), Guo Q-R (郭起荣), *et al.* Effects of *Phyllostachys edulis* expansion on carbon storage of evergreen broad-leaved forest in Dagangshan Mountain, Jiangxi. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis* (江西农业大学学报), 2011, **33**(3): 529–536 (in Chinese)
- [12] Bai S-B (白尚斌), Zhou G-M (周国模), Wang Y-X (王懿祥), *et al.* Plant species diversity and its dynamics in forests invaded by Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*). *Biodiversity Science* (生物多样性), 2013, **21** (3): 1–8 (in Chinese)
- [13] Song Q-N (宋庆妮), Yang Q-P (杨清培), Liu J (刘骏), *et al.* Effects of *Phyllostachys edulis* expansion on soil nitrogen mineralization and its availability in evergreen broadleaf forest. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2013, **24**(2): 338–344 (in Chinese)
- [14] Taylora 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. *Forest Ecology and Management*, 2004, **200**: 347–360
- [15] Li Y (李媛), Tao J-P (陶建平), Wang Y-J (王永健), *et al.* Effects of *Fargesia nitida* on regeneration of *Abies faxonniana* seedlings near the edge of subalpine dark coniferous forest. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2007, **31**(2): 283–290 (in Chinese)
- [16] Dou Y (窦营), Yu X-J (余学军). Development and comparison of bamboo industry of the world. *World Agriculture* (世界农业), 2008(7): 18–21 (in Chinese)
- [17] Jiang ZH. Bamboo and Rattan in the World. Beijing: China Forestry Press, 2007
- [18] Chen XG, Zhang XQ, Zhang YP, *et al.* Changes of carbon stocks in bamboo stands in China during 100 years. *Forest Ecology and Management*, 2009, **258**: 1489–1496
- [19] Yi T-P (易同培), Shi J-Y (史军义), Ma L-S (马丽莎), *et al.* Bamboo Atlas of China. Beijing: Science Press, 2008 (in Chinese)
- [20] Cheng S-L (程松林), Guo Y-R (郭英荣). Coordinating developments of eastern and western slope Nature Reserves of Huanggang Mountain to build systems to ensure biological diversity of Wuyi Mountain in China. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 2011, **33**(suppl.2): 67–71 (in Chinese)
- [21] Chen C-D (陈昌笃). Biodiversity in the Wuyi Mountains and its importance in China. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), 1999, **7**(4): 320–326 (in Chinese)
- [22] Yang Q-P (杨清培), Zhong A-J (钟安建), Jin Z-N (金志农), *et al.* A community classification of natural forest of *Tsuga tchekiensis* and its regeneration capacity. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis* (江西农业大学学报), 2014, **26**(6): 1275–1283 (in Chinese)
- [23] Ma K-P (马克平). Measurement of biotic community diversity. I. α diversity. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), 1994, **2**(3): 162–168 (in Chinese)
- [24] Ma K-P (马克平), Liu Y-M (刘玉明). Measurement of biotic community diversity. II. α diversity. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), 1994, **2**(4): 231–239 (in Chinese)
- [25] Ming D-X (明道绪). Field Experiment and Statistical Analysis. 2nd Ed. Beijing: Science Press, 2008 (in Chinese)
- [26] Ouyang M (欧阳明), Yang Q-P (杨清培), Chen X (陈昕), *et al.* Effects of the expansion of *Phyllostachys edulis* on species composition, structure and diversity of the secondary evergreen broad-leaved forests. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2016, **24**(6): 649–657 (in Chinese)
- [27] Peng S-L (彭少麟), Xiang Y-C (向言词). The invasion of exotic plants and effects of ecosystems. *Acta Oecologica Sinica* (生态学报), 1999, **19**(4): 560–568 (in Chinese)
- [28] Yang Q-P (杨清培), Yang G-Y (杨光耀), Song Q-N (宋庆妮), *et al.* Ecological studies on bamboo expansion: Process, consequence and mechanism. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2015, **39** (1): 110–124 (in Chinese)
- [29] Yu X-Y (俞欣妍). Study on growth regularity of *Castanopsis fargesii*. *Chinese Agricultural Science Bulletin* (中国农学通报), 2013, **29**(31): 1–7 (in Chinese)
- [30] Liu G-Z (刘光正), Lin X-F (林小凡), Yue J-W (岳

军伟), *et al.* Study on the growth regularity of the dominant species of evergreen broad-leaved forest. *Jiangxi Forestry Science and Technology* (江西林业科技), 2014, **42**(6): 1–9 (in Chinese)

[31] Zheng Y-S (郑郁善), Chen J-F (陈敬芬). Study on density effect of *Oligostachyum oedogonatum*. *Journal of Bamboo Research* (竹子研究汇刊), 1998, **17**(4): 40–44 (in Chinese)

[32] Liu J (刘 骏), Yang Q-P (杨清培), Song Q-N (宋庆妮), *et al.* Strategy of fine root expansion of *Phyllostachys pubescens* population into evergreen broad-leaved forest. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2013, **37**(3): 230–238 (in Chinese)

[33] Chou CH, Yang CM. Allelopathic research of subtropical vegetation in Taiwan. II. Comparative exclusion of understory by *Phyllostachys edulis* and *Cryptomeria japonica*. *Journal of Chemical Ecology*, 1982, **8**: 1489–1507

[34] Fu M-Y (傅懋毅), Cao Q-G (曹群根), Fang M-Y (方敏瑜), *et al.* Nutrient elcing in bamboo stands. II. Nutrient input with throughfall and its loss through the run-off of the watershed in pure *Phyllostachys pubescens* stand. *Forest Research* (林业科学研究), 1992, **5**(5): 497–505 (in Chinese)

[35] Yuka O, Masaaki C, Hikaru K, *et al.* Rainfall interception in a moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) forest. *Journal of Forest Research*, 2009, **14**: 111–116

作者简介 杨清培, 男, 1970 年生, 教授. 主要从事竹林生态学、生物多样性监测与保护研究. E-mail: qingpeiyang@126.com

责任编辑 孙 菊
