

青藏高原东缘两处高山树线交错带时空动态及其建群种的生态学特征

周天阳^{1,2,3} NARAYAN Prasad Gaire^{4,8} 廖礼彬^{1,2} 郑莉莉^{2,5} 王金牛^{1,3,6*}
孙建⁵ 魏彦强⁷ 谢雨¹ 吴彦^{1,3*}

¹中国科学院成都生物研究所, 成都 610041; ²中国科学院大学, 北京 101408; ³中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 成都 610041;
⁴特里布文大学中央环境科学院, 加德满都; ⁵中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; ⁶国际山地综合发展中心, 加德满都; ⁷中国科学院西北生态环境资源研究院, 兰州 730000; ⁸中国科学院西双版纳热带植物园, 云南西双版纳 666303

摘要 热量匮乏是高山树线的主要成因, 在全球变暖趋势下对高山树线及其建群种的生态学过程及特征的研究具有重要意义。该文以青藏高原东缘的折多山和剪子弯山两处高山树线(海拔分别为4 265 m和4 425 m)作为研究对象, 通过设置垂直样带, 同时结合区域温度、降水的长时间序列分析, 探究两处树线的时空动态过程, 并明确了建群种冷杉(*Abies* spp.)的生态学特征。结果表明: 1)折多山和剪子弯山区域的气温在过去58年均存在显著的上升趋势(分别上升了0.72和0.91 °C), 而折多山和剪子弯山区域降水均存在微弱的降低趋势。2)折多山的峨眉冷杉(*A. fabri*)龄级结构呈反J形, 剪子弯山的鳞皮冷杉(*A. squamata*)龄级结构呈双峰形, 二者种群结构均相对稳定。3)在小尺度上, 种子扩散限制使得两处树线的冷杉聚集分布。在大尺度上, 折多山峨眉冷杉亦呈聚集分布, 而剪子弯山鳞皮冷杉受生长环境以及种内或种间关系的影响呈随机分布。4)两处样地建群种种的树高和基径均随海拔升高而降低, 位于树线交错带上部的冷杉均呈现树高生长大于径向生长的异速生长关系, 而位于样地中、下部位的冷杉大部分呈等速生长关系。5)相比10年前, 折多山和剪子弯山的树线及树种线位置均无明显变化, 剪子弯山鳞皮冷杉种群的树木密度亦无明显变化, 而折多山的树木个体数提高了约25%; 相比20年前, 折多山和剪子弯山的树种线分别上移了50和30 m, 树线位置分别升高了75和40 m, 树木个体数亦明显增加, 分别提高了约220%和100%。树线及其建群种在较大时空尺度上主要受热量的控制, 而在较小时空尺度上受温度及生长环境共同作用的影响。

关键词 树线; 时空动态; 龄级结构; 异速生长; 海拔梯度

周天阳, Narayan PG, 廖礼彬, 郑莉莉, 王金牛, 孙建, 魏彦强, 谢雨, 吴彦 (2018). 青藏高原东缘两处高山树线交错带时空动态及其建群种的生态学特征. 植物生态学报, 42, 1082–1093. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0082

Spatio-temporal dynamics of two alpine treeline ecotones and ecological characteristics of their dominate species at the eastern margin of Qinghai-Xizang Plateau

ZHOU Tian-Yang^{1,2,3}, NARAYAN Prasad Gaire^{4,8}, LIAO Li-Bin^{1,2}, ZHENG Li-Li^{2,5}, WANG Jin-Niu^{1,3,6*}, SUN-Jian⁵, WEI Yan-Qiang⁷, XIE Yu¹, and WU Yan^{1,3*}

¹Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 101408, China; ³Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China; ⁴Central Department of Environmental Science, Tribhuvan University, Kathmandu, Nepal; ⁵Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ⁶International Center for Integrated Mountain Development, Kathmandu, Nepal; ⁷Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China; and ⁸Xishuangbanna Tropical Botanical garden, Chinese Academy of Sciences, Xishuangbanna, Yunnan 666303, China

Abstract

Aims Temperature limit is the main cause of alpine treeline formation. Therefore, it is important to understand the response mechanisms of alpine treeline as well as their tree species under the global climate change. The present study focused on the spatio-temporal dynamics of treeline and ecological characteristics of the tree species in two treeline ecotones.

Methods Two vertical belt-transect plots were established in each treeline ecotone of the Zheduo Mountain and Jianziwan Mountain of the eastern Qinghai-Xizang Plateau. Top and bottom of each transects were laid between species line and forest line, respectively. Detailed information of each tree species treeline, including species name, latitude, longitude, height, age, base diameter, and coordinates, was recorded accordingly.

收稿日期Received: 2018-04-11 接受日期Accepted: 2018-11-04

基金项目: 国家自然科学基金(41661144045和31400389)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (41661144045 and 31400389).

* 通信作者Corresponding author (Wang JN: wangjn@cib.ac.cn; Wu Y: wuyan@cib.ac.cn)

Important findings The temperatures of the two research areas have increased during the past 58 years. The precipitation has decreased slightly in both the Zheduo Mountain and Jianziwan Mountain. The age structure of *Abies fabri* from the Zheduo Mountain and *A. squamata* from the Jianziwan Mountain showed a reversed “J” shape curve and a bimodal shape, respectively. Within the two transects, due to the limitation of seed diffusion, the dominate species showed aggregated distributions at the small scale. At the large scale, *A. fabri* was aggregated at the Zheduo Mountain, while *A. squamata* of the Jianziwan Mountain was randomly distributed due to the impact of surrounding environmental factors. Both tree height and base diameter decreased with the increase of elevation. The fir trees (*Abies* spp.) at the upper part of the treeline ecotone presented an allometric growth, whose height growth rate was higher than that of base growth, while the relationships between height growth and base growth were isometric at almost mid and lower part of the treeline ecotone. Compared with 10 years ago, there was no significant change at the position of treeline and tree species line of the Zheduo Mountain and the Jianziwan Mountain, neither of the tree density in the Jianziwan Mountain. However, the number of trees in the Zheduo Mountain increased by about 25%. Compared with 20 years ago, tree species lines of the Zheduo Mountain and Jianziwan Mountain were shifted upwards by 50 and 30 m, respectively. Besides, their treeline positions were increased by 75 and 40 m, respectively. Furthermore, the number of trees also increased significantly by 220% and 100%, respectively. Therefore, the treeline and its constructive species are mainly affected by temperature at the large spatio-temporal scale, while influenced by temperature and ambient environment at the small spatio-temporal scale.

Key words treeline; spatio-temporal dynamics; age structure; allometric; altitude gradient

Zhou TY, Narayan PG, Liao LB, Zheng LL, Wang JN, Sun J, Wei YQ, Xie Y, Wu Y (2018). Spatio-temporal dynamics of two alpine treeline ecotones and ecological characteristics of their dominate species at the eastern margin of Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 1082–1093. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0082

树线交错带是指林线到树种线的生态过渡带, 林线作为郁闭森林的分布上限, 树种线为树种幼苗所能分布的最高海拔, 而树线则为树高达3 m并具有独立主茎的树团的平均海拔位置(Körner, 1998)。目前, 学术界对高山树线成因的主流论断为由海拔升高所导致的热量匮乏(Körner, 1998; Körner & Paulsen, 2004; Wilmking *et al.*, 2004)。同时也有学者指出降水是树线形成的影响因素, 主要体现在春、冬季水分不足导致树种叶和芽干化, 从而抑制了树木生长(戴君虎和崔海亭, 1999)。此外, 地形因子、种间关系以及建群树种的种子萌发也被认为是局部区域树线的重要成因(Stevens & Fox, 1991; Körner, 1998; Kim & Lee, 2015)。随气候变暖的加剧, 近年来全球低纬度区域高山树线位置存在明显的上升趋势(Luckman & Kavanagh, 2000; Wong *et al.*, 2010), 然而Körner认为气候变暖并不足以解释全球范围内的树线动态变化, 同时指出水分限制、养分平衡以及碳分配关系亦是树线变化的重要影响因素(Körner, 2017)。树线位置的变化将导致局地生态系统结构与功能和地表生物地球化学循环的改变(Körner, 2003; Batllori *et al.*, 2009)。因此, 树线交错带的时空动态是全球变化生态学研究的重要议题(IPCC, 2014), 树线动态的研究不仅可以了解树木对

气候变暖的响应机制, 还能对其未来变化趋势做出相应预测, 具有重要的生态学意义。

树线对气候变化的响应并非简单的线性关系, 根据Harsch等(2009)的研究, 气候变暖趋势下, 全球166个监测点自1900年来仅有52%的树线位置显著升高, 这表明树线动态还受到树线树种性状以及局地环境等多种因素的综合影响。因此, 在树线研究过程中系统科学地探究区域树线交错带内树种的生态学特征至关重要, 这不仅有助于了解树种对局部复杂环境的适应机制, 还能提高对大尺度上树线空间异质性的认知。树种的龄级结构及空间分布格局作为基本生态学特征, 一个稳定种群的年龄结构通常呈反J形, 具有稳定的出生率与死亡率。外部环境及树种生理特性均会影响种群的出生率及死亡率, 进而改变种群年龄结构及其稳定性(Knowles & Grant, 1983), 根据树种龄级结构状况不仅可以了解树线树种的更新状况, 并且能预测该种群未来的发展趋势。种群空间格局由物种的生理特性、种间关系及周围环境等多种因素共同决定, 不同的分布类型反映了种群的生活史特征, 展现出种群特有的生长策略(Condit *et al.*, 2000)。空间分布格局与空间尺度有重要联系, 在小尺度上种群通常呈聚集分布, 而在大尺度呈随机或均匀分布(Stewart & Rose,

DOI: 10.17521/cjpe.2018.0082

1990; 张金屯, 1998)。树线交错带建群树种的空间格局分析将有助于揭示其格局的动态变化过程及形成原因。

海拔作为树种生长与分布的重要影响因素, 其作用主要体现在对局地水热的重新分配。大量的研究探讨了树种与海拔的关系, 但由于研究区域具体环境的差异而使得结果略有差异, 但主要表现为高海拔区域的树种生长受到低温抑制(Lloyd & Fastie, 2002; 程伟等, 2005; 白登忠, 2012)。树种性状研究过程中, 树高与基径间的相关生长关系受到了广泛关注。二者是模型中的关键参数, 树高表征树木对光资源的获取能力, 而基径则与树木机械支撑、水分运输相关(Falster & Westoby, 2003; 李利平等, 2011; 杨晓东等, 2013)。异速生长分析作为树种个体水平上生长模式的认识手段, 可揭示植物不同发育阶段及异质环境下的生长策略(Niklas, 2005; 高景等, 2016)。研究树高与基径间的关系及其随海拔升高的变化规律, 可加深对树种生长策略及树线动态机制的认识。

青藏高原拥有全球最丰富和海拔最高的树线, 并且受到的人为干扰较少, 在过去几十年, 青藏高原升温趋势显著高于世界平均水平(Liu & Chen, 2000; Shi *et al.*, 2015)。因此, 该区域是开展高山树线研究的“天然实验室”。现有的青藏高原树线的相关研究表明, 气候变暖使树线树种密度有小幅度的提高, 同时树木死亡的风险也有一定程度的增加, 然而树线对气候变暖的响应机制依然不明确, 树线位置的变化也不尽相同(Liang *et al.*, 2011, 2016; 王亚锋等, 2017)。针对青藏高原区域树线交错带时空动态的研究相对较少, 关于树线交错带内建群种生态学特征的研究亦不多见。青藏高原东南缘属于低纬度高海拔的特殊区域, 通过对该区域内的折多山及剪子弯山两处高山树线开展实验, 本文探究目标如下: 1)树线交错带内建群种的生态学特征及其与生长环境的响应机制, 2)树线交错带的时空动态及其

变化规律。从而了解气候变化对高山树线造成的影响, 以期丰富对高山生命带格局及生态学过程的理解。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究样地位于四川省康定市的折多山(101.73° E, 30.05° N; 海拔4 400 m)及雅江县的剪子弯山(100.82° E, 30.02° N; 海拔4 500 m), 属于青藏高原东南缘, 处于亚热带湿润季风区与青藏高原寒冷气候的过渡带, 日照充足, 冬季干燥寒冷, 夏季湿润凉爽, 雨热同季。康定县城附近(海拔2 800 m)年平均气温7.6 °C, 1月平均气温-1.9 °C, 7月平均气温15.8 °C, 年降水量820 mm, 主要集中在7–9月; 雅江县城附近(海拔3 950 m)年平均气温4.5 °C, 1月平均气温-4.2 °C, 7月平均气温11.5 °C, 年降水量640 mm, 主要集中于7–9月。两处样地的土壤均为暗棕壤, 土层厚度大致为10–50 cm。两处样地主要的乔木有冷杉属的峨眉冷杉(*Abies fabri*)和鳞皮冷杉(*Abies squamata*)、川西云杉(*Picea likiangensis*)和四川红杉(*Larix mastersiana*), 灌木主要以毡毛栎叶杜鹃(*Rhododendron phaeochrysum* var. *levistratum*)为主, 主要的草本植物有高原毛茛(*Ranunculus tanguticus*)、车前(*Plantago asiatica*)、早熟禾(*Poa annua*)和藜芦(*Veratrum nigrum*)等。

1.2 试验设计及样品采集

2017年8月中旬对康定折多山和雅江剪子弯山的树线交错带进行了样带调查, 分别沿着山体垂直方向选定受人为干扰较少、地形较为平坦一致的研究样地布设样带。以树种分布上限作为样带顶端, 样带的底端为郁闭森林的上限(即林线), 样带宽度30–50 m, 具体长度依据样地内植物分布等适当调整。将样带的长与宽设为二维坐标的X、Y轴, 以便对样带内树种个体标记定位, 将样带左上角记为坐标原点, 并记录样带上下端的海拔及经纬度。折

表1 折多山和剪子弯山树线交错带样地概况

Table 1 The basic information of treeline ecotone of Zheduo Mountain and Jianziwan Mountain

样地 Plot	海拔 Altitude (m)	经纬度 Longitude and latitude	坡向 Slope aspect	坡度 Slope	主要树种 Main species
折多山 Zheduo Mountain	4 210–4 380	101.73° E, 30.05° N	正北 North	27.5°	峨眉冷杉、川西云杉、四川红杉 <i>Abies fabri</i> , <i>Picea likiangensis</i> , <i>Larix mastersiana</i>
剪子弯山 Jianziwan Mountain	4 360–4 520	100.82° E, 30.02° N	西偏北30° North-west 30°	25.3°	鳞皮冷杉、四川红杉 <i>Abies squamata</i> , <i>Larix mastersiana</i>

多山样带大小为60 m × 390 m, 剪子弯山样带大小为50 m × 380 m。分别对样带内的树木个体进行测量, 记录每株树在样带内的坐标位置并用GPS记录其经纬度, 树高大于3 m的于1.3 m处用胸径尺测量胸径, 树高小于3 m的测量其基径(地径), 并使用激光测距仪测量树高, 较矮小的树木用卷尺测量树高并记录。树龄采用树枝的分叉数计算, 一个分枝记为一年, 主枝不明显则选最大数(Liang *et al.*, 2011)。

1.3 点空间格局分析方法

本研究采用空间格局分析方法中的 $L(r)$ 函数对两个样地内的优势种冷杉进行分析。 $L(r)$ 函数是由 $K(r)$ 函数修正得到, $K(r)$ 函数主要基于种群分布的二维坐标信息, 对种群在多种空间尺度上进行分析, K 值随着尺度的变化而变化。 $K(r)$ 函数公式如下:

$$K(r) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{I_r(u_{ij})}{w_{ij}} (i \neq j)$$

式中, A 为样地总面积, u_{ij} 为 i 、 j 两个个体之间的距离, n 为种群总数, r 为大于0的数, 当 $u_{ij} < r$ 时, $I_r(u_{ij}) = 1$, 当 $u_{ij} > r$ 时, $I_r(u_{ij}) = 0$, w_{ij} 是以点 i 为圆心, 以 u_{ij} 为半径的圆周长与样地面积 A 的比值, 可以消除边界效应。

为了在随机分布下保持方差稳定和结果有效, 引入了 $L(r)$ 函数, 公式如下:

$$L(r) = \sqrt{\frac{K(r)}{\pi} - r}$$

若 $L(r) = 0$, 则在 r 范围内呈随机分布; 若 $L(r) < 0$, 则在 r 范围内呈均匀分布; 若 $L(r) > 0$, 则在 r 范围内呈聚集分布(Ripley, 1977; 张金屯, 1998; 张璞进等, 2017)。

1.4 异速生长分析方法

树高-径向生长关系采用 $y = ax^b$ 模型进行研究, 将两边取对数后(以10为底数)转化为 $\lg y = \lg a + b \lg x$, x 和 y 为特征参数即径向生长和树高生长, a 为截距, b 为斜率, 当 $b = 1$ 时即为等速生长关系, 否则为异速生长关系。不同海拔梯度的树木相关生长斜率无显著差异时, 进一步检验它们之间是否存在截距漂移(共轴但截距不同)和共轴漂移(截距相同且存在共轴漂移)。若斜率 b 存在显著差异则呈现完全不同的生长关系。分析方法采用标准化主轴估计(SMA)法(Warton *et al.*, 2006)。

1.5 数据处理

由于观测样地附近没有长序列的气象观测站点, 且折多山和剪子弯山都处于青藏高原东缘的高山区,

在高海拔区利用远距离的气象站点替代局地气候观测, 其代表性较差。因此, 本文选择了陆面地表同化数据, 以使用较广的环境数据分析中心(CEDA)长序列再分析资料CRUTS 4.01 (<http://catalogue.ceda.ac.uk/intro>)作为地面气候的分析基础。该数据集包括了日平均气温、日降水量、日总辐射等气候数据, 数据范围覆盖全球中低纬度, 空间分辨率为 $0.5^\circ \times 0.5^\circ$, 时间为1960–2017年, 能基本满足本研究的趋势分析需求。点空间格局分析采用R 3.4.1软件中的“ads”包(Pelissier & Goreaud, 2015)进行计算, 空间尺度采用0–100 m, 经过99次的Monte Carlo模拟得到99%的置信区间; 同时使用“smatr”包(Warton *et al.*, 2012)对树木径向及高生长进行异速分析。树线时空模拟参照前人的研究来开展(Liang *et al.*, 2011; 冉飞等, 2014), 根据树龄与树高的回归关系, 将目前样地中所有树木的年龄往前逆推10和20年, 找出树高大于3 m的树的位置, 以此确定过去的树线位置。作图在R 3.4.1软件及Origin 2016中完成。

2 结果和分析

2.1 两处样点的温度与降水时间序列

本文利用逐日的平均气温和逐日降水量, 分别计算了1961–1970和2010–2017年的年平均气温和年降水量, 并利用两个阶段的差值来分析气候变化的绝对量(图1)。

从同化数据的结果来看, 折多山和剪子弯山两处样地在过去的58年间, 其气候变暖趋势明显, 整个四川省及其周边地区都表现出明显的升温趋势。两处样地的年平均气温分别增加了 0.72°C (折多山)和 0.91°C (剪子弯山), 增温幅度上, 折多山小于剪子弯山。从降水量变化来看, 重庆及四川盆地周边地区基本以降水量增加为主, 而四川省西南部以降水量减少为主。两处样地中, 折多山降水量减少 3.3 mm , 而剪子弯山减少 5.0 mm , 两者的差别较小。总体来看, 这两个地区在过去的58年间, 气候变化总趋势以暖干化为主, 暖化趋势明显, 但降水减少的趋势不太显著。

2.2 树种龄级结构

折多山样地中分布有3个树种, 即峨眉冷杉、川西云杉和四川红杉, 数量分别为130、7和28, 峨眉冷杉为该样地的主要物种, 其数目占总数的78.79%; 剪子弯山样地中只有鳞皮冷杉和川西云杉两个物种,

数量分别为79和16, 其中鳞皮冷杉数量占总数的83.16%。此外, 两处样地均伴生有少量杜鹃灌木。树木龄级分析如图2。折多山样地中, 峨眉冷杉在11–15龄级范围内的树木数量最多(30株), 占其总数的23.08%, 峨眉冷杉龄级结构呈近似反J形, 属于稳定种群; 四川红杉在16–20龄级内的数量最多(8株), 占其总数的28.57%, 而四川红杉呈近似单峰形。剪子弯山样地中鳞皮冷杉在16–20龄级内的数量最多(18株), 占鳞皮冷杉总数的22.78%, 龄级结构大致呈双峰形。

2.3 树木基径和树高沿海拔梯度的变化

两处样地的树木基径与树高均沿海拔的升高而呈现显著的下降趋势(图3, $p < 0.001$)。树高、树基径

与海拔关系的斜率绝对值在剪子弯山均大于它们在折多山的斜率绝对值, 表明在剪子弯山的单位海拔变化对树高及树基径的影响要大于折多山单位海拔变化对树高及基径的影响。

2.4 不同海拔梯度冷杉的生长特征分析

将两处样带分别沿Y轴按每100 m为一个梯度划分为4个梯度, 研究每个梯度内建群种冷杉的径向生长与树高生长间的关系(表2)。结果表明, 折多山样地中海拔梯度最高段的峨眉冷杉, 其径向生长和树高生长间呈显著的异速关系($p < 0.001$), 即树高生长速率>径向生长速率; 其余3个海拔梯度上均为等速生长关系; 4个梯度间相关生长斜率存在显著差异($p < 0.05$), 具体为第一梯度>第三、四梯

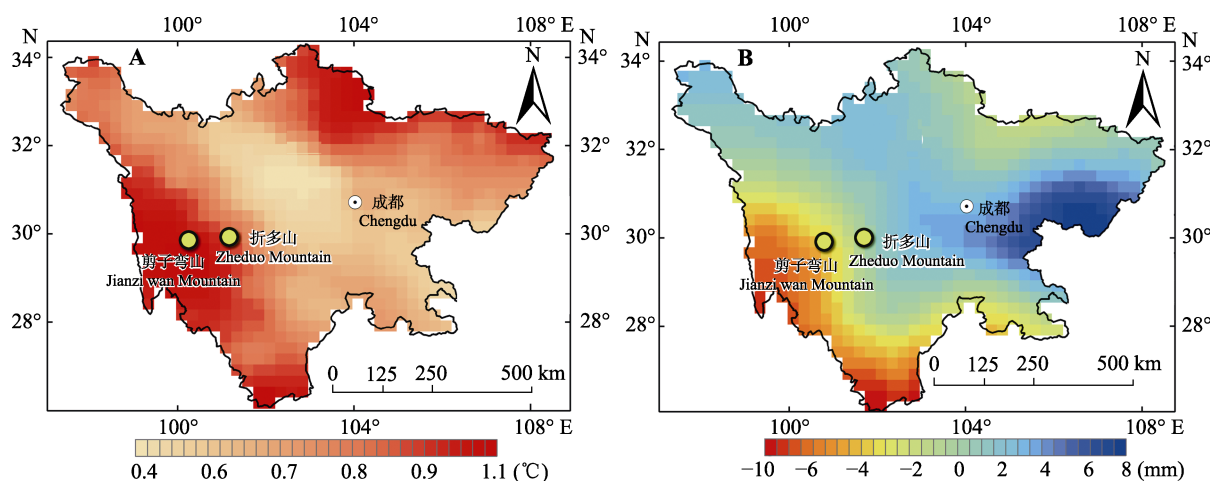


图1 2010–2017年与1961–1970年的差值。A, 年平均气温。B, 年降水量。

Fig. 1 The difference value map between 2010–2017 and 1961–1970. A, Annual mean temperature. B, Annual precipitation.

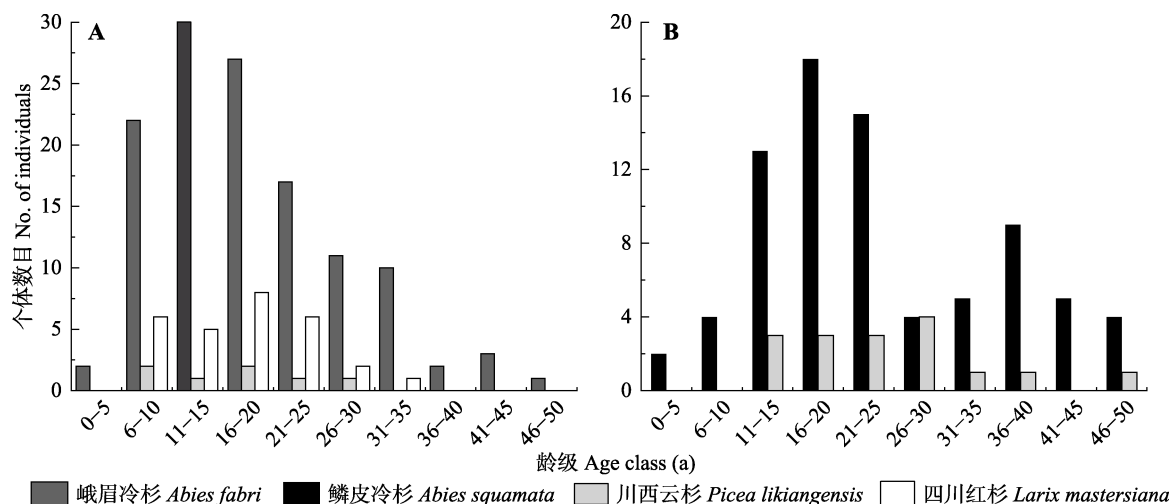


图2 折多山(A)及剪子弯山(B)样地树种龄级结构。

Fig. 2 Age structure of treeline-forming species at treeline in the Zheduo Mountain (A) and Jianziwan Mountain (B).

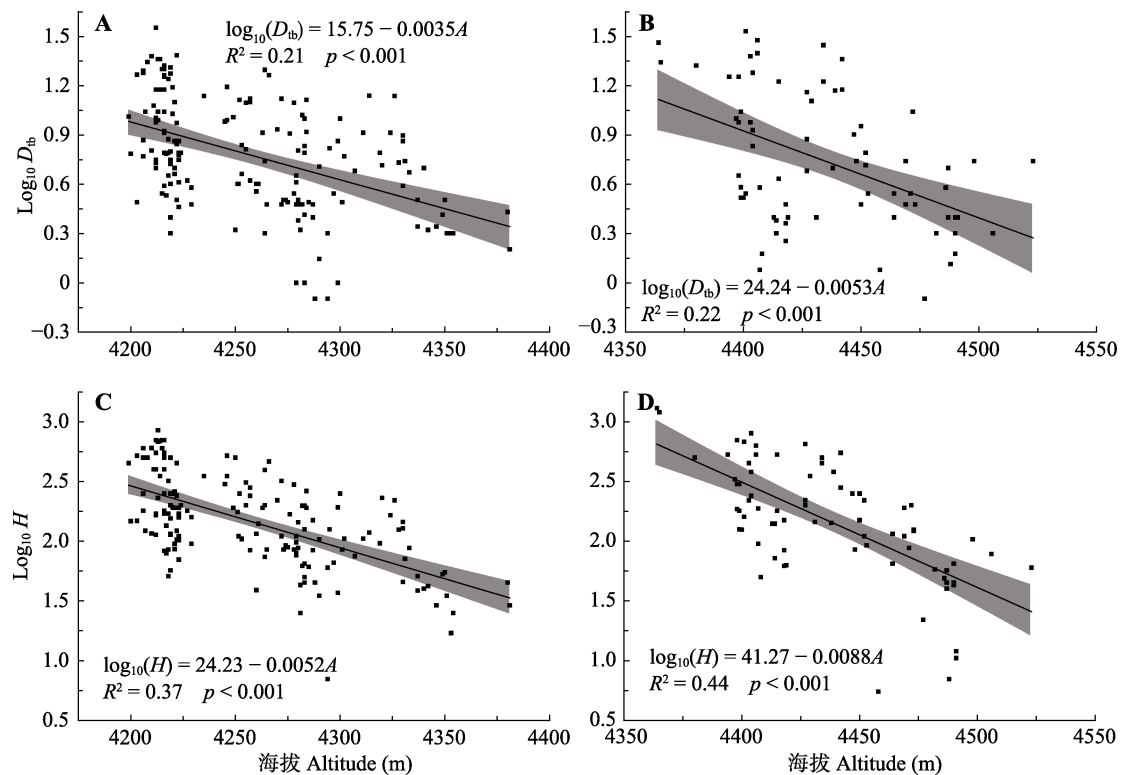


图3 折多山(A, C)与剪子弯山(B, D)的树高(H)、基径(D_b)与海拔(A)的关系。
Fig. 3 The relationships of tree height(H), base diameter (D_b) and altitude (A) in Zheduo Mountain (A, C) and Jianziwan Mountain(B, D).

表2 折多山与剪子弯山冷杉径向生长与高生长间的关系
Table 2 The correlation between the growth of height and base diameter in Zheduo Mountain and Jianziwan Mountain

样点 Plot	Y轴 Y (m)	R^2	p	斜率(95%置信区间) Slope (95% confidence interval)	等速生长检验 Test of isometry p
折多山 Zheduo Mountain	<100	0.80	<0.001	1.64 (1.30, 2.08) ^a	<0.001
	100–200	0.54	<0.001	0.72 (0.51, 1.00) ^c	0.053
	201–300	0.72	<0.001	1.15 (0.98, 1.34) ^b	0.08
	>300	0.52	<0.001	1.12 (0.90, 1.34) ^b	0.296
剪子弯山 Jianziwan Mountain	<100	0.75	<0.001	1.53 (1.21, 1.93) ^a	<0.001
	100–200	0.85	<0.001	0.99 (0.80, 1.22) ^b	0.92
	201–300	0.80	<0.001	0.83 (0.63, 1.10) ^b	0.18
	>300	0.90	<0.001	0.85 (0.74, 0.98) ^b	0.028

不同小写字母表示存在差异显著。
Different lowercase letters indicate significant difference.

度>第二梯度。剪子弯山的结果与折多山的结果相似，最高梯度呈显著的异速关系($p < 0.001$)，即高生长速率>径向生长速率，而最低梯度呈现显著径向生长速率>高生长速率的关系($p < 0.05$)，其余两个梯度均呈等速生长状态。建群种冷杉的相关生长斜率在两个样地的4个梯度间均存在显著差异，因此不再进行截距漂移和共轴漂移检验。

2.5 建群种空间分布及树线时空动态

对两个样地的建群种冷杉进行点空间格局分析，结果见图4。研究表明样地间的分布格局有明显的差

异，折多山样地的峨眉冷杉在小尺度范围内呈聚集分布，随着尺度的增加，聚集程度有所提高；剪子弯山样地的鳞皮冷杉在小尺度范围内同样呈现聚集分布，小于60 m的范围内聚集程度呈现波动状态，在更大的尺度上(>60 m)则呈现出随机分布格局，表明其分布格局与尺度大小密切相关。

利用树高与树龄间的关系对样地树线分布进行模拟分析(10年前及20年前)，具体树高-树龄模型见表3。建立的两个样地的树高-树龄模型均较好($p < 0.001$, R^2 分别为0.68和0.71)，能较准确地模拟前10

表3 折多山与剪子弯山树高(H)与树龄(a)的回归模型
Table 3 The regression model of tree height (H) and tree age (a)

样地 Plot	回归方程 Regression equation	R^2	p
折多山 Zheduo Mountain	$H = 34.80e^{0.079a}$	0.68	< 0.001
剪子弯山 Jianziwan Mountain	$H = 14.38e^{0.087a}$	0.71	< 0.001

至20年的情况。模拟结果见图5, 由模拟分布图可以看出, 目前折多山样地的树线海拔约为4 275 m, 树种线海拔约为4 380 m, 样地最下端为郁闭森林; 与10年前相比, 目前该样地的树线及树种线位置无明显变化, 而树木数量提高了约25%; 20年前树线及

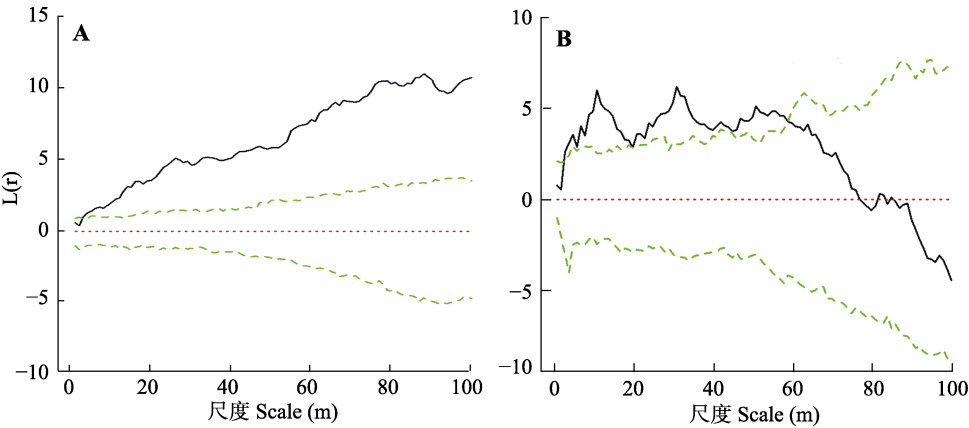


图4 折多山(A)及剪子弯山(B)样地点空间格局分析。两条绿线为拟合的置信区间, 黑线为模拟结果。
Fig. 4 Point pattern analyses for the Zheduo Mountain (A) and Jianziwan Mountain (B). The two green lines are the confidence intervals for the fitting, and the solid line is from the simulation.

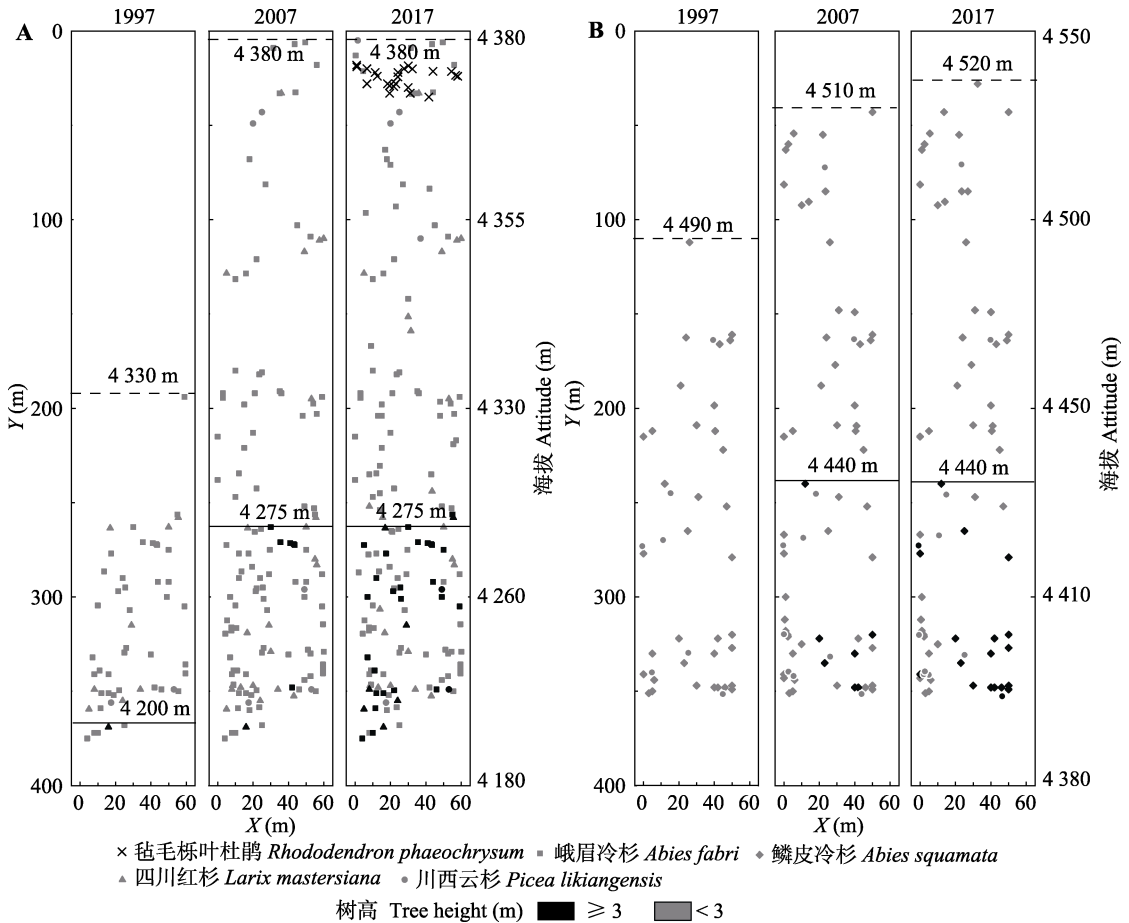


图5 折多山(A)及剪子弯山(B)样地树线时空模拟。图中黑线为树线, 虚线为树种线。
Fig. 5 The spatio-temporal pattern of treeline dynamics in the Zheduo Mountain (A) and Jianziwan Mountain (B). The solid line is the position of treeline and the dash line is tree species line.

树种线的海拔分别约为4 200 m和4 330 m, 与目前相比, 二者分别提高了75 m和50 m, 而树木个体数(54株)仅为目前的1/3。剪子弯山样地目前的树种线位于海拔4 520 m处, 树线位于海拔约4 440 m处; 10年前该样地的树木个体数、树线及树种线位置与目前基本保持一致; 20年前树木个体数(47株)仅为目前的一半, 树种线位于4 490 m处, 而树线位于样地下方具体海拔无法确定, 相比当前样地内树种线上升了30 m, 树线位置至少爬升了40 m。

3 讨论

3.1 高山树线的树种龄级结构

种群的龄级结构是指不同年龄层级的个体在种群内的分布情况, 是种群重要的特征之一(靳虎甲等, 2012)。此指标不仅反映出种群目前的生长状态, 也可以了解种群过去的结构, 并对未来变化趋势做出预测(谢宗强等, 1999)。本研究中, 折多山峨眉冷杉龄级结构表现为低龄级树木较多, 高龄级树木较少, 属于稳定型种群。同时, 其幼苗数量比例较高, 表明种群更新状态较好。四川红杉作为伴生种呈现出与峨眉冷杉相似的龄级结构, 相比于峨眉冷杉种群, 其幼苗数量比例较低, 表明其更新缓慢。可能是四川红杉作为阳生性植物, 其种子的萌发需要一定的光照, 随着样地内峨眉冷杉种群的增长阻碍了四川红杉幼苗对于光资源的获取; 同时, 样地内的低温环境及树木对土壤养分、水分竞争压力的增大在一定程度上也不利于四川红杉幼苗的生长, 作为先锋树种的四川红杉逐渐被喜阴耐寒的峨眉冷杉所取代。川西云杉在该样地中的数量相对更少, 无明显规律的龄级结构, 同时低龄级树木较少, 因此该树种存在逐渐衰退的趋势。两处样地的冷杉龄级结构存在一定的差异, 剪子弯山的鳞皮冷杉龄级结构呈现中间低, 两边高的状态, 其幼苗数量比例较高, 表明该种群更新状态较好。种群龄级结构受众多因素的影响, 比如林分密度、种间关系土壤理化性质及地形因子等(矢佳昱等, 2017), 剪子弯山样地中的鳞皮冷杉中间龄级处(26–35年)出现了波谷, 可能与人为干扰(放牧及道路铺设等)等因素有关。

3.2 高山树线交错带不同海拔梯度冷杉生长特征

树线位置移动反映了树线在种群水平上的变化, 而树木生长特征指示了树线在个体水平上的变化(王亚锋和梁尔源, 2012)。总体来看, 两个样地内冷

杉种群的树高及基径均随海拔的升高而降低, 这与大多数研究结果相似(程伟等, 2005; 白登忠, 2012)。主要原因是树高、基径与气温呈正相关关系, 海拔升高气温逐渐下降, 低温胁迫下树种生长受到抑制, 植物形成的新细胞及组织生长速率均较低, 因此高海拔地段的树木形态普遍矮小(Körner, 2004; 程伟等, 2005)。此外, 从树龄方面考虑, 高海拔梯度内大部分为形态矮小的幼树, 而树龄较大的树大多分布在中、低海拔梯度内, 其树高及基径自然也相对较大。植物不同组织或部分间相关生长关系的变化表征了其在异质环境下的生长策略的差异及表型可塑性(高景等, 2016)。关于树木径向生长与树高生长之间的关系, 两处样地的最高海拔梯度内均呈现显著的异速生长关系, 即高生长速率大于径向生长速率, 相关生长斜率均显著高于其他梯度内。这主要是由树木生理特性决定的, 最高海拔梯度中大部分为冷杉幼苗, 树龄显著低于其他梯度($p < 0.05$)。幼苗在周围灌丛的庇护下受到的外界干扰相对较小, 生长早期偏向把更多资源投入高生长, 这将有助于增强其对光资源的捕获效率(李国春等, 2017)。随着海拔降低, 两处样地树种的相关生长斜率逐渐下降, 树木开始呈现等速生长状态。除了生理因素外温度起到了较大作用, 有研究表明树木径向生长对气温变化非常敏感, 径向生长速率在林线以上海拔升高过程中几乎呈线性下降(Körner, 2017)。值得注意的是, 折多山其余海拔梯度段内树种高生长-径向生长均呈等速生长状态, 而剪子弯山样地最低海拔段内径向生长速率显著大于树高生长速率。本研究中, 高海拔幼龄冷杉采取竞争性生长策略, 而树线交错带中下部分成树将更多资源投入径向生长, 转为保守性策略。综上所述, 两个样地内的冷杉种群均呈现出稳定状态, 在一定程度上为全球变暖背景下树线的进一步爬升提供了潜在可能性。

3.3 高山树线时空动态与空间分布格局

种群空间分布格局是由多种生态学过程共同作用形成的, 不同的分布格局表达了物种不同的生长策略以及对环境的响应机制。通常情况下, 空间分布格局与空间尺度有密切联系(张金屯, 1998)。此外, 种群空间分布格局与其龄级结构也有一定相关性, 解传奇等(2015)对色季拉山的急尖长苞冷杉(*Abies georgei* var. *smithii*)的研究表明, 幼树和中树在小尺度上均呈聚集分布, 而大树则呈均匀分布。有学者

指出地形因子也会影响种群空间分布格局, 兰国玉等(2008)发现坡向会改变光照、温度及土壤养分水分等因子, 导致局部小环境发生改变从而影响植物生长, 进而影响种群的分布格局。本研究中, 折多山峨眉冷杉种群在小尺度上呈现聚集分布, 且随着尺度变大聚集度逐渐增强。在小尺度上呈聚集分布主要是由于种子扩散限制, 种子在母株周围萌发生的小树呈现聚集分布, 龄级结构中峨眉冷杉幼树的数量占较大比例在一定程度上印证了这点。树木种群的聚集分布将有助于增强种群的种间竞争力, 并且利于种内个体相互庇护以抵御严酷的外界环境, 同时提高了资源利用效率(李国春等, 2017)。在更大的尺度上峨眉冷杉种群呈明显的聚集分布, 这与解传奇等(2015)的研究结果不太一致, 这主要与生境异质性以及研究对象的差异有关。该样地内土壤厚度不均且较薄, 甚至存在岩石裸露的区域, 达不到树木的立地条件, 种群更新过程中树木会选择环境相对较好的区域, 从而使其分布的聚集程度有所加强。类似于折多山的成因, 剪子弯山的鳞皮冷杉种群在小尺度上也呈现聚集状态。然而随着尺度的增大, 种群逐渐呈现随机分布, 这与大多数研究结果相似(张金屯, 1998; 杨华等, 2014)。资源有限性导致种内和种间竞争加强, 造成树种的自疏或它疏, 这可能是使种群聚集度下降的主要因素; 另外, 该样地或受到人为干扰, 导致种群数量有所下降, 在大尺度上表现为树种密度降低且分布随机化。综上所述, 空间格局分析表明局部生长环境是影响冷杉种群分布的主要因素。

在全球气候变化背景下, 高山生态系统相比于其他生态系统对气候变化更为敏感。目前, 尽管已有大量研究结果表明气候变暖导致了高山树线的明显爬升(Luckman & Kavanagh, 2000; Kullman, 2001; 王亚锋等, 2017), 但Harsch等(2009)认为, 全球变暖趋势下47%的树线位置未发生明显变化, 这说明高山树线对气候变化的敏感性差异较大。在本研究中, 我们发现近10年内, 高山树线及树种线位置均无显著变化, 而树种密度存在小幅度升高, 与Liang等(2011)及Klasner和Fagre (2002)得到的研究结果类似, 树种密度增加主要由温度上升所引起, 并且树种密度对气候变暖的响应比树线更为敏感(Wang, 2006; van Bogaert, 2011)。树线及树种线在10年内保持稳定是由多种因素导致的。首先, 温度是影响高海拔

地区树木生长的重要因素, 其中冬夏两季的温度更是影响树线变化的关键因素(Lloyd & Fastie, 2003)。冬季低温会使树木组织受到不可逆的损害, 也会导致树木木质部水分形成冰晶, 阻碍水分的吸收及在树干系统中的运输, 同时冻融事件的发生会导致植物栓塞, 这些现象都将严重影响树木的正常生长(Mayr & Charra-Vaskou, 2007; Körner, 2017)。时间序列年平均气温的分析结果发现, 康定及雅江地区58年来气温存在明显上升趋势, 也许一定程度上缓解了树线处树木受到的低温胁迫, 但低温对树线爬升的限制作用依然存在。其次, 降水与树线动态具有一定联系。Gaire等(2014)对树线树种西藏冷杉(*Abies spectabilis*)的研究表明, 其更新和生长与夏季降水量存在正相关关系。在本研究中, 研究区域降水均存在微弱的降低趋势, 可能不利于树线的进一步爬升。再者, 种间关系及人为干扰对树线及树种线的位置具有一定影响, Wang等(2012)指出在人为干扰打破树线种群与高密度灌丛间的平衡后, 树线位置具有上升的可能性, 本研究中样地高海拔坡位上的高密度杜鹃灌丛在一定程度上阻碍了主要依靠风力及重力传播的树木种子的扩散过程。另外, 不适宜生长的立地环境也是树线及树种线爬升的潜在限制因素。与前20年的情况相比, 两个样地的树种密度、树线及树种线位置均明显上升, 这些现象的发生是由多种因素共同造成的, 比如生长环境, 种间关系及降水等, 而气候变暖是本研究中20年内树线发生变化的主要因素, 已有大量的研究表明过去数十年的气候变暖导致了树线位置的上升(Luckman & Kavanagh, 2000; Kullman, 2001), 同时树种密度随气候变暖而增加的现象也得到了大量研究的支持(Camarero & Gutierrez, 2004)。另外, 值得注意的是两个样地的树线位置在10年的时间尺度上均无明显变化, 而在20年的时间尺度上则发生了显著的爬升。这可能与以下几点原因有关: 首先, 在前10年树线及树种线已经到达了较高的海拔位置, 在该海拔以上土壤厚度、养分含量逐渐下降, 甚至存在岩石裸露的区域, 树木生长得不到足够的养分支持, 生长速度较低; 其次, 目前两个样带内的树木及伴生灌丛的数量较20年前有所增加, 种内和种间竞争较之前亦有提高, 在一定程度上对树线的提升造成了阻碍; 再者, 树线变化的滞后性可能导致10年前树线变化在今后的10年或更长时间才能有所体现。

此外, 尽管总体上气候是变暖的, 但短期的寒冷事件还会造成树木的凋亡(Kullman, 1993; Körner, 2017)。从国家政策层面来看, 20年前正值天然林保护工程开始实施阶段, 禁牧禁伐使得干扰降低, 天然树线/林线的上升较为明显, 而10年前与近期相比树线位置已相对趋于稳定。MacDonald等(1998)曾指出树线海拔上升、种群密度增加和树木生长加快是树线响应气候变暖的主要方式。前两种响应方式在本文中都有所体现, 而树木生长速率变化有待进一步通过树芯生长分析来研究。综上所述, 较大时空尺度上气候变暖是导致树线上升的主要因素, 而在小时空尺度上树线变化受温度、降水、人为干扰及生长环境等因素的共同影响。

4 结论

气候变暖是大尺度上树线上升的主要驱动因素, 局部树线的变化则与其生长的局地环境密切相关。树线动态变化是个复杂的生态学过程, 其中常伴随着树线种群生态学特征的改变。(1)折多山的峨眉冷杉种群和剪子弯山的鳞皮冷杉种群具有相对稳定的种群结构, 其龄级结构分别为反“J”形和双峰形。(2)在小尺度上由于种子扩散限制, 两个样地的树种均呈聚集分布; 在大尺度上, 生境异质性增强了折多山样地的种群聚集, 而资源有限性以及种内或种间竞争增强导致剪子弯山的种群聚集度下降, 呈现出随机分布的状态。(3)树种的基径及树高均随海拔的升高而降低, 基径与树高的相关生长关系在高海拔坡位呈显著的异速生长关系, 随海拔的下降逐渐呈现等速生长关系。(4)相比于20年前, 两处的树种线和树线位置均发生了明显的上移, 树木个体数亦显著增加。由此可见, 对于树线种群生态学特征以及树线时空动态两方面的研究, 有助于丰富树线对全球气候变暖响应机制的理解, 加深对高山生命带生态格局和过程的认识。

参考文献

- Bai DZ (2012). *The Impact Factors of Growth and Regeneration of Picea crassifolia Growing at Timberline in The Qilian Mountains*. PhD dissertation, Chinese Academy of Forestry, Beijing. [白登忠 (2012). 祁连山青海云杉林线树木生长、更新的影响因素研究. 博士学位论文, 中国林业科学研究院, 北京.]
- Batllori E, Blanco-Moreno JM, Ninot JM, Gutierrez E, Carrillo E (2009). Vegetation patterns at the alpine treeline

- ecotone: The influence of tree cover on abrupt change in species composition of alpine communities. *Journal of Vegetation Science*, 20, 814–825.
- Camarero JJ, Gutierrez E (2004). Pace and pattern of recent treeline dynamics, response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic Change*, 63, 181–200.
- Cheng W, Luo P, Wu N (2005). Ecological characteristics of minjiang fir (*Abies faxoniana* Rehd. et Wild) population near timberline on upper Min River. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 11, 300–303. [程伟, 罗鹏, 吴宁 (2005). 岷江上游林线附近岷江冷杉种群 (*Abies faxoniana* Rehd. et Wild) 的生态学特点. 应用与环境生物学报, 11, 300–303.]
- Condit R, Ashton PS, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell SP, Foster RB, Itoh A, Lafrankie JV, Lee HS, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T (2000). Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 288, 1414–1418.
- Dai JH, Cui HT (1999). A review on the studies of alpine timberline. *Scientia Geographica Sinica*, 19(3), 52–58. [戴君虎, 崔海亭 (1999). 国内外高山林线研究综述. 地理科学, 19(3), 52–58.]
- Falster DS, Westoby M (2003). Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 337–343.
- Gaire NP, Koirala M, Bhujar DR, Borgaonkar HP (2014). Tree-line dynamics with climate change at the Central Nepal Himalaya. *Climate of the Past*, 10, 1277–1290.
- Gao J, Wang JN, Xu B, Xie Y, He JD, Wu Y (2016). Plant leaf traits, height and biomass partitioning in typical ephemerals under different levels of snow cover thickness in an alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 775–787. [高景, 王金牛, 徐波, 谢雨, 贺俊东, 吴彦 (2016). 不同雪被厚度下典型高山草地早春植物叶片性状、株高及生物量分配的研究. 植物生态学报, 40, 775–787.]
- Harsch MA, Hulme PE, Mcglone MS, Duncan RP (2009). Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters*, 12, 1040–1049.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2014). *Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jin HJ, Ma QL, Zhang DK, Liu YJ, Yuan HB (2012). Analysis on typical shrub plant community characteristics and quantitative characteristics in Ulanbuh desert. *Acta Botanica Boreall-Occidentalia Sinica*, 32, 579–588. [靳虎甲, 马全林, 张德魁, 刘有军, 袁洪波 (2012). 乌兰布和沙漠典型灌木群落结构及数量特征. 西北植物学报, 32, 579–588.]
- Kim JW, Lee JS (2015). Dynamics of alpine treelines: Positive feedbacks and global, regional and local controls. *Journal of Ecology and Environment*, 38, 1–14.
- Klasner FL, Fagre DB (2002). A half century of change in alpine treeline patterns at Glacier National Park, Montana,

- USA. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 34, 49–56.
- Knowles P, Grant MC (1983). Age and size structure analyses of engelmann spruce, ponderosa pine, lodgepole pine, and limber pine in Colorado. *Ecology*, 64, 1–9.
- Körner C (1998). A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115, 445–459.
- Körner C (2003). *Alpine Plant Life*. 2nd edn. Springer, Berlin.
- Körner C (Translated by Wu N, Shi PL, Yi SL, Wang JN) (2017). *Alpine Treelines*. Publishing House of Electronics Industry, Beijing. [吴宁, 石培礼, 易绍良, 王金牛 (译) (2017). 高山树线——全球高海拔树木生长上线的功能生态学. 电子工业出版社, 北京.]
- Körner C, Paulsen J (2004). A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, 31, 713–732.
- Kullman L (1993). Tree limit dynamics of *Betula pubescens* ssp. *tortuosa* in relation to climate variability: Evidence from Central Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 4, 765.
- Kullman L (2001). 20th century climate warming and tree-limit rise in the southern Scandes of Sweden. *AMBIO*, 30, 72–80.
- Lan GY, Hu YH, Cao M, Zhu H, Wang H, Zhou SS, Deng XB, Cui JY, Huang JG, Liu LY, Xu HL, Song JP, He YC (2008). Establishment of Xishuangbanna tropical forest dynamics plot: Species compositions and spatial distribution patterns. *Chinese Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 287–298. [兰国玉, 胡跃华, 曹敏, 朱华, 王洪, 周仕顺, 邓晓保, 崔景云, 黄建国, 刘林云, 许海龙, 宋军平, 何有才 (2008). 西双版纳热带森林动态监测样地——树种组成与空间分布格局. 植物生态学报, 32, 287–298.]
- Li GC, Song HD, Li Q, Bu SH (2017). Spatial point pattern analysis of main trees and flowering *Fargesia qinlingensis* in *Abies fargesii* forests in Mt. Taibai of the Qinling Mountains, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28, 3487–3493. [李国春, 宋华东, 李琦, 卜书海 (2017). 太白山巴山冷杉林主要树种与开花秦岭箭竹的空间点格局分析. 应用生态学报, 28, 3487–3493.]
- Li LP, Mohammad A, Wang XP (2011). Study on relationship between height and DBH of mountain coniferous forests in Xinjiang. *Arid Zone Research*, 28(1), 47–53. [李利平, 安尼瓦尔·买买提, 王襄平 (2011). 新疆山地针叶林乔木胸径-树高关系分析. 干旱区研究, 28(1), 47–53.]
- Liang EY, Leuschner C, Dulamsuren C, Wagner B, Hauck M (2016). Global warming-related tree growth decline and mortality on the north-eastern Tibetan Plateau. *Climatic Change*, 13, 163–176.
- Liang EY, Wang YF, Eckstein D, Luo TX (2011). Little change in the fir tree-line position on the southeastern Tibetan Plateau after 200 years of warming. *New Phytologist*, 190, 760–769.
- Liu XD, Chen BD (2000). Climatic warming in the Tibetan Plateau during recent decades. *International Journal of Climatology*, 20, 1729–1742.
- Lloyd AH, Fastie CL (2002). Spatial and temporal variability in the growth and climate response of treeline trees in Alaska. *Climate Change*, 52, 481–509.
- Lloyd AH, Fastie CL (2003). Recent changes in treeline forest distribution and structure in interior Alaska. *Ecoscience*, 10, 176–185.
- Luckman B, Kavanagh T (2000). Impact of climate fluctuations on mountain environments in the Canadian Rockies. *AMBIO*, 29, 371–380.
- MacDonald GM, Szeicz JM, Claricoates J, Dale KA (1998). Response of the central Canadian treeline to recent climatic changes. *Annals of the Association of American Geographers*, 88, 183–208.
- Mayr S, Charra-Vaskou K (2007). Winter at the alpine timberline causes complex within-tree patterns of water potential and embolism in *Picea abies*. *Physiologia Plantarum*, 131, 131–139.
- Niklas KJ (2005). Modelling below- and above-ground biomass for non-woody and woody plants. *Annals of Botany*, 95, 315–321.
- Pelissier R, Goreaud F (2015). Ads package for R: A fast unbiased implementation of the k-function family for studying spatial point patterns in irregular-shaped sampling windows. *Journal of Statistical Software*, 63, 1–18.
- Ran F, Liang YM, Yang Y, Yang Y, Wang GX (2014). Spatial-temporal dynamics of an *Abies fabri* population near the alpine treeline in the Yajiageng area of Gongga Mountain, China. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 6872–6878. [冉飞, 梁一鸣, 杨燕, 杨阳, 王根绪 (2014). 贡嘎山雅家埂峨眉冷杉林线种群的时空动态. 生态学报, 34, 6872–6878.]
- Ripley BD (1977). Modeling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society Series B—Methodological*, 39, 172–212.
- Shi CM, Masson-Delmotte V, Daux V, Li ZS, Carre M, Moore JC (2015). Unprecedented recent warming rate and temperature variability over the east Tibetan Plateau inferred from alpine treeline dendrochronology. *Climate Dynamics*, 45, 1367–1380.
- Shi JY, Han HR, Cheng XQ, Dong LL, Tian HX, Cai MK, Kang FF (2017). Age structure and dynamics of *Pinus tabulaeformis* population in the Liaoheyuan Nature Reserve of Hebei Province. *Chinese Journal of Ecology*, 36, 1808–1814. [矢佳昱, 韩海荣, 程小琴, 董玲玲, 田慧霞, 蔡锰柯, 康峰峰 (2017). 河北辽河源自然保护区油松种群年龄结构和种群动态. 生态学杂志, 36, 1808–1814.]
- Stevens GC, Fox JF (1991). The causes of treeline. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22, 177–191.
- Stewart GH, Rose AB (1990). The significance of life-history strategies in the developmental history of mixed beech (nothofagus) forests, New-Zealand. *Vegetatio*, 87, 101–114.
- van Bogaert R, Haneca K, Hoogesteger J, Jonasson C, de Dapper M, Callaghan TV (2011). A century of tree line changes in sub-Arctic Sweden shows local and regional variability and only a minor influence of 20th Century climate warming. *Journal of Biogeography*, 38, 907–921.

- Wang T, Zhang QB, Ma KP (2006). Treeline dynamics in relation to climatic variability in the central Tianshan Mountains, northwestern China. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 406–415.
- Wang YF, Julio Camarero J, Luo TX, Liang EY (2012). Spatial patterns of smith fir alpine treelines on the south-eastern Tibetan Plateau support that contingent local conditions drive recent treeline patterns. *Plant Ecology & Diversity*, 5, 311–321.
- Wang YF, Liang EY (2012). A review on progresses in treeline dynamics and climate change. *Journal of Earth Environment*, 3, 855–861. [王亚锋, 梁尔源 (2012). 树线波动与气候变化研究进展. 地球环境学报, 3, 855–861.]
- Wang YF, Liang EY, Lu XM, Zhu HF, Piao SL, Zhu LP (2017). Are treelines advancing in response to climate warming on the Tibetan Plateau? *Chinese Journal of Nature*, 39, 179–183. [王亚锋, 梁尔源, 芦晓明, 朱海峰, 朴世龙, 朱立平 (2017). 气候变暖会使青藏高原树线一直上升吗? 自然杂志, 39, 179–183.]
- Warton DI, Duursma RA, Falster DS, Taskinen S (2012). Smatr 3—An R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 257–259.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81, 259–291.
- Wilmking M, Juday GP, Barber VA, Zald HSJ (2004). Recent climate warming forces contrasting growth responses of white spruce at treeline in Alaska through temperature thresholds. *Global Change Biology*, 10, 1724–1736.
- Wong MH, Duan CQ, Long YC, Luo YM, Xie GQ (2010). How will the distribution and size of subalpine *Abies georgei* forest respond to climate change? A study in northwest Yunnan, China. *Physical Geography*, 31, 319–335.
- Xie CQ, Tian MX, Zhao ZR, Zheng WL, Wang GY (2015). Spatial point pattern analysis of *Abies georgei* var. *smithii* in forest of Sygera Mountains in southeast Tibet, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 26, 1617–1624. [解传奇, 田民霞, 赵忠瑞, 郑维列, 王国严 (2015). 西藏色季拉山急尖长苞冷杉种群点格局分析. 应用生态学报, 26, 1617–1624.]
- Xie ZQ, Chen WL, Lu P, Hu D (1999). The demography and age structure of the endangered plant population of *Ca-thaya argyrophylla*. *Acta Ecologica Sinica*, 19, 523–528. [谢宗强, 陈伟烈, 路鹏, 胡东 (1999). 濒危植物银杉的种群统计与年龄结构. 生态学报, 19, 523–528.]
- Yang H, Li YL, Shen L, Kang XG, Yue G, Wang Y (2014). Spatial distribution patterns of seedling and sapling in a spruce-fir forest in the Changbai Mountains area in north-eastern China. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 7311–7319. [杨华, 李艳丽, 沈林, 亢新刚, 岳刚, 王妍 (2014). 长白山云冷杉林幼苗幼树空间分布格局及其更新特征. 生态学报, 34, 7311–7319.]
- Yang XD, Yan ER, Zhang ZH, Sun BW, Huang HX, Arshad A, Ma WJ, Shi QR (2013). Tree architecture of overlapping species among successional stages in evergreen broad-leaved forests in Tiantong region, Zhejiang Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 611–619. [杨晓东, 阎恩荣, 张志浩, 孙宝伟, 黄海侠, Arshad A, 马文济, 史青茹 (2013). 浙江天童常绿阔叶林演替阶段共有种的树木构型. 植物生态学报, 37, 611–619.]
- Zhang JT (1998). Analysis of spatial point pattern for plant species. *Acta Phytocologica Sinica*, 22, 57–62. [张金屯 (1998). 植物种群空间分布的点格局分析. 植物生态学报, 22, 57–62.]
- Zhang PJ, Qing H, Zhang L, Xu YD, Mu L, Ye RH, Qiu X, Chang H, Shen HH, Yang J (2017). Population structure and spatial pattern of *Caragana tibetica* communities in Nei Mongol shrub-encroached grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 165–174. [张璞进, 清华, 张雷, 徐延达, 木兰, 晔霁罕, 邱晓, 常虹, 沈海花, 杨劼 (2017). 内蒙古灌丛化草原毛刺锦鸡儿种群结构和空间分布格局. 植物生态学报, 41, 165–174.]

责任编辑: 石培礼 责任编辑: 李 敏

附录I 康定及雅江地区1月和7月温度变化。

Supplement I The variation of temperature of the Kangding and Yajiang in January and July.

<http://www.plant-ecology.com/fileup/PDF/cjpe.2018.0082-s1.pdf>

附录II 康定及雅江地区1月和7月降水量变化。

Supplement II The variation of precipitation of the Kangding and Yajiang in January and July.

<http://www.plant-ecology.com/fileup/PDF/cjpe.2018.0082-s2.pdf>

附录III 康定及雅江地区58年的温度和降水量变化。

Supplement III The variation of temperature and precipitation in the Kangding and Yajiang during the past 60 years (from 1960 to 2017 AD).

<http://www.plant-ecology.com/fileup/PDF/cjpe.2018.0082-s3.pdf>



扫码加入读者圈
听语音, 看问答