

西藏色季拉山林线薄毛海绵杜鹃种群分布*

郭其强^{1,2} 罗大庆^{1,2**} 卢杰^{1,2} 马和平^{1,2}

(¹西藏农牧学院高原生态研究所, 西藏林芝 860000; ²西藏林芝森林生态系统定位研究站, 西藏林芝 860000)

摘要 薄毛海绵杜鹃是西藏东南部地区高山林线灌丛的优势种,在色季拉山分布在海拔4300~4500 m.通过样地调查和基径结构分析,研究了色季拉山林线薄毛海绵杜鹃种群分布.结果表明:随着海拔升高,薄毛海绵杜鹃种群密度增加而高度降低;在同一海拔,阴坡的种群密度和高度大于阳坡,而基径较小.在阴坡和阳坡,薄毛海绵杜鹃种群年龄结构的峰值均呈“ \cap ”型曲线,中龄级个体较多,幼苗、幼树相对不足.薄毛海绵杜鹃种群的种内竞争呈波浪式发展,强度为阴坡高于阳坡,且存在自疏现象.

关键词 西藏 薄毛海绵杜鹃 林线 种群分布

文章编号 1001-9332(2013)05-1329-06 **中图分类号** S718 **文献标识码** A

Distribution pattern of *Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum* population at the timberline of Sejila Mountains, Tibet of China. GUO Qi-qiang^{1,2}, LUO Da-qing^{1,2}, LU Jie^{1,2}, MA He-ping^{1,2} (¹*Institute of Plateau Ecology, Tibet Agricultural and Animal Husbandry College, Linzhi 860000, Tibet, China*; ²*National Key Station for Field Scientific Observation & Experiment, Linzhi 860000, Tibet, China*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2013, 24(5): 1329–1334.

Abstract: *Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum* grows at the elevation of 4300–4500 m in Sejila Mountains, being a dominant species of shrub layer at the timberline of southeast Tibet. Based on the sampling plot investigation and basal diameter structure analysis, this paper studied the distribution pattern of *R. aganniphum* var. *schizopeplum* population at the timberline of Sejila Mountains. With the increase of altitude, the population density of *R. aganniphum* var. *schizopeplum* increased, but the population height decreased. At the same altitudes, the population density on the shady slope was larger than that on the sunny slope, while the basal diameter was smaller. On the two slope directions, the distribution of the basal diameter classes of the population appeared as “ \cap ” shape, *i. e.*, middle-aged individuals were more, while seedlings and saplings were relatively less. The intraspecific competition of *R. aganniphum* var. *schizopeplum* population was in the form of wave, being stronger on shady slope than on sunny slope, and existing self-thinning.

Key words: Tibet; *Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum*; timberline; population distribution.

研究高山植物种群年龄结构、生命表和存活曲线可以反映高山植物种群现实状况和生存机制^[1]、以及植物种群对生境的适应性^[2],尤其适用于揭示特殊生境条件下植物种群的生存策略^[3].

薄毛海绵杜鹃(*Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum*)为常绿灌木,是高山林线的指示物种^[4].在西藏东南部的色季拉山,薄毛海绵杜鹃集中分布在海拔4300~4500 m,与乔木树种急尖长苞

冷杉(*Abies georgei* var. *smithii*)、方枝柏(*Sabina sal-tuaria*)组成该区域的高山林线^[5].以往学者们主要从种群动态^[6]、物种多样性^[7]、林线变化趋势^[8]和树轮生态学与气候学的关系^[9]等方面分析色季拉山林线区群落特征和乔木树种生长发育规律,但对灌木层植物研究较少.林线区是生态环境较恶劣的地段^[10].开展对色季拉山林线薄毛海绵杜鹃种群分布与动态研究,有助于揭示该物种在严酷生境下的适应性与生存策略.

本文以西藏色季拉山林线薄毛海绵杜鹃种群为对象,分析其种群结构、数量的动态变化,以及其对

* 西藏林芝森林生态系统定位研究项目(2012-LYPT-DW-016)、西藏大学农牧学院‘211工程’重点学科建设项目[XZA-211-0713-A, 211(3)-071012-06]和西藏自治区科技厅基金项目(2013)资助.

** 通讯作者. E-mail: daqluo0894@163.com

2012-07-05 收稿, 2013-02-18 接受.

环境的适应,旨在为研究全球变暖条件下西藏高山林线的成因与林线格局变化提供参考.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

色季拉山 (29° 10′—30° 15′ N, 93° 12′—95°35′ E)位于西藏东南部雅鲁藏布江大拐弯西北侧,为念青唐古拉山向南延伸的余脉,海拔 4728 m. 据西藏林芝高山森林生态系统定位站林线气象站 (4380 m)观测:该区域年均气温-1.21 ℃,月均最高气温(7月)8.15 ℃,最低气温(1月)-14.06 ℃;年均相对湿度 79.8%;年均日照时数 1200 h,其中 12 月的日照时数最高,为 165 h;年均降水量 1260 mm,蒸发量 570 mm,6—9 月为雨季,占全年降水量的 85%,其中 8 月降水平均为 320 mm,约占全年降水量的 35%. 土壤主要为酸性棕壤,土层厚,腐殖质化过程明显,pH 值 4~6.

色季拉山的主要森林植被类型为山地温带暗针叶林,乔木层以急尖长苞冷杉、林芝云杉林 (*Picea likiangensis* var. *linzhiensis*)和方枝柏等为主,急尖长苞冷杉和方枝柏分别为阴坡和阳坡的林线群落乔木层优势树种. 灌木层分布在海拔 4000~4600 m,以薄毛海绵杜鹃为主,伴生有林芝杜鹃 (*R. nyingchiense*)、直立悬钩子 (*Rubus stans*)、陇塞忍冬 (*Lonicera tangutica*)、冰川茶藨子 (*Ribes glaciale*)和西南花楸 (*Sorbus rehderiana*)等为主. 海拔 4600 m 以高山草甸为主,主要有红嘴苔草 (*Carex haematostoma*)、岩白菜 (*Bergenia purpurascens*)和长鞭红景天 (*Rhodiola fastigiata*)等.

表 1 色季拉山薄毛海绵杜鹃群落生境概况

Table 1 Habitat conditions of *Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum* communities in Sejila Mountains

坡向 Slope direction	海拔 Altitude (m)	坡位 Slope site	植被 Vegetation			土壤 Soil (0~10 cm)		
			郁闭度 Canopy density	总盖度 Total coverage (%)	主要物种 Dominant species	pH	土壤含水量 Water content of soil (%)	有机质含量 Organic matter content (g·kg ⁻¹)
阳坡 Sunny slope	4500	U	0.2	85	c,d	5.04	0.2	66.9
	4450	U	0.3	86		4.82	0.2	76.3
	4400	U	0.4	90		4.93	0.3	82.1
	4350	MU	0.5	95	a,b,f	4.62	0.4	89.3
	4300	M	0.4	96		4.48	0.5	105.2
阴坡 Shady slope	4500	U	0	90	c,e	4.81	0.4	73.2
	4450	U	0	93		4.75	0.6	85.4
	4400	MU	0.1	95	a,c,d,e	4.64	0.7	94.3
	4350	MU	0.2	98		4.65	0.7	118.4
	4300	MU	0.3	98		4.23	0.8	126.3

U: 上坡 Upper slope; MU: 中上坡 Middle upper slope; M: 中坡 Middle slope. a) 急尖长苞冷杉 *Abies georgei* var. *smithii*; b) 方枝柏 *Sabina saltuaria*; c) 薄毛海绵杜鹃 *R. aganniphum* var. *schizopeplum*; d) 直立悬钩子 *R. stans*; e) 岩白菜 *B. purpurascens*; f) 长鞭红景天 *R. fastigiata*.

1.2 野外调查

1.2.1 群落调查 野外调查于 2011 年 6 月中旬进行. 在海拔 4300~4500 m 区域内,按垂直高差 50 m 分别在阳坡和阴坡设置典型样地,共设置 10 m×10 m 的样地 32 块,在每块样地内沿对角线设置 5 m×5 m 的灌木样方和 1 m×1 m 的草本样方各 3 个. 调查内容包括:1) 生境:地形地貌、土壤特性、坡向、坡位;2) 群落学特征:物种组成、高度、郁闭度等;3) 乔木和薄毛海绵杜鹃测定:以样地一边为 *x* 轴,以其垂直一边作为 *y* 轴建立平面直角坐标系,记录每株乔木的物种名和坐标值,测定胸径(薄毛海绵杜鹃测定基径)、树高和冠幅;4) 灌木和草本测定:在样方内记录物种名、高度、多度、盖度和冠幅等. 群落基本概况见表 1.

1.2.2 种群龄级的确定 采取以基径级确定年龄结构的方法^[4-5],将植物基径每 2 cm 划分为一个基径级,每个基径级对应一个龄级. 其中:基径 0~2 cm 为 a 基径级(Ⅰ龄级),为幼苗;2~4 cm 为 b 基径级(Ⅱ龄级),为幼树;4~6 cm 为 c 基径级(Ⅲ龄级),≥Ⅲ龄级为成年个体;此后基径每增加 2 cm 依次命名为 d、e、f、……基径级,分别对应为Ⅳ、Ⅴ、Ⅵ、…龄级,共划分 14 个龄级,据此绘制种群年龄结构图.

1.3 种群生命表编制

以种群各龄级株数为基础编制静态生命表;以龄级为横坐标,对生命表中 $\ln l_x$ 为纵坐标作图,绘制薄毛海绵杜鹃种群标准存活曲线,以死亡率(q_x)、消失率(K_x)为纵坐标、以相对的龄级为横坐标绘制种群死亡率曲线和消失率曲线.

2 结果与分析

2.1 薄毛海绵杜鹃种群分布随海拔梯度的变化

在西藏色季拉山,森林郁闭的上限为海拔4320 m. 此林线以下,树木能形成郁闭林分;而在此林线以上,树木虽能正常生长,但不能成林^[5]. 由于没有高大乔木的遮挡,薄毛海绵杜鹃种群成为该区域的绝对优势种. 由表2可知,随海拔升高,阴坡和阳坡的薄毛海绵杜鹃种群分布特征差异明显. 在阴坡,随海拔升高,薄毛海绵杜鹃种群的平均基径和平均高度呈下降趋势,而平均密度则相反;在阳坡,薄毛海绵杜鹃种群的平均高度和平均基径先升高后下降,前者在海拔4400 m最高,后者在海拔4350 m最高;而种群的平均密度在海拔4500 m以下基本维持不变,在4500 m时其密度急剧增加. 在同一海拔下,阴坡薄毛海绵杜鹃种群的平均高度和平均密度明显高于阳坡,而其平均基径则相反.

2.2 薄毛海绵杜鹃种群年龄结构随海拔梯度的变化

不同坡向薄毛海绵杜鹃种群的年龄结构沿海拔梯度的变化差异较大. 在阳坡,薄毛海绵杜鹃无I龄级的个体,II~IV龄级个体数量逐渐增多并达到最大(25株·100 m⁻²),随后个体数量逐渐减少,个体最大为XIV龄级(2株·100 m⁻²);在阴坡,I~IV龄级个体数量逐渐增多并达到最大(59株·100 m⁻²),此后随着龄级增加,各龄级株数逐渐减少,个体最大为XI龄级,仅1株·100 m⁻²(图1).

在阳坡,薄毛海绵杜鹃种群多分布在海拔4500 m(42株·100 m⁻²),占种群总数的36.2%,且II~X龄级均有分布;在阴坡,海拔4350 m处种群数量最多,为81株·100 m⁻²,且IV龄级个体数量最多(21株·100 m⁻²),此后,随海拔升高,种群分别为54、58和59株·100 m⁻²,且个体数量最多的龄

表2 不同海拔薄毛海绵杜鹃种群的分布
Table 2 Distribution of *Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum* population along the altitudinal gradients

海拔 Altitude (m)	阳坡 Sunny slope			阴坡 Shady slope		
	平均高度 Average height (m)	平均基径 Average basal diameter (cm)	平均密度 Average density (ind· hm ⁻²)	平均高度 Average height (m)	平均基径 Average basal diameter (cm)	平均密度 Average density (ind· hm ⁻²)
4500	2.41	8.29	4213	2.52	8.36	5912
4450	2.35	11.57	1926	3.49	8.56	5804
4400	2.91	11.47	1782	2.62	8.37	5437
4350	2.79	14.28	1810	3.69	7.81	8139
4300	2.66	9.98	1904	3.89	9.51	2314

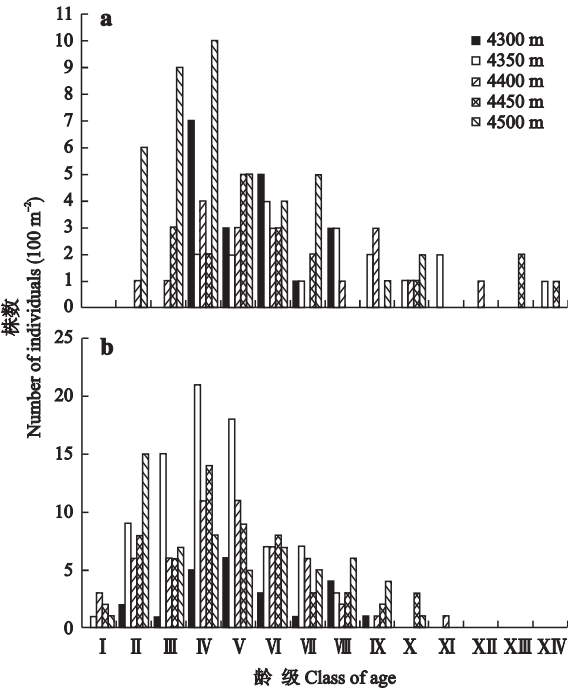


图1 不同海拔薄毛海绵杜鹃种群的年龄结构
Fig.1 Age structure of *Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum* population along the altitudinal gradients.
a) 阳坡 Sunny slope; b) 阴坡 Shady slope. 下同 The same below.

级分别为IV、IV和II龄级.

由此可见,薄毛海绵杜鹃种群中龄级(III~VI龄级)个体数量较多,说明目前该种群较为稳定;阴坡种群的稳定性较阳坡更高.

2.3 种群静态生命表

由表3可以看出,在阳坡,薄毛海绵杜鹃未发现I龄级个体,且III龄级以内种群死亡率为负值,说明幼苗和幼树均较缺乏;IV、VI和VII龄级种群死亡率较大,种群进入中林龄阶段,强烈的竞争使V龄级种群数量较少;此后种群进入稳定发展期,VIII和IX龄级种群死亡率较小;但是到X和XI龄级种群竞争加剧,导致XII龄级个体数量较少;此后种群又趋于稳定. 在阴坡,种群数量也显示出幼苗、幼树不足的特点,在IV龄级种群数量达到最大,此后直至XI龄级种群一直处于激烈的竞争阶段;但随着龄级增加,竞争逐渐减弱. 在阳坡和阴坡,种群期望寿命(e_x)随着龄级增加而逐渐降低,说明种群个体在生长过程中一直存在种间竞争,但随着龄级增加,竞争逐渐减弱.

2.4 薄毛海绵杜鹃种群存活曲线和死亡曲线

色季拉山不同坡向薄毛海绵杜鹃标准存活曲线存在差异(图2). 在阳坡,种群存活曲线近似为De-vey-I型(凸型),绝大多数个体都能存活到生理年龄,早期死亡率极低;一旦达到一定生理年龄,短期

表 3 薄毛海绵杜鹃种群特定时间生命表
Table 3 Time specific life table of *Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum* population

坡向 Aspect	龄级 Age stage	存活数 a_x	存活量 l_x	死亡量 d_x	死亡率 q_x	区间寿命 L_x	总寿命 T_x	期望寿命 e_x	$\ln l_x$	消失率 K_x
阳坡 Sunny slope	I	0	0	-280	-	3.5	116.0	-	-	-
	II	7	280	-240	-0.857	10.0	112.5	0.402	5.635	-0.619
	III	13	520	-480	-0.923	19.0	102.5	0.197	6.254	-0.654
	IV	25	1000	280	0.280	21.5	83.5	0.084	6.908	0.329
	V	18	720	-40	-0.056	18.5	62.0	0.086	6.579	-0.054
	VI	19	760	400	0.526	14.0	43.5	0.057	6.633	0.747
	VII	9	360	80	0.222	8.0	29.5	0.082	5.886	0.251
	VIII	7	280	40	0.143	6.5	21.5	0.077	5.635	0.154
	IX	6	240	40	0.167	5.5	15.0	0.063	5.481	0.182
	X	5	200	120	0.600	3.5	9.5	0.048	5.298	0.916
	XI	2	80	40	0.500	1.5	6.0	0.075	4.382	0.693
	XII	1	40	-40	-1.000	1.5	4.5	0.113	3.689	-0.693
	XIII	2	80	0	0	2.0	3.0	0.038	4.382	0
	XIV	2	80	-	-	1.0	1.0	0.013	4.382	-
阴坡 Shady slope	I	7	119	-559	-4.714	23.5	271.5	2.288	4.776	-1.743
	II	40	678	85	0.125	37.5	248.0	0.366	6.519	0.134
	III	35	593	-407	-0.686	47.0	210.5	0.355	6.386	-0.522
	IV	59	1000	169	0.169	54.0	163.5	0.164	6.908	0.186
	V	49	831	289	0.347	40.5	109.5	0.132	6.722	0.426
	VI	32	542	169	0.313	27.0	69.0	0.127	6.296	0.375
	VII	22	373	68	0.182	20.0	42.0	0.113	5.921	0.201
	VIII	18	305	169	0.556	13.0	22.0	0.072	5.721	0.811
	IX	8	136	68	0.500	6.0	9.0	0.066	4.910	0.693
	X	4	68	51	0.750	2.5	3.0	0.044	4.217	1.386
	XI	1	17	-	-	0.5	0.5	0.030	2.830	-

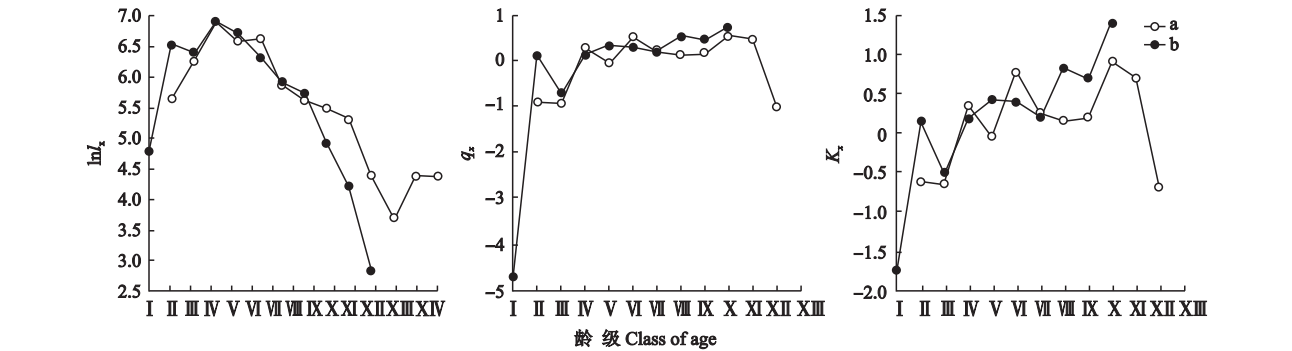


图 2 薄毛海绵杜鹃种群存活曲线($\ln l_x$)、死亡(q_x)和消失率(K_x)曲线
Fig. 2 Survivorship curve ($\ln l_x$), mortality (q_x) and hazard rate (K_x) of *Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum* population.

内的死亡率较高。在阴坡,种群早期的存活曲线为 Deevey-I 型(凸型);Ⅶ龄级以后更接近 Deevey-Ⅲ型(凸型),说明种群生长后期的数量相对稳定^[5,11]。

不同坡向薄毛海绵杜鹃的死亡率曲线和消失率曲线变化趋势相同(图 2),但不同坡向的两条曲线存在差异。在阳坡,第 1 个高峰出现在Ⅳ龄级,而阴坡出现在Ⅴ龄级,两个峰值均较低,说明此时种群内存在一定竞争;第 2 个高峰出现在Ⅵ龄级,而阴坡Ⅷ龄级的峰值较高,说明此时种群进入生长旺盛期,个

体对生存空间需求逐渐增加,如果林内光照、水分和生存空间等因子不能充分满足个体正常生长的需求,种内竞争加剧,则导致严重的自疏现象;到 X 龄级,阳坡和阴坡种内竞争均达到最大,说明此时薄毛海绵杜鹃的生长需要更多的生存空间和养分。

3 讨 论

3.1 生境变化对薄毛海绵杜鹃种群的影响

薄毛海绵杜鹃对高寒生境的适应性较强^[12],但

海拔和坡向变化对其种群分布影响较大。有研究表明,同种植物由于受到强辐射、大风和低温等环境因子的影响^[13],山顶部生长的个体树高会低于山下的个体^[14]。这与本研究中的薄毛海绵杜鹃种群平均高度沿海拔升高而降低的结果相同。随海拔升高,薄毛海绵杜鹃种群密度增加,且阴坡远远高于阳坡,其原因可能是:在阴坡,薄毛海绵杜鹃种群的生存与繁衍适应性较强;随着海拔升高,种群的密集丛生特性使其在高山林线的低温和大风环境下相互庇护,增加了种群个体的存活几率。这与 Gratzner 和 Rai^[15]和缪宁等^[16]分别对分布在不丹和岷江林线处高山杜鹃研究的结论相似。相同海拔下阳坡薄毛海绵杜鹃种群高度大于阴坡,是由于植株种群密度的增加限制了个体横向生长,但促进了个体的纵向生长^[17-18]。

随着海拔升高,薄毛海绵杜鹃群落内土壤有机质含量降低,而 pH 值逐渐上升,其含水量也逐渐下降,导致土壤肥力降低;而且阳坡土壤肥力状况低于阴坡,在一定程度上造成薄毛海绵杜鹃生长过程中养分供给不足,从而影响种群存活和繁衍,使阳坡种群密度低于阴坡。

3.2 种群特征与发展趋势

有报道证明,林线建群种急尖长苞冷杉、岷江冷杉(*A. faxoniana*)和长苞冷杉(*A. Georgei*)种群的年龄结构均为倒“J”型^[5,19-20],且从幼苗进入幼树阶段的死亡率较高^[21];种群发展中期均出现自疏过程。这与本研究中的薄毛海绵杜鹃种群有所区别。不同之处在于:薄毛海绵杜鹃种群年龄结构图为峰值偏左的“ \cap ”型,种群静态生命表和存活曲线显示种群幼苗相对较少,但死亡率较低。这可能与林线区的生境条件密切相关。高山杜鹃种子极小,幼苗生长缓慢,一旦温、湿度过高会引起幼苗徒长并诱发猝倒病,造成种群成苗率较低^[22];但是,个体一旦成苗,能很快适应林线区的生境条件并保存下来。相同点为:种群进入Ⅳ龄级以后,种群的个体高生长和冠幅生长处于旺盛期,对养分、光照和生存空间的获取处于激烈的竞争阶段而导致自疏现象的发生;死亡率和消失率曲线的波浪式变化,说明 V ~ X 龄级薄毛海绵杜鹃种内呈“竞争-缓解-竞争-缓解”交替出现的发展趋势(该特性在巴山冷杉林和樟子松林中也有发现^[23-24]),其原因可能是由于阴坡种群密度明显大于阳坡,其竞争也更剧烈。尤其是在种群发展后期(\geq Ⅶ龄级),阳坡由于种群数量相对较少,个体维持正常生长需要更多的水分、光照、养分和空间等,其种内竞争弱于阴坡,因此种群寿命更长,最大

达到Ⅳ龄级(基径 28.3 cm),而阴坡则为Ⅺ龄级(基径 22.9 cm)。这说明林线区乔木层和灌木层均存在激烈的种内和种间竞争^[16,25]。

本文研究对象为色季拉山自然生长的薄毛海绵杜鹃种群,以空间代替时间的方法探讨薄毛海绵杜鹃种群数量动态,编制静态生命表中出现死亡率为负,说明种群幼苗、幼树个体数量不足,即种群至少需要补充相应数量的个体才能维持种群的延续^[10]。这说明静态生命表所展示的种群年龄结构状态并不是完全静止的,其中包含着异常情况下的生态学意义。

在全球气候变暖的背景下,林线不断上侵,必然造成林线植物的相应变化^[25-27]。由于薄毛海绵杜鹃喜凉爽湿润的生境,全球变暖可能会引起该种群逐渐向高海拔区域扩展,同样也会影响林线乔木种群的扩张。因此,进一步开展高山林线区种群生存机制及其群落内种间关系的研究,对科学地预测高山林线发展趋势具有重要意义。

参考文献

- [1] Zhang W-H (张文辉), Xu X-B (许晓波), Zhou J-Y (周建云), et al. Population dynamics of endangered plant species *Abies chensiensis*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2005, **16**(10): 1799-1804 (in Chinese)
- [2] Toshihiro Y, Pieter AZ, Akira I, et al. Strong habitat preference of a tropical rain forest tree does not imply large differences in population dynamics across habitats. *Journal of Ecology*, 2007, **95**: 332-342
- [3] Shen H, Tang Y, Muraoka H, et al. Characteristics of leaf photosynthesis and simulated individual carbon budget in *Primula nutans* under contrasting light and temperature conditions. *Journal of Plant Research*, 2008, **121**: 191-200
- [4] Yang X-L (杨小林). Study on Forest Community Structure and Plant Diversity at the Timberline of Mt. Sejila in Tibet. PhD Thesis. Beijing: Beijing Forestry University, 2007 (in Chinese)
- [5] Ren Q-S (任青山), Yang X-L (杨小林), Cui G-F (崔国发), et al. Smith fir population structure and dynamics in the timberline ectone of the Sejila Mountain, Tibet, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2007, **27**(7): 2669-2677 (in Chinese)
- [6] Guo Q-Q (郭其强), Lu J (卢杰), Luo D-Q (罗大庆), et al. Ecological characteristics of *Sabina saltuaria* population at the timberline ectone on the sunny slope of the Sejila Mountain. *Journal of Northwest Forestry University* (西北林学院学报), 2010, **25**(2): 15-18 (in Chinese)
- [7] Yang X-L (杨小林), Cui G-F (崔国发), Ren Q-S (任青山), et al. Plant diversity pattern and stability of

- the timberline community on Sejila Mountain in Tibet, western China. *Journal of Beijing Forest University* (北京林业大学学报), 2008, **30**(1): 14–20 (in Chinese)
- [8] Liang EY, Wang YF, Eckstein D, *et al.* Little change in the fir tree-line position on the southeastern Tibetan Plateau after 200 years of warming. *New Phytologist*, 2011, **190**: 760–769
- [9] Liang EY, Shao XM, Xu Y. Tree-ring evidence of recent abnormal warming on the southeast Tibetan Plateau. *Theoretical and Applied Climatology*, 2009, **98**: 9–18
- [10] Zhang Y-D (张远东), Liu S-R (刘世荣), Ma J-M (马姜明). Water holding capacity of surface cover and soil of alpine and sub-alpine shrub in western Sichuan, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2006, **26**(9): 2775–2782 (in Chinese)
- [11] Song Y-Y (宋于洋), Li M-Y (李明艳), Zhang W-H (张文辉). Effect of habitat on population dynamics and upscaling spectrograph of *Haloxylon ammodendron* population in Gurbantunggut desert. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 2010, **46**(12): 8–14 (in Chinese)
- [12] Tang X-Q (唐晓琴), Lu J (卢杰), Bianba D-J (边巴多吉). The community characteristics and conservation strategies of alpine *Rhododendron* in Mountains Sejila of Tibet. *Journal of Mountain Agriculture and Biology* (山地农业生物学报), 2011, **30**(4): 294–299 (in Chinese)
- [13] He J-C (何吉成), Luo T-X (罗天祥), Xu Y-Q (徐雨晴). Characteristics of eco-climate at smith fir timberline in the Sergyemla Mountains, Southeast Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2009, **29**(1): 37–46 (in Chinese)
- [14] Shi Z (施征), Bai D-Z (白登忠), Lei J-P (雷静品), *et al.* Advance on physioecological adaptation of alpine plants to mountainous environment. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2011, **31**(8): 1711–1718 (in Chinese)
- [15] Gratzner G, Rai PB. Density-dependent mortality versus spatial segregation in early life stages of *Abies densa* and *Rhododendron hodgsonii* in central Bhutan. *Forest Ecology and Management*, 2004, **192**: 143–159
- [16] Miao N (缪宁), Liu S-R (刘世荣), Shi Z-M (史作民), *et al.* Spatial pattern analysis of a *Rhododendron-Abies* virginal forest near timberline on the eastern edge of Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2011, **31**(1): 1–9 (in Chinese)
- [17] Mehari A, Habte B. Influence of initial spacing on growth and branching characteristics of *Cordia africana* trees established on Eritrean highland. *New Forests*, 2006, **31**: 185–193
- [18] Hummel S. Height, diameter and crown dimensions of *Cordia alliodora* associated with tree density. *Forest Ecology and Management*, 2000, **127**: 31–40
- [19] Cheng W (程伟), Wu N (吴宁), Luo P (罗鹏). Survival analysis of *Abies faxoniana* populations near timberline on the upper Minjiang river. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2005, **29**(3): 349–353 (in Chinese)
- [20] Zhang Q-Y (张桥英), Luo P (罗鹏), Zhang Y-C (张运春), *et al.* Ecological characteristics of *Abies georgei* population at timberline on the north-facing slope of Baima Snow Mountain, Southwest China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2008, **28**(1): 129–135 (in Chinese)
- [21] Perry GLW, Miller BP, Enright NJ. A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. *Plant Ecology*, 2006, **187**: 59–82
- [22] Zhang L-H (张乐华), Liu X-P (刘向平), Wang K-H (王凯红), *et al.* Factors influencing seed germination and seedling survival of *Rhododendron* subgenus *Hymen-anthes*. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), 2007, **25**(2): 178–184 (in Chinese)
- [23] Duan R-Y (段仁艳), Wang X-A (王孝安), Huang M-Y (黄敏毅), *et al.* Study on intraspecific and interspecific competition in *Abies fargesii* on Taibai Mountain. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), 2007, **25**(6): 581–585 (in Chinese)
- [24] Yu H (喻泓), Yang X-H (杨晓晖), Ci L-J (慈龙骏). Competition intensity of Mongolian pine forests in Hulun Buir sand region of Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2009, **20**(2): 250–255 (in Chinese)
- [25] Wang X-D (王晓东), Liu H-Q (刘惠清). Dynamics change of *Betula ermanii* population related to shrub and grass on treeline of northern slope of Changbai Mountains. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2012, **32**(10): 3077–3086 (in Chinese)
- [26] Liao Q-L (缪启龙), Ding Y-Y (丁园圆), Wang Y (王勇). Impact of climate warming on the northern boundary of sub-tropical zone of China. *Geographical Research* (地理研究), 2009, **28**(3): 634–642 (in Chinese)
- [27] Kellomaki S, Vaisanen H. Modelling the dynamics of the forest ecosystem for climate change studies in the boreal conditions. *Ecological Modelling*, 1997, **97**: 121–140

作者简介 郭其强,男,1980年生,硕士,讲师.主要从事森林生态学研究,发表论文20篇. E-mail: hnguoqiqiang@126.com

责任编辑 李凤琴