

亚高山森林生态系统过程研究进展

刘 彬, 杨万勤*, 吴福忠

(四川农业大学林学院, 四川 雅安 625014)

摘要: 亚高山森林是以冷杉属为建群种或优势种的暗针叶林为主体的森林植被。亚高山森林在庇护邻近脆弱生态系统、保育生物多样性、涵养水源、碳吸存和指示全球气候变化等方面具有十分重要且不可替代的作用和地位, 其多样化的植被和土壤组合为研究生态系统过程提供了天然的实验室。亚高山森林的群落演替与更新、生物多样性保育、水文生态过程、生物元素的生物地球化学循环以及亚高山森林生态过程对气候变化的响应等研究已取得了明显的进展。但有关全球变化条件下的亚高山森林土壤生物多样性和冬季生态学过程等研究明显不足。全球气候变化背景下的冬季生态学过程、极端灾害事件对亚高山森林生态系统过程的影响、亚高山森林生物多样性的保育机制、亚高山森林土壤生物多样性与生态系统过程的耦合机制等可能是未来研究的前沿科学问题。

关键词: 亚高山森林; 生态系统过程; 冬季生态学过程

Advances in the subalpine forest ecosystem processes

LIU Bin, YANG Wanqin*, WU Fuzhong

Faculty of Forestry, Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, China

Abstract: Subalpine forest can be defined as representative vegetation dominated by dark coniferous forest with dominant species or constructive species as *Abies* and *Picea*. These subalpine ecosystems play important and irreplaceable roles in shielding neighborhood fragile ecosystem, nursing biodiversity, conserving soil and water, sequestering carbon, and indicating global climate change. Furthermore, diverse assemblages of vegetation and soil in the subalpine forest region provide a natural lab for studying ecosystem processes. Consequently, numerous studies have been given to the forest succession and regeneration, forest biodiversity conservation, hydraulic ecological processes, biogeochemical cycling of bioelements, and subalpine forest ecosystem process in response to the climate change in the past 60 years. As yet, more attentions have concerned about the above-ground ecological process in the growing season, little information was available on soil biodiversity and winter ecological processes in the context of the global climate change in the past. In fact, some researches on litter decomposition and soil biodiversity in cold winter have revealed that wintertime ecological process in context of climate change is a critical ecological process. Therefore, the frontier scientific issues in the future are the wintertime ecological processes, effects of extreme disaster on subalpine forest ecological process, conservation mechanisms on biodiversity, and the interactions between soil biodiversity and ecological process in the subalpine forest in the context of global climate change.

Key Words: subalpine forest; ecosystem processes; winter ecological processes

亚高山森林主要分布于喜马拉雅山脉、阿尔卑斯山脉、横断山脉等由于新构造运动而形成的不同山系和山体的中上部, 其外延区域多为亚高山/高山草甸、高山苔原、干旱河谷等自然衍生或人工形成的脆弱或极端

基金项目: 国家自然科学基金项目(30771702, 30471378); 教育部新世纪优秀人才支持计划项目(NCET-07-0592); 国家“十一五”重大科技支撑计划课题(2006BAC01A11); 四川省杰出青年学科带头人培养基金(07ZQ026-022)

收稿日期: 2009-07-25; **修订日期:** 2009-11-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: scyangwq@163.com; ywq918@yahoo.com

的生态系统^[1-4]。亚高山森林在涵养水源、保育生物多样性、保持水土、调节区域气候、庇护相邻生态系统等方面具有十分重要且不可替代的作用和地位^[5-7]。同时,亚高山森林常常地处高山峡谷地带,其显著的气候垂直分异、特殊的地质地貌、不同发育阶段的土壤和植被及其多样化的植被和土壤组合等为研究森林生态系统过程及其对全球气候变化的响应提供了天然的实验室^[2, 7]。过去 50 多年中,国内外学者围绕亚高山森林生态系统的结构和功能^[7-8]、森林群落演替与更新^[9]、森林生物多样性^[10]、森林水文生态过程^[5, 11]、生物元素循环^[6, 12]等进行了大量的科学研究,取得了丰硕的成果,但迄今尚缺乏相关研究的综述。因此,本文综述国内外亚高山森林生态系统过程的研究成果,以期对未来亚高山森林生态系统过程研究提供一定的科学依据。

1 亚高山森林的定义

尽管有关亚高山森林生态系统的研究不计其数,但有关“亚高山森林”的定义并不多且尚存争议^[7]。“亚高山”起源于欧洲^[13], Hämet-Ahti^[4]将其定义为特定物种组成与环境条件形成的地带性植被,属地植物学概念;吴征镒^[14]和《四川植被》^[15]则指出亚高山是没有绝对海拔高度的具有特定植被内涵的名词。伍光平等^[16]也未将亚高山收录于地貌分类系统中。可见,亚高山并没有地貌上绝对的海拔高度,而是与特定垂直地带性土壤类型、环境梯度相联系的植被类型。例如,刘庆等^[7]将中国西南亚高山针叶林定义为,亚热带山地垂直带谱中以云冷杉等常绿针叶树种为主构成的寒温性针叶林或暗针叶林。根据已有的界定并综合国内外文献,更具普遍意义的“亚高山”可定义为:处于森林界限以内,分布于具有寒温性气候特征的高山或中山山地植被垂直自然分布带谱中上部,惯以暗针叶林为顶级群落,阔叶林、灌丛、草甸等原生或演替型植物群落共存的地带性植被类型。其上限为气候条件限制因子所形成的树线或雪线,下限为地形地貌差异或人类活动所形成的河流、谷地、人工系统等。鉴于此,亚高山森林则是指以松、杉、柏为建群种或优势种的暗针叶林为主体的亚高山植被,相当于植被分类系统中的植被型组,可按照《中国植被》植物群落分类法^[14],划分为亚高山暗针叶林、亚高山落叶阔叶林、亚高山常绿阔叶林等植被型。

2 亚高山森林生态系统过程

2.1 亚高山森林群落演替与更新

森林群落的演替与更新是亚高山森林生态研究最早和最活跃的研究内容之一^[2]。普遍认为,亚高山森林群落原生或次生顺行演替中,早期群落主要为草本,逐渐由灌木、阳性阔叶树种占据和代替,最后形成资源利用优化度最高、抗干扰能力强的针叶顶级群落,总结为草本→杂灌→阔叶林→混交林→针叶林,物种丰富度变化也可概括为低→高→低的总体趋势^[9, 17]。然而,群落短/长期更新(替)、群落内/外物种多样性变化仅是亚高山森林孕育和发展的宏观表征,土壤种子库被认为是亚高山森林群落演替与更新的基础,例如,Thompson等^[18]认为,土壤种子库、土壤生物多样性及活性等研究有助于了解群落演替和更新的地上-地下生物互动过程及其理论机制。然而,孙书存和陈灵芝^[19]研究表明,亚高山森林种子库容易受林内动物生存压力而损耗。Howlett 和 Davidson^[20]研究发现,针叶林凋落物分解缓慢、过多的积累造成种子储存能量过多用于萌发、致使幼苗抵抗力下降,死亡率高。尹华军等^[21]认为,亚高山森林水分滞留量高,土壤温度低、湿度大,微生物活动旺盛,大多数针叶树种子又不具备后熟和休眠特性,从而导致种子通过萌发的方式输出种子库的种子比例很低。可见,土壤种子库极易受到内部驱动(如动物、植被类型、凋落物覆盖等生物因素)和外驱动力(如风、雪、土壤等环境因子)的双重影响。但有关极端气候条件和突发性灾害事件对亚高山森林植被类型、物种多样性及种子库的影响等研究较少。

林窗的动态、结构及其对森林演替与更新过程的影响及模拟一直是亚高山森林演替与更新研究的热点和重点^[22-24]。例如,Kneeshaw 和 Bergeron^[22]认为,亚高山森林接纳干扰的最初结构表现形式是林窗。天然林窗(隙)的动态与模型、维持生物多样性的作用与机理、物种更新发生与潜育对微域环境的响应与适应等可能是解释亚高山森林群落更新过程的佐证^[22-25]。近年来,以林窗为基础开发出 FORET(美国),Changfor、Newcap、GFMS(中国)等经验型、“杂合”型、动态型生长模型为代表模拟物种生长特性和过程、群落更新演替,成效显著^[23]。然而,Schaeffer 等^[12]采用碳同位素示踪法研究表明,不同植被形成的林窗、同类型不同尺度的林窗,

其形态与结构对系统环境产生的影响具有显著差异。因此,亚高山森林群落更新基础(林窗)的形状、面积、年龄及形成木与形成方式有其特殊性。张远东等^[26]研究了亚高山森林乔、灌的生态位分布以及亚高山森林景观空间格局,从较大群体和尺度上揭示出亚高山森林群落更新的特殊性;亚高山森林的林窗多为小型林(空)隙、气候事件扩展林窗,其形成基础(如树木死亡等)易发生在雪被较厚、风级较高的冬季或冻融交替期^[5]。此干扰时机下形成的窗内生境条件(如微地形、光环境、温度和湿度梯度等)会存在冻结时间、土壤理化性质、生物活性等显著差异^[24, 27],而初始群落微环境对群落演替或更新的最终走向可能具有决定性意义。

亚高山森林形成至今,大规模的顺行/逆向演替、群落更新可能不会轻易发生。但来自于群落内/外在因素间断或持续的干扰极易造成亚高山森林在中小尺度上出现退化(逆行)演替,例如,随着亚高山森林被不断开发利用和全球气候变化、极端灾害事件发生,亚高山森林发生中、小规模逆行演替的频度和强度愈发增加和提高。尽管如此,林窗、物种及其多样性、土壤种子库等群落原生或次生演替过程研究为防止亚高山系统功能退化、规模化植被调控和人工生态恢复等生态工程奠定了理论基础。例如,“近自然林经营”思想及“以适树、混交、异龄、择伐”等为特征的近自然森林经营理论体系则是群落演替与更新机制的重要衍生。但是,如何利用亚高山森林实验平台及应用系统生态学的观点和方法,研究群落演替与更新机制与原理,并结合“近自然林经营”法则维系和保护以天然林为主体的亚高山森林系统的稳定、生态功能、林地生产力?如何找出亚高山森林“自卫”与“更新”的最佳状态和最佳结构,缩短群落恢复与更新周期并建立和维护最佳状态结构的途径和措施,以求小规模干扰获取稳定的机制等需要深入研究。

2.2 亚高山森林生物多样性的生态系统功能及其保育机制

亚高山森林在保育生物多样性方面具有十分重要和不可替代的作用和地位;亚高山森林生物多样性不仅是亚高山森林生态系统过程与功能维持与恢复的物质基础,同时也是天然林经营与保护的重要科学依据。随气候变化、极端天气及人类活动的强度、频度对生态系统的影响日益显著,生物多样性保育及与之互为反馈和影响的林地生产力、生物化学循环、土壤生物多样性等生态系统交互过程愈受重视。例如,吴彦等^[17]和鲜俊仁^[28]等着重研究了亚高山森林自然或人工群落多样性现状及不同演替间多样性现状。然而,蒋有绪^[29]认为单纯的多样性指数、多样性梯度变化规律及影响生物多样性梯度因素等生态研究已不能满足生物多样性保育及机制研究的需要,将其与物种等级划分、灭绝率与种群大小关系、生境破碎等保护生物学相互联系是未来研究的主要趋势。尽管如此,国内外对生物多样性保育仍以建立保护区为主要形式^[29]。陈圣宾等^[30]则认为还应构建适应性生物多样性监测指标体系与建立森林公园、天然林保护工程等保育工作并行。迄今,亚高山森林生物多样性及其与生态系统机构和功能,多样性保育机制等研究已经很多,但多注重研究植物或大型动物,对土壤生物多样性及其与系统过程、保育机制研究较少。Coleman 和 Crossley^[31]指出土壤是陆地生态系统中生物种类最丰富、数量最多的亚系统。全球细菌、真菌种类约达 180 000 种,但目前可被认知和培养的仅占极少数。Vossbrink 等^[32]研究表明,土壤生物与凋落物分解及腐殖质形成、C/N 矿化、营养元素转化等生态过程具有不可替代的密切关系。杨万勤等^[33]指出地上/地下生物多样性的现状和相互作用以及对未来气候变化的响应等是未来亚高山森林生物多样性研究的重点。尽管傅声雷^[34]认为土壤生物某些类群的消失或显著增加将如何影响植物根系的生长、根际呼吸作用,继而引发动植物水分、养分竞争关系等机理还不够清晰,但土壤生物在维持生态系统功能与结构的稳定以及在生态恢复过程中的作用和地位会随着土壤生物多样性研究的深入得到进一步体现。全球气候变化大背景下土壤生物多样性及其与生态系统过程、保育机制研究可能是未来亚高山生物多样性研究的主要内容。

2.3 亚高山森林水文生态过程

亚高山森林以暗针叶林为主体,下层为蓄水性能良好、肥力高的山地棕壤、黄棕壤、暗棕壤,并具有较厚的活体和死体地被层(蕨类、苔藓、动植物残体等),中层树干和树枝多具附生物,上层树叶较小而光滑。在降水事件特征既定的情况下,亚高山森林多具较低的林冠截留量和截留率,较大的穿透雨量和穿透雨率、茎流量和茎流率,加之系统保水持肥能力较强,进而成为天然储/贮水库和水分调节器,其水文生态效应是区域水资源

安全、元素生物化学循环的重要保证和前提^[5, 12]。国内外先后在阿尔卑斯山、落基山、米亚罗、贡嘎山、王朗、大小兴安岭建立水文效应自动或人工长期观测站^[5-6, 12];详尽阐述了典型亚高山森林降雨量、降雨持续时间及降雨间隔时间等降雨特征对穿透水、树干茎流和林冠截留等水文过程的影响,以及物种群落特征与湿林冠蒸发、养分元素特等水分吸收传输和再分配过程的互动关系。例如,王开运等^[5]定位研究了不同亚高山森林群落对降雨特征的响应,主要分析降雨量 $\geq 1.0\text{mm}$ 的降雨事件;并认为穿透雨和穿透雨率随郁闭度、树木密度、叶面积指数、树干基面积、冠层体积和树干表面积的增加而降低。树干茎流量和茎流率随林龄的增加而降低。与此相关的研究更是不甚枚举。然而,亚高山森林水文过程研究多从大气降雨开始而止于活体/死体地被层,对地被层及其下层水分再分配的水文生态学过程等研究还不足。同时,亚高山森林多具有长年的雪堆积与融雪、冻结与解冻过程,具有特殊的降水(雪、雾、霜)事件。而雪被融雪、土壤解冻过程则不能单纯的按照降雨事件来分析,期间的水分再分配过程、养分及其他元素的积累释放与转移过程也因土层冻结时间与深度、土壤理化生性质、植物群落差异而可能差异显著。亚高山森林的特殊水文生态性质与过程可能是解释亚高山森林物质分解、转运和利用,动植物、微生物生物活性及其对生态过程产生的影响和机理的重要补充,而目前相关研究还比较有限。Sucker 等^[35]研究亚高山边缘区(树线、林线)水文动态及过程,发现树线或雪线水比林内地表水或地下水酸性更强。这种系统过渡间的水文性质与过程探索可能更有利于亚高山森林的保护与开发利用。

2.4 生物元素的生物地球化学循环

生物元素的生物地球化学循环是最为关键的生态系统过程。亚高山森林内 N、P、K 等生物元素通过分解释放、被树木转运吸收和运输利用等形式输出,并伴随物质地球化学循环、林内凋落物归还、构件营元素再分配过程、土壤生物的固定积累等生物与物理化学过程输入。Maguire^[36]认为凋落物归还还是植被向土壤输入养分的主要生物学途径。Fujimori 等^[37]对美国落基山亚高山森林研究表明,针叶林林分生物量很高,但叶的生物量并不高。可见,针叶树吸收养分后通过叶凋落归还的比例极小,而亚高山幼(熟)林树木其它构件(如枝、茎)生理活动迟缓、死亡事件发生频率较低等,均可导致亚高山森林较低的物质循环速率。杨万勤等^[38]研究表明,亚高山所处的不同气候区、植物群落组成、演替阶段、土壤肥力等因素及其不同组合可综合调控凋落物凋落、产量、时间等动态特征,理化生分解过程,凋落物质量损失率、微生物呼吸速率、养分释放速率及动态等分解速率指标。然而,Vitosick^[39]认为生物学归还仅作为养分输入的一种形式,而 C/N 矿化则直接决定着元素的有效性并间接影响其利用效率。李贵才等^[40]认为,土壤 C/N 矿化随土层加深而递减,矿化速率受到参与矿化过程的土壤生物活性与区系等“生态工程师”以及温度、湿度、土壤化学性质等非生物因素的综合作用。而 Bremer 和 Kuikman^[41]研究发现,土壤温度、湿度是影响 C/N 矿化的最重要环境因子,强烈控制着参与矿化过程的微生物数量、种类和活性以及 C/N 矿化速率。据历年观测资料,亚高山森林是生物元素生物地球化学循环中水、热等环境因子季节变化相对剧烈的生态载体,夏季降雨(雾、霜)及冬季降雪(雾、霜)降水事件频发,通过降雪过程从外界输入养分及淋洗、淋溶林内养分,融雪过程输出养分可能性较大。而赵哈林^[42]认为目前我国雪生态学研究相对滞后,这导致亚高山森林生物元素地球化学循环与降雪融雪、土壤冻结与解冻等冬季生态学过程间的响应和交互影响等研究成果严重匮乏。

2.5 亚高山森林生态过程对气候变化的响应

亚高山森林涉及植被面积大、包括植被类型和植物种类多,是响应全球气候变化的重点区域,对全球气候变化有重要的调节和指示作用^[38, 43]。亚高山森林植物物候、生长、生殖与生理对温度和 CO_2 浓度的变化都给予极强的反馈^[44-46]。其微环境、林分生产力乃至物种循环过程等对全球气候变化的响应极可能是指示全球气候的重要标志^[47]。Woodall 和 Liknes^[47]指出,如粗糙木与优质木的产出量等系统资源分配方式的调整可指示全球气候的变化。Bachelet 和 Neilson^[48]认为木本植物与草本植物之间的相互渗透是一个全球性的问题,乔木或灌丛向草地扩散过程与全球气候变化、 CO_2 和温度增加、雪线后退等密切相关。亚高山森林与亚高山植被或其他植被的众多边缘带(林/树线、林/灌交错带等)物种及物种间的扩散和迁移在一定程度上可表征

全球气候变化对生态系统物种组成及其垂直分布的影响^[49-51]。再者,老龄林作为亚高山森林的重要成员^[52],且仍有碳的净吸收^[53-54]。研究老龄林碳库的容量及强度也可有助于降低全球碳收支评估的不确定性以及增加亚高山森林指示全球气候变化的功能性,但还缺乏必要和足够的研究^[54]。

Van 等^[55]认为土壤 CO₂ 浓度较高,因而大气 CO₂ 浓度轻微变化对土壤活性、养分特征没有显著影响。McClagherty 等^[56]则研究发现大气 CO₂ 浓度的上升可能导致陆地植被具有更高的 C/N 比,而陆地凋落物 C/N 比变化能改变土壤中 C/N 矿化作用速率和碳收支状况与平衡。杨万勤等^[57]通过模拟控制实验也证实,以大气 CO₂ 浓度和温度升高为主要特征的气候变化可能通过影响植物的资源利用有效性及竞争、生理特性及生长过程等间接作用于土壤。其同步研究表明,土壤不同层次(凋落物层、有机层、矿质层等)对气候变化的响应和反馈也有显著差异。微宇宙控制试验发现,温度升高和 CO₂ 浓度增加对亚高山森林土壤有机层的影响大于矿化层^[58-59],土壤有机碳库的轻微变化将直接影响大气 CO₂ 的浓度^[57-58],其碳储存/释放等流通过程是全球碳循环中极其重要的环节。然而,土壤对气候变化的反馈过程研究主要集中于林木生长高峰和雨热同季的季节,对植被、土壤的冬季生态学过程对气候变化响应的研究还不足。冬季降/融雪、冻结解冻的强度和持续时间等产生的机械破坏、淋溶等过程可能对气候变化做出反馈,进而通过植被-土壤作用于生态系统,而相关研究也不够。

3 研究展望

3.1 全球气候变化背景下的冬季生态学过程

亚高山森林虽不具备永冻的雪盖或雪原,但具备漫长的雪覆盖、雪堆积和复杂的雪化过程。Karl 等^[60]认为随着全球气候变暖,原有雪覆盖区的混合降水更加频繁,冷季降水总量总体增加。Georgievsky 等^[61]发现伴随融化和雨夹雪等冬季降水事件的发生,雪覆盖持续期会缩短,雪的深度和反射率下降,雪覆盖的生态系统部分组分可能会受到破坏、生物群落也会受到影响。亚高山森林水文过程、生物元素的生物地球化学循环、物种多样性及活性研究应更多的关注此过程所产生的影响。再者,Mast 等^[6]认为具有季节性雪覆盖、湿雪与干雪周期性交替的地区,其冬季元素释放和流通是碳收支平衡等系统过程的重要影响因素。亚高山森林冬季开始和结束期多为湿雪,湿雪期大规模气体交换与养分扩散和排放对系统过程可能有显著影响。研究湿雪复杂的多相物理性质及其与养分元素释放与转移、微生物群落及活性相互作用是亚高山森林冬季生态学未来研究的主要内容。而冻结期间的冷干雪及其对凋落物分解、元素积累、微生物生产力及适应等与生态学过程研究也是重要的辅助部分。

3.2 极端灾害事件对亚高山森林生态系统过程的影响

当今的全球变化已不再是单纯的温度和温室气体增加,而是地壳运动、环境污染、资源过渡索取等通过自然或人为地持续对大气组成成分和土地利用方式进行变更综合作用的结果。如地震、泥石流等极端自然或次生灾害事件也严重影响了亚高山森林的生态系统及其生态功能。敏感的亚高山森林生态系统如何响应?这需要深入研究极端事件对群落演替与更新、水文过程、生物元素生物地球化学循环等亚高山森林生态系统过程的影响。

3.3 亚高山森林生物多样性的保育机制

尽管生物多样性与系统生产力间的关系仍存争议^[34],但亚高山森林作为保育生物多样性物种库的生态功能毋庸置疑。如何避免目前亚高山生物多样性保育中存在的只保不用,只监测无法解决等不足,需要深入研究亚高山生物多样性的保育机制。

3.4 亚高山森林土壤生物多样性与生态系统过程的耦合机制

土壤生物多样性与凋落物分解及腐殖质形成、C/N 矿化、营养元素转化等生态过程具有重要且不可取代的密切关系和地位作用。土壤生物多样性与亚高山森林群落演替与更新、水文过程、生物元素生物地球化学循环等生态过程的耦合机制可能是未来重点研究区域之一。

References:

- [1] Williams R J, Costin A B. Alpine and subalpine vegetation//Groves R H. Australian Vegetation. Cambridge: Cambridge University Press, 1994: 467-500.
- [2] Li C B. Ecological Study on Forests in Sichuan. Chengdu: Sichuan Science & Technology, 1990: 55-66.
- [3] Zhang R Z. Scientific Investigation Series of Hengduan Mountainous Areas in Tibetan Plateau: arid Valley in Hengduan Mountainous Areas. Beijing: Science Press, 1992: 1-5.
- [4] Hämet-Ahti L. Subalpine and subarctic as geobotanical concepts. Kilpisjärvi Notes, 1982, 7: 1-15.
- [5] Wang K Y, Yang W Q, Song G Y, Hu T X. Processes of Subalpine Forest Ecosystems in the West of Sichuan. Chengdu: Sichuan Science & Technology, 2004: 48-88, 286-306.
- [6] Mast M A, Wickland R T, Striegl R T, Clow D W. Winter fluxes of CO₂ and CH₄ from subalpine soils in rocky mountain national park, Colorado. Global Biogeochemical Cycles, 1998, 12(4): 607-620.
- [7] Liu Q. Ecological Research on Subalpine Coniferous Forest. Chengdu: Sichuan University Press, 2002: 6-18.
- [8] Kullman L. Structural change in subalpine birch woodland in North Sweden during the past century. Journal of Biogeography, 1991, 18: 53-62.
- [9] Cheng G W, Luo J. Successional features and dynamics simulation of subalpine forest in Gongga Mountain, China. Acta Ecologica Sinica, 2002, 22(7): 1049-1056.
- [10] Bernier N, Andre J. Biodiversity dynamics at subalpine altitudes: a case study of the diversity of ecological processes and land management in the mid-Tarentaise valley (Savoy, France). Ecologie, 1998, 29: 547-555.
- [11] Chen G W, Yu X X, Zhao Y T. The Hydrological Cycle and Its Mathematical Models of Forest Ecosystem in Mountains. Beijing: Science Press, 2004: 196-223.
- [12] Schaeffer S M, Anderson D E, Burns S P, Monson R K, Sun J L, Bowling D R. Bowling canopy structure and atmospheric flows in relation to the ⁸¹³C of respired CO₂ in a subalpine coniferous forest. Agricultural & Forest Meteorology, 2008, 148(4): 592-605.
- [13] Ahti T, Hämet-Ahti L, Jalas J. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. Annales Botanici Fennici, 1968, 5: 169-211.
- [14] Wu Z Y. Chinese Vegetation. Beijing: Science Press, 1980: 1-10, 138.
- [15] Editorial board of Sichuan Vegetation. Sichuan Vegetation. Chengdu: Sichuan People Press, 1980: 83.
- [16] Wu G H, Tian L S, Hu S X, Wang N A. Physical Geography. 3rd ed. Beijing: High Graduate Press, 2000: 183-186.
- [17] Wu Y, Liu Q, Chen Q H, Zhao C M, Qiao Y K. Quantitative analysis of species diversity and soil factors in 30a subalpine coniferous plantations at different altitudes. Chinese Journal of Applied & Environmental Biology, 2001, 7(5): 408-415.
- [18] Thompson K, Bakker J P, Bekker R M, Hodgson J G. Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. The Journal of Ecology, 1998, 86(1): 163-169.
- [19] Sun S C, Chen L Z. Seed demography of *Quercus liaotungensis* in Dongling mountain region. Acta Phytocologica Sinica, 2000, 24(2): 215-221.
- [20] Howlett B E, Davidson D W. Effects of seed availability, site condition, and herbivory on pioneer recruitment after logging in Sabah, Malaysia. Forest Ecology and Management, 2003, 184: 369-383.
- [21] Yin H J, Liu Q. Seed rain and soil seed banks of *Picea asperata* in subalpine spruce forests, Western Sichuan, China. Acta Phytocologica Sinica, 2005, 29(1): 108-115.
- [22] Kneeshaw D D, Bergeron Y. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. Ecology, 1998, 79: 783-794.
- [23] Yan X D, Zhao S D, Yu Z L. Modeling growth and succession of northeastern China forests and its application in global change studies. Acta Phytocologica Sinica, 2000, 24(1): 1-8.
- [24] Andrew J F, Richard L B, Elizabeth T W. Winter and early spring microclimate of a subalpine spruce-fir forest canopy in central New Hemisphere. Atmospheric Environment, 1992, 26A(7): 1361-1369.
- [25] Shugart H H, West D C. Development of an application deciduous forest succession model and its application to assessment of the impact of chestnut blight. Journal of Environment Management, 1977, 5: 161-179.
- [26] Zhang Y D, Liu S R, Zhao C M. Spatial pattern of sub-alpine forest restoration in west Sichuan. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16(9): 1706-1710.
- [27] Howlett B E, Davidson D W. Effects of seed availability, site condition, and herbivory on pioneer recruitment after logging in Sabah, Malaysia. Forest Ecology & Management, 2003, 184: 369-383.
- [28] Xian J R, Wan F R, Hu T X, Yang H. Dynamics of species diversity in natural restoration process of subalpine coniferous forest. Journal of Sichuan Agricultural University, 2008, 26(2): 158-162.

- [29] Jiang Y X. Some consideration with views on biodiversity conservation. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2002, 1: 55-57.
- [30] Chen S B, Jiang G M, Gao J X, Li Y G, Su D. Review of indicators system developing for biodiversity monitoring. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(10): 5123-5132.
- [31] Coleman D C, Crossley D A Jr. *Fundamentals of Soil Ecology*. San Diego: Academic Press, 2004: 216-220.
- [32] Vossbrink C R, Coleman D C, Woolley T A. A biotic and biotic factors in litter decomposition in a semi arid grassland. *Ecology*, 1979, 60: 265-271.
- [33] Yang W Q, Wang K Y, Seppo K. Relationships between biodiversity and processes of coniferous forest ecosystem. *World Science Technology Research & Development*, 2003, 25(5): 47-55.
- [34] Fu S L. A review and perspective on soil biodiversity research. *Biodiversity Science*, 2007, 15(2): 109-115.
- [35] Sueker J K, Ryan J N, Kendall C, Jarrett R D. Determination of hydrologic pathways during snowmelt for alpine/subalpine basins, Rocky mountain national park, Colorado. *Water Resources Research*, 2000, 36: 63-75.
- [36] Magurie D A. Branch mortality and potential litterfall form Dounglas-fir trees in stands of varying density. *Forest Ecology and Management*, 1994, 70: 41-53.
- [37] Fujimori T S, Kawanabe H S, Grier C C. Biomass and primary production in forests of three major vegetation zone of the northwestern United States. *Journal of the Japanese Forestry Society*, 1976, 53(10): 360-373.
- [38] Yang W Q, Deng R J, Zhang J. Forest litter decomposition and its responses to global climate change. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(12): 2889-2895.
- [39] Vitosick P. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, 1982, 119: 553-572.
- [40] Li G C, Han X G, Huang J H, Tang J W. A review of affecting factors of soil nitrogen mineralization in forest ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(7): 1187-1195.
- [41] Bremer E, Kuikman P. Influence of competition for nitrogen in soil on net mineralization of nitrogen. *Plant & Soil*, 1997, 190(1): 119-126.
- [42] Zhao H L, Zhou R L, Zhao Y. Advanced in snow ecology study in the world. *Advance in Earth Sciences*, 2004, 19(2): 296-304.
- [43] Pan Y D, McGuire A D, Melillo J M, Kicklighter D W, Sitch S, Prentice I C. A biogeochemistry-based dynamic vegetation model and its application along a moisture gradient in the continental United States. *Journal of Vegetation Science*, 2002, 13: 369-382.
- [44] Suzuki S, Kudo G. Short-term effects of simulated environmental change on phenology, leaf traits, and shoot growth of alpine on a temperate mountain, northern Japan. *Global Change Biology*, 1997, 3(S1): 108-118.
- [45] Graumlich L J. Subalpine tree growth, climate, and increasing CO₂: an assessment of recent growth trends. *Ecology*, 1991, 72(1): 1-11.
- [46] Cunningham C, Zimmermann N E, Stoeckli V, Bugmann H. Growth of Norway spruce (*Picea abies* L.) saplings in subalpine forests in Switzerland: Does spring climate matter?. *Forest Ecology & Management*, 2006, 228: 19-32.
- [47] Woodall C W, Liknes G C. Relationships between forest fine and coarse woody debris carbon stocks across latitudinal gradients in the United States as an indicator of climate change effects. *Ecological Indicators*, 2007, 8: 686-690.
- [48] Bachelet D, Neilson R P. Biome redistribution under climate change. *USDA Forest Service General Technical Report RMRS-GETR-59*, 2000, 18-44.
- [49] Norman S P, Taylor A H. Pine forest expansion along a forest-meadow ecotone in northeastern California, USA. *Forest Ecology & Management*, 2005, 215: 51-68.
- [50] Cullen L E, Stewart G H, Duncan R P, Palmer J G. Disturbance and climate warming influences on New Zealand *Nothofagus* tree-line population dynamics. *Journal of Ecology*, 2001, 89: 1061-1071.
- [51] Liu Y, Zhang J, Yang W Q. Responses of alpine biodiversity to climate change. *Biodiversity Science*, 2009, 17(1): 88-96.
- [52] Lertzman K P. Patterns of gap-phase replacement in a subalpine, old-growth forest. *Ecology*, 1992, 73: 657-669.
- [53] Zhou G Y, Liu S G, Li Z A, Zhang D Q, Tang X L, Zhou C Y, Yan J H, Mo J M. Old-growth forests can accumulate carbon in soils. *Science*, 2006, 314: 1417.
- [54] Luyssaert S, Schulze E D, B mer A, Knohl A, Hessenmoller D, Law B E, Ciais P, Grace J. Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, 2008, 455: 213-215.
- [55] Van Veen J A, Liljeroth E, Lekkerkerk L J, Van De Geijn S C. Carbon fluxes in plant-soil systems at elevated atmospheric CO₂ levels. *Ecological Application*, 1991, 1: 175-181.
- [56] McLaugherty C A, Pastor J, Aber J D. Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. *Ecology*, 1985, 66: 266-275.
- [57] Feng R F, Yang W Q, Zhang J, Deng R J, Jian Y, Lin J. Effects of simulated elevated atmospheric CO₂ concentration and temperature on soil enzyme activity in the subalpine fir forest. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(10): 4019-4026.

- [58] Feng R F, Yang W Q, Zhang J. Review on biochemical property in forest soil organic layer and its responses to climate change. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2006, 12(5): 734-739.
- [59] Deng R J, Yang W Q, Zhang J, Hu J L, Feng R F, Jian Y, Lin J. Carbon, nitrogen and phosphorus storage in soil organic layer of the subalpine forest in western Sichuan. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2007, 13(4): 492-496.
- [60] Karl T R, Groisman P Y, Knight R W, Heim Jr R R. Recent variations of snow cover and snowfall in north America and their relation to precipitation and temperature variations. *Journal of Climate*, 1993, 6: 1327-1344.
- [61] Georgievsky V Y, Ezhov A V, Shalygin A L. Evaluation of possible climate change impact on hydrological regime and water resources of the former USSR rivers. *Russian Meteorology & Hydrology*, 1996, 11: 89-99.

参考文献:

- [2] 李承彪. 四川森林生态研究. 成都: 四川科学技术出版社, 1990: 55-66.
- [3] 张荣祖. 青藏高原横断山区科学考察丛书——横断山区干旱河谷. 北京: 科学出版社, 1992: 1-5.
- [5] 王开运, 杨万勤, 宋光煜, 胡庭兴. 川西亚高山森林群落生态系统过程. 成都: 四川科学技术出版社, 2004: 48-88, 286-306.
- [7] 刘庆. 亚高山针叶林生态学研究. 成都: 四川大学出版社, 2002: 6-18.
- [9] 程根伟, 罗辑. 贡嘎山亚高山森林自然演替特征与模拟. *生态学报*, 2002, 22(7): 1049-1056.
- [11] 程根伟, 余新晓, 赵玉涛. 山地森林生态系统水文循环与数学模拟. 北京: 科学出版社, 2004. 196-223.
- [14] 吴征镒. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1980: 1-10, 138.
- [15] 四川植被协作组. 四川植被. 成都: 四川人民出版社, 1980: 83.
- [16] 伍光和, 田连恕, 胡双熙, 王乃昂. 自然地理学(第三版). 北京: 高等教育出版社, 2000: 183-186.
- [17] 吴彦, 刘庆, 陈庆恒, 赵常明, 乔永康. 亚高山 30a 人工针叶林物种多样性的定量分析. *应用于环境生物学报*, 2001, 7(5): 408-415.
- [19] 孙书存, 陈灵芝. 东灵山地区辽东栎种子库统计. *植物生态学报*, 2000, 24(2): 215-221.
- [21] 尹华军, 刘庆. 川西米亚罗亚高山云杉林种子雨和土壤种子库研究. *植物生态学报*, 2005, 29(1): 108-115.
- [23] 延晓冬, 赵士洞, 于振良. 中国东北森林生长演替模拟模型及其在全球变化研究中的应用. *植物生态学报*, 2000, 24(1): 1-8.
- [26] 张远东, 刘世荣, 赵常明. 川西亚高山森林恢复的空间格局分析. *应用生态学报*, 2005, 16(9): 1706-1710.
- [28] 鲜俊仁, 万芙蓉, 胡庭兴, 杨华. 亚高山针叶林自然恢复过程中的物种多样性变化. *四川农业大学学报*, 2008, 26(2): 158-162.
- [29] 蒋有绪. 关于我国生物多样性保育的若干思考. *中国科学院院刊*, 2002, 1: 55-57.
- [30] 陈圣宾, 蒋高明, 高吉喜, 李永庚, 苏德. 生物多样性监测指标体系构建研究进展. *生态学报*, 2008, 28(10): 5123-5132.
- [33] 杨万勤, 王开运, Seppo Kellomäki. 生物多样性与生态系统过程的关系. *世界科技研究与发展*, 2003, 25(5): 47-55.
- [34] 傅声雷. 土壤生物多样性的研究概况与发展趋势. *生物多样性*, 2007, 15(2): 109-115.
- [38] 杨万勤, 邓仁菊, 张健. 森林凋落物分解及其对全球气候变化的响应. *应用生态学报*, 2007, 18(12): 2889-2895.
- [40] 李贵才, 韩兴国, 黄建辉, 唐建维. 森林生态系统土壤氮矿化影响因素研究进展. *生态学报*, 2001, 21(7): 1187-1195.
- [42] 赵哈林, 周瑞莲, 赵悦. 雪生态学研究进展. *地球科学进展*, 2004, 19(2): 296-304.
- [51] 刘洋, 张健, 杨万勤. 高山生物多样性对气候变化相应的研究进展. *生物多样性*, 2009, 17(1): 88-96.
- [57] 冯瑞芳, 杨万勤, 张健, 邓仁菊, 简毅, 林静. 模拟大气 CO₂ 浓度和温度升高对亚高山冷杉(*Abies faxoniana*) 林土壤酶活性的影响. *生态学报*, 2007, 27(10): 4019-4026.
- [58] 冯瑞芳, 杨万勤, 张健. 森林土壤有机层生化特性及其对气候变化的响应研究进展. *应用与环境生物学报*, 2006, 12(5): 734-739.
- [59] 邓仁菊, 杨万勤, 张健, 胡建利, 冯瑞芳, 简毅, 林静. 川西亚高山森林土壤有机层碳、氮、磷储量特征. *应用与环境生物学报*, 2007, 13(4): 492-496.