

白马雪山阴坡林线长苞冷杉 (*Abies georgei*) 种群结构特征

张桥英^{1,2}, 罗 鹏¹, 张运春¹, 石福孙¹, 易绍良¹, 吴 宁^{1,*}

(1. 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041; 2. 中山大学有害生物控制与资源利用国家重点实验室, 广州 510275)

摘要:长苞冷杉(*Abies georgei*)是青藏高原特有林线树种。对白马雪山阴坡海拔4 400 m以上林线0.8 hm²样地长苞冷杉种群进行每木调查,分析其种群结构、数量特征及空间分布格局。结果表明:(1)结构呈典型金字塔型,幼苗和幼树在种群中所占比重较大,表现为增长型种群,种群个体数随径级的增加而减少,密度为幼苗>幼树>成年树;(2)存活曲线接近Deevey-III型,高级级种群趋于稳定,种群具两个死亡高峰,低径级种群尤其幼苗死亡率高达90%,这是林线区的气候条件如低温、强光照、积雪及冬季冻害等综合作用的结果,种群另一死亡高峰出现于V~VI龄级,种内和种间对空间、光照和养分等生存因子的激烈竞争引起自疏,导致死亡率再度上升;(3)长苞冷杉种群各龄级空间点格局在不同尺度上表现为聚集、随机和均匀分布,以聚集分布为主,由于幼苗来源于种子库且依赖成年树的微生境,幼苗聚集强度和尺度都最大;各龄级关系密切,在不同尺度上表现出显著的相关性。

关键词:静态生命表;生存分析;空间点格局;种群生态;高山林线

文章编号:1000-0933(2008)01-0129-07 中图分类号:Q145,Q948,S718.5 文献标识码:A

Ecological characteristics of *Abies georgei* population at timberline on the north-facing slope of Baima Snow Mountain, Southwest China

ZHANG Qiao-Ying^{1,2}, LUO Peng¹, ZHANG Yun-Chun¹, SHI Fu-Sun¹, YI Shao-Liang¹, WU Ning^{1,*}

1 Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

2 State Key Laboratory of Biocontrol, Sun Yat-Sen University, Guangzhou 510275, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(1): 0129 ~ 0135.

Abstract: *Abies georgei* is one of the endemic trees at timberline on the Qinghai-Tibetan Plateau, but little research has been done about its timberline population. Understanding the ecological characteristics is necessary to understand its adaptation strategies and to probe into the causes and dynamics of timberline pattern in the eastern of Qinghai-Tibetan Plateau. One large sample plot was set up for field study at timberline above 4400 m on the north-facing slope of Baima Snow Mountain in the northwest of Yunnan Province, covering an area of 0.8 hm². Height, DBH (diameter at breast high) or root-collar diameter of seedlings and saplings, and position were recorded for each individual. The size and DBH

基金项目:中国科学院重要方向资助项目(KZCX2-YW-418);中国科学院知识创新重大资助项目(KZCX2-XB2-02);国家自然科学基金资助项目(40671181);国家自然科学基金重大资助项目(90511008)

收稿日期:2006-11-02; **修订日期:**2007-05-09

作者简介:张桥英(1976~),女,重庆万州人,博士,主要从事植物生态学研究. E-mail: zhangqy@cib.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wuning@cib.ac.cn

致谢:美国大自然保护协会德钦办公室为野外工作提供帮助,芬兰赫尔辛基大学的 Eshetu Yirdaw 教授润色英文摘要,特此致谢!

Foundation item: The project was financially supported by the Important Directional Project of Chinese Academy of Sciences (No. KZCX2-YW-418), key project of Chinese Academy of Sciences knowledge innovation program (No. KZCX2-XB2-02), National Natural Science Foundation of China (No. 40671181) and the key project of National Natural Science Foundation of China (No. 90511008)

Received date:2006-11-02; **Accepted date:**2007-05-09

Biography: ZHANG Qiao-Ying, Ph. D., mainly engaged in plant ecology. E-mail: zhangqy@cib.ac.cn

structure, static life table, survival rate, mortality and hazard rate, and spatial point pattern were further analyzed. The population showed a growing trend, with a large proportion of seedlings and saplings. Number of individuals decreased with increase of *DBH*, and the densities followed in the order: seedlings > saplings > trees. The survival curve can be described by Deevy-III. Mortality rate curve showed similar dynamics to hazard rate curve. The population had two distinct peaks of mortality: age I (seedlings, *DBH* = 0–5 cm) and age V–VI (*DBH* = 20–30 cm). The highest mortality rate of seedlings was due to severe climate at timberline such as low-temperature, high solar radiation and heavy snow. Physiological drought and frozen soil also harmed seedlings. As the saplings grew up, the interspecific and intraspecific competition for space, sunlight and nutrition became stronger and resulted in another mortality peak. Through SPPA (spatial point pattern analysis), individuals of all age-classes showed uniform, random or clumped distribution with the change of scales, however, they had mainly clumped distribution. Moreover, the relationships between individuals in different age-classes were all significantly correlated with each other. Coming from the soil seed bank, and facilitated by the microsites of tree islands, seedlings showed highest clumping intensity and scale.

Key Words: static life table; survival analysis; spatial point pattern; population ecology; alpine timberline

高山林线(Alpine timberline)是一类典型的生态交错带,代表陆地上最明显的受非生物因素控制的过渡带,因其特殊的结构和功能而对全球气候变化具有高度敏感性,成为高山生态学研究热点之一^[1~4]。青藏高原分布着世界上海拔最高的高山林线,但对这一区域林线种群生态学的研究相对较缺乏,迄今仅有少量报道^[5~8]。

长苞冷杉(*Abies georgei*)林是我国西南林区亚高山针叶林的重要组成部分,主要分布于川西、滇西北和西藏的昌都等地区^[9]。目前尚存的长苞冷杉原始林已较为零星。野外调查发现,在滇西北的白马雪山还分布有成片的天然林,是该区阴坡森林群落的建群种,也是阴坡林线区唯一的乔木树种。关于长苞冷杉的研究,仅见刘庆等^[10,11]从群落生态学的角度对其郁闭林群落特征以及林窗对更新的影响等方面的报道,对林线区的研究比较欠缺。本文以白马雪山阴坡林区长苞冷杉种群为研究对象,对种群结构、动态、空间分布等方面进行系统的分析,探讨林线区长苞冷杉种群的生态特征及其对环境的适应,丰富了青藏高原高山林线的研究内容,也是深入研究该区林线格局的基础。

1 样地概况及研究方法

1.1 样地概况

白马雪山自然保护区位于横断山脉中部,滇西北迪庆藏族自治州德钦县和维西县境内,地理坐标是北纬 27°24′~28°36′,东经 98°57′~99°25′之间,总面积 281 640 hm²。主峰扎拉雀尼海拔 5 429 m,平均海拔 4 000 m 以上,最低海拔 2 040 m,相对高差 3 389 m。处于低纬度高海拔地带,为寒温带山地季风气候,“立体”和季风两大气候特征显著,干湿季明显,雨量少而集中,气候随海拔的升高而变化,形成河谷温暖干燥、山地严寒的特点,自然景观垂直带谱十分明显。据德钦县城(海拔 3 485 m)气象数据:年平均气温 4.7℃,7 月份均温 11.7℃;1 月份均温 -3.1℃(参照气温直减率,研究地 4 410 m 的年均温约 -1.3℃,7 月份均温约 5.7℃,1 月份均温 -9.1℃)。降雪天数达 51 d;积雪天数达 50 d,积雪厚 52 cm。年平均降水 650.5 mm,无霜期 129 d^[12]。研究地点的主要土壤类型为山地棕色针叶林土,母质以花岗岩、石灰岩为主,土壤有机质积累多,呈酸性反应。

1.2 野外调查

野外工作于 2005 年 6 月中下旬进行。样地设置在白马雪山阴坡林线区(坡向为 NE28°,坡度为 18°),以海拔 4 410 m、北纬 28°26′57″、东经 98°59′40″为中心设置样方,根据样地实际情况,以垂直于坡向的方向和平行于坡向的方向设置样方面积为 100 m × 80 m,通过森林罗盘仪测量树木基部与中心点的方位角和高度角、测距仪测量树木与中心点的距离进行每木调查。结合种群生长状况,将所有高度 ≤ 50 cm 的长苞冷杉定义为幼苗,50 cm < 高度 ≤ 2 m 的定义为幼树, > 2 m 的为成年树。测量树高、胸径(对于 2 m 以下的幼树和幼苗测其基径)

和冠幅。在样地中随机设置四个 $5\text{m} \times 5\text{m}$ 的样方,调查灌木层物种组成、高度和盖度,并在其中设置 $1\text{m} \times 1\text{m}$ 小样方测定草本层高度和盖度。在样地中随机挖取 9 个土样带回实验室分析。

1.3 种群径级的确定

长苞冷杉木材坚硬,加上林线区植株矮小且侧枝较多,不易钻取木芯,因而种群结构采用径级代替龄级来分析。虽然龄级和径级有所不同,但在同一环境下同一树种的龄级和径级对环境的反应规律具有一致性^[13]。种群的径级结构以胸径大小为标准,0~5cm 为第 1 级,胸径每增加 5cm 径级增加 1 级,并绘制种群径级结构图。

1.4 生命表编制及曲线绘制

生命表也以径级代替龄级来编制。把径级从小到大的顺序视为时间顺序,第 1 径级对应第 I 龄级,第 2 径级对应第 II 龄级,以此类推,统计各径级株数并将数据标准化。以生命表为基础,以标准化存活数 l_x 为纵坐标、以径级相对的龄级为横坐标绘制存活曲线,以 q_x 、 K_x 为纵坐标、以径级相对的龄级为横坐标绘制死亡率曲线和消失率曲线。

1.5 格局分析

利用森林罗盘仪和超声波测距仪测量每棵长苞冷杉的方位角、高度角和距离,并转换为长苞冷杉的坐标。在判断长苞冷杉种群不同龄级分布格局时,用径级确定龄级,本研究分成上述幼苗、幼树和成年树 3 个龄级。格局分析采用在种群空间分布格局分析方面备受推崇的空间点格局分析法(SPPA,亦称 Ripley's K 系数法)^[14~16]。

2 研究结果

2.1 种群径级结构

长苞冷杉种群径级结构见图 1。种群径级分布呈倒-J 型,0~5cm 及 5~10cm 径级的长苞冷杉分别占 79% 和 9.4%,个体数随径级增加而急剧减少,胸径 30~35cm、40~45cm 分别仅 1 个。

2.2 种群静态生命表

在林线长苞冷杉种群中,幼苗的绝对数量占种群全部数量的 79%(表 1,图 1),表明其天然更新良好。但是,幼苗过渡到下一阶段的死亡率高达 88%,成为种群发育的第一个死亡高峰,也是整个过程中最高的死亡率(表 1)。生命期望值在龄级 IV 即胸径 15~20cm 的成年树阶段出现最高值。

2.3 存活曲线,死亡率曲线及消失率曲线

长苞冷杉种群存活曲线、死亡率和消失率曲线见图 2。根据 Deevey 的划分,存活曲线可以分为 3 种类型:Deevey-I 型,Deevey-II 型,Deevey-III 型曲线^[17]。从图 2(a)来看,白马雪山阴坡林线长苞冷杉种群的存活曲线更接近于 Deevey-III 型,表明幼苗的存活数呈直线下降趋势,大约只有 12% 的存活率,死亡率非常高,幼树死亡率明显下降,成年树的死亡率较低而且稳定。如图 2(b)所示,长苞冷杉的死亡率曲线和消失率曲线变化趋势基本一致。死亡率和消失率都出现两个高峰期。第一个高峰期出现在第 I 龄级,死亡率高达 88%;第二个死亡高峰期处于第 V 龄级向第 VI 龄级过渡阶段。

2.4 种群各龄级分布格局

图 3 表示的是长苞冷杉 3 个龄级的个体在 $100\text{m} \times 80\text{m}$ 样地中的分布点图。由图可见,各龄级密度有一定差别,其中幼苗(图 3 a)的密度为 $318 \text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$,幼树(图 3 b)为 $130 \text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$,成年树(图 3 c)为 $98 \text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。密度顺序是幼苗 > 幼树 > 成年树。从图上看,各龄级均呈集群分布,但单从图 4 看不出这种分布与尺度的关系。

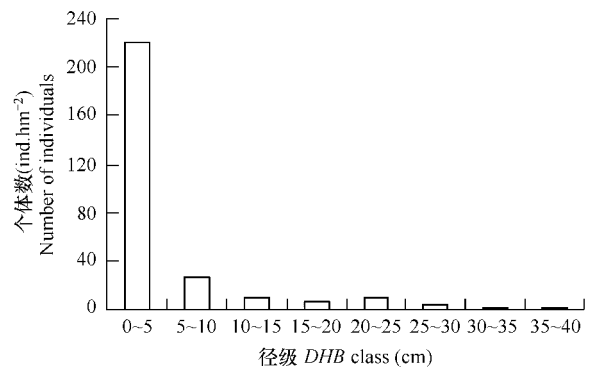


图 1 白马雪山阴坡长苞冷杉林线种群径级结构

Fig. 1 Histogram of DBH classes of *Abies georgei* population at timberline of north-facing slope in Baima Snow Mountain

长苞冷杉 3 个龄级的点格局分析结果见图 4。图中实线为用实际数据计算的 $\hat{H}(t)$, 虚线为拟合的上下包迹线, 包迹线即为置信水平, 当 $\hat{H}(t)$ 值大于上包迹线值时, 说明个体显著偏离随机分布, 呈集群分布; 当 $\hat{H}(t)$ 值小于下包迹线值时, 说明个体也显著偏离随机分布, 但呈均匀分布。分析时取 t 的间隔为 5m, t 的最大值为样地最短边长的一半即 40m。图的 x 轴坐标 t 用空间距离 (m) 直接表示, 图 4 (a) ~ 图 4 (c) 分别为幼苗、幼树和成年树的格局分析结果。白马雪山阴坡林线长苞冷杉种群 3 个龄级的空间格局以聚集型为主, 幼苗的聚集强度大于幼树和成年树。对于长苞冷杉幼苗, 在其小于 30m 的尺度内为显著的集群分布, 在 30 ~ 32m 尺度内为随机分布, 当尺度大于 32m 时, 则为均匀分布; 对于幼树, 尺度在小于 25m 时, 呈显著的聚集分布, 尺度在 25 ~ 30m 时, 其为随机分布, 尺度大于 30m 时变为均匀分布; 对于长苞冷杉成年树, 在尺度小于 29m 时呈显著的集群分布, 当尺度大于 29m 时则呈随机分布。

表 1 白马雪山阴坡林线长苞冷杉种群静态生命表

Table 1 The static life table of *Abies georgei* at timberline of north-facing slope in Baima Snow Mountain

龄级 Age class	径级 DBH class	a_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	S_x	K_x
I	0 ~ 5	177	1000.00	881.36	0.88	559.32	765.54	0.77	0.12	2.13
II	5 ~ 10	21	118.64	73.45	0.62	81.92	206.21	1.74	0.38	0.97
III	10 ~ 15	8	45.20	16.95	0.38	36.72	124.29	2.75	0.63	0.47
IV	15 ~ 20	5	28.25	-16.95	-0.60	36.72	87.57	3.10	1.60	-0.47
V	20 ~ 25	8	45.20	28.25	0.63	31.07	50.85	1.13	0.38	0.98
VI	25 ~ 30	3	16.95	11.30	0.67	11.30	19.77	1.17	0.33	1.10
VII	30 ~ 35	1	5.65	0.00	0.00	5.65	8.47	1.50	1.00	0.00
VIII	35 ~ 40	1	5.65	5.65	1.00	2.82	2.82	0.50	0.00	1.00

x : 单位时间的龄级中值 (此处为径级中值, 单位为 cm); Δx : 龄级宽度 (此处为径级宽度, 单位为 cm, 根据长苞冷杉种群的生物学特性, 龄级宽度划分标准以 5cm 为一龄级); a_x : 在 x 龄级内现存的个体数; l_x : 在 x 龄级开始时的标准化存活个体数 (以 1000 为基数), $l_x = a_x/a_0 (1000)$; d_x : 从 x 到 $x+1$ 间隔期内标准化死亡数, $d_x = a_x - a_{x+1}$; q_x : 从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间个体死亡率, $q_x = d_x/l_x$; L_x : 从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间平均存活的个体数, $L_x = (l_x + l_{x+1})/2$; T_x : x 龄级及其以上各龄级存活的个体总数, $T_x = (L_x + e_x)$; e_x : 进入 x 龄级个体的生命期望寿命, $e_x = T_x/l_x$; S_x : 存活率, 即 $x+1$ 期存活个体数与 x 期存活个体数之比, $S_x = l_{x+1}/l_x$; K_x : 致死力或消失率, 即从 x 到 $x+1$ 期受到的阻力, $K_x = \ln(l_x) - \ln(l_{x+1})$

x : Midpoint age (here as midpoint DBH, cm); Δx : Width of age (here as width of DBH, cm); a_x : Number of survival individuals; l_x : Proportion individuals surviving from the beginning to age x , $l_x = a_x/a_0 \times 1000$; d_x : Number of dead individuals from age x to $x+1$, $d_x = a_x - a_{x+1}$; q_x : Mortality rate from x to $x+1$, $q_x = d_x/l_x$; L_x : Mean number of survival individuals from age x to $x+1$, $L_x = (l_x + l_{x+1})/2$; T_x : Total number of survival individuals from age x , $T_x = (L_x + e_x)$; e_x : Life expectancy at age x , $e_x = T_x/l_x$; S_x : Age-specific survival, $S_x = l_{x+1}/l_x$; K_x : Age specific mortality, $K_x = \ln(l_x) - \ln(l_{x+1})$

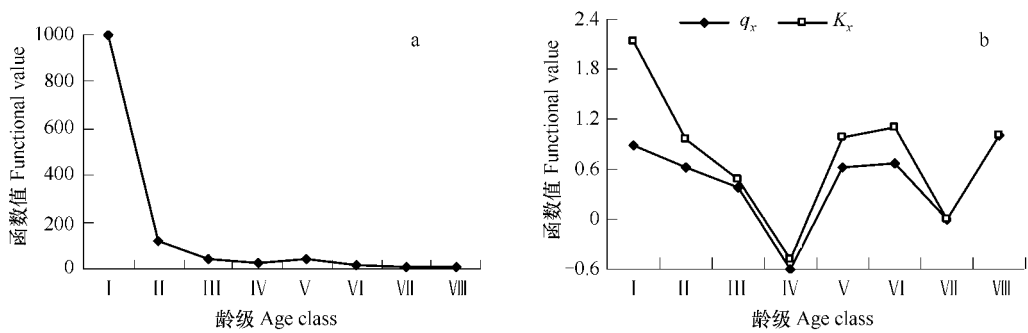


图 2 阴坡林线长苞冷杉种群存活曲线(a)、死亡率(q_x)曲线及消失率(K_x)曲线(b)

Fig. 2 Survival curve (a), mortality rate (q_x) and hazard rate (K_x) (b) of *Abies georgei* population at timberline of north-facing slope in Baima Snow Mountain

2.5 种群各龄级间的关系

长苞冷杉 3 个龄级间的相互关系分析结果见图 5, 图的结构与图 4 相似, 实线为实测的 $\hat{H}_{12}(t)$ 值, 虚线为

拟合的上下包迹线。图 5 (a) 为幼苗和幼树之间的关系图, 图 5 (b) 为幼苗和成年树之间的关系图, (c) 为幼树和成年树之间的关系图。由图 5 可知, 长苞冷杉各个龄级相互之间的关系非常相似, 都包括了正相关和负相关, 而且几乎在所有尺度下都具有显著的关联性。表明长苞冷杉种群不同年龄的个体之间不仅存在着竞争, 同时也对环境条件的要求具有一致性。

幼苗和幼树在尺度为 0 ~ 28m 之间两者的关系为显著的正相关, 在 29 ~ 30m 之间相关性不显著, 而大于 30m 时, 二者的关系变为显著的负相关; 幼苗和成年树的关系与幼苗和幼树的关系非常相似, 在尺度为 0 ~ 29m 之间两者的关系为显著的正相关, 在 29 ~ 32m 之间相关性不显著, 而大于 32m 时二者表现为显著的负相关; 对于幼树和成年树的关系, 与前面两种略有不同, 主要表现在出现显著正相关或显著负相关的尺度不一样, 在尺度为 0 ~ 25m 之间两者的关系为显著的正相关, 在 25 ~ 31m 之间相关性不显著, 而大于 31m 时二者表现为显著的负相关。由此不难发现, 林线区长苞冷杉幼苗、幼树和成年树之间的关系都比较密切, 其中幼苗与幼树、幼苗与成年树之间的关联强度大于幼树与成年树之间的关联强度。

3 讨论

白马雪山阴坡林线长苞冷杉种群结构虽表现为增长型, 但幼苗死亡率高达 90% (表 1), 生存分析表明存活曲线为 Deevey-III 型 (图 2a)。长苞冷杉种群死亡最高峰出现在幼苗阶段。树线生境中, 多年生乔木的存活很大程度上由冬季气候条件如风力风向、温度及积雪厚度等决定^[18]。本文研究的林线地段海拔在 4400m 以上, 最热月 7 月均温仅 6℃ 左右, 低于 Körner 等认为的 10℃ 生长下限^[3], 幼苗存活降低。另外, 冬季寒冷造成

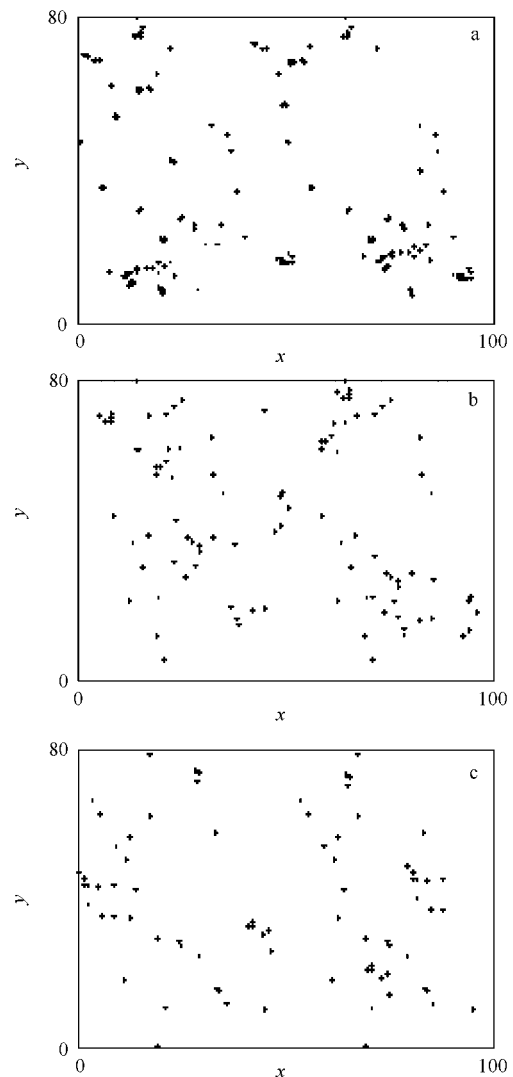


图 3 长苞冷杉各龄级个体在样方中的分布点图

Fig. 3 Point pattern of individuals for different age classes of *Abies georgei*

a. 幼苗 Seedlings, b. 幼树 Saplings, c. 成年树 Trees

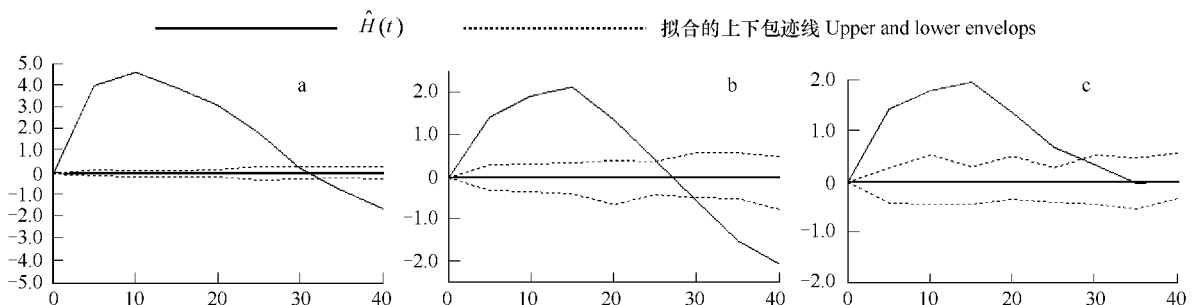


图 4 长苞冷杉各龄级点格局分析结果图

Fig. 4 Point pattern analysis for three age classes of *Abies georgei* at timberline of Baima Snow Mountain

a. 幼苗 Seedlings, b. 幼树 Saplings, c. 成年树 Trees

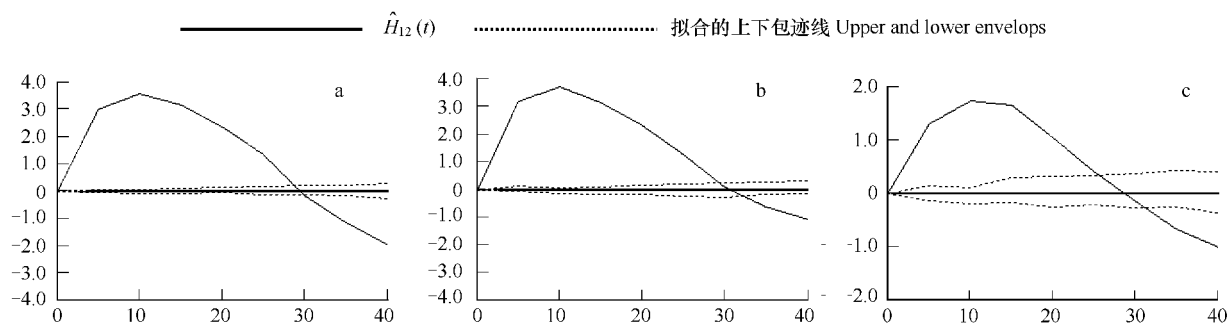


图5 长苞冷杉各龄级间关系的点格局分析

Fig. 5 Point pattern analysis of paired age-class associations of *Abies georgei* at timberline of Baima Snow Mountain

a. 幼苗-幼树 Seedlings-saplings, b. 幼苗-成年树 Seedlings-trees, c. 幼树-成年树 Saplings-trees

的干燥也可能是导致树木死亡率增加的原因^[19,20]。耐受性远低于成年树的长苞冷杉幼苗在经历了多个因素综合作用形成的环境筛之后,近90%的幼苗都被淘汰掉,剩下的幼树在龄级IV以前能稳定地存活。由于野外调查获取的仅为种群动态变化过程中的一个特定时间的数据,所以死亡率出现负值,体现种群在这一阶段出现数量波动。生命期望值在龄级IV即胸径15~20cm的中树阶段出现最高值(表1),说明幼苗和幼树在经历恶劣的环境选择后长成中树,则有最高的生命期望寿命。自V~VI龄级,长苞冷杉处于青壮年期,个体对营养空间的需求不断增大,另外这一阶段种群个体高度与杜鹃(*Rhododendron* spp.)灌丛的高度相当,种内和种间对各生态因子空前激烈的竞争导致了强烈的自疏和他疏过程,死亡率再度上升;此后,进入冠层的个体生存条件明显改善,死亡率降低。但由于林线附近气候严酷且波动频繁,导致死亡率波动明显,种群逐渐削弱,本研究中,只有极个别个体能存活到VII、VIII龄级。

由于所研究的长苞冷杉为天然林,所收集的数据是同一时期长苞冷杉种群所有个体的数据,并且在用空间代替时间的方法来研究长苞冷杉种群动态时,调查所得的数据并非完全满足编制生命表的3个假设,因此在生命表的编制中出现了死亡率为负值的情况(表1),对于这种现象的出现,Wratten等^[21]认为“生命表分析中产生的一些负的 d_x 值,与数学假设技术不符,但仍能提供有用的生态学记录,即表明种群并非静止不动,而是在迅速发展或衰落之中”。本研究在第IV龄级 d_x 、 q_x 和 K_x 值出现负值,反映在第IV和V龄级种群数量出现一定波动。

在白马雪山阴坡林线区,长苞冷杉种群各龄级的空间格局在不同尺度上表现为聚集、随机和均匀分布(除成年树),以聚集分布为主(图4);各龄级关系密切,在不同尺度上表现出显著的相关性,且幼苗与另外两个龄级的关联性最大(图5)。树种在不同发育阶段、不同年龄级会表现不同的空间格局,这与森林群落的自然稀疏过程、干扰格局以及环境的变化有密切关系^[15,22]。在研究区,长苞冷杉种群未曾受到火及病虫害等干扰,因此各龄级格局的差异主要与种群的生物学特性相关。种群幼苗聚集尺度和聚集强度都最大,主要由于林线区幼苗来自土壤种子库,而长苞冷杉球果多分布于成年树周围,而且在林线区恶劣的自然条件下幼苗的生长也依赖于成年树为其创造的林下生境^[23],以减少强光、霜冻等不利因素的威胁,由此也不难理解幼苗与幼树、成年树间密切的关系,而幼苗一旦经历环境的选择长成幼树,其适应能力相对增强,与成年树的关系也逐渐由依赖转为竞争,且由于自疏或他疏过程,二者的聚集强度和关联性都有所下降。

References:

- [1] Tranquillini W. Physiological ecology of alpine timberline. Berlin: Springer-Verlag, 1979, 1—2.
- [2] Lloyd A H, Graumlich L J. Holocene dynamics of treeline forests in the Sierra Nevada. Ecology, 1997, 78: 1199—1210.
- [3] Körner C. Alpine Plant Life-Functional plant of ecology of high mountain ecosystem. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 1999.
- [4] Körner C. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. Oecologia, 1998, 115(4): 445—459.
- [5] Cheng W, Luo P, Wu N. Ecological characteristics of Minjiang Fir (*Abies faxoniana*) population near timberline on upper Minjiang River. Chin J

- Appl Environ Biol, 2005, 11(3): 300—303.
- [6] Cheng W, Wu N, Luo P. Survival analysis of *Abies Faxoniana* population near timberline on the upper Minjiang River. Acta Phyt Sin, 2005, 29(3): 349—353.
- [7] Chen W N, Wu N, Luo P. Species diversity and arbor population distribution pattern of *Sabina przewalskii* community in the forest-grassland ecotone in the watershed of upper Minjiang River. Chin J Appl Environ Biol, 2003, 9(3): 221—225.
- [8] Shen Z H, Fang J Y, Liu Z L, et al. Structure and Dynamics of *Abies fabri* population near the alpine timberline in Hailuo Clough of Gongga Mountain. Acta Bot Sin, 2001, 43(12): 1288—1293.
- [9] Editorial committee of Vegetation of China. *Vegetation of China*. Beijing: Science Press, 1980. 185—186.
- [10] Liu Q, Wu Y, He H, et al. Community characteristics of *Abies georgei* forest on the western slope of Baima Snow Mountain in Northwestern Yunnan. J Chongqing Normal Univ (Nat Sci), 2001, 18(3): 9—14.
- [11] Liu Q. The effects of gap size and within gap position on the survival and growth of naturally regenerated *Abies georgei* seedlings. Acta Phyt Sin, 2004, 28(2): 204—209.
- [12] Forestry department of Yunnan province. Baima Snow Mountain National Nature Reserve. Kunming: Yunnan Minority Press, 2003.
- [13] Frost I, Rydin H. Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed *Quercus rubur* in two spruce-dominated forests. Ecoscience, 2000, 7: 38—44.
- [14] Getis A, Franklin J. Second-order neighborhood analysis of mapped point patterns. Ecology, 1987, 68(3): 473—477.
- [15] Zhang J T, Meng D P. Spatial pattern analysis of individuals in different age-class of *Larix principis-rupprechtii* in Luya Mountain Reserve, Shanxi, China. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(1): 35—40.
- [16] Li M H, He F H, Liu Y, et al. Spatial distribution pattern of three individuals in the Schrenk spruce forest, northwest China. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(5): 1000—1006.
- [17] Jiang H. Population Ecology of Spruce. Beijing: Chinese Forestry Press, 1992. 8—32.
- [18] Lavoie C, Payette S. Black spruce growth forms as a record of a changing winter environment at tree line, Qu bec, Canada. Arct Alp Res, 1992, 24: 40—49.
- [19] Marchand P J, Chabot B F. Winter water relations of tree-line plant species on Mt. Washington. Arct Alp Res, 1978, 10: 105—116.
- [20] Wu N, Liu Z G. Probing into the causes of geographical pattern of subalpine vegetation on the eastern Qinghai-Tibetan Plateau. Chin J Appl Environ Biol, 1998, 4(3): 290—297.
- [21] Wratten S D. Field and laboratory exercises in ecology. Edward Arnold, 1980.
- [22] Greig-Smith P. Quantitative plant ecology. London: Blackwell, 1983, 21—36.
- [23] Matthew J G, William S K, Catherine R A. Conifer seedling distribution and survival in an alpine-treeline ecotone. Plant Ecology, 2002, 162: 157—168.

参考文献:

- [5] 程伟, 罗鹏, 吴宁. 岷江上游林线附近岷江冷杉种群的生态学特点. 应用与环境生物学报, 2005, 11(3): 300—303.
- [6] 程伟, 吴宁, 罗鹏. 岷江上游林线附近岷江冷杉种群的生存分析. 植物生态学报, 2005, 29(3): 349—353.
- [7] 陈文年, 吴宁, 罗鹏. 岷江上游林草交错带祁连山圆柏群落的物种多样性及乔木种群的分布格局. 应用与环境生物学报, 2003, 9(3): 221—225.
- [8] 沈泽昊, 方精云, 刘增力, 等. 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.
- [9] 中国植被编辑委员会. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1980. 185—186.
- [10] 刘庆, 吴彦, 何海, 等. 滇西北白马雪山西坡长苞冷杉林群落特征的研究. 重庆师范学院学报(自然科学版). 2001, 18(3): 9—14.
- [11] 刘庆. 林窗对长苞冷杉自然更新幼苗存活和生长的影响. 植物生态学报, 2004, 28(2): 204—209.
- [12] 云南省林业厅编著. 白马雪山国家级自然保护区. 昆明: 云南民族出版社, 2003.
- [15] 张金屯, 孟东平. 芦芽山华北落叶松林不同龄级立木的点格局分析. 生态学报, 2004, 24(1): 35—40.
- [16] 李明辉, 何风华, 刘云, 等. 天山云杉种群空间格局与动态. 生态学报, 2005, 25(5): 1000—1006.
- [17] 江洪. 云杉种群生态学. 北京: 中国林业出版社, 1992. 8—32.
- [20] 吴宁, 刘照光. 青藏高原东部亚高山森林草甸植被地理格局的成因探讨. 应用与环境生物学报, 1998, 4(3): 290—297.