

密级:_____



中国科学院大学
University of Chinese Academy of Sciences

博士学位论文

**藏东南急尖长苞冷杉林线的更新受限机制
及其气候变化响应意义**

作者姓名: _____ 沈 维 _____

指导教师: 罗天祥 研究员 _____ 中国科学院青藏高原研究所 _____

学位类别: _____ 理学博士 _____

学科专业: _____ 自然地理学 _____

研 究 所: _____ 青藏高原研究所 _____

2014 年 5 月

**Mechanisms controlling seedling recruitment of Smith fir at
treeline ecotone in southeast Tibet: implication for warming
effect on treeline position**

By

Shen Wei

A Thesis Submitted to

The University of Chinese Academy of Sciences

In partial fulfillment of the requirement

For the degree of

Doctor of Philosophy

Institute of Tibetan Plateau Research

May, 2014

独创性声明

本人声明所呈交的论文是我个人在导师指导下进行的研究工作及取得的研究成果。尽我所知，除了文中特别加以标注和致谢的地方外，论文中不包含其他人已经发表或撰写过的研究成果，也不包含为获得中国科学院或其它教育机构的学位或证书而使用过的材料。与我一同工作的同志对本研究所做的任何贡献均已在论文中作了明确的说明并表示了谢意。

研究生签名：

时间： 年 月 日

关于论文使用授权的声明

本人完全了解中国科学院有关保留、使用学位论文的规定，即：中国科学院有权保留送交论文的复印件和磁盘，允许论文被查阅和借阅，可以采用影印、缩印或扫描等复制手段保存、汇编学位论文。同意中国科学院可以用不同方式在不同媒体上发表、传播学位论文的全部或部分内容。

(保密的学位论文在解密后应遵守此协议)

研究生签名：

时间： 年 月 日

导师签名：

时间： 年 月 日

本论文得到以下项目的资助

国家 973 计划项目“全球变化影响下我国主要陆地生态系统的脆弱性与适应性研究”的课题“全球变化影响下自然生态系统的脆弱性及评价指标”(2010CB951301)

中国科学院战略性先导科技专项“青藏高原多层圈相互作用及其资源环境效应”中项目“现代高原地表圈层相互作用”的子课题“典型高山林线及荒漠草原对气候变化的响应”(XDB03030402)

国家自然科学基金项目(40901038,40671069)

藏东南急尖长苞冷杉林线的更新受限机制 及其气候变化响应意义

摘要

高山林线代表了高海拔地区树木生长的海拔上限，对气候变化极为敏感。温度是决定林线位置的重要因素，通常认为其对气候变暖响应强烈。然而，气候变暖导致的林线上升并非普遍存在，全球林线位置对气候变暖的响应表现为上升、无变化或下降等截然不同趋势，表明还存在着其它影响林线位置对气候变化响应的机制。幼苗死亡是决定林线位置和动态的重要机制之一。林线向上迁移开始于种子向林线以上的传播及幼苗在林线以上的定居，这些过程中的限制因子会影响林线的位移。林线在未来气候变暖下将如何变化，关键取决于幼苗在林线以上能否存活。因此，研究林线地区的森林更新过程及其受限机制将有助于理解林线的形成及其对未来气候变化的响应。

中国藏东南地区分布着全球海拔最高的林线，该地区人为干扰较少且在过去 200 年里气候温暖化趋势明显，是研究高山林线对气候变化响应的理想地区。在色季拉山，阴坡的急尖长苞冷杉林线和阳坡的方枝柏林线通常分布在山谷两侧，形成独特的对坡分布景观。过去 200 年的气候变暖使急尖长苞冷杉林线的种群密度增加但位置却没有显著变化，与全球近一半的林线并没有随气候变暖而上升一致，表明该林线的森林更新过程可能受到限制。色季拉山阴坡和阳坡的年降水量相似但林线以上的年平均气温相差 2°C，与林芝气象站 1960-2008 年间最冷年份和最暖年份之间 2.3°C 温度差异而降水无显著变化趋势相似。两个林线树种在阴、阳坡的相对分布格局及不同坡向和生境间的微气候差异为我们研究急尖长苞冷杉林线的更新受限机制及其气候变化响应意义提供了一个天然的实验室。本论文通过分析不同坡向和生境的微气候数据，调查冷杉林线的种子质量和传播并监测幼苗的存活和生长情况，结合野外条件下的种子萌发和幼苗移植实验，揭示限制急尖长苞冷杉幼苗在林线以上定居的环境因子。主要研究结果如下：

(1) 在相对温暖的阳坡，生长季冻害事件的频率、强度和持续时间均大于阴坡。在生长季早期，坡向和生境均对冻害事件特征有显著影响，而在生长季晚

期,只有生境对冻害事件的特征有显著影响。生长季内的日最低气温主要受净辐射和空气湿度的影响,而土壤含水量的影响会随季节发生变化。对于林线以上的林外生境,年平均气温与生长季早期的冻害事件特征之间存在显著的相关性,即随年平均气温增加和生长季提前,生长季早期冻害事件的频率越高、强度越大且持续时间越长,表明高山林线地区生长季早期冻害事件的频率和强度可能会随气候变暖而增加。

(2) 急尖长苞冷杉的结实率在林线和低海拔地区之间没有显著差异,但低海拔冷杉的球果和种子大小、单果出种量、种子饱满率、种子千粒重均显著大于林线。在室温条件下,采自低海拔地区的种子萌发率显著大于采自林线的种子;而在野外条件下,采自不同海拔的种子在林线及低海拔地区的萌发率不存在显著差异。幼苗分布上限可以达到林线以上 40 米左右。在林线地区,冷杉幼苗的存活率和当年生长量均随海拔的升高而显著下降。因此,与种子的质量和传播相比,幼苗的存活和生长更有可能是限制急尖长苞冷杉林线幼苗定居的关键因素。

(3) 对于移植的冷杉大幼苗 (>10 yr., 基于种子繁殖), 其年死亡率随生长季早期冻害事件的频率、强度和持续时间的增加而显著上升,且生长季早期的冻害事件频率是影响其年死亡率的主要环境因子;而对于移植的方枝柏大幼苗 (>10 yr., 基于克隆繁殖), 其年死亡率的变化与各环境因子之间均无显著关系。不同海拔冷杉种源的野外种子萌发实验结果表明,来自 3800m (分布中心) 的冷杉种子在阴坡林线以上和阳坡林内的萌发率显著高于其在阴坡林内的萌发率,而来自 4320m (林线) 的冷杉种子在不同坡向和生境的萌发率相似。移植到阴坡林线以上的冷杉小幼苗 (3-5 yr) 存活率略低于比移植到林内的冷杉小幼苗,但光环境对冷杉小幼苗的存活率和当年生长量有显著影响,移植到相对遮荫环境下幼苗的存活率和当年生长量均较高。因此,阴坡林线以上和阳坡的环境条件并没有限制冷杉种子的萌发,生长季早期的冻害事件是导致冷杉幼苗死亡的主要原因。此外,强光导致的低温光抑制对冷杉幼苗的生长存活也有一定的影响。

上述研究结果表明,在较温暖的气候环境下,尽管生长季提前但早期冻害事件显著增加,因为高海拔地区普遍存在剧烈的夜间辐射冷却效应,尤其在干燥、静风的晴天条件下;尽管林线以上的严酷生境并没有限制冷杉种子的萌发,但是林线以上无林地带的生长季早期冻害事件限制了林外幼苗的定居和存活,进而限

制了阴坡冷杉林线的上移及其在阳坡的分布。因此，极端气候事件在控制林线位置变化方面发挥着更重要的作用。相对于成年树木，幼苗对环境因子的变化更为敏感，尤其是基于种子繁殖的幼苗具有更大的脆弱性。这一机制为理解气候变暖下全球 47%林线位置的相对稳定性提供了新解释。

关键词：高山林线，急尖长苞冷杉，幼苗定居，生长季冻害事件，气候变化，幼苗移植

MECHANISMS CONTROLLING SEEDLING
RECRUITMENT OF SMITH FIR AT TREELINE ECOTONE
IN SOUTHEAST TIBET: IMPLICATION FOR WARMING
EFFECT ON TREELINE POSITION

ABSTRACT

Alpine treeline, which represents the upper limit of tree growth at high elevations, is particularly sensitive to climate change. Temperature is generally considered to be the primary control on treeline position. Therefore, treeline is likely to respond rapidly and intensively to global warming. However, advance of alpine treeline is not ubiquitous worldwide, suggesting that additional factors likely affect the response of alpine treeline to climate warming. Seedling mortality is important to the formation and dynamics of alpine treeline. Upward shift of treeline begins with seed dispersal, seed germination and seedling establishment above treeline, and limiting factors in these process may affect treeline migration. Changes of treeline positions in response to future climate warming depend on the successful of seedling recruitment. Hence, investigation of mechanisms controlling seedling recruitment at alpine treeline will be helpful to understand treeline formation and its response to future climate change.

Southeast Tibet has the highest alpine treeline in the world. This area is ideal to examine the response of alpine treeline to climate change because of rare human disturbance and the warming trend during past 200 years. In the Sergyemla Mountains, the seed-regenerated Smith fir treeline (*Abies georgei* var. *smithii*) generally dominates on the north-facing slope, while the sprout-regenerated juniper treeline (*Juniperus saltuaria*) dominates on the south-facing slope, forming a unique distribution pattern on opposite slopes of a valley. There is evidence that little change has occurred in Smith fir treeline position after 200 years of warming even though the fir population density has increased, which is consistent with the worldwide data that almost half of 166 alpine/boreal treelines did not advance in response to global

warming. This suggests that seedling establishment at Smith fir treeline would be constrained. Annual precipitation was similar but annual mean air-temperature above the treeline differed by 2.0°C between south-facing and north-facing slopes. This is comparable to the temporal difference of 2.3°C between the warmest and coldest years and the unchanged trend of precipitation during 1960–2008 at Nyingchi station nearby the study sites. The unique distribution pattern of two treeline species and the differences of microclimate between slopes and habitats provide an ideal natural laboratory for studying the response of seedling establishment to climate warming at treeline ecotones. In this study, we analyzed microclimate data across different slopes and habitats, investigated seed quality and dispersal, monitored seedling survival and growth, and conducted seed germination and seedling transplant experiments at treeline ecotones in the Sergyemla Mountains. The main conclusions are as follows:

(1) The frequency, intensity and duration of growing-season freezing events were much higher under the warmer climate on the south-facing slope. Slope and habitat showed significant effects on the three variables of freezing events in the early growing season, while only habitat significantly influenced those in the late growing season. Seasonal variations in daily minimum air temperature within a non-forested site above the treeline were mainly determined by net radiation and air humidity, and the effects of soil moisture at -5 cm differed with seasons. Across years and non-forested sites above both treelines, annual mean air-temperature was well correlated with early-season freezing events, indicating that the frequency and intensity of early-season freezing events at alpine treeline may increase under a warmer climate.

(2) Size of cone and seed, seed quantity per cone, percentage of full-developed seeds per cone and 1000-seed mass of Smith fir were significant higher at 3800 m (distribution center) than at 4320 m (treeline). The germination rate of seeds from 3800 m was significant higher than those from 4320 m in the laboratory. However, seeds from both elevations had similar germination rates in the field. Smith fir seedlings were found 40 m in elevation above treeline. The survival and growth rates of Smith fir seedlings decreased with elevation. Therefore, seedling survival and

growth were more important to seedling establishment at Smith fir treeline, compared to seed quality and dispersal.

(3) In pooled data across years and sites, annual mortality increased in Smith-fir old-seedlings but varied little in juniper old-seedlings with increasing freezing events in the early growing season. The early-season freezing event was the major limiting factor determining annual mortality of Smith fir old-seedlings, while that of juniper old-seedlings varied little with all the microclimate factors. The germination of Smith fir seeds from 3800 m (distribution center) was higher above the treeline on the north-facing slope and in juniper treeline forests on the south-facing slope, compared to those in Smith-fir treeline forests on the north-facing slope. The germination of Smith fir seeds from 4320 m (treeline) varied little with slopes and habitats. The survival of transplanted fir young-seedlings was lower at non-forested sites above treeline than at forested sites. Shading had significant effects on transplanted fir young-seedlings. The survival and growth rates of transplanted fir young-seedlings were higher at shade habitats. Hence, harsh environments above the treeline and on the south-facing slope did not limit Smith-fir seed germination. The early-season freezing event was the main cause of fir seedling mortality. In addition, high light intensity at non-forested sites above the treeline may be adverse to Smith-fir seedling survival due to low-temperature photoinhibition.

In conclusion, the early-season freezing events were more severe under a warmer climate because of the radiative cooling effect at calm, clear and dry nights at high elevations. Harsh environments above the treeline did not limit Smith-fir seed germination, but the early-season freezing events did limit the fir seedling survival and growth above treeline. Compared to adult trees, seedlings are more vulnerable to climate change, especially for seed-based seedlings. The finding that the early-season freezing events under a warmer climate increased seed-based seedling mortality can explain the cause for the unique distribution pattern of Smith-fir and juniper treelines on opposite slopes of a valley in southeast Tibet, and suggests a new explanation for observations that 47% of global treelines did not advance in response to global warming.

Key words: alpine treeline, Smith fir, seedling establishment, growing-season freezing events, climate change, seedling transplant

目 录

第一章 绪论	1
1.1 研究背景及意义	1
1.2 研究进展	2
1.2.1 林线对气候变化响应的研究进展	2
1.2.2 高山林线森林更新的研究进展	4
1.3 拟解决的科学问题	10
1.4 研究目标、内容和技术路线	10
1.4.1 研究目标	10
1.4.2 研究内容	10
1.4.3 技术路线	11
第二章 研究区概况与研究方法	13
2.1 色季拉山自然概况	13
2.1.1 地理位置	13
2.1.2 气候特征	14
2.1.3 土壤概况	14
2.1.4 植被概况	14
2.2 色季拉山高山林线观测场概况	15
2.2.1 研究区域特色	15
2.2.2 气候特征	16
2.2.3 土壤理化性质	17
2.2.4 植被特征	17
2.3 研究方法	19
第三章 林线过渡带生长季冻害事件及其成因	21
3.1 引言	21
3.2 材料和方法	23
3.2.1 生长季的定义	23
3.2.2 冻害事件特征的统计	24
3.2.3 数据分析的方法	25
3.3 结果	25
3.3.1 不同坡向及生境的生长季冻害事件特征	25
3.3.2 生长季冻害事件与其他环境因子的关系	29
3.4 讨论	32
3.4.1 高山林线出现生长季冻害事件的原因	32
3.4.2 未来气候变暖条件下高山林线生长季早期冻害事件的变化趋势	33
3.5 小结	35
第四章 急尖长苞冷杉种子质量和幼苗定居的海拔分异性	37
4.1 引言	37
4.2 材料和方法	38
4.2.1 色季拉山林线急尖长苞冷杉球果及种子特征的测定	38

4.2.2 色季拉山林线急尖长苞冷杉种子传播距离调查.....	40
4.2.3 色季拉山林线不同海拔急尖长苞冷杉幼苗密度的调查.....	40
4.2.4 色季拉山林线不同海拔急尖长苞冷杉幼苗存活和生长的监测.....	40
4.2.5 数据分析方法.....	41
4.3 结果.....	42
4.3.1 色季拉山林线急尖长苞冷杉的球果及种子特征.....	42
4.3.2 色季拉山林线急尖长苞冷杉种子的传播距离.....	45
4.3.3 色季拉山林线急尖长苞冷杉幼苗密度的海拔分异特征.....	46
4.3.4 色季拉山林线急尖长苞冷杉幼苗存活和生长的海拔分异特征.....	47
4.4 讨论.....	49
4.5 小结.....	50
第五章 急尖长苞冷杉和方枝柏幼苗的对坡移植实验及气候变化响应意义.....	53
5.1 引言.....	53
5.2 材料和方法.....	54
5.2.1 急尖长苞冷杉和方枝柏大幼苗（20-50 cm）的对坡移植实验.....	54
5.2.2 林线过渡带急尖长苞冷杉的种子萌发和小幼苗（<10 cm）移植实验.....	55
5.2.3 数据分析的方法.....	57
5.3 结果.....	57
5.3.1 急尖长苞冷杉和方枝柏大幼苗的死亡率和高生长随坡向和生境的变化及其与生长季冻害事件的关系.....	57
5.3.2 急尖长苞冷杉种子在林线及林线以上的萌发率.....	63
5.3.3 急尖长苞冷杉小幼苗在林线及林线以上的存活率及高生长.....	64
5.4 讨论.....	68
5.5 小结.....	70
第六章 结论与展望.....	71
6.1 主要结论与创新点.....	71
6.2 问题与展望.....	72
6.2.1 生长季冻害事件的形成机制研究.....	72
6.2.2 生长季冻害事件导致林线以上幼苗难以定居的普遍意义.....	72
参考文献.....	75
发表文章目录.....	91
致谢.....	93

第一章 绪论

1.1 研究背景及意义

高山林线 (alpine treeline) 是指从亚高山森林到高山植被之间的生态过渡带, 代表了高山地区树木生长的海拔上限 (Körner, 2003)。高山林线对气候变化极为敏感, 因此在全球变化研究中得到广泛关注 (Becker and Bugmann, 2001; Theurillat and Guisan, 2001; Callaghan et al., 2002; Peter, 2002)。

生长季低温限制了高海拔地区的树木生长, 因此高山林线应该随气候变暖而上升 (Körner, 1998; Körner and Paulsen, 2004)。然而, 气候变暖引起的林线上升并非普遍存在, 全球林线对气候变暖的响应表现为上升 (52%)、无变化 (47%) 或下降 (1%) 等截然不同的趋势 (Holtmeier and Broll, 2007; Harsch et al., 2009), 表明还存在着其它影响林线位置对气候变化响应的机制。幼苗死亡是决定林线位置和动态的重要机制之一 (Harsch and Bader, 2011)。林线向上迁移开始于种子向林线以上的传播及幼苗在林线以上的定居, 这些过程中的限制因子会影响林线的位移 (Smith et al., 2003)。在未来气候变化下林线将如何移动取决于林线以上的森林更新能否成功 (Hättenschwiler and Smith, 1999; Cuevas, 2000)。因此, 研究森林更新的过程及限制因子对理解高山林线的形成及其对气候变化的响应具有重要意义 (Geiger and Leuschner, 2004; Bader et al., 2007; Holtmeier and Broll, 2007)。

与平均温度相比, 极端温度对植物的影响更大 (Easterling et al., 2000; Jentsch et al., 2007)。在气候变暖情景下极端温度事件有增加的趋势 (Inouye, 2000; IPCC, 2007; You et al., 2008)。在高海拔地区, 极端低温事件随海拔的升高而增加, 甚至出现在整个生长季内 (Wieser and Tausz, 2007; Barry, 2008; Li et al., 2013)。生长季内不可预测的冻害事件可能对树种幼苗造成致命伤害, 从而导致幼苗在林线及林线以上难以定居 (Smith et al., 2003; Harsch and Bader, 2011)。然而, 由于缺乏长期连续的微环境观测数据 (Barry, 2008; Körner, 2012), 目前对高山林线生长季冻害事件特征及其对幼苗定居影响的认识还十分有限。

中国藏东南地区分布着全球海拔最高的林线 (Miehe et al., 2007; Opgenoorth

et al., 2010), 其形成和分布与青藏高原过去环境演变密切相关(施雅风等, 1998)。藏东南是我国气候变化的敏感区, 1980 年以来开始的新暖期和 1955 年以来 10 年尺度的温度波动都是在藏东南的林芝、波密等地区最先出现(冯松等, 1998; 林振耀和赵昕奕, 1996), 藏东南高山林线对气候变化的敏感性响应具有重要的预警意义。气象观测数据显示, 自 1960 年以来该地区气候温暖化趋势明显, 且被林线乔木及灌木的树轮宽度序列所记录(Liang et al., 2009; Liang and Eckstein, 2009; Kong et al., 2012)。在色季拉山, 阴坡的急尖长苞冷杉林线和阳坡的方枝柏林线形成独特的对坡分布景观(Zhang et al., 2010; Liu and Luo, 2011)。过去 200 年的升温使急尖长苞冷杉林线的种群密度增加, 而林线位置却没有显著变化(Liang et al., 2011), 与全球近一半的林线没有随气候变暖而上升一致(Harsch et al., 2009), 表明林线以上的森林更新过程可能受到限制。Liu and Luo (2011) 初步提出, 林线以上的胁迫环境(如剧烈的土壤温度日振幅等)很可能影响了冷杉幼苗的定居, 进而限制了冷杉林线的上移及冷杉在阳坡的分布。然而, 这种推论仍有待长期气象观测数据及相关控制实验的证实。因此, 在该地区开展森林更新过程及相关环境因子的研究将有助于理解过去 200 年的增温没有导致急尖长苞冷杉林线上升的原因, 从而为全球近一半的林线没有随气候变暖而上升提供可能的解释。

1.2 研究进展

1.2.1 林线对气候变化响应的研究进展

在过去 100 年里, 全球地表平均温度上升了 $0.74 \pm 0.18^{\circ}\text{C}$ (IPCC, 2007)。气候变暖会导致植物的分布范围向高纬度和高海拔地区扩展(Parmesan and Yohe, 2003; Thuiller et al., 2005; Hickler et al., 2012)。然而, 植物分布范围对气候变暖的响应在不同物种和地点间存在很大差异(Rabasa et al., 2013), 表明还有其它因素影响了植物分布界线的变化。

与其他地区相比, 高纬度及高海拔地区的增温更加显著(Chapin et al., 2005; La Sorte and Jetz, 2010), 且这些地区对气候变化更为敏感(Gottfried et al., 1998; Diaz et al., 2003)。然而, 林线对气候变暖的响应并不一致, 主要表现为以下几种类型: (1) 位置上升(Kullman, 2001, 2002; Lloyd and Fastie, 2003; Danby and Hik,

2007a; Kullman and Oberg, 2009); (2) 种群密度增加但位置不变 (Szeicz and MacDonald, 1995; Weisberg and Baker, 1995; Liang et al., 2011); (3) 在无干扰条件下相对稳定 (Lloyd et al., 2003; Johnstone and Chapin, 2006); (4) 优势种从常绿针叶树种变为落叶树种 (Landhäusser et al., 2010); (5) 植株从高山矮曲林变成直立生长型 (Lescop-Sinclair and Payette, 1995; Vallee and Payette, 2004); (6) 位置降低或不变 (Butler et al., 1994; Payette, 2007)。自 1900 年以来, 全球 166 个林线样点中只有 52% 的位置上升, 表明除气候变暖外, 林线波动还受到许多其它因素的影响 (Harsch et al., 2009)。Gehrig-Fasel et al. (2007) 提出, 林线位置没有随气候变暖而上升的原因可能有以下三个: (1) 局地的效应 (如微环境、放牧压力、永久冻土层和频繁雪崩等) 限制了林线对气候变化的响应; (2) 土地利用的改变也会影响林线对气候变化的响应, 如森林砍伐后形成的草地具有很强的稳定性, 林线树种很难定居; (3) 林线位置变化与气候变化之间可能存在时滞。此外, 物种间的相互关系 (Hughes, 2000; Tylianakis et al., 2008; Lenoir et al., 2010) 和林线树种的个体发育及种群特征 (Rabasa et al., 2013) 也会影响林线对气候变化的响应。因此, 物种间的相互关系、扩散和定居能力与微环境的异质性一起, 对气候变化导致的林线波动产生了复杂的影响。

高山地带大部分被陡峭的山坡、悬崖和裸露的基岩所占据, 幼苗难以生存 (Macias-Fauria and Johnson, 2013)。林线以上的环境因子可能限制了幼苗的存活和生长, 从而导致幼苗在林线以上定居的失败。因此, 不同地区林线动态和气候变暖之间的不一致性可能是由于其它环境因子影响了幼苗的补充更新, 缺乏适宜的更新生境、高山矮曲林的促进作用不均匀等都可能导导致林线对气候变暖的响应不同 (Batllori et al., 2009)。此外, 林线树种自身的特征 (如耐荫性和种子特征等) 也可能影响林线对气候变暖的响应 (Kullman, 2002; Danby and Hik, 2007b)。过去对高山林线形成机理的研究多集中在低温与树木生长限制之间的关系, 对高山林线地区森林更新的研究相对较少 (Risser, 1995; Holtmeier and Broll, 2007; Smith et al., 2009)。与树木相比, 幼苗对环境因子的变化更为敏感, 尤其是基于种子繁殖的幼苗具有更大的脆弱性 (刘庆, 2004; 尹华军和刘庆, 2005; 尹华军等, 2011; Liu and Luo, 2011; Zhang et al., 2010)。林线在未来气候变化下如何变化, 关键取决于林线树种幼苗的定居情况。如果林下幼苗缺乏, 在林线树种老龄

化并逐步死亡之后,可能导致林线的倒退;反之,如果幼苗能够成功更新并生长良好,林线则能够保持稳定并有可能向上延伸 (Smith et al., 2003)。

1.2.2 高山林线森林更新的研究进展

林线向上移动意味着幼苗在林线以上能够成功定居,表明种子的形成、传播和萌发及幼苗存活和生长等森林更新的关键过程能够顺利完成 (Germino et al., 2002)。各种生物和非生物的限制因子会影响树种在林线以上的更新,如不适宜种子萌发或幼苗生长的苗床,强烈的种间竞争或影响种子萌发的化感物质等都有可能影响幼苗的定居 (Mallik, 2003; Camarero and Gutiérrez, 2004; Oakley et al., 2006; Batllori et al., 2009; Smith et al., 2009)。因此,气候变暖对林线森林更新的有利影响(如种子产量和活力的提高)可能被其它环境限制因子所掩盖 (Tremblay and Boudreau, 2011)。目前,森林更新对林线位置及动态的重要性已经引起广泛关注 (Germino and Smith, 1999; Cuevas, 2000; Smith et al., 2003; Camarero and Gutiérrez, 2004; Gieger and Leuschner, 2004; Resler, 2006; Bader et al., 2007)。

1.2.2.1 高山林线地区的种子形成、传播和萌发

种子的形成、传播和萌发是森林更新过程的开始,对更新能否成功具有极其重要的意义 (Kullman, 2007)。通常认为,高山林线地区的种子产量和质量均低于低海拔地区,且产生种子的间隔也较长,如 *Picea engelmannii* 和 *Abies lasiocarpa* 在高海拔地区每 3-6 年出现一个种子丰年 (Holtmeier, 2009)。在瑞典和智利的高山林线地区进行的种子雨调查发现,种子的数量、质量和活力都随海拔的升高而降低 (Sveinbjörnsson et al., 1996; Cuevas, 2000)。因此,种子的形成可能是高山林线森林更新的限制因子之一。种子成熟与夏季积温密切相关,林线地区较短的生长季和较低的夏季温度导致产生有效种子的积温不足 (Payette and Gagnon, 1985; Sirois, 2000; Juntunen and Neuvonen, 2007)。近年来的气候变暖导致林线地区的种子产量有增加的趋势 (Kullman, 2007; Tremblay and Boudreau, 2011)。

种子的传播距离很大程度上取决于传播方式和环境条件。大多数林线针叶树种靠风传播种子,因此风在林线种子传播中具有重要作用 (Holtmeier and Broll, 2010)。风媒种子的传播距离主要取决于风速、风向、种子质量、种翅大小及种

子散布时所在高度等 (Holtmeier and Broll, 2010)。与种子重量相比, 风速对种子传播距离的影响更大 (Jongejans and Telenius, 2001)。干燥多风的天气有利于种子传播。大多数种子的传播距离只有树高的几倍, 而强风和暴风雨可能将种子带到几十公里以外 (Luoto and Seppälä, 2000; Kullman, 2007, 2010; Holtmeier and Broll, 2010)。陡峭的地形和浓密的灌丛有可能阻止种子向林线以上传播。Green (2009) 认为, Snowy Mountains 林线位置的稳定原因可能是种子难以向上传播。Bader et al. (2007) 发现, 森林更新随距林缘的距离增加而显著下降, 而移植幼苗的存活率并没有随这个距离而下降, 表明种子传播也可能是森林更新的限制因子 (Wardle and Coleman, 1992; Cuevas, 2000)。

传播到林线以上的种子必须到达适宜的生境才能萌发 (Smith et al., 2009)。近地表的霜冻事件及水分胁迫可能导致种子在林线以上不能萌发 (Wesche et al., 2008)。较厚的凋落物层也会阻碍种子的萌发 (Facelli and Pickett, 1991; Eckstein and Donath, 2005)。而一些灌木会释放大量化感物质来阻止种子萌发 (Fisher, 1980; Mallik, 2003; Batllori et al., 2009; Bråthen et al., 2010; Tremblay et al., 2012)。此外, 种子萌发不仅受到环境因素的影响, 还与其自身特性有关, 如冷杉属植物的种子通常处于不同程度的生理性休眠状态, 需要特殊预处理才能解除休眠。低温层积作用能够显著提高冷杉属种子的萌发率 (赖江山等, 2003; Jones et al., 1991; Rawat et al., 2008)。光照显著提高了未经层积处理的 *Abies grandis* 种子的萌发率, 但对经过低温层积的种子萌发率没有影响, 因此郁闭林冠下极低的光照水平可能会推迟种子的萌发, 但是未必会限制最终萌发率 (Li et al., 1994)。

综上所述, 我们对高山林线的种子形成、传播和萌发已有了一定的了解。从种子形成到萌发是森林更新的关键过程, 然而目前对该阶段的研究却远远少于对幼苗存活和生长的研究。目前, 关于林线地区种子产量、种子寿命、土壤种子库等方面的研究还较少, 特别是种子在林线以上的萌发特征。已有对种子萌发的研究大多是关于不同实验条件下 (如温度、光照、湿度等) 的萌发特征 (Rawat et al., 2008), 而在野外进行的种子萌发实验较为少见 (Germino et al., 2002; Coop and Givnish, 2008)。Li et al. (2008) 发现, 在自然环境中 *Abies chensiensis* 种子的萌发率远远小于其在实验室内萌发率, 因此室内的种子萌发实验结果可能会导致对树木更新潜力的高估。目前, 由于实验条件的限制, 在实验室内通常只能对单一

环境因子进行简单控制,往往不能反映出野外复杂的气候条件对种子萌发的真实影响。因此,野外条件下的种子萌发实验有助于我们理解林线以上的种子萌发特征及其限制因子。

1.2.2.2 影响高山林线地区幼苗存活的环境因子

幼苗定居是林线向上迁移和亚高山森林扩展的必经阶段(Smith et al., 2003)。然而,幼苗生长早期阶段的死亡率是树木生活史中最高的(Germino and Smith, 1999; Maher and Germino, 2006; Bader et al., 2007)。对自然定居幼苗存活率的研究发现,当年幼苗的死亡率大于60%,特别是在开阔生境中其死亡率可高达90%以上(Cui and Smith, 1991)。在林线进行的人工播种实验中,也只有少于20%的幼苗能够存活到第二年(Germino et al., 2002)。因此,幼苗难以存活也是林线以上森林更新的障碍之一。在高山林线地区,影响幼苗存活的非生物因子主要包括温度、光照、土壤和雪盖等,生物因子主要包括植被(树岛、高山矮曲林、灌丛和草本层)、菌根和植食动物。

温度与海拔之间有着密切的关系,高海拔地区的低温不利于林线树木的生长和存活(Körner, 2003)。冬季频繁冻融事件引起的木质部栓塞,可能是导致高山林线幼苗死亡的重要原因之一(Mayr, 2007; Batllori et al., 2009)。低温会导致幼苗针叶发育受阻并出现物理性损伤,限制幼苗的光合作用,从而影响随后的碳获取能力及高生长,并提高幼苗对其他环境限制因子的敏感性(Germino and Smith, 1999; Cavieres et al., 2000; Awada et al., 2003; Johnson et al., 2004)。Tranquillini (1987)发现 *Picea abies* 的针叶需要至少50天连续无霜冻来避免生长过程中的损伤,至少90天大于-3°C发育足够的表皮来抵抗冬季干旱。温度日振幅也可能影响幼苗的存活(Liu and Luo, 2011)。温室中 *Englemann spruce* 幼苗的死亡率在温度日振幅最大的时候最高(Hellmers et al., 1970)。Germino et al. (2002)也发现,林线地区的 *Picea engelmannii* 和 *Abies lasiocarpa* 幼苗在温度日振幅最小的年份存活率最高。极端温度事件对林线幼苗的影响可能远远大于平均温度(Easterling et al., 2000; Jentsch et al., 2007)。在林线以上的开阔生境,由于晴朗、无风且干燥的夜空下严重的辐射冷却效应,冻害事件在整个生长季内都有可能出现(Sakai and Larcher, 1987; Jordan and Smith, 1994; Taschler and Neuner, 2004; Wieser and Tausz, 2007; Larcher et al., 2010)。特别是在生长季早期,幼苗对这种

不可预测的冻害事件的抵抗能力最弱 (Inouye, 2008; Mayr et al., 2012; Neuner and Hacker, 2012; Rixen et al., 2012)。因此, 生长季 (特别是早期) 的冻害事件可能是林线以上幼苗死亡的重要原因之一。

生长在高海拔地区的植物通常会对强光产生一定的适应特征 (生物化学和形态方面), 且这种适应特征存在种间差异。例如生长在强光环境中桦树 (*Betula litwinowii*) 幼苗和幼树叶片的的花青素含量增加, 表现为红叶比例较高 (Close and Beadle, 2003; Hughes et al., 2005; Akhalkatsi et al., 2006)。而在结构上, 植物主要通过增加叶倾角和改变叶片横截面积来避免过强的光照 (Jordan and Smith, 1993)。然而, 与多年生草本相比, 林线针叶树种的幼苗通常缺乏躲避强光的结构 (Germino and Smith, 2000)。因此, 林线以上过强的光照水平可能会降低幼苗的存活率 (Tranquillini, 1979; Cui and Smith, 1991; Johnson et al., 2004; Johnson and Smith, 2005; Cierjacks et al., 2008; Ninot et al., 2008)。强光会加剧低温和水分胁迫对幼苗的影响 (Germino et al., 2002)。Bader et al. (2007) 在热带林线的研究发现, 过强的太阳辐射对幼苗定居的限制可能比低温更重要。伴随着低温的强烈光照会导致光合作用的低温光抑制 (Ball, 1994; Jordan and Smith, 1994; Ball et al., 1997), 从而显著降低生长季的光合作用。不同物种对低温光抑制的敏感性不同, 低温光抑制对冷杉 (*Abies lasiocarpa*) 幼苗光合作用的影响要显著大于云杉 (*Picea engelmannii*) 幼苗 (Germino and Smith, 1999, 2000)。夜间霜冻导致冷杉幼苗的同化速率下降 40%, 强光导致下降 22%, 而这两者联合导致下降 90%, 表明低温光抑制强烈地影响了冷杉幼苗的光合作用 (Germino and Smith, 2000)。

在高山林线地区, 土壤温度、含水量和质地也会影响幼苗的生长和存活。与树木相比, 幼苗对土壤温度更加敏感 (Bansal and Germino, 2010)。有研究显示, 根生长所需的最低温度为 4-6 °C, 土壤温度低于 6 °C 会强烈抑制根的生长 (Alvarez-Uria and Körner, 2007)。Karlsson and Nordell (1996) 发现, 桦树 (*Betula pubescens*) 幼苗的氮摄取主要取决于土壤温度, 而当年幼苗的氮摄取与其冬季存活率关系密切 (Weih and Karlsson, 1999)。Karlsson and Weih (2001) 观测了林线附近的土壤温度, 根据已有实验得出的土壤温度与幼苗氮摄取及存活率的关系, 发现在该地区的土壤低温导致当年幼苗难以存活过首个冬季。而在有些林线, 夏季干旱时期幼苗死亡率最高 (Cuevas, 2000)。夏季土壤干旱可能会导致幼苗光

合作用下降和死亡率上升 (Smith and Knapp, 1990; Cui and Smith, 1991; Johnson et al., 2004), 但过度潮湿的土壤也会抑制幼苗的定居 (Gilfedder, 1988)。质地细腻的土壤通过减缓根生长和降低水分的有效性来阻止幼苗的定居 (Patten, 1963)。此外, 质地细腻、潮湿且营养丰富的土壤能促进竞争草本的生长, 从而使树种幼苗难以存活 (Fensham and Kirkpatrick, 1992; Schauer et al., 1998)。

积雪深度与幼苗密度之间有很强的相关性, 积雪太深或太浅幼苗均无法存活 (Hättenschwiler and Smith, 1999)。树岛的向风侧 (积雪深度最小) 没有发现幼苗, 而在背风侧仅在积雪深度为 0.5-1.5 米之间的位置发现幼苗, 因此适宜的积雪深度对幼苗定居非常重要。积雪太深会缩短生长季, 而积雪太浅不能为幼苗的存活和生长提供足够的水分, 先前研究显示夏季土壤水分有效性主要取决于冬季积雪的分布格局 (Oberbauer and Billings, 1981)。

树岛能够改善高山地区严酷的气候条件 (如霜冻、干旱、强光和强风等), 提供适宜的微环境, 从而有利于幼苗在高山以上的存活 (Germino and Smith, 1999; Germino et al., 2002; Smith et al., 2003)。此外, 树岛也能改变土壤的理化特征, 并为幼苗提供菌根来源 (Holtmeier and Broll, 1992; Pauker and Seastedt, 1996; Van Miegroet et al., 2000)。因此, 在树岛周围幼苗和幼树的出现频率最高, 距树岛近的幼苗存活率较高 (Hättenschwiler and Smith, 1999; Germino et al., 2002)。与树岛相似, 高山矮曲林也能够改变微环境条件, 促进林线幼苗定居 (Hadley and Smith, 1987; Scott et al., 1993; Batllori et al., 2009)。高山矮曲林能有效地降低风速, 且能在其顺风侧积累更厚的雪盖, 因此在高山矮曲林顺风侧幼苗存活率较高 (Hadley and Smith, 1986; Hättenschwiler and Smith, 1999; Germino et al., 2002)。

灌丛对林线幼苗存活的影响在不同研究中表现不同。有些研究显示, 灌丛下的凋落物层和化感物质可能会不利于幼苗存活 (Pornon and Doche, 1995; Nilsen et al., 1999; Batllori et al., 2009)。而另一些研究则认为, 灌丛降低了光照强度并提高土壤湿度, 从而有利于幼苗定居 (Lipp and Nilsen, 1997; Lei et al., 2002; Castro et al., 2004; Akhalkatsi et al., 2006; Hughes et al., 2009)。造成上述研究结果不一致的主要原因是不同地点太阳辐射强度不同或所研究物种的耐荫性不同。在太阳辐射强度较高的热带林线, 林线以上的灌丛能为幼苗提供遮荫, 从而提高幼苗存活率 (Bader et al., 2007)。而对于光合能力较高的落叶树种 *Betula litwinowii*, 灌丛

的遮荫反而不利于其幼苗的生长 (Hughes et al., 2009)。

草本植物对林线幼苗的定居既有促进作用 (遮荫), 又有竞争作用 (水分), 其影响主要取决于当地的土壤水分条件。在土壤水分比较充足的林线, 草本植物提供的遮荫提高了幼苗的光合速率和存活率 (Maher et al., 2005)。而在相对干旱的季节, 草本植物降低了幼苗的光合速率, 此时其对土壤水分的竞争可能比遮荫的保护效应更重要 (Coop and Givnish, 2008)。Germino et al. (2002) 对草本植物和当年幼苗存活率关系的研究发现, 幼苗存活率在有草覆盖时为 90%, 没有地被物时为 44%, 被草环绕却不覆盖时为 19%, 因此对当年幼苗来说, 温度和水分胁迫导致了 10% 的死亡率, 强光导致了 56% 的死亡率, 而这两者的联合导致了 81% 的死亡率。

菌根从寄主植物获取碳, 同时改善寄主植物的养分和水分关系, 并能阻止根部病原体 (Smith and Read, 1997)。在高海拔地区的针叶树种幼苗存在碳同化限制 (Germino and Smith, 1999, 2000; Johnson et al., 2004), 因此其受菌根的影响可能比其他地区的植物更大。菌根对针叶树种幼苗的存活具有潜在的生态重要性 (Christy et al., 1982; Miller et al., 1998)。Hasselquist et al. (2005) 发现, 外生菌根能够显著提高幼苗水势, 但对光合作用的影响不大。

植食动物的取食和踩踏也会影响高山林线的幼苗存活。驯鹿、驼鹿、松鼠、囊鼠等的啃食都会降低林线幼苗的存活率 (Cantor and Whitham, 1989; Hessler and Graumlich, 2002; Kaye et al., 2003; Cairns and Moen, 2004; Coop and Givnish, 2008)。然而, 也有研究表明中、低强度的家畜踩踏会导致幼苗密度的显著增加 (Cierjacks et al., 2007, 2008)。通常认为凋落物层是种子萌发和幼苗存活的障碍之一 (Facelli and Pickett, 1991; Eckstein and Donath, 2005), 而动物的踩踏会通过减少凋落物层的厚度而促进幼苗定居。

上述研究表明, 林线以上的各种非生物因子和生物因子对幼苗的存活和生长有着极其重要的影响, 从而导致了全球变暖后幼苗在林线以上的定居仍然受到限制, 林线位置相对稳定。然而, 目前对限制幼苗在林线之上定居的环境因子的研究还远远不够 (Holtmeier and Broll, 2005), 而导致这方面研究不足的一个主要原因是缺乏对环境因子的长期定位观测。与树木相比, 低温对幼苗的伤害更加严重, 且林线以上的其它环境特征 (如过高的光照或水分胁迫等) 会加重低温的影响。

因此,生长季的冻害事件可能是导致林线以上的幼苗死亡的一个重要原因。然而,冻害事件的特征(如频率、强度和持续时间等)只有通过对长期气象数据进行统计分析才能得到,而对高山林线地区微环境的连续观测记录又十分缺乏(Barry, 2008; Körner, 2012),因此目前我们对高山林线地区的生长季冻害事件特征及其对林线幼苗存活的影响的认识还十分有限。

1.3 拟解决的科学问题

在过去 200 年里藏东南地区气候温暖化趋势明显,但色季拉山急尖长苞冷杉林线的位置却没有显著上升,表明该地区林线的更新过程可能受到了限制。在高海拔地区,由于晴朗夜空下的强烈的辐射冷却效应,生长季的早期和晚期均有可能出现冻害事件,而升温引起的生长季提前可能会导致生长季早期温度波动较大,冻害事件更加频繁和强烈。然而这种推论仍有待长期气象观测数据及相关控制实验的证实。本研究依托藏东南两典型树种林线的长期定位观测平台,开展基于种子繁殖的急尖长苞冷杉幼苗和基于克隆繁殖的方枝柏幼苗的对坡移植实验,并进一步调查林线急尖长苞冷杉的种子质量、传播和萌发及幼苗定居,探讨以下科学问题:(1)在较温暖的气候条件下,生长季早期的冻害事件是否更剧烈?(2)基于种子繁殖的林线树种幼苗是否更容易受到生长季早期冻害事件的伤害?该问题的解决不仅有助于解释冷杉林线罕见在阳坡分布的自然景观现象,并为理解气候变暖下其林线位置的相对稳定性提供一种新解释。

1.4 研究目标、内容和技术路线

1.4.1 研究目标

本研究基于野外定位观测及幼苗移植实验的方法,通过回答上述 2 个关键科学问题,旨在揭示冷杉和方枝柏在阴、阳坡相对分布的原因及更新受限机制,并为理解气候变暖下冷杉林线位置的相对稳定性提供新解释。

1.4.2 研究内容

(1) 林线生长季冻害事件随坡向和生境的变化特征及成因

基于自动气象站的多年数据,统计分析生长季冻害事件的频率、强度和持

续时间，比较分析不同坡向和生境之间生长季冻害事件特征差异及其成因。

(2) 林线急尖长苞冷杉种子质量及幼苗定居随海拔的分异性

基于对林线和分布中心的冷杉种子特征的调查及林线冷杉幼苗的定位观测，分析林线冷杉种子质量和传播特征，及幼苗的生长存活随海拔的变化，阐明种子的质量、传播及萌发是否是林线冷杉幼苗定居的限制因子。

(3) 急尖长苞冷杉和方枝柏幼苗的对坡移植实验及气候变化响应意义

基于对急尖长苞冷杉和方枝柏大幼苗在不同坡向和生境间的移植实验，及阴坡林线及林线以上的冷杉种子萌发和小幼苗移植实验，分析幼苗的生长存活与生长季早期冻害事件及其它环境因子的关系，阐明在较温暖的气候环境下，生长季早期冻害事件是否是导致林线冷杉幼苗死亡率上升的主要原因。

1.4.3 技术路线

详见下图所示（图 1-1）。

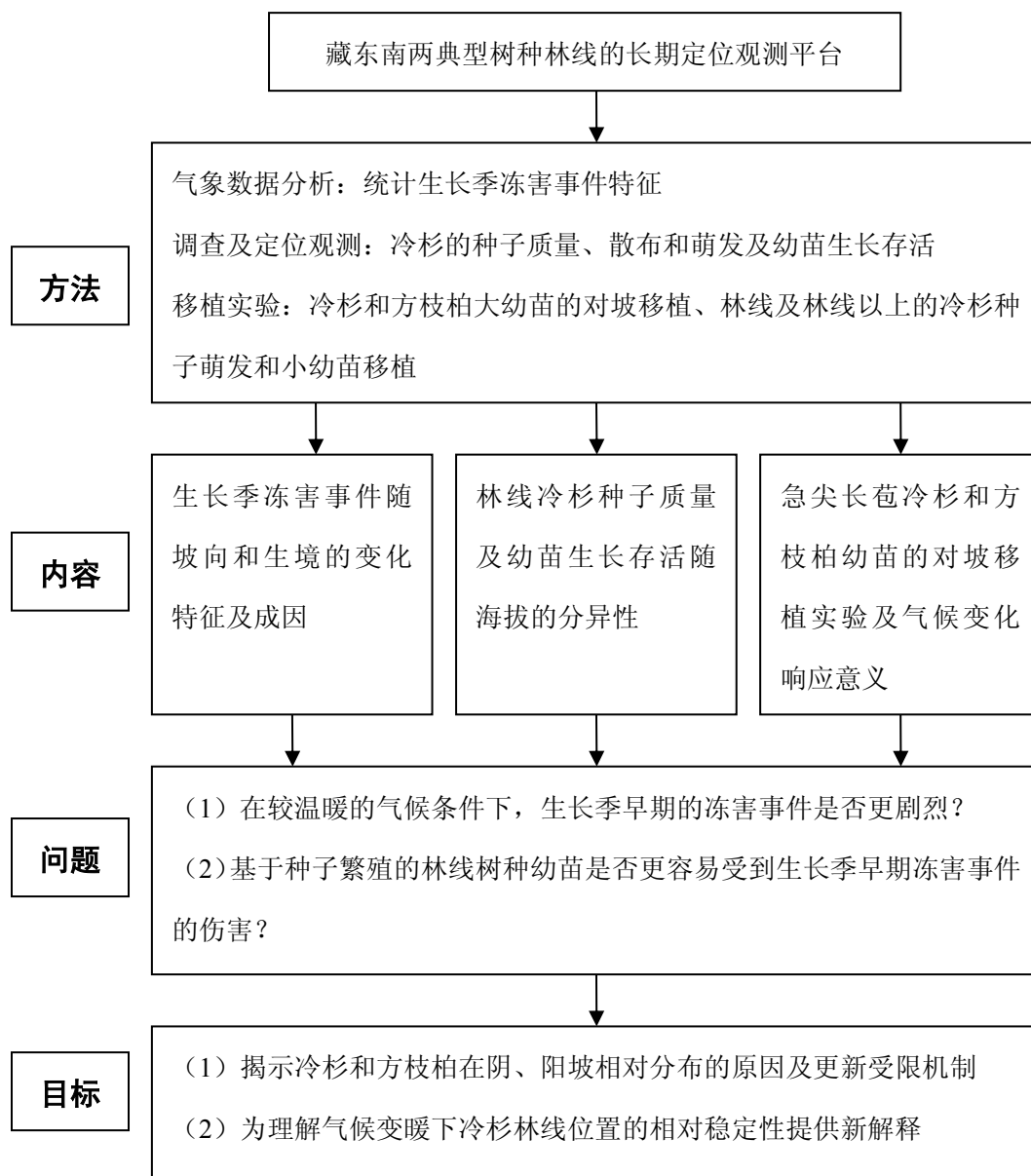


图 1-1 研究框架图
Figure 1-1 Research scheme

第二章 研究区概况与研究方法

2.1 色季拉山自然概况

2.1.1 地理位置

色季拉山位于西藏自治区东南部的林芝县境内(图 2-1),属于念青唐古拉山的余脉,是帕龙藏布江与尼洋河流域的分水岭,主峰海拔为 5200 m。山体位置大致为 $E94^{\circ}25'-94^{\circ}45'$, $N29^{\circ}35'-29^{\circ}57'$, 主要呈西北至东南方向,形成较大范围的东、西坡面,且这两个坡面的森林景观与生态环境差异显著。东坡总体朝向为东北方向,沿着鲁朗河下切,形成陡坡峡谷地带,海拔低至约 2100m;而西坡总体朝向为西南方向,向下延伸至林芝河谷,海拔低至约 3000m 地带。色季拉山周围的边界分别是:东部边界为横断山脉,南部边界至雅鲁藏布江中游的半干旱阶地及喜马拉雅山东侧高峰;西北面逐步上升至高原面,与半干旱森林和高寒灌丛草甸相邻。色季拉山是藏东南林区的核心地带,自然环境特殊且生物多样性极为丰富。本研究地点位于鲁朗林海国家级自然保护区。

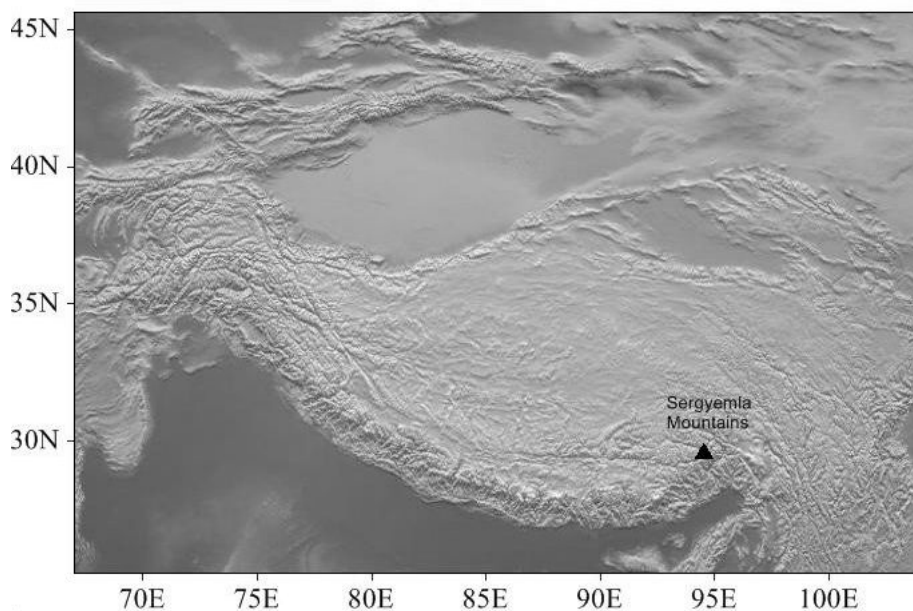


图 2-1 色季拉山的地理位置。

Figure 2-1 The location of Sergyemla Mountains.

2.1.2 气候特征

色季拉山地区气候类型丰富,以山脊为大体分界线划分,东坡主要为半湿润区,而峡谷急流下段由半湿润区向湿润区地带过渡,西坡主要为半干旱区与半湿润区的交汇地带。色季拉山山体海拔较高,分布范围从2100 m到5000m以上,由于印度洋湿润气流的影响表现出明显的垂直气候带(徐凤翔等,1995)。多年气候观测资料显示,林芝县(位于色季拉山西麓河谷地带,29°34' N,94°28' E,3000 m)的年平均气温为8.6°C,气温年较差为15.4°C,7月份平均气温为15.8°C,1月份平均气温为0.4°C。年降水量为677.2 mm,其降水主要集中在夏季到秋初(6-9月),约占全年总降水量的70%以上(何吉成,2008)。

2.1.3 土壤概况

色季拉山土壤类型沿山地垂直带(海拔范围在2500-5200米之间)有着明显的变化,主要有酸性棕壤、山地棕壤、山地灌木草甸土、高山草甸土、漂灰土和沼泽土等(徐凤翔等,1995;方江平,1997)。海拔4000m以上的缓坡和积水洼地为高山草甸土,表土层厚约10~15cm,在季节性融冻作用下土壤腐殖质化和生草化过程明显。海拔3300~4000m的范围内为山地酸性棕壤,植被类型主要是以急尖长苞冷杉为主的亚高山暗针叶林。在林线过渡带的土壤上通常覆盖有苔藓层(约1-8.2 cm)和有机质层(约5 cm)。林线附近的土壤每年6-11月单位体积平均含水率为35.5%,而在其它月份为季节冻土(Liu and Luo, 2011)。海拔2500~3300m的针阔混交林和云杉林下为山地棕壤,以微酸到中性为主。海拔2800~3300m的阳坡灌木、草甸地带为山地灌木草甸,多中性偏微碱。不同海拔高度的洼地常年积水地区为沼泽土,呈垫状小土丘,表层为根系盘结的泥炭腐殖土。对不同坡向沿海拔梯度的土壤养分特征研究表明,东、西坡各海拔范围内的土壤PH值均呈酸性;东坡不同海拔的土壤有机质、全氮、碱解氮等含量小于西坡;东坡土壤有机质没有明显的海拔变化趋势,而西坡土壤有机质随海拔升高而升高(茹广欣等,2008)。

2.1.4 植被概况

由于地质地貌和地理位置的特殊性,色季拉山地区的植物种既有地史上古老

的子遗成分,又有与山地各气候带相适应的植物区系成分,物种的交汇、镶嵌与延伸性或间断性联系等特点在此范围内均有反映。据徐凤翔等(1995)统计,色季拉山区约有种子植物 1091 种和变种,占西藏种数的 20%,它们分属 103 科 475 属,其中裸子植物 2 科 7 属 13 种,被子植物 101 科 468 属 1078 种。这些物种规律性地或交错地分布于色季拉山的各种植被类型中。该地区植被类型及其生长状况、分布范围等随坡向和海拔的不同而具有明显的差异。

在色季拉山林线过渡带,主要的植被类型为亚高山寒温带冷湿暗针叶林带和亚高山、高山冷湿灌丛草甸植被,主要分布的海拔范围从 3400m~4600m。其中:

亚高山寒温带冷湿暗针叶林带,分布于山体海拔 3400m~4200 (4300) m 的范围。树种组成主要是急尖长苞冷杉,间有落叶松、云杉。此带的上缘 4200(4300)~4400 (4500) m 处还分布有方枝柏疏林。此外,色季拉山口阳坡为方枝柏所占据。

亚高山、高山冷湿灌丛草甸植被,主要分布于海拔 4200(4300)~4500(4600) m 的地带,由多种杜鹃、高山柳类、景天属和大黄属等组成。

2.2 色季拉山高山林线观测场概况

2.2.1 研究区域特色

本研究区域位于色季拉山口附近的高山林线观测场内(E94°36', N29°36'),临近 318 国道林芝地区八一公路段 113 道班,距离林芝县城约 60 公里,距离中国科学院藏东南高山环境综合观测研究站约 16 公里,交通较为便利,适于开展野外研究工作。本研究主要位于海拔 4000 米以上的林区,虫草、蘑菇等土特产物种稀少,且供牦牛啃噬的草本植物较少,因此人为活动干扰很小,基本上可视为天然林,比较适于研究植被与气候变化的关系。

在本研究区域,阴坡分布着急尖长苞冷杉占优势的林线,阳坡分布着方枝柏占优势的林线。2005 年 8 月,分别在阴坡急尖长苞冷杉林线(4320 m, N2)、阳坡方枝柏林线(4425 m, S2)、阴坡林线以上的雪层杜鹃灌丛(4390 m, N3)和阳坡林线以上的高山草甸(4441 m, S3)架设了 4 个自动气象站(图 2-2)。林内气象站的监测项目有:气温(1 m 和 3 m)、相对湿度(1 m 和 3 m)、土壤温湿度(-5 cm 和 -20 cm)。林外气象站除了监测以上项目外,还对辐射(总辐射、净

辐射、光合有效辐射、长波辐射和红光辐射)、风速、降雨量和雪深等进行监测。传感器资料及地点介绍详见 Liu and Luo (2011)。这四个地点代表了两面坡（阴坡和阳坡）的两种典型生境（林内和林外），本研究中的观测及移植实验设置在这四个自动气象站附近。

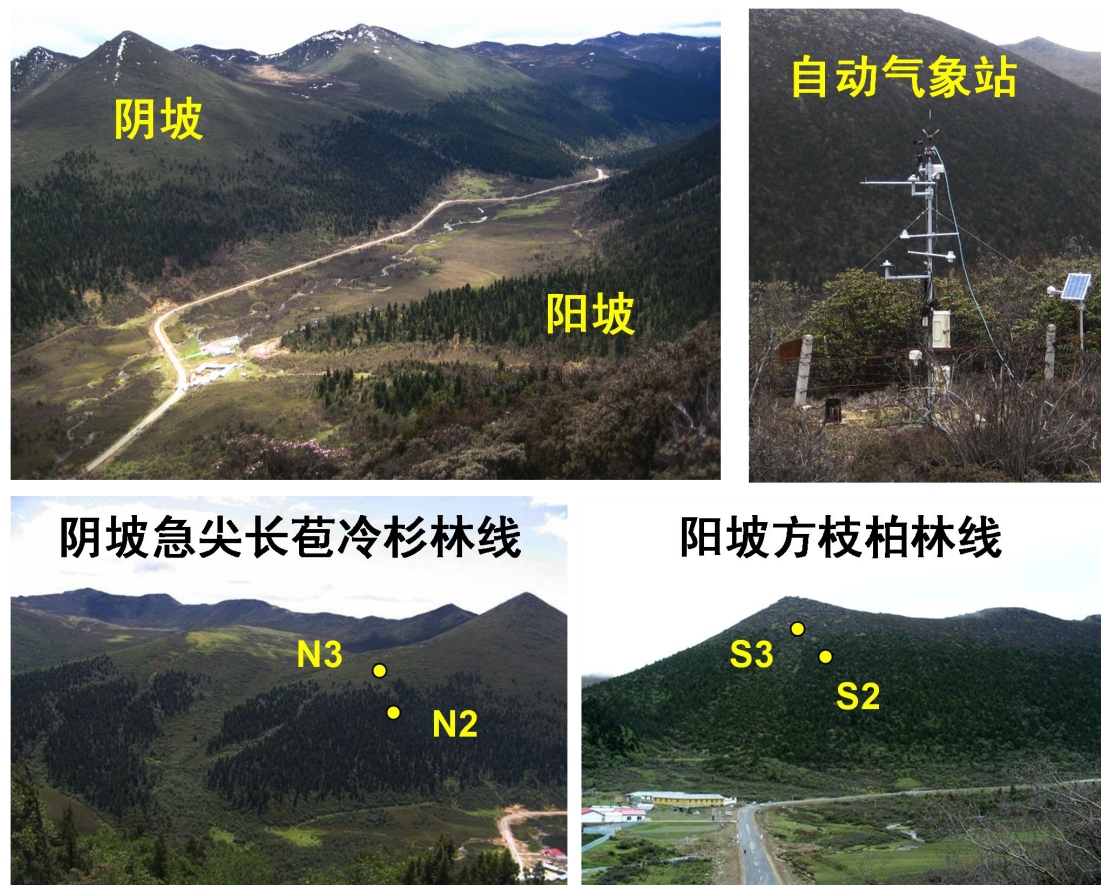


图 2-2 色季拉山林线观测场自动气象站的位置。

Figure 2-2 Location of four automatic weather stations at and above treelines across north-facing and south-facing slopes in the Sergyemla Mountains.

2.2.2 气候特征

本研究地点位于色季拉山林线附近的高寒地带，海拔在 4100m 以上，这一地带的气候以冷湿为主，昼夜温差较大，常常受到大风和风暴影响，春季少雨、夏秋雨丰、雨热同期、冬季寒冷为各季节的气候特征。高山林线观测场 2005-2012 年两面坡林线林内（阴坡 4320m，阳坡 4425m）的气象监测数据显示，阴坡急尖长苞冷杉林线和阳坡方枝柏林线的年降水量（847.8 vs. 940.2mm）和生长季平均

气温 (6.5°C vs. 6.6°C) 差异不大; 而在林线以上, 阳坡生长季平均气温和年平均气温分别比阴坡高 1.3°C 和 2.0°C; 阳坡的气候较为温暖, 且春季土壤升温时间比阴坡提前 20-30 天左右; 阴坡急尖长苞冷杉林内的 5cm 土壤温度振幅远远小于其他三个地点 (Liu and Luo, 2011)。结合中山大学在山谷底部 (4160m) 设置的自动气象站的观测数据, 我们得出阴坡年平均气温和 7 月气温的递减率分别为 -0.42 °C/100m 和 -0.66 °C/100m, 而在阳坡则分别为 -0.16 °C/100m 和 -0.47 °C/100m (Kong et al., 2012)。这两面坡的光合有效辐射 (PAR) 均随海拔升高而降低; 夏季光合有效辐射坡向差异很小, 但是冬季阳坡的光合有效辐射要明显的大于阴坡 (Kong et al., 2012)。

2.2.3 土壤理化性质

研究区域内土层较厚, 土壤以酸性棕壤为主, PH 值 4-5 (徐凤翔, 1995)。李明财 (2007) 对林线地带 0-10 cm 的土壤进行采集, 经测定发现该区域内土壤含水率、全碳、全氮、全磷、速效氮、速效磷分别为 39.1±6.4%、67.3±25.7mg/g、4.5±1.1mg/g、0.34±0.09 mg/g、0.03±0.02 mg/g、0.003±0.001 mg/g。色季拉山高山林线观测场的不同坡向 (阴坡和阳坡) 及生境 (林内和林外) 的 0-20cm 土壤全氮和有机质含量差异不大 (Kong et al., 2012)。

2.2.4 植被特征

2.2.4.1 植被组成

在研究区域内, 阴坡分布着以急尖长苞冷杉为主的原始林, 阳坡分布着以方枝柏为主的原始林, 形成了独特的对坡分布景观 (图 2-2)。阴坡和阳坡的森林群落结构都比较简单。阴坡乔木层为急尖长苞冷杉 (*Abies georgei* var. *smithii*), 灌木层以常绿灌木薄毛海绵杜鹃 (*Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum*)、黄毛海绵杜鹃 (*Rhododendron aganniphum* var. *flavorufum*)、林芝杜鹃 (*Rhododendron nyingchiense*)、长叶川滇杜鹃 (*Rhododendron traillianum* var. *dictyotum*) 和雪层杜鹃 (*Rhododendron nivale*) 为主, 伴有少量的落叶灌木山生柳 (*Salix oritrepha*)、冰川茶藨子 (*Ribes glaciale*) 和西南花楸 (*Sorbus rehderiana*), 草本层以多年生草本植物岩白菜 (*Bergenia purpurascens*) 和粉枝莓 (*Rubus biflorus*) 为主。阳

坡乔木层为方枝柏 (*Juniperus saltuaria*), 灌木主要有薄毛海绵杜鹃、白背紫斑杜鹃 (*R. principis* var. *vellereum*)、林芝杜鹃、山生柳、西南花楸等, 草本层以委陵菜 (*Potentilla aiscolor*)、珠芽蓼 (*Polygonum viviparum*)、马先蒿 (*Pedicularis* spp.) 和苔草 (*Carex* spp.) 等为主。在林线以上地带, 阴坡形成以薄毛海绵杜鹃为主的灌丛, 伴有雪层杜鹃、林芝杜鹃和黄毛海绵杜鹃, 草本层常见物种有岩白菜、垫柳 (*Salix lindleyana*)、岩须 (*Cassiope fastigiata*)、岩梅 (*Diapensia* spp.) 等; 阳坡林线以上的灌木则以林芝杜鹃和雪层杜鹃为主。

2.2.4.2 林线树种特征

本研究中阴坡的林线树种——急尖长苞冷杉具有明显的垂直带谱, 其海拔分布范围从3550 米延伸到4400 米, 具有较大的生态位宽度 (李健, 2005)。在不同海拔及坡向上, 急尖长苞冷杉的生态幅均较大, 对资源环境的利用能力较强, 因此, 其在藏东南地区分布广泛, 是林芝、波密、察隅等地亚高山暗针叶林林海的重要组成部分 (徐凤翔, 2001)。海拔3800 米左右是急尖长苞冷杉的最适分布范围, 其种群密度为380株/公顷, 种群径级结构呈反J型, 年龄结构为金字塔型, 属扩展型种群 (杨小林, 007)。急尖长苞冷杉林线的海拔高度随地形和坡向而变化, 其范围在4250-4400 米之间。

急尖长苞冷杉的幼苗通常是由种子萌发而来 (Zhang et al., 2010)。其结实特征具有明显的海拔差异及周期性特征: 随着海拔的升高, 结实母树的数量递减, 而结实母树的比例有所增加, 球果和种子的发育程度显著降低; 且其结实有大小年之分, 天然林通常每三年为一个结实周期 (罗大庆等, 2010)。对海拔3800m的急尖长苞冷杉种群种子库特征的初步研究显示, 冷杉球果一般在10月初成熟开裂, 此后种子自然飘落, 但也有少数球果整个落到地面, 种子的集中下落期为11-12月, 一直到第二年6月初结束; 随着距母树距离或土壤深度的增加, 种子数量明显减少; 种子下落的初期萌发率为8%, 而到集中下落期萌发率可达到43%, 距母树越远的种子发芽率越低 (姚鹤珍等, 2008)。森林中由于朽木主干倒伏所形成的林窗促进了种子萌发和幼树的高生长, 为急尖长苞冷杉的成功更新提供有利的微环境 (罗大庆等, 2002)。刘庆 (2004) 对白马雪山长苞冷杉 (*Abies georgei*) 的研究也显示, 中等大小的林窗对幼苗的存活及生长最有利。

阳坡的林线树种——方枝柏主要分布于川西、滇西北和西藏等地区高山或高

原丘状山岭的阳坡或半阳坡，是一个耐寒、耐旱、喜光、抗风的树种。对林线地区方枝柏种群结构特征研究表明，其各龄级的空间格局基本上是聚集型，聚集尺度和强度随龄级增加而增加；幼树在种群中占了很大比重，在15龄级前能够适应高山林线区域特殊的生境条件，生长较好并发育到青壮年期，此后由于个体对营养空间的需求不断增大，对空间、光照和养分等的激烈竞争引起死亡率上升，导致种群发生自疏（张桥英等，2007；郭其强等，2010）。方枝柏的幼苗多以克隆生殖的方式从母树根部或枝条萌生而来，鲜见以种子萌发的实生苗（Zhang et al., 2010）。其幼苗主要分布在阳坡林下，在靠近公路的冷杉林缘（冷杉林与方枝柏林的过渡地带）也有部分方枝柏幼苗。

2.3 研究方法

Blois et al. (2013) 提出，当气候在时间上的变化与其在空间上的差异相似时，可以采用“以空间替代时间”的方法研究气候变化对生态系统的影响。色季拉山阴坡和阳坡的年降水量相似但林线以上的年平均气温相差 2°C ，与林芝气象站（海拔 3000 m，距本研究地点约 10 km）记录的 1960-2008 年间最冷年份和最暖年份之间 2.3°C 温度差异及降水无显著变化趋势相似（Liang et al., 2009; Kong et al., 2012）。本研究中，我们利用色季拉山阴、阳坡之间的环境差异，采用“以空间替代时间”的方法，开展林线树种幼苗的对坡移植实验，研究在较温暖的气候环境下生长季冻害事件的特征及其对林线树种幼苗定居的影响。本研究中采用的研究方法主要有：

（1）气象数据分析：统计生长季冻害事件的频率、强度和持续时间，比较不同坡向和生境之间生长季冻害事件特征差异，并分析其成因。

（2）调查及定位观测：调查比较林线和分布中心的冷杉种子质量、传播和萌发，并沿海拔梯度对林线冷杉幼苗的生长存活进行定位观测。

（3）移植实验：通过冷杉和方枝柏大幼苗的对坡移植实验和林线及林线以上的冷杉种子萌发和小幼苗移植实验，分析幼苗的生长存活与生长季冻害事件及其它环境因子的关系，比较种子萌发特性与幼苗定居对冷杉林线变化的相对重要性及其气候变化响应意义。

第三章 林线过渡带生长季冻害事件及其成因

3.1 引言

随着全球温度升高, 北极海冰融化加剧, 除了影响高纬度气候环境外, 还可能对中纬度地区极端天气有显著影响, 导致北美及亚欧大陆中纬度地区的夏季极端高温、冬季极端严寒和干旱等极端天气事件更加频繁 (Tang et al., 2013a, b)。长期器测资料及大气环流模型显示, 在未来气候变暖条件下极端低温事件有增加的趋势 (Inouye, 2000; IPCC, 2007, You et al., 2008)。与连续的气候变化趋势 (增温或二氧化碳水平升高) 不同, 极端天气事件造成的严重生态后果与它们较短的持续时间是成比例的 (Easterling et al., 2000; Jentsch et al., 2007; Charrier et al., 2013)。极端天气事件出现的突然性为植物适应过程提供的时间非常短, 且其程度是植物难以承受的, 因此其对植物的影响远远大于气候的逐渐变化。极端天气事件通过对植物光合作用和呼吸作用的影响, 降低陆地生态系统的碳获取潜力, 从而对生态系统的多种功能产生显著的影响 (Gratani et al., 2000; Qi et al., 2002; Cias et al., 2005; Niu et al., 2008; Hoglind et al., 2011; Saunders et al., 2014)。

当森林生态系统位于其分布范围的边界附近时, 极端天气事件的影响将会更加严重, 因为这些事件的频率和程度可能会加剧树木对生物和非生物胁迫的敏感性 (Theurillat and Guisan, 2001)。冻害事件通常会随着海拔的升高而增加 (Wieser and Tausz, 2007; Barry, 2008; Li et al., 2013)。在高海拔地区, 由于晴朗、无风、干燥的夜空下严重的辐射冷却效应, 冻害事件在整个生长季内都有可能出现 (Sakai and Larcher, 1987; Taschler and Neuner, 2004; Wieser and Tausz, 2007; Larcher et al., 2010)。这可能会对高山植物的生存产生致命的影响, 因为植物对生长季早期不可预测的冻害事件的抵抗能力最弱 (Inouye, 2008; Mayr et al., 2012; Neuner and Hacker, 2012; Rixen et al., 2012)。通常认为, 林线树种的幼苗对冻害事件非常敏感, 从而导致其在林线及林线以上难以存活 (Smith et al., 2003; Kullman, 2007; Harsch and Bader, 2011)。而幼苗死亡是决定林线位置和动态的重要机制之一 (Harsch and Bader, 2011), 因此高山林线地区的生长季冻害事件特征对我们理解林线的形成及动态具有十分重要的意义。然而, 冻害事件的特征 (如

频率、强度和持续时间等) 只有通过对长期气象数据记录进行统计分析才能得到 (Stephenson et al., 2008), 而对高山林线地区微环境的连续观测记录又十分缺乏 (Barry, 2008; Körner, 2012), 因此目前我们对高山林线地区的生长季冻害事件特征及产生原因的认识还十分有限, 特别是对气候变暖条件下冻害事件特征的变化更是缺乏了解。

我国的藏东南地区气候寒冷湿润, 分布着全球海拔最高的林线 (Miehe et al., 2007; Opgenoorth et al., 2010)。气象观测数据显示, 自 1960 年以来藏东南温暖化趋势明显, 色季拉山林线的树轮宽度序列记录林线地区明显的升温趋势 (Liang et al., 2009; Liang and Eckstein, 2009; Kong et al., 2012)。在色季拉山, 以种子繁殖的急尖长苞冷杉 (*Abies georgei* var. *smithii*) 通常分布在阴坡, 而以萌生繁殖的方枝柏 (*Juniperus saltuaria*) 通常分布在阳坡, 在年平均气温差异较大而年降水量相似的两面坡上形成独特的对坡分布景观 (Zhang et al., 2010; Liu and Luo, 2011)。根据 2006-2012 年的四个林线自动气象站的观测数据, 最温暖的年份和最寒冷的年份之间的年平均气温之差在阳坡的观测地点 (S2 和 S3) 为 0.7-1.2°C, 在阴坡的观测地点 (N2 和 N3) 为 0.8-1.0°C。两面坡的林内生境 (S2 和 N2) 有着相似的年降水量 (850-940 mm) 和生长季平均气温 (6.5-6.6°C)。阳坡林内的年平均气温比阴坡林内高 0.5°C, 而阳坡林外的年平均气温比阴坡林外高 2.0°C。这与林芝气象站 (海拔 3000 m, 距本研究地点约 10 km) 记录的 1960-2008 年间的最暖和最冷年份之间的差异 (2.3°C) 及降水没有明显的变化趋势相似 (Liang et al., 2009; Kong et al., 2012)。Blois et al. (2013) 基于北美东部的孢粉记录研究气候变化对生物多样性的影响, 发现当气候在时间上的变化与在空间上的差异相似时, 基于“空间代替时间”的方法做出的预测能够与基于时间的预测很好地吻合, 表明采用以空间代替时间的方法研究气候变化对植被的影响是可行的。因此, 色季拉山林线观测场不仅为研究高山林线地区的生长季低温事件特征提供了长期连续的气象数据, 而且这两个坡面的环境条件差异也为研究未来气候变暖条件下低温事件特征的变化提供了一个天然的实验室。

本章通过对色季拉山林线过渡带上不同坡向及生境的生长季冻害事件的统计, 分析其与相关环境因子的关系, 探讨高山林线地区生长季冻害事件的特征和成因, 最后讨论未来气候变暖对高山林线生长季冻害事件的可能影响。

3.2 材料和方法

3.2.1 生长季的定义

通常用日平均气温或日平均土壤温度阈值来定义生长季的开始和结束时间 (Körner and Paulsen, 2004; Walther and Linderholm, 2006)。在高海拔地区, 由于季节性雪盖和土壤的冻融, 春季土壤升温通常比气温的升高时间滞后几周 (Gehrig-Fasel et al., 2008), 从而导致地下的根系生长晚于地上的茎生长 (Liu and Luo, 2011)。通过对全球高山林线土壤温度的研究, Körner and Paulsen (2004) 用 10 cm 土壤温度 3.2°C 作为定义生长季开始和结束的阈值。急尖长苞冷杉的形成层活动通常开始于日平均气温达到 3-5°C 或日最低气温达到 1-2°C (Li and Liang, unpublished data), 当 5cm 日平均土壤温度达到 3.2°C 时, 日平均气温 (3.5-7.1°C) 能够达到急尖长苞冷杉形成层开始活动的阈值。因此, 在本研究中, 我们将 5cm 日平均土壤温度 3.2°C 作为定义生长季开始和结束的阈值, 假定本研究中的幼苗(根系深度<10cm)在 5cm 土壤温度达到这个阈值时开始生长 (Liu and Luo, 2011)。通过统计发现, 无论是林内生境还是林外生境, 阳坡的生长季开始时间均比阴坡早 20-30 天 (图 3-1)。对于林内生境, 阴坡生长季开始的时间通常为 6 月 13 日-17 日, 而阳坡通常为 5 月 17 日-25 日; 对于林外生境, 阴坡生长季开始的时间通常为 5 月 19 日-25 日, 而阳坡通常为 4 月 17 日-20 日。为了解生长季内不同时期冻害事件特征及其与其它环境因子的关系, 本研究中将 4-6 月定义为生长季早期, 9-10 月定义为生长季晚期。

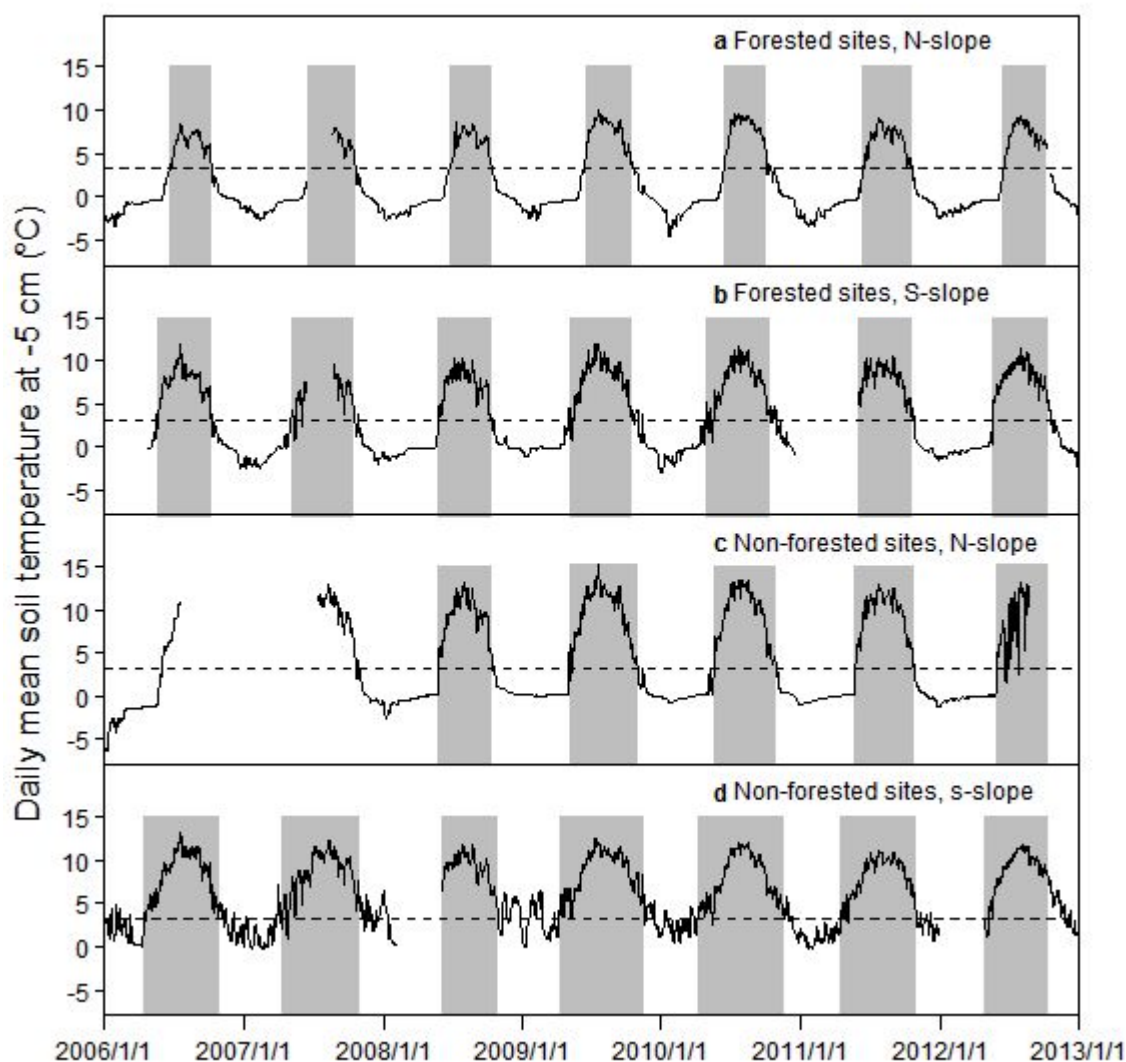


图 3-1 阴坡急尖长苞冷杉和阳坡方枝柏林线 (a, b) 及林线以上的灌丛及草地 (c, d) 的-5cm 日平均土壤温度 (2006-2012 年, 灰色部分标出的为生长季)

Figure 3-1 Daily mean soil temperature at -5cm at (a, b) and above (c, d) treelines across north-facing and south-facing slopes during 2006–2012. (Grey block: growing-season).

3. 2. 2 冻害事件特征的统计

生长季冻害事件是表征生长季期间日最低气温小于 0°C 的极端气候特征。利用本研究区域内 4 个自动气象站 2006–2012 年的每小时气温 (1 m) 数据, 分别统计阴坡和阳坡林线及林线以上生长季冻害事件的频率、强度和持续时间。生长季冻害事件的频率定义为生长季内出现日最低气温 (T_{\min}) 小于 0°C 的天数, 强度定义为生长季内的绝对最低气温 (AT_{\min}), 持续时间定义为每天出现气温小于

0°C 的时间（小时）。为了研究冻害事件在生长季内的季节分布特征，我们进一步统计了生长季内每月出现日最低气温（ T_{\min} ）小于 0°C 出现的天数。此外，为了研究气候变暖对生长季冻害事件特征的影响，我们还分析了年平均气温（3 m）与生长季冻害事件的关系。

通常认为，晴朗、干燥、无风的夜晚冷空气更易在地表附近聚集（Jordan and Smith, 1994）。为了研究生长季冻害事件出现的原因，分别对阴坡和阳坡林线以上的生长季内日最低气温与其它环境因子（风速、净辐射、饱和水汽压差和土壤含水量）的关系进行分析。饱和水汽压差（Vapor pressure deficit, VPD）由气温和相对湿度计算而来，是反映空气干燥状况的指标。

3.2.3 数据分析的方法

采用一般线性模型（GLM）中的双因素方差分析（Two-way ANOVA），分析不同坡向（阴坡和阳坡）和生境（林内和林外）的生长季冻害事件特征的差异。本研究中，我们旨在检验坡向和生境及其相互作用对生长季冻害事件的长期影响，因此将多年的观测作为重复。

使用多元线性回归模型中的偏相关分析来评估风速、净辐射、饱和水汽压差和土壤含水量对日最低气温的相对影响。使用线性回归模型（ $y = a + bx$ ）来分析年平均气温与冻害事件特征之间的关系。

所有的统计分析均在 SPSS 19 for Windows（SPSS Inc., Chicago, USA）中进行，所有显著性水平都是 $P < 0.05$ 。

3.3 结果

3.3.1 不同坡向及生境的生长季冻害事件特征

对 2006-2012 年生长季内日最低气温的统计显示，无论在林内生境还是林线以上的林外生境，阳坡的生长季冻害事件的频率、强度和持续时间均高于阴坡（表 3-1）。从频率来看，阳坡方枝柏林内日最低气温小于 0°C 的天数比阴坡冷杉林内多 8-9 天，而阳坡林外日最低气温小于 0°C 的天数比阴坡林外多 33-34 天。从强度来看，阳坡方枝柏林内的生长季绝对最低气温比阴坡冷杉林内的低 1.8°C，阳坡林外的生长季绝对最低气温比阴坡林外的低 1.4°C。从持续时间来看，阳坡方

枝柏林内每次冻害事件中出現气温小于 0°C 的时间比阴坡冷杉林内多 2 小时, 阳坡林外每次冻害事件中出現气温小于 0°C 的时间比阴坡林外多 3.5 小时。

生长季内每月出現日最低气温小于 0°C 的天数在不同坡向和生境间也存在很大差异 (表 3-2)。在阴坡冷杉林内, 冻害事件只出现在生长季的晚期。而阳坡林内和两面坡林线以上的林外生境中, 生长季的早期 (4-6 月) 和晚期 (9-10 月) 均有较多的冻害事件出現。双因素方差分析显示, 在生长季早期, 不同坡向和生境间的冻害事件特征差异显著, 而在生长季晚期, 只有生境对冻害事件的特征有显著影响 (表 3-3)。坡向 (39%)、生境 (32%) 及它们之间的交互作用 (17%) 能够解释大部分生长季早期冻害事件出現频率的差异 (表 3-3)。

表 3-1 阴坡急尖长苞冷杉林线和阳坡方枝柏林线的生长季冻害事件特征

Table 3-1 Characteristics of the growing-season freezing events at and above treelines across north-facing and south-facing slopes during 2006–2012. N.A.: the data were not available because of power failure.

Freezing event Characteristics	Year	Forested sites		Non-forested sites	
		N-slope	S-slope	N-slope	S-slope
Frequency (Days with $T_{\min} < 0^{\circ}\text{C}$, d)	2006	0	0	0	59
	2007	N.A.	N.A.	N.A.	49
	2008	4	6	14	N.A.
	2009	12	31	49	65
	2010	1	18	31	63
	2011	9	12	25	57
	2012	0	8	16	44
	Average		4.3 ± 2.1	12.5 ± 4.4	22.5 ± 6.8
Intensity (Seasonal ΔT_{\min} , $^{\circ}\text{C}$)	2006	0	0	0	-7.9
	2007	N.A.	N.A.	N.A.	-7.0
	2008	-1.9	-2.7	-8.0	N.A.
	2009	-2.4	-5.4	-8.1	-8.0
	2010	-1.5	-4.3	-7.9	-9.2
	2011	-2.4	-2.4	-8.8	-8.2
	2012	0	-4.2	-7.1	-8.2
	Average		-1.4 ± 0.4	-3.2 ± 0.8	-6.7 ± 1.4
Duration (Daily time with $T < 0^{\circ}\text{C}$, h)	2006	0	0	0	10.0
	2007	N.A.	N.A.	N.A.	9.91
	2008	7.5	8.2	6.2	N.A.
	2009	5.8	8.6	10.2	11.9
	2010	5.0	5.1	7.7	11.5
	2011	5.6	7.2	10.4	9.9
	2012	0.0	6.6	7.6	8.9
	Average		4.0 ± 1.3	5.9 ± 1.3	7.0 ± 1.5

表 3-2 阴坡急尖长苞冷杉林线和阳坡方枝柏林线生长季每月出现日最低气温小于 0°C 的天数
 Table 3-2 Monthly days with daily minimum air temperature <0°C over the growing season at and above treelines across north-facing and south-facing slopes during 2006–2012. N.A.: the data were not available because of power failure.

		Apr.	May.	Jun.	Jul.	Aug.	Sept.	Oct.
Forested sites								
N-slope	2006			0	0	0	0	0
	2007			N.A.	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.
	2008			0	0	0	0	4
	2009			0	0	0	4	8
	2010			0	0	0	0	1
	2011			0	0	0	0	9
	2012			0	0	0	0	0
S-slope	2006		0	0	0	0	0	0
	2007		N.A.	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.
	2008		0	0	0	0	0	6
	2009		15	2	0	0	3	11
	2010	3	9	0	0	0	0	6
	2011		4	0	0	0	0	8
	2012		2	0	0	0	0	6
Non-forested sites								
N-slope	2006		0	0	0	0	0	0
	2007		N.A.	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.
	2008		0	3	2	0	0	9
	2009		16	2	0	1	4	25
	2010		4	1	0	0	2	24
	2011		3	0	0	1	0	21
	2012		0	0	0	0	4	12
S-slope	2006	14	17	0	0	0	2	26
	2007	19	11	0	0	0	3	16
	2008	N.A.	N.A.	0	0	0	0	25
	2009	20	17	2	0	0	4	22
	2010	24	15	1	0	0	0	23
	2011	14	18	0	0	0	0	25
	2012	7	18	0	0	0	0	19

表 3-3 坡向、生境及其交互作用对生长季早期和晚期的冻害事件特征的影响

Table 3-3 Summary of GLM-ANOVA for the effects of slope, habitat and the interaction on characteristics of freezing events in early and late growing seasons of 2006–2012.

Variables	df	Days with $T_{\min} < 0^{\circ}\text{C}$			Seasonal AT_{\min}			Daily time with $T < 0^{\circ}\text{C}$		
		SS	F	%SS	SS	F	%SS	SS	F	%SS
Early growing season (April–June)^a										
Slope	1	1802.67	68.33***	39.49	68.92	32.20***	38.79	135.73	25.72***	38.29
Habitat	1	1441.50	54.64***	31.57	59.25	27.69***	33.35	107.64	20.40***	30.37
Slope×Habitat	1	793.50	30.08***	17.39	6.67	3.12	3.75	5.52	1.05	1.56
error	20	527.67		11.56	42.81		24.09	105.53		29.78
Late growing season (September–October)^b										
Slope	1	112.67	2.49	4.88	8.47	2.09	3.24	44.83	4.09	12.48
Habitat	1	1261.50	27.88***	54.67	171.63	42.30***	65.69	95.12	8.68***	26.48
Slope×Habitat	1	28.17	0.62	1.22	0.01	0.00	0.00	0.08	0.01	0.02
error	20	905.00		39.22	81.14		31.06	219.22		61.02

df degree of freedom, SS sum of squares, %SS % of variation explained by the main factors and the interactions. *** $P < 0.001$

a) In early growing season, overall model for days with $T_{\min} < 0^{\circ}\text{C}$, $R^2 = 0.88$, $F = 51.01$, $P < 0.001$; for seasonal AT_{\min} , $R^2 = 0.76$, $F = 21.00$, $P < 0.001$; for daily time with $T < 0^{\circ}\text{C}$, $R^2 = 0.72$, $F = 15.72$, $P < 0.001$. b) In late growing season, overall model for days with $T_{\min} < 0^{\circ}\text{C}$, $R^2 = 0.61$, $F = 10.33$, $P < 0.001$; for seasonal AT_{\min} , $R^2 = 0.69$, $F = 14.80$, $P < 0.001$; for daily time with $T < 0^{\circ}\text{C}$, $R^2 = 0.39$, $F = 4.26$, $P < 0.05$.

3.3.2 生长季冻害事件与其他环境因子的关系

针对 2006-2012 年间阴坡和阳坡林外生境的数据进行分析, 发现年平均气温与生长季早期的冻害事件特征之间有着显著的相关关系 ($R^2 = 0.63-0.92$, $P < 0.01$), 年平均气温越高生长季早期低温事件的频率越高, 强度越大且持续时间越长, 其中年平均气温与冻害事件出现频率的关系最好; 而在两面坡的林内生境, 这种关系则较弱或不显著 (图 1a-c)。然而, 无论是林内生境还是林外生境, 生长季晚期的冻害事件特征均与年平均气温无关 (图 1d-f)。偏相关分析显示, 在林线以上的林外生境, 生长季内的日最低气温主要受到净辐射和空气湿度的影响 (如饱和水汽压差, 除了生长季早期的阴坡) (表 3-4)。当净辐射越低, 空气湿

度越小的时候，日最低气温就越低。5cm 土壤含水量对日最低气温的影响随着季节不同而不同，在生长季晚期日最低气温随土壤含水量的降低而降低，而在生长季早期则随土壤含水量的降低而升高或变化不大（表 3-4）。在本研究中风速对日最低气温没有显著的影响。

表 3-4 林线以上的风速、净辐射、饱和水汽压差、5cm 土壤含水量与日最低气温的偏相关系数。采用 2 个林外气象站 2006-2012 年生长季期间每小时的数据（生长季早期样本量：阴坡 n=174，阳坡 n=245；生长季晚期样本量：阴坡 n=219，阳坡 n=234）

Table 3-4 Partial correlation coefficients of multiple linear regressions for relationships of daily minimum air temperature to wind speed, net radiation, vapor pressure deficit and soil moisture (-5 cm) within a non-forested site above treeline. The hourly-recorded data in the growing seasons of 2006–2012 were obtain from two automatic weather stations, each placed above one of the treelines (sample size in early growing season (April–June): N-slope, n=174; S-slope, n=245; in late growing season (September–October): N-slope, n=219; S-slope, n=234).

Independent variables	Early growing season		Late growing season	
	N-slope	S-slope	N-slope	S-slope
wind speed	0.11 ^{NS}	0.10 ^{NS}	0.13 [*]	-0.15 [*]
net radiation	0.33 ^{***}	0.47 ^{***}	0.14 [*]	0.33 ^{***}
vapor pressure deficit	-0.02 ^{NS}	-0.28 ^{***}	-0.25 ^{***}	-0.23 ^{***}
soil moisture (-5 cm)	-0.20 ^{***}	0.11 ^{NS}	0.13 [*]	0.38 ^{***}

NS, no significance, * $P < 0.05$, *** $P < 0.001$.

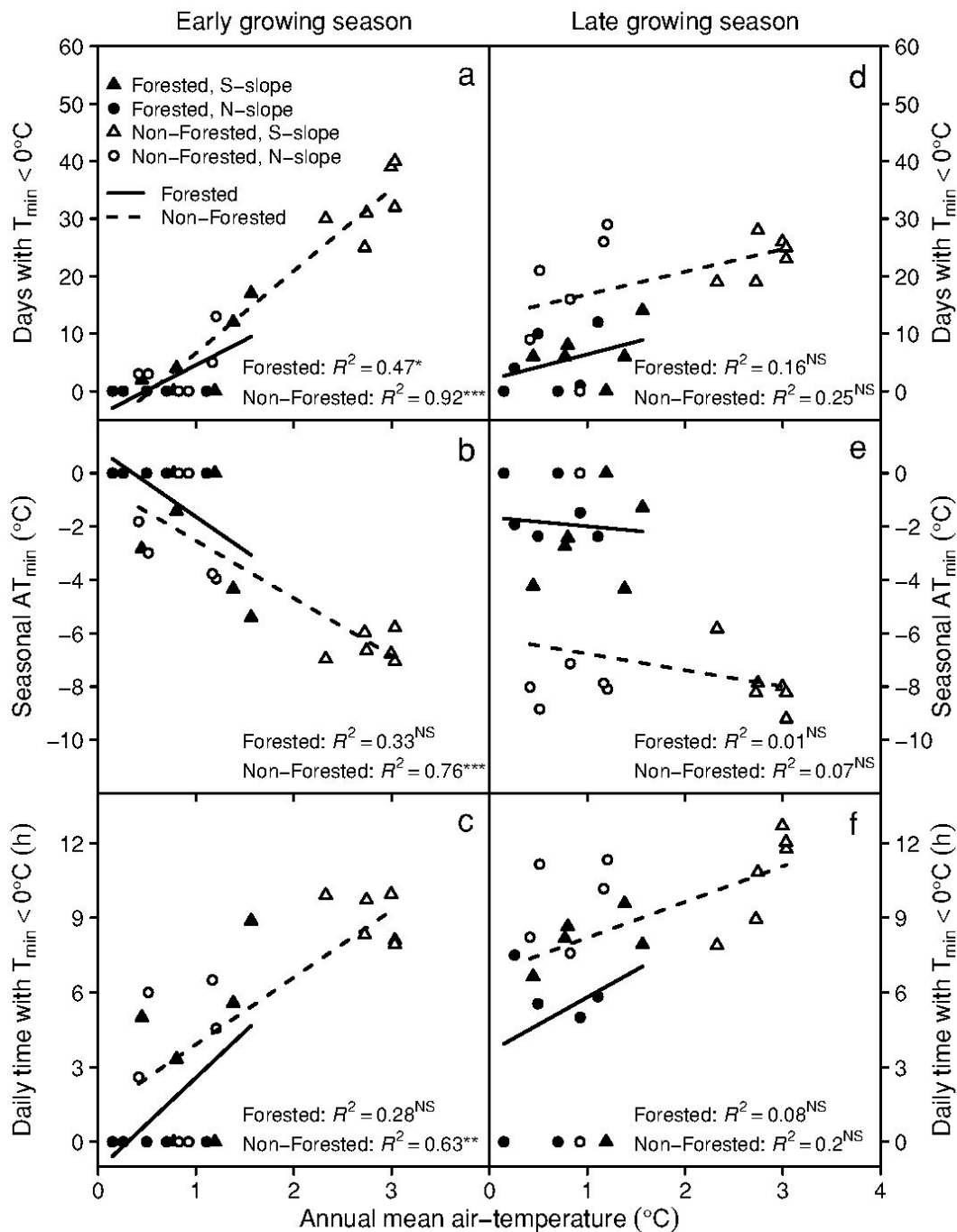


图 3-2 年平均气温（3m）与生长季早期（a-c）及晚期（d-f）的冻害事件特征的关系

Figure 3-2 Relationships between annual mean air-temperature (3 m aboveground) and the characteristics of freezing events in the early (a-c) and late (d-f) growing seasons across years, slopes and habitats.

3.4 讨论

3.4.1 高山林线出现生长季冻害事件的原因

与低海拔地区相比,高海拔地区的空气更加洁净且密度较小,从而导致在静风、晴朗且干燥的夜间辐射冷却效应更强 (Barry, 2008)。因此,在高原生态系统,生长季的早期和晚期均有可能出现频繁的冻害事件 (Mayr et al., 2012; Neuner and Hacker, 2012)。由于辐射、风、雪深、植物的高度和盖度等的地形差异,林线以上的微环境形成了一种复杂的镶嵌格局 (Barry, 2008)。在本研究中,积雪深度在阴坡 (80-100 cm) 和阳坡 (20-30 cm) 之间存在很大差异。在高山地区,阳坡通常比阴坡接收到更多的辐射,因此阳坡的净辐射较高且空气和土壤更加干燥 (Barry, 2008; Liu and Luo, 2011)。在本研究中,多年的观测数据显示,阳坡的净辐射高于阴坡 (图 3-3),因此阳坡积雪融化时间、春季土壤升温时间及生长季开始时间均较阴坡提前 (图 3-1),从而导致生长季早期阳坡较低的日最低气温和较多的生长季冻害事件 (表 1-3)。通过对同一坡向上出现冻害事件日期与未出现冻害事件日期的长波辐射日动态进行比较,发现极端低温事件的出现主要与向下方向的大气长波辐射较低有关 (图 3-4)。由于与林冠以上空气的对流热交换降低,郁闭的林内生境的冻害事件要少于林外的开阔生境 (表 3-1)。在林线以上的林外生境中,日最低气温的季节变化主要取决于净辐射和空气的湿度 (表 3-4)。由于生长季早期的积雪融化和土壤冻融过程的吸热效应,日最低气温随土壤含水量的增加而降低,而在生长季晚期这两者呈正相关关系 (表 3-4)。因此,冻害事件在时间和空间上的变异均可以用能量平衡原理来解释。

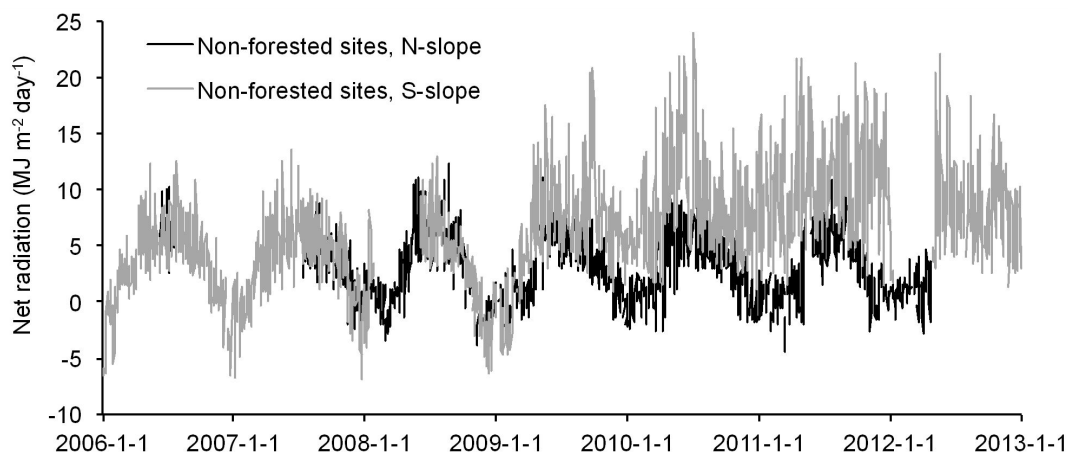


图 3-3 阴坡和阳坡林线以上的灌丛及草地的净辐射（2006-2012 年）

Figure 3-3 Net radiation above treelines across north-facing and south-facing slopes during 2006–2012

3.4.2 未来气候变暖条件下高山林线生长季早期冻害事件的变化趋势

极端温度的变化对高原植物存活和分布的影响比平均温度的变化更大 (Katz and Brown, 1992; Karl and Easterling, 1999; Inouye, 2008)。据预测, 在未来气候变暖条件下极端低温事件出现的可能性会增加 (Inouye, 2000; IPCC, 2007)。在青藏高原, 过去 45 年 (1961–2005) 里极端温度出现的频率有随夏季和冬季温度的升高而呈增加的趋势 (You et al., 2008)。然而, 目前在高山林线及林线以上生长季冻害事件随气候变暖而增加的直接证据仍然较少。在 Swiss Alps 林线, 1975–2010 的气象数据显示夏季温度升高和积雪融化时间提前, 而生长季期间冻害事件数量却没有显著变化 (Rixen et al., 2012), 这可能与该地区的海洋性气候特征有关 (因大气湿度和云雾增加会减弱夜间辐射冷却效应)。而在大陆性气候控制的智利安第斯山 (Chilean Andes) 中部, 短期增温实验可观测到增温导致的生长季冻害事件的增加 (Sierra-Almeida and Cavieres, 2010)。在我国川西亚高山生态系统的短期增温实验也显示, 增温使岷江冷杉幼苗的生长季开始提前, 从而导致生长季早期冻害事件的增加 (徐振锋等, 2009)。因此, 在远离海洋的高山林线地区, 未来气候变暖虽然能使生长季提前, 但是也会导致生长季早期冻害事件的显著增加。

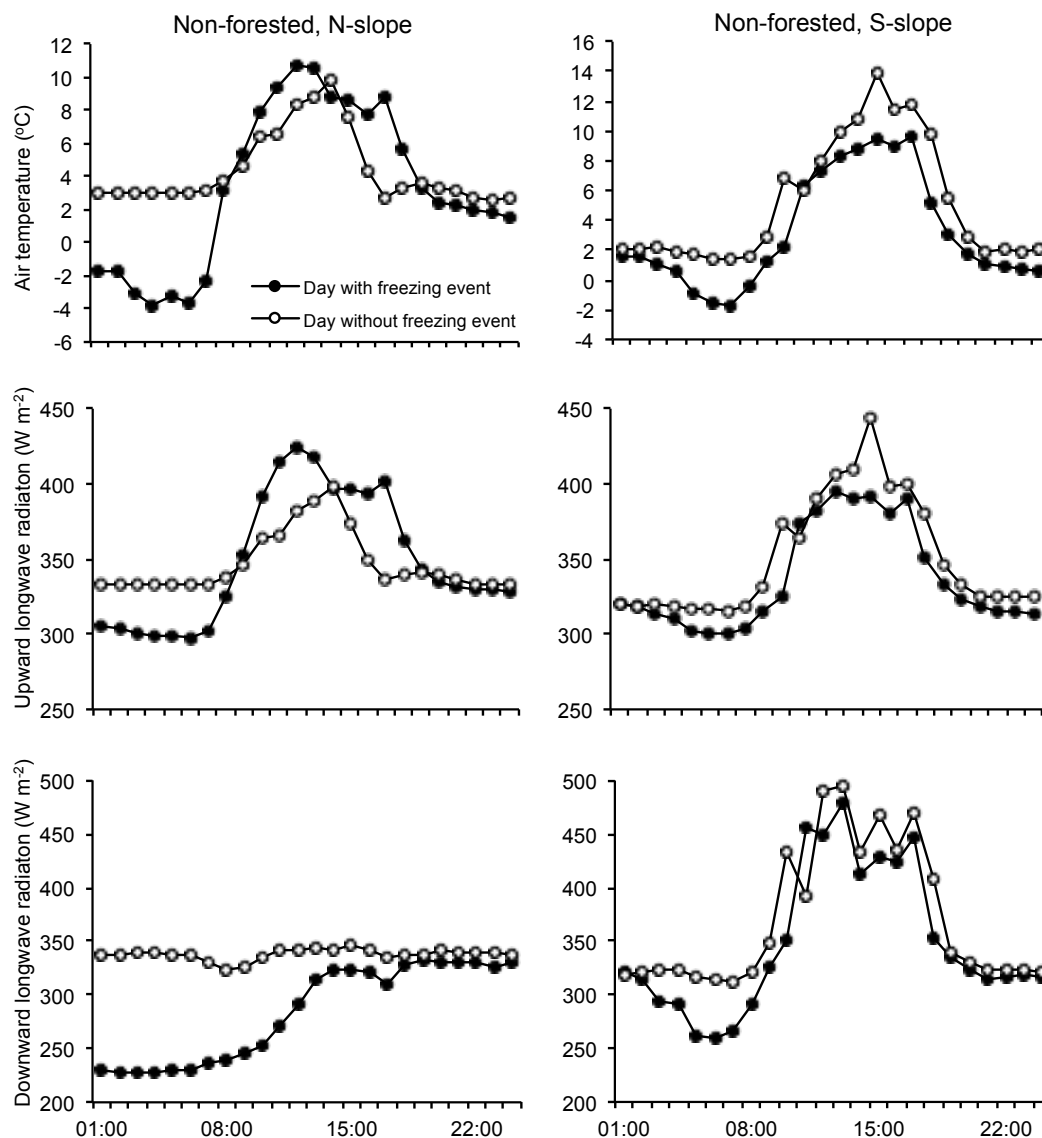


图 3-4 色季拉山阴坡和阳坡的林线以上生长季发生冻害事件和未发生冻害事件日的气温和长波辐射日动态对比（阴坡：发生冻害事件的日期-2010/5/24，未发生冻害事件的日期-2010/5/20；阳坡：发生冻害事件的日期-2009/4/26，未发生冻害事件的日期-2009/4/25）

Figure 3-4 Air temperature and longwave radiation above treelines across north-facing and south-facing slopes during a day with or without freezing event (N-slope: date with freezing event-2010/5/24, date without freezing event-2010/5/20; S-slope: date with freezing event-2009/4/26, date without freezing event-2009/4/25)

当气候在时间上的变化与在空间上的差异相似时，基于“空间代替时间”的方法做出的预测能够与基于时间的预测很好地吻合（Blois et al., 2013）。在色季

拉山，两面坡的年降水量相似，而林线以上的年平均气温相差 2.0°C。这与附近的林芝气象站 1960-2008 年间最冷年份和最暖年份间的温度差 (2.3°C) 和变化不大的降水量是可比较的。在本研究中，我们发现在更加温暖的阳坡生长季冻害事件更加严重，且生长季早期冻害事件的数量随年平均气温的升高而增加(图 3-2)。本研究的数据显示，高山林线地区生长季早期冻害事件的频率和强度可能会随着气候变暖而增加，从而影响林线以上的幼苗定居。

3.5 小结

在相对温暖的阳坡，生长季冻害事件的频率、强度和持续时间均高于阴坡。生长季内每月出现日最低气温小于 0°C 的天数在不同坡向和生境间也存在很大差异。在生长季早期，不同坡向和生境间的冻害事件特征差异显著，而在生长季晚期，只有生境对冻害事件的特征有显著影响。坡向、生境及它们之间的交互作用能够解释大部分生长季早期冻害事件出现频率的差异。2006-2012 年林外生境的数据显示，年平均气温与生长季早期的冻害事件特征之间有着显著的相关关系，即随年平均气温增加和生长季提前，生长季早期低温事件的频率越高，强度越大且持续时间越长；然而，无论在林内生境还是林外生境，生长季晚期的冻害事件特征均与年平均气温无关。在林线以上，生长季内的日最低气温主要受到净辐射和空气湿度的影响。5cm 土壤含水量对日最低气温的影响随着季节不同而不同。本研究结果显示，高山林线地区生长季早期冻害事件的频率和强度可能会随着气候变暖而增加，从而影响林线以上急尖长苞冷杉幼苗的定居。

第四章 急尖长苞冷杉种子质量和幼苗定居的海拔分异性

4.1 引言

森林更新的“瓶颈”主要发生在树木生活史的早期阶段，即从种子的产生到幼苗在最初几年的存活。种子的形成、萌发和幼苗的存活是幼苗定居过程中的三个关键环节。幼苗阶段是大多数乔木种群生活史中数量下降最严重的时期之一，有研究显示幼苗在第一年的死亡率通常大于 90% (Cui and Smith, 1991; Germino et al., 2002; Maher and Germino, 2006)。随着海拔的升高，树种幼苗的补充更新越来越受到环境因子的限制 (Cuevas, 2000; Holtmeier, 2003; Smith et al., 2003; Maher and Germino, 2006; van Mantgem et al., 2006; Koshkina et al., 2008; Munier et al., 2010)。在高海拔地区，树种幼苗暴露在严酷的高山环境下，如长时间的雪盖、较短的生长季和极端低温等 (Körner, 2003; Wieser and Tausz, 2007)。在 Tierra del Fuego, *Nothofagus pumilio* 幼苗第一年的存活率在海拔 450 m 为 18%，而在林线海拔 690 m 仅为 1% (Cuevas, 2000)。

幼苗定居是林线向上迁移和亚高山森林扩展的必经阶段 (Smith et al., 2003)。然而，幼苗生长的早期阶段（特别是第一年）的死亡率是所有生命阶段中最高的 (Germino and Smith, 1999; Maher and Germino, 2006; Bader et al., 2007)。因此，幼苗定居是林线树种海拔限制的一个非常重要的影响因子 (Smith et al., 2003)。林线在未来气候变化下如何移动，关键取决于林线树种幼苗的存活和定居情况。如果林下幼苗缺乏，在林线树种老龄化并逐步死亡之后，可能导致林线的倒退；反之，如果幼苗能够成功更新并生长良好，林线则能够保持稳定并有可能向上延伸 (Smith et al., 2003)。因此，了解林线过渡带上幼苗的定居沿海拔梯度的变化对我们理解林线动态的机制及其对未来气候变化的响应具有十分重要的意义。

在本研究中，色季拉山阴坡的林线树种——急尖长苞冷杉主要通过种子进行繁殖，其幼苗的定居对林线的位置及其对气候变化的响应非常重要。过去 200 年的气候变暖使急尖长苞冷杉林线的种群密度增加而林线位置却没有显著变化 (Liang et al., 2011)，表明林线以上的森林更新过程可能受到限制。急尖长苞冷杉的结实属于有明显间隔周期的类型，通常三年为一个结实周期；在海拔 3600m

到林线 4320m 的范围内, 该物种的球果大小、单果种子数量、饱满率、种子的大小和千粒重都有随海拔的升高而下降的趋势(罗大庆等, 2010)。对海拔 3800m 的急尖长苞冷杉种群种子库特征的初步研究显示, 该物种的球果一般在 10 月初成熟裂开, 种子自然飘落, 也有少数球果整个落到地面, 集中下落期为 11—12 月, 一直到翌年的 6 月初结束; 随着距母树距离或土壤深度的增加, 种子数量明显减少; 种子下落的初期萌发率为 8%, 而到集中下落期萌发率可达到 43%, 距母树越远的种子发芽率越低(姚鹤珍等, 2008)。在海拔 3500m-3700m 的原始林内, 适宜大小的林窗对急尖长苞冷杉幼苗和幼树的存活及生长有着重要的促进作用(罗大庆等, 2002)。Zhang et al. (2010) 在林线过渡带的不同海拔对急尖长苞冷杉幼苗(株高<50 cm)和幼树(50 cm≤株高<2 m)的样方调查发现, 幼苗密度随海拔的增加而增加, 而冷杉幼树密度以中海拔地区较高。然而, 该调查中并没有包括 5 年以内的较小幼苗。综上所述, 虽然目前已有一些针对急尖长苞冷杉的种实特征及幼苗分布特征的研究, 但是我们对色季拉山林线森林更新的限制因子的了解还十分有限, 因此需要对林线地区急尖长苞冷杉的种子活力及萌发特征、较小幼苗(<5 年)的密度、存活和生长的海拔分异特征进行深入的调查与监测。

2011 年-2013 年, 我们在色季拉山阴坡急尖长苞冷杉林线对不同海拔的幼苗密度进行调查, 并沿海拔梯度设置固定样方, 动态观测幼苗的存活及生长情况。此外, 我们还在 2012 年(种子丰年)采集种子, 测定形态特征及萌发能力等。本研究的目的是通过对林线过渡带上球果及种子特征的测定和幼苗的分布、存活、生长的调查与观测, 研究这些特征在不同海拔高度上的差异, 从而找出可能限制林线幼苗定居的关键时期和关键因子, 这将有助于我们进一步研究环境因子对种子萌发、幼苗存活及生长的影响。

4.2 材料和方法

4.2.1 色季拉山林线急尖长苞冷杉球果及种子特征的测定

罗大庆等(2010)对色季拉山急尖长苞冷杉林结实特性的调查发现, 该物种的结实属于有明显间隔周期的类型, 天然林通常 3 年为 1 个结实周期, 2003 年和 2006 年为种子丰年, 林木普遍结实, 且结实量大。本研究中的急尖长苞冷杉

也符合上述规律，在 2012 年为种子丰年。因此，为了研究林线过渡带急尖长苞冷杉的球果及种子特征，并比较其与低海拔的差异。2012 年秋季，我们在色季拉山海拔 4320 m（林线）和 3800 m（分布中心）分别调查急尖长苞冷杉的结实率并采集其球果，测量球果及种子特征，并通过室内及野外的萌发实验测定种子的萌发能力。

2012 年 10 月初，在海拔 4320 m 和 3800 m 各设置 3 个 50 m*50 m 的样地对急尖长苞冷杉的结实率进行调查。急尖长苞冷杉天然林开始结实的平均树高为 9.8 m 左右，胸径为 20.5 cm 左右（罗大庆等，2010）。因此我们测量每个样地中每株冷杉的胸径并估计其树高，用望远镜观察达到结实年龄的植株（结实母树）是否结实。结实率为每个样地中结实的株数与样地中结实母树的总株数之比。

2012 年 10 月底，在两个海拔的调查样地中各选择了 5 株结实母树（海拔 4320m: 树高 12-15 m, 胸径 40-50 cm; 海拔 3800m: 树高 10-14m, 胸径 35-50cm），用梯子和高枝剪采集球果。每个植株采集 20 个球果，用游标卡尺测量球果的长度和宽度。将球果放在阴凉处通风自然风干，待球果自然开裂后，将每个球果的种子和种鳞分开，统计每个球果的出种量和种子饱满率。将每个海拔的饱满种子混合均匀后，随机各取 50 粒用游标卡尺测量种子的大小（长度、宽度和厚度）。从每个海拔的饱满种子中随机取 100 粒为 1 组，共取 5 组，即为 5 个重复，测量百粒重，并由此推算出种子的千粒重。测量结束后，一部分种子当年播种在野外进行萌发实验；另一部分带回实验室，分别在室温条件下和 4°C（低温层积）条件下保存。

冷杉属种子通常处于不同程度的生理性休眠状态，需要用特殊的预处理才能解除休眠。低温层积处理能够提高冷杉属种子的萌发速度和萌发能力（Jones et al., 1991; Rawat et al., 2008）。为了解低温层积作用对不同海拔的急尖长苞冷杉种子萌发能力的影响，对采自两个海拔的种子进行层积处理（4°C，一个月）并在室温条件（24°C 左右）下进行萌发实验。本实验中共设有 4 个处理（2 个海拔*2 个种子存储方式），每种处理设置 5 个重复，每个重复 50 粒种子。2012 年 1 月开始种子萌发实验，每天观察并记录萌发种子的数量。

海拔、光照、苗床、土层厚度和种子产地均可能对种子萌发产生一定的影响。Li et al.（2008）发现在自然环境下种子的萌发率小于实验室萌发率的二分之一。

为了了解种源地和萌发环境对种子萌发能力的影响,在2012年11月初在海拔4320 m和3800 m进行了种子的对移实验,即将采自海拔4320m的种子分别播种在海拔4320 m和3800 m,将采自海拔3800 m的种子也分别播种到这两个海拔。在每个海拔的急尖长苞冷杉林内设置10个50 cm*50 cm的样方(每个海拔种源各5个),各样方间至少有5米的间隔。每个样方内播种50粒种子,用竹签标记每粒种子的位置以区分自然下落的种子。2013年6月-8月,每周观测样方中的种子萌发情况,在8月底统计每个样方中萌发的种子总数。每个样方中种子的萌发率为萌发的种子总数与播种的种子总数之比。

4.2.2 色季拉山林线急尖长苞冷杉种子传播距离调查

冷杉属的种子较轻且有翅,主要靠风传播。为了解急尖长苞冷杉种子的散布能力,本研究还对其小幼苗的分布上限进行调查。自林线4320 m开始,设置10条顺着坡向向上的样线,每两条样线之间的间隔为5 m。在每条样线上以2 m为间隔向上进行调查直至没有幼苗出现为止。

4.2.3 色季拉山林线不同海拔急尖长苞冷杉幼苗密度的调查

为了研究林线过渡带不同海拔急尖长苞冷杉的幼苗密度,2010年7-8月在阴坡沿海拔梯度(4210 m、4260 m和4320 m)进行了幼苗调查。调查主要针对5年以内的急尖长苞冷杉幼苗。在每个海拔各设置1条样线,在该样线上每隔2m设置一个1 m²的样方,每个海拔调查30个样方。记录每个样方内的幼苗数量及上方冠层情况(林下或林窗)。

4.2.4 色季拉山林线不同海拔急尖长苞冷杉幼苗存活和生长的监测

为了研究色季拉山林线急尖长苞冷杉幼苗的存活和生长动态随着海拔升高的变化,在2011年6月阴坡沿海拔梯度(4210 m、4260 m和4320 m)设置固定样方进行观测。在每个海拔随机设置10个1 m²的固定样方,各样方间至少间隔5米。对其中的幼苗进行标记并编号。2011-2013年,每年的6月初和9月初调查标记幼苗的存活率。当年生长通常在8月底结束,因此在8月底测量幼苗的当年生长情况(图4-1,包括当年枝长度、当年最大叶片长度和当年叶片数量)。若

观测中发现标记的幼苗主枝分为两枝，则分别测量两枝后取平均值。



图 4-1 色季拉山急尖长苞冷杉幼苗的当年生长

Figure 4-1 Annual top-shoot growth for fir seedling in the Sergyemla Mountains

4.2.5 数据分析方法

使用独立样本的 T 检验来分析不同海拔冷杉的结实率、球果特征（大小、出种量和种子饱满率）及种子特征（大小和千粒重）之间是否存在差异。

使用一般线性模型（GLM）中的双因素方差分析（Two-way ANOVA）来分析不同种源和层积处理对种子萌发的影响，不同种源和萌发地点对种子萌发的影响，以及不同海拔和冠层情况对幼苗密度的影响。

使用一般线性模型（GLM）中的重复测量方差分析（Repeated measures ANOVA）来分析 2011-2013 年不同海拔间幼苗存活率的差异。将海拔作为组间因素，不同的观察时间作为组内因素。球形检验结果（ $P < 0.01$ ）不满足球对称假

设，需要采用 Epsilon 系数进行校正。本研究结果中采用 Huynh-Feldt 系数校正的结果。

使用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 来分析不同海拔的冷杉幼苗的当年生长情况是否存在差异。

所有的统计分析均在 SPSS 19 for Windows (SPSS Inc., Chicago, USA) 中进行，所有显著性水平都是 $P < 0.05$ 。

4.3 结果

4.3.1 色季拉山林线急尖长苞冷杉的球果及种子特征

急尖长苞冷杉的结实率在海拔 4320 m ($53.27\% \pm 2.10\%$) 和海拔 3800 m ($53.20\% \pm 9.75\%$) 没有显著差异。但海拔 3800 m 的球果大小、单果出种量、种子饱满率、种子的大小及千粒重均显著大于海拔 4320 m 的球果 (表 4-1, 4-2)。

表 4-1 海拔 3800 m 和海拔 4320 m 的冷杉的球果特征 (同一列中不同小写字母表示不同海拔之间存在显著差异)

Table 4-1 Cone size, Seed quantity and percentage of full-developed seeds per cone of fir at 3800 m and 4320 m (mean \pm SE, n=20). Different letters of low case within a column indicate the significant difference between two cone sources at $P < 0.05$.

Source	Cone length (mm)	Cone width (mm)	Seed quantity per cone	Percentage of full-developed seeds per cone (%)
3800 m	62.82 ± 3.21^a	35.46 ± 0.88^a	432.10 ± 17.17^a	76.16 ± 2.36^a
4320 m	54.56 ± 2.10^b	32.82 ± 0.87^b	350.70 ± 24.90^b	68.24 ± 1.46^b

表 4-2 海拔 3800 m 和海拔 4320 m 的冷杉的种子大小 (n=50) 及千粒重 (n=500) (同一列中不同小写字母表示不同海拔之间存在显著差异)

Table 4-2 Seed size (n=50) and seed mass (n=500) of fir at 3800 m and 4320 m (mean \pm SE). Different letters of low case within a column indicate the significant difference between two cone sources $P < 0.05$.

Source	Seed length (mm)	Seed width (mm)	Seed thickness (mm)	1000-seed mass (g)
3800 m	8.59 \pm 0.08 ^a	2.94 \pm 0.05 ^a	1.76 \pm 0.03 ^a	9.65 \pm 0.55 ^a
4320 m	6.57 \pm 0.08 ^b	2.48 \pm 0.04 ^b	1.57 \pm 0.03 ^b	7.08 \pm 0.13 ^b

双因素方差分析的结果显示, 不同海拔种源的种子萌发率存在着显著差异, 而层积处理对种子萌发率的影响不显著 (表 4-3)。无论是否经过层积处理, 采自海拔 3800 m 的种子萌发率约为采自 4320 m 的 2 倍 (图 4-2, 海拔 3800 m: 41.6%-46.4%, 海拔 4320 m: 18.8%-19.6%)。从萌发过程来看, 层积处理导致了种子萌发时间和达到萌发高峰时间的提前 (图 4-2)。对于采自海拔 3800 m 的种子, 经过低温层积的种子开始萌发和达到种子萌发高峰的时间均比没有经过层积处理的早 3-4 天; 而对于采自海拔 4320 m 的种子, 经过低温层积的种子开始萌发和达到种子萌发高峰的时间均比没有经过层积处理的早 2-3 天。

表 4-3 种子来源、层积处理及其交互作用对冷杉种子萌发的影响

Table 4-3 Summary of GLM-ANOVA for the effects of seed source, stratification and the interaction on germination rate of fir.

Variables	<i>df</i>	SS	<i>F</i>	%SS
Source	1	3075.20	74.28***	80.99
Stratification	1	39.20	0.95	1.03
Source \times Stratification	1	20.00	0.48	0.53
Error	16	662.40		17.45

df degree of freedom, SS sum of squares, %SS % of variation explained by the main factors and the interactions. Overall model $R^2 = 0.83$, $F = 25.24$, $P < 0.001$. *** $P < 0.001$.

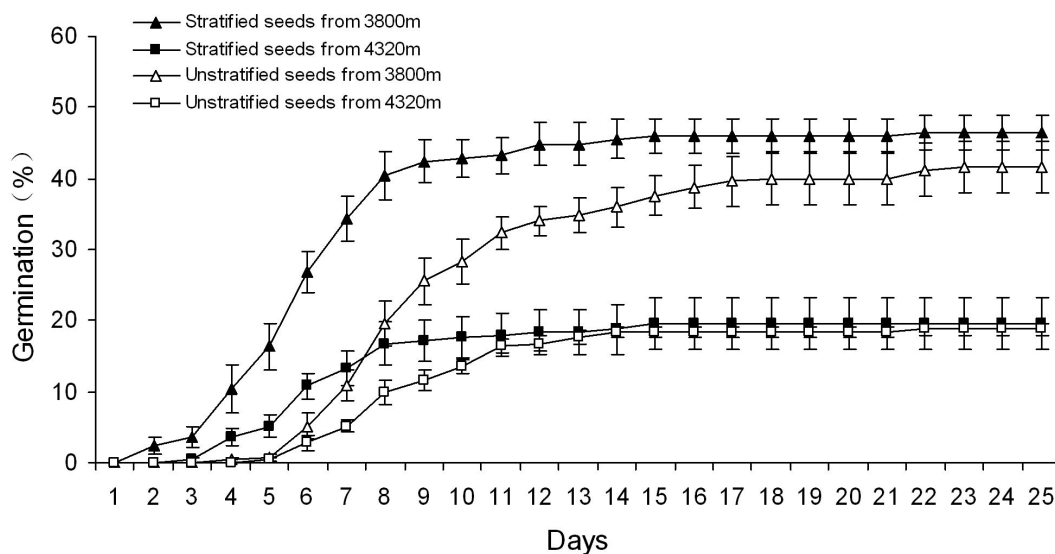


图 4-2 不同种源及层积处理的冷杉种子的萌发动态 (平均值±标准误, 样本量=5)

Figure 4-2 Dynamics of seed germination of fir from different seed source and stratification (mean ± SE, n = 5).

急尖长苞冷杉种子在野外条件下的萌发率远远小于室内条件下的萌发率(表 4-4)。采自海拔 3800 m 的种子在海拔 3800 m 的萌发率约为室内萌发率的四分之一, 在海拔 4320 m 的萌发率只有室内萌发率的七分之一; 而采自海拔 4320 m 的种子在海拔 3800 m 和海拔 4320 m 的萌发率均小于室内萌发率的二分之一。不同种源及播种地点的急尖长苞冷杉种子的萌发率均不存在显著差异(表 4-5), 表明不同种源地及不同的林内萌发生境对冷杉种子的野外萌发率均没有显著的影响。

表 4-4 不同种源及萌发地点的急尖长苞冷杉种子的萌发率 (平均值±标准误, 样本量=5)

Table 4-4 Seed germination rate of fir from different seed source at different elevation (mean ± SE, n = 5).

	3800 m	4320 m
Seeds from 3800m	10.40 ± 2.78	6.40 ± 2.13
Seeds from 4320m	7.60 ± 3.25	7.60 ± 4.66

表 4-5 种子来源、播种地点及其交互作用对急尖长苞冷杉种子萌发的影响

Table 4-3 Summary of GLM-ANOVA for the effects of seed source, elevation and the interaction on seed germination of *Abies georgei* var. *smithii*.

Variables	<i>df</i>	SS	<i>F</i>	%SS
Source	1	3.20	0.06	0.34
Elevation	1	20.00	0.36	2.14
Source×Elevation	1	20.00	0.36	2.14
Error	16	892.80		95.38

df degree of freedom, SS sum of squares, %SS % of variation explained by the main factors and the interactions. Overall model $R^2 = 0.05$, $F = 0.26$, $P > 0.05$.

4.3.2 色季拉山林线急尖长苞冷杉种子的传播距离

在本研究地区，对阴坡林线以上冷杉幼苗分布的样线调查显示，生长在高山灌丛下的小幼苗（3-5 yr.）可以分布到海拔 4360 米（林线以上 40 米左右）（图 4-3），表明种子的传播不是林线以上幼苗定居的限制因子。

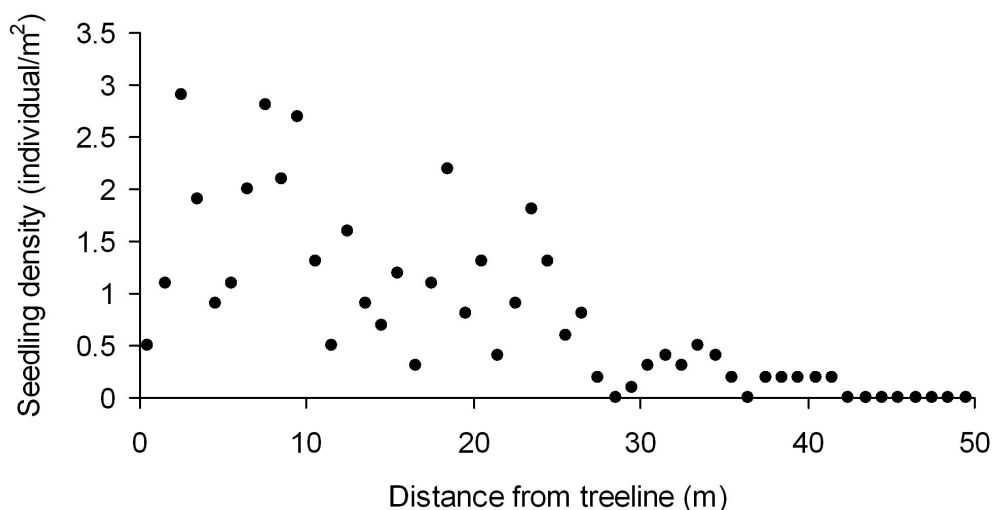


图 4-3 色季拉山急尖长苞冷杉幼苗在林线以上的分布

Figure 4-3 Fir seedling distribution above treeline in the Sergyemla Mountains.

4.3.3 色季拉山林线急尖长苞冷杉幼苗密度的海拔分异特征

对于林下环境，冷杉的幼苗密度有随海拔升高而降低的趋势；而对于林窗环境，幼苗密度随海拔没有明显的变化趋势（图 4-4）。双因素方差分析结果显示，海拔对林线冷杉幼苗密度的影响不大，而不同的光环境对幼苗密度有显著的影响，林窗的幼苗密度显著大于林内，且这种差异有随海拔升高而增加的趋势（表 4-6，图 4-4）。

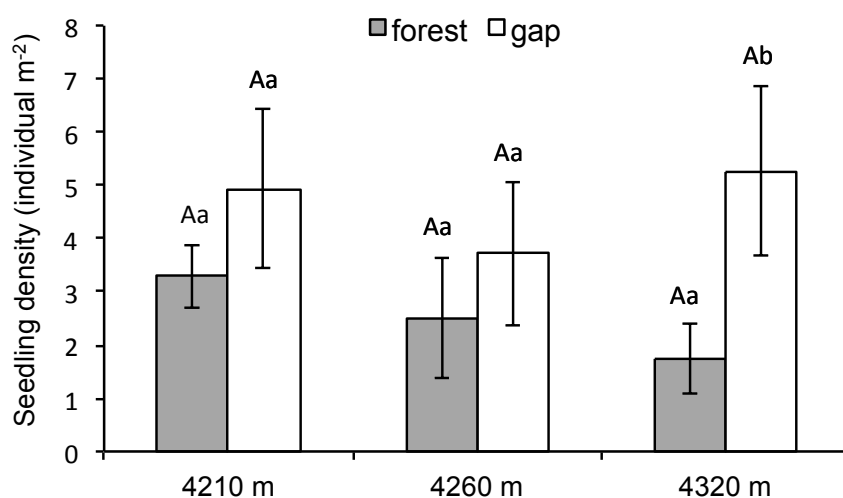


图 4-4 色季拉山阴坡不同海拔及光环境下冷杉的幼苗密度（平均值±标准误，不同大写字母表示不同海拔差异显著 $P < 0.05$ ，不同小写字母表示不同光环境差异显著 $P < 0.05$ ）

Figure 4-4 Fir seedling density of under different light condition along an elevation gradient at treeline ecotone in the Sergyemla Mountains (mean \pm SE, Different letters of upper case indicate the significant difference between elevations $P < 0.05$. Different letters of low case indicate the significant difference between light conditions $P < 0.05$.)

表 4-6 海拔、光环境及其交互作用对冷杉幼苗密度的影响

Table 4-3 Summary of GLM-ANOVA for the effects of elevation, light condition and the interaction on fir seedling density.

Variables	<i>df</i>	SS	<i>F</i>	%SS
Elevation	2	12.99	0.31	0.69
Light	1	87.77	4.17*	4.64
Elevation×Light	2	20.12	0.48	1.06
Error	84	1768.83		93.60

df degree of freedom, SS sum of squares, %SS % of variation explained by the main factors and the interactions. Overall model $R^2 = 0.08$, $F = 1.40$, $P > 0.05$.

* $P < 0.05$

4.3.4 色季拉山林线急尖长苞冷杉幼苗存活和生长的海拔分异特征

重复测量方法分析的结果显示,不同海拔的幼苗存活率之间存在显著的差异 ($P = 0.012$),对每个时间点上不同海拔幼苗存活率的两两比较发现,从2011年6月开始,高海拔的幼苗存活率显著低于低海拔;幼苗存活率有随时间而下降的趋势 ($P = 0.000$),且不同海拔的幼苗死亡率随时间下降的趋势略有不同 ($P = 0.04$) (表 4-7)。这三年的观测均显示,幼苗死亡主要发生在9月-次年5月之间,而在生长季期间(6-8月)相对较少(图 4-5)。

表 4-7 海拔对色季拉山林线冷杉幼苗存活率的影响

Table 4-7 Summary of GLM-Repeated measures ANOVA for the effects of elevation on the survival of fir seedling during 2011-2013. *df* degree of freedom, SS sum of squares.

	<i>df</i>	SS	<i>F</i>	P
Between-subject factors Source of variation				
Elevation	2	16843.66	5.26	0.01
Error (elevation)	27	43260.82		
Within-subject factors Source of variation				
Time	1.84	33640.61	52.70	0.00
Elevation*Time	3.67	3401.03	2.66	0.04
Error (time)	49.55	17236.00		

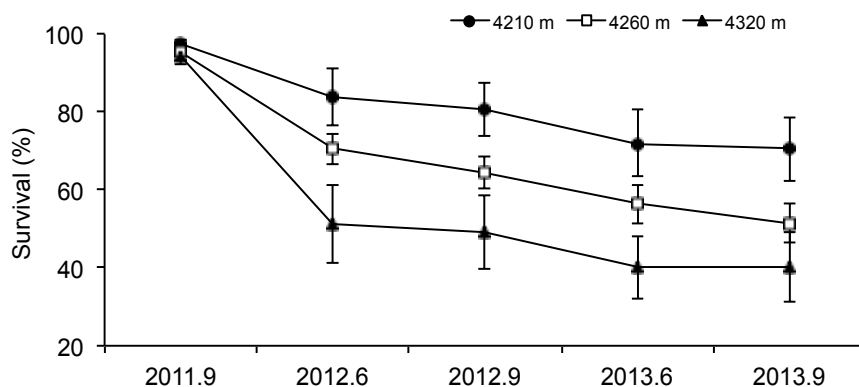


图 4-5 2011 年-2013 年色季拉山阴坡林线不同海拔的冷杉幼苗的存活率 (平均值±标准误)

Figure 4-5 Seedling survival of fir at different elevation in the alpine treeline ecotone during 2011-2013 (mean ± SE).

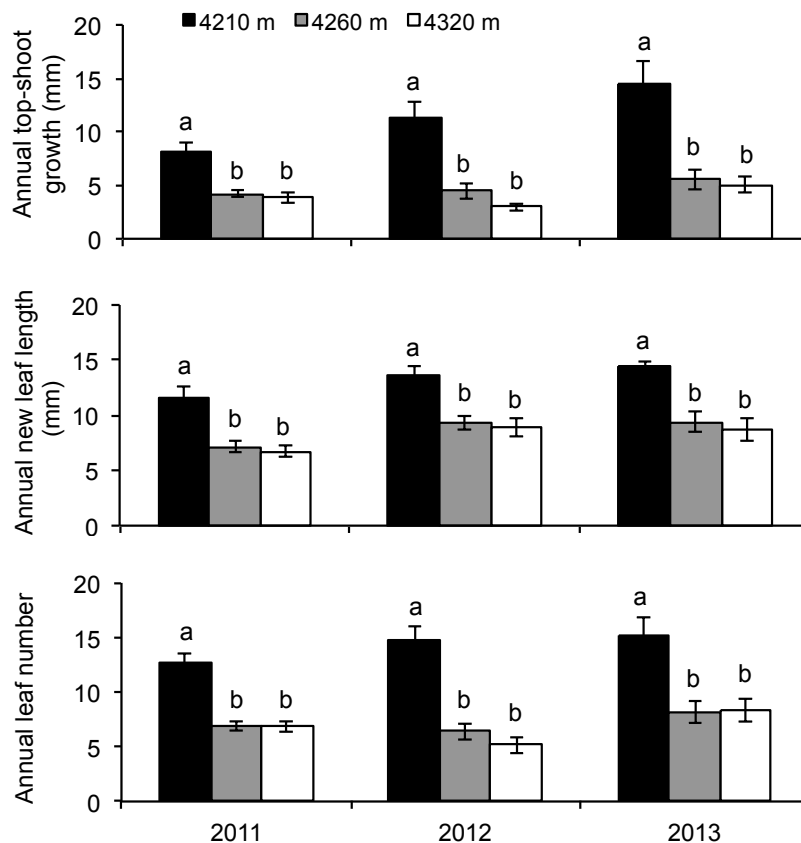


图 4-6 2011 年-2013 年色季拉山阴坡林线不同海拔的冷杉幼苗的当年枝长、当年最大叶长和当年叶片数 (平均值±标准误, 不同小写字母表示差异显著 $P < 0.05$)

Figure 4-6 Annual top-shoot growth, annual new leaf length and annual leaf number of fir seedling at different elevation in the alpine treeline ecotone in 2011-2013 (mean ± SE, different letters mean significantly different at $P < 0.05$)

单因素方差分析显示,不同海拔的急尖长苞冷杉幼苗的当年枝长、当年最大叶长和当年叶片数均存在显著的差异($P < 0.05$),低海拔幼苗的当年生长显著大于中、高海拔幼苗(图 4-6)。且在本研究观测的 3 年中,冷杉的当年生长在不同海拔间的差异是一致的。

4.4 讨论

高山林线对气候变化的响应与林线树种的成功更新密切相关,因此对林线过渡带森林更新的研究是林线研究中的一个重要部分(Smith et al., 2003, 2009; Harsch and Bader, 2011)。在高山林线地区,森林更新在各个重要阶段(如种子的形成、散布和萌发以及幼苗的存活和生长等)都可能受到限制。

在一些林线地区,较低的种子活力(seed viability)是幼苗定居的限制因子(Cuevas, 2000; Sirois, 2000)。对智利假山毛榉林线和瑞典桦树林线的种子雨及种子库研究显示,种子的数量、质量和活力都随海拔的升高而降低,落到林线以上的种子数量随距离的增加呈指数下降,因此认为缺乏种源是该地区高山林线森林更新的主要限制因素(Sveinbjörnsson et al., 1996; Cuevas, 2000)。然而,Cierjacks et al. (2008) 沿海拔梯度的调查发现,*Polylepis incana* 的种子品质并没有受到海拔的影响。Molau and Larsson (2000) 和 Larsson (2005) 发现,桦树的种子可以散布到林线以上 300 m 的位置,且高海拔地区长期存在的雪盖能够有效地捕获桦树的种子。对于靠风传播种子的林线树种,种源并不是幼苗定居的限制因子(Batllori and Gutiérrez, 2008)。在本研究中,林线地区急尖长苞冷杉的球果和种子大小、单果出种量、种子饱满率、种子千粒重等均显著小于低海拔地区(表 4-1、4-2),但野外萌发实验却发现,不同海拔的种源在不同海拔地点的萌发率均不存在显著差异(表 4-5)。虽然用幼苗是否出现作为指标研究种子传播距离可能会低估传播潜力,但本研究调查发现急尖长苞冷杉的小幼苗可以分布到林线以上 40 米左右,表明冷杉种子的传播并不是林线以上幼苗定居的限制因子。因此,种子的活力和散布可能并不是色季拉山急尖长苞冷杉林线森林更新受到限制的重要因素。然而,本研究中调查冷杉结实率的方法存在着一定的局限性,只考虑植株是否结实,而没有考虑单个植株结实量的多少。因此,本研究中得到的结实率不一定能很好地反映出不同海拔种子产量的差异,在今后的研究工作中应

加强对林线过渡带急尖长苞冷杉种子库及种子雨的研究。

对 Fennoscandia 和 Catalan Pyrenees 林线的研究发现, 与种子限制相比, 幼苗和幼树的死亡对林线地区的幼苗定居影响更大(Moen et al., 2008; Batllori et al., 2009)。而在本研究中, 林线过渡带上幼苗的存活率随海拔的升高而显著降低(图 4-4), 表明幼苗死亡可能是限制色季拉山急尖长苞冷杉林线森林更新的重要原因。在林线地区, 降低幼苗光合碳获取的环境因子通常也会导致幼苗死亡率提高, 其根生长降低和菌根感染减少(Cui and Smith, 1991; Miller et al., 1998)。这些环境因子主要包括夜间低温、季节性土壤干旱和不适宜的光照强度(Smith, 1985; Smith and Knapp, 1990; Cui and Smith, 1991)。幼苗通常在较为开阔的地点死亡率最高, 因为开阔地的夜间气温更低且第二天光照强度更大, 从而导致了光合作用的低温光抑制(Germino and Smith, 2000)。Johnson et al.(2004)对 Rocky Mountain 林线及林线以上幼苗光合作用的研究发现, 太阳辐射和夜间温度是限制 *Abies lasiocarpa* 和 *Picea engelmannii* 幼苗光合碳获取的主要非生物因子。Bader et al. (2007)对 Ecuador 北部林线及林线以上移植幼苗的研究发现, 强烈的太阳辐射对幼苗定居的限制作用要大于夜间最低气温。本研究中, 海拔对林线过渡带的幼苗密度没有显著影响, 但不同光环境下幼苗密度存在显著差异, 林窗下的幼苗密度显著大于林下(表 4-6, 图 4-4)。这可能是由于林下光照强度较低, 难以满足幼苗生长需求。然而冷杉是耐荫树种, 林线以上开阔地光照强度也可能不利于幼苗的存活和生长。此外, 林线以上的生长季冻害事件出现的频率要高于林内, 且强度更大(表 3-1)。因此, 林线以上较多的生长季冻害事件和过强的光照可能是限制急尖长苞冷杉幼苗定居的主要因子。

4.5 小结

急尖长苞冷杉的结实率在海拔 4320 m (林线) 和 3800 m (分布中心) 没有显著差异, 但海拔 3800 m 的球果和种子大小、单果出种量、种子饱满率、种子千粒重等均显著大于海拔 4320 m 的球果和种子。在实验室条件下, 采自海拔 3800 m 的种子萌发率显著大于采自海拔 4320 m 的种子萌发率, 而层积处理对种子最终的萌发率影响不显著, 只是导致了种子萌发时间和达到萌发高峰时间的提前。急尖长苞冷杉种子在野外条件下的萌发率远远小于室内条件下的萌发率, 且不同

种源及播种地点的急尖长苞冷杉种子的萌发率均不存在显著差异。对幼苗分布上限的调查发现，生长在高山灌木下的小幼苗可以分布到海拔 4360 米（林线以上 40 米左右）。海拔对林线上急尖长苞冷杉幼苗密度的影响不大，而不同的光环境对幼苗密度有显著影响，林窗的幼苗密度显著大于林内，且这种差异有随海拔升高而增加的趋势。随着海拔的升高，急尖长苞冷杉幼苗的存活率和当年生长量均显著降低。以上研究结果表明，与种子的品质和传播相比，幼苗的存活和生长更有可能是限制急尖长苞冷杉林线过渡带幼苗定居的关键阶段；除低温外，光照条件也是影响林线过渡带急尖长苞冷杉幼苗定居的重要环境因子。

第五章 急尖长苞冷杉和方枝柏幼苗的对坡移植实验及气候变化响应意义

5.1 引言

与其它地区生态系统相比,高纬度和高海拔生态系统的增温速率更大,其对温度升高的响应也更加敏感(Chapin et al., 2005; La Sorte and Jetz, 2010)。在Chilean Andes中部的增温实验中观测到,增温导致了高海拔的生长季冻害事件的频率和强度显著增加,而对低海拔的生长季冻害事件则影响不大(Sierra-Almeida and Cavieres, 2010)。低温是高山林线地区植物生长的主要限制因子(Körner and Paulsen, 2004)。研究表明,增温能延长生长季长度,促进植物的生长发育,从而有利于植被净初级生产力的增加(Havström et al., 1993; Wookey et al., 1993; Chapin and Shaver, 1996; Suzuki and Kudo, 1997)。然而,增温也可能导致高海拔植物遭遇冻害的风险增加(Augspurger, 2013)。温暖的冬季和早春导致了积雪融化时间以及植物开始生长的时间提前(Inouye, 2008),从而导致植物新组织在最脆弱的时候暴露在频繁的晚春冻害事件之中(Gu et al., 2008; Augspurger, 2011; Huftens et al., 2012)。2007年美国东部的春季冻害显示,在气候变暖条件下春季温度的较大波动对陆地生态系统的结构和功能构成了严重的威胁(Gu et al., 2008)。通常认为,乔木幼苗对生长季早期的低温更加敏感(Sierra-Almeida and Cavieres, 2012)。夜间风速的下降使得冷空气在地表附近聚集,导致生长在地表的低矮幼苗遭遇更多的冻害事件(Jordan and Smith, 1994)。此外,林下幼苗和幼树的发芽及展叶时间都要早于成年树木,因此其暴露在生长季早期低温下的可能性更高(Augspurger and Bartlett, 2003)。然而,由于缺乏针对不同地区及不同物种在林线及林线以上的控制实验(Sveinbjörnsson, 2000),目前我们对气候变暖导致的生长季早期冻害事件对林线树种幼苗存活和生长的影响还并不清楚(Kullman, 2007; Barbeito et al., 2012)。

在藏东南色季拉山,以种子繁殖的急尖长苞冷杉通常分布在阴坡,而以萌生繁殖的方枝柏通常分布在阳坡。这两个物种在年平均气温差异很大而年降水量相似的两面坡上形成独特的对坡分布格局(Zhang et al., 2010; Liu and Luo, 2011)。

有证据显示,过去 200 年的气候变暖使冷杉林线的种群密度增加而林线的位置并没有显著变化 (Liang et al., 2011), 与全球近一半的林线并没有随着气候变暖而前进一致 (Harsch et al., 2009)。因此, 适宜的生境对林线以上的幼苗定居具有十分重要的意义 (Smith et al., 2003; Harsch and Bader, 2011; Wang et al., 2012)。色季拉山地区急尖长苞冷杉林线和方枝柏林线独特的对坡分布格局为研究林线地区的生长季冻害事件特征及其对幼苗定居的影响提供了一个天然的实验室, 从而有利于理解全球海拔最高的冷杉林线为什么没有随着气候变暖而升高。

在本研究中, 我们假设在较温暖的气候环境下, 以种子繁殖的林线树种幼苗对生长季早期的冻害事件更加敏感和脆弱。根据 2006-2012 年林线自动气象站的观测数据, 发现阴坡和阳坡的年降水量差异不大, 而林线以上的年平均气温相差 2.0°C。这与附近的林芝气象站 1960-2008 年间最冷年份和最暖年份间的温度差 (2.3°C) 和变化不大的降水量是相似的。当气候在时间上的变化与在空间上的差异相似时, 基于“空间代替时间”的方法做出的预测能够与基于时间的预测很好地吻合 (Blois et al., 2013)。因此, 我们利用阴坡和阳坡之间的微环境差异来模拟未来几十年的气候变暖条件, 采用以空间替代时间的方法, 在色季拉山海拔 4200m-4400m 对冷杉和方枝柏的大幼苗进行了为期 5 年的对坡移植实验, 并在冷杉林线及以上进行冷杉种子萌发及小幼苗的移植实验。我们的目的是 (1) 确定移植幼苗的死亡率和年生长量是否与生长季冻害事件有关, (2) 调查林线以上的严酷环境条件是否限制了冷杉种子萌发及小幼苗的生长和存活。

5.2 材料和方法

5.2.1 急尖长苞冷杉和方枝柏大幼苗 (20-50 cm) 的对坡移植实验

先前研究显示, 与以萌生繁殖的方枝柏幼苗相比, 以种子繁殖的急尖长苞冷杉幼苗通常被限制在土壤温度较为稳定 (全年的 5 cm 土壤温度日振幅小于 1°C) 的阴坡林内 (Liu and Luo, 2011), 为两树种林线独特的对坡分布格局提供了一种解释。了解两树种幼苗的存活和生长在阴、阳坡之间的差异对理解在气候变暖下急尖长苞冷杉幼苗的死亡很有帮助。为此, 我们在色季拉山的阴坡和阳坡开展了急尖长苞冷杉和方枝柏大幼苗的对坡移植实验。

2008 年 6 月初, 在两面坡下部的林缘 (海拔 4180-4200 m) 选择生长良好的

冷杉和方枝柏的幼苗（高度 20–50 cm），连同 20cm 的土壤一起小心挖出。每个物种采集 60 株幼苗，随机分成 4 组。将每个物种的 4 组幼苗分别移植到两个坡面的林线及林线以上的 4 个研究地点。这 4 个研究地点代表了色季拉山林线过渡带上两面坡的两种典型生境（林内：N2 和 S2；林外：N3 和 S3），不同坡向之间主要反映了温度的差异，而不同生境之间主要反映光环境的差异。在每个研究地点，我们将幼苗移植在自动气象站的周围（距离自动气象站约 10-15m 左右），各幼苗间至少相隔 1 米。在进行移植之前，对幼苗的基径、高度和/或年龄进行测量。移植的冷杉幼苗的平均基径为 0.37 cm，平均高度为 22.1 cm。移植的方枝柏幼苗的平均基径为 0.53 cm，平均高度为 28.4 cm。通过观察枝条的轮生性来确定移植冷杉幼苗的年龄（通常一年长一轮，Ewers and Schmid, 1981），其年龄范围为 10~15 年。方枝柏的枝条轮生性并不明显，因此本研究未能判定其年龄。在 2008-2012 年，每年的生长季末记录移植幼苗的死亡率并测量其高生长量(cm yr^{-1})。每年死亡率(%)是当年死亡的幼苗数与移植幼苗总数之比。存活率(%)是存活的幼苗数与移植幼苗总数之比。移植当年(2008 年)的生长季末调查未发现幼苗死亡。

5.2.2 林线过渡带急尖长苞冷杉的种子萌发和小幼苗 (<10 cm) 移植实验

种子的传播和萌发及小幼苗的存活对理解林线幼苗定居的限制因素及林线动态也十分重要(Harsch and Bader, 2011)。在本研究地区，对阴坡林线以上冷杉幼苗分布的样带调查显示，生长在高山灌丛下的小幼苗可以分布到海拔 4360 米(林线以上 40 米左右)，表明种子的传播可能不是林线以上幼苗定居的限制因子。为了进一步研究林线以上的微环境因子对冷杉种子萌发和小幼苗的存活和生长的影响，我们在阴坡的冷杉林线过渡带(林内 N2 和林外 N3)开展了野外种子萌发实验及小幼苗移植实验。林外(N3, non-forested)的年平均气温和土壤温度比林内(N2, Forested)高 0.5°C 左右。

2011 年 6 月初，在阴坡下部的林缘(4200 m)选择生长良好的冷杉小幼苗(高度小于 10 cm, 3-5 年)，连带着 10cm 的土壤小心挖出。共采集了 200 株小幼苗，将其移植到阴坡林线(N2, 4320 m)及林线以上(N3, 4390 m)的样地。在每个样地的自动气象站周围(距离自动气象站约 10-15m 左右)设置 10 个 1 m²

的样方，各样方间至少间隔 5 m。每个样方内移植 10 株小幼苗。这 10 个样方分为两种光环境（每种 5 个样方）：相对遮荫（如冷杉林下和杜鹃灌丛下）和相对开阔（如林窗和开阔地）。在对林线过渡带幼苗密度的调查中发现，不同的光环境对幼苗分布有显著影响（表 4-6）。2012 年生长季的观测显示，这两种光环境在生长季的光照强度具有明显差异（图 5-1）。2011-2013 年，每年的 6 月初和 9 月初调查标记幼苗的存活率，8 月底测量幼苗的当年生长情况（包括当年枝长度、当年最大叶片长度和当年叶片数量）。若观测中发现标记的幼苗主枝分为两枝，则分别测量两枝后取平均值。

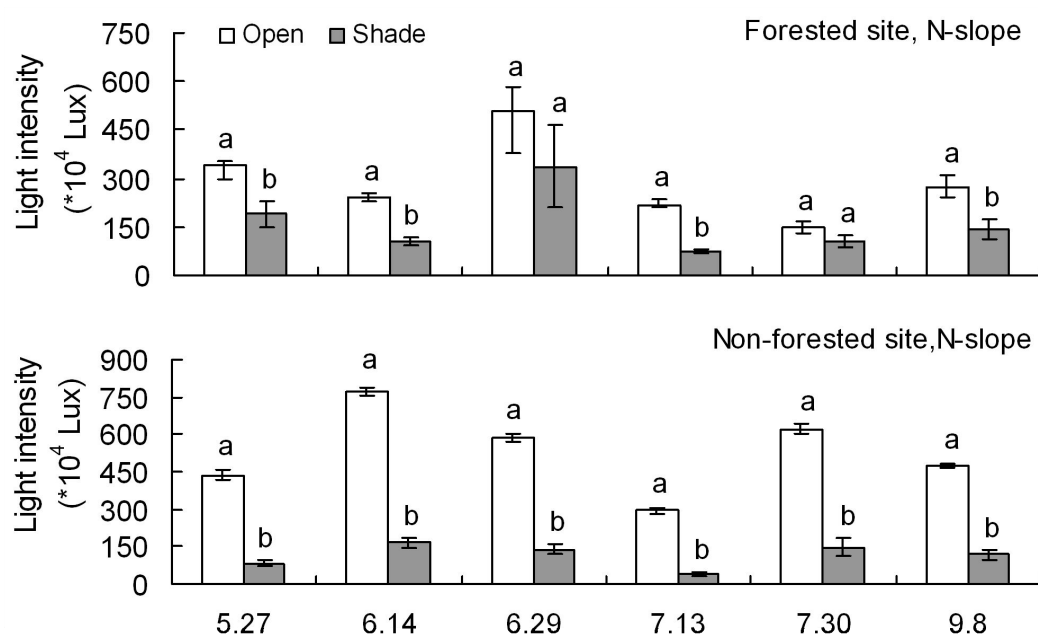


图 5-1 2012 年生长季期间急尖长苞冷杉林线及林线以上两种不同光环境下的光照强度（平均值±标准误，样本量=5，不同小写字母表示差异显著 $P < 0.05$ ）

Figure 5-1 Light intensity of different light condition at and above fir treeline during the growing season of 2012 (mean \pm SE, $n = 5$, different letters mean significantly different at $P < 0.05$).

2012 年 11 月初，将当年采自两个海拔（4320m 和 3800m）的种子播种到阴坡的林内（N2, 4320 m）和林外（N3, 4390 m）及阳坡林内（S2, 4425 m）样地（距离自动气象站约 10-15m 左右）。每个种源设置 5 个 1 m² 的样方，各样方间至少有 5 米的间隔。每个样方内播 50 粒种子。由于防护网罩可能会影响光照条件和冬季的雪盖，而这些因子的变化也可能会对种子萌发产生影响，因此本研究的播种实验中没有使用防护网罩。为了区分播种的种子和种子雨，我们在播种的

种子边插牙签进行标记,观测时只统计在牙签旁边萌发出的幼苗。2013年6月-8月,每周记录每个样方内种子的萌发率。8月底,通过每个样方内萌发的种子总数与播种的种子总数之比计算萌发率。

5.2.3 数据分析的方法

采用一般线性模型 (GLM) 中的双因素方差分析 (Two-way ANOVA), 统计分析不同坡向 (阴坡和阳坡) 和生境 (林内和林外) 间的移植大幼苗年死亡率和生长量的差异 (将多年的观测值作为重复), 种源地 (4320m 和 3800m) 和生境 (林内和林外) 对冷杉种子萌发的影响, 种源地 (4320m 和 3800m) 和坡向 (阴坡和阳坡) 对冷杉种子萌发的影响, 以及不同生境 (林内和林外) 和光环境 (相对遮荫和相对开阔) 对移植的冷杉小幼苗当年生长情况的影响。

采用线性回归模型 ($y = a + bx$) 分析冻害事件特征与移植大幼苗年死亡率和生长量之间的关系。采用多元线性回归模型中的偏相关分析评估生长季冻害事件和土壤环境 (土壤温度和含水量) 对移植大幼苗的年死亡率和生长量的相对影响。先前研究发现, 0-20 cm 的土壤有机质和全氮含量在不同坡向和生境中变化不大 (Kong et al., 2012)。

采用一般线性模型 (GLM) 中的重复测量方差分析 (Repeated measures ANOVA), 分析 2011-2013 年间不同生境 (林内和林外) 和光环境 (相对遮荫和相对开阔) 下移植小幼苗存活率的差异性。将生境和光环境作为组间因素, 不同的观察时间作为组内因素。球形检验结果 ($P < 0.01$) 不满足球对称假设, 需采用 Epsilon 系数进行校正。本研究中采用 Huynh-Feldt 系数进行校正。

所有的统计分析均在 SPSS 19 for Windows (SPSS Inc., Chicago, USA) 中进行, 所有显著性水平都是 $P < 0.05$ 。

5.3 结果

5.3.1 急尖长苞冷杉和方枝柏大幼苗的死亡率和生长随坡向和生境的变化及其与生长季冻害事件的关系

移植后的第五年, 急尖长苞冷杉大幼苗的存活率在阳坡下降到 23-46%, 在阴坡下降到 73% (图 5-2 a, b); 而方枝柏大幼苗的存活率下降到 54-75%, 在不

同坡向和生境间没有明显的变化趋势（图 5-2 c, d）。双因素方差分析显示，只有坡向能解释冷杉大幼苗年死亡率差异的 23%，而方枝柏的年死亡率和这两个物种的年高生长量在不同坡向和生境间均没有显著差异（表 5-1）。

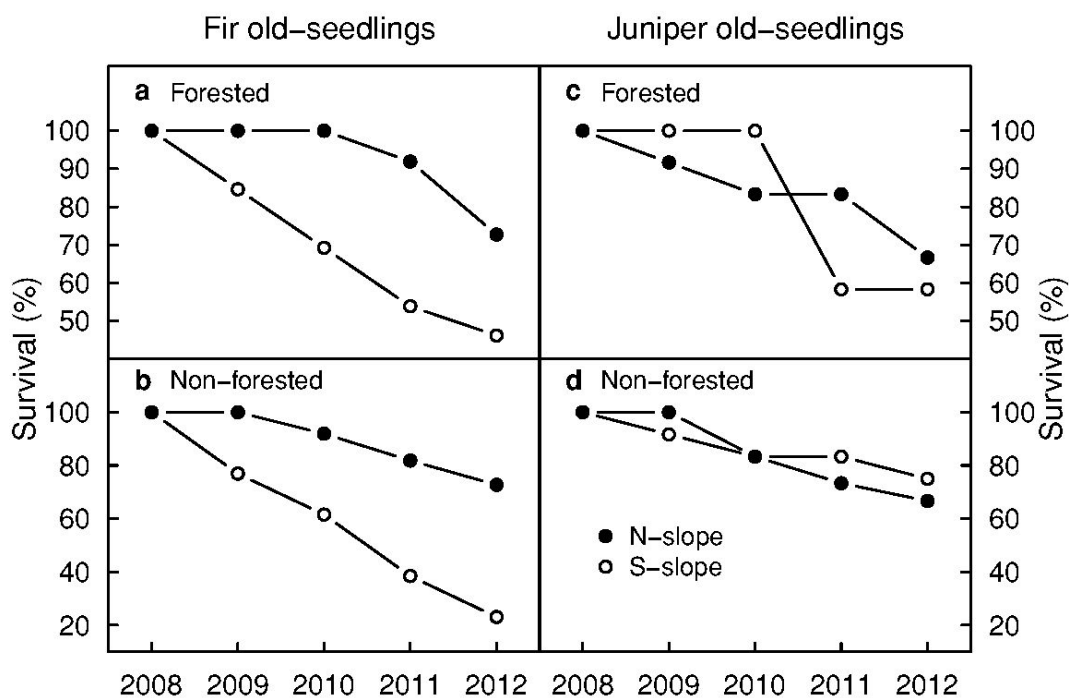


图 5-2 2008-2012 年冷杉 (a-b) 和方枝柏 (c-d) 大幼苗在阴坡和阳坡的林线及林线以上的累计存活率。

Fig. 5-2 Accumulated survival rates of transplanted old-seedlings for fir (a-b) and juniper (c-d) across forested and non-forested habitats at and above treelines on the north-facing and south-facing slopes during 2008–2012.

将不同年份和地点的数据放在一起分析发现，冷杉大幼苗的年死亡率随生长季早期冻害事件频率、强度和持续事件的增加而显著上升 ($P < 0.05$, 图 5-3 a-c)，而方枝柏大幼苗年死亡率的变化与生长季早期的低温事件无显著相关（图 5-3 d-f）。两树种大幼苗的年死亡率均与生长季晚期的冻害事件无显著相关。两树种大幼苗的年高生长量与生长季冻害事件的关系也存在相似的格局（图 5-4），冷杉幼苗的年高生长量随着生长季早期冻害事件出现频率的增加而显著下降 ($R^2=0.31$, $P < 0.05$)。偏相关分析显示，生长季早期的冻害事件频率是影响冷

杉大幼苗年死亡率的主要因素,而其年生长量主要是由 20cm 的土壤含水量决定;而方枝柏大幼苗的年死亡率和年高生长量与各环境因子之间的关系均不显著(表 5-2)。

表 5-1 坡向、生境及其交互作用对移植的冷杉和方枝柏大幼苗年死亡率和高生长量的影响。

Table 5-1 Summary of GLM-ANOVA for the effects of slope, habitat and the interaction on the annual mortality and growth rates of transplanted fir and juniper old-seedlings during 2008–2012.

Variables	df	Annual mortality			Annual growth rate		
		SS	F	%SS	SS	F	%SS
Fir old-seedlings^a							
Slope	1	290.503	5.12*	23.21	1.265	1.98	9.78
Habitat	1	26.627	0.47	2.13	0.734	1.15	5.68
Slope×Habitat	1	26.627	0.47	2.13	0.696	1.09	5.38
error	16	908.015		72.54	10.243		79.18
Juniper old-seedlings^b							
Slope	1	3.472	0.027	0.17	5.440	2.46	13.29
Habitat	1	31.250	0.247	1.51	0.005	0.00	0.01
Slope×Habitat	1	3.472	0.027	0.17	0.054	0.02	0.13
error	16	2027.778		98.15	35.419		86.56

df, degree of freedom, SS sum of squares, %SS % of variation explained by the main factors and the interactions. * $P < 0.05$.

a) For fir old-seedlings, overall model for annual mortality, $R^2 = 0.28$, $F = 2.02$, $P = 0.152$; for annual growth rate, $R^2 = 0.21$, $F = 1.40$, $P = 0.278$.

b) For juniper old-seedlings, overall model for annual mortality, $R^2 = 0.02$, $F = 0.10$, $P = 0.959$; for annual growth rate, $R^2 = 0.13$, $F = 0.83$, $P = 0.498$.

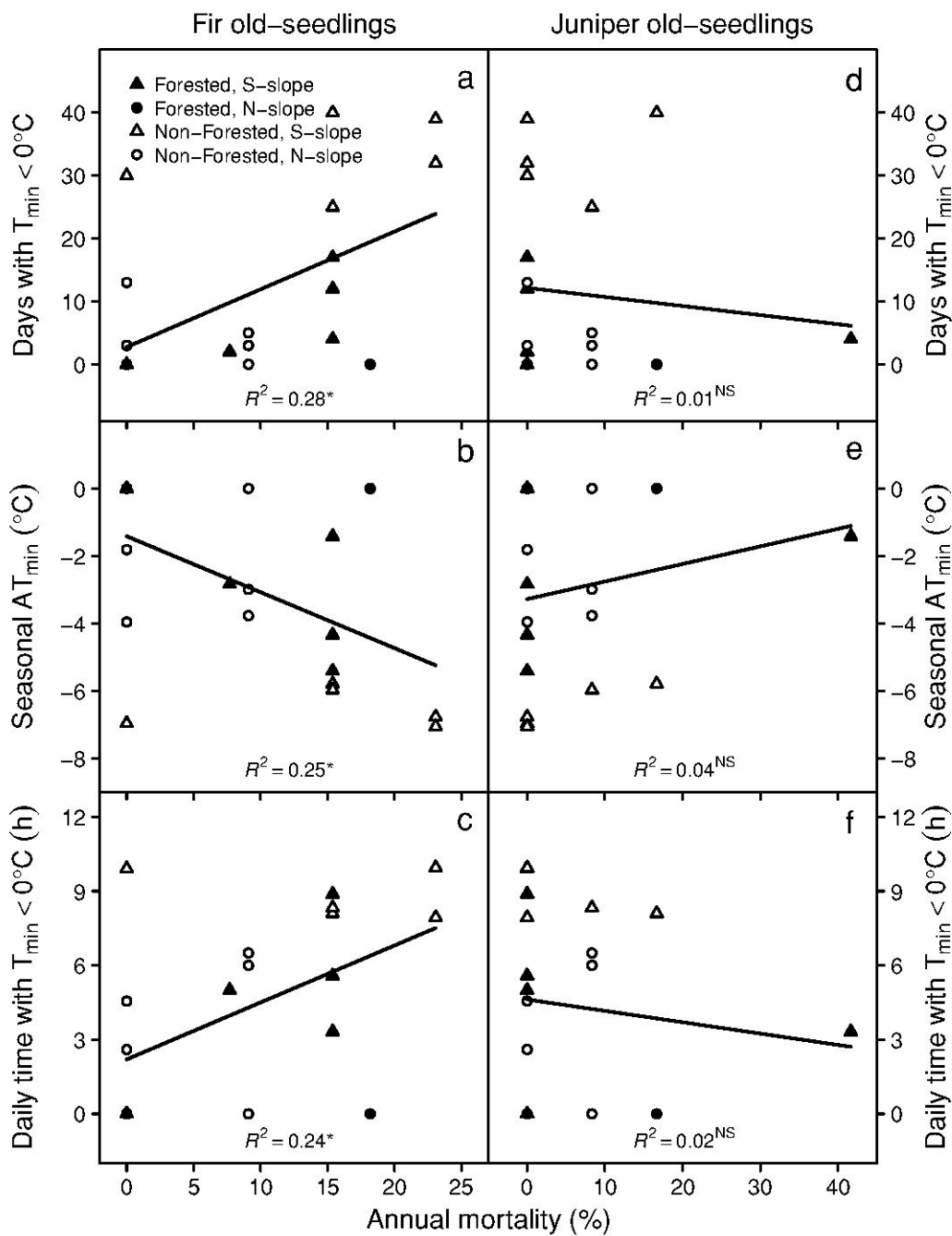


图 5-3 移植的冷杉和方枝柏大幼苗的年死亡率与生长季早期冻害事件的关系。

Figure 5-3 Relationships between annual mortality and freezing events in the early growing seasons for transplanted fir (a-c) and juniper (d-f) old-seedlings across sites and years.

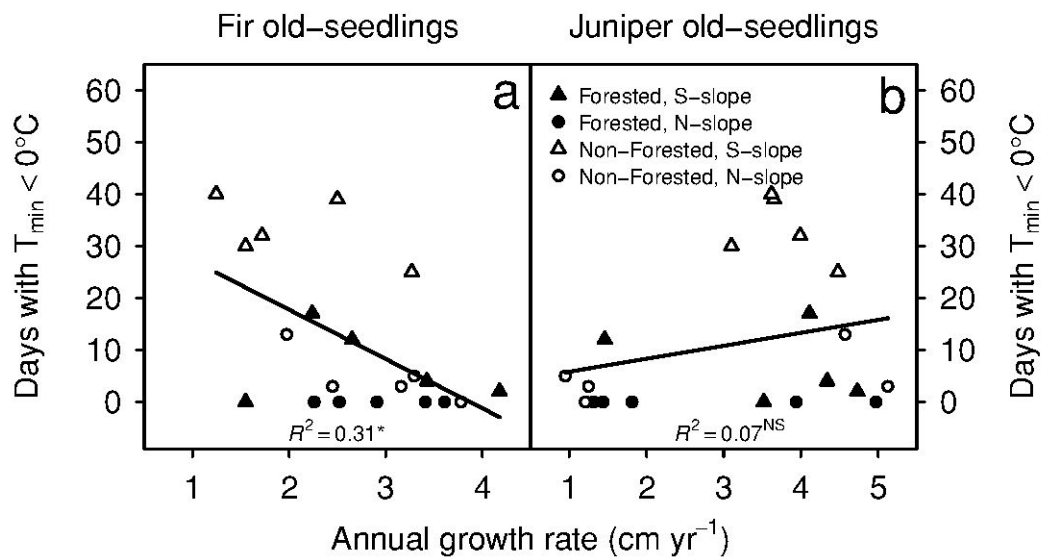


图 5-4 移植的冷杉和方枝柏大幼苗的年高生长量与生长季早期冻害事件的关系

Figure 5-4 Relationships between annual growth rate and the number of freezing days in the early growing season for transplanted fir (a) and juniper (b) old-seedlings across sites and years.

表 5-2 微环境因子（生长季早期的冻害事件、土壤温度及含水量）与移植的冷杉和方枝柏大幼苗年死亡率和高生长量的偏相关系数（样本量 $n = 20$ ）

Table 5-2 Partial correlation coefficients of multiple linear regressions for relationships of annual mortality and growth rates of transplanted fir and juniper old-seedlings to microclimate factors of early growing-season freezing events, soil temperature and moisture during 2006–2012 (sample size: $n = 20$).

Independent variables	Annual mortality		Annual growth rate	
	Fir	Juniper	Fir	Juniper
Days with $T_{\min} < 0^{\circ}\text{C}$	0.59**	0.04	0.41	0.19
Soil temperature (-5 cm)	0.04	0.30	0.29	-0.02
Soil moisture (-5 cm)	0.13	0.24	0.15	-0.11
Seasonal AT_{\min}	-0.42	0.25	0.39	-0.15
Soil temperature (-5 cm)	-0.10	0.34	0.38	-0.06
Soil moisture (-5 cm)	0.06	0.06	0.11	-0.11
Daily time with $T < 0^{\circ}\text{C}$	0.54*	-0.17	-0.22	0.12
Soil temperature (-5 cm)	-0.23	0.33	0.35	-0.07
Soil moisture (-5 cm)	0.13	0.12	0.21	-0.13
Days with $T_{\min} < 0^{\circ}\text{C}$	0.62**	-0.01	-0.07	-0.13
Soil temperature (-20 cm)	-0.17	0.17	-0.05	0.07
Soil moisture (-20 cm)	0.26	0.14	0.39	-0.43
Seasonal AT_{\min}	-0.42	0.41	0.10	-0.01
Soil temperature (-20 cm)	-0.22	0.41	0.01	0.01
Soil moisture (-20 cm)	-0.10	0.06	0.48*	0.43
Daily time with $T < 0^{\circ}\text{C}$	0.52*	-0.25	0.05	0.06
Soil temperature (-20 cm)	-0.29	0.30	-0.10	-0.02
Soil moisture (-20 cm)	-0.19	0.16	0.52*	-0.44

* $P < 0.05$, ** $P < 0.001$

5.3.2 急尖长苞冷杉种子在林线及林线以上的萌发率

在阴坡，种源和生境及其交互作用对冷杉种子的萌发均有显著的影响，来自海拔 3800m（分布中心）的冷杉种子在阴坡林线以上的萌发率显著高于其在阴坡林内的萌发率，而来自海拔 4320m（林线）的冷杉种子在这两种生境下具有相似的萌发率（表 5-3，表 5-5）。对于林内生境，种源和坡向及其交互作用对冷杉种子的萌发均有显著的影响，来自海拔 3800m（分布中心）的冷杉种子在阳坡林内的萌发率显著高于其在阴坡林内的萌发率，而来自海拔 4320m（林线）的冷杉种子在两面坡的林内生境具有相似的萌发率（表 5-4，表 5-5）。

表 5-3 种源和生境及其交互作用对阴坡冷杉种子萌发率的影响

Table 5-3 Summary of GLM-ANOVA for the effects of seed source, habitat and the interaction on fir seed germination on north-facing slope.

Variables	<i>df</i>	SS	<i>F</i>	%SS
Source	1	768.80	7.51*	20.06
Habitat	1	500.00	4.88*	13.05
Source×Habitat	1	924.80	9.03**	24.13
Error	16	1638.40		42.76

df degree of freedom, SS sum of squares, %SS % of variation explained by the main factors and the interactions. Overall model $R^2 = 0.57$, $F = 7.14$, $P < 0.01$. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$.

表 5-4 种源和坡向对林内冷杉种子萌发率的影响

Table 5-4 Summary of GLM-ANOVA for the effects of seed source, slope and the interaction on fir seed germination at forested sites.

Variables	<i>df</i>	SS	<i>F</i>	%SS
Source	1	605.00	7.04*	18.65
Slope	1	520.20	6.06*	16.04
Source×Slope	1	744.20	8.66**	22.94
Error	16	1374.40		42.37

df degree of freedom, SS sum of squares, %SS % of variation explained by the main factors and the interactions. Overall model $R^2 = 0.58$, $F = 7.25$, $P < 0.01$. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$.

表 5-5 不同种源的冷杉种子在不同坡向和生境的萌发率（平均值±标准误，样本量=5）

Table 5-5 Differences in germination rate of fir seeds at and above treelines across north-facing and south-facing slopes (mean ± SE, n = 5). Different letters of low case within a row indicate the significant difference between habitats and slopes at $P < 0.05$. Different letters of upper case within a column indicate the significant difference between two seed source at $P < 0.05$.

Seed source	Forested, N-slope	Non-forested, N-slope	Forested, S-slope
3800m	6.40 ± 4.12 ^{aA}	30.00 ± 7.13 ^{bA}	28.80 ± 5.88 ^{bA}
4320m	7.60 ± 4.66 ^{aA}	4.00 ± 2.19 ^{aB}	5.60 ± 2.78 ^{aB}

5.3.3 急尖长苞冷杉小幼苗在林线及林线以上的存活率及高生长

重复测量方法分析的结果显示，移植到阴坡林线以上的冷杉小幼苗存活率略低于比移植到林内的冷杉小幼苗，但差异并不显著，而光环境对冷杉小幼苗的存活率有显著影响，移植到相对遮荫环境下幼苗的存活率较高；幼苗存活率随时间下降的趋势在不同生境及光环境间存在差异（表 5-6）。

表 5-6 生境、光环境及其相互作用对移植冷杉小幼苗存活率的影响

Table 5-6 Summary of GLM-Repeated measures ANOVA for the effects of habitat, light condition and the interaction on the survival of transplanted fir young-seedling during 2011-2013

	<i>df</i>	SS	<i>F</i>	P
Between-subject factors Source of variation				
Habitat	1	720.00	2.10	0.17
Light	1	50000.00	145.98	0.00
Habitat *Light	1	45.00	0.13	0.72
Error	12	4110.00		
Within-subject factors Source of variation				
Time	2.89	36837.50	90.39	0.00
Habitat *Time	2.89	1367.50	3.36	0.03
Light*Time	2.89	7287.50	17.88	0.00
Habitat *Light*Time	2.89	817.50	2.01	0.13
Error (time)	34.62	4890.00		

df degree of freedom, SS sum of squares.

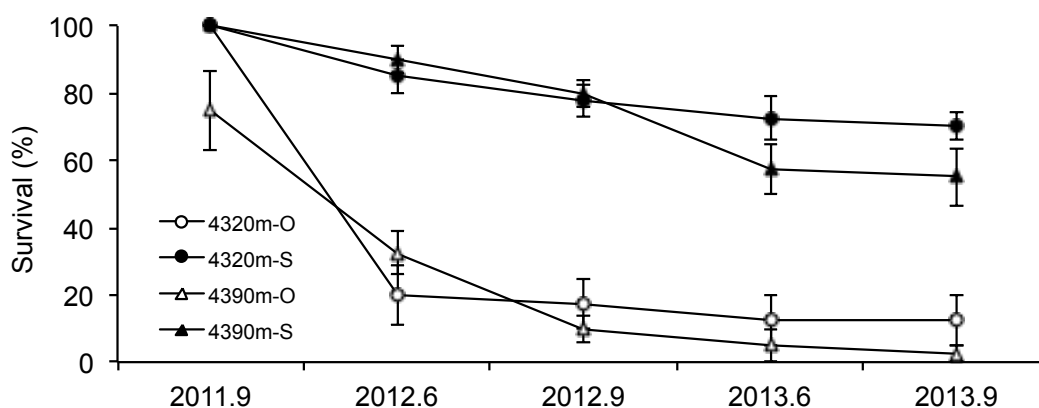


图 5-5 2011 年-2013 年色季拉山阴坡林线不同生境及光环境下移植冷杉小幼苗的存活率（平均值±标准误，样本量=5）。

Figure 5-5 Survival of transplanted fir young-seedling at different habitat and light conditions during 2011-2013 (mean ± SE, n = 5).

无论在林线还是林线以上，移植到相对遮荫环境下幼苗的存活率均显著高于移植到开阔环境下的幼苗（图 5-5）。对于移植到林线附近林内环境的幼苗，其存活率自 2011 年 9 月开始缓慢下降，三年后的最终存活率为 70%，在不同的季节没有明显的差异；对于移植到林线附近林窗环境的幼苗，其存活率在 2012 年 6 月急剧下降到 20%，此后下降缓慢，三年后的最终存活率为 12.5%。对于移植到林线以上杜鹃灌丛下的幼苗，其存活率在 2012 年 9 月前下降得较为缓慢，在 2012 年 9 月到 2013 年 6 月之间有一个明显的下降，而在 2013 年的生长季中又变化不大，三年后的最终存活率为 55%；对于移植到林线以上开阔地上的幼苗，其存活率在 2011 年 9 月就下降到 75%，且在此后的一年中急剧下降，到 2012 年 9 月已低于 10%，三年后的最终存活率为 2.5%。除移植到林线附近林内环境的幼苗外，移植幼苗的死亡主要发生在 9 月-次年 5 月之间，而在生长季期间（6-8 月）相对较少，这与沿海拔梯度设置的固定样方中标记幼苗的死亡情况相似。

双因素方差分析显示，在 2011 年，不同的生境和光环境对移植的冷杉小幼苗当年生长量有显著影响；而在 2012 年和 2013 年，只有光环境有显著影响（表 5-7）。2011 年，冷杉林内的幼苗当年生长量在两种光环境之间没有显著差异，而林线以上相对遮荫样地中幼苗的当年生长量显著大于相对开阔样地中幼苗的当年生长；林内和林线以上的幼苗当年生长量在相对遮荫的样地中差异不显著，而

在相对开阔的样地，林线以上幼苗的当年生长量显著小于林内幼苗（图 5-6 a-c）。2012-2013 年，不同生境幼苗的当年生长量没有显著差异，林外生境中相对开阔样地幼苗的当年生长量显著小于相对遮荫样地幼苗（图 5-6 d-i）。

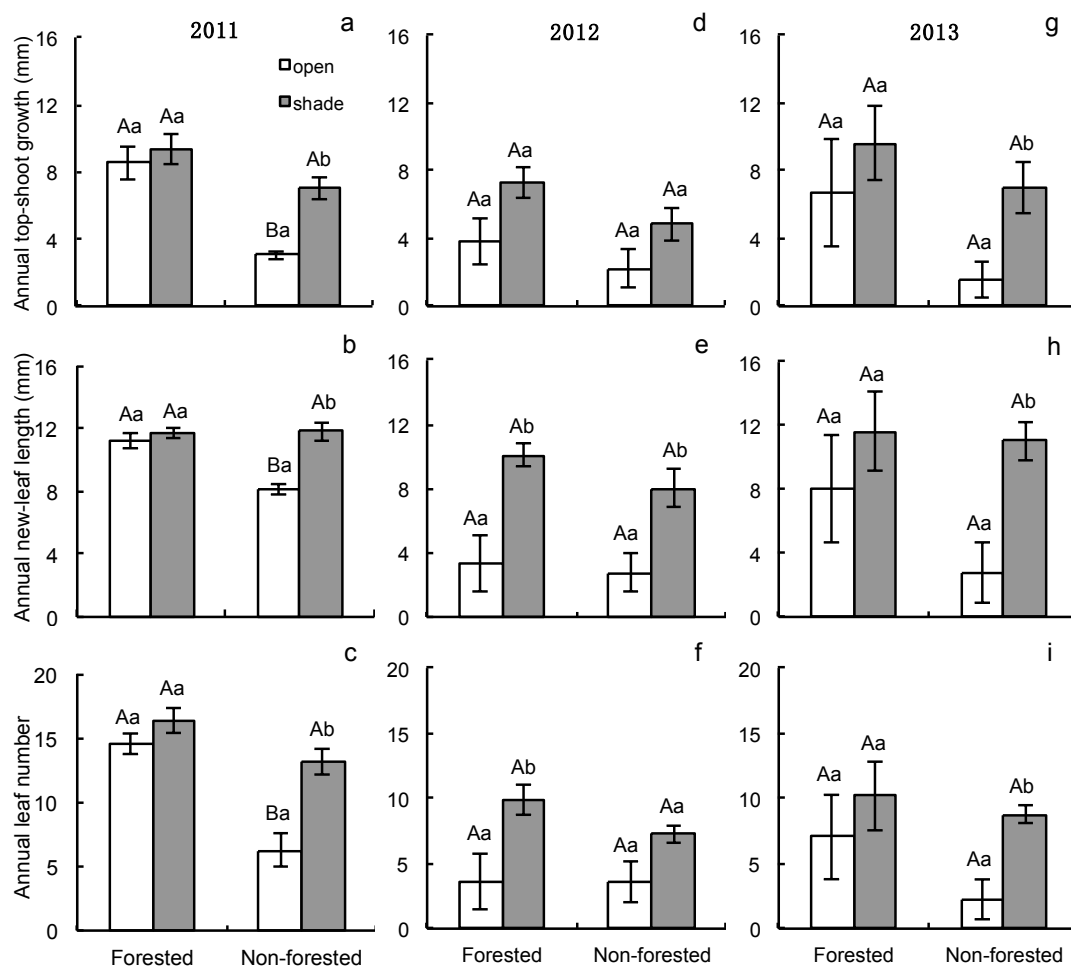


图 5-6 2011 年-2013 年色季拉山阴坡林线不同生境及光环境下移植的冷杉小幼苗当年枝长、当年最大叶长和当年叶片数（平均值±标准误，样本量=5，不同大写字母表示不同生境之间存在差异，不同小写字母表示不同光环境之间存在差异）。

Figure 5-6 Annual top-shoot growth, annual new-leaf length and annual leaf number of transplanted fir young-seedlings at different habitat and light conditions during 2011-2013 (mean ± SE, n = 5. Different letters of upper case indicate the significant difference between habitats $P < 0.05$. Different letters of low case indicate the significant difference between light conditions $P < 0.05$).

表 5-7 生境、光环境及其交互作用对移植的冷杉小幼苗当年枝长、当年最大叶长和当年叶片数的影响。

Table 5-7 Summary of GLM-ANOVA for the effects of habitat, light condition and the interaction on annual top-shoot growth, annual new-leaf length and annual leaf number of transplanted fir young-seedlings.

Variables	df	Annual top-shoot growth			Annual new-leaf length			Annual leaf number		
		SS	F	%SS	SS	F	%SS	SS	F	%SS
2011^a										
Habitat	1	75.49	26.44^{***}	46.29	10.64	10.09^{**}	17.16	163.39	30.31^{***}	43.17
Light	1	29.25	10.24^{**}	17.94	21.62	20.52^{***}	34.87	96.64	17.93^{**}	25.53
Habitat×Light	1	12.63	4.42	7.75	12.88	12.22^{**}	20.76	32.17	5.97[*]	8.49
error	16	45.69		28.02	16.86		27.19	86.26		22.79
2012^b										
Habitat	1	20.65	3.40	12.54	8.56	1.10	2.70	9.28	0.87	2.94
Light	1	45.97	7.58[*]	27.94	180.73	23.27^{***}	57.06	126.39	11.79^{**}	40.07
Habitat×Light	1	0.87	0.14	0.53	3.11	0.40	0.98	8.29	0.77	2.63
error	16	97.06		58.98	124.28		39.24	171.41		54.35
2013^c										
Habitat	1	76.37	2.96	13.06	42.99	1.34	5.65	47.52	1.84	8.06
Light	1	87.69	3.39	15.00	176.76	5.51[*]	23.23	114.64	4.44	19.45
Habitat×Light	1	7.24	0.28	1.23	27.64	0.86	3.634	13.86	0.54	2.35
error	16	413.17		70.69	513.28		67.47	413.26		70.13

df degree of freedom, SS sum of squares, %SS % of variation explained by the main factors and the interactions. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

a) In 2011, overall model for annual top-shoot growth, $R^2 = 0.72$, $F = 13.7$, $P < 0.001$; for annual new-leaf length, $R^2 = 0.73$, $F = 14.28$, $P < 0.001$; for annual leaf number, $R^2 = 0.77$, $F = 18.07$, $P < 0.001$.

b) In 2012, overall model for annual top-shoot growth, $R^2 = 0.41$, $F = 3.71$, $P < 0.05$; for annual new-leaf length, $R^2 = 0.61$, $F = 8.26$, $P < 0.01$; for annual leaf number, $R^2 = 0.46$, $F = 4.48$, $P < 0.05$.

c) In 2013, overall model for annual top-shoot growth, $R^2 = 0.29$, $F = 2.21$, $P > 0.05$; for annual new-leaf length, $R^2 = 0.33$, $F = 2.57$, $P > 0.05$; for annual leaf number, $R^2 = 0.30$, $F = 2.27$, $P > 0.05$.

5.4 讨论

在过去 100 年内, 全球范围内 47% 的林线没有随着全球变暖而上升 (Harsch et al., 2009)。为了解释林线动态与全球变暖之间的不一致性, Harsch and Bader (2011) 提出决定林线形成和动态的三个“一级”机制 (生长限制、幼苗死亡和顶梢枯死)。理论上认为, 受顶梢枯死和幼苗死亡控制而形成的林线对气候变化的响应相对不敏感 (Harsch and Bader, 2011)。许多研究已经发现, 缺乏适宜的生境会阻碍高山林线以上的幼苗定居 (Cuevas, 2001; Smith et al., 2003; Juntunen and Neuvonen, 2007; Batlloriet et al., 2009; Holtmeier and Broll, 2011; Tremblay et al., 2012; Harsch et al., 2012)。然而, 目前对直接导致幼苗死亡的环境因子的野外观测数据报道很少。

我们对不同年龄幼苗的移植实验表明, 以种子繁殖的冷杉幼苗被移植到较温暖的阳坡和林线以上后, 其存活率会受到生长季早期冻害事件的强烈影响 (图 5-2, 图 5-3, 图 5-5, 表 5-2)。这可以解释为什么以种子繁殖的冷杉幼树和成年植株在林线以上和阳坡方枝柏林内不能生存 (Liu and Luo, 2011)。Körner (2012) 认为, 在植物从休眠期到活跃生长期之间的过渡阶段, 冻害事件对高山林线地区的幼苗存活更为重要, 在该时期内大部分植物在 -1.8°C 以下就会发生冻结。在本研究中, 生长季绝对最低气温在冷杉林内为 $-1.4 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$, 而在其他三个样地为 $-8.1 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ 到 $-3.2 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$ (表 3-1)。因此, 生长季早期的冻害事件可能会导致幼苗的新芽和叶片的物理损伤, 从而引起碳获取和高生长的下降, 并增加对其它环境因子的敏感性和脆弱性 (Cavieres et al., 2000; Awada et al., 2003; Johnson et al., 2004; Coop and Givnish, 2008; Rixen et al., 2012)。与此相反, 移植的方枝柏幼苗存活率变化与坡向和生境的关系不大, 表明微环境条件不是影响方枝柏幼苗死亡的主要因素。由于方枝柏幼苗多以克隆生殖方式从成树根部或基茎萌生而出 (Zhang et al., 2010), 移植幼苗的死亡可能是由于缺乏来自母株的养分和水分供应。这表明方枝柏幼苗可以在其母树周围生长, 方枝柏林线的动态主要取决于根的水平生长。

除生长季冻害事件特征之外, 不同坡向的光环境、水分和土壤条件也存在差异, 这些因素也可能影响幼苗的存活和生长。由于低温光抑制作用, 林线以上较高的光照强度也不利于冷杉幼苗的存活和生长 (Bader et al., 2007; Germino and

Smith, 1999; Slot et al., 2005)。本研究中, 对较小的冷杉幼苗 (<10 cm) 的移植实验发现, 在林线以上的林外生境中, 移植到相对开阔地点的幼苗存活率显著小于移植到相对遮荫地点的幼苗 (图 5-5), 表明林线以上强烈的光照确实影响了林线以上的冷杉幼苗存活。然而, 对冷杉较大幼苗死亡率的双因素方差分析, 只有坡向对冷杉幼苗年死亡率有显著影响, 而反映光环境差异的不同生境间冷杉幼苗年死亡率并不存在显著差异, 表明与光环境相比, 生长季冻害事件对冷杉幼苗存活和生长的影响更大。在本研究区域, 0-20 cm 的土壤有机质和全氮含量在不同坡向和生境中变化不大 (Kong et al., 2012)。5 cm 和 20 cm 日平均土壤含水量全年都基本保持大于 20% 的状态 (Liu and Luo, 2011), 能够满足植物生长的水分需要 (Huzulák and Matejka, 1983)。本研究中, 不同微环境因子对移植冷杉幼苗死亡率的偏相关分析显示, 与土壤温度和含水量相比, 生长季早期的冻害事件对冷杉幼苗死亡率的影响更加重要 (表 5-2)。此外, 生长季期间的合有效辐射在阴坡和阳坡之间差异不大 (Kong et al., 2012), 且根据本研究中对生长季的定义, 在生长季早期两面坡上均无积雪, 也表明光照和积雪并不是导致冷杉幼苗死亡的主要原因。因此, 生长季早期的冻害事件是影响冷杉幼苗死亡率的主要因素。

种子的数量和质量通常随海拔的增加而下降, 这可能是控制林线动态的另一个重要因素 (Holtmeier, 2009)。对于急尖长苞冷杉, 来自野外种子萌发实验的数据表明, 尽管林线地区的种子质量相对较差 (表 4-1, 表 4-2), 但阴坡林线以上和阳坡林内的环境条件并没有限制其种子的萌发 (表 5-5)。阴坡林线以上和阳坡林内较高的土壤温度和适宜的土壤含水量可能对冷杉种子的萌发有促进作用 (表 5-8)。有证据表明, 冷杉林线的种群密度随着近 60 年来的增温而增加 (Liang et al., 2011), 表明种子的品质和萌发不是该地区林线变化的限制因子。同样种子的传播也不是冷杉林线位置的限制因素, 因为我们观察到冷杉幼苗 (高度小于 10 cm, 年龄在 3-5 yr.) 可以分布到 4360m (林线以上 40 m) 的高山灌丛中。

表 5-8 不同坡向及生境的生长季 5 cm 平均土壤温度和含水量 (2006-2012 年, 平均值 ± 标准误)

Table 5-8 Soil temperature and moisture at -5 cm in growing season at and above treelines across north-facing and south-facing slopes during 2006–2012 (mean ± SE).

	Forested sites		Non-forested sites	
	N-slope	S-slope	N-slope	S-slope
Soil temperature (°C)	6.97 ± 0.31	7.45 ± 0.14	9.49 ± 0.06	7.85 ± 0.38
Soil moisture (%)	70.23 ± 6.21	48.31 ± 0.98	42.83 ± 1.61	41.84 ± 1.92

5.5 小结

大幼苗的移植实验结果发现, 移植到阳坡的冷杉幼苗年死亡率显著大于阴坡的移植幼苗, 而方枝柏幼苗的年死亡率在不同坡向和生境间没有显著差异。冷杉大幼苗的年死亡率随生长季早期冻害事件频率、强度和持续事件的增加而增加, 而方枝柏幼苗年死亡率的变化与生长季早期的低温事件没有显著相关。偏相关分析表明, 生长季早期的冻害事件频率是影响急尖长苞冷杉大幼苗年死亡率的主要因素, 其年高生长量主要是由 20cm 的土壤含水量决定; 而方枝柏大幼苗的年死亡率和年高生长量与各环境因子之间的关系均不显著。

不同种源和生境对冷杉种子的萌发均有显著的影响。来自海拔 3800m (分布中心) 的冷杉种子在阴坡林线以上和阳坡林内的萌发率显著高于其在阴坡林内的萌发率, 而来自海拔 4320m (林线) 的冷杉种子在阴坡林内和林线以上及阳坡林内具有相似的萌发率。小幼苗的移植实验结果发现, 移植到阴坡林线以上的冷杉小幼苗存活率略低于比移植到林内的冷杉小幼苗, 但差异并不显著, 但光环境对冷杉小幼苗的存活率和当年生长量有显著影响, 移植到相对遮荫环境下幼苗的存活率和当年生长量均较高。以上研究结果表明, 生长季早期的冻害事件是急尖长苞冷杉幼苗在林线以上定居的主要限制因子。此外, 强光导致的低温光抑制对冷杉幼苗的生长存活也有一定的影响。

第六章 结论与展望

6.1 主要结论与创新点

幼苗定居是决定林线位置和动态的重要机制之一。研究林线地区幼苗定居的限制因子将有助于理解高山林线空间分布格局及林线对未来气候变化的响应。本论文通过分析不同坡向和生境的微气候数据,调查冷杉林线的种子质量和传播并监测幼苗的存活和生长情况,结合野外条件下的种子萌发和幼苗移植实验,揭示限制急尖长苞冷杉幼苗在阳坡及林线以上定居的主要环境因子。具体结论如下:

(1) 在相对温暖的阳坡,生长季冻害事件的频率、强度和持续时间均大于阴坡。在生长季早期,坡向和生境均对冻害事件特征有显著影响,而在生长季晚期,只有生境对冻害事件的特征有显著影响。生长季内的日最低气温主要受净辐射和空气湿度的影响,而土壤含水量的影响会随季节发生变化。对于林线以上的林外生境,年平均气温与生长季早期的冻害事件特征之间存在显著的相关性,即随年平均气温增加和生长季提前,生长季早期低温事件的频率越高、强度越大且持续时间越长,表明高山林线地区生长季早期冻害事件的频率和强度可能会随气候变暖而增加。

(2) 急尖长苞冷杉的结实率在林线和低海拔地区之间没有显著差异,但低海拔冷杉的球果和种子大小、单果出种量、种子饱满率、种子千粒重均显著大于林线。在室温条件下(24°C左右),采自低海拔地区的种子萌发率显著大于采自林线的种子;而在野外条件下,采自不同海拔的种子在林线及低海拔地区的萌发率不存在显著差异。幼苗分布上限可以达到林线以上海拔40米左右。在林线地区,冷杉幼苗的存活率和当年生长量均随海拔的升高而显著下降。因此,与种子的质量和传播相比,幼苗的存活和生长更有可能是限制急尖长苞冷杉林线幼苗定居的关键因素。

(3) 对于移植的冷杉大幼苗(>10 yr.,基于种子繁殖),其年死亡率随生长季早期冻害事件的频率、强度和持续时间的增加而显著上升,且生长季早期的冻害事件频率是影响其年死亡率的主要环境因子;而对于移植的方枝柏大幼苗(>10 yr.,基于克隆繁殖),其年死亡率的变化与各环境因子之间均无显著关系。不同

海拔冷杉种源的野外种子萌发实验结果表明,来自 3800m (分布中心) 的冷杉种子在阴坡林线以上和阳坡林内的萌发率显著高于其在阴坡林内的萌发率,而来自 4320m (林线) 的冷杉种子在不同坡向和生境的萌发率相似。移植到阴坡林线以上的冷杉小幼苗存活率略低于比移植到林内的冷杉小幼苗,但光环境对冷杉小幼苗的存活率和当年生长量有显著影响,移植到相对遮荫环境下幼苗的存活率和当年生长量均较高。因此,阴坡林线以上和阳坡的环境条件并没有限制冷杉种子的萌发,生长季早期的冻害事件是导致冷杉幼苗死亡的主要原因。此外,强光导致的低温光抑制对冷杉幼苗的生长存活也有一定的影响。

论文的主要创新点:(1) 基于藏东南两典型树种林线的多年定位观测数据,发现生长季早期冻害事件与年平均气温之间存在显著的正相关关系,指出气候变暖下高山林线地区生长季早期冻害事件有增加的趋势;(2) 基于两典型树种幼苗的对坡移植实验,发现在较温暖的气候环境下基于种子繁殖的林线树种幼苗对生长季早期冻害事件更加敏感和脆弱,从机制上解释了急尖长苞冷杉罕见在阳坡分布及其林线位置在过去 200 年相对稳定性的原因,指出极端气候事件在控制林线位置变化方面发挥着更重要的作用。

6.2 问题与展望

6.2.1 生长季冻害事件的形成机制研究

本研究仅基于微气象观测数据,对生长季冻害事件的成因进行初步分析,发现净辐射、空气湿度和土壤含水量与生长季冻害事件密切相关。然而,想要预测未来气候变化条件下生长季冻害事件的变化趋势,还需要对其机理机制进行深入研究,需要从辐射平衡角度进行模拟分析。

6.2.2 生长季冻害事件导致林线以上幼苗难以定居的普遍意义

本研究发现,在较为温暖的阳坡,以种子繁殖的急尖长苞冷杉幼苗对生长季早期的冻害事件更为敏感,导致其在阳坡和林线以上不能成功定居,从而解释了过去 200 年的增温并没有导致冷杉林线上升的原因。然而,这一机制是否具有普遍意义还需在其它地区和物种上进行验证,例如青海地区的青海云杉和祁连圆柏也在阴、阳坡形成相对分布格局,其形成原因是否与本论文中发现的机制一致还

需进一步研究。此外，还可通过收集文献中其他地区以种子繁殖的林线树种的研究资料，并结合对遥感资料的分析，研究本论文中发现的生长季早期冻害事件导致林线以上幼苗难以定居的机制是否具有普遍意义。

参考文献

- [1] Akhalkatsi, M., Abdaladze, O., Nakhutsrishvili, G., Smith, W.K., 2006. Facilitation of seedling microsites by *Rhododendron caucaskum* extends the *Betula litwinowii* Alpine treeline, Caucasus Mountains, Republic of Georgia. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 38(4): 481-488.
- [2] Alvarez-Uria, P., Körner, C., 2007. Low temperature limits of root growth in deciduous and evergreen temperate tree species. *Functional Ecology*, 21(2): 211-218.
- [3] Augspurger, C.K., Bartlett, E.A., 2003. Differences in leaf phenology between juvenile and adult trees in a temperate deciduous forest. *Tree Physiology*, 23: 517-525.
- [4] Augspurger, C.K., 2011. Frost damage and cascading negative effects on *Aesculus glabra*. *Plant Ecology*, 212: 1193-1203.
- [5] Augspurger, C.K., 2013. Reconstructing patterns of temperature, phenology, and frost damage over 124 years: Spring damage risk is increasing. *Ecology*, 94(1): 41-50.
- [6] Awada, T., Radoglou, K., Fotelli, M.N., Constantinidou, H.I.A., 2003. Ecophysiology of seedlings of three Mediterranean pine species in contrasting light regimes. *Tree Physiology*, 23: 33-41.
- [7] Bader, M.Y., Geloof, I., Rietkerk, M., 2007. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant Ecology*, 191(1): 33-45.
- [8] Ball, M.C., 1994. The role of photoinhibition during tree seedling establishment at low temperatures. In *Photoinhibition of Photosynthesis from Molecular Mechanisms to the Field*, pp. 365-376. BIOS Scientific Publishers, Oxford.
- [9] Ball, M.C., Egerton, J.J.G., Leuning, R., Cunningham, R.B., Dunne, P., 1997. Microclimate above grass adversely affects spring growth of seedling snow gum. *Plant, Cell and Environment*, 20: 155-166.
- [10] Bansal, S., Germino, M.J., 2010. Variation in ecophysiological properties among conifers at an ecotonal boundary: comparison of establishing seedlings and established adults at timberline. *Journal of Vegetation Science*, 21(1): 133-142.
- [11] Barbeito, I., Dawes, M.A., Rixe, C., Senn, J., Bebi, P., 2012. Factors driving mortality and growth at treeline: a 30-year experiment of 92 000 conifers. *Ecology*, 93(2): 389-401.
- [12] Barry, R.G., 2008. *Mountain weather and climate*. Cambridge University Press, Cambridge.

- [13] Batllori, E., Camarero, J.J., Ninot, J.M., Gutierrez, E., 2009. Seedling recruitment, survival and facilitation in alpine *Pinus uncinata* tree line ecotones: Implications and potential responses to climate warming. *Global Ecology and Biogeography*, 18: 460-472.
- [14] Batllori, E., Gutiérrez, E., 2008. Regional treeline dynamics in response to global change in the Pyrenees. *Journal of Ecology*, 96: 1275-1288.
- [15] Becker, A., Bugmann, H., 2001. Global change and mountain regions: the mountain research initiative. IGBP Report 49, GTOS Report 28, IHDP Report 13
- [16] Blois, J.L., Williams, J.W., Fitzpatrick, M.C., Jackson, S.T., Ferrier, S., 2013. Space can substitute for time in predicting climate-change effects on biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(23): 9374-9379.
- [17] Bråthen, K.A., Fodstad, C.H., Gallet, C., 2010. Ecosystem disturbance reduces the allelopathic effects of *Empetrum hermaphroditum* humus on tundra plants. *Journal of Vegetation Science*, 21: 786-795.
- [18] Butler, D.R., Malanson, G.P., Cairns, D.M., 1994. Stability of alpine tree line in Glacier National Park, Montana, USA. *Phytocoenologia*, 22: 485-500.
- [19] Cairns, D.M., Moen, J., 2004. Herbivory influences tree lines. *Journal of Ecology*, 92:1019-1024.
- [20] Callaway, R.M., 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review*, 61: 306-349.
- [21] Callaghan, T.V., Crawford, R.M.M., Eronen, M., Hofgaard, A., Payette, S., Rees, W.G., Skre, O., Sveinbjörnsson, B., Vlassova, T.K., Werkman, B.R., 2002. The dynamics of the tundra-taiga boundary: An overview and suggested coordinated and integrated approach to research. *Ambio*, 12: 3-5.
- [22] Camarero, J.J., Gutiérrez, E., 2004. Pace and pattern of recent treeline dynamics: Response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic Change*, 63: 181-200.
- [23] Cantor, L.F., Whitham, T.G., 1989. Importance of belowground herbivory: *pocket gophers* may limit aspen to rock outcrop refugia. *Ecology*, 70: 962-970.
- [24] Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M., 2004. Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology*, 92: 266-277.
- [25] Cavieres, L.A., Rada, F., Azocar, A., Garcia-Nunez, C., Cabrera, H.M., 2000. Gas exchange and low temperature resistance in two tropical high mountain tree species from the Venezuelan Andes. *Acta Oecologica*, 21: 203-211.
- [26] Chapin, F.S., Shaver, G.R., 1996. Physiological and growth responses of arctic plants to a field experiment simulating climate change. *Ecology*, 77(3): 822-840.

- [27] Chapin, F.S., Sturm, M., Serreze, M.C., McFadden, J.P., Key, J.R., Lloyd, A.H., McGuire, A.D., Rupp, T.S., Lynch, A.H., Schimel, J.P., 2005. Role of land-surface changes in arctic summer warming. *Science*, 310, 657-660.
- [28] Charrier, G., Cochard, H., Améglio, T., 2013. Evaluation of the impact of frost resistances on potential altitudinal limit of trees. *Tree physiology*, 33(9): 891-902.
- [29] Christy, E.J., Sollins, P., Trappe, J.M., 1982. First-year survival of *Tsuga heterophylla* without mycorrhizae and subsequent ectomycorrhizal development on decaying logs and mineral soil. *Canadian Journal of Botany*, 60: 1601-1605.
- [30] Cias, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogee, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, C., Carrara, A., Chevallier, F., De Noblet, N., Friend, A., Friedlingstein, P., Grunwald, T., Heinesch, B., Keronen, P., Knohl, A., Krinner, G., Lousteau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J., Papale, D., Pilegaard, K., Rambal, S., Seufert, G., Soussana, J.F., Sanz, M., Schulze, E.D., Vesala, T., Valentini, R., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by heat and drought in 2003. *Nature*, 437: 529-533.
- [31] Cierjacks, A., Wesche, K., Hensen, I., 2007. Potential lateral expansion of *Polylepis* forest fragments in central Ecuador. *Forest Ecology and Management*, 242: 477-486.
- [32] Cierjacks A, Ruhr NK, Wesche K, Hensen I. 2008. Effects of altitude and livestock on the regeneration of two tree line forming *Polylepis* species in Ecuador. *Plant Ecology*, 194(2): 207-221.
- [33] Close, D.C., Beadle, C.L., 2003. The ecophysiology of foliar anthocyanin. *Botanical Review*, 69: 149-161.
- [34] Coop, J.D., Givnish, T.J., 2008. Constraints on tree seedling establishment in montane grasslands of the Valles Caldera, New Mexico. *Ecology*, 89(4): 1101-1111.
- [35] Cuevas, J.G., 2000. Tree recruitment at the *Nothofagus pumilio* alpine timberline in Tierra del Fuego, Chile. *Journal of Ecology*, 88: 840-855.
- [36] Cui, M., Smith, W.K., 1991. Photosynthesis, water relations and mortality in *Abies lasiocarpa* seedlings during natural establishment. *Tree Physiology*, 8:37-46.
- [37] Danby, R.K., Hik, D.S., 2007a. Evidence of recent treeline dynamics in southernwest Yukon from aerial photographs. *Arctic*, 60: 411-420.
- [38] Danby, R.K., Hik, D.S., 2007b. Responses of white spruce (*Picea glauca*) to experimental warming at a subarctic alpine treeline. *Global Change Biology*, 13(2): 437-451.
- [39] Diaz, H.F., Grosjean, M., Graumlich, L., 2003. Climate variability and change in high elevation regions: Past, present and future. *Climatic Change*, 59: 1-4.

- [40] Easterling DR, Meehl GA, Parmesan C, Changnon SA, Karl TR, Mearns LO. 2000. Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science*, 289(5487): 2068-2074.
- [41] Eckstein, R.L., Donath, T.W., 2005. Interactions between litter and water availability affect seedling emergence in four familial pairs of floodplain species. *Journal of Ecology*, 93: 807-816.
- [42] Ewers, F.W., Schmid, R., 1981. Longevity of needle fascicles of *Pinus longaeva* (Bristlecone pine) and other North American pines. *Oecologia*, 51: 107-115.
- [43] Facelli, J.M., Pickett, S.T.A., 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, 57: 1-33.
- [44] Fensham, R.J., Kirkpatrick, J.B., 1992. The eucalypt forest-grassland/grassy woodland boundary in central Tasmania. *Australian Journal of Botany*, 40:123-138.
- [45] Fisher RF. 1980. Allelopathy: A potential cause of regeneration failure. *Journal of Forestry*, 78: 346-350.
- [46] Gehrig-Fasel, J., Guisan, A., Zimmermann, N.Z., 2008. Evaluating thermal treeline indicators based on air and soil temperature using an air-to-soil temperature transfer model. *Ecological Modelling*, 213: 345-355.
- [47] Germino, M.J., Smith, W.K., 1999. Sky exposure, crown architecture, and low-temperature photoinhibition in conifer seedlings at alpine treeline. *Plant, Cell and Environment*, 22: 407-415.
- [48] Germino, M.J., Smith, W.K., 2000. Differences in microsite, plant form, and low-temperature photoinhibition in alpine plants. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 32(4): 388-396.
- [49] Germino, M.J., Smith, W.K., Resor, C., 2002. Conifer seedling distribution and survival in an alpine-treeline ecotone. *Plant Ecology*, 162: 157-168.
- [50] Gieger, T., Leuschner, C., 2004. Altitudinal change in needle water relations of *Pinus canariensis* and possible evidence of a drought-induced alpine timberline on Mt. Teide, Tenerife. *Flora*, 199:100-109.
- [51] Gilfedder, L., 1988. Factors influencing the maintenance of an inverted *Eucalyptus coccifera* tree-line on the Mt. Wellington Plateau, Tasmania. *Australian Journal of Ecology*, 13: 495-503.
- [52] Gottfried, M., Pauli, H., Grabherr, G., 1998. Prediction of vegetation patterns at the limits of plant life: A new view of the alpine-nival ecotone. *Arctic and Alpine Research*, 30: 207-221.
- [53] Gu, L., Hanson, P.J/, Post, W.M., Kaiser, D.P., Yang, B., Nemani, R., Pallardy, S.G., Meyers, T., 2008. The 2007 Eastern US spring freeze: increased cold damage in a warming world? *Bioscience*, 58: 253-262.

- [54] Gratani, L., Pesoli, P., Crescente, M.F., Aichner, K., Larcher, W., 2000. Photosynthesis as a temperature indicator in *Quercus ilex* L. *Global and Planetary Change*, 24: 153-163.
- [55] Green, K., 2009. Causes of stability in the alpine treeline in the Snowy Mountains of Australia - a natural experiment. *Australian Journal of Botany*, 57(3): 171-179.
- [56] Hadley, J.L., Smith, W.K., 1986. Wind effects on needles of timberline conifers: seasonal influence on mortality. *Ecology*, 67: 12-19.
- [57] Hadley, J.L., Smith, W.K., 1987. Influence of krummholz mat microclimate on needle physiology and survival. *Oecologia*, 73: 82-90.
- [58] Harsch, M.A., Bader, M.Y., 2011. Treeline form—a potential key to understanding treeline dynamics. *Global Ecology and Biogeography*, 20(4): 582-596.
- [59] Harsch, M.A., Buxton, R., Duncan, R.P., Hulme, P.E., Wardle, P., Wilmshurst, J., 2012. Causes of tree line stability: stem growth, recruitment and mortality rates over 15 years at New Zealand *Nothofagus* tree lines. *Journal of Biogeography*, 39: 2061-2071.
- [60] Harsch, M.A., Hulme, P.E., McGlone, M.S., Duncan, R.P., 2009. Are treelines advancing? A global meta - analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters*, 12(10): 1040-1049.
- [61] Hasselquist, N., Germino, M.J., McGonigle, T., Smith, W.K., 2005. Variability of *Cenococcum* colonization and its ecophysiological significance for young conifers at alpine-treeline. *New Phytologist*, 165(3): 867-873.
- [62] Hättenschwiler, S., Smith, W.K., 1999. Seedling occurrence in alpine treeline conifers: a case study from the central Rocky Mountains, USA. *Acta Oecologica*, 20: 219-224.
- [63] Havström, M., Callaghan, T.V., Jonasson, S., 1993. Differential growth responses of *Cassiope tetragona*, an arctic dwarf-shrub, to environmental perturbations among three contrasting high-and subarctic sites. *Oikos*, 66: 389-402.
- [64] Hellmers, H., Genthe, M.K., Ronco, F., 1970. Temperature affects growth and development of Englemann Spruce. *Forest Science*, 16: 447-452.
- [65] Hessler, A.E., Graumlich, L.G., 2002. Interactive effects of human activities, herbivory, and fire on quaking aspen (*Populus tremuloides*) age structures in western Wyoming. *Journal of Biogeography*, 29: 889-902.
- [66] Hickler, T., Vohland, K., Feehan, J., Miller, P.A., Smith, B., Costa, L., Giesecke, T., Fronzek, S., Carter, T.R., Cramer, W., 2012. Projecting the future distribution of European potential natural vegetation zones with a generalized, tree species-based dynamic vegetation model. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 50-63.

- [67] Hoglind, M., Hanslin, H.M., Mortensen, L.M., 2011. Photosynthesis of *Lolium perenne* L. at low temperatures under low irradiances. *Environmental and Experimental Botany*, 70: 297-304.
- [68] Holtmeier, F.K., 2009. Mountain timberlines: ecology, patchiness, and dynamics, Springer Verlag.
- [69] Holtmeier, F.K., Broll, G., 1992. The influence of tree islands and microtopography on pedoecological conditions in the forest alpine tundra ecotone on Niwot Ridge, Colorado Front Range, USA. *Arctic and Alpine Research*, 24: 216-228.
- [70] Holtmeier, F.K., Broll, G., 2005. Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecology and Biogeography*, 14: 395-410.
- [71] Holtmeier, F.K., Broll, G., 2007. Tree line advance—driving processes and adverse factors. *Landscape Online*, 1: 1-3.
- [72] Holtmeier, F.K., Broll, G., 2010. Wind as an ecological agent at treelines in North America, the Alps, and the European Subarctic. *Physical Geography*, 31(3): 203-233.
- [73] Holtmeier, F.K., Broll, G., Mütterthies, A., Anschlag, K., 2003. Regeneration of trees in the treeline ecotone: northern Finnish Lapland. *Fennia*, 181(2): 103-128.
- [74] Huftens, K., Friedl, M.A., Keenan, T.F., Sonnentag, O., Bailey, A., O’Keefe, J., Richardson, A.D., 2012. Ecological impacts of a widespread frost event following early spring leaf-out. *Global Change Biology*, 18: 2365-2377.
- [75] Hughes, L., 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, 15: 56-61.
- [76] Hughes, N.M., Johnson, D.M., Akhalkatsi, M., Abdaladze, O., 2009. Characterizing *Betula litwinowii* Seeding Microsites at the Alpine-Treeline Ecotone, Central Greater Caucasus Mountains, Georgia. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 41(1): 112-118.
- [77] Hughes, N.M., Neufeld, H.S., Burkey, K.O., 2005. Functional role of anthocyanins in high light winter leaves of the evergreen herb, *Galax urceolata*. *New Phytologist*, 168: 575-587.
- [78] Huzulák, J., Matejka, F., 1983. Relationship between soil moisture and leaf water potential of three forest tree species. *Biologia plantarum* 25(6): 462-467.
- [79] Inouye, D.W., 2000. The ecological and evolutionary significance of frost in the context of climate change. *Ecology Letters*, 3: 457-463.
- [80] Inouye, D.W., 2008. Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers. *Ecology*, 89: 353-362.
- [81] IPCC, 2007. The Physical Science Basis Working Group I Contribution to the

- Fourth Assessment Report of the IPCC Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University, Cambridge, UK.
- [82] Jordan, D.N., Smith, W.K., 1993. Simulated influence of leaf geometry on sunlight interception and photosynthesis in conifer needles. *Tree Physiology*, 13: 29-39.
- [83] Jentsch, A., Kreyling, J., Beierkuhnlein, C., 2007. A new generation of climate-change experiments: events, not trends. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(7): 365-374.
- [84] Johnson, D.M., Germino, M.J., Smith, W.K., 2004. Abiotic factors limiting photosynthesis in *Abies lasiocarpa* and *Picea engelmannii* seedlings below and above alpine treeline. *Tree Physiology*, 24: 377-386.
- [85] Johnson, D.M., Smith, W.K., 2005. Refugial forests of the southern Appalachians: photosynthesis and survival in current-year *Abies fraseri* seedlings. *Tree Physiology*, 25(11): 1379-1387.
- [86] Johnstone, J.F., Chapin, F.S., 2006. Effects of soil burn severity on post-fire tree recruitment in boreal forest. *Ecosystems*, 9: 14-31.
- [87] Jones, S.K., Samuel, Y.K., Gosling, P.G., 1991. The effect of soaking and prechilling on the germination of noble fir seeds. *Seed Science and Technology*, 19(2): 287-293.
- [88] Jongejans, E., Telenius, A., 2001. Field experiments on seed dispersal by wind in ten umbelliferous species (Apiaceae). *Plant Ecology*, 152: 67-78.
- [89] Jordan, D.N., Smith, W.K., 1994. Energy balance analysis of night-time leaf temperatures and frost formation in a subalpine environment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 77: 359-372.
- [90] Juntunen, V., Neuvonen, S., 2007. Natural regeneration of Scots pine and Norway spruce close to the timberline in northern Finland. *Silva Fennica*, 40(3): 443-458.
- [91] Karl, T.R., Easterling, D.R., 1999. Climate extremes: Selected review and future research directions. *Climatic Change*, 42: 309-325.
- [92] Karlsson, P.S., Nordell, K.O., 1996. Effects of soil temperature on the nitrogen economy and growth of mountain birch seedlings near its presumed low temperature distribution limit. *Ecoscience*, 3: 183-189.
- [93] Karlsson, P.S., Weih, M., 2001. Soil temperatures near the distribution limit of the mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*): Implications for seedling nitrogen economy and survival. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 33(1): 88-92.
- [94] Katz, R.W., Brown, B.G., 1992. Extreme events in a changing climate: variability is more important than averages. *Climatic Change*, 21(3): 289-302.

- [95] Kaye, M.W., Stohlgren, T.J., Binkley, D., 2003. Aspen structure and variability in Rocky Mountain National Park, Colorado, U.S.A. *Landscape Ecology*, 18: 591-603.
- [96] Kong, G., Luo, T., Liu, X.S., Zhang, L., Liang, E., 2012. Annual ring widths are good predictors of changes in net primary productivity of alpine *Rhododendron* shrubs in the Sergyemla Mountains, southeast Tibet. *Plant Ecology*, 213: 1843-1855.
- [97] Körner, C., 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115(4): 445-459.
- [98] Körner, C., 2003. *Alpine plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems*, 2nd. Springer, Berlin.
- [99] Kullman, L., 2010. One century of treeline change and stability—experiences from the Swedish Scandes. *Landscape Online*, 17: 1-31.
- [100] Körner, C., 2012. *Alpine treelines-Functional Ecology of the Global High Elevation Tree Limits*. Springer. Basel.
- [101] Körner, C., Paulsen, J., 2004. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, 31(5): 713-732.
- [102] Koshkina, N.B., Moiseev, P.A., Goryaeva, A.V., 2008. Reproduction of the Siberian spruce in the timberline ecotone of the Iremel' Massif. *Russian Journal of Ecology*, 39:83-91.
- [103] Kullman, L., 2001. 20th century climate warming and tree-limit rise in the Southern Scandes of Sweden. *Ambio*, 30: 72-80.
- [104] Kullman, L., 2002. Rapid recent range-margin rise of tree and species in the Swedish Scandes. *Journal of Ecology*, 90: 68-77.
- [105] Kullman, L., 2007. Tree line population monitoring of *Pinus sylvestris* in the Swedish Scandes, 1973–2005: implications for tree line theory and climate change ecology. *Journal of Ecology*, 95(1): 41-52.
- [106] Kullman, L., Oberg, L., 2009. Post-Little Ice Age tree line rise and climate warming in the Swedish Scandes: a landscape ecological perspective. *Journal of Ecology*, 97: 415-429.
- [107] Landhäusser, S.M., Deshaies, D., Lieffers, V.J., 2010. Disturbance facilitates rapid range expansion of aspen into higher elevations of the Rocky Mountains under a warming climate. *Journal of Biogeography*, 37: 68-76.
- [108] Larcher, W., Kainmüller, C., Wagner, J., 2010. Survival types of high mountain plants under extreme temperatures. *Flora*, 205: 3-18.
- [109] Larsson, E.L., 2005. Two ways of trapping seeds in alpine environments, Lapland. *Nordic Journal of Botany*, 23: 333-343.
- [110] La Sorte, F.A., Jetz, W., 2010. Projected range contractions of montane

- biodiversity under global warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277: 3401-3410.
- [111] Lei, T.T., Semones, S.W., Walker, J.F., Clinton, B.D., Nilsen, E.T., 2002. Effects of *Rhododendron maximum* thickets on tree seed dispersal, seedling morphology, and survivorship. *International Journal of Plant Science*, 163: 991-1000.
- [112] Lenoir, J., Gegout, J.C., Guisan, A., Vittoz, P., Wohlgemuth, T., Zimmermann, N.E., Dullinger, S., Pauli, H., Willner, W., Svenning, J.C., 2010. Going against the flow: potential mechanisms for unexpected downslope range shifts in a warming climate. *Ecography*, 33: 295-303.
- [113] Lescop-Sinclair, K., Payette, S., 1995. Recent advance of the arctic treeline along the eastern coast of Hudson Bay. *Journal of Ecology*, 83: 929-936.
- [114] Li, Q., Xie, Z., Sun, Y., 2008. Study on seedling adaptability of *Abies chensiensis*. *Forest Research*, 21(4): 481-485.
- [115] Li, R., Luo, T.X., Tang, Y., Du, M., Zhang, X., 2013. The altitudinal distribution center of a widespread cushion species is related to an optimum combination of temperature and precipitation in the central Tibetan Plateau. *Journal of Arid Environments*, 88: 70-77.
- [116] Li, X.J., Burton, P.J., Leadem, C.L., 1994. Interactive effects of light and stratification on the germination of some British-Columbia conifers. *Canadian Journal of Botany*, 72(11): 1635-1646.
- [117] Liang, E., Eckstein, D., 2009. Dendrochronological potential of the alpine shrub *Rhododendron nivale* on the south-eastern Tibetan Plateau. *Annals of botany*, 104: 665-670.
- [118] Liang, E., Shao, X., Xu, Y., 2009. Tree-ring evidence of recent abnormal warming on the southeast Tibetan Plateau. *Theoretical and Applied Climatology*, 98: 9-18.
- [119] Liang, E., Wang, Y., Eckstein, D., Luo, T., 2011. Little change in the fir tree - line position on the southeastern Tibetan Plateau after 200 years of warming. *New Phytologist*, 190: 760-769.
- [120] Lipp, C.C., Nilsen, E.T., 1997. The impact of subcanopy light environment on the hydraulic vulnerability of *Rhododendron maximum* to freeze-thaw cycles and drought. *Plant Cell and Environment*, 20: 1264-1272.
- [121] Liu, X.S., Luo, T.X., 2011. Spatio-temporal variability of soil temperature and moisture across two contrasting timberline ecotones in the Sergyemla Mountains, southeast Tibet. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 43: 229-238.
- [122] Lloyd, A.H., Fastie, C.L., 2003. Recent changes in treeline forest distribution

- and structure in interior Alaska. *Ecoscience*, 10: 176-185
- [123] Lloyd, A.H., Yoshikawa, K., Fastie, C.L., Hinzman, L., Fraver, M., 2003. Effects of permafrost degradation on woody vegetation at arctic treeline on the Seward Peninsula, Alaska. *Permafrost and Periglacial Processes*, 14: 93-101.
- [124] Luoto, M., Seppälä, M., 2000. Summit peats (“peat cakes”) on the fells of Finnish Lapland: Continental fragments of blanket mires? *The Holocene*, 19: 292-241.
- [125] Macias-Fauria, M., Johnson, E.A., 2013. Warming-induced upslope advance of subalpine forest is severely limited by geomorphic processes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110:8117-8122.
- [126] Maher, E.L., Germino, M.J., 2006. Microsite differentiation among conifer species during seedling establishment at alpine treeline. *Ecoscience*, 13: 334-341.
- [127] Maher, E.L., Germino, M.J., Hasselquist, N.J., 2005. Interactive effects of tree and herb cover on survivorship, physiology, and microclimate of conifer seedlings at the alpine tree-line ecotone. *Canadian Journal of Forest Research*, 35: 567-574.
- [128] Mallik, A.U., 2003. Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understory: Role of disturbance, seedbed limitation, and keystone species change. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 22: 341-366.
- [129] Mayr, S., 2007. Limits in water relations. *Trees at their upper limit. Treelife limitation at the Alpine timberline* (ed. by G. Wieser and M. Tausz), pp. 145-162. Springer, Berlin.
- [130] Mayr, S., Schmid P., Beikircher, B., 2012. Plant water relations in alpine winter. In: Lütz, C. (Ed.), *Plants in alpine regions: cell physiology of adaption and survival strategies*. Springer Wien New York, Innsbruck, pp. 153-162.
- [131] Miehe, G., Miehe, S., Vogel, J., Co, S., Duo, L., 2007. Highest treeline in the northern hemisphere found in southern Tibet. *Mountain Research and Development*, 27: 169-173.
- [132] Miller, S.L., McClean, T., Stanton, N., William, S., 1998. Mycorrhization, physiognomy, and first-year survivability of conifer seedlings following natural fire in Grand Teton National Park. *Canadian Journal of Botany*, 28: 115-122.
- [133] Moen, J., Cairns, D.M., Lafon, C.W., 2008. Factors structuring the treeline ecotone in Fennoscandia. *Plant Ecology & Diversity*, 1(1): 77-87.
- [134] Molau, U., Larsson, E.L., 2000. Seed rain and seed bank along an alpine altitudinal gradient in Swedish Lapland. *Canadian Journal of Botany*, 78:728-747.
- [135] Munier, A., Hermanutz, L., Jacobs, J.D., Lewis, K., 2010. The interacting

- effects of temperature, ground disturbance, and herbivory on seedling establishment: implications for treeline advance with climate warming. *Plant Ecology*, 210:19-30.
- [136] Neuner, G., Hacker, J., 2012. Ice formation and propagation in alpine plants. In: Lütz, C. (Ed.), *Plants in alpine regions: cell physiology of adaption and survival strategies*. Springer Wien New York, Innsbruck, pp. 163-174.
- [137] Nilsen, E.T., Walker, J.F., Miller, O.K., Semones, S.W., Lei, T.T., Clinton, B.D., 1999. Inhibition of canopy tree seedlings by *Rhododendron maximum*: could allelopathy be a cause? *American Journal of Botany*, 86: 1597-1605.
- [138] Ninot, J.M., Batllori, E., Carrillo, E., Carreras, J., Ferre, A., Gutierrez, E., 2008. Timberline structure and limited tree recruitment in the Catalan Pyrenees. *Plant Ecology & Diversity*, 1(1): 47-57.
- [139] Niu, S., Li, Z., Xia, J., Han, Y., Wu, M., Wan, S., 2008. Climatic warming changes plant photosynthesis and its temperature dependence in a temperate steppe of northern China. *Environmental and Experimental Botany*, 63: 91-101.
- [140] Oakley, B.B., North, M.P., Franklin, J.F., 2006. Facilitative and competitive effects of a N-fixing shrub on white fir saplings. *Forest Ecology and Management*, 233: 100-107.
- [141] Oberbauer, S.F., Billings, W.D., 1981. Drought tolerance and water use by plants along an alpine topographic gradient. *Oecologia*, 50: 325-331.
- [142] Opgenoorth, L., Vendramin, G.G., Mao, K.S., Miehe, G., Miehe, S., Liepelt, S., Liu, J.Q., Ziegenhagen, B., 2010. Tree endurance on the Tibetan Plateau marks the world's highest known tree line of the Last Glacial Maximum. *New Phytologist*, 185: 332-342.
- [143] Parmesan, C., Yohe, G.A., 2003. globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37-42.
- [144] Patten, D.T., 1963. Vegetational pattern in relation to environments in the Madison Range, Montana. *Ecological Monographs*, 33: 375-405.
- [145] Pauker, S.J., Seastedt TR. 1996. Effects of mobile tree islands on soil carbon storage in tundra ecosystems. *Ecology*, 77: 2563-2567.
- [146] Payette, S., 2007. Contrasted dynamics of northern Labrador tree lines caused by climate change and migrational lag. *Ecology*, 88:770-780.
- [147] Payette, S., Gagnon, R., 1985. Late Holocene deforestation and tree regeneration in the forest-tundra Quebec. *Nature*, 313: 570-572
- [148] Peter, D.P.C., 2002. Plant species dominance at a grassland-shrub land ecotone: An individual-based gap dynamics model of herbaceous and woody species. *Ecological Model*, 152: 5-32.
- [149] Pornon, A., Doche, B., 1995. Age structure and dynamics of *Rhododendron*

- ferrugineum* L. populations in the northwestern French Alps. *Journal of Vegetation Science*, 6: 265-272.
- [150] Qi, Y., Xu, M., Wu, J., 2002. Temperature sensitivity of soil respiration and its effects on ecosystem carbon budget: nonlinearity begets surprises. *Ecological Modeling*, 153: 131-142.
- [151] Rawat, B.S., Khanduri, V.P., Sharma, C.M., 2008. Beneficial effects of cold-moist stratification on seed germination behaviors of *Abies pindrow* and *Picea smithiana*. *Journal of Forestry Research*, 19(2): 125-130.
- [152] Rabasa, S., Granda, E., Benavides, R., Kunstler, G., Espelta, J.M., Ogaya, R., Peñuelas, J., Scherer-Lorenzen, M., Gil, W., Grodzki, W., 2013. Disparity in elevational shifts of European trees in response to recent climate warming. *Global change biology*, 19: 2490-2499
- [153] Resler, L.M., 2006. Geomorphic controls of spatial pattern and process at alpine treeline. *The Professional Geographer*, 58:124-138.
- [154] Sirois, L., 2000. Spatiotemporal variation in black spruce cone and seed crops along a boreal forest-tree line transect. *Canadian Journal of Forest Research*, 30: 900-909.
- [155] Risser, P.G., 1995. The status of the science of examining ecotones. *Bioscience*, 45: 318-325.
- [156] Rixen, C., Dawes, M.A., Wipf, S., Hagedorn, F., 2012. Evidence of enhanced freezing damage in treeline plants during six years of CO₂ enrichment and soil warming. *Oikos*, 121(10): 1532-1543.
- [157] Sakai, A., Larcher, W., 1987 Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stress. Springer-Verlag.
- [158] Saunders, M., Tobin, B., Sweeney, C., Gioria, M., Benanti, G., Cacciotti, E., Osborne, B.A., 2014. Impacts of exceptional and extreme inter-annual climatic events on the net ecosystem carbon dioxide exchange of a Sitka spruce forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 184: 147-157.
- [159] Schauer, A.J., Wade, B.K., Sowell, J.B., 1998. Persistence of subalpine forest meadow ecotones in the Gunnison Basin, Colorado. *Great Basin Naturalist*, 58: 273-281.
- [160] Scott, P.A., Hansell, R.I.C., Erickson, W.R., 1993. Influences of wind and snow on Northern tree-line environments at Churchill, Manitoba, Canada. *Arctic*, 46: 316-323.
- [161] Sierra-Almeida, A., Cavieres, L.A., 2010. Summer freezing resistance decreased in high-elevation plants exposed to experimental warming in the central Chilean Andes. *Oecologia*, 163: 267-276.
- [162] Sierra-Almeida, A., Cavieres, L.A., 2012. Summer freezing resistance of

- high-elevation plant species changes with ontogeny. *Environmental and Experimental Botany*, 80: 10-15.
- [163] Slot, M., Wirth, C., Schumacher, J., Mohren, G.M.J., Shibistova, O., Lloyd, J., Ensminger, I., 2005. Regeneration patterns in boreal Scots pine glades linked to cold-induced photoinhibition. *Tree Physiology*, 25(9): 1139-1150.
- [164] Smith, S.E., Read, D.J., 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*, 2nd edn. London, UK: Academic Press.
- [165] Smith, W.K., 1985. Western montane forests. In *Physiological Ecology of North American Plant Communities*. Eds. B.F. Chabot and H.A. Mooney. Chapman and Hall, New York, pp 95–126.
- [166] Smith, W.K., Germino, M.J., Hancock, T.E., Johnson, D.M., 2003. Another perspective on altitudinal limits of alpine timberlines. *Tree Physiology*, 23(16): 1101-1112.
- [167] Smith, W.K., Germino, M.J., Johnson, D.M., Reinhardt, K., 2009. The Altitude of Alpine Treeline: A Bellwether of Climate Change Effects. *Botanical Review*, 75(2): 163-190.
- [168] Smith, W.K., Knapp, A.K., 1990. Ecophysiology of high elevation forests. In *Plant Biology of the Basin and Range*. Eds. C.B. Osmond, L.F. Pitelka and G.M. Hidy. Springer-Verlag, Berlin, pp 87-142.
- [169] Stephenson, D.B., Diaz, H.F., Murnane, R.J., 2008. Definition, diagnosis and origin of extreme weather and climate events. In: Murnane, R.J., Diaz, H.F. (Eds.), *Climate Extremes and Society*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- [170] Suzuki, S., Kudo, G., 1997. 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*, 3(S1): 108-115.
- [171] Sveinbjörnsson, B., 2000. North American and European treelines: external forces and internal processes controlling position. *AMBIO*, 29(7): 388-395.
- [172] Sveinbjörnsson, B., Kauhanen, H., Nordell, O., 1996. Treeline ecology of mountain birch in the Torneträsk area. *Ecological Bulletins*, 45:65-70.
- [173] Szeicz, J.M., MacDonald, G.M., 1995. Recent white spruce dynamics at the subarctic alpine tree line of north-western Canada. *Journal of Ecology*, 83: 873-885.
- [174] Tang, Q., Zhang, X., Francis, J.A., 2014. Extreme summer weather in northern mid-latitudes linked to a vanishing cryosphere. *Nature Climate Change*, 4:45-50
- [175] Tang, Q., Zhang, X., Yang, X., Francis, J.A., 2013. Cold winter extremes in northern continents linked to Arctic sea ice loss. *Environmental Research*

- Letters, 8(1): 14-36.
- [176] Taschler, D., Neuner, G., 2004. Summer frost resistance and freezing patterns measured in situ in leaves of major alpine plant growth forms in relation to their upper distribution boundary. *Plant, Cell and Environment*, 27: 737-746.
- [177] Theurillat, J.P., Guisan, A., 2001. Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review. *Climatic Change*, 50: 77-109.
- [178] Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M.B., Sykes, M.T., Prentice, I.C., 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102: 8245-8250.
- [179] Tranquillini, W., 1979. *Physiological ecology of the alpine timberline: tree existence at high altitudes with special reference to the European Alps*. Springer-Verlag, New York.
- [180] Tranquillini, W., 1987. Effects of a change in temperature on the phenology, growth, photosynthesis, frost damage and frost drought of trees growing at the forest limit in the Alps. *The Netherlands*. 43-47.
- [181] Tremblay, G.D., Boudreau, S., 2011. Black spruce regeneration at the treeline ecotone: synergistic impacts of climate change and caribou activity. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(3): 460-468.
- [182] Tremblay, G.D., De Vriendt, L., Lévesque, E., Boudreau, S., 2012. The importance of ecological constraints on the control of multi-species treeline dynamics in eastern Nunavik, Québec. *American Journal of Botany*, 99: 1638-1646.
- [183] Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J., Wardle, D.A., 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11: 1351-1363.
- [184] Vallée, S., Payette, S., 2004. Contrasted growth of black spruce (*Picea mariana*) forest trees at treeline associated with climate change over the last 400 years. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 36: 400-406.
- [185] Van Mantgem, P.J., Stephenson, N.L., Keeley, J.E., 2006. Forest reproduction along a climatic gradient in the Sierra Nevada, California. *Forest Ecology and Management*, 225:391-399.
- [186] Van Miegroet, H., Hysell, M.T., Johnson, A.D., 2000. Soil microclimate and chemistry of spruce-fir tree islands in northern Utah. *Soil Science Society of America Journal*, 64: 1515-1525.
- [187] Walther, A., Linderholm, H., 2006. A comparison of growing season indices for the Greater Baltic Area. *International Journal of Biometeorology* 51: 107-118.
- [188] Wang, Y., Camarero, J.J., Luo, T., Liang, E., 2012. Spatial patterns of Smith fir

- alpine treelines on the south-eastern Tibetan Plateau support that contingent local conditions drive recent treeline patterns. *Plant Ecology and Diversity*, 5(3): 311-321.
- [189] Wardle, P., Coleman, M.C., 1992. Evidence for rising upper limits of four native New Zealand forest trees. *New Zealand Journal of Botany*, 30: 303-314
- [190] Weih, M., Karlsson, P.S., 1999. Seedling nitrogen economy in mountain birch: implications for winter survival. *Journal of Ecology*, 87: 211-219.
- [191] Weisberg, P.J., Baker, W.L., 1995. Spatial variation in tree regeneration in the forest-tundra ecotone, Rocky Mountain National Park, Colorado. *Canadian Journal of Forest Research*, 25: 1326-1339.
- [192] Wesche, K., Cierjacks, A., Assefa, Y., Wagner, S., Fetene, M., Hensen, I., 2008. Recruitment of trees at tropical alpine treelines: *Erica* in Africa versus *Polylepis* in South America. *Plant Ecology & Diversity*, 1(1): 35-46.
- [193] Wieser, G., Tausz, M., 2007. Trees at their upper limit: treeline limitation at the alpine timberline. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- [194] Wookey, P.A., Parsons, A.N., Welker, J.M., Potter, J.A., Callaghan, T.V., Lee, J.A., Press, M.C., 1993. Comparative responses of phenology and reproductive development to simulated environmental change in sub-arctic and high arctic plants. *Oikos*, 67: 490-502.
- [195] You, Q., Kang, S., Pepin, N., Yan, Y., 2008. Relationship between trends in temperature extremes and elevation in the eastern and central Tibetan Plateau, 1961–2005. *Geophysical Research Letters*, 35(4): L04704.
- [196] Zhang, L., Luo, T.X., Liu, X.S., Kong, G.Q., 2010. Altitudinal variations in seedling and sapling density and age structure of timberline tree species in the Sergyemla Mountains, southeast Tibet. *Acta Ecologica Sinica*, 30: 76-80.
- [197] 方江平. 1997. 西藏色季拉山土壤的性状与垂直分布. *山地研究*, 15: 228-233.
- [198] 冯松, 汤懋苍, 王冬梅. 1998. 青藏高原是我国气候变化启动区的新证据. *科学通报*, 43(6): 633-636.
- [199] 郭其强, 卢杰, 罗大庆, 方江平, 王贞红. 2010. 西藏色季拉山阳坡林线方枝柏种群结构特征研究. *西北林学院学报*, 25(2): 15-18.
- [200] 何吉成, 罗天祥, 徐雨晴. 2009. 藏东南色季拉山急尖长苞冷杉 (*Abies georgei* var. *smithii*) 林线的生态气候特征. *生态学报*, 29(1): 37-46.
- [201] 赖江山, 李庆梅, 谢宗强. 2003. 濒危植物秦岭冷杉种子萌发特性的研究. *植物生态学报*, 27 (5): 661-666.
- [202] 李健. 2005. 色季拉山森林群落优势种群生态位特征研究. 哈尔滨: 东北林业大学.
- [203] 李明财. 2007. 藏东南高山林线不同生活型植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值及相关生理生态学特

- 性研究. 北京: 中国科学院研究生院.
- [204] 林振耀, 赵昕奕. 1996. 青藏高原气温降水变化的空间特征. 中国科学, 26(4): 354-357.
- [205] 刘庆. 2004. 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, 28: 204-209.
- [206] 罗大庆, 王军辉, 任毅华, 朱登强. 2010. 西藏色季拉山东坡急尖长苞冷杉林的结实特性. 林业科学, 46(7): 30-35.
- [207] 罗大庆, 郭泉水. 2002. 西藏色季拉山冷杉原始林林隙更新研究. 林业科学研究, 15(5): 564-569.
- [208] 茹广欣, 朱登强, 王军辉, 朱秀红, 罗大庆, 张朵. 2008. 西藏色季拉山急尖长苞冷杉林地的物种多样性与土壤养分特征. 河南农业大学学报, 42: 511-515.
- [209] 施雅风, 李吉均, 李炳元. 1998. 青藏高原晚新生代隆升与环境变化. 广州: 广东科学技术出版社.
- [210] 徐凤翔. 1995. 青藏高原森林生态研究. 沈阳: 辽宁出版社.
- [211] 徐凤翔. 2001. 西藏 50 年 (生态卷). 北京: 科学出版社.
- [212] 徐振锋, 胡庭兴, 张远彬, 鲜骏仁, 王开运. 2009. 模拟增温引发的早春冻害: 以岷江冷杉为例. 生态学报, 29(11): 6275-6280.
- [213] 杨小林. 2007. 西藏色季拉山林线森林群落结构与植物多样性研究. 北京: 北京林业大学.
- [214] 姚鹤珍, 林玲, 潘刚. 2008. 西藏急尖长苞冷杉群落的种子库特征. 东北林业大学学报, 36: 7-8.
- [215] 尹华军, 程新颖, 赖挺, 林波, 刘庆. 2011. 川西亚高山 65 年人工云杉林种子雨、种子库和幼苗定居研究. 植物生态学报, 35: 35-44.
- [216] 尹华军, 刘庆. 2005. 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, 29: 108-115.
- [217] 张桥英, 张运春, 罗鹏, 王乾, 吴宁. 2007. 白马雪山阳坡林线方枝柏种群的生态特征. 植物生态学报, 31(5): 857—864.

发表文章目录

Shen, W., Zhang, L., Liu, X.S., Luo, T.X., 2014. Seed-based treeline seedlings are vulnerable to freezing events in the early growing season under a warmer climate: Evidence from a reciprocal transplant experiment in the Sergyemla Mountains, southeast Tibet. *Agricultural and Forest Meteorology*, 187: 83-92.

致谢

转眼间四年的博士生活就要结束了。回首过去四年的求学生涯，有太多难忘的经历，有太多的人需要感谢。在博士论文即将完成之际，我怀着激动的心情，感谢我敬爱的老师，亲爱的同学及朋友们。

首先，我要感谢导师罗天祥研究员。罗老师严谨踏实的科研态度、求实创新的科研作风和对学术领域前沿问题的精确把握给我留下了深刻的印象，使我感受到了作为一个科研工作者基本的素质，让我终生受益。在我博士期间，从最初的论文选题和实验设计，到最后的数据分析、学术和毕业论文的撰写，罗老师都给予了悉心的指导，使得本论文得以顺利完成。我在学业上的每一点进步、能力上的每一点提高，都凝聚着罗老师无数的心血。

感谢梁尔源研究员和张林副研究员在野外实验设计、数据分析和论文写作中给予的指导和帮助，与他们的讨论总能给我很多启发，使我受益匪浅。感谢中科院青藏高原研究所所有帮助过我的老师。特别感谢研究生部吴薇老师和甄晓林老师在学业和生活上所给予的关怀和鼓励。

我在西藏的野外工作得到了中国科学院藏东南高山环境综合观测站的鼎力支持，在此感谢朱立平站长、徐海青副站长、王永杰副站长及站上观测人员们提供的帮助。

感谢师兄孔高强、刘新圣、李瑞成，师姐魏海霞，师妹胡梦瑶、俞洁辉，师弟赵景学、李翔在野外工作和数据分析上提供的帮助。

感谢10级博士班的每一位同学对我在学习和生活上的帮助。感谢好友韩孟磊、徐超、张潇文、刘娜和张梦夏，她们的陪伴使我在青藏高原研究所的学习和生活更开心。

特别感谢我的家人，谢谢他们一直以来对我的关心和支持，他们一直是我学习和前进的动力。

最后感谢所有关心和帮助过我的人，祝他们幸福、快乐。

沈维
2014年4月 北京
中国科学院青藏高原研究所