

青海玉树川西云杉树线种群结构与空间格局

张凯璐¹, 刘波², 王亚锋¹

1. 南京林业大学 生物与环境学院, 南京 210037

2. 西北大学 城市与环境学院, 西安 710127

摘要: 青海玉树拥有典型的川西云杉树线, 是开展树线种群结构与空间格局研究的理想场所。在青海玉树调查了3个受放牧干扰的川西云杉树线样地(30 m×200 m)。基于样地数据, 分析了种群径级结构和更新状况; 利用O-ring函数, 在0—15 m尺度上, 计算了种群的空间格局。结果表明: 种群径级结构均呈增长型, 但缺少≤10年树苗; 树苗在0—4 m尺度上呈集群分布, 在其余尺度上呈随机分布; 成年树、老树主要呈随机分布。树木间空间关联主要发生在小尺度上: 树苗与成年树在2—6 m为正相关, 树苗与老树在9—14 m为正相关。本研究为理解藏东树线种群的空间分布特征和种内关系奠定了基础, 同时为山地森林管理提供参考依据。

关键词: 空间格局; 放牧干扰; 树线; 林线; 青藏高原

Size structure and spatial patterns of Balfour spruce treeline population in Yushu, Qinghai

ZHAN Kailu¹, LIU Bo², WANG Yafeng¹

1. College of Biology and the Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

2. College of Urban and Environmental Sciences, Northwest University, Xi'an 710127, China

Abstract: Background, aim, and scope Typical Balfour spruce (*Picea likiangensis* var. *balfouriana*) treelines were found in Yushu, Qinghai. It provides a rare opportunity to explore the structure and spatial patterns of treeline population. The existing studies mainly focused on the variations in tree growth and altitudinal position of Balfour spruce treeline, however, little is known about the stand structure and spatial distribution patterns of Balfour spruce treeline population. Herein, this study aims to reveal the size structure and spatial patterns of Balfour spruce treeline population in Yushu, Qinghai. **Materials and methods** Using dendroecological methods, three rectangular plots (30 m×200 m) across grazing-disturbed Balfour spruce treelines were investigated in Yushu. Distributions of size structure of trees were analyzed within each plot. Using the O-ring statistics, we calculated the spatial patterns of different height classes of trees at the scales of 0—15 m. **Results** Population structure within three plots was characterized by reverse J-shaped distribution. Number of seedlings less than 10 years was rare or absent. Seedlings were clustered at the scale of 0—4 m, but were randomly distributed at the

收稿日期: 2019-12-15; 录用日期: 2020-03-26; 网络出版: 2020-04-15

Received Date: 2019-12-15; Accepted Date: 2020-03-26; Online first: 2020-04-15

基金项目: 国家自然科学基金项目(41771222, 41601192); 南京林业大学南方现代林业协同创新中心

Foundation Item: National Natural Science Foundation of China (41771222, 41601192); Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University

通信作者: 王亚锋, E-mail: wangyf@njfu.edu.cn

Corresponding Author: WANG Yafeng, E-mail: wangyf@njfu.edu.cn

引用格式: 张凯璐, 刘波, 王亚锋. 2020. 青海玉树川西云杉树线种群结构与空间格局[J]. 地球环境学报, 11(6): 660–671.

Citation: Zhang K L, Liu B, Wang Y F. 2020. Size structure and spatial patterns of Balfour spruce treeline population in Yushu, Qinghai [J]. *Journal of Earth Environment*, 11(6): 660–671.

scale of 4—15 m. Both adults and old trees were randomly distributed at the scale of 0—15 m. Seedlings and adults were spatially positive correlated at the distance of 2—6 m, but were unrelated at other scales. Positive correlations between seedlings and old trees were detected at the distance of 9—14 m, but were unrelated at other scales. **Discussion** High regeneration potential and insufficient new recruit may indicate the combined effects of climate change and overgrazing disturbance. Clustering of trees was only detected at small scales. Intraspecific competition was found to be important within treeline population. Regional climate and local site conditions (e.g. grazing disturbance) jointly drove tree spatial patterns. **Conclusions** Disturbance regimes played an important role in driving structure and spatial patterns of population at treeline. Lack of new recruit may be a serious threat to the long-term survival of the spruce forest. Tree-tree interactions should be carefully considered in the studies of treeline population. **Recommendations and perspectives** This study laid a foundation for the understanding of spatial distributions and intraspecific interactions of treeline population on the eastern Tibetan Plateau. Ecological protection of spruce forest is urgently needed to achieve the sustainable development of mountainous ecosystems. **Key words:** spatial pattern; grazing disturbance; treeline; timberline; Tibetan Plateau

种群结构可用于评估森林的更新潜力,在一定程度上指示着森林的健康状况,因此,森林种群结构研究一直是森林生态学研究的重要内容之一(余新晓等, 2010a, 2010b)。研究者通常利用径级结构或年龄结构分析森林种群结构(薛建辉, 2006; Liang et al, 2016)。种群结构所呈现的分布型(增长型、稳定型、衰退型)还客观体现森林群落的发展与演替趋势(薛建辉, 2006)。目前,有大量研究关注温带和亚热带地区森林种群结构(达良俊等, 2004; 余新晓等, 2010b),而高寒地区森林种群结构研究开展的较少(张桥英等, 2008)。

种群空间格局是种群的生物学特性、种内和种间关系以及环境因素综合作用的结果(张金屯, 1998; McIntire and Fajardo, 2009)。植被空间格局研究对于揭示种群生态过程(种子散发、植株生长、种群发展与演替等)与环境因子之间的关系具有重要意义(薛建辉, 2006; 余新晓等, 2010b),是当前生态学研究关注的热点之一。然而,已有的种群空间格局研究主要在低海拔地区(<1000 m)开展(He and Duncan, 2000; Comita et al, 2010),对高海拔地区(>4000 m)关注很少(缪宁等, 2009)。

高山树线作为极端环境下的生态交错带,对气候变化具有高度的敏感性,是监测全球变化对森林生态系统影响的理想指标(Körner, 2012; Li et al, 2013)。尽管青藏高原分布着全球海拔最高的高山树线(Liang et al, 2011),但目前针对这一区域树线种群结构与空间格局的研究仍十分匮

乏(沈泽昊等, 2001; 程伟等, 2005)。迄今,仅有少量研究探讨了藏东南地区天然树线种群的结构与空间格局(Wang et al, 2012; Wang et al, 2016)。然而,受干扰树线的种群结构与空间格局却鲜有报道。

人为干扰与气候是塑造青藏高原植被格局的重要驱动因子(李新等, 2019; Wei et al, 2020)。通过改变土壤理化性质或影响树木更新与生长过程,人为干扰因素可能抵消或缓冲气候变暖对青藏高原植被格局的有利影响(王亚锋和梁尔源, 2019)。青海玉树地区分布着典型川西云杉树线(Liang et al, 2008),是开展树线种群结构与空间格局研究的理想地区。值得一提的是,玉树一些区域的树线长期受到人为干扰的影响,为探讨受干扰树线种群的结构与空间格局提供了理想的研究平台。本文选取玉树受干扰的川西云杉树线作为研究对象,主要研究目标包括:

(1)分析川西云杉树线种群的径级结构;(2)揭示树线种群的空间分布型与空间关联性;(3)比较受干扰树线与天然树线的种群空间格局之间的异同。

1 材料与方法

1.1 研究区域和树种

研究区位于青海玉树囊谦县白扎林场(图1)。该区域受到南亚季风和东亚季风的共同影响。囊谦县河谷气象站(32°12'N, 96°29'E, 海拔3644 m)(1956—2018年)记录显示,7月(平均气温13.2℃)和1月(-6.5℃)分别是一年中

最热和最冷的月份，年平均降水量约为 512 mm。生长季期间（5—9 月）的降水量占全年的 89% 左右。基于气象站数据，过去 62 年来玉树囊谦县的夏季增温趋势显著（ $r=0.43$ ， $p<0.01$ ）。

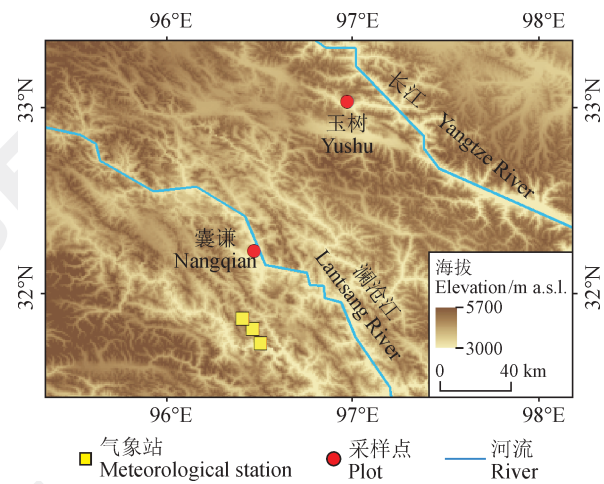


图 1 青海玉树树线样地和邻近气象站的地理位置
Fig.1 Spatial locations of treeline plots and nearby meteorological station in Yushu, Qinghai

川西云杉 (*Picea likiangensis* var. *balfouriana*)

属于寒温性常绿针叶林建群种，耐低温和干旱，广泛分布于青海玉树囊谦县林场内。该树种海拔分布范围为 3300—4300 m。川西云杉是云杉属中分布海拔最高的树种，树线处树高可达 10 m 以上。川西云杉森林林分组成和层次结构都比较简单，多形成纯林。树木年代学研究发现，夏季平均低温是川西云杉径向生长的主要限制因子（Liang et al, 2008）。

1.2 样地调查

在囊谦县白扎林场调查了三个树线大样地（30 m×200 m）（图 1）。其中两个样地位于北坡，另外一个样地位于东北坡（表 1）。三个长方形样地均设置在地形相对平整的树线过渡带上；样地的长边与山体最大坡度平行，且包括了当前树线和林线（王亚锋等，2020）。将树线样地左下角设置为坐标原点（0, 0）。野外调查记录以下参数：样地中每棵树的相对位置（X、Y 坐标）、胸径、高度、冠幅（横向与纵向冠幅直径）。对所有个体挂标签进行标记，以供今后复查。树线样地内并未发现火疤木、风倒木、矮曲树的存在。树线样地位于高山牧场内，林内经常有成群的牦牛出现。

表 1 玉树地区三个树线样地的基本信息

Tab.1 Characteristics of three treeline plots in the Yushu region

样地 Plot	位置 Location	海拔 Elevation/m	坡向 Aspect	坡度 Slope/(°)	平均基径 Mean BD/cm	平均胸径 Mean DBH/cm	平均高度 Mean height/m	平均冠径 Mean CD/m
BZ1	96°27'47"E, 31°48'47"N	4370	正北 North	26	34.7	23.0	9.7	2.9
BZ2	96°27'07"E, 31°49'33"N	4308	东北 Northeast	22	35.6	24.8	6.8	3.9
BZ3	96°27'53"E, 31°48'43"N	4398	正北 North	24	22.8	22.8	7.3	2.2

BD: basal diameter, DBH: diameter at breast height, CD: crown diameter.

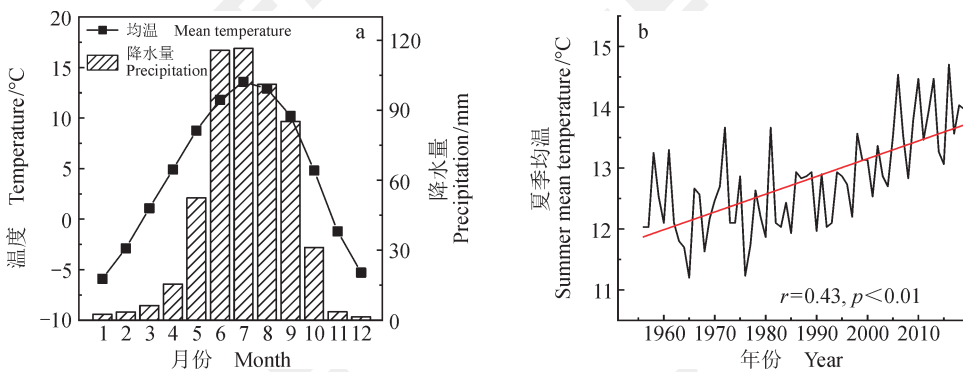


图 2 囊谦县月平均温度和月降水量 (a) 以及近 62 年来夏季均温变化 (b)
Fig.2 Monthly mean temperature and precipitation (a), and variations of summer mean temperature (b) in recent 62 years in Nangqian County

1.3 种群径级结构以及树高一冠幅关系

研究种群径级结构有助于揭示森林种群更新状况,评估森林群落的稳定性与演替趋势(薛建辉,2006),也能对树线种群的空间格局提供机理性的解释(Wang et al, 2012)。为此,本文分析了三个川西云杉树线种群的径级分布状况。在达到过熟林阶段之前,树高与冠幅都随年龄的增大而增大,两者多呈显著的正关联性(卢妮妮等,2015)。根据已有研究,将树木冠幅直径定义为树木横向与纵向冠幅的平均值(Wang et al, 2012)。基于此,本研究分析了玉树川西云杉树线种群树木高度与冠幅直径之间的相关关系,旨在揭示树线种群的空间关系。

1.4 空间点格局分析

由于种群空间格局在很大程度上取决于种群个体的高度变化,因此,基于已有的树线研究(Körner, 2012; Wang et al, 2012; Wang et al, 2016),本文将川西云杉个体按高度分为三类:树苗(树高<2 m)、成年树(2—6 m)、老树(>6 m)。

本研究基于O-ring单变量统计函数 $O_{11}(r)$ 分析玉树川西云杉三类树木(树苗、成年树、老树)的空间分布型;利用O-ring双变量统计函数 $O_{12}(r)$ 计算三类树木之间的空间关联性(Wiegand and Moloney, 2004)。研究尺度 r 的最大值小于或等于树线样地的宽度(即 $r \leq 15$ m)(Wang et al, 2016)。在单变量分析中,使用生境异质性过程作为零模型,以确定每类树木的分布型是随机分布、集群分布还是均匀分布(Wiegand and Moloney, 2004)。在999次蒙特卡罗模拟的基础上,将观测值与模拟值进行比较(显著性水平 $p < 0.05$)。如果 $O_{11}(r)$ 观测值高于上置信区间或低于下置信区间,则对应的分布型分别为集群分布、均匀分布;观测值位于上下置信区间范围内,为随机分布(Wiegand and Moloney, 2004)。基于已有的树线研究(Wang et al, 2012; Wang et al, 2016),在双变量分析中,假定高大的树木抑制了相对矮小的树木生长。在计算过程中,保持高大植株的位置不变,而将相对矮小树木个体的位置随机化。如果 $O_{12}(r)$ 观测值高于置信区间上限或低于置信区间下限,则分别对应于显著的空间正关联和空间负关联,如果 $O_{12}(r)$ 观测值在置信区间上限与下限之间,则表示空间不相关。上述空间格局分析过程参

照Wiegand and Moloney(2004)的方法,在空间点格局分析软件Programita Febrero 2014中完成。

1.5 天然与受干扰树线种群的空间格局比较

种群空间格局研究是树线研究的重要内容(于大炮等,2004;王晓春等,2005)。受到人为干扰影响的树线与天然树线的种群在空间分布格局或空间关系方面可能存在显著差异。为了探讨这种差异,本文将玉树受人为干扰的川西云杉树线与青藏高原其他三个地区(云南横断山区、西藏林芝、西藏昌都)的天然树线在种群径级结构、空间分布格局和空间关联三个方面进行比较。

2 结果

2.1 径级分布

样地BZ1共有树木82棵,树苗、成年树和老树所占比例分别为29%、22%和49%(图3a)。样地BZ2共有树木111棵,树苗、成年树和老树所占比例分别为30%、31%和39%(图3b)。样地BZ3中共有树木101棵,树苗、成年树和老树所占比例分别为44%、25%和31%(图3c)。

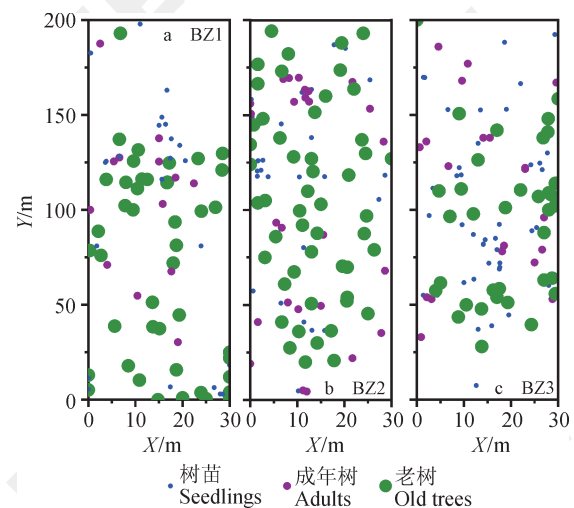


图3 三个树线样地内各类树木的空间位置
Fig.3 Spatial locations of three types of trees within the three treeline plots

三个样地的幼苗更新较少。在BZ1样地内缺失15 a以下的幼苗;BZ2样地内缺失小于5 a的幼苗;在BZ3样地内,小于5 a的幼苗较稀少。因此,在三个样地内,10 a以下的幼苗稀缺(图4a、4b、4c)。在样地BZ1中,径级为0—20 cm的树木所占比例最大(54%);在样地BZ2中,

径级为 0—20 cm 的树木所占比例最大 (59%)；在样地 BZ3 中，径级为 0—20 cm 的树木所占比

例最多 (57%) (图 4)。总体上看，三个样地的径级分布均呈增长型 (图 4d、4e、4f)。

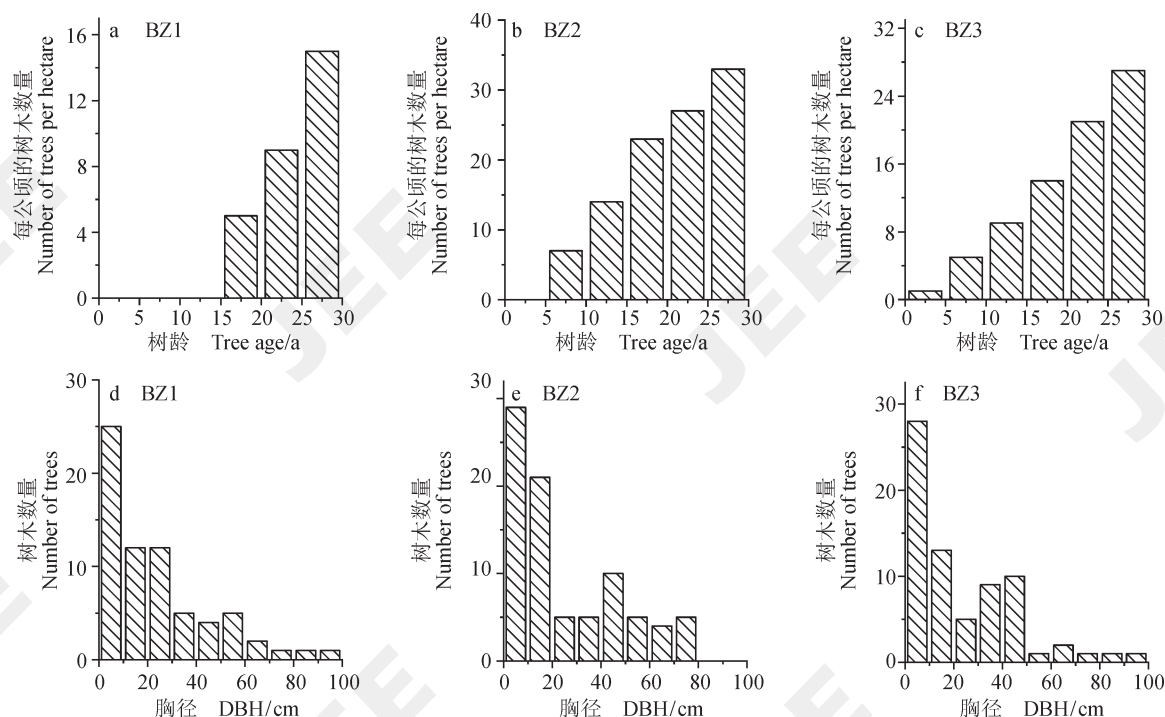


图 4 三个树线样地内每 5 a 树苗更新以及树木径级分布

Fig.4 Recruitment at 5-year resolution and size distribution of trees within three treeline plots

2.2 树高一冠幅关系

在三个树线样地中，川西云杉的树高与冠幅直径之间均呈显著的非线性关系 (BZ1:

$R^2=0.82$, BZ2: $R^2=0.82$, BZ3: $R^2=0.88$, $p<0.001$) (图 5)。总体来看，在三个样地内，树高越高，树木冠幅越大。

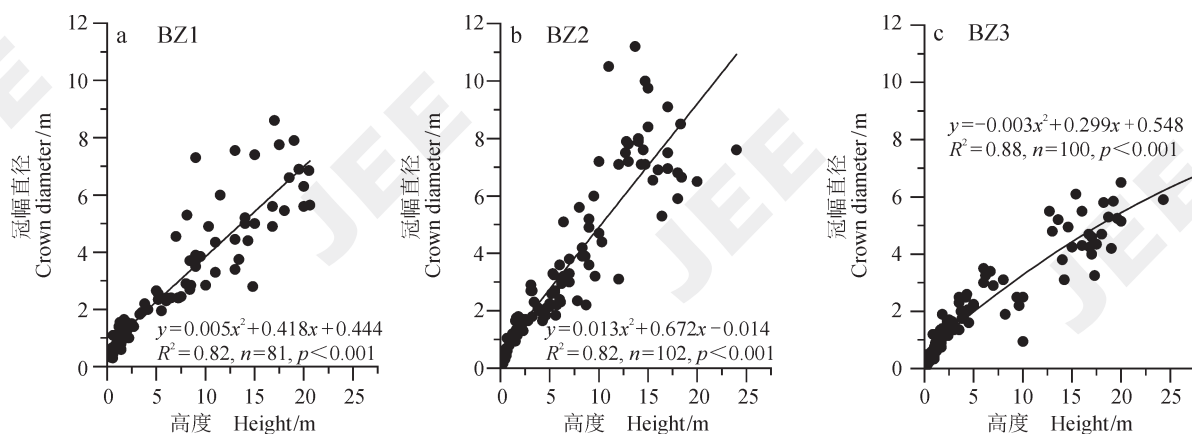


图 5 三个树线样地内树木的高度与冠幅直径之间的关系

Fig.5 Relationships between the height and crown diameter of trees within three treeline plot

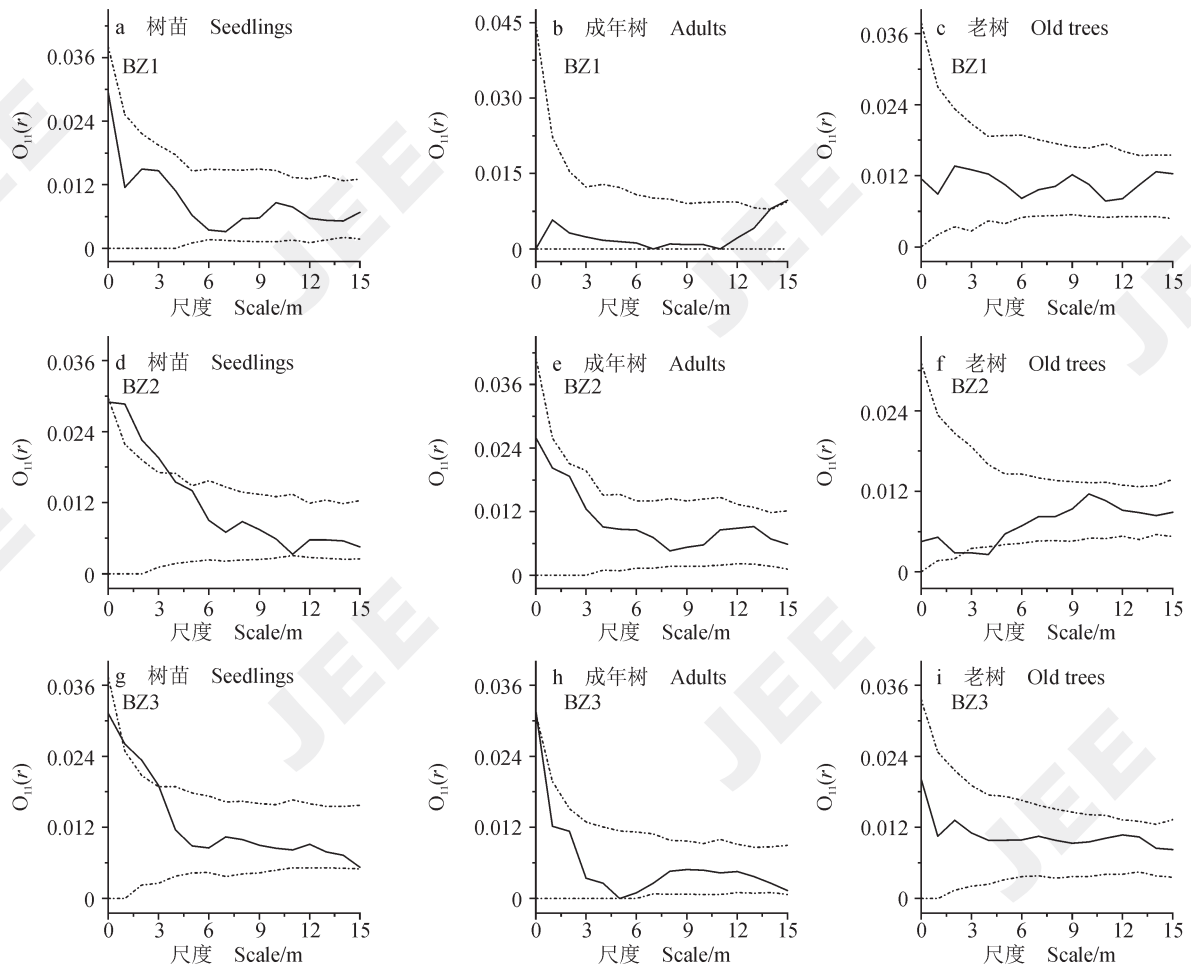
2.3 空间分布型

在样地 BZ1 中，树苗、老树均在 0—15 m 的空间尺度上呈随机分布 (图 6a、6c)；成年树在

0—14 m 呈随机分布，但在 14—15 m 时呈集群分布 (图 6b)。在样地 BZ2 中，树苗在 0—4 m 呈现集群分布 (图 6d)，在 4—15 m 呈随机分布；

成年树在 1—15 m 呈随机分布 (图 6e); 老树在 2—4 m 范围呈均匀分布, 在其余范围内呈随机分布 (图 6f)。在样地 BZ3 中, 树苗在 1—3 m 为

集群分布, 在 4—15 m 呈随机分布 (图 6g); 成年树和老树在 0—15 m 呈随机分布 (图 6h、6i)。



虚线代表模拟的 95% 置信区间, 实线表示观测值。

Dotted lines denote the upper and lower 95% bounds of the simulation envelopes, while solid lines denote the observed values.

图 6 树线样地内三类树木的空间分布型

Fig.6 Spatial distributions of three types of trees within the three treeline plots

2.4 空间关联性

在样地 BZ1 中, 成年树与树苗、老树与树苗、成年树与老树在 0—15 m 的空间尺度上不相关 (图 7a、7b、7c)。在样地 BZ2 中, 树苗和成年树在 2—6 m 呈显著正相关, 在其余的空间尺度上不相关 (图 7d); 在 0—15 m 的空间尺度上, 树苗和老树不相关 (图 7e); 在 0—15 m 的空间尺度上, 成年树和老树不相关 (图 7f)。在样地 BZ3 中, 在 0—15 m 的空间尺度上, 树苗和成年树不相关 (图 7g); 树苗和老树在 9—14 m 的空间尺度上呈显著

正相关, 在其余空间尺度上不相关 (图 7h); 成年树和老树在 0—15 m 不相关 (图 7i)。

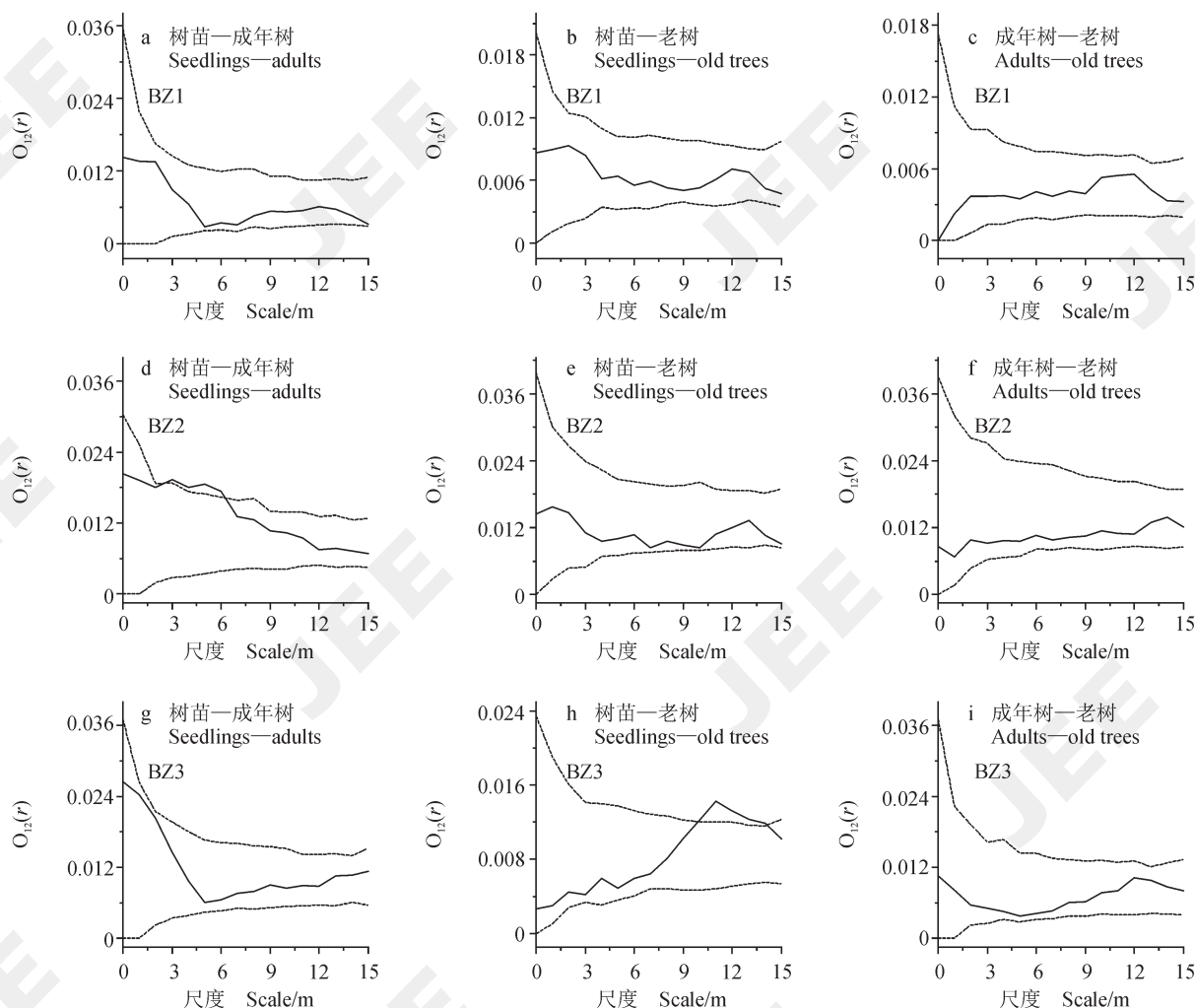
2.5 天然与受干扰树线种群的空间格局比较

在云南横断山区、西藏林芝地区以及西藏昌都地区的天然树线样地内, 树木种群径级分布呈现为增长型 (表 2), 在青海玉树地区, 受放牧干扰的树线种群径级结构呈现为增长型 (表 2)。

在西藏林芝、西藏昌都、横断山区, 天然树线的树苗、成年树均在 0—7 m 或更大的尺度上呈集群分布格局, 而老树在 0—15 m 距离上呈随机或均

匀分布(表2)。就这些地区的树木空间关系而言, 树苗与成年树在0—7 m或更大尺度上呈显著的空间正关联, 树苗与老树、成年树与老树在0—5 m或更大的尺度上呈空间正关联或负关联(表2)。

在青海玉树地区, 受干扰树线的树苗集群分布尺度比较有限(0—4 m), 成年树、老树主要呈随机分布; 树苗与成年树、树苗与老树在小尺度上为空间正关联, 在其余空间尺度上不存在空间关联。



虚线代表模拟的 95% 置信区间, 实线表示观测值。

Dotted lines represent the upper and lower 95% bounds of the simulation envelopes, while solid lines represent the observed values.

图 7 树线样地内三类树木间的空间关联

Fig.7 Spatial relationships among three height classes of trees within three treeline plots

3 讨论

径级结构与幼苗更新是评估森林种群稳定与发展的重要生态指标(薛建辉, 2006)。已有的树线研究表明, 青藏高原多个地区(横断山区, 西藏昌都和林芝地区等)的树线种群径级结构呈增长型, 且幼苗更新旺盛(张桥英等, 2008; Liang et al, 2016; Lyu et al, 2016; Wang et al, 2016)。在本研究中, 三个树线样地的种群径级结构也呈

增长型, 但幼苗更新相对缺乏。缺少幼苗更新往往与干扰因子有密切联系。冻害事件对树苗可能产生致命的伤害, 但对成年树的影响较小。强烈的干扰(例如火灾、过度放牧)也会对幼苗更新、幼树存活造成破坏性影响(孟莹莹等, 2015; 王亚锋和梁尔源, 2019; Wei et al, 2020)。已有研究指出, 在过去百年的显著变暖背景下, 青藏高原冻害日数可能显著减少, 树木生长季大幅度延

长 (Liu et al, 2005; 刘禹等, 2010; 戴君虎等, 2013), 因此, 冻害对玉树树线种群更新过程的不利影响可能有限, 但深入理解生长季冻害与玉树树线种群更新之间的关系还有待进一步的原位监测研究。就干扰因子而言, 玉树川西云杉林内并未发现火疤木、风倒木、矮曲树的存在, 故火灾、强风对玉树树线种群的影响并不存在。但三

个川西云杉树线样地位于高山牧场内, 样地内经常有成群的牦牛活动。牦牛活动对树苗的踩踏、对林下草被层和土壤理化性状的破坏可能抑制了树木更新。由于牦牛不以川西云杉叶片和枝条为食, 放牧活动对成年树、老树的影响较小。鉴于此, 人为活动 (过度放牧等) 可能是玉树川西云杉树线幼苗稀缺的重要原因。

表 2 青藏高原四个地区天然与受干扰树线种群的空间格局
Tab.2 Spatial patterns of natural and disturbed treeline population in four forest regions across the Tibetan Plateau

研究区 Study region	树种 Species	干扰状况 Disturbance	径级分布 SSD	树苗分布型 DS	成年树分布型 DA	老树分布型 DOT	树苗与成年树关联性 LSA	成年树与老树关联性 LAO	树苗与老树关联性 LSO	数据来源 Data
横断山区 Hengduan Mt.	S1	无 No	增长型 Expansive type	1—15 CD	1—15 CD	1—15 RD	1—15 +	1—15+	1—15+	A
西藏林芝 Linshi, Tibet	S2	无 No	增长型 Expansive type	1—7 CD	1—7 CD	2.5—15 RD	1—7 +	1—5—	1—5—	B
西藏昌都 Changdu, Tibet	S3	无 No	增长型 Expansive type	1—15 CD	2—15 CD	2—15 RD	1—15 +	1—15+	1—15+	C
青海玉树 Yushu, Qinghai	S3	有 Yes	增长型 Expansive type	1—15 RD	1—14 RD	1—15 RD	1—15×	1—15×	1—15×	BZ1
青海玉树 Yushu, Qinghai	S3	有 Yes	增长型 Expansive type	1—4 CD	1—15 RD	2—4 RGD; 4—15 RD	2—6 +, QS ×	1—15×	1—15×	BZ2
青海玉树 Yushu, Qinghai	S3	有 Yes	增长型 Expansive type	1—4 CD	1—15 RD	1—15 RD	1—15×	9—14+, QS ×	1—15×	BZ3

树线建群树种: S1 (长苞冷杉), S2 (急尖长苞冷杉), S3 (川西云杉)。集群分布 (CD), 随机分布 (RD), 均匀分布 (RGD)。空间正关联 (+), 空间负关联 (-), 空间无关联 (×), 其余尺度 (QS); 空间分析结果的单位: m。引用文献包括: A (张桥英等, 2008), B (Wang et al, 2012), C (Lyu et al, 2016)。

Tree species forming the treeline: S1 (*Abies georgei* Orr), S2 (*Abies georgei* Orr var. *smithii*), S3 (*Picea likiangensis* (Franch) Pritz var. *balfouriana*). Clumped distribution (CD), random distribution (RD), regular distribution (RGD). Spatial positive associations (+), negative positive associations (-), spatial uncorrelated (×), other scales (QS); unit for spatial analysis: m. References cited include: A (Zhang Q Y et al, 2008), B (Wang et al, 2012), C (Lyu et al, 2016).

SSD (size structure distribution), DS (distribution of seedlings), DA (distribution of adults), DOT (distribution of old trees), LSA (linkages between seedlings and adults), LAO (linkages between adults and old trees), LSO (linkages between seedlings and old trees).

人为干扰因子对树线种群更新有潜在的影响。在青藏高原多个林区 (横断山区、西藏昌都和林芝地区等), 大多研究者选取天然树线作为研究对象 (张桥英等, 2008; Liang et al, 2011; Liang et al, 2016; Lyu et al, 2016)。在缺乏干扰或干扰很小的情况下, 气候变暖有利于树木更新和生长, 促使幼苗和幼树显著增加, 因此导致了增长型森林种群的出现 (Liang et al, 2011)。在玉树地区, 过度放牧等人为干扰因子可能缓冲了气候变暖对树木更新过程的有利影响, 在一定程度上解释了该地区更新潜力很高但 10 a 以下幼苗稀缺的现象。

玉树川西云杉个体之间的空间关系反映了种内竞争作用与样点因子的共同影响 (张炜平等,

2013)。当一种植物的存在促进了邻近植物的存活、繁殖或生长时, 植物之间的正相互作用就会发生; 反之, 则植株间的空间关系以竞争作用为主 (Callaway, 2007)。在青海玉树地区, 川西云杉树线样地内树木之间 (老树 vs. 成年树, 老树 vs. 树苗) 在小尺度上呈现空间正关联性。川西云杉幼树与成年树、老树在小尺度上具有正关联性, 这可能与成年树为幼树的生长提供良好的微环境相关, 微环境会形成一种相互有利的空间关系, 即植物个体间的“庇护与被庇护效应” (Flores and Jurado, 2003)。在资源因子 (如光照、水分、营养等) 限制环境内, 由于川西云杉树干高大、冠层幅度较大、根系粗壮 (孙学冉, 1988), 树木个体之间可以利用光、水分、营养等资源发生

正相互作用 (Callaway and Walker, 1997)。林木个体间也可能通过改善生境与富集资源而表现为正相互作用 (张炜平等, 2013)。在较大空间尺度上, 树苗与成年树或老树不存在空间关联, 这可能表明了一些样点因素的影响 (例如种子散发、放牧干扰等)。野外调查发现, 川西云杉种子主要靠风传播, 因此, 较大的风速能够将种子运输到远离母本植物的生境上, 导致云杉个体之间在较大的空间尺度上表现为无关联性。放牧对树木更新的抑制作用可能也是树苗与成年树在小尺度上缺乏相关性的原因之一。

玉树川西云杉个体的空间分布型既受到多个生态过程 (种子散发、种内竞争等) 的驱动, 也受到微样点因子的影响 (Smith et al, 2003; Maher and Germino, 2006; Kambo and Danby, 2018)。在树苗的生长过程中, 由于幼小的个体所需要的资源和空间较少, 种内竞争相对较小, 而且种子散布数量通常随传播距离增加而减少, 因此树苗在小尺度上往往表现为集群分布 (张健等, 2007)。另外, 土壤养分、林下层植被等异质性分布也是树木集群分布的重要成因之一 (Bader et al, 2007; Pärtel and Helm, 2007)。在川西云杉树线附近, 树苗集群分布的强度和尺度都比较有限, 这可能说明其他生态因子限制了集群分布格局的发生。在青海玉树地区, 干扰因子 (牦牛的过度放牧) 能够抑制树木更新, 进而制约了树苗聚集分布的尺度和强度。川西云杉成年树与老树主要呈现随机分布格局, 这可能与林内竞争自疏作用有关。研究发现, 树苗在成长为成年树的过程中, 针对光线或土壤资源的种内竞争作用将愈加突出, 相应地, 成年树与老树的随机分布格局也随之出现 (余新晓等, 2010b)。

树线种群的空间关系受到诸多样点因子影响。在青藏高原天然林区内, 有些地区 (例如横断山区、西藏昌都地区) 的树线种群以种内正交互作用为主, 其他地区 (例如西藏林芝地区) 的林线样点则同时存在着种内竞争与正交互作用 (张桥英等, 2008; Wang et al, 2012; Lyu et al, 2016), 这表明局地因子 (例如微地形、土壤生境、林窗干扰等) 在驱动树木空间关系方面发挥了重要作用 (谭辉等, 2007; 缪宁等, 2009; Greenwood et al, 2014)。作为重要的局地样点因素之一, 放牧干扰对玉树树线种群空间关系的影响也被本

研究所证实。瑞典斯堪的纳维亚山、西班牙比利牛斯山、美国落基山、澳大利亚雪山的树线研究也得出了类似的结论, 即样点因子能够对高山树线种群的空间格局产生显著影响 (Camarero and Gutiérrez, 2004; Holtmeier, 2009; Batllori et al, 2010; Elliott, 2011; Green and Venn, 2012)。

4 结论

根据胁迫梯度假说 (stress gradient hypothesis), 在高纬度或高海拔地区, 植被之间的空间关系一般以正相互作用为主 (Maestre et al, 2009), 玉树地区的研究结果支持这一观点。基于已有的研究报道 (张桥英等, 2008; Wang et al, 2012; Lyu et al, 2016; Wang et al, 2016), 青藏高原多个地区树线种群的互利与竞争作用可能同时存在。鉴于此, 在以后的树线研究中, 需要谨慎考虑不同类型的种内交互作用对树线生态过程的影响。

增长型种群结构指示了强烈的森林更新潜力。然而, 由于过度放牧的影响, 玉树川西云杉树线幼苗更新较少。考虑到树线附近树苗定居是一个缓慢的过程 (Camarero and Gutiérrez, 2004; Liang et al, 2011), 幼苗稀缺可能对川西云杉森林的长期发展以及森林生态服务功能的发挥构成严重威胁。鉴于此, 藏东等生态脆弱区亟待关注生态环境问题, 急需对受到严重干扰的森林群落实施生态保护, 以实现山地森林的可持续发展。

参考文献

- 程伟, 吴宁, 罗鹏. 2005. 岷江上游林线附近岷江冷杉种群的生存分析 [J]. *植物生态学报*, 29(3): 349–353.
- [Cheng W, Wu N, Luo P. 2005. Survival analysis of *Abies faxoniana* populations near timberline on the upper Minjiang River [J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 29(3): 349–353.]
- 达良俊, 杨永川, 宋永昌. 2004. 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林主要组成种的种群结构及更新类型 [J]. *植物生态学报*, 28(3): 376–384. [Da L J, Yang Y C, Song Y C. 2004. Population structure and regeneration types of dominant species in an evergreen broadleaved forest in Tiantong national forest park, Zhejiang Province, Eastern China [J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 28(3): 376–384.]
- 戴君虎, 王焕炯, 葛全胜. 2013. 近 50 年中国温带季风区植物花期春季霜冻风险变化 [J]. *地理学报*, 68(5):

- 593–601. [Dai J H, Wang H J, Ge Q S. 2013. Changes of spring frost risks during the flowering period of woody plants in temperate monsoon area of China over the past 50 years [J]. *Acta Geographica Sinica*, 68(5): 593–601.]
- 卢妮妮, 王新杰, 张 鹏, 等. 2015. 不同林龄杉木胸径树高与冠幅的通径分析 [J]. *东北林业大学学报*, 43(4): 12–16. [Lu N N, Wang X J, Zhang P, et al. 2015. Path analysis between diameter at breast height, height and crown width of *Cunninghamia lanceolata* in different age [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 43(4): 12–16.]
- 李 新, 勾晓华, 王宁练, 等. 2019. 祁连山绿色发展: 从生态治理到生态恢复 [J]. *科学通报*, 64(27): 2928–2937. [Li X, Gou X H, Wang N L, et al. 2019. Tightening ecological management facilitates green development in the Qilian Mountains [J]. *Chinese Science Bulletin*, 64(27): 2928–2937.]
- 刘 禹, 蔡秋芳, 邵雪梅. 2010. 过去 2000 年高分辨率气候变化记录: 过去 2000 年来温度、降水变化的树轮记录 [M]// 丁仲礼. 中国西部环境演化集成研究. 北京: 气象出版社: 219–231. [Liu Y, Cai Q F, Shao X M. 2010. Record of high-resolution climate change in the past 2000: tree ring records of temperature and precipitation changes over the past 2000 years [M]// Ding Z L. Integration of Environmental Evolution in Western China. Beijing: China Meteorological Press: 219–231.]
- 缪 宁, 刘世荣, 史作民, 等. 2009. 川西亚高山红桦-岷江冷杉林优势种群的空间格局分析 [J]. *应用生态学报*, 20(6): 1263–1270. [Miao N, Liu S R, Shi Z M, et al. 2009. Spatial patterns of dominant tree species in sub-alpine *Betula-Abies* forest in West Sichuan of China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20(6): 1263–1270.]
- 孟莹莹, 周 莉, 周旺明, 等. 2015. 长白山风倒区植被恢复 26 年后物种多样性变化特征 [J]. *生态学报*, 35(1): 142–149. [Meng Y Y, Zhou L, Zhou W M, et al. 2015. Characteristics of plant species diversity in a windthrow area on Changbai Mountain after 26 years of natural recovery [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 35(1): 142–149.]
- 孙学冉. 1988. 青海森林资源 [M]. 西宁: 青海人民出版社. [Sun X R. 1988. Forest resources in Qinghai Province [M]. Xining: Qinghai People's Publishing House.]
- 沈泽昊, 方精云, 刘增力, 等. 2001. 贡嘎山海螺沟林线附近峨眉冷杉种群的结构与动态 [J]. *植物学报*, 43(12): 1288–1293. [Shen Z H, Fang J Y, Liu Z L, et al. 2001. Structure and dynamics of *Abies fabri* population near the alpine timberline in Hailuo Clough of Gongga Mountain [J]. *Acta Botanica Sinica*, 43(12): 1288–1293.]
- 谭 辉, 朱教君, 康宏樟, 等. 2007. 林窗干扰研究 [J]. *生态学杂志*, 26(4): 587–594. [Tan H, Zhu J J, Kang H Z, et al. 2007. A research review on forest gap disturbance [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 26(4): 587–594.]
- 薛建辉. 2006. 森林生态学 [M]. 北京: 中国林业出版社. [Xue J H. 2006. Forest ecology [M]. Beijing: Chinese Forestry Press.]
- 王晓春, 周晓峰, 孙志虎. 2005. 高山林线与气候变化关系研究进展 [J]. *生态学杂志*, 24(3): 301–305. [Wang X C, Zhou X F, Sun Z H. 2005. Research advances in the relationship between alpine timberline and climate change [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 24(3): 301–305.]
- 王亚锋, 梁梁源. 2019. 干扰对树线生态过程的影响研究进展 [J]. *科学通报*, 64(16): 1711–1721. [Wang Y F, Liang E Y. 2019. Research advances in disturbance and ecological processes of the treeline ecotone [J]. *Chinese Science Bulletin*, 64(16): 1711–1721.]
- 王亚锋, 芦晓明, 朱海峰, 等. 2020. 高山树线的调查与研究方法 [J]. *地球科学进展*, 35(1): 38–51. [Wang Y F, Lu X M, Zhu H F, et al. 2020. Field survey and research approaches at apine treelines [J]. *Advances in Earth Science*, 35(1): 38–51.]
- 于大炮, 唐立娜, 王绍先, 等. 2004. 长白山北坡植被垂直带群落交错区的定量判定 [J]. *应用生态学报*, 15(10): 1760–1764. [Yu D P, Tang L N, Wang S X, et al. 2004. Quantitative methodologies for ecotone determination on north slope of Changbai Mountains [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15(10): 1760–1764.]
- 余新晓, 甘 敬, 李金海, 等. 2010a. 森林健康评价、监测与预警 [M]. 北京: 科学出版社. [Yu X X, Gan J, Li J H, et al. 2010a. Forest health evaluation, monitoring and pre-warming [M]. Beijing: Science Press.]
- 余新晓, 岳永杰, 王小平, 等. 2010b. 森林生态系统结构及空间格局 [M]. 北京: 科学出版社. [Yu X X, Yue Y J, Wang X P, et al. 2010b. Forest ecosystem structure and spatial pattern [M]. Beijing: Science Press.]
- 张金屯. 1998. 植物种群空间分布的点格局分析 [J]. *植物生态学报*, 22(4): 344–349. [Zhang J T. 1998. Analysis of spatial point pattern for plant species [J]. *Acta*

Phytoecologica Sinica, 22(4): 344–349.]

张 健, 郝占庆, 宋 波, 等. 2007. 长白山阔叶红松林中红松与紫椴的空间分布格局及其关联性 [J]. *应用生态学报*, 18(8): 1681–1687. [Zhang J, Hao Z Q, Song B, et al. 2007. Spatial distribution patterns and associations of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis* in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18(8): 1681–1687.]

张桥英, 罗 鹏, 张运春, 等. 2008. 白马雪山阴坡林线长苞冷杉 (*Abies georgei*) 种群结构特征 [J]. *生态学报*, 28(1): 129–135. [Zhang Q Y, Luo P, Zhang Y C, et al. 2008. Ecological characteristics of *Abies georgei* population at timberline on the north-facing slope of Baima Snow Mountain, Southwest China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 28(1): 129–135.]

张炜平, 潘 莎, 贾 昕, 等. 2013. 植物间正相互作用对种群动态和群落结构的影响: 基于个体模型的研究进展 [J]. *植物生态学报*, 37(6): 571–582. [Zhang W P, Pan S, Jia X, et al. 2013. Effects of positive plant interactions on population dynamics and community structures: a review based on individual-based simulation models [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37(6): 571–582.]

Bader M Y, van Geloof I, Rietkerk M. 2007. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador [J]. *Plant Ecology*, 191(1): 33–45.

Batlloiri E, Camarero J J, Gutiérrez E. 2010. Current regeneration patterns at the tree line in the Pyrenees indicate similar recruitment processes irrespective of the past disturbance regime [J]. *Journal of Biogeography*, 37(10): 1938–1950.

Callaway R M, Walker L R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities [J]. *Ecology*, 78(7): 1958–1965.

Callaway R M. 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities [M]. Dordrecht: Springer.

Camarero J J, Gutiérrez E. 2004. Pace and pattern of recent treeline dynamics: response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees [J]. *Climatic Change*, 63(1/2): 181–200.

Comita L S, Muller-Landau H C, Aguilar S, et al. 2010.

Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community [J]. *Science*, 329(5989): 330–332.

Elliott G P. 2011. Influences of 20th-century warming at the upper tree line contingent on local-scale interactions: evidence from a latitudinal gradient in the Rocky Mountains, USA [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1): 46–57.

Flores J, Jurado E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? [J]. *Journal of Vegetation Science*, 14(6): 911–916.

Greenwood S, Chen J C, Chen C T, et al. 2014. Strong topographic sheltering effects lead to spatially complex treeline advance and increased forest density in a subtropical mountain region [J]. *Global Change Biology*, 20(12): 3756–3766.

Green K, Venn S. 2012. Tree-limit ribbons in the Snowy Mountains, Australia: characterization and recent seedling establishment [J]. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 44(2): 180–187.

He F L, Duncan R P. 2000. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest [J]. *Journal of Ecology*, 88(4): 676–688.

Holtmeier F K. 2009. Mountain timberlines: ecology, patchiness, and dynamics [M]. Berlin: Springer.

Körner C. 2012. Alpine treelines: functional ecology of the global high elevation tree limits [M]. Basel: Springer.

Kambo D, Danby R K. 2018. Factors influencing the establishment and growth of tree seedlings at Subarctic alpine treelines [J]. *Ecosphere*, 9(4). DOI: 10.1002/ecs2.2176.

Li X X, Liang E Y, Gričar J, et al. 2013. Age dependence of xylogenesis and its climatic sensitivity in Smith fir on the south-eastern Tibetan Plateau [J]. *Tree Physiology*, 33(1): 48–56.

Liang E Y, Shao X M, Qin N S. 2008. Tree-ring based summer temperature reconstruction for the source region of the Yangtze River on the Tibetan Plateau [J]. *Global and Planetary Change*, 61(3/4): 313–320.

Liang E Y, Wang Y F, Eckstein D, et al. 2011. Little change in the fir tree-line position on the southeastern Tibetan Plateau after 200 years of warming [J]. *New Phytologist*, 190(3): 760–769.

- Liang E Y, Wang Y F, Piao S L, et al. 2016. Species interactions slow warming-induced upward shifts of treelines on the Tibetan Plateau [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(16): 4380–4385.
- Lyu L X, Zhang Q B, Deng X, et al. 2016. Fine-scale distribution of treeline trees and the nurse plant facilitation on the eastern Tibetan Plateau [J]. *Ecological Indicators*, 66: 251–258.
- Liu X H, Qin D H, Shao X M, et al. 2005. Temperature variations recovered from tree-rings in the middle Qilian Mountain over the last millennium [J]. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 48(4): 521–529.
- Maher E L, Germino M J. 2006. Microsite differentiation among conifer species during seedling establishment at alpine treeline [J]. *Ecoscience*, 13(3): 334–341.
- McIntire E J B, Fajardo A. 2009. Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns [J]. *Ecology*, 90(1): 46–56.
- Maestre F T, Callaway R M, Valladares F, et al. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities [J]. *Journal of Ecology*, 97(2): 199–205.
- Pärtel M, Helm A. 2007. Invasion of woody species into temperate grasslands: Relationship with abiotic and biotic soil resource heterogeneity [J]. *Journal of Vegetation Science*, 18(1): 63–70.
- Smith W K, Germino M J, Hancock T E, et al. 2003. Another perspective on altitudinal limits of alpine timberlines [J]. *Tree Physiology*, 23(16): 1101–1112.
- Wei D, Zhao H, Zhang J X, et al. 2020. Human activities alter response of alpine grasslands on Tibetan Plateau to climate change [J]. *Journal of Environmental Management*, 262: 110335. DOI: 10.1016/j.jenvman.2020.110335.
- Wang Y F, Camarero J J, Luo T X, et al. 2012. Spatial patterns of Smith fir alpine treelines on the south-eastern Tibetan Plateau support that contingent local conditions drive recent treeline patterns [J]. *Plant Ecology & Diversity*, 5(3): 311–321.
- Wang Y F, Pederson N, Ellison A M, et al. 2016. Increased stem density and competition may diminish the positive effects of warming at alpine treeline [J]. *Ecology*, 97(7): 1668–1679.
- Wiegand T, Moloney K A. 2004. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology [J]. *Oikos*, 104(2): 209–229.