

晶不聚集在气孔下腔,即气孔不是盐分泌的主要结构,并指出盐腺是分泌盐分的主要部位^[20]。本文结果显示的日间植物对盐分分泌趋势呈下降趋势,与蒸腾作用的双峰曲线未显示一致性。即排出植物水分的气孔,不承担主要排出盐分的功能。(4) Pollak 研究报道,在潮湿大气环境下獐毛(*Aeluropus*)对盐分的分泌作用比干燥大气环境下要高。盐分泌的最适环境是较低的外界盐浓度及高的大气湿度^[21]。本文亦呈现出柽柳盐分分泌日变化与大气湿度很好的正相关性。其原因在于:离子需要先溶解于水才能被分泌,而土壤盐分及大气干燥可引起水分胁迫环境,造成盐分分泌效率的降低^[16]。一方面大气水分可稀释盐分分泌液,增加植物体内外盐分浓度梯度,同时减少由于盐分在叶片上沉积对盐腺帽细胞分泌盐分的阻碍作用。此外叶片还可以从潮湿的空气中吸收水分,间接影响与水分一起通过盐腺带出的离子数量。以上证据进一步证实了光照间接影响盐分的分泌过程,而大气湿度和盐分分泌作用的关系密切。由于柽柳生长处于干旱、高温及盐碱环境下,其生存环境的大气湿度便成为调节水分活动的主要信号之一,直接参与并影响了柽柳盐分分泌过程。

盐腺的分泌作用还受到植物种类以及盐腺对不同离子的选择性影响,表现出对盐分不同的耐受能力^[22]。Rozema 报道海乳草,补血草属,大米草属 3 种盐生植物对不同离子的分泌数量有其各自的特点,如海乳草(*Glaux maritima*) $\text{Na} > \text{K} > \text{Ca}$, 补血草属(*limmonium vulgare*) $\text{Na} > \text{K} > \text{Ca}$, 大米草(*Spartina anglica*) $\text{Na} > \text{K} > \text{Ca}$ 。并指出泌盐植物盐腺可以排出吸收过剩的离子特别是 Na^+ 、 Cl^- ^[23]。生长于阴离子以 SO_4^{2-} 居多,阳离子以 Na^+ 为主的盐土环境的琵琶柴盐腺表现出对于盐分离子 Cl^- 、 SO_4^{2-} 与 Na^+ 的分泌作用强于其它矿质离子的特点^[19]。本文显示柽柳也生活在阳离子以 Na^+ 为主,阴离子以 SO_4^{2-} 为主中盐渍土壤环境,对这两种离子的吸收和累积量也高于其它离子。但柽柳对不同离子的分泌率却存在明显的差异,表现为 $\text{Na} > \text{Cl} > \text{S} > \text{K} > \text{Ca} > \text{Mg}$, 这种对于 Na^+ 的分泌率高于其它阳离子的特点,可能与其植物体内含钠量较高有关;但其对 SO_4^{2-} 及 Cl^- 的分泌作用与此不同,表现为虽然植物体内含硫量高于含氯量,但对 SO_4^{2-} 分泌量却远低于 Cl^- 。柽柳体内硫的含量高于大量元素如钙,镁,甚至钾元素,含量仅次于钠元素。柽柳这种对硫元素的低分泌和高累积现象暗示,柽柳具有喜硫特性。该实验地区的柽柳适应极度干旱及盐碱环境,这与生长于盐沼湿地的泌盐植物有明显不同。这种对硫积累和分布的特殊性很可能使其具有特殊的对于干旱盐碱的适应性。相对叶片含盐量,柽柳对全天对 Cl^- 的分泌量达到叶片含盐量的 31.1%,是 Na^+ 的 5 倍,明显高于其它离子。在盐碱环境下, Cl^- 对某些植物的伤害作用比 Na^+ 严重^[24]。在高盐环境下,海榄雌(*Avicennia germinans*)对 Cl^- 的分泌率强于 Na^+ ,使得 Cl^- 在叶组织聚集量明显低于 Na^+ ^[25]。也许正因为柽柳盐腺这种对 Cl^- 微量元素较强的分泌作用,才使得它在植物体内维持低浓度,避免由于含量过高对功能组织的伤害。即柽柳对某种离子的分泌量与其在叶片的含量不成绝对的正比例关系,而是呈现出明显的选择性分泌特点。由于非选择性分泌使泌盐植物营养失去平衡,对植物有害。因此柽柳盐腺的这种对不同离子的强选择性分泌特点,在有效排出过量的盐分离子,维持植物体内矿质营养平衡,适应盐渍生境方面具有积极的意义。

尽管盐生植物仅占陆地植物的 2% 左右,但它们存在于约 1/3 的植物科中,具有广泛的多样性。虽然它们的起源各不相同,但均呈现出渗透适应性^[26]。本文结果显示出柽柳蒸腾作用在气温及光照最强时有降低现象。尽管在白天光照和蒸腾强度都呈现出规律的变化,但植物含水量却基本保持恒定。说明暴露在干旱、高温、强光照环境下的柽柳,可以通过减小气孔开度降低蒸腾从而减少体内水分的散失;而高盐环境下植物叶片中较高的钠离子浓度可以降低渗透势,对渗透调节功能有一定的贡献^[27]。这可能是柽柳植物维持相对稳定含水量的主要原因。同时柽柳体内各种元素含量在日间也保持相对稳定,未受到外界环境变化的明显影响。表明柽柳可以从水分、盐分的吸收、运输及排出方面来调节体内的水盐分平衡,以适应干旱盐渍化的环境。

References:

- [1] Liu Y C, Chang H C. Water source utilize and environment in arid area. Lanzhou: Gansu Science Press, 1992: 99-102.
- [2] Zhang L B, Song R R, Wu X. Salt tolerance capability of *Tamarix chinensis* and the effects on the improvement of coastal saline soil. Journal of Anhui Agricultural Sciences. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2008, 36(13): 5424-5426.

- [3] Marcum K B, Sharon J A and Engelke M C. Salt gland ion secretion: a salinity tolerance mechanism among five zoysiagrass species. *Crop Science*, 1998, 38(3):806-810.
- [4] Naidoo G, Naidoo Y. Salt tolerance in *Sporobolus virginicus*: the importance of ion relations and salt secretion. *Flora*, 1998, 193(5):337-344.
- [5] Barhoumi Z, Djebali W, Smaoui A, Chaïbi W and Abdely C. Contribution of NaCl excretion to salt resistance of *Aeluropus litoralis* (Willd) Parl. *Journal of Plant Physiology*, 2007, 164(7):842-850.
- [6] Marcum K B, Pessaraki M. Salinity tolerance and salt gland excretion efficiency of bermudagrass turf cultivars. *Crop Science*, 2006, 46(6):2571-2574.
- [7] Marcum K B, Murdoch C L. Salinity tolerance mechanisms of six C_4 turfgrasses. *American Society for Horticultural Science*, 1994, 119(4):779-784.
- [8] Hagemeyer J, Waisel Y. Excretion of ions (Cd^{2+} , Li^+ , Na^+ and Cl^-) by *Tamarix aphylla*. *Physiologia Plantarum*, 1988, 73(4):541-546.
- [9] Manousaki E, Kadukova J, Papadantonakis N, Kalogerakis N. Phytoextraction and phytoexcretion of Cd by the leaves of *Tamarix smyrnensis* growing on contaminated non-saline and saline soils. *Environmental Research*, 2008, 106(3):326-332.
- [10] Dschida W J, Platt-Aloia K A, Thomson W W. Epidermal peels of *Avicennia germinans* (L.) Srearn: A useful system to study the function of salt glands. *Annals of Botany*, 1992, 70(6):501-509.
- [11] Levitt J. Responses of plants to environmental stress (Vol. II). water radiation, salt and other stress. New York: Academic Press, 1980:395-405.
- [12] Liu F J. Changes of transpiration rate in poplar leaves in situ and in vitro. *Plant Physiology Communications*, 1990, 26(1):57-59.
- [13] Li You-Kai. Soil agriculture chemistry analysis. Beijing: China Science Press, 1984:272-281.
- [14] Zhao K F, Li J. Effect of salinity on the contents of osmotic of monocotyledonous halophytes and their condition to osmotic adjustment. *Acta Botanica Sinica*, 1999, 41(12):1287-1292.
- [15] Ball M C. Salinity tolerance in the Mangroves *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina* I. water use in relation to growth, carbon partitioning and salt balance. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1988, 15(5):447-464.
- [16] Ramadan T. Ecophysiology of salt excretion in the xero-halophyte *Reaumuria hirtella*. *New Phytologist*, 1998, 139(2):273-281.
- [17] Hill A E, Hill B S. The limonium salt glands, a biophysical and structural study. *International Review of Cytology*, 1973, 35:299-319.
- [18] Scholander P F, Hammel H T, Hemmingsen E and W. Garey. Salt balance in mangroves. *Plant Physiology*, 1962, 37(6):722-729.
- [19] Chen Y, Wang H, Zhang F S, Xi J B, Jia H X. Ions secretion in wild *Reaumuria soongorica* under natural saline-alkali conditions. *Acta Pedologica Sinica*, 2004, 41(5):774-779.
- [20] Melissa A, Fitzgerald, David A. Evidence that abaxial leaf glands are the sites of salt secretion in leaves of the mangrove *Avicennia Marina* (Forsk.) Vierh. *New Phytologist*, 1992, 120(1):1-7.
- [21] Pollak G, Waisel Y. Ecophysiology of salt excretion in *Aeluropus litoralis* (Graminae). *Physiologia Plantarum*, 1979, 47(3):177-184.
- [22] Marcum K B, Pessaraki M, Kopec D M. Relative salinity tolerance of 21 turf-type desert saltgrasses compared to bermudagrass. *HortScience*, 2005, 40(3):827-829.
- [23] Rozema J, Gude H. An ecophysiological study of the salt secretion of four halophytes. *New Phytologist*, 1981, 89(2):201-217.
- [24] Shi G W, Song J, Gao B, Yang Q, Yang Q, Fan H, Wang B S, Zhao K F. The comparison on seedling emergence and salt tolerance of *Suaeda salsa* L. from different habitats. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(1):138-143.
- [25] Suárez N, Medina E. Salinity effects on leaf ion composition and salt secretion rate in *Avicennia germinans* (L.). *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 2008, 20(2):131-140.
- [26] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59:651-681.
- [27] Vasquez E A, Glenn E P, Guntenspergen G R, Brown J J and Nelson S G. Salt tolerance and osmotic adjustment of *Spartina alterniflora* (Poaceae) and the invasive M haplotype of *Phragmites australis* (Poaceae) along a salinity gradient. *American Journal of Botany*, 2006, 93(12):1784-1790.

参考文献:

- [1] 刘亚传, 常厚春. 干旱地区水资源利用与环境. 兰州: 甘肃科学出版社, 1992:99-102.
- [2] 张立宾, 宋日荣, 吴霞. 怪柳的耐盐能力及其对滨海盐渍土的改良效果研究. *安徽农业科学*, 2008, 36(13):5424-5426.
- [12] 刘奉觉. 杨树叶片蒸腾速率变化. *植物生理学通讯*, 1990, 26(1):57-59.
- [13] 李酉开. 土壤农业化学分析. 北京: 中国科学出版社, 1984:272-286.
- [14] 赵可夫, 李军. 盐浓度对3种单子叶盐生植物渗透调节剂及其在渗透调节中贡献的影响. *植物学报*, 1999, 41(12):1287-1292.
- [19] 陈阳, 王贺, 张福锁, 郝金标, 贾恢先. 盐渍生境下野生琵琶柴盐分分布及泌盐特点. *土壤学报*, 2004, 41(5):774-779.
- [24] 史功伟, 宋杰, 高奔, 杨青, 范海, 王宝山, 赵可夫. 不同生境盐地碱蓬出苗及幼苗抗盐性比较. *生态学报*, 2009, 29(1):138-143.

太白山林线附近太白红杉种群的生态特征

段仁燕^{1,2}, 王孝安², 黄敏毅¹, 王志高¹, 吴甘霖¹

(1. 安庆师范学院生命科学系, 安徽 安庆 246011; 2. 陕西师范大学生命科学院, 西安 710062)

摘要:高山林线对外界环境的变化和干扰异常敏感, 已成为全球气候变化研究的热点。太白红杉(*Larix chinensis*)是太白山的高山林线树种, 对高海拔生态环境的保护起着重要的作用。在太白山林线附近采用样方调查的方法, 对太白红杉种群的生态特征进行了研究, 结果表明: (1) 林线附近不同海拔区域, 种群的平均基径、平均胸径、平均树高等基本特征随着海拔的升高明显降低。(2) 太白红杉的胸径与年龄存在着较明显的回归关系, 而树高与年龄相关性较低。随着海拔的升高, 回归方程的拟合优度呈下降趋势。(3) 林线附近不同海拔区域, 太白红杉种群的径级结构与年龄结构均存在一定的波动。表明该区域存在着波形的更新, 可能与太白红杉的年龄结构受外界环境的影响较大有关。(4) 太白红杉种群各龄级的空间格局基本上是聚集型。随着取样尺度的增加, 聚集强度呈增加的趋势。随年龄增加, 种群分布由聚集型向随机型过渡, 聚集强度减弱。

关键词:高山林线; 径级结构; 年龄结构; 空间分布

Ecological characteristics of *Larix chinensis* population near timberline on Taibai Mountain in China

DUAN Renyan^{1,2}, WANG Xiaolan², HUANG Minyi¹, WANG Zhigao¹, WU Ganlin¹

1 Department of Life Science, Anqing Teachers College, Anqing, Anhui 246011, China

2 College of Life Science, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China

Abstract: Because alpine timberline is a kind of ecotones which is highly sensitive to disturbances and environmental changes, it has become a major focus of global climate change research. *Larix chinensis* is a timberline trees species on Mt. Taibai in the Qinling Mountains. It is densely distributed on Mt. Taibai and plays an important role in environmental protection in the high altitude zone. The forest near timberline was divided into three transects, i. e., below timberline, at timberline and at tree line. Regression equations between *DBH*(diameter at breast height) and age were established in the three transects, and ages of other trees were calculated. The results indicated that: (1) There were significant differences in most of investigated characteristics, such as average diameter at stem base, average *DBH* and average height, between different altitudes near timberline ($P < 0.05$). These characteristics decreased with the increase of altitude. (2) The regression equations between age and *DBH* of trees in the three transects were statistically significant ($P < 0.05$), but the relationships between age and *DBH* of height of tree were poor. (3) Multi-modal age distribution was found in the three transects. We propose that limiting environmental factors, e. g. temperature, play an important role in determining the age structure of *L. chinensis* populations near timberline; (4) Most individuals of different age classes had a clumped distribution at different scales. With the increase of population age, the distribution pattern had a trend from clustering to random, and the clustering intensity decreased somewhat.

Key Words: alpine timberline; *DBH* structure; age structure; spatial distribution

高山林线是森林和高山冻原带之间包括树岛(tree island)和矮曲林的生态过渡带^[1]。由于它对气候变化

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30470324)

收稿日期: 2008-10-07; 修订日期: 2009-05-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: renyanduan@yahoo.com

和人类活动影响比较敏感,近几年来已经成为全球变化的研究热点之一^[2-3]。林线树种对分布边界极端环境的形态、结构、生理和生态适应一直是引人关注的课题,而研究林线附近种群的生态特征,对阐明森林的形成、群落稳定性与演替规律、种群生态特性和更新策略具有极为重要的意义^[4-5]。关于林线附近种群生态学方面的研究,国外学者已经进行了较多报道。如 Kajimoto 等^[6]研究发现林线附近幼苗的更新与气候变化密切相关;Tanaka 等^[7]研究表明离散的极端干扰事件会造成年龄结构的波动。国内对高山林线的研究相对较少,沈泽昊等^[5]研究了贡嘎山海螺沟林线附近峨眉冷杉(*Abies fabri*)种群的结构与动态;程伟等^[8]研究了岷江上游林线附近岷江冷杉(*A. faxoniana*)种群的生态学特点;张桥英等^[9]研究了白马雪山阳坡林线方枝柏(*Sabina saltuaria*)种群的生态特征;任青山等^[10]研究了西藏色季拉山林线急尖长苞冷杉(*A. georgei*)种群结构与动态。虽然国内已经对贡嘎山^[5]、岷江上游^[8]、白马雪山^[9]和西藏色季拉山^[10]等山地林线附近种群的生态特征作了一些研究,但对其他高山林线种群特征的研究有待进一步加强。

秦岭主峰太白山是我国大陆东部的最高峰,在 3 300 m 以上的高山区,分布着从郁闭林、林缘草甸、灌丛草甸到高山草甸的系列植被类型^[11]。太白红杉(*Larix chinensis*)是落叶松属红杉组、国家二级保护植物,是太白山的高山林线树种。目前,太白红杉的研究多集中在种群结构^[12-14]、竞争关系^[15-16]、年轮生态学^[17-18]等方面,尚未见有关林线附近太白红杉种群生态特征的相关报道。为了解太白山林线附近太白红杉种群的生态特征,通过对林线附近不同海拔高度太白红杉种群特征、径级结构、年龄结构及分布格局等种群生态特征进行调查和分析,主要的研究目的是:(1)了解林线附近太白红杉种群的基本特征;(2)了解该区域太白红杉种群的径级结构、年龄结构及分布格局是否存在差异及其原因。

1 研究方法

1.1 研究区域概况

太白红杉主要分布于陕西秦岭太白山国家森林公园和太白山国家级自然保护区境内,该区位于 107°22'50"—107°51'30"E,33°49'30"—34°07'30"N 之间。秦岭是横贯陕西省中南部的一条东西走向的山脉,为黄河和长江两大水系的分水岭,其北坡陡峭,南坡平缓,主峰太白山海拔 3 767 m(拔仙台),是青藏高原以东我国大陆的最高峰。北坡受西北大陆气候的影响,年降雨量只有 500—956 mm,年均温 5.9—7.5℃,略显干燥;南坡受东南季风的影响,雨量充沛,年降雨量约 800—1100 mm,年均温 10.6—14.5℃。太白红杉群落所在地土壤为山地灰化棕壤,土层薄、冻期长、呈酸性或弱酸性,林相整齐。太白红杉仅分布于我国秦岭地区海拔 2 600—3 600 m 的地段,其中常在 2 900 m 以上形成纯林,是该地区森林上线唯一可成林的树种,对高海拔地区水源涵养、固石保土、生物多样性维持发挥着极为重要的作用。在海拔 2 900—3 100 m,太白红杉与巴山冷杉(*A. fargesii*)、牛皮桦(*Betula utilis*)混交。海拔 3 400—3 500 m 是太白红杉林和亚高山灌木的生态交错带(ecotone),也就是高山林线处(alpine timberline),海拔 3 600 以上是高山草甸^[19]。

1.2 样地设置及取样

在对太白红杉林进行全面勘查的基础上,在玉皇池附近的林线及附近地段为主要调查地点,参考程伟等^[8]的方法,结合群落保存完整情况及小环境因素,在林线下方、林线区、树线区分别设置一条样带,每条样带设 5 个样方,样方大小为 20 m×20 m。对样方内太白红杉进行每木定位,记录每木的具体坐标,调查基径、胸径、树高、枝下高、一级分枝、冠幅等数据。同时,统计每个样方内死树的数量、太白红杉的密度、森林的郁闭度和灌木的盖度等。采用张文辉等^[13]方法测定每个样方的基本环境特征,见表 1。

1.3 径级结构的划分

在径级划分时,把高度在 1.3 m 以下或者径级在 2.5 cm 以下的植株均记为 I 级;高度超过 1.3 m 时,则根据胸径大小划分径级,胸径在 2.5 cm 以上每隔 5 cm 为 1 级^[14],共划分为 7 个径级,分别为 I、II、III、IV、V、VI、VII。按以上标准分别统计其个体数,以径级为横坐标,以个体数的百分比为纵坐标,绘太白红杉径级结构图。

表 1 林线附近太白红杉种群研究地点的环境因子

Table 1 The environmental factors of *Larix chinensis* population near timberline

样地 Plot	样方数量 No. of plots	样地大小 Plot size /m ²	坡向 Aspect	坡度 Slop/(°)	土壤类型 Soil type	土壤 pH 值 Soil pH	土壤有机质 (0—10 cm) Organic mass in soil/%
林线下 Below timberline	5	2 000	东北	20—31	山地棕壤	5.2—6.4	7.5—8.6
林线 At timberline	5	2 000	东北	23—29	山地棕壤	5.5—6.2	7.2—8.5
树线 At treeline	5	2 000	东北	18—24	山地棕壤	5.6—6.7	7.3—8.1

1.4 个体年龄的测定

由于太白红杉种群生长周期长,不可能追踪所有个体的生长周期,因此只有通过研究不同年龄阶段的个体数量统计来推断种群时间上的动态过程。根据分枝轮数和年龄的一致性,对高度较小个体($H < 1.3$ m)的年龄通过计数主侧轮生枝的轮数来确定;对较大个体($H \geq 1.3$ m)使用生长锥在胸高处(1.3 m)采样,每木取 2 个样品。根据十字交叉法,用 winDENDRO 年轮分析系统(Regent instrument inc., Canada)确定其年龄。根据钻取的部分个体的年轮,建立年龄-胸径回归方程。对于样地内其他个体的年龄,使用年龄-胸径回归方程进行估算。

1.5 种群空间分布格局的确定

以样地内太白红杉个体定位数据为依据,应用相邻格子法,分 5 m × 10 m、10 m × 10 m、20 m × 20 m 的样方格子分别进行统计分析。采用扩散系数(C)、丛生指标(I)、聚块性指标(m^*/m)、扩散型指数(I_0)、负二项参数(K)和 Cassie 指数($1/K$)来判断太白红杉的分布格局和聚集强度。各指数的意义和具体定义见参考文献^[20]。根据张文辉等^[13]划分太白红杉年龄段的标准,将 0—60 a 定义为幼龄,将 >60—140 a 定义为中龄,将 >140 a 定义为老龄,分析林线附近不同尺度下太白红杉种群在不同发育阶段空间分布格局的动态变化规律。

1.6 统计方法

为比较不同海拔梯度下太白红杉种群基本特征的差异,将所有测定数据利用 SPSS 软件进行 One-way ANOVA 分析和 DUNCAN 法多重比较,并用字母标记法表示。

2 结果与分析

2.1 太白山林线附近太白红杉种群的基本特征

从表 2 可以看出,随海拔的升高,太白红杉的平均基径、平均胸径和平均树高均呈现明显的下降趋势($P < 0.05$),但活枝下高不存在明显的差别($P > 0.05$)。在林线处和树线处,总分枝数不存在明显的差别($P > 0.05$),但均明显低于林线下的分枝数($P < 0.05$)。相对林线区域,在林线下和树线区域,太白红杉的冠幅均明显地偏小($P < 0.05$),而林线下和树线区域不存在明显的差异($P > 0.05$)。其他一些特征,如密度、郁闭度和死树比例,均随着海拔的升高而降低,不同海拔之间均存在明显的差异($P < 0.05$);灌丛盖度随着海拔的升高而明显地增加($P < 0.05$)。

2.2 种群年龄回归模型

分别采用线性、双曲线、幂函数和对数函数等方程对所测得数据进行回归拟合。结果发现,采用指数函数拟合胸径与年龄的回归优度相对较高,采用幂函数拟合树高与年龄的关系相对较好。分别在线下、林线和树线建立的年龄-胸径和年龄-树高回归方程比整个研究区域的拟合曲线的回归优度高(表 3)。随着海拔的升高,回归方程的拟合优度呈下降趋势(表 3)。表明在林线附近不同海拔范围内,太白红杉种群生长速度存在着一定差异。

表 2 林线附近太白红杉种群的基本特征(平均值 ± 标准差)

Table 2 The characters of *Larix chinensis* population near timberline (Mean ± SD)

样地 Plot	基径 Diameter at stem base/cm	胸径 Diameter at breast height/cm	树高 Height/m	活枝下高 Height of living branch/m	总分枝数 Total branch number
林线下 Below timberline	18.21 ± 8.99a	14.17 ± 4.47a	4.41 ± 2.85a	0.86 ± 0.51a	77.89 ± 16.68a
林线 At timberline	15.69 ± 7.06b	10.78 ± 3.81b	2.07 ± 1.54b	0.73 ± 0.41a	63.37 ± 12.05b
树线 At treeline	10.59 ± 6.87c	7.58 ± 3.86c	1.45 ± 0.78c	0.75 ± 0.29a	60.66 ± 9.69b

	冠幅 Crown size /m ²	密度 Density /(number·hm ⁻²)	郁闭度 Coverage /%	灌丛盖度 Shrub coverage /%	死树比例 The Proportion of dead trees/%
林线下 Below timberline	14.66 ± 6.94a	2100 ± 489a	85.76 ± 16.55a	15.24 ± 4.12a	18.09 ± 5.31a
林线 At timberline	19.47 ± 5.63b	1445 ± 320b	60.09 ± 19.32b	20.19 ± 4.15b	8.68 ± 2.13b
树线 At treeline	13.96 ± 10.72a	612 ± 98c	20.12 ± 7.11c	86.73 ± 7.81c	2.52 ± 0.98c

不同字母表示均值间差异显著 $P < 0.05$

表 3 林线附近太白红杉树高与年龄和胸径与年龄的关系

Table 3 Regression equations between height (H) and age (A) or between DBH (D) and age (A) of *Larix chinensis* near timberline

样地 Plot	树高与年龄回归关系 The relationship between height and age	胸径与年龄回归关系 The relationship between diameter and age
整体 All forest	$A = 71.628H^{0.611}$ $R^2 = 0.425, p < 0.05$	$A = 29.055e^{0.068D}$ $R^2 = 0.738, p < 0.05$
林线下 Below timberline	$A = 39.707H^{0.789}$ $R^2 = 0.662, p < 0.05$	$A = 30.987e^{0.061D}$ $R^2 = 0.951, p < 0.05$
林线 At timberline	$A = 28.452H^{1.367}$ $R^2 = 0.569, p < 0.05$	$A = 24.066e^{0.092D}$ $R^2 = 0.822, p < 0.05$
树线 At treeline	$A = 72.372H^{0.717}$ $R^2 = 0.511, p < 0.05$	$A = 34.701e^{0.096D}$ $R^2 = 0.726, p < 0.05$

2.3 太白红杉种群的径级结构

图 1 是太白山林线附近不同海拔区域太白红杉的径级结构。从图 1 中可以看出,林线附近太白红杉的径级结构基本一致,均存在一定的波动。在林线下,以径级为 V 的比例最高,为 29.58%;最小的两个径级 I 和 VI 的比例分别为 7.04% 和 8.05%。在林线处,以径级为 IV 的比例最高,为 25.28%;最小的两个径级 I 和 VII 的比例分别为 8.43% 和 2.45%。在树线处,以径级为 II 的比例最高,为 30.08%;最小的两个径级 V 和 VII 的比例分别为 4.88% 和 0.81%。可见,从林线下→林线→树线,较小径级的个体逐渐占据优势,而中等径级个体的比例逐渐降低。

2.4 太白红杉种群的年龄结构

如图 2 所示,在林线附近,太白红杉的年龄结构与径级结构相似,均表现为一定的波动性。在林线下,以 $>60-90$ a 年龄段的个体占据优势,占总体的 25.71%;而以 $0-30$ a 和 $>150-180$ a 年龄段的个体较少,分别为 4.29% 和 5.71%。林线区域的年龄散布与林线下相似,太白红杉种群也以中青年个体占据优势。其中, $>30-60$ a 和 $>90-120$ a 年龄段的个体相对较多,分别占总体的 25.50% 和 26.85%;以 $0-30$ a、 $>150-180$ a 和 >180 a 年龄段的个体较少,分别为 8.72%、3.02% 和 5.03%。在树线区域,以 $>30-60$ a 和 $>60-90$ a 年龄段的个体相对较多,分别占总体的 25.17% 和 33.11%;以 $0-30$ a、 $>150-180$ a 和 >180 a 年龄段

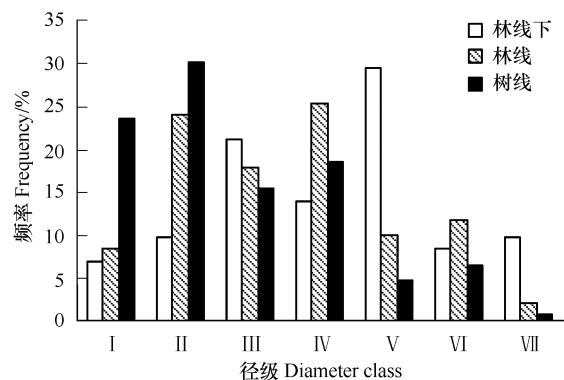


图 1 林线附近太白红杉种群的径级结构

Fig. 1 The percentage distribution of DBH classes of *Larix chinensis* population near timberline

的个体较少,分别为 8.61%、3.31% 和 2.65%。可见,从林线下→林线→树线,中小龄级的个体逐渐占据优势,而较大龄级个体的比例逐渐降低。

2.5 林线附近太白红杉种群的分布格局

对林线附近不同海拔太白红杉种群聚集强度和空间分布类型进行分析(表 4),可以看出,从林线下→林线→树线,太白红杉种群的整体上为聚集分布。在林线下、林线和树线区域,种群的聚集强度均呈现出随着取样尺度的增加而增加的趋势。相比林线下,在林线和树线区域,聚集强度增加的相对较快(表 4)。从表 4 可以看出,太白红杉种群在各发育阶段,在不同取样尺度下均呈聚集型分布;但随年龄增加,聚集强度呈减小趋势。可见,在太白红杉种群的发育过程中,其分布格局不是固定不变的,而是随时间的变化表现出动态变化过程。

3 讨论

研究区位于太白山林线附近,受人为干扰较小,代表了自然状态下太白红杉种群的特征。总体看来,随着海拔升高太白红杉的平均基径、胸径和树高等均呈明显的下降趋势。同时,根据胸径-年龄关系式(表 3)估算,从林线下→林线→树线,相同大小的个体年龄呈明显增加趋势。林线附近太白红杉的种群特征与西藏色季拉山林线急尖冷杉(*A. georgei*)^[10]、岷江上游林线附近岷江冷杉(*A. faxoniana*)^[8]等相似。可见,从林线下→林线→树线,太白红杉个体的生长速度明显地降低,可能因为林线附近的气候条件异常恶劣,对个体的高度、胸径生长和形态发育已产生了明显的胁迫。从林线下→林线→树线,植物形成新的细胞及组织逐渐变慢甚至不可能,因而导致树木生长速度逐渐下降^[1,3]。野外调查发现,在林线和树线区域,太白红杉个体出现了畸形生长或形成高山矮曲林,也在一定程度反映了太白红杉生长极为缓慢。另外,随着海拔升高,冬季土壤冰冻时间的变长也可能是导致树木生长缓慢的原因^[4]。可见,随着海拔的升高,气候相对更加恶劣,特别是在林线和树线区域,基本上是太白红杉的分布上限,造成植株相对较难生存,数量偏低,故种群的密度和郁闭度等特征明显地下降($P < 0.05$)。

太白山林线附近太白红杉的径级结构与年龄结构均呈波形散布,与天山云杉(*P. schrenkiana*)^[21]、美国 Rocky 山的 *A. lasiocarpa* 和 *P. engelmannii*^[22]等种群的结构基本一致,意味着可能由共同的外部因子所致^[6-7]。种群波形的更新可能与以前不断发生的火灾紧密相关^[23]。但是,在太白红杉分布的高海拔,并不存在明显的火干扰。波形的更新模式可能是植物间不同大小和年龄个体间的竞争,或者可能是气候的波动造成繁殖的变化^[24]。而高海拔区域,郁闭度和密度均最低(表 2),所以植株间的竞争作用较弱。因而造成高海拔区域太白红杉波形的更新模式可能是因为气候的波动造成的。在林线附近,低温和较短的生长季节可能限制了植物的生长和发育,其中温度可能是主要的限制因子^[1,21,25]。因为,低温对幼苗的伤害远大于成熟个体。有研究表明^[17-18],太白红杉林线区域历史上曾出现过极端历史低温,而历史上的极端低温可能是造成该区域年龄结构呈波形的主要原因。关于极端低温如何影响太白红杉种群的年龄结构,有待进一步的研究。

太白红杉种群分布格局在不同尺度上存在一定的差异,但整体上呈现明显的聚集性分布。随年龄增加太白红杉种群分布格局表现出不同的特点,从幼龄到老龄的各发育阶段基本属于聚集型分布。在不同尺度下,随龄期的增加,聚集强度呈现减小趋势。在林线附近,因高山地区地形多变,生境异质性较大,太白红杉幼苗的产生主要依赖于萌生^[12-13],受限于林窗的形成,造成幼苗期的聚集分布^[12]。因此,绝大多数在幼龄阶段的种群分布呈强烈聚集性。随年龄的增长,个体的增大,种群对光照、养分、水分等资源需求增加,种内、种间竞争强烈^[15-16],导致自疏和他疏,使种群聚集强度下降。进入老龄期,不仅有竞争,而且由于个体生理衰老,导

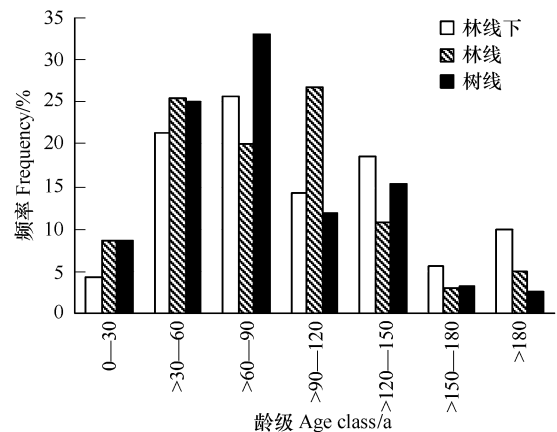


图 2 林线附近太白红杉种群的年龄结构

Fig. 2 The age structure of *Larix chinensis* population near timberline

表 4 太白山林线附近太白红杉种群的分布格局

Table 4 The spatial distribution of <i>Larix chinensis</i> populations near timberline																
样方 Sample plots	聚集强度指数 Index of cluster intensity	林线下 Below timberline				林线 At timberline				树线 At treeline						
		整体 Forest	幼龄 Yong	中龄 Middle	老龄 Old	整体 Forest	幼龄 Yong	中龄 Middle	老龄 Old	整体 Forest	幼龄 Yong	中龄 Middle	老龄 Old			
5m × 10m	<i>C</i>	1.430	1.830	1.355	1.807	3.018	2.264	2.867	1.130	1.608	1.443	3.018	1.200			
	<i>I</i>	0.430	0.830	0.355	0.807	2.018	1.264	1.867	0.130	0.608	0.443	2.018	0.200			
	<i>m</i> [*] / <i>m</i>	7.310	4.54	1.565	2.617	9.398	2.894	5.247	2.510	5.358	1.323	4.268	1.850			
	<i>I</i> _s	1.056	1.195	1.244	1.371	1.244	1.744	1.504	0.889	1.115	1.524	1.830	1.128			
	<i>K</i>	15.991	4.469	3.405	2.244	3.658	1.290	1.811	18.272	7.807	1.986	1.115	8.250			
	1/ <i>K</i>	0.063	0.224	0.294	0.446	0.273	0.775	0.552	0.055	0.128	0.504	0.897	0.121			
10m × 10m	分布型	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C			
	<i>C</i>	1.812	2.326	1.589	1.104	4.537	1.514	1.618	0.615	3.123	7.383	6.593	1.923			
	<i>I</i>	0.812	1.326	0.589	0.104	3.537	0.514	0.618	-0.385	2.123	6.383	5.593	0.923			
	<i>m</i> [*] / <i>m</i>	14.562	8.636	2.899	3.654	18.287	3.764	7.368	4.365	11.623	8.133	10.093	4.173			
	<i>I</i> _s	1.045	1.131	1.156	0.838	1.183	1.128	1.071	0.936	1.172	0.762	1.987	1.231			
	<i>K</i>	16.926	5.515	3.924	34.061	4.170	6.325	10.926	-12.329	4.474	0.274	0.805	3.521			
20m × 20m	1/ <i>K</i>	0.059	0.181	0.255	0.029	0.240	0.158	0.092	-0.081	0.223	3.647	1.243	0.284			
	分布型	C	C	C	C	C	C	C	R	C	C	C	C			
	<i>C</i>	1.893	2.434	1.769	1.936	4.760	2.337	4.379	1.262	3.345	4.724	7.587	1.500			
	<i>I</i>	0.893	1.434	0.769	0.936	3.760	1.337	3.379	0.262	2.345	3.724	6.587	0.500			
	<i>m</i> [*] / <i>m</i>	3.043	2.884	1.159	2.026	5.800	2.347	4.779	1.672	4.725	5.974	7.217	1.300			
	<i>I</i> _s	1.056	1.566	0.582	1.467	1.487	1.123	2.000	-0.941	1.252	2.182	1.422	-1.067			
	<i>K</i>	2.408	1.011	0.507	1.165	0.543	0.756	0.414	5.373	1.015	0.604	0.096	1.600			
	1/ <i>K</i>	0.415	0.989	1.972	0.859	1.843	1.323	2.413	0.186	0.985	1.655	10.456	0.625			
	分布型 Pattern	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C			

C:扩散系数;*I*:丛生指数; m^*/m :聚集性指标;*I*_s:扩散型指数;*K*:负二项参数;1/*K*:Cassie 指标;*R*:随机分布;*C*:聚集分布

致个体死亡,造成老龄期种群的聚集强度最低。可见,太白红杉的耐寒、喜光、耐旱及种群随年龄增加表现出的聚集强度变化说明,种群生存繁衍与生境条件、种群生物学特性紧密相关,在严酷条件下种群分布格局随年龄的变化可以看作种群生存策略的调整^[9,12-13]。因此,在高海拔地区,应尽量维护种群的聚集性生长特性,充分利用群落内林窗地段,促进太白红杉团块状更新。

References:

- [1] Kullman L. Pine tree-limit surveillance during recent decades, Central Sweden. *Arctic and Alpine Research*, 1993, 25(1): 24-31.
- [2] Hörnberg G, Ohlson M, Zackrisson O. Stand dynamics, regeneration patterns and long-term continuity in boreal oldgrowth *Picea abies* swamp forest. *Journal of Vegetation Science*, 1995, 6(2): 291-298.
- [3] Arseneault D, Payette S. Reconstruction of millennial forest dynamics from tree remains in a subarctic tree line peatland. *Ecology*, 1997, 78(6): 1873-1883.
- [4] Szeicz J M, MacDonald G M. Recent white spruce dynamics at the sub-Arctic alpine treeline of north-western Canada. *Journal of Ecology*, 1995, 83(5): 873-885.
- [5] Shen 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.
- [6] Kajimoto T, Onodera H, Ikeda S, Daimaru H, Seki T. Seedling establishment of subalpine stone pine *Pinus pumila* by nutcracker seed dispersal on Mt. Yumori, Northern Japan. *Arctic and Alpine Research*, 1998, 30(4): 408-417.
- [7] Tanaka A, Yamamura Y, Nakano T. Effects of forest-floor avalanche disturbance on the structure and dynamics of a subalpine forest near the forest limit on Mt. Fuji. *Ecological Research*, 2008, 23(1): 71-81.
- [8] Cheng W, Luo P, Wu N. Ecological characteristics of Minjiang fir (*Abies faxoniana*) population near timberline on upper Minjiang River. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2005, 11(3): 300-303.
- [9] Zhang Q Y, Zhang Y C, Luo P, Wang Q, Wu N. Ecological characteristics of a *Sabina saluaria* population at timberline on the south-facing slope of Baima snow mountain, southwest China. *Acta Phytocologica Sinica*, 2007, 31(5): 857-864.
- [10] Ren Q S, Yang X L, Cui G F, Wang J S, Huang Y. Smith fir population structure and dynamics in the timberline ecotone of the Sejila Mountain, Tibet, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(7): 2669-2677.
- [11] Tang Z Y, Dai J H, Huang Y M. Quantitative analysis of the vegetation near the timberline of Taibai Mountain. *Journal of Mountain Science*, 1999, 17(4): 294-299.
- [12] Yan G Q, Zhao G F, Hu Z H, Yue M. Study on the community and population ecology of *Larix chinensis* Qinling range. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12(6): 824-828.
- [13] Zhang W H, Wang Y P, Kang Y X, Liu X J. Study on the relationship between *Larix chinensis* population's structure and environment factors. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(1): 41-47.
- [14] Xu L J, Peng H, Chen C G, Tang H L, Yang Y J. Quantitative analysis of the *Larix chinensis* forest distribution at Qinling Mountains and the character of the alpine timberline at Taibai Mountain. *Acta Botanica Borealo-Occidentalia Sinica*, 2005, 25(5): 968-972.
- [15] Duan R Y, Wang X A. Intraspecific and interspecific competition in *Larix chinensis*. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(2): 242-250.
- [16] Duan R Y, Wang X A, Huang M Y, Tu Y B, Wang C. The size structure and competition relationship of mixed-conifer forest types of *Larix chinensis* on Taibai Mountain, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(12): 4919-4924.
- [17] Dai J H, Shao X M, Cui H T, Ge Q S, Liu H Y, Tang Z Y. Reconstruction of past eco climate by tree ring width index of *Larix chinensis* on MT. Taibai. *Quaternary Sciences*, 2003, 23(4): 428-435.
- [18] Li X Q, Dodson J, Zhou J, Wang S M, Sun Q L. Vegetation and climate variations at Taibai, Qinling Mountains in central China for the last 3500 cal BP. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2005, 47(8): 905-916.
- [19] Cui H T, Dai J H, Tang Z Y, Huang Y M, Cao Y L. Stability of alpine timber line ecotone on Taibai Mountain, China. *Journal of Environmental Sciences*, 1999, 11(2): 207-210.
- [20] Li X K, Huang Y Q, Su Z M. Distribution pattern and its dynamics of *Taxus chinensis* var. *mairei* population on Yunbaoshan Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11(2): 169-172.
- [21] Wang T, Liang Y, Ren H B, Yu D, Ni J, Ma K P. Age structure of *Picea schrenkiana* forest along an altitudinal gradient in the central Tianshan Mountains, northwestern China. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196(2): 267-274.
- [22] Hattenschwiler S, Smith W K. Seeding occurrence in alpine treeline conifers: a case study from the central Rocky Mountains, USA. *Acta Oecologica*, 1999, 20(3): 219-224.

- [23] Shankman D. Tree regeneration following fire as evidence of timberline stability in the Colorado Front Range. *Arctic and Alpine Research*, 1984, 16(4): 413-417.
- [24] Hett J L, Loucks O L. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. *Journal of Ecology*, 1976, 64(5): 1029-1044.
- [25] Kullman L. Recent reversal of Neoglacial climate cooling trend in the Swedish Scandes as evidenced by mountain birch tree-limit rise. *Global Planetary Change*, 2003, 36(1): 77-88.

参考文献:

- [5] 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.
- [8] 程伟,罗鹏,吴宁.岷江上游林线附近岷江冷杉种群(*Abies faxoniana*)的生态学特点. *应用与环境生物学报*, 2005, 11(3): 300-303.
- [9] 张桥英,张运春,罗鹏,王乾,吴宁.白马雪山阳坡林线方枝柏种群的生态特征. *植物生态学报*, 2007, 31(5): 857-864.
- [10] 任青山,杨小林,崔国发,王景升,黄瑜.西藏色季拉山林线冷杉种群结构与动态. *生态学报*, 2007, 27(7): 2669-2677.
- [11] 唐志尧,戴君虎,黄永梅.太白山高山林线植被的数量分析. *山地学报*, 1999, 17(4): 294-299.
- [12] 闫桂琴,赵桂仿,胡正海,岳明.秦岭太白红杉种群结构与动态的研究. *应用生态学报*, 2001, 12(6): 824-828.
- [13] 张文辉,王延平,康永祥,刘祥君.太白红杉种群结构与环境的关系. *生态学报*, 2004, 24(1): 41-47.
- [14] 许林军,彭鸿,陈存根,唐红亮,杨亚娟.秦岭太白红杉林分布及太白山高山林线特征的定量分析. *西北植物学报*, 2005, 25(5): 968-972.
- [15] 段仁燕,王孝安.太白红杉种内种间竞争的研究. *植物生态学报*, 2005, 29(2): 242-250.
- [16] 段仁燕,王孝安,黄敏毅,涂云博,汪超.太白红杉混交林的径级结构与竞争关系研究. *生态学报*, 2007, 27(12): 4919-4924.
- [17] 戴君虎,邵雪梅,崔海亭,葛全胜,刘鸿雁,唐志尧.太白山树木年轮宽度资料对过去生态气候要素的重建. *第四纪研究*, 2003, 23(4): 428-435.
- [20] 李先琨,黄玉清,苏宗明.元宝山南方红豆杉种群分布格局及动态. *应用生态学报*, 2000, 11(2): 169-172.