

西藏色季拉山林线冷杉种群结构与动态

任青山¹ 杨小林^{2 3,*} 崔国发² 王景升^{1 3} 黄 瑜¹ ,WEI Xiaohua⁴ ,LI Qinglin⁵

(1. 中国人民大学环境学院 北京 100872 ;2. 北京林业大学自然保护区学院 北京 100083 3. 西藏农牧学院资源与环境系 西藏林芝 860000 ;
4. Earth and Environmental Science , University of British Columbia , Kelowna , British Columbia , Canada , V1V 1V7 ;
5. Timberline Natural Resource Group Kelowna , British columbia , Canada , V1Y 4R1)

摘要 急尖长苞冷杉 (*Abies georgei* var. *smithii*) 是西藏东南部地区高山林线森林群落的主要建群树种 , 主要分布在色季拉山海拔 3600 ~ 4400m 区域 , 并成为阴坡高山林线的优势树种。通过对色季拉山林线群落交错区域的定位调查 , 分析了急尖长苞冷杉的个体生长、种群结构与动态以及林线特征。分析结果表明 : (1) 西藏色季拉山海拔 4320m 处为森林郁闭上限 , 该区域存在两种类型的高山林线 , 阳坡为渐变型林线 , 林线树种为方枝柏 (*Sabina saltuaria*) ; 阴坡为急变型林线 , 林线树种为急尖长苞冷杉。阳坡与阴坡林线分布海拔上限分别为 4570m 和 4390m , 阳坡高于阴坡 180m , 阳坡与阴坡林线群落交错区垂直宽度分别为 250m 和 70m , 阳坡比阴坡宽 180m。 (2) 阴坡海拔 3700 ~ 3800m 属急尖长苞冷杉分布的最适范围 , 种群径级结构表现为典型的反 “J” 型 , 种群密度约 380 株/hm² , 种群年龄结构表现为 “金字塔” 型 , 属于扩展型种群。 (3) 静态生命表和种群存活曲线反映了急尖长苞冷杉种群在形成初期的 20a 和生长发育的 60 ~ 160a 分别经历了强烈的环境筛选和竞争自疏 , 以及后期与环境变化相关的死亡波动 , 200a 左右为急尖长苞冷杉的生理寿命 , 种群后期基本稳定 , 400a 左右为极限寿命。

关键词 : 西藏 ; 急尖长苞冷杉 ; 林线 ; 种群结构 ; 动态

文章编号 : 1000-0933 (2007) 07-2669-09 中图分类号 : Q948 文献标识码 : A

Smith fir population structure and dynamics in the timberline ectone of the Sejila Mountain , Tibet , China

REN Qing-Shan¹ , YANG Xiao-Lin^{2 3,*} , CUI Guo-Fa² , WANG Jing-Sheng^{1 3} , HUANG Yu¹ , WEI Xiao-Hua⁴ , LI Qing-Lin⁵

1 School of Environment and Natural Resources , RenMin University of China , Beijing 100872 , China
2 College of Natural Conservation , Beijing Forestry University , Beijing 100083 , China
3 Department of Natural Resources and Environment , College of Tibet Agriculture and Animal Husbandry , Nyingchi , Tibet 860000 , China
4 Earth and Environment Science , University of British Columbia , Kelowna , British Columbia , Canada , V1V 1V7
5 Timberline Natural Resource Group Kelowna , British Columbia , Canada , V1Y 4R1

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (7) 2669 ~ 2677.

Abstract : *Abies georgei* var. *smithii* , which grows at elevations between 3600m and 4400m , is the main constructive tree species of the upper timberline in southeast of Tibet as well as the dominant species of the upper timberline on the shaded slopes. This paper presents the results of our investigation of population structure and dynamics , and timberline features of *Abies georgei* var. *smithii* populations in the transition zone of the timberline community of Mt. Sejila. The upper elevation

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (30571484) ; 国家教育部重点资助项目 (104052) ; 西藏林芝色季拉山生态站资助项目
收稿日期 2006-11-14 ; 修订日期 2007-03-30
作者简介 任青山 (1965 ~) 男 , 内蒙古四子王旗人 , 博士 , 教授 , 主要从事森林生态学、群落生态学研究。E-mail : qshren@yahoo. com. cn
* 通讯作者 Corresponding author. E-mail : xiaoliny66@126. com

Foundation item : The project was financially supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30571484) , Ministry of Education Found , China (No. 104052) and Ecosystem Station of Mt. Sejila of Nyingchi in Tibet

Received date 2006-11-14 ; **Accepted date** 2007-03-30

Biography REN Qing-Shan , Ph. D. , Professor , mainly engaged in forest ecology and community ecology. E-mail : qshren@yahoo. com. cn

limit of the closed forests was found to be 4320m. Two types of timberline were exhibited. On the sunny side of the mountain ,the timberline exhibited a gradual change type whereas on the shaded side , there was a sharp change in timberline. The main species within these two types of timberlines were *Sabina saltuaria* and *Abies georgei* var. *smithii* , respectively. The timberline elevations on the sunny side and shaded side of the mountain were 4570m and 4390m , respectively. The respective widths of the timberlines on the sunny slope and the shaded sides were 250m and 70m. The optimal range of distribution of *Abies georgei* var. *smithii* populations on the shaded side was 3700 — 3800m. The distribution of diameter classes of the *Abies georgei* var. *smithii* population appeared as reverse “J shape ” and its density was about 380/hm². The age structure of the population was pyramid-shape , suggesting this was an expanding population. The static life table and the survival curve showed that the populations had experienced severe environment changes and self-thinning in year 20 and years 60 — 100 following their establishment. They also demonstrated death fluctuation related to the environmental changes at a later stage. The physiological longevity of *Abies georgei* var. *smithii* was about 200 years ,and its ultimate longevity was around 400 years.

Key Words :Tibet ;Smith fir ;timberline ectone ;population structure ;dynamics

高山森林林线作为郁闭森林与高山植被之间的生态过渡带 ,指示着森林分布的极限环境 ,是全球气候变化的敏感指示体。目前 ,高山森林林线是全球变化研究的热点对象之一。其中环境干扰与植物种群和群落动态反映了林线与气候变化相互作用的机制 ,是理解和预测植被对气候变化响应的基础^[1,2]。西藏东南部原始林区高山林线在全球范围内分布的海拔最高 ,林线高度以此为中心向四周降低^[3] ,是高山林线生态研究首选的典型地区。急尖长苞冷杉 (*Abies georgei* var. *smithii*)是青藏高原东南缘亚高山暗针叶林的主要组成树种之一 ,主要分布在西藏东南部山地^[4] ,也是西藏东南部形成高山林线的主要树种之一。在该树种分布的核心区域——林芝地区 ,急尖长苞冷杉常常在海拔 3600m 以上区域以纯林形式存在 ,为该区域高山林线的优势树种。有关急尖长苞冷杉的研究在 20 世纪 90 年代才开始 ,已取得的研究成果主要有对其森林土壤物理性质特征分析、生长状况分析以及生物多样性初步分析^[5~7] ,但对处于林线区域特殊环境条件下该种群的结构与动态特征尚不清楚。本文旨在通过对林线区域急尖长苞冷杉种群进行种群结构和发育过程分析 ,为进一步探讨西藏高山林线成因及林线格局变化的研究提供参考。

1 研究区概况

色季拉山位于藏东南雅鲁藏布江大拐弯西北侧 ,念青唐古拉山与喜马拉雅山脉接合处的工布自然保护区林芝县境内 ,属青唐古拉山向南延伸的余脉 ,山体位置大体为 E93°12′ ~ 95°35′ ,N29°10′ ~ 30°15′。地处藏东南湿润气候区与半湿润气候区的分界面上 ,受印度洋季风的影响 ,气候特点 :冬温夏凉、干湿季分明。年平均气温 -0.73℃ ,最高月 (7 月份)平均气温 9.23℃ ,最低月 (1 月份)平均气温 -13.98℃ ,极端最低气温 -31.6℃ (1999 年 1 月份) ,极端最高气温 24.0℃ (2000 年 7 月份)。年均日照时数 1150.6h ,日照百分率 26.1% ,日照时数最高月为 12 月份 (151.7h) ,日照百分率为 40%。年均相对湿度 78.83%。年均降水量 1134.1mm ,蒸发量 544.0mm ,6 ~ 9 月份为雨季 ,占全年降水的 75% ~ 82% ,其中 8 月份降雨最多 ,平均为 294.2mm ,占全年降水的 30%。土壤以酸性棕壤为主 ,土层较厚 ,腐殖质化过程明显 ,土壤 pH 值在 4 ~ 6 之间^[8]。

色季拉山主要森林植被类型为山地温带暗针叶林 ,以急尖长苞冷杉为建群种 ,并有林芝云杉林 (*Picea likiangensis* var. *linzhiensis*)、云冷杉混交林及冷杉、方枝柏 (*Sabina saltuaria*)混交林等 ,急尖长苞冷杉和方枝柏分别为阴坡和阳坡的林线群落优势树种。色季拉山在海拔 4400 ~ 4600m 以灌木为主 ,群落优势种主要有扫帚岩须 (*Cassiope fastigiata*)、雪层杜鹃 (*Rhododendron nivale*)、鳞腺杜鹃 (*R. lepidotum*)、金露梅 (*Potentilla fruticosa*)等。位于海拔 4600m 以高山草甸为主 ,植物稀少 ,主要有风毛菊 (*Saussurea* sp.)、紫堇 (*Corydalis* spp.)、虎耳草 (*Saxifraga* sp.)、红景天 (*Rhodiola* spp.)等。

2 研究方法

2.1 样方设置与种群调查

在海拔 3600 ~ 4600m 区域内按垂直高差 100m 分别阴坡和阳坡设置典型样地 ,同时在林线群落交错区按照森林线、树线和树种线分布的位置分别设置典型样地 ,样地大小为 30m × 30m ,共设置样地 26 块。对样地进行每木检尺和树木定位调查 ,记录样地的海拔、坡向、坡度和土壤环境等指标。在样地内机械设置 9 个 5m × 5m 和 1m × 1m 的样方 ,分别进行灌木和草本群落调查 ,记录样方内灌木和草本类型的种类、株数高度、盖度等 ,并进行分层频度调查。海拔 3600m 处的样地为 20 世纪 60 年代的采伐迹地 ,其他样地均设置在原始森林群落内。

2.2 林线的划分方法

长期以来 ,对于高山森林上限附近植被界线的称谓较多 ,定义也有很大差别 ,指标不够明确 ,给研究带来很多不便^[9]。根据 Holtmeier^[10]对高山林线的定义 ,它的景观标志分为郁闭林林上限 (Upper limit of closed forest)、树线 (Tree line)和树种线 (Tree species line)3 条线。为研究方便 ,本研究参考前人成果 ,对有关林线的划分标准和概念进行了界定 :高山林线为森林向高山灌木、草甸过渡的群落交错区 ,由森林线、树线和树种线 3 部分组成。划分标准为 :森林线 (Forest line)是郁闭森林的上限 ,林分郁闭度 ≤ 0.2 ;树线 (Tree line)是树高一般在 5m 以下或林分分布具有明显边界的海拔高度 ;树种线 (Tree species line)是树木生长的最高海拔高度 ,为孤立木或矮曲木生长的上限。森林线和树种线之间的这一生态过渡带称为林线 (Timberline)生态交错区。

2.3 种群年龄结构测定、分析方法

为准确测定急尖长苞冷杉个体年龄 ,对其幼苗、幼树 (高度 150cm 以下)采用查数轮生枝的方法 ,确定其年龄 ,共查数 150 株 ,建立幼苗、幼树的高度-年龄指数模型。150cm 以上立木分不同径级 (以 4cm 为 1 径级) ,使用生长锥钻取年轮木芯 ,每个径级钻取 20 株 ,建立胸径-年龄指数模型。

2.4 种群静态生命表编制方法

由于急尖长苞冷杉群落为复层异龄林 ,属于世代重叠的生物群落 ,因此采用种群直径代替年龄的方法 ,即采用胸径-年龄指数模型 (2.3)的方法来编制急尖长苞冷杉种群的静态生命表^[11~13]。样地调查数据为同一时期种群发生的所有个体及其后代。具体内容 : X 为年龄级 ,根据尖长苞冷杉种群的生物学特性 ,龄级划分标准以 20a 为 1 龄级 ; l_x , X 龄级开始时的实际存活数 (个体数/hm²) ; l'_x , X 龄级开始时的标准化存活数 (1000) ; d_x ,从 X 到 $X + 1$ 期的标准化死亡数 ; q_x , X 龄级的个体死亡率 $q_x = \frac{dx}{lx} \times 1000$; L_x ,从 X 到 $X + 1$ 的平均存活个体数 $L_x = \frac{l_x + l_{x+1}}{2}$; T_x , X 龄级至超过各龄级的个体总数 $T_x = L_x + L_{x+1} + L_{x+2} + \dots + l_x$,进入 x 年龄个体的生命期望 , $e_x = \frac{T_x}{l_x}$; K_x 种群消失率 $K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1}$ 。

2.5 种群存活曲线、死亡曲线的绘制

以急尖长苞冷杉种群的特定时间表为基础 ,以 $\ln l_x$ 为纵坐标、以年龄中值为横坐标作图绘制存活曲线。以 q_x 为纵坐标 ,以年龄中值为横坐标绘制死亡率曲线。

3 结果与分析

3.1 林线特征分析

3.1.1 林线优势种随海拔梯度变化特征

树木生长受到外界环境的限制而形成高山林线^[14~16]。西藏色季拉山海拔 4320m 处为森林郁闭上限 (林分郁闭度 ≤ 0.2)。此线以下 ,树木常以郁闭林形式存在 ,而此线以上 ,树木能够正常生长 ,但不能成林。色季拉山林线区域阴坡和阳坡优势种随海拔高度的变化关系见表 1。

从表 1 可知 ,该地区方枝柏与冷杉林分布处在同一区域 ,由于水分和土壤等条件的限制 ,林线在阴坡和阳坡存在很大差别 ,分布着两种不同类型的森林林线 :阳坡林线形成以方枝柏为优势种的群落 ,林分稀疏 ,林相

不整,多呈矮小的灌木状,形成渐变型林线,阴坡林线则形成以急尖长苞冷杉为优势种的群落,林分较密,林相完整,形成急变型林线。

表 1 色季拉山不同坡向林线优势种海拔梯度变化特征

Table 1 Features of the dominant species in relation with the altitudinal gradient on different aspects on Mt. Sejila						
海 拔 Altitude (m)	阴坡 Shady slope 急尖长苞冷杉 <i>Abies georgei</i> var. <i>smithii</i>			阳坡 Sunny slope 方枝柏 <i>Sabina saltuaria</i>		
	平均高度	平均胸径	个体数	平均高度	平均胸径	个体数
	Average height (m)	Average dbh (cm)	Number of individuals (Num/100m ²)	Average height (m)	Average dbh (cm)	Number of individuals (Num/100m ²)
4500	—	—	—	2.1	7.1	8
4390	9.5	32.9	1	4.6	11.2	8
4320	7.4	22.1	3	5.8	20.6	7
4200	11.4	24.8	7	—	—	—
4100	14.9	27.0	4	—	—	—
4000	17.4	31.6	4	—	—	—

3.1.2 林线植被界线

西藏色季拉山林线植被界线分布的海拔位置如表 2 所示,可知色季拉山阳坡林线形成疏开的林分,并具有较宽的群落过渡带,林线垂直宽度 250m,阴坡林线形成了明显的树线,但尚未发现树种线,林线垂直宽度只有 70m,林线海拔上限高度在阴坡达到 4570m,在阳坡达到 4390m,阴坡与阳坡林线上限海拔高度相差 180m。

表 2 色季拉山林线植被界线

Table 2 The vegetation boundary of timberline on Mt. SeJiLa in Tibet						
坡向 Aspect	森林线 Forest line (m)	树线 Tree line (m)	树种线 Tree species (m)	树种 Tree species	林线类型 Type	林线宽度 (m)
阴坡 Shady slope	4320	4390	急尖长苞冷杉 <i>Abies georger</i> var. <i>smithii</i>	急变型 Abrupt	70	
阳坡 Sunny slope	4320	4500	4570	方枝柏 <i>Sabina saltuaria</i>	渐变型 Gradual	250

3.2 林线种群结构分析

3.2.1 种群年龄回归模型

从图 1 和图 2 看出,苗木高度和苗木年龄呈幂乘关系 $y = 0.8768x^{0.7299}$ $R^2 = 0.8435$ 。立木胸径和立木

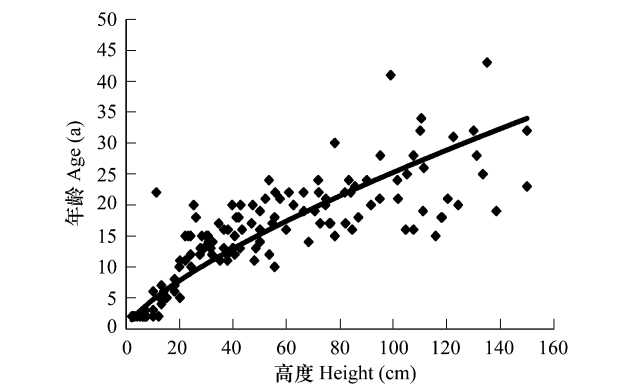


图 1 急尖长苞冷杉苗木高度-年龄拟合曲线

Fig. 1 Relationship between age and height of *Abies georgei* population

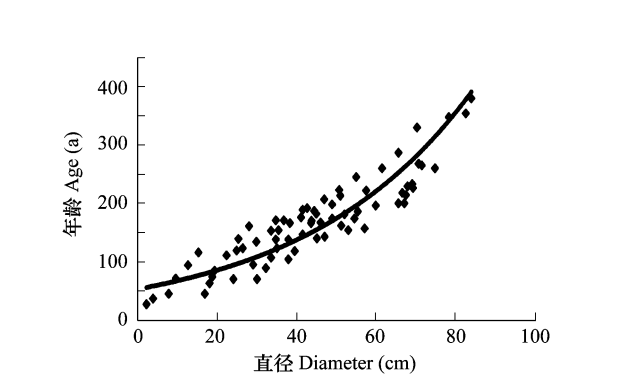


图 2 急尖长苞冷杉立木胸径-年龄拟合曲线

Fig. 2 Relationship between diameter and age of *Abies georgei* population

年龄呈指数关系 $y = 53.195e^{0.0237x}$ $R^2 = 0.7964$ 。 R^2 均为 0.8 左右 ,说明回归模型有较好的拟合效果。通过年轮分析 ,将急尖长苞冷杉的个体生长发育划分为 5 个龄组阶段 :①幼龄林 ,大致在 80a 以前 ,胸径生长缓慢。②中龄林 ,大致在 80 ~ 160a 左右 ,胸径生长速度加快。③近熟林 ,大致在 160 ~ 240a ,胸径生长变缓 ,趋向稳定。④成熟林期 ,大致处于 240 ~ 320a ,胸径生长呈稳定状态。⑤成过熟林 ,大致在 320a 以后 ,胸径生长基本停止 ,并出现心腐现象。

3.2.2 种群海拔梯度分析

图 3、图 4 反映了林线急尖长苞冷杉种群胸径、树高和年龄随海拔梯度的变化关系 ,总体上随海拔的升高其平均胸径、平均树高和平均年龄呈下降趋势。冷杉种群平均年龄稳步下降呈 “J”型曲线 ,平均胸径和平均树高出现了波动 ,说明在不同的海拔带冷杉种群生长状况不同 ,海拔在 3700 ~ 3800m 处种群的平均胸径、平均高度和平均年龄最大 ,可见此海拔属于急尖长苞冷杉的最适气候环境 ,个体生长发育旺盛。在海拔 4320m 处平均胸径和平均高度最低 ,说明林线处气候条件对冷杉个体的高度、胸径生长和形态发育已产生了明显的胁迫。而在 3600、3900m 和 4200m 海拔区域附近急尖长苞冷杉种群的平均胸径、树高和年龄均较低 ,经调查冷杉种群在海拔 3600、3900、4200m 幼树株数分布较多 ,分别达到 565、489 株/hm²和 489 株/hm² ,分别占立木总株数的 30.0%、33.1% 和 33.8%。因此 ,此海拔区域种群平均胸径、平均树高和平均年龄较低 ,曲线出现低值。出现这种情况 ,可能与此海拔带林窗的形成有关 ,其机理有待进一步研究。

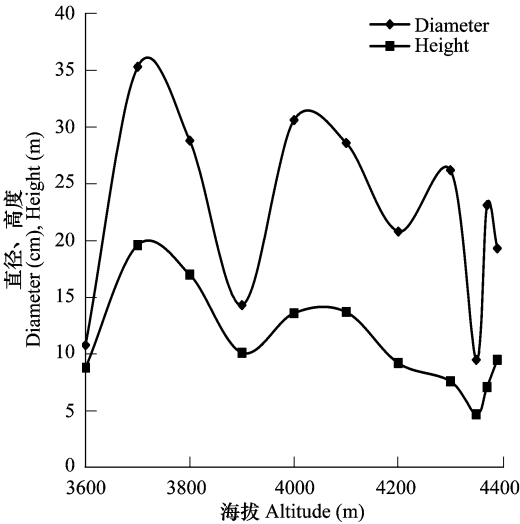


图 3 急尖长苞冷杉种群胸径和树高与海拔梯度关系

Fig. 3 Relationship between diameter/height and altitude of *Abies georgei* population

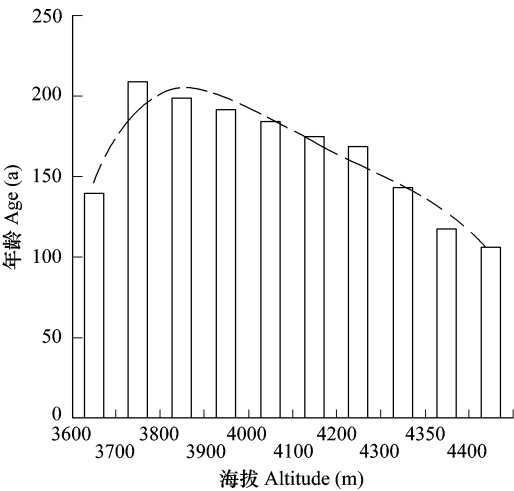


图 4 急尖长苞冷杉种群年龄与海拔梯度关系

Fig. 4 Relationship between age and altitude of *Abies georgei* population

3.2.3 种群年龄结构分析

图 5 看出林线区域急尖长苞冷杉种群的径级结构表现为典型的反 “J”型。径级 4 ~ 20 cm 的种群密度为 392 株/hm²、径级 24 ~ 40cm 的种群密度为 107 株/hm²、径级 44 ~ 60cm 的种群密度为 37 株/hm²、径级 64 ~ 80cm 的种群密度为 10 株/hm² ,径级越大个体数越少 ,图 6 表明 ,林线区域种群年龄结构图为 “金字塔”型 ,在幼龄林 (20 ~ 80a)种群个体数量为 430 株/hm²、中龄林种群个体数量为 148 株/hm²、近熟林种群个体数量为 70 株/hm²、成熟林种群个体数量为 32 株/hm²、成过熟林种群个体数量为 15 株/hm² ,说明急尖长苞冷杉属于增长型种群 [7] ,幼年个体的补充率大于死亡率 ,种群继续扩展。

3.3 种群动态分析

3.3.1 种群静态生命表 (表 3)。

表 3 表明 ,种群在形成初期的 20a 以前 90% 以上的幼苗都被淘汰 ,剩下的幼树在 60a 以前能稳定地存活

于逐渐郁闭的林隙中,死亡率很低。自 60 ~ 160a ,冷杉个体高生长和径生长处于速生期^[6],并开始进入主林层,对空间、光线和养分空前激烈的竞争导致了强烈的自疏过程,死亡率再度上升。此后至 240a 之间,进入冠层的冷杉个体生存条件适合其生长,死亡很少。240a 后冷杉个体已达到成熟阶段,加之由于林线区域气候严酷,老龄个体因生理活动减弱引起的心腐使得死亡率波动明显,个体数量逐渐减少,只有极个别个体能存活到极限寿命 400a 左右。

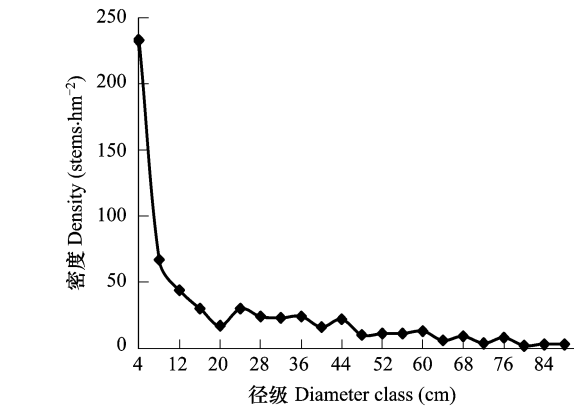


图 5 急尖长苞冷杉群径级结构图

Fig. 5 Diameter class structure of *Abies georgei* population

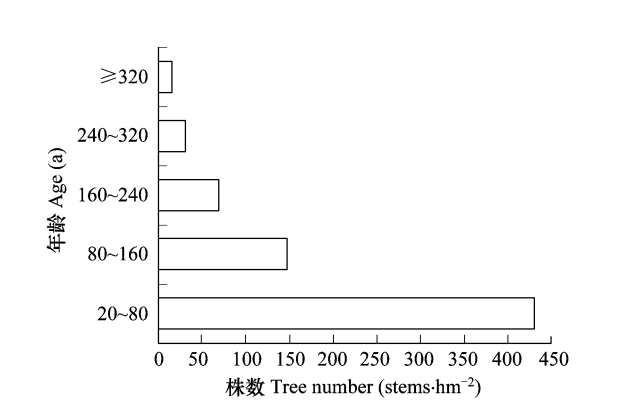


图 6 急尖长苞冷杉群年龄结构图

Fig. 6 Age structure of *Abies georgei* population

表 3 急尖长苞冷杉种群静态生命表

Table 3 The stationary life table of <i>Abies georgei</i> population									
<i>X</i>	<i>a_x</i>	<i>l_x</i>	<i>d_x</i>	<i>q_x</i>	<i>L_x</i>	<i>T_x</i>	<i>e_x</i>	<i>lnl_x</i>	<i>K_x</i>
5	2754	1000	941	0.941	529.5	752.0	0.752	6.908	2.830
20	162	59	2	0.034	58.0	222.5	3.771	4.078	0.035
40	157	57	17	0.298	48.5	164.5	2.886	4.043	0.354
60	111	40	23	0.575	28.5	116.0	2.900	3.689	0.856
80	47	17	-3	-0.176	18.5	87.5	5.147	2.833	-0.163
100	54	20	12	0.600	14.0	69.0	3.450	2.996	0.917
120	23	8	-1	-0.125	8.5	55.0	6.875	2.079	-0.118
140	24	9	-5	-0.556	11.5	46.5	5.167	2.197	-0.442
160	38	14	10	0.714	9.0	35.0	2.500	2.639	1.253
180	10	4	0	0.000	4.0	26.0	6.500	1.386	0.000
200	11	4	0	0.000	4.0	22.0	5.500	1.386	0.000
220	11	4	-1	-0.250	4.5	18.0	4.500	1.386	-0.223
240	13	5	2	0.400	4.0	13.5	2.700	1.609	0.510
260	9	3	1	0.333	2.5	9.5	3.167	1.099	0.406
280	6	2	1	0.500	1.5	7.0	3.500	0.693	0.693
300	4	1	-1	-1.000	1.5	5.5	5.500	0.000	-0.693
320	5	2	1	0.500	1.5	4.0	2.000	0.693	0.693
340	3	1	0	0.000	1.0	2.5	2.500	0.000	0.000
360	3	1	0	0.000	1.0	1.5	1.500	0.000	0.000
380	3	1	1	1.000	0.5	0.5	1.000	0.000	-
400	1	1	0	0.000	0.0	0.0	-	-	-

X 龄级,以 20 年为一个龄级 *age* *μ_x*:*X* 龄级开始时的实际存活数 (个体数/hm²) the number of alive organisms at age *x* *l_x*:*X* 龄级开始时的标准化存活数 (1000) the number of survivors at the age *x* supposing the number of population at the beginning is 1000 *μ_x*:从 *X* 到 *X* + 1 期的标准化死亡数 the number of death at age (*x* *x* + 1) *q_x*:*X* 龄级的个体死亡率 $qx = \frac{dx}{lx} \times 1000$ the proportion of death during the interval age (*x* *x* + 1) *L_x*:从 *X* 到 *X* + 1 的平均存活个体数 $Lx = \frac{lx + lx + 1}{2}$ the number of individual alive during unit time (*x* *x* + 1) *T_x*:*X* 龄级至超过各龄级的个体数 $Tx = Lx + Lx + 1 + Lx + 2 + \dots$ total number of alive organisms from age *x* *e_x*:进入 *X* 龄级个体的生命期望 $ex = \frac{Tx}{lx}$ observed expectation of life at age *x* *K_x* 种群消失率 $Kx = lnlx - lnlx + 1$ killing power

反映各龄级平均生存能力的期望寿命 (e_x) 在 180 ~ 220a 段的 e_x 值最大,表明急尖长苞冷杉处于生理活动的旺盛期。其后 e_x 值的降低说明了生理活动的衰退。调查发现急尖长苞冷杉老树的心腐十分普遍,故 200a 左右应当为林线区域急尖长苞冷杉的生理寿命。

3.3.2 林线种群存活曲线、死亡曲线

急尖长苞冷杉种群的存活曲线 (图 7) 总体上属于 Deevey - III 型,早期死亡率极高,环境筛的选择强度大。但较之平滑的理想曲线,急尖长苞冷杉曲线的波动可能反映了种群生长过程中,局部环境异质性的变化和林线气候环境波动性的影响。

急尖长苞冷杉的死亡率曲线和消失率曲线 (图 8) 大致重合,变化趋势基本一致。死亡率和消失率出现波动,第 1 个波动高峰出现在 0 ~ 20a,幼苗死亡率高达 94.1%,其原因可能与急尖长苞冷杉更新模式和所处位置有关,急尖长苞冷杉天然更新模式主要为林窗更新,幼苗生长的空间相对狭小,幼苗成活率与苔藓盖度、灌木盖度、温度、水分以及光照条件等有关。分布于林线地段的急尖长苞冷杉,灌木盖度大,气候条件恶劣,导致天然更新差、幼苗成活率降低。第 2 个波动高峰处于 160a 附近,该阶段急尖长苞冷杉处于生长旺期,个体对营养空间的需求不断增大,林内光照、水分和营养空间等因子不能充分满足其需求,种内竞争激烈,自疏作用增强,导致第 2 个死亡高峰。

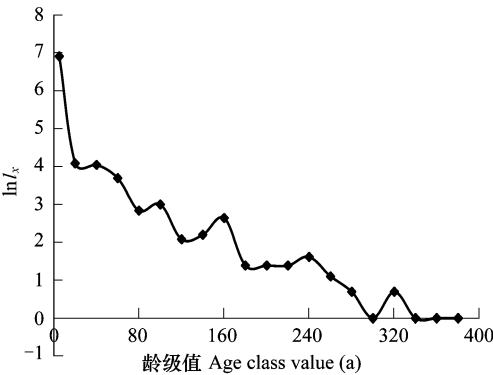


图 7 急尖长苞冷杉种群存活曲线

Fig. 7 Survivorship curve of *Abies georgei* population

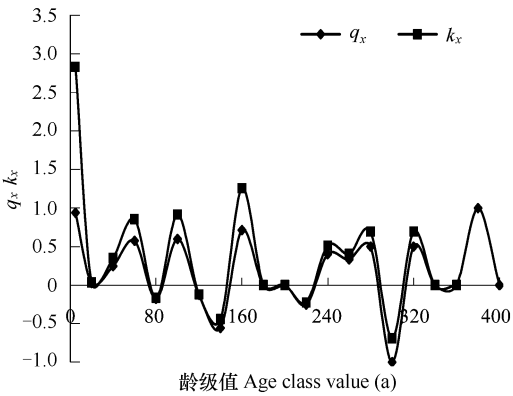


图 8 急尖长苞冷杉种群死亡率及消失率曲线

Fig. 8 Mortality (q_x) and hazard rate (k_x) of *Abies georgei* population

4 结论与讨论

研究表明,在西藏色季拉山海拔 4320m 处为森林郁闭上限,阳坡林线分布海拔上限高于阴坡 180m;同时林线群落交错区垂直宽度阳坡较阴坡宽 180m。反映了阴坡以耐荫树种急尖长苞冷杉为优势种群倾向于形成明显的森林线,形成急变型林线。而阳坡以阳性树种方枝柏为优势种群,则倾向于形成稀疏的林分,并且有很宽的过渡带,形成渐变型林线。

西藏东南部地区高山阴坡林线森林群落的主要建群树种急尖长苞冷杉,分布于海拔 3600 ~ 4400m 的区域。从郁闭林分→林线→树线,急尖长苞冷杉平均胸径、平均树高和平均年龄逐渐降低,林线区域是其分布上限^[18],树木形成新的细胞及组织逐渐变慢甚至停止,因而导致树木生长速度逐渐下降^[19-20]。林线种群年龄结构图为“金字塔”型,表明林线区域急尖长苞冷杉种群为扩展型种群。急尖长苞冷杉种群静态生命表和存活曲线显示出种群在形成初期 90% 以上的幼苗都被淘汰,剩下的幼树能稳定地存活于逐渐郁闭的林隙中,种群后期基本稳定。

种群年龄结构只反映一个种群的年龄结构状态,而静态生命表是根据某一特定时间断面考察在不同年龄阶段的个体存活状况估计每个年龄组中的死亡率,通过分析研究现实不同年龄阶段的个体数量来推断种群时间上的动态过程,是研究种群动态的有效途径。当然,静态生命表是以某一特定时间对种群年龄结构进行调查的资料上编制的,对于多世代重叠的种群,静态生命表能够反映出种群出生率和死亡率随年龄而变化的规

律^[7]。但静态生命表中个体出生于不同年代,经历了不同的环境条件。而编制静态生命表是在假定种群所经历的环境条件是没有变化的,但实际上并非如此,因此静态生命表是存在一定的误差的,其最大的局限是不能直接反映环境年际变化的影响,无法分析死亡的原因。但是对于这样寿命长,又是多世代重叠的森林种群,编制动态生命表基本是不可能的。因此采用种群直径代替年龄来编制静态生命表,虽然存在缺陷,如同龄异径或同径异龄,但是如果用法得当,还是有价值的^[1,12,17],在大多数情况下,是研究长寿命的乔木种种群动态惟一现实的途径^[21]。

作为一个自然种群,由现实状态来推断时间上的动态,在种群的发生过程中,由于外在的和内在的异常情况的发生,会出现死亡率为负的情况^[22]。对于林线冷杉种群,种子年的大小,林线环境条件等因素的影响,导致了在不同龄级的死亡率负值的出现,说明冷杉种群在某个龄级的个体数量不足。但不损于生命表能展示一个种群的年龄结构状态并非静止不动,并能从中找出异常情况的生物学或生态学意义。

急尖长苞冷杉幼苗的存活率非常低,反映了林线临界环境因子的胁迫效应。在温带地区林线地段夏季最热月温度一般在 10℃ 左右^[23],低于此温度树木由于热量亏损而导致不能生存。色季拉山生态站最热月平均温度为 9.23℃^[8],所处海拔高度为 3800m,而该区域林线分布海拔高度为 4320m,两地海拔相差 520m,可以大致推测出林线位置最热月平均温度为 6℃ 左右。色季拉山林线区域的低温,对幼苗、幼树的生长发育有更大的限制作用,造成林线区域有较高的幼苗、幼树死亡率。林线区域风向、地面积雪厚度也是决定更新苗成活率的关键因素。林线迎风向积雪较少,而背风向积雪厚度较高,可达 0.5~1.5m 之间,对幼树存活有利^[24]。冬季的寒冷干燥也可能是造成树木存活率低的原因,特别是冬末或初春季节,由于气温回升可使地上部分提前萌动生长,而根部还处在冻土中,导致树木生理性的干旱,这种损害对幼树的影响会更加明显^[25,26]。

Reference :

[1] Brow D G. Predicting vegetation at treeline using topography and biophysical disturbance variables. *Journal of Vegetation Science*, 1994, 5 :641—656.

[2] Kullman L. Tree limit stress and disturbance. A 25 years survey of geoeological change in the Scandes Mountains of Sweden. *Geografiska Annaler*, 1997, 79 :139—164.

[3] Wang R P, Zhang L, Fang J Y. Geographical differences in alpine timberline and its climatic interpretation in China. *Acta Geographica Sinica*, 2004, 59 (6) :871—879.

[4] The Integrated Survey Team of Qinghai Tibet Plateau of CAS. *Tibet forest*. Beijing : Science Press, 1985. 40—52.

[5] Ren Q S. Characteristic analysis of soil physical properties of *Abies georgei* var. *smithii* virgin forest in Tibet. *Scientia Silvae Sinicae*, 2002, 38 (3) :57—62.

[6] Wang J S, Yu S F. The growth status of *Abies georgei* var. *smithii* in southeast Tibet. *Forestry Science and Technology*, 2005, 30 (2) :14—16

[7] Ren Q S. Primary study on species diversity of community of *Abies georgei* var. *smithii* virgin forest in Tibet. *Chinese Journal of Ecology*, 2002, 21 (2) :67—70

[8] Wang J S, Wang W B, Pu Q. Soil hydrological functions of the main forests on Sejila hills in Tibet. *Journal of Northeast Forestry University*, 2005, 33 (2) :48—51.

[9] Liu H Y, Cao Y L, Tian J *et al.* Vegetation landscape of the alpine timberline on Mt. Wutai Shanxi Province. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27 (2) :263—269.

[10] Holtmeier F K. *Mountain timberline : ecology, patchiness and dynamics*. Dordrecht Boston London : Kluwer Academic Publishers, 2003.

[11] Jang H. *Study on Population Ecology of Picea asperat*. Beijing : Chinese Forestry Press, 1992. 8—25.

[12] Harper J L. *Population Biology of plant*. London : Academic Press, 1997.

[13] Harcombe P A. Tree life tables. *Bioscience*, 1987, 37 :557—565.

[14] Dai J H, Cui H T. A review on the studies of alpine timberline. *Scientia Geographica Sinica*, 1999, 19 (3) :243—249.

[15] Cui H T, Liu H Y, Dai J H. *Study on Mountain Ecology and Alpine Timberline*. Beijing : Science Press, 2005. 56—61.

[16] Li W H, Liao J G. Translated. *Physiological ecology of the alpine timberline*. Beijing : China Environmental Science Press, 1986. 15—23.

[17] Li B, Yang C, Lin P. *Ecology*. Beijing : Higher Education Press, 1999. 41—58.

[18] Kömer C. Rre-assessment of high elevation treeline position and the explanation. *Oecologia*, 1998, 115 :445—458.

[19] Rocherort RM ,Woodward A ,Peterson DL. Changes in sub-alpine tree distribution in western North America a review of climatic and other causal factors. Holocene ,1995 4 89 — 100.

[20] Hättenschwiler S ,Kömer C. Responses to recent climate warming of *Pinus sylvestris* and pinus cembna with their montane transition zone in the Swiss Alps. Journal of Vegetation Science ,1995 6 357 — 368.

[21] Sheng Z H ,Fang J Y ,Liu Z L ,Wu J. Structure and dynamics of *Abies fabri* population near the alpine timberline in Hailuo clough of Gongga Mountain. Acta Botanica Sinica ,2001 43 (12) 1288 — 1293.

[22] Wretten S D. Field and Laboratory Exercise in Ecology. New York :Edwar Arnod ,1980. 66 — 106.

[23] Körner C ,Larcher W. Plant life in cold climates. Plant and Temperature ,1988 42 25 — 57.

[24] Hateenschwiler S ,Smith W K. Seedling occurrence in alpine conifer :a case study from the Rocky Mountains ,USA. Acta Oecologia ,1999 20 219 — 224.

[25] Marchand PJ ,Chabot B. Winter water relations of treeline plant species on Mt. Washington. Arctic and Alpine Research ,1978 105 — 116.

[26] Jobbagy E G & Jackson R B. Global controls of forest line elevation in northern and southern hemispheres. Global Ecology & Biogeography 2000 9 : 253 — 268.

参考文献：

[3] 王襄平 ,张玲 ,方精云. 中国高山林线的分布高度与气候的关系. 地理学报 2004 59 (6) 871 ~ 879.

[4] 青藏高原综合科学考察队. 西藏森林. 北京 :科学出版社 ,1985. 40 ~ 52.

[5] 任青山. 西藏冷杉原始森林土壤物理性质特征分析. 林业科学 2002 38 (3) 57 ~ 62.

[6] 王景升 ,于淑芳. 藏东南急尖长苞冷杉生长状况研究. 林业科技 2005 30 (2) 14 ~ 16.

[7] 任青山. 西藏冷杉原始林群落物种多样性初步研究. 生态学杂志 2002 21 (2) 67—70

[8] 王景升 ,王文博 ,普琼. 西藏色季拉山主要林型土壤的水文功能. 东北林业大学学报 2005 33 (2) 48 ~ 51.

[9] 刘鸿雁 ,曹艳丽 ,田军 ,等. 山西五台山高山林线的植被景观. 植物生态学报 2003 27 (2) 263 ~ 269.

[10] 江洪. 云杉种群生态学. 北京 :中国林业出版社 ,1992. 8 ~ 25.

[14] 戴君虎 ,崔海亭. 国内外高山林线研究综述. 地理科学 ,1999 19 (3) 243 ~ 249.

[15] 崔海亭 ,刘鸿雁 ,戴君虎 ,等. 山地生态学与高山林线研究. 北京 :科学出版社 2005. 56 ~ 61.

[16] 李文华 ,廖俊国译. 高山林线生理生态学. 北京 :中国环境科学出版社 ,1986. 15 ~ 23.

[17] 李博 ,杨持 ,林鹏. 生态学. 北京 :高等教育出版社 ,1999. 41 ~ 58.

[21] 沈泽昊 ,方精云 ,刘增力 ,伍杰. 贡嘎山海螺沟林线附近峨眉冷杉种群的结构与动态. 植物学报 2001 43 (12) 1288 ~ 1293.