

DOI: 10.5846/stxb201405221055

王晓雨, 于大炮, 周莉, 周旺明, 吴志军, 郭焱, 包也, 孟莹莹, 代力民. 长白山北坡林线岳桦种群空间分布格局. 生态学报, 2015, 35(1): 0116-0124.
Wang X Y, Yu D P, Zhou L, Zhou W M, Wu Z J, Guo Y, Bao Y, Meng Y Y, Dai L M. Spatial patterns of a treeline *Betula ermanii* Cham. population on the north slope of Changbai Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(1): 0116-0124.

长白山北坡林线岳桦种群空间分布格局

王晓雨^{1,2}, 于大炮^{1,*}, 周莉¹, 周旺明¹, 吴志军^{1,2}, 郭焱^{1,2}, 包也^{1,2}, 孟莹莹^{1,2}, 代力民¹

1 中国科学院沈阳应用生态研究所, 森林与土壤生态国家重点实验室, 沈阳 110164

2 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 许多自然林线具有的趋同特征之一即乔木树种高生长受限, 常演化为矮曲状或类似于灌木的形态(即树种的灌木型)占据高山植被带, 因此研究林线树种乔木型与灌木型的结构、功能差异有助于进一步理解林线形成的原因。种群分布格局作为种群相对位置定量化描述的基本特征, 可以表征物种对环境适应性选择的结果, 反应生态过程的综合作用。利用点格局方法, 研究长白山北坡林线岳桦种群各生活史阶段、两种生活型的分布格局, 结果表明, 长白山北坡林线岳桦树高生长受到限制, 1.5—3.0m 是一个关键的树高生长阶段; 相比于老树、中树, 幼苗和灌木型岳桦更为均匀, 对空间的异质性选择更弱; 林线岳桦发育过程中, 存在一个生活型分离的重要阶段。此外, 相对于老树, 灌木型分布更为均匀, 表明低矮、多枝这种相对紧凑的生活型更适宜在过渡带生存, 乔木型岳桦和灌木型岳桦可能代表着不同的生存策略。

关键词: 空间格局; 生活型; 高生长; 矮曲林

Spatial patterns of a treeline *Betula ermanii* Cham. population on the north slope of Changbai Mountain

WANG Xiaoyu^{1,2}, YU Dapao^{1,*}, ZHOU Li¹, ZHOU Wangming¹, WU Zhijun^{1,2}, GUO Yan^{1,2}, BAO Ye^{1,2}, MENG Yingying^{1,2}, DAI Limin¹

1 Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, State Key Laboratory of Forest and Soil Ecology, Shenyang 110164, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Treeline as one of the most important indicators of climate change has been extensively researched for the past years. Elucidation of past and present treeline formation can help us to understand how rising temperatures influence the treeline pattern and to predict treeline response to future climate change. On the other hand, global treeline positions have been considered to advance or retreat because of human disturbance and/or changes in local environmental factors combined with climate warming. Every natural treeline has a common convergence characteristic, namely, a limitation of tree height growth because of low temperature or other stress conditions, and this causes a gradual change to elfin or shrubby trees along an elevation gradient. Thus, elucidation of the functional differences between trees and alpine shrubs will facilitate an understanding of the alpine treeline. The spatial distribution pattern is an indicator of the selective adaptation of a population to a specific environment, and it is considered to be a crucial character for describing the relative spatial location of the population. The extent to which plant individuals are aggregated can reflect the dispersal strategies of a species and determine how this species utilizes resources. The point process theory provides several statistics containing Ripley's K-

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(41371124)

收稿日期: 2014-05-22; 修订日期: 2014-11-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yudp2003@iae.ac.cn

function and the paired correlation function [pcf or $g(r)$] to analyze point patterns at different scales. Investigation of the spatial point pattern of a species at the treeline ecotone will provide a valuable insight into ecological processes, for example, the way in which individuals occupy this habitat and the strategies whereby these individuals utilize resources. In the present study, we evaluated the spatial distribution of a *Betula ermanii* population growing in a 0.64 hm² permanent sample plot at the treeline ecotone on the northern slope of Changbai Mountain, northeastern China. On the basis of the number of branches and tree height, we defined three life stages (adult, medium-sized, and sapling) in single-stemmed *B. ermanii* individuals and one shrubby shape in multi-stemmed *B. ermanii* individuals. We subsequently analyzed correlations between these different life stages and tree shape to verify whether life stage and tree shape were related to the spatial pattern. Results showed that 7.5% of the *B. ermanii* individuals exhibited a tree shape, whereas 32.0% exhibited a shrubby shape except the rest medium-sized and sapling ones. The critical limitation of tree height growth for *B. ermanii* is 1.5—3.0 m. Larger trees were rarely observed in the study area, indicating that this species is markedly constrained by height growth limitation at the treeline ecotone. We observed that adult and medium-sized trees were clustered in a small area with appropriate micro-topography and/or soil conditions for tree survival, for example, high-quality soil and concave grounds with seasonal snow drift. On the other hand, saplings and shrubby trees showed a weaker tendency for clustering and exerted weaker selective effects on the spatial pattern. Our results imply that the most suitable tree architecture for *B. ermanii* at the treeline ecotone is a shrubby shape and that an important period of life stage division may exist during the process of tree establishment and development. We further showed a higher degree of clustering among shrubby-shaped individuals than among tree-shaped individuals, implying that a multi-stemmed life shape with low stature is advantageous for survival of *B. ermanii* in the treeline ecotone. Taken together, our findings provide a valuable insight into the survival strategies of *B. ermanii* under local environmental conditions.

Key Words: spatial patterns; life shape; tree height growth; *Betula ermanii*, Changbai Mountain

高山林线常被认为是全球气候变化的理想监测器^[1]。所有自然林线植被具有的趋同特征之一即乔木树种的树高随海拔升高而显著降低^[2],低矮灌木逐渐取代乔木生活型占据高山植被带。由直立乔木到低矮灌木的生活型变化,常被认为是林线植物能够适应高海拔胁迫环境的关键。

种群空间格局是指种群内个体的空间分布方式或配置特点,是植物种群在群落中相对位置可以定量化描述的基本特征之一^[3]。种群分布格局是植物种群生物学特性对环境条件长期适应和选择的结果^[4-5]。对于高山林线地带不同生活型岳桦之间格局关系的研究,有利于了解该地区种群分布规律及预测未来气候变化下的种群过程演化,以及揭示乔木生活型不能占据高山生命带的机理。

长白山北坡岳桦在海拔 1950m 左右形成急变型林线^[6],种群总体呈斑块状分布于过渡带内,优势树种岳桦在过渡带地区表现出树高生长受限、矮曲生长等特征。以往关于长白山林线岳桦种群格局的研究表明林线岳桦呈聚集分布^[7],但该地区更为典型的乔木生活型和矮曲灌木生活型空间分布规律的内容还未见报道。本研究采用点格局分析方法,研究长白山北坡林线岳桦种群总体分布格局,以及不同生活型岳桦的格局特征,探讨可能影响岳桦种群分布的生物学过程。

1 资料与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于长白山北坡(41°31'—42°28'N, 127°9'—128°55'E)的岳桦苔原交错带。该区气候属于受季风影响的温带大陆性气候,冬季寒冷漫长,夏季温暖多雨而短暂,年平均气温-2.3—-3.8℃,年降雨量 967—1400mm,积雪期 199—219d。土壤为山地生草森林土。由于地形以及其他形式的胁迫如风、雪等因素的影响,海拔 2000m 以上仅有岳桦一种乔木形成优势,呈斑块状镶嵌分布于苔原过渡带,并逐渐向上扩展其分

布区。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与植被调查

2006年9月,在长白山北坡海拔2000m左右的岳桦苔原过渡带区域建立一块80m×80m的固定样地。对样方内岳桦进行每木调查,具体调查指标包括植株的高度(H)、胸径(距地表1.3m处的树干直径, DBH);对于所有高度小于1.3m的植株,测定相应的基径(地面根颈部位的树干直径, D);同时记录每个植株在样地中的坐标位置(x, y)。将上述数据整理为空间点集,每个坐标点同时带有 H 、 DBH 或 D ,以及分枝属性信息。

1.2.2 核密度估计

计算足够小的空间区域上点的密度可以实现对岳桦种群总体分布格局的预判。本文采用估计函数为:

$$\lambda_h(s) = \sum_{i=1}^n \frac{1}{h_i^2} k\left(\frac{s-s_i}{h}\right) \quad (1)$$

式中, s 代表固定区域中的一个空间点, s_i 代表固定区域中区别于 s 的其他某一点。本研究中的密度估计结果将以像素图的形式给出,其中像素图颜色深浅代表空间点的密集程度,也称聚集强度。

1.2.3 Morishita Index 图

Morishita Index (MI) 是表示种群聚集程度的指标之一,通常仅用一个 MI 来描述固定样方内种群的分布格局。而通过连续分割固定样方,得到不同样方大小的 MI,可以将空间聚集程度与尺度信息联系在一起。具体方法为将一个样方逐步分割为 $2 \times 2, 3 \times 3, \dots, n \times n$ 个小样方,通过统计落入样方内的个体数计算一组连续的 MI。

$$MI = Q \frac{\sum_{i=1}^n n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)} \left(\frac{s - s_i}{h}\right) \quad (2)$$

式中, n_i 代表落入第 i 个样方中的个体数, N 代表所有点的计数和。完全随机分布的种群, MI 接近于 1, MI 值大于 1 则代表种群呈聚集分布。

1.2.4 点格局分析

本文采用点格局分析方法分析岳桦个体的空间分布。使用的二阶统计量包括: Ripley'K,

$$K(r) = \frac{a}{n(n-1)} \sum_i \sum_j I(d_{ij} \leq r) e_{ij} \quad (3)$$

式中, a 为样地面积, n 为总的植株数, d_{ij} 为两点之间距离, r 为空间尺度, $d_{ij} \leq r$ 时 $I=1$, $d_{ij} \geq 1$ 时 $I=0$ 。

空间点集呈明显的非均匀分布时,适合使用 $g(r)$ 指数,也称 pair correction function 或简称 pcf。相对于 Ripley'K 函数,该估计值的方差相对稳定。

$$g(r) = \frac{K'(r)}{2\pi r} \quad (4)$$

通过 Monte-Carlo 拟合检验确定置信区间,拟合方法为以完全随机分布的种群为基本模型,拟合一系列随机坐标点,此过程重复 99 次,得到 95% 置信区间,即图中上、下包迹线之间的范围。本文所有数据处理、格局分析、统计图制作均通过 R 软件实现。

2 结果与分析

2.1 种群生活史特征与乔、灌两种生活型

样地内共有植株 2883 棵(表 1),岳桦平均树高为 1.822m,最小树高 0.1m,最大树高 8.50 m,树高总体呈偏峰分布,峰值位于 1.3m 处(图 1);3 个四分位点分别为 1.00, 1.55、2.20 m。分布频数在 1.50—3.00 m 范围内迅速下降。除树体矮小外,高山岳桦相对于低海拔岳桦,具有一种独特的生活型即矮曲灌木。对样地内的矮曲灌木进行分枝数的统计(图 2),测得的最大分枝数为 23 个,其中具有一个明显主干的植株占总株数的

68.05%。

表 1 按树体大小划分的各生活史阶段

Table 1 Life stages of *Betula ermanii* classified by tree size

主干个数 Tree No.	树高等级 H/m Tree height class	分类结果 Class					
		树高 H/m	地径 D/cm	胸径 DBH/cm	个体数 Number	所占比例/ Percent	分类单元 Class unit
$n=1$	$H>3$	4.246 ± 1.072	—	4.954 ± 3.1	215	7.46	s1 乔木/老树
$n=1$	$0.5<H\leq 3$	1.467 ± 0.593	1.276 ± 0.455	0.9 ± 0.913	1646	57.09	s2 中树
$n=1$	$H\leq 0.5$	0.452 ± 0.083	0.885 ± 0.315	—	101	3.5	s3 幼苗
$n\geq 2$	—	2.041 ± 1.221	1.441 ± 0.565	—	921	31.95	s4 灌木型

表中“—”代表无实际意义或无法计算的指标,s1:具有独立主干且树高大于 3m 的老树/乔木($n=215$);s2:具有独立主干树高介于 0.5m 和 3m 之间的中树($n=1646$);s3:树高小于 0.5m 的幼苗($n=101$);s4:具有 2 个以上主干或分枝的灌木生活型($n=921$)

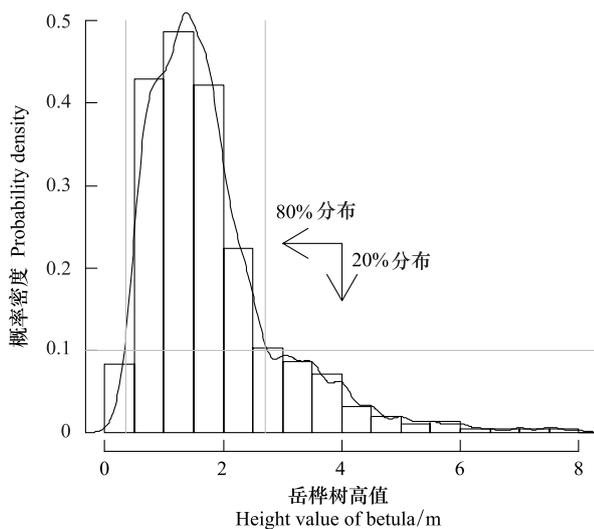


图 1 种群内所有个体树高值的密度分布

Fig.1 Density distribution of three height of every individual *Betula* in population

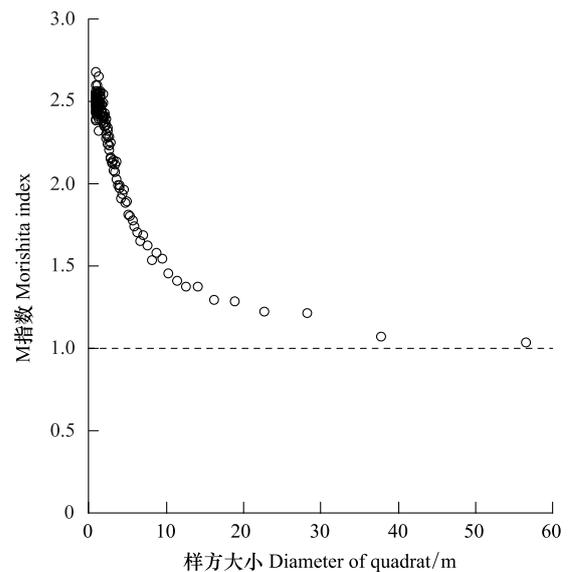


图 2 岳桦种群总体在不同尺度下的聚集指数 MI

Fig.2 Plot of Morishita Index of increasing diameter of quadrat

考虑到过渡带地区独特的气候条件下难以通过树龄、或者 DBH 区分岳桦龄级结构,而树高特征能更好地反应岳桦树体大小,根据林线的最新定义,树高大于 3m 的植株才能被视为“树”^[8]。本研究利用树高结构代替年龄结构,将树高指标和分枝数作为种群生活史阶段与生活型的划分依据,将样地内所有岳桦植株分为 s1:具有独立主干且树高大于 3m 的老树/乔木($n=215$);s2:具有独立主干树高介于 0.5m 和 3m 之间的中树($n=1646$);s3:树高小于 0.5m 的幼苗($n=101$);s4:具有 2 个以上主干或分枝的灌木生活型($n=921$)。

2.2 种群总体的分布格局

种群总体的 MI 图(图 4)显示,0—60m 范围内,MI 始终大于 1,则 0—60m 内的各个尺度,岳桦种群均表现为聚集分布;MI 在 0—10m 的小尺度内 MI 值迅速减小,10—60m 较大尺度上 MI 有所降低,但基本稳定在 1 以上,岳桦种群在该尺度上仅表现为低强度的聚集。

2.3 不同生活史阶段的分布格局

核密度估计图表明(图 3)岳桦种群大部分以斑块状镶嵌分布于样地内,但不同生活史阶段的岳桦分布格局仍有差别。

$g(r)$ 统计量定量分析 4 种生活史阶段的岳桦在各个尺度上的格局(图 4),本研究中的分析范围皆为 0—20m。老树在 0—16m 区间内表现出明显的聚集分布,16—18m 为随机分布,18—20m 为均匀分布;中树在 0—

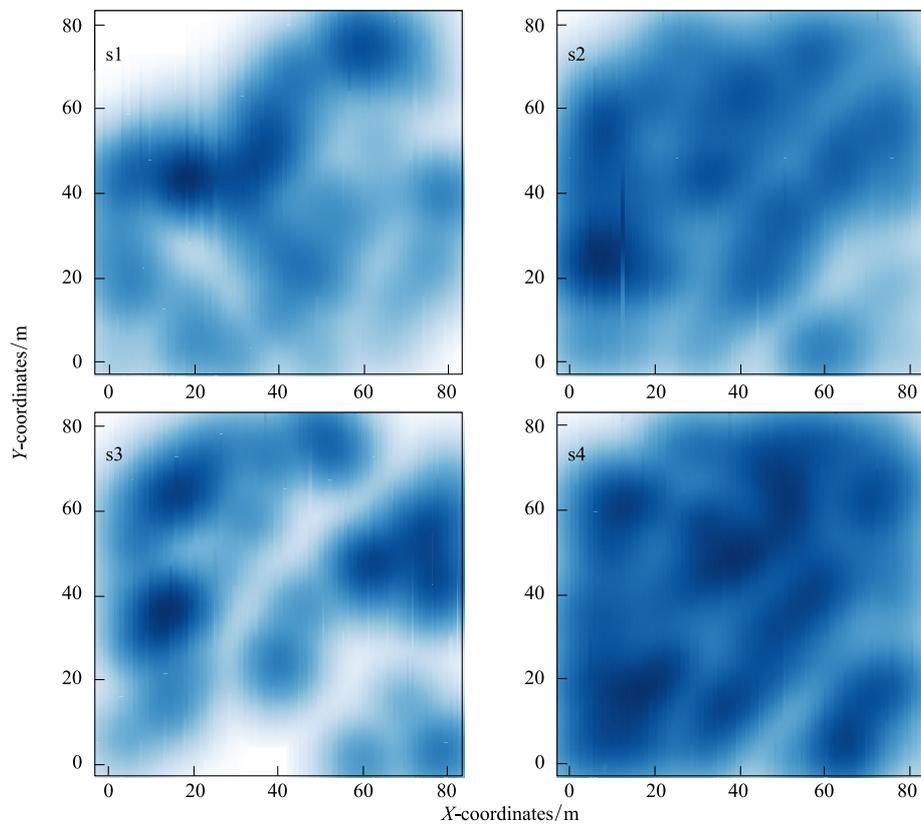


图3 岳桦种群4个生活史阶段的空间分布核密度估计

Fig.3 Kernel estimation of distribution for different life stages-related *Betula*

颜色越深代表分布密度越大,颜色越浅代表分布密度越小

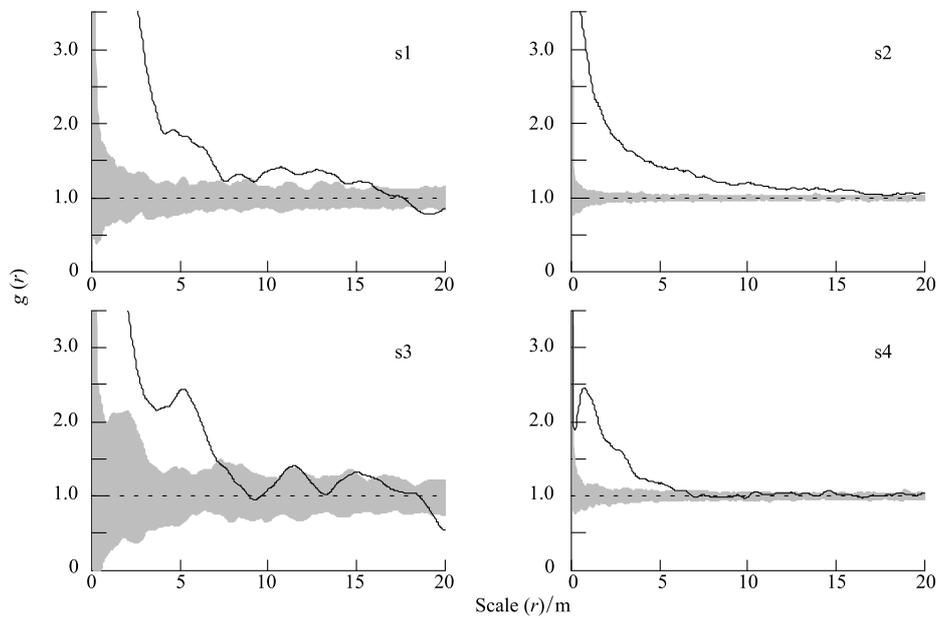


图4 各生活史阶段的空间格局

Fig.4 Spatial patterns of different life stages

s1: 老树;黑色粗实线代表实际观察值;黑色粗虚线代表完全随机分布条件下的 $g(r)$;灰色区域为 95%置信区间;s2: 中树,其他同 s1;s3: 幼苗;s4: 矮曲灌木型

20m 区间内一直表现为聚集分布,且随尺度增大,聚集趋势逐渐减小;幼苗在 0—7m 区间内表现为明显的聚集分布,7—19m 大致为随机分布,19—20m 为均匀分布;矮曲灌木型在 0—5m 范围内表现为聚集分布,5—20m 为随机分布。

几种生活史阶段均在不同尺度上表现出格局差异,且在小尺度上大部分表现为聚集,为了量化 4 种类型的总体聚集强度 $g(r)$,构造一个新的统计量 CI, $CI = (\text{观察值} - \text{理论值}) / (\text{置信上限} - \text{理论值})$ 。据此得到(图 5),相比于 s4、s3、s2、s1 表现出更明显的聚集趋势。

2.4 不同生活史阶段之间的空间关联

为了分析 4 种类型聚集程度之间的差异,首先提取 $g(r)$ 统计量进行配对 t 检验,由于 $g(r)$ 统计量为连续数值,选取其中 511 个值进行检验,结果(表 2)表明几种类型之间聚集度有显著差别。

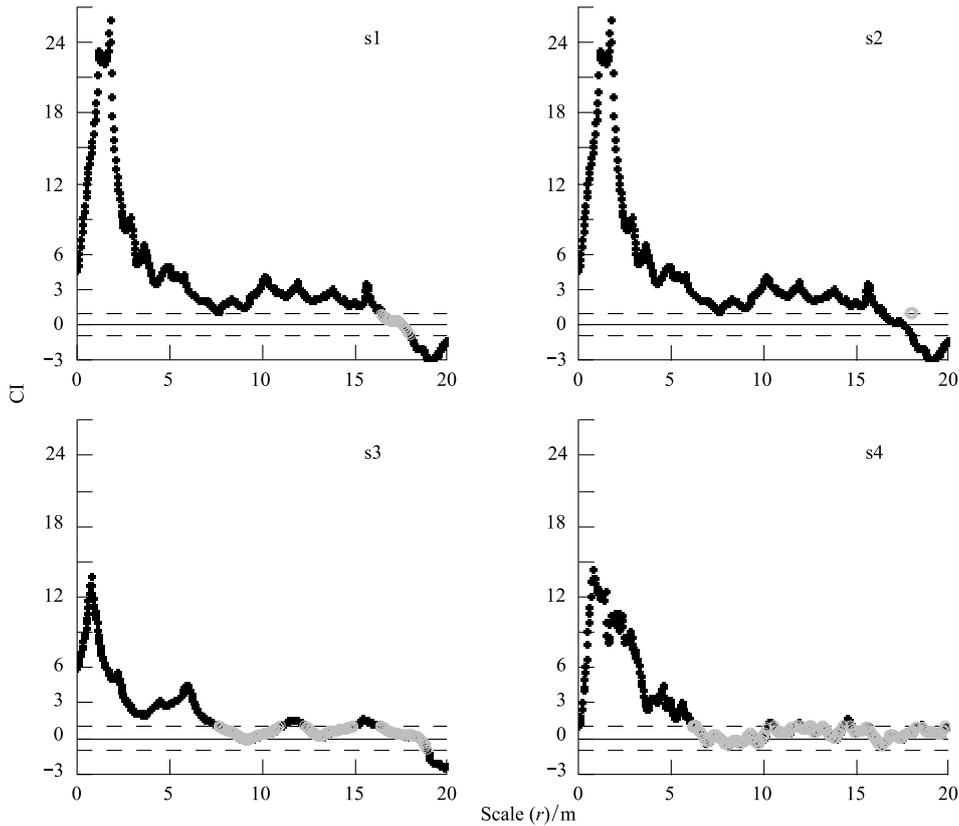


图 5 各生活史阶段的整体聚集趋势

Fig.5 Clustering trend of different life stages

s1: 老树;图中黑色虚线代表-1,1 的区间;黑色粗实线代表观察值;灰色粗虚线代表聚集程度较弱;黑色粗实线代表聚集程度较强;s2: 中树;其他同 s1;s3: 幼苗;s4: 矮曲灌木型

表 2 不同生活史阶段之间 $g(r)$ 统计量的配对 t 检验

Table 2 Paired t -test of $g(r)$ of different life stages

类型 Type	t 统计量	mean difference	P	df
s1—s2	-21.9085	-3.993731	< 0.001	511
s1—s3	12.4781	1.974787	< 0.001	511
s1—s4	13.4009	1.678653	< 0.001	511
s2—s3	35.5429	5.968518	< 0.001	511
s2—s4	35.3676	5.672384	< 0.001	511
s3—s4	-3.3264	-0.2961342	< 0.001	511

利用 $g_{cross}()$ 双变量检验进行空间关联分析结果表明(图 6),在 0—10m 的较小尺度上,s1 与 s2、s1 与 s4、s2 与 s3、s2 与 s4 均表现为正关联;s1 与 s3、s3 与 s4 表现为无明显促进或排斥;在 10—20m 的较大尺度上,各阶段之间皆表现为无明显促进或排斥关系。

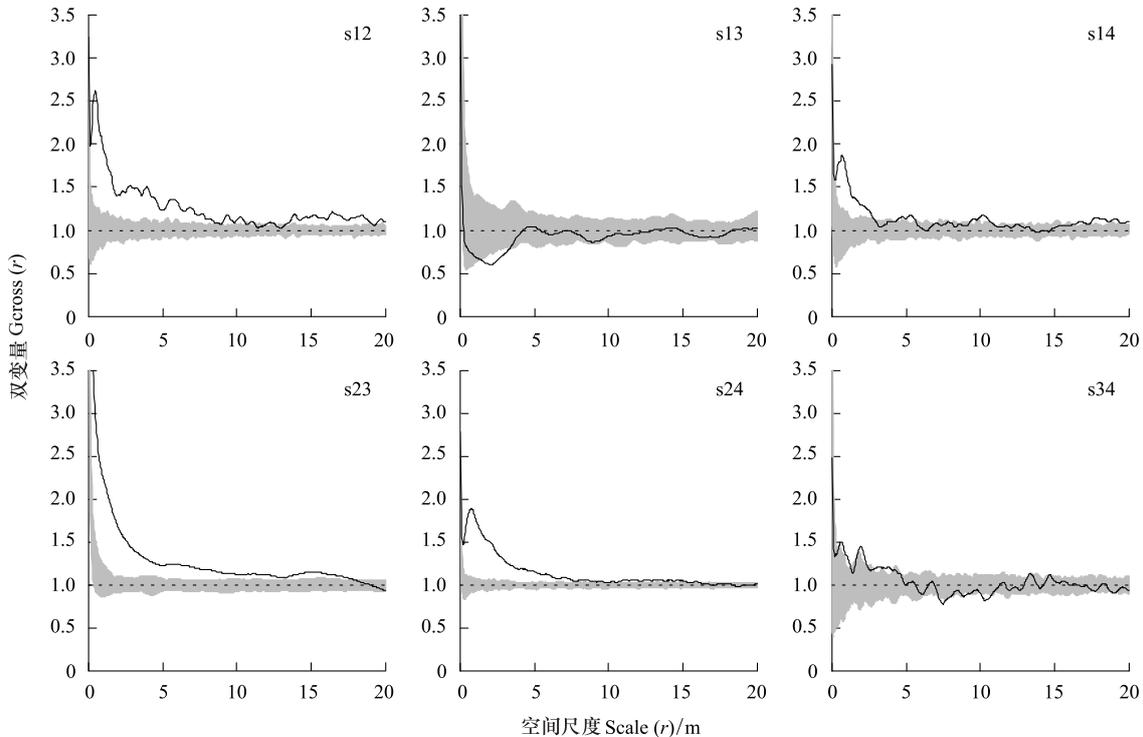


图 6 各类型之间的空间关联

Fig.6 Spatial correlation of multiple types

x 轴代表空间尺度, y 轴为双变量 $g(r)$ 值,虚线中间的区域为完全随机分布的置信区间

3 讨论与结论

3.1 讨论

3.1.1 过渡带岳桦的两种生活型

本研究中具有一个明显主干的乔木型岳桦和灌木型岳桦分别占总体的 7.46% 和 31.95%,对总体树高特征的研究表明该研究区内岳桦树高生长受限,且存在一个关键的树高区间 1.55—2.5m。王晓东^[9]等对同一区域岳桦的研究结果表明,岳桦在径级 18cm 时达到树高生长的极限,说明林线处树高生长明显受环境限制,这与本研究的结果一致。目前关于树高生长受限机理的研究多集中于成熟假说、营养限制假说、呼吸假说以及水力限制假说^[10-13],其中水力限制假说受到更多关注,Koch^[14]等认为重力以及运输路径限制了叶片大小和光合能力,最终引起树高生长受限。功能生态学观点认为乔木到灌木的优势生活型变化有利于矮曲植物体和分生组织在白天获得高于气温的温度和维持植物生长所需的正热量平衡^[8],低矮的植物体和密集的地被层可使植被脱离冠层以上恶劣气候的作用,隔绝周围气候因素的影响^[15]。关于高山植物与微气候的研究认为,低矮的灌木、草本或苔原植物与乔木相比,更容易隔绝周围气候因素的影响,也更能够在叶冠中积累热量^[16]。此外,如果认为优势生活型的选择是植物主动适应、权衡(Trade-off)的结果,在高生长不能为植物带来光获取的优势,反而增加其他胁迫风险如风雪侵袭的情况下,植物适应性地选择灌木型以抵御胁迫条件^[17],有可能是高海拔地区灌木取代乔木生活型的原因。

3.1.2 岳桦种群分布格局

本研究中岳桦种群表现为 0—10m 较小尺度上的聚集分布和 10—20m 较大尺度上的均匀分布,这与王晓

春等利用地统计学方法分析材积数据得到的分布趋势相同^[7]。某一尺度上的空间格局是一个或几个生态过程共同作用的结果,较大尺度上的格局更有可能是物种分布异质性、斑块性以及不同的环境条件决定,而较小尺度上的格局可能是不同程度的种内、种间竞争、种子扩散限制等因素所致。长白山北坡林线岳桦分布受地形因子的影响尤其明显,地形可能与其他形式的低温胁迫结合在一起,影响岳桦种群分布格局。对样地的融雪格局持续监测结果显示,5月末的融雪期,大岳桦集中于雪斑边缘,而在没有雪斑覆盖的裸露地段,少有岳桦分布,融雪格局与岳桦分布格局相关性较好。相比于裸地,雪被下的土壤温度降低了岳桦用于抵抗低温胁迫的碳投资。此外,有研究认为岳桦种群径级结构和土壤养分在林线内空间分异明显,岳桦通过不断调整生活型降低土壤限制积极应对气候变化^[18]。

3.1.3 不同生活史阶段的空间格局与关联

不同生活史阶段岳桦的分布格局可以在一定程度上反应种群的发育过程,在不区分海拔的情况下,长白山北坡岳桦在其发育过程中由集群分布发展为随机分布^[6]。本研究中林线岳桦表现出不同的趋势,0—5m的小尺度下各个阶段均表现为聚集分布,5—20m范围内中树和老树表现为相对聚集,表明其对空间的异质性选择效果最强,相反幼苗表现为随机分布,其对空间异质性选择的效果相对较弱。此外相对于乔木型,灌木型岳桦表现为相对随机的分布,这种聚集程度和空间选择的差异可能指示了矮曲、直立岳桦之间对环境适应性选择的差异,矮曲、灌木代表的“紧凑生活型”可能具有一定的适应性优势,而乔木更多地体现在占据有利位置。岳桦发育过程中可能存在一个特定的时期,个体适应性地选择一种合适的生存策略,如果有大树或群丛的保护,以直立主干的形式迅速生长,如果在没有隐蔽保护的条件下,以灌木生活型减少与周围环境因子的耦合,保证生存。年轮年代学方法得出乌拉尔山4个区域的优势树种具有从多主干到独立主干的趋势,且认为这种趋势与冬季降雪增多导致的相对温暖环境有关^[19-20],表明可能存在这一生活型转化的特定阶段。

树木个体之间的相互影响具有一定的作用范围,考虑物种的空间分布关联时更为关注较小尺度。本研究中0—10m的较小尺度上,除s1与s3、s3与s4表现为无明显促进或排斥外,其他类型间均表现出促进作用。值得关注的是幼苗与老树、灌木型之间均无明显促进作用,仅与中树存在显著正关联。而仅有中树与其他类型都表现为正相关,可能的原因是中树所占比例过大,本文中划分方法没有合理区分开生活史的各阶段,或者岳桦树高生长受环境因素影响较大。

3.2 结论

- (1) 长白山北坡林线岳桦树高生长受到限制,1.5—3.0m是一个关键的树高指标。
- (2) 相比于老树、中树,幼苗和灌木型岳桦更为均匀,对空间的异质性选择更弱。
- (3) 林线岳桦发育过程中,存在一个生活型分离的重要阶段。

参考文献 (References):

- [1] Körner C. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 1998, 115(4): 445-459.
- [2] Körner C. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Berlin: Springer, 2003: 3-40.
- [3] Tirado R, Pugnaire F I. Community structure and positive interactions in constraining environments. *Oikos*, 2005, 111(3): 437-444.
- [4] Gittins R. *Canonical Analysis: A Review with Applications in Ecology*. Berlin: Springer, 1985.
- [5] 周国英, 陈桂琛, 魏国良, 韩友吉, 祝存冠. 青海湖地区芨芨草群落主要种群分布格局研究. *西北植物学报*, 2006, 26(3): 579-584.
- [6] 于大炮, 唐立娜, 王绍先, 王顺忠, 代力民. 长白山北坡植被垂直带群落交错区的定量判定. *应用生态学报*, 2004, 15(10): 1760-1764.
- [7] 王晓春, 韩士杰, 邹春静, 周晓峰. 长白山岳桦种群格局的地统计学分析. *应用生态学报*, 2002, 13(7): 781-784.
- [8] Körner C. High elevation treelines // Körner C, ed. *Alpine Treelines*. Berlin: Springer, 2012.
- [9] 王晓东, 刘慧清. 长白山突变型林线岳桦对气候变化的响应. *山地学报*, 2011, 29(5): 551-560.
- [10] Drake J E, Raetz L M, Davis S C, DeLucia E H. Hydraulic limitation not declining nitrogen availability causes the age-related photosynthetic decline in loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Plant, Cell & Environment*, 2010, 33(10): 1756-1766.
- [11] Ryan M G, Yoder B J. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *BioScience*, 1997, 47(4): 235-242.
- [12] Thomas S C. Photosynthetic capacity peaks at intermediate size in temperate deciduous trees. *Tree Physiology*, 2010, 30(5): 555-573.

- [13] Thomas S C, Winner W E. Photosynthetic differences between saplings and adult trees: an integration of field results by meta-analysis. *Tree Physiology*, 2002, 22(2/3): 117-127.
- [14] Koch G W, Sillett S C, Jennings G M, Davis S D. The limits to tree height. *Nature*, 2004, 428(6985): 851-854.
- [15] Grace J, Berninger F, Nagy L. Impacts of climate change on the treeline. *Annals of Botany*, 2002, 90(4): 537-544.
- [16] Scherrer D, Körner C. Infra-red thermometry of alpine landscapes challenges climatic warming projections. *Global Change Biology*, 2010, 16(9): 2602-2613.
- [17] Körner C, Paulsen J, Pelaez-Riedl S. A bioclimatic characterization of Europe's alpine areas // Nagy L, Grabherr G, Körner C, Thompson D B A, eds. *Alpine Biodiversity in Europe*. Berlin: Springer, 2003: 13-28.
- [18] 王晓东, 刘惠清. 长白山北坡岳桦林线变动的水热条件分析. *地理科学进展*, 2011, 30(3): 313-318.
- [19] Hagedorn F, Shiyatov S G, Mazepa V S, Devi N M, Grigor'ev A A, Bartyshev A A, Fomin V V, Kapralov D S, Terent'ev M, Bugman H, Rigling A, Moiseev P A. Treeline advances along the Urals mountain range-driven by improved winter conditions?. *Global Change Biology*, 2014, 20(11): 3530-3543.
- [20] Aune S, Hofgaard A, Söderström L. Contrasting climate- and land-use-driven tree encroachment patterns of subarctic tundra in northern Norway and the Kola Peninsula. *Canadian Journal of Forest Research*, 2011, 41(3): 437-449.