

川西亚高山岷江冷杉幼苗生物量积累与分配的影响因子

陶琼^{1,2} 缪宁^{1*} 岳喜明^{1,3} 罗建琼¹ 薛盼盼¹ 王晖⁴

¹四川大学生命科学学院, 教育部生物资源与生态环境重点实验室, 成都 610065; ²四川省天然林保护中心, 成都 610081; ³四川省泸州市生态环境保护综合行政执法支队, 四川泸州 646018; ⁴中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所, 国家林业和草原局森林生态环境重点实验室, 北京 100091

摘要 岷江冷杉(*Abies fargesii* var. *faxoniana*)的天然更新是川西亚高山地区天然次生林生态修复的关键, 对其幼苗生物量积累和分配的关键制约因子进行研究有助于深入理解其更新和生长机理。该研究对比了红桦(*Betula albosinensis*)阔叶林、红桦-岷江冷杉针阔混交林和岷江冷杉原始林3种林型中岷江冷杉幼苗的生物量分配格局和器官间的异速生长关系, 分析了幼苗的生物量分配与地形和微生境因子之间的关系, 并定量分解了各因子对生物量积累影响的贡献度。岷江冷杉原始林中幼苗的根生物量分配比例(30.3%)和茎生物量分配比例(43.3%)显著高于红桦-岷江冷杉针阔混交林和红桦阔叶林, 而叶生物量分配比例(26.4%)显著低于红桦-岷江冷杉针阔混交林(37.4%)和红桦阔叶林(42.3%)。红桦阔叶林中幼苗的根、茎和叶的生物量呈现等速生长关系, 红桦-岷江冷杉针阔混交林和岷江冷杉原始林中幼苗的叶-根间亦呈等速生长关系, 但叶-茎和根-茎间则为异速生长关系。相比于东北、北和西北坡, 西坡生境中的幼苗年平均生物量的积累最高。坡向(20.9%)对幼苗生物量积累和分配的贡献率大于海拔(18.1%), 基质类型(15.8%)、苔藓盖度(11.7%)及厚度(7.7%)和冠层盖度(7.4%)是微生境因子中对岷江冷杉幼苗生物量累积贡献度前四的因子。该研究可为川西亚高山次生林中岷江冷杉更新以及次生林的结构优化提供支撑。

关键词 岷江冷杉幼苗; 生物量分配; 异速生长; 冗余分析; 微生境因子

陶琼, 缪宁, 岳喜明, 罗建琼, 薛盼盼, 王晖 (2024). 川西亚高山岷江冷杉幼苗生物量积累与分配的影响因子. 植物生态学报, 48, 1459-1470. DOI: 10.17521/cjpe.2024.0018

Influencing factors of biomass accumulation and allocation of *Abies fargesii* var. *faxoniana* seedlings in the subalpine region of western Sichuan, China

TAO Qiong^{1,2}, MIAO Ning^{1*}, YUE Xi-Ming^{1,3}, LUO Jian-Qiong¹, XUE Pan-Pan¹, and WANG Hui⁴

¹College of Life Sciences, Sichuan University, Key Laboratory of Bio-resource and Eco-environment of Ministry of Education, Chengdu 610065, China; ²Sichuan Natural Forest Protection Center, Chengdu 610081, China; ³Comprehensive Administrative Enforcement Detachment of Ecology and Environment Protection of Luzhou City, Sichuan Province, Luzhou, Sichuan 646018, China; and ⁴Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of National Forestry and Grassland Administration, Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract

Aims The natural regeneration of *Abies fargesii* var. *faxoniana* is crucial for the ecological restoration of natural secondary forests in the subalpine region of western Sichuan. The study of the key factors in the biomass accumulation and allocation of seedlings is helpful to understand the mechanism of regeneration. Therefore, our objective is to reveal the critical factors for the biomass accumulation of *A. fargesii* var. *faxoniana* seedlings in the *Betula albosinensis* broadleaf forests (BB), *B. albosinensis* - *A. fargesii* var. *faxoniana* needleleaf-broadleaf forests (BA), and *A. fargesii* var. *faxoniana* primary forests (AP).

Methods We compared the biomass allocation patterns of *A. fargesii* var. *faxoniana* seedlings in different forest types and investigated allometric relationships between different organs by a standardized major axis regression analysis. We revealed the relationships between seedlings' biomass and habitat factors through a redundancy analysis followed by a quantitative decomposition of the contribution of influencing factors.

Important findings The root biomass fraction (30.3%) and stem biomass fraction (43.3%) in the AP forest were significantly higher than that in the BA and BB forests. Correspondingly, leaf biomass fraction (26.4%) in the AP forest was significantly lower than that in the BA and BB forests. Seedlings in the BB forest showed an isometric

收稿日期Received: 2024-01-23 接受日期Accepted: 2024-08-23

基金项目: 国家重点研发计划(2022YFD2200504-02)。Supported by the National Key R&D Program of China (2022YFD2200504-02).

* 通信作者Corresponding author (miaoning@scu.edu.cn)

relationship among three organs: roots, stems, and leaves. In the BA and AP forests, seedlings exhibited an isometric relationship between leaves and roots. In contrast, allometric relationships were observed between leaves and stems and between roots and stems. The annual biomass increment of seedlings was the highest in the western slope habitats compared to those on the northeast, north, and northwest slopes. The contribution rate of the slope aspect (20.9%) to seedling biomass accumulation and allocation surpassed that of altitude (18.1%), with substrate type (15.8%), moss cover density (11.7%) and thickness (7.7%), and canopy coverage (7.4%) ranking the top four among microhabitat factors. This study can assist in the management of Minjiang fir regeneration and the technical optimization of structures of secondary subalpine forests in western Sichuan.

Key words *Abies fargesii* var. *faxoniana* seedlings; biomass allocation; allometric growth; redundancy analysis; microhabitat factors

Tao Q, Miao N, Yue XM, Luo JQ, Xue PP, Wang H (2024). Influencing factors of biomass accumulation and allocation of *Abies fargesii* var. *faxoniana* seedlings in the subalpine region of western Sichuan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 48, 1459-1470. DOI: 10.17521/cjpe.2024.0018

天然林树冠下自然更新起来的树木, 幼苗阶段是其生活史中最脆弱、对生境变化最敏感的阶段(刘帅等, 2016)。幼苗的光合产物分配策略影响各个器官的相对生长速率, 并深刻地影响着幼苗的形态、活力与竞争力(Lacointe, 2000; 平晓燕等, 2010)。在小尺度上, 微生境直接决定了幼苗的存活和生长(Li et al., 2003; Li & Yang, 2004), 基岩、地表碎屑物、腐木等能改变更新幼苗生长的微地貌, 使不同生境的光照强度、温度、风速、土壤水分、积雪厚度等产生较大的差异, 从而影响幼苗的定居(Holtmeier & Broll, 1992; Resler et al., 2013)和生长(Batllori et al., 2009)。Wang等(2022)通过meta分析表明地表凋落物覆盖对森林幼苗的出苗率和成活率的总体影响是不利的, 对根、叶和总生物量的影响为中性, 对茎生物量和幼苗高度的影响为正向。在祁连山高海拔地区, 地表苔藓覆盖的盖度和厚度适中时, 其对青海云杉(*Picea crassifolia*)幼苗的萌发和生长才会具有积极影响(Wang et al., 2017)。此外, 在瑞士亚高山森林的研究表明林下植被过密时, 幼苗接收的光照不足且与周边植被的竞争加剧, 其光合物质积累可能会受到阻碍(von Arx et al., 2013)。

当林冠逐渐郁闭之后, 较大尺度的地形因子则决定着树木的生长(Li et al., 2003)。地形因子如海拔和坡向的变化可以实现光照、温度、水分、CO₂、养分等的重新分配, 导致区域性的生境条件随地形而转变, 进而影响树木的更新定居, 对树木幼苗的生长和生物量积累起着不可忽视的作用(Antonelli et al., 2018; Zhang et al., 2022)。在瑞士阿尔卑斯山脉, 高海拔处的山赤松(*Pinus uncinata*)幼苗具有比低海拔处更大的叶生物量分配比例, 而其根生物量

分配比例随着海拔的升高呈下降趋势(Bernoulli & Körner, 1999)。Li等(2003)在奥地利高山森林的研究表明, 随海拔增加, 28年以内的欧洲云杉(*Picea abies*)的茎生物量呈下降趋势, 而枝和叶生物量则没有明显的变化趋势。Zhang等(2022)综合海拔与坡向因子, 发现在青藏高原东南部的高海拔生境中急尖长苞冷杉(*Abies georgei* var. *smithii*)幼苗增加了对地下生物量的投入; 在北坡, 植被因子对幼苗生物量增长的贡献更大, 而在南坡土壤因子对其贡献更多。可见, 不同地区针叶树幼苗器官生物量对生境的响应规律存在地域性差别。

川西亚高山地处青藏高原东缘, 是我国西南天然林区的主体, 也是长江上游流域的重要生态屏障。独特的高山、亚高山地貌使该区域拥有多样化的植被特征, 丰富的天然林资源使其拥有复杂的森林经营历史(张远东等, 2005b)。岷江冷杉(*Abies fargesii* var. *faxoniana*)作为川西亚高山森林的优势种, 其幼苗的光合产物分配对增温的响应成为了近年来的研究热点(徐振锋等, 2008; 尹华军等, 2008; 杨兵等, 2010; 庞晓瑜等, 2018)。同时, 多数学者还关注了海拔梯度上岷江冷杉大树根系生物量的分布特征、周转速率、季节动态变化等(胡建利等, 2009; 马姜明等, 2010; 刘顺等, 2018)。尽管已有研究探讨了成熟郁闭林分内林窗与林下不同微生境条件下岷江冷杉幼苗的生物量分配格局的差异(鲜骏仁等, 2007), 但是林内微生境与地形生境各要素之间的相互作用对更新幼苗生长的影响极为复杂, 且大多数研究主要集中在单一指标上, 不同因素对岷江冷杉幼苗生物量分配的相对贡献仍未得到深入揭示。

川西亚高山不同恢复类型的森林, 其植被的物

种组成和空间结构差异显著,导致幼苗生境显著不同。因此,本研究拟探索两个科学问题: 1)处于红桦(*Betula albosinensis*)阔叶林、红桦-岷江冷杉针阔混交林和岷江冷杉原始林3种恢复类型林分生境内的岷江冷杉幼苗,其生物量分配格局及各器官间的异速生长关系是否存在差异? 2)红桦阔叶林和红桦-岷江冷杉针阔混交林2个次生林中制约岷江冷杉幼苗生物量增长的生境因子是否与岷江冷杉原始林不同? 本研究通过多重比较、异速生长分析和冗余分析方法,揭示不同林分生境内岷江冷杉幼苗的生物量分配格局并着重探讨生境因子对岷江冷杉幼苗生物量积累和分配的制约作用,以期为川西亚高山森林岷江冷杉更新幼苗的抚育管护以及次生林的结构优化调整提供支撑。

1 材料和方法

1.1 研究区概况及样点选取

研究区域位于川西阿坝藏族羌族自治州理县米亚罗林区(31.40°–31.92° N, 102.58°–103.07° E),地处青藏高原向四川盆地过渡的高山峡谷区,海拔2 200–5 500 m,坡度多在30°以上。该区地处青藏高原气候区,冬寒夏凉。年平均气温9 °C左右,年降水

量700–1 000 mm,年蒸发量1 000–1 900 mm(张远东等, 2019)。该区植被呈明显的垂直成带状态,亚高山暗针叶林是此地的常见林型,主要优势树种为岷江冷杉。该区的森林状况和经营历史在整个西南林区具有典型性和代表性(张远东等, 2005a)。目前,红桦-岷江冷杉针阔混交林及红桦阔叶林主要分布在米亚罗海拔2 800–3 600 m的阴坡、半阴坡,以及沟谷两旁山坡下部的阴湿生境中;杜鹃(*Rhododendron* spp.)-岷江冷杉原始林主要分布在海拔3 700 m以上阴坡和半阴坡的高寒生境中(张远东等, 2005b)。

本研究中的红桦阔叶林与红桦-岷江冷杉针阔混交林均为岷江冷杉原始林被采伐后经自然恢复形成的次生林(表1),自20世纪70年代大规模采伐后几乎未经历人为干扰,恢复时间均约50年;红桦阔叶林与红桦-岷江冷杉针阔混交林的主要区别在于采伐强度不同而导致岷江冷杉保留木的密度不同,红桦-岷江冷杉林中岷江冷杉保留木密度更大,恢复速率更快,与红桦阔叶林所处恢复阶段不同;目前,红桦阔叶林中乔木层优势种为红桦,而红桦-岷江冷杉针阔混交林中优势种为红桦和岷江冷杉。原始林为20世纪采伐时在高海拔林线交错带区域保留的母树林斑块,几无人干扰。

表1 川西亚高山样点的林分特征和岷江冷杉幼苗生物量样本量

Table 1 Stand characteristics of sample sites and sample size of *Abies fargesii* var. *faxoniana* seedlings biomass in subalpine area of western Sichuan

林分类型 Forest type	样点 Sample site	样点编号 Site code	背景 Background	乔木层 Tree layer	灌木层 Shrub layer	草本层 Herb layer	坡向 Aspect slope	坡度 Slope (°)	海拔 Altitude (m)	样本量 Sample size
BB	SHG	1	盖度 Coverage (%)	70	35	85	NW	25–28	3 396	45
			平均高度 Average height (m)	13	3.5	0.4				
BA	272	2	盖度 Coverage (%)	60	35	70	N	25–35	3 258	72
			平均高度 Average height (m)	14	3.5	0.4				
AP	189	3	盖度 Coverage (%)	70	20	45	N	35–37	3 995	44
		4	平均高度 Average height (m)	12	2.0	0.3		35–40	3 793	44
	SJB	5	盖度 Coverage (%)	47	25	27	W	32–35	3 958	44
		6	平均高度 Average height (m)	12	2.0	0.2		27–30	3 793	45
	295	7	盖度 Coverage (%)	60	50	40	NW	30–33	3 974	43
		8	平均高度 Average height (m)	10	4.0	0.3		30–33	3 812	45
	JBG	9	盖度 Coverage (%)	65	25	10	NE	35–38	4 008	45
		10	平均高度 Average height (m)	13	5.0	0.1		30–35	3 780	45

N, 北坡; NE, 东北坡; NW, 西北坡; W, 西坡。JBG, 夹壁沟样点; SHG, 珊瑚沟样点; SJB, 山脚坝样点。AP, 岷江冷杉原始林; BA, 红桦-岷江冷杉针阔混交林; BB, 红桦阔叶林。272、295和189为样点所在林班的编号, 1–10为采样样点编号。

N, north slope aspect; NE, northeast slope aspect; NW, northwest slope aspect; W, west slope aspect. JBG, the Jiabigou site; SHG, the Shanjugou site; SJB, the Shanjioba site. AP, *Abies fargesii* var. *faxoniana* primary forest; BA, *Betula albosinensis* - *Abies fargesii* var. *faxoniana* needleleaf-broadleaf forest; BB, *Betula albosinensis* broadleaf forest. 272, 295, and 189 are forest compartment numbers in the Miyaluo forest region, and 1–10 are the sample site codes.

于2022年8月在川西米亚罗林区选择处于不同恢复阶段的3种典型林型, 分别是岷江冷杉原始林(杜鹃-岷江冷杉林)、次生针阔混交林(红桦-岷江冷杉林)与次生阔叶林(红桦林)。考虑到海拔和坡向对林分异质生境形成的重要作用, 在岷江冷杉原始林中设置了4个坡向, 分别是西、西北、北和东北坡; 在每个坡向间隔200 m选择了海拔4 000 m与海拔3 800 m两个海拔位置, 以探讨海拔和坡向因子的作用。岷江冷杉原始林内共计8个样点, 红桦-岷江冷杉针阔混交林和红桦阔叶林内各1个样点(图1; 表1)。

1.2 岷江冷杉幼苗生物量的获取和生境调查

为了探究地形和微生境因素对幼苗生物量的影响, 本研究在3个恢复阶段林分样点内, 选取年龄≤20年(查数轮枝法确定)的岷江冷杉幼苗开展其所处生境因子调查。调查的生境因子包括: 微生境因子、基质类型(土壤、倒木、伐桩和岩石)、冠层盖度、草本盖度及高度、灌木盖度及高度、箭竹(*Fargesia*)盖度及高度、苔藓盖度及厚度和凋落物盖度及厚度(表2); 地形因子包括坡向和海拔(每株幼苗测量)。微生境因子的调查以获取生物量样本的目标苗木为中心拉取小样方进行, 样方大小为2 m × 2 m, 样方数量与幼苗样本数量对应。

生境调查后, 对岷江冷杉幼苗植株进行生物量的全收获。收获时用锄头整株挖取, 去除根系大部分泥土, 装入塑料袋做好标记带回, 置于阴凉处。采样当天在实验室将幼苗根部泥土及其他杂质除去后, 将幼苗从基部土痕处切开, 分为地上部分和地下部分, 地上部分又分为叶和茎。将各部分样品编号并装入信封袋在通风干燥箱中以70 °C烘24 h至恒质量后, 在电子天平上分别测量各部分干质量。共获取幼苗生物量样本472份(表1)。

1.3 数据处理与统计分析

1.3.1 岷江冷杉幼苗的生物量分配格局

用根生物量分配比例(RMF)、茎生物量分配比例(SMF)和叶生物量分配比例(LMF)分别表示光合产物向根、茎和叶的分配量占总生物量的比例(Poorter & Nagel, 2000); 用平均年生物量增量(AMI), 即生物量总量/年龄表示幼苗平均每年的光合产物积累量, 反映不同恢复阶段林分中幼苗生物量的分配格局。

采用Kolmogorov-Smirnov检验RMF、SMF、LMF和AMI数据是否符合正态分布($\alpha = 0.05$)。若不符合正态分布, 则通过Kruskal-Wallis非参数检验比较不同恢复阶段林分间幼苗生物量分配格局的差

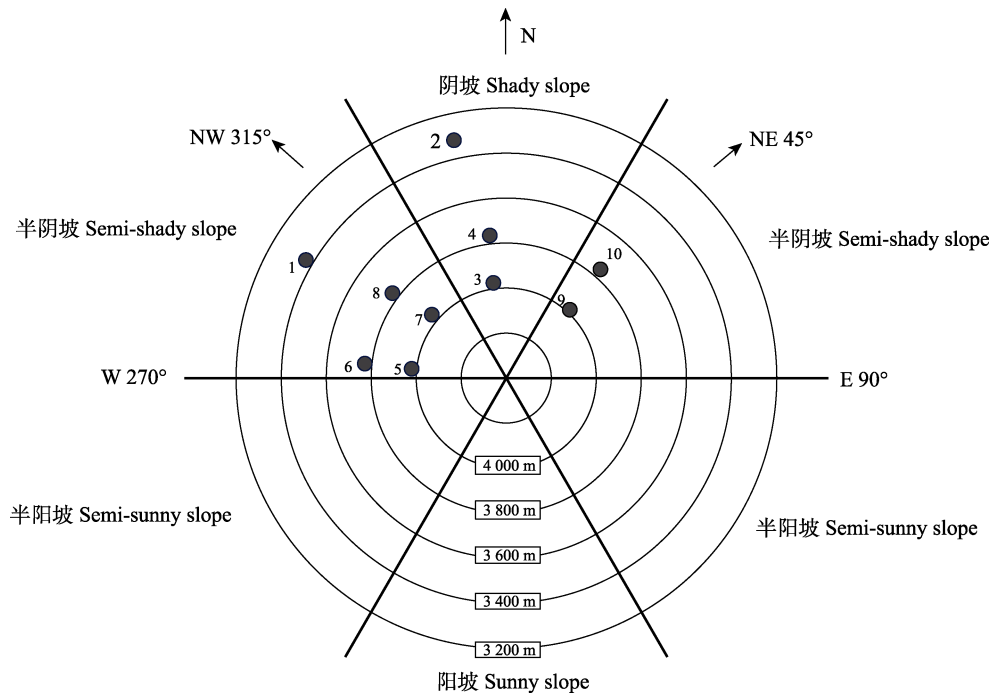


图1 川西亚高山岷江冷杉幼苗样点位置相对关系。E, 东坡; N, 北坡; NE, 东北坡; NW, 西北坡; W, 西坡。1–10为采样样点编号, 详细信息见表1。
Fig. 1 Relative sample site locations of *Abies fargesii* var. *faxoniana* seedlings in subalpine area of western Sichuan. E, east slope aspect; N, north slope aspect; NE, northeast slope aspect; NW, northwest slope aspect; W, west slope aspect. 1–10 are sample site codes, detailed information see Table 1.

表2 不同林型内岷江冷杉幼苗所处微生境的特征

Table 2 Traits of microhabitats around *Abies fargesii* var. *faxoniana* seedlings in three forest types

变量 Variable	缩写 Abbreviation	林型 Forest type	平均值±标准误 Mean ± SE
郁闭度 Canopy coverage (%)	CC	AP	46 ± 2 ^c
		BA	59 ± 2 ^b
		BB	72 ± 1 ^a
灌木盖度 Shrub coverage (%)	SC	AP	18 ± 1 ^a
		BA	7 ± 2 ^b
		BB	9 ± 2 ^b
灌木高度 Shrub height (m)	SH	AP	0.43 ± 0.04 ^b
		BA	0.88 ± 0.26 ^a
		BB	0.32 ± 0.05 ^b
箭竹盖度 <i>Fargesia</i> coverage (%)	FC	AP	—
		BA	29 ± 3 ^a
		BB	4 ± 1 ^b
箭竹高度 <i>Fargesia</i> height (m)	FH	AP	—
		BA	1.38 ± 0.16 ^a
		BB	0.22 ± 0.03 ^b
草本盖度 Herbage coverage (%)	HC	AP	22 ± 1 ^c
		BA	34 ± 3 ^a
		BB	27 ± 4 ^b
草本高度 Herbage height (m)	HH	AP	0.08 ± 0.01 ^b
		BA	0.23 ± 0.01 ^a
		BB	0.17 ± 0.02 ^a
苔藓盖度 Moss coverage (%)	MC	AP	88 ± 1 ^a
		BA	44 ± 4 ^b
		BB	32 ± 5 ^b
苔藓厚度 Moss thicknesses (cm)	MT	AP	6.62 ± 0.19 ^a
		BA	2.35 ± 0.16 ^b
		BB	2.32 ± 0.24 ^b
凋落物盖度 Litter coverage (%)	LC	AP	25 ± 1 ^b
		BA	48 ± 2 ^a
		BB	22 ± 2 ^b
凋落物厚度 Litter thicknesses (cm)	LT	AP	1.26 ± 0.07 ^b
		BA	2.73 ± 0.17 ^a
		BB	2.64 ± 0.29 ^a

AP, 岷江冷杉原始林; BA, 红桦-岷江冷杉针阔混交林; BB, 红桦阔叶林。不同小写字母代表不同林型间差异显著($p < 0.05$)。

AP, *Abies fargesii* var. *faxoniana* primary forest; BA, *Betula albosinensis* - *Abies fargesii* var. *faxoniana* needleleaf-broadleaf forest; BB, *Betula albosinensis* broadleaf forest. Different lowercase letters indicate significant difference among different forest types ($p < 0.05$).

异,并对样本进行多重比较($\alpha = 0.05$)。对所有生物量数据进行以10为底的对数转换,使其满足标准化正态分布,再使用回归分析探究生物量随年龄变化的

趋势,并探索这些关系在不同生境中的差异。统计分析使用SPSS 26.0软件完成。

1.3.2 岷江冷杉幼苗生物量的异速生长

为了定量描述个体发育(植物生长)过程中器官生物量分配(资源分配)的速率在不同恢复阶段生境的差异,采用标准主轴(SMA)回归进行器官-器官生物量的异速生长分析。异速生长关系表示为 $Y = \beta X^\alpha$,其中, Y 与 X 为某生长性状, β 为标准化常数, α 为异速生长指数, $\alpha = 1$ 为等速关系, $\alpha \neq 1$ 为异速关系。确定异速生长参数时,须将幂函数线性转化为 $\log_2 Y = \log_2 \beta + \alpha \log_2 X$ 。标准主轴回归分析计算异速生长方程的斜率 α ,并通过似然比(likelihood ratio)检验比较斜率之间以及各斜率与1.0的差异性, α 与1.0差异不显著为等速生长关系, α 与1.0差异显著为异速生长关系。SMA分析利用R 4.3.1软件中“smatr”包完成(Warton et al., 2012)。

1.3.3 各生境因子对岷江冷杉幼苗生物量积累的作用分析

首先,采用冗余分析(RDA)量化所有生境因子对岷江冷杉幼苗生物量积累和分配的影响。RDA分析包含两个数据矩阵(连续型变量均进行了Z-score标准化):物种矩阵(RMF、SMF、LMF和AMI数据)和生境矩阵(地形因子与微生境因子数据),利用R 4.3.1中的“vegan”包完成分析。进一步使用Lai等(2022)提出的“rdacca.hp”包提取众多生境因子中单个生境变量对生物量积累和分配的相对贡献率。其次,分林型采用逐步回归筛选出众多环境因子中最显著的生境因子进行多元线性回归分析,探索不同林型内生境因子对生物量分配或积累的作用差异。由于岷江冷杉原始林样点包含不同海拔、坡向共8个样点,考虑样点的影响对岷江冷杉原始林生物量数据采用线性混合模型(LMM)完成回归分析,将样点编号作为随机效应,所有生境因子作为固定效应,通过R 4.3.1中的“lme4”包实现。红桦阔叶林和红桦-岷江冷杉针阔混交林内数据则采用一般线性模型(GLM)完成分析(生境因子仅包含微生境)。

2 结果和分析

2.1 不同恢复阶段林型中岷江冷杉幼苗的生物量分配格局

在红桦阔叶林中岷江冷杉幼苗的AMI ($0.82 \text{ g} \cdot \text{a}^{-1}$)显著高于红桦-岷江冷杉针阔混交林($0.39 \text{ g} \cdot \text{a}^{-1}$)

与岷江冷杉原始林($0.40 \text{ g} \cdot \text{a}^{-1}$, 图2A)。在红桦阔叶林中, 幼苗各器官生物量的分配比例呈现 $\text{RMF} < \text{SMF} < \text{LMF}$ 的趋势; 红桦-岷江冷杉针阔混交林中, 幼苗的RMF显著低于茎和叶, SMF与LMF之间没有显著差异; 岷江冷杉原始林中, 幼苗各器官生物量的分配比例表现为 $\text{LMF} < \text{RMF} < \text{SMF}$ (图2B)。在3种林型之间, 幼苗的RMF表现为岷江冷杉原始林(30.3%) > 红桦-岷江冷杉针阔混交林(25.9%) > 红桦阔叶林(22.3%, 图2B)。岷江冷杉原始林中幼苗的SMF (43.3%)显著大于红桦-岷江冷杉针阔混交林(36.7%)和红桦阔叶林(35.5%), 而LMF (26.4%)则显著低于另2种林型(图2B)。

随着幼苗年龄的增加, 岷江冷杉幼苗总生物量增长速率始终表现为红桦阔叶林>红桦-岷江冷杉针阔混交林>岷江冷杉原始林(图3)。

2.2 不同恢复阶段林型中岷江冷杉幼苗器官间的异速生长关系

在红桦阔叶林中, 幼苗叶-根、茎-根和叶-茎之间的异速生长指数(即回归斜率 α)与1.0均无显著差异(图4, $p > 0.05$), 各器官生物量间均表现为等速生长。在红桦-岷江冷杉针阔混交林和岷江冷杉原始林中, 幼苗茎-根之间的异速生长指数显著大于1.0 ($p < 0.001$), 而叶-茎之间的异速生长指数则显著小于1.0 ($p < 0.001$), 这说明在红桦-岷江冷杉针阔混交林和岷江冷杉原始林中茎生物量的增长速率显著大于根, 叶生物量的增长速率显著小于茎; 但两林型中的幼苗叶-根之间的异速生长指数与1.0差异不显

著($p > 0.05$), 两者呈现等速生长关系。

2.3 生境因子对岷江冷杉幼苗生物量积累和分配的影响

2.3.1 生境因子对岷江冷杉幼苗生物量影响的综合分析

RDA结果表明变量的解释度为14.13%, 前两轴分别解释了8.98%和3.87% (图5A)。RMF与苔藓盖度与厚度、海拔呈正相关关系, 其在裸土基质生境中的值较其他基质更大。SMF与灌木盖度与高度、海拔呈正相关关系, 其在西坡上的岩石基质生境中的值较其他坡向和基质更大。LMF与箭竹盖度与高度、凋落物盖度与厚度、草本盖度与高度呈正相关关系, 其在东北坡、伐桩基质生境中的数值较其他坡向和基质更大。AMI与灌木高度与盖度、草本盖度呈正相关关系, 其在西坡上的值最大, 岩石和伐桩基质对其表现出正作用(图5A)。

14个因子的独立贡献率中, 坡向(20.9%)对生物量积累和分配的贡献率大于海拔(18.1%), 坡向、海拔和苗床基质类型3个因子的贡献率总计达54.7%, 是影响生物量的主要影响因子(图5B)。微生境因子中, 基质类型(15.8%)、苔藓盖度(11.7%)及厚度(7.7%)和冠层盖度(7.4%)是对岷江冷杉幼苗生物量积累和分配累积贡献度前四的因子。

2.3.2 不同恢复阶段林型中生境因子对生物量积累和分配的影响

在海拔跨度约200 m的岷江冷杉原始林中, 海拔对生物量的影响变得不显著; 此时, 坡向仍然是

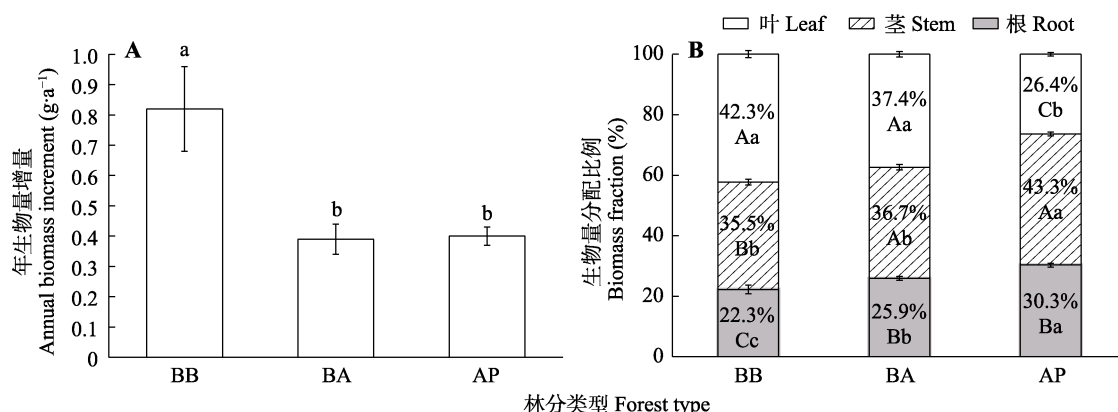


图2 不同林型岷江冷杉幼苗生物量年增量(A)和器官生物量比例(B) (平均值±标准误)。不同大写字母表示不同器官间差异显著($p < 0.05$), 不同小写字母表示不同林型间差异显著($p < 0.05$)。AP, 岷江冷杉原始林; BA, 红桦-岷江冷杉针阔混交林; BB, 红桦阔叶林。

Fig. 2 Annual biomass increment (A) and organ biomass fraction (B) of *Abies fargesii* var. *faxoniana* seedlings in different forest types (mean \pm SE). Different uppercase letters indicate significant differences between organs ($p < 0.05$), different lowercase letters indicate significant differences between the forest types ($p < 0.05$). AP, *Abies fargesii* var. *faxoniana* primary forest; BA, *Betula albosinensis* - *Abies fargesii* var. *faxoniana* needleleaf-broadleaf forest; BB, *Betula albosinensis* broadleaf forest.

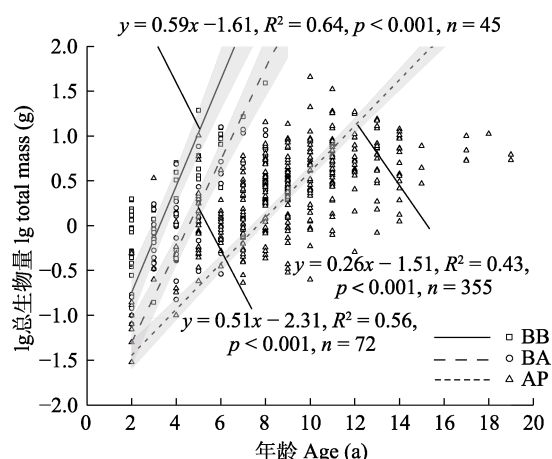


图3 不同林型岷江冷杉幼苗的总生物量与年龄的关系。所有回归模型均在 $\alpha = 0.001$ 水平上显著。AP, 岷江冷杉原始林; BA, 红桦-岷江冷杉针阔混交林; BB, 红桦阔叶林。

Fig. 3 Relationships between total seedling biomass and seedling age of *Abies fargesii* var. *faxoniana* in different forest types. All regression models were significant at the $\alpha = 0.001$ level. AP, *Abies fargesii* var. *faxoniana* primary forest; BA, *Betula albosinensis* - *Abies fargesii* var. *faxoniana* needleleaf-broadleaf forest; BB, *Betula albosinensis* broadleaf forest.

影响显著的因子之一(表3, $p < 0.05$)。其中, 西北坡对岷江冷杉幼苗RMF具有显著的正效应, 西坡相对于其他坡向来说对幼苗的SMF具有显著的正效应($p < 0.001$), 西北坡和西坡相对于其他坡向而言对LMF具有显著的负效应($p < 0.05$)。总体来看, 西坡对岷江冷杉幼苗AMI比其他坡向具有显著的正效应($p = 0.009$)。在红桦-岷江冷杉针阔混交林中, 苔藓盖度对岷江冷杉幼苗的RMF具有显著正效应($p = 0.002$), 而苔藓厚度对其具有显著的负效应($p = 0.044$)。在红桦阔叶林中, 草本高度对岷江冷杉幼苗的RMF具有显著的正效应($p = 0.018$); 草本盖度对

LMF具有显著的负效应($p < 0.05$); 冠层盖度和草本高度对AMI具有显著的负效应($p < 0.05$), 而箭竹盖度对其具有显著的正效应(表3, $p = 0.002$)。

3 讨论

3.1 岷江冷杉幼苗适应不同恢复阶段林型生境的生物量积累和分配

本研究中, 高海拔岷江冷杉原始林中岷江冷杉幼苗的根和茎生物量占比显著高于低海拔次生林, 而次生林中幼苗的叶生物量占比则显著高于岷江冷杉原始林(图2B), 这与Bernoulli和Körner (1999)的高海拔山赤松的茎枝生物量占总生物量的比例增加的研究结果一致。高海拔区域的寒冷土壤养分供应少、流动性差, 树木采取增加根比例的生长策略来促进高寒地区低营养土壤的养分吸收(Reich et al., 2014)。另外, 高海拔树木幼苗变矮变粗, 发出更多分枝, 来抵御外部强风、积雪和霜冻环境(Li et al., 2003)。幼苗向茎和根增大生物量投入以适应高寒生境, 这种调整可以减缓低温对生物量积累的抑制(Körner, 2012)和冻害对新叶造成的机械损伤(邵佳怡等, 2019)。此外, 岷江冷杉原始林中岷江冷杉幼苗的总生物量积累慢于红桦-岷江冷杉针阔混交林和红桦阔叶林(图3), 这可能是两种次生林所处海拔较低, 水热条件优越, 幼苗的生长季较高海拔原始林更长所导致(Coll & Ameztegui, 2019)。

在本研究中, 两种次生林中岷江冷杉幼苗的生物量分配比例相似, 均表现为叶>茎>根。但是, 红桦阔叶林中幼苗的平均年生物量增量和根生物量占比显著高于红桦-岷江冷杉针阔混交林(图2)。红桦-

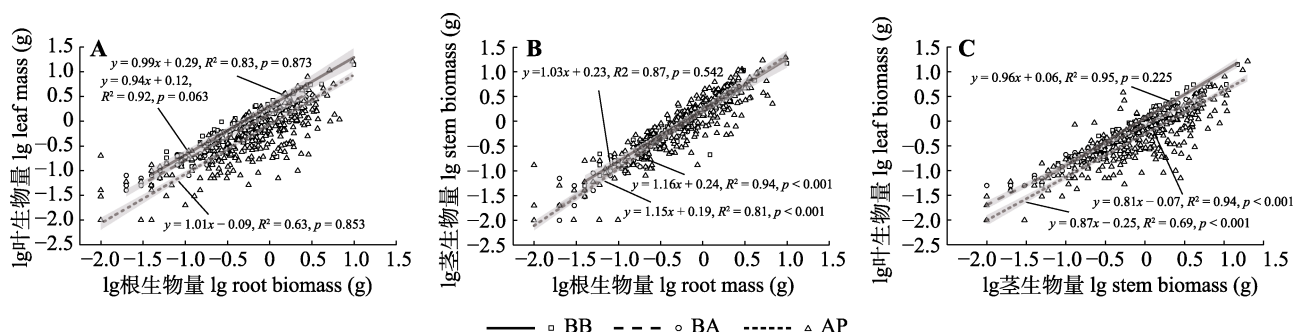


图4 不同林型岷江冷杉幼苗各器官间(A, 叶-根; B, 茎-根; C, 叶-茎)生物量的异速生长方程。所有回归模型均在 $\alpha = 0.001$ 水平上显著。 p 表示斜率与1.0的差异显著性。AP, 岷江冷杉原始林; BA, 红桦-岷江冷杉针阔混交林; BB, 红桦阔叶林。

Fig. 4 Allometric relationships for different dimensions (A, leaf-root; B, stem-root; C, leaf-stem) of *Abies fargesii* var. *faxoniana* seedlings in different forest types. All regression models were significant at the $\alpha = 0.001$ level. p indicates a significant difference in slope with 1.0. AP, *Abies fargesii* var. *faxoniana* primary forest; BA, *Betula albosinensis* - *Abies fargesii* var. *faxoniana* needleleaf-broadleaf forest; BB, *Betula albosinensis* broadleaf forest.

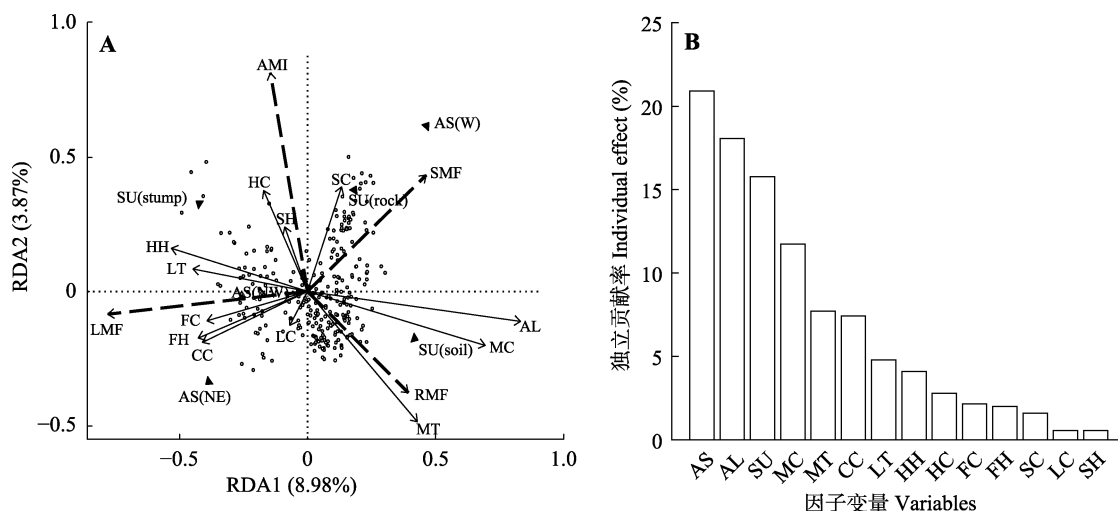


图5 岷江冷杉幼苗生物量与各生境因子的冗余分析(RDA) (A)和单个因子独立贡献率(B)。该模型在 $\alpha = 0.001$ 水平上显著。AL, 海拔; AMI, 平均年生物量增量; AS, 坡向; CC, 冠层盖度; FC, 箭竹盖度; FH, 箭竹高度; HC, 草本盖度; HH, 草本高度; LC, 凋落物盖度; LMF, 叶生物量分配比例; LT, 凋落物厚度; MC, 苔藓盖度; MT, 苔藓厚度; RMF, 根生物量分配比例; SC, 灌木盖度; SH, 灌木高度; SMF, 茎生物量分配比例; SU, 基质类型。log, 倒木; rock, 岩石; soil, 土壤; stump, 树桩。N, 北坡; NE, 东北坡; NW, 西北坡; W, 西坡。

Fig. 5 Redundancy analysis (RDA) diagram of all factors and biomass of *Abies fargesii* var. *faxoniana* seedlings (A) and the relative importance of individual factors (B). The model was significant at the $\alpha = 0.001$ level. AL, altitude; AMI, annual biomass increment; AS, aspect slope; CC, canopy coverage; FC, *Fargesia* coverage; FH, *Fargesia* height; HC, herbage coverage; HH, herbage height; LC, litter coverage; LMF, leaf biomass fraction; LT, litter thickness; MC, moss coverage; MT, moss thickness; RMF, root biomass fraction; SC, shrub coverage; SH, shrub height; SMF, stem biomass fraction; SU, substrate type. N, north slope aspect; NE, northeast slope aspect; NW, northwest slope aspect; W, west slope aspect.

岷江冷杉针阔混交林中箭竹盖度(29.1%)与高度(1.38 m)均显著高于红桦阔叶林。已有研究表明, 箭竹通过地下茎的无性繁殖蔓延扩张, 并通过其密集交错的秆枝和根系与岷江冷杉幼苗争夺光照、水分、养分等资源(Taylor & Qin, 1988; Taylor et al., 2006; 马姜明等, 2009)。因此, 这种抑制可能是针阔混交林中幼苗生物量增长速率较慢的主要原因。此外, 红桦-岷江冷杉针阔混交林中幼苗所处生境的草本盖度(33.6%)也显著高于红桦阔叶林(27.4%), 过密的草本植物也可能会导致岷江冷杉幼苗生长受到抑制(庞晓瑜等, 2018)。

3.2 地形和微生境因子对岷江冷杉幼苗生物量影响的相对贡献

地形条件是影响高山森林树种生物量积累和分配的重要因素。其中, 高海拔促进了亚高山针叶树幼苗根茎生物量的积累已被广泛揭示(Reich et al., 2014; Coll & Ameztegui, 2019), 而坡向对其生物量变化的影响研究相对较少。坡向可以对水热进行二次分配, 改变凋落物分解和土壤养分循环速率, 从而间接影响树木生物量的分配(Hicks Jr & Frank Jr, 1984; Thakur et al., 2019)。Zhang等(2022)在藏东南色季拉山的研究发现, 海拔和坡向的单一作用对急

尖长苞冷杉幼苗的生物量影响不显著, 但其与年龄的交互作用显著, 意味着坡向和海拔均对生物量有较强的间接效应。本研究发现, 随着海拔跨度减小至200 m时, 坡向的影响依然存在(表3; 图5)。西坡生境中幼苗平均年生物量积累最高, 这可能是西坡相对于其他坡向生境更偏阳, 幼苗能够获取的光照更多。光照不仅直接关系到幼苗自身的光合与蒸腾, 还会影响环境中的湿度和温度, 进而促进或限制幼苗的碳积累(邵佳怡等, 2019)。

在幼苗微地形或者微生境尺度上, 腐烂树桩、倒木、岩石等覆盖在地表, 使林地出现复杂而独特的微地形, 这些独特的微地形地表在许多特性上与森林地面不同, 例如含水量(Simon et al., 2011)、温度(Beatty & Sholes, 1988)、微生物群落组成(Šamonil et al., 2020)、凋落物组成和数量(Simon et al., 2011)。在没有或只有较少凋落物的地方, 裸露的基质(木材或土壤)可以暴露出来或覆盖上苔藓, 这也会影响幼苗的定居和生长(Wang et al., 2017)。本研究发现, 基质类型(15.8%)、苔藓盖度及厚度(19.5%)和冠层盖度(7.4%)是多个微生境因子中对岷江冷杉幼苗生物量的影响贡献度前四的因子(图5B)。Inman-Narahari等(2014)在热带山地雨林中的

表3 不同林分中岷江冷杉幼苗生物量与各生境因子的关系

Table 3 Relationship between *Abies fargesii* var. *faxoniana* seedling biomass and habitat factors in different forest types

林分类型 Forest type	响应变量 Response variable	解释变量 Explanatory variable	参数 Estimate	标准误 SE	<i>t</i>	<i>p</i>
岷江冷杉原始林 <i>Abies fargesii</i> var. <i>faxoniana</i> primary forest	RMF	AS (NW)	0.44	0.15	2.93	0.004**
		SU (soil)	0.72	0.23	3.06	0.002**
		SH	-0.17	0.08	-2.06	0.041*
		HC	-0.14	0.07	-2.01	0.045*
		MT	0.25	0.08	3.22	0.001**
	SMF	AS (W)	0.51	0.14	3.52	<0.001***
	LMF	AS (NW)	-0.47	0.17	-2.68	0.030*
		AS (W)	-0.58	0.18	-3.12	0.013*
		SU (rock)	-0.90	0.35	-2.54	0.012*
		SU (soil)	-0.64	0.23	-2.80	0.005**
		MT	-0.19	0.07	-2.75	0.008**
	AMI	AS (W)	0.67	0.20	3.33	0.009**
		SH	0.20	0.08	2.51	0.012*
红桦-岷江冷杉针阔混交林 <i>Betula. albosinensis</i> - <i>Abies fargesii</i> var. <i>faxoniana</i> needleleaf-broadleaf forest	RMF	MC	0.49	0.15	3.27	0.002**
		MT	-0.65	0.31	-2.06	0.044*
	SMF	ns				
	LMF	ns				
	AMI	ns				
红桦阔叶林 <i>Betula albosinensis</i> broadleaf forest	RMF	HH	0.34	0.14	2.48	0.018*
		ns				
	LMF	HC	-0.35	0.15	-2.24	0.031*
	AMI	CC	-0.35	0.15	-2.40	0.021*
		FC	1.59	0.49	3.24	0.002**
		HH	-0.29	0.12	-2.41	0.020*

所有模型在 $\alpha = 0.05$ 水平上显著; ns, $p > 0.05$; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。AMI, 平均年生物量增量; AS, 坡向; FC, 箭竹盖度; CC, 冠层盖度; HC, 草本盖度; HH, 草本高度; LMF, 叶生物量分配比例; MC, 苔藓盖度; MT, 苔藓厚度; RMF, 根生物量分配比例; SH, 灌木高度; SMF, 茎生物量分配比例; SU, 基质类型。log, 倒木; rock, 岩石; soil, 土壤; stump, 树桩。N, 北坡; NE, 东北坡; NW, 西北坡; W, 西坡。

All models were significant at the $\alpha = 0.05$ level; ns, $p > 0.05$; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$. AMI, annual biomass increment; AS, aspect slope; CC, canopy coverage; FC, *Fargesia* coverage; HC, herbage coverage; HH, herbage height; LMF, leaf biomass fraction; MC, moss coverage; MT, moss thickness; RMF, root biomass fraction; SH, shrub height; SMF, stem biomass fraction; SU, substrate type. N, north slope aspect; NE, northeast slope aspect; NW, northwest slope aspect; W, west slope aspect.

研究发现, 基质类型(35%–37%)和光照(11%–12%)是仅次于地形(51%–53%)对木本植物幼苗相对生长速率贡献较大的因子。基质类型之中, 岩石和树桩相比其他类型更有利于岷江冷杉幼苗年均生物量的增长(图5A), 这可能是因为岩石和树桩往往是森林地表的凸起生境。相比在倒木基质上, 幼苗定居在土壤上不利于其生长和存活, 因为土壤中抑制针叶树幼苗存活的病原菌感染更为严重, 且土壤上的幼苗更易被下层植被遮蔽, 尤其是在混交林中, 土壤上的幼苗可能会被较厚的阔叶凋落物掩埋(Narukawa et al., 2003; Narukawa & Yamamoto, 2003; Mori et al., 2004)。树桩基质的特点与倒木基质类似, 随着木材的腐烂, 营养和水分条件变得与土壤相似,

增加了幼苗被下层植被和阔叶凋落物遮蔽和掩埋以及感染致病真菌的可能性(Mori et al., 2004)。川西亚高山的类似研究发现, 幼苗在地表植被丰富、竞争激烈的林内经常偏好林地凸起生境, 以减少箭竹等林下灌木对其的影响(Taylor et al., 2006; 马姜明等, 2009)。在红桦-岷江冷杉混交林中, 虽然苔藓盖度(约44%)促进根生物量的积累, 但苔藓厚度(约2 cm)对其产生负效应(表3)。苔藓对幼苗建立的积极作用一般表现为其对种子的庇护作用(Jeschke & Kiehl, 2008)、对土壤水分的保持(Parker et al., 1997; Zamfir, 2000)和土壤温度的缓和作用(Zamfir, 2000)。然而, 地表苔藓层过厚反而会阻碍幼苗根系与土壤的接触, 不利于根系获取水和养分(Freestone, 2006)。Wang

等(2017)发现生长在祁连山高海拔地区的青海云杉在苔藓厚度4–5 cm、盖度约50%时,其更新幼苗的数量最多。对岷江冷杉幼苗,苔藓盖度适中时促进其根系生物量的积累,混交林中苔藓厚度过薄(2.35 cm),可能不足以为幼苗根系生长起到缓冲土壤温度等的作用。

4 结论

红桦阔叶林中岷江冷杉幼苗的生物量积累速率(生长速率)最高,随着林型向红桦-岷江冷杉针阔混交林正向演替过程中趋于降低。高海拔林型中岷江冷杉幼苗的茎生物量占比最高(43.7%),低海拔次生林中幼苗的叶生物量占比最高(42.3%和37.4%)。在红桦阔叶林中,各器官生物量间均表现为等速生长,而在红桦-岷江冷杉针阔混交林和岷江冷杉原始林中,茎生物量的增长速率显著大于根,叶生物量的增长速率显著小于茎。相比于东北、北和西北坡,西坡生境中的岷江冷杉幼苗年均生物量的积累最高。坡向(20.9%)对幼苗生物量积累和分配贡献率大于海拔(18.1%),基质类型(15.8%)、苔藓盖度(11.7%)及厚度(7.7%)和冠层盖度(7.4%)是微生境因子中对岷江冷杉幼苗生物量累积贡献度前四的因子。针对岷江冷杉幼苗所在林分的地形和微生境特点,可以在疏伐、抚育等森林经营活动中保留伐桩、倒木以创建幼苗更新偏好的地表凸起类基质生境,以促进幼苗的定居和生长。可对冠层盖度较高的幼苗生境地段开展箭竹清除、透光抚育等措施,促进幼苗的生长。

参考文献

- Antonelli A, Kissling WD, Flantua SGA, Bermúdez MA, Mulch A, Muellner-Riehl AN, Kreft H, Linder HP, Badgley C, Fjeldsø J, Fritz SA, Rahbek C, Herman F, Hooghiemstra H, Hoorn C (2018). Geological and climatic influences on mountain biodiversity. *Nature Geoscience*, 11, 718-725.
- Batllori E, Camarero JJ, Ninot JM, Gutiérrez E (2009). Seedling recruitment, survival and facilitation in alpine *Pinus uncinata* tree line ecotones. Implications and potential responses to climate warming. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 460-472.
- Beatty SW, Sholes ODV (1988). Leaf litter effect on plant species composition of deciduous forest treefall pits. *Canadian Journal of Forest Research*, 18, 553-559.
- Bernoulli M, Körner C (1999). Dry matter allocation in treeline trees. *Phyton-Annales Rei Botanicae*, 39, 7-12.
- Coll L, Ameztegui A (2019). Elevation modulates the phenotypic responses to light of four co-occurring Pyrenean forest tree species. *Annals of Forest Science*, 76, 41. DOI: 10.1007/s13595-019-0831-1.
- Freestone AL (2006). Facilitation drives local abundance and regional distribution of a rare plant in a harsh environment. *Ecology*, 87, 2728-2735.
- Hicks Jr RR, Frank Jr PS (1984). Relationship of aspect to soil nutrients, species importance and biomass in a forested watershed in West Virginia. *Forest Ecology and Management*, 8, 281-291.
- Holtmeier FK, Broll G (1992). The influence of tree islands and microtopography on pedoecological conditions in the forest-alpine tundra ecotone on Niwot Ridge, Colorado front range, U.S.A. *Arctic and Alpine Research*, 24, 216-228.
- Hu JL, Yang WQ, Zhang J, Deng RJ (2009). Characteristics of biomass and carbon stock of fir and birch fine roots in subalpine forest of western Sichuan, China. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 15, 313-317. [胡建利, 杨万勤, 张健, 邓仁菊 (2009). 川西亚高山冷杉和白桦细根生物量与碳储量特征. 应用与环境生物学报, 15, 313-317.]
- Inman-Narahari F, Ostertag R, Asner GP, Cordell S, Hubbell SP, Sack L (2014). Trade-offs in seedling growth and survival within and across tropical forest microhabitats. *Ecology and Evolution*, 4, 3755-3767.
- Jeschke M, Kiehl K (2008). Effects of a dense moss layer on germination and establishment of vascular plants in newly created calcareous grasslands. *Flora*, 203, 557-566.
- Körner C (2012). Treelines will be understood once the functional difference between a tree and a shrub is. *Ambio*, 41, 197-206.
- Lacointe A (2000). Carbon allocation among tree organs: a review of basic processes and representation in functional-structural tree models. *Annals of Forest Science*, 57, 521-533.
- Lai JS, Zou Y, Zhang JL, Peres-Neto PR (2022). Generalizing hierarchical and variation partitioning in multiple regression and canonical analyses using the rdacca.hp R package. *Methods in Ecology and Evolution*, 13, 782-788.
- Li MH, Yang J (2004). Effects of microsite on growth of *Pinus cembra* in the subalpine zone of the Austrian Alps. *Annals of Forest Science*, 61, 319-325.
- Li MH, Yang J, Kräuchi N (2003). Growth responses of *Picea abies* and *Larix decidua* to elevation in subalpine areas of Tyrol, Austria. *Canadian Journal of Forest Research*, 33, 653-662.
- Liu S, Liao JX, Xiao C, Fan XH (2016). Effects of biotic neighbors and habitat heterogeneity on tree seedling

- survival in a secondary mixed conifer and broad-leaved forest in Changbai Mountain. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 711-722. [刘帅, 廖嘉星, 肖翠, 范秀华 (2016). 长白山次生针阔混交林乔木幼苗存活的影响因素分析. *植物生态学报*, 40, 711-722.]
- Liu S, Luo D, Yang HG, Shi ZM, Liu QL, Zhang L, Kang Y, Ma Q (2018). Fine root biomass, productivity and turnover of *Abies faxoniana* primary forest in subalpine region of western Sichuan, China. *Chinese Journal of Ecology*, 37, 987-993. [刘顺, 罗达, 杨洪国, 史作民, 刘千里, 张利, 康英, 马青 (2018). 川西亚高山岷江冷杉原始林细根生物量、生产力和周转. *生态学杂志*, 37, 987-993.]
- Ma JM, Liu SR, Liu XL (2010). Root biomass in the restoration process of subalpine dark coniferous forests in western Sichuan, China. *Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition)*, 28(3), 56-60. [马姜明, 刘世荣, 刘兴良 (2010). 川西亚高山暗针叶林恢复过程中根系生物量研究. *广西师范大学学报(自然科学版)*, 28(3), 56-60.]
- Ma JM, Liu SR, Shi ZM, Zhang YD, Miao N (2009). Natural regeneration of *Abies faxoniana* along restoration gradients of subalpine dark coniferous forest in western Sichuan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 646-657. [马姜明, 刘世荣, 史作民, 张远东, 缪宁 (2009). 川西亚高山暗针叶林恢复过程中岷江冷杉天然更新状况及其影响因子. *植物生态学报*, 33, 646-657.]
- Mori A, Mizumachi E, Osono T, Doi Y (2004). Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *Forest Ecology and Management*, 196, 287-297.
- Narukawa Y, Iida S, Tanouchi H, Abe S, Yamamoto SI (2003). State of fallen logs and the occurrence of conifer seedlings and saplings in boreal and subalpine old-growth forests in Japan. *Ecological Research*, 18, 267-277.
- Narukawa Y, Yamamoto S (2003). Development of conifer seedlings roots on soil and fallen logs in boreal and subalpine coniferous forests of Japan. *Forest Ecology and Management*, 175, 131-139.
- Pang XY, Yuan XJ, Wang A, Li MH, Liu XL, Pan HL, Yu FH, Lei JP (2018). Effects of simulated warming and functional group removal on survival and growth of *Abies faxoniana* seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 29, 687-695. [庞晓瑜, 袁秀锦, 王奥, 李迈和, 刘兴良, 潘红丽, 于飞海, 雷静品 (2018). 模拟增温和功能群去除对岷江冷杉幼苗存活和生长的影响. *应用生态学报*, 29, 687-695.]
- Parker WC, Watson SR, Cairns DW (1997). The role of hair-cap mosses (*Polytrichum* spp.) in natural regeneration of white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss). *Forest Ecology and Management*, 92, 19-28.
- Ping XY, Zhou GS, Sun JS (2010). Advances in the study of photosynthate allocation and its controls. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 100-111. [平晓燕, 周广胜, 孙敬松 (2010). 植物光合产物分配及其影响因子研究进展. *植物生态学报*, 34, 100-111.]
- Poorter H, Nagel O (2000). The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology*, 27, 595-607.
- Reich PB, Luo YJ, Bradford JB, Poorter H, Perry CH, Oleksyn J (2014). Temperature drives global patterns in forest biomass distribution in leaves, stems, and roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 13721-13726.
- Resler LM, Butler DR, Malanson GP (2013). Topographic shelter and conifer establishment and mortality in an alpine environment, Glacier National Park, Montana. *Physical Geography*, 26, 112-125.
- Šamonil P, Daněk P, Baldrian P, Tláškal V, Tejnecký V, Drábek O (2020). Convergence, divergence or chaos? Consequences of tree trunk decay for pedogenesis and the soil microbiome in a temperate natural forest. *Geoderma*, 376, 114499. DOI: 10.1016/j.geoderma.2020.114499.
- Shao JY, Du JH, Li SF, Huang YX, Liang WN, Liao JQ (2019). Tree seedling distribution, regeneration mechanism and response to climate change in alpine treeline ecotone. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 30, 2854-2864. [邵佳怡, 杜建会, 李升发, 黄一鑫, 梁伟诺, 廖家强 (2019). 高山林线生态交错区木本植物幼苗分布特征、更新机制及其对气候变化的响应. *应用生态学报*, 30, 2854-2864.]
- Simon A, Gratzner G, Sieghardt M (2011). The influence of windthrow microsites on tree regeneration and establishment in an old growth mountain forest. *Forest Ecology and Management*, 262, 1289-1297.
- Taylor AH, Qin ZS (1988). Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan, China. *Journal of Ecology*, 76, 1204-1218.
- Taylor AH, Shi W, Jun Z, Ping L, Jin M, Huang J (2006). Regeneration patterns and tree species coexistence in old-growth *Abies-Picea* forests in southwestern China. *Forest Ecology and Management*, 223, 303-317.
- Thakur TK, Swamy SL, Bijalwan A, Dobriyal MJR (2019). Assessment of biomass and net primary productivity of a dry tropical forest using geospatial technology. *Journal of Forestry Research*, 30, 157-170.
- von Arx G, Graf Pannatier E, Thimonier A, Rebetez M (2013). Microclimate in forests with varying leaf area index and soil moisture: potential implications for seedling establishment in a changing climate. *Journal of Ecology*, 101, 1201-1213.
- Wang QT, Zhao CY, Gao CC, Xie HH, Qiao Y, Gao YF, Yuan LM, Wang WB, Ge LJ, Zhang GD (2017). Effects of environmental variables on seedling-sapling distribution of

- Qinghai spruce (*Picea crassifolia*) along altitudinal gradients. *Forest Ecology and Management*, 384, 54-64.
- Wang Z, Wang D, Liu Q, Xing X, Liu B, Jin S, Tigabu M (2022). Meta-analysis of effects of forest litter on seedling establishment. *Forests*, 13, 644. DOI: 10.3390/f13050644.
- 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.
- Xian JR, Hu TX, Zhang YB, Wang KY (2007). Effects of forest canopy gap on *Abies faxoniana* seedling's biomass and its allocation in subalpine coniferous forest of west Sichuan. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18, 721-727. [鲜骏仁, 胡庭兴, 张远彬, 王开运 (2007). 林窗对川西亚高山岷江冷杉幼苗生物量及其分配格局的影响. 应用生态学报, 18, 721-727.]
- Xu ZF, Hu TX, Zhang YB, Xian JR, Wang KY (2008). Responses of phenology and growth of *Betula utilis* and *Abies faxoniana* in subalpine timberline ecotone to simulated global warming, western Sichuan, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1061-1071. [徐振锋, 胡庭兴, 张远彬, 鲜骏仁, 王开运 (2008). 川西亚高山林线交错带糙皮桦和岷江冷杉幼苗物候与生长对模拟增温的响应. 植物生态学报, 32, 1061-1071.]
- Yang B, Wang JC, Zhang YB (2010). Effect of long-term warming on growth and biomass allocation of *Abies faxoniana* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 5994-6000. [杨兵, 王进闯, 张远彬 (2010). 长期模拟增温对岷江冷杉幼苗生长与生物量分配的影响. 生态学报, 30, 5994-6000.]
- Yin HJ, Lai T, Cheng XY, Jiang XM, Liu Q (2008). Warming effects on growth and physiology of seedlings of *Betula albosinensis* and *Abies faxoniana* under two contrasting light conditions in subalpine coniferous forest of western Sichuan, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1072-1083. [尹华军, 赖挺, 程新颖, 蒋先敏, 刘庆 (2008). 增温对川西亚高山针叶林内不同光环境下红桦和岷江冷杉幼苗生长和生理的影响. 植物生态学报, 32, 1072-1083.]
- Zamfir M (2000). Effects of bryophytes and lichens on seedling emergence of alvar plants: evidence from greenhouse experiments. *Oikos*, 88, 603-611.
- Zhang XS, Zhou CN, Lu J (2022). Influence of topography, soil properties and plant community on the biomass of *Abies georgei* var. *smithii* seedlings in Southeast Tibet. *Journal of Mountain Science*, 19, 2664-2677.
- Zhang YD, Liu YC, Gu FX, Guo MM, Miao N, Liu SR (2019). Litter composition and its dynamic in five main forest types in subalpine areas of west Sichuan, China. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 502-508. [张远东, 刘彦春, 顾峰雪, 郭明明, 缪宁, 刘世荣 (2019). 川西亚高山五种主要森林类型凋落物组成及动态. 生态学报, 39, 502-508.]
- Zhang YD, Zhao CM, Liu SR (2005a). The influence factors of sub-alpine forest restoration in Miyaluo, west Sichuan. *Scienciae Silvae Sinicae*, 41(4), 189-193. [张远东, 赵常明, 刘世荣 (2005a). 川西米亚罗林区森林恢复的影响因子分析. 林业科学, 41(4), 189-193.]
- Zhang YD, Liu SR, Zhao CM (2005b). Spatial pattern of subalpine forest restoration in west Sichuan. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 16, 1706-1710. [张远东, 刘世荣, 赵常明 (2005b). 川西亚高山森林恢复的空间格局分析. 应用生态学报, 16, 1706-1710.]

责任编辑: 刘 庆 责任编辑: 乔鲜果