

文章编号: 1008-2786-(2011)3-362-07

藏东南色季拉山急尖长苞冷杉林线地带地上 生物量随海拔的变化特征

刘新圣^{1,2}, 张林¹, 孔高强^{1,2}, 罗天祥¹

(1. 青藏高原环境变化与地表过程重点实验室, 中国科学院青藏高原研究所, 北京 100085;

2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘 要: 从亚高山森林到高山林线, 逐渐严酷的生长环境影响了生物量的积累和分配。本研究采用相对生长法和样方收获法估算了藏东南色季拉山急尖长苞冷杉林在不同海拔(4 190 m, 4 270 m 和 4 326 m)的地上生物量, 分析了群落中不同层次地上生物量、各器官生物量及其分配比例随海拔的变化格局。结果表明: 1. 急尖长苞冷杉群落地上生物量在 181 ~ 284 t/hm² 之间, 其中, 乔木层在 117 ~ 248 t/hm², 灌木层为 35 ~ 62 t/hm², 草本层为 0.9 ~ 1.5 t/hm²; 2. 群落地上生物量随海拔升高急剧降低, 降低的平均幅度为 73.1 t/(hm² · 100 m); 3. 随海拔升高, 群落地上生物量分配到非光合器官(树干和枝条)的比例显著降低, 分配到叶的比例呈增加趋势。随海拔的增加, 急尖长苞冷杉群落通过增加叶生物量所占比例(高叶寿命)以延长养分在植物体内的存留时间, 提高生态系统的养分利用效率, 从而适应高海拔地区的低温胁迫环境。

关键词: 急尖长苞冷杉; 海拔; 地上生物量; 生物量分配; 高山林线

中图分类号: Q948.1

文献标识码: A

高山林线是森林(树高 > 3 m)和高山冻原带之间包括树岛和矮曲林的过渡带, 其极端的低温环境条件接近树木生存的界限。高山林线是最为明显的植被过渡带, 其形成的最初原因主要是受到了低温胁迫^[1-3], 然而低温胁迫导致高山林线形成的生理生态学机制目前仍存在较大的争议, 尤其是围绕“碳饥饿”与“碳饱和”假说的争论是当前相关研究的热点^[2, 4]。在过去的 100 a 里, 全球平均地表温度上升了 0.74 ± 0.18 °C, 并且未来将会持续地升高^[5]。近年来, 来自全球不同地区的报道显示, 一些地区高山或北方林线在最近几十年里呈现上升的趋势^[6-11], 表明高山林线对气候变化非常敏感, 可以捕捉气候变化的早期信号^[12-13], 相关变化过程及其测定指标可用来解释全球变化的影响和响应(如自然植被带位移及其对区域气候系统的反馈), 是

当今全球变化研究的重要内容之一。

林线地区的树木由于生长在极端环境条件下, 无论是个体的发育、生长, 还是整个群落的结构特征都与低海拔的亚高山森林存在较大差异, 必然导致生物量蓄积的差异。国内已发表的关于林线地区植被的论文也多集中于种群结构^[14-16]、生物多样性^[17]、林线分布与气候指标的关系^[18]、以及林线物种非结构性碳水化合物含量随海拔的变化^[19-20]等, 关于林线地区生物量数据的报道很少^[21]。因此, 开展林线地区群落生物量的调查工作, 尤其是与较低海拔的亚高山森林的对比研究, 将为进一步解释高山林线的形成机理提供有效的基础数据。

青藏高原是一个独特的地理单元, 其东南部分布有全球海拔最高的高山林线, 具有较为丰富的以冷杉、云杉和柏木等为主的林线树种^[22]。由于山地

收稿日期(Received date): 2010-10-03; 改回日期(Accepted): 2010-03-04。

基金项目(Foundation item): 国家自然科学基金项目(40671069, 40701008); 国家“973”计划课题“全球变化影响下自然生态系统的脆弱性及评价指标”(2010CB951301)。[National Natural Science Foundation of China (40671069, 40701008), National Key Projects for Basic Research of China (2010CB951301).]

作者简介(Biography): 刘新圣(1982-), 男, 安徽怀宁人, 博士研究生, 主要从事高山林线生态学研究。[Liu Xinsheng(1982-), Ph. D. candidate, engaged in alpine treeline ecology.] E-mail: liuxinsheng@itpcas.ac.cn

的阻隔和交通不便,藏东南林线受人为干扰较少,为开展高山林线的相关研究提供了良好的野外研究平台。本研究沿海拔梯度选择了具有相似林龄(150~200 a)^[23]的急尖长苞冷杉林线和两个较低海拔的亚高山森林设置调查样地,采用相对生长法进行生物量的估算,试图探讨群落和各层次地上生物量及其在各器官中的分配沿海拔梯度的变化特征。

1 研究区域和研究方法

1.1 研究区域概况

研究区域位于西藏东南部林芝地区八一公路段113道班附近的色季拉山口林线地带(N29°36',E94°36'),海拔超过4 100 m,在公路的南侧(阴坡)分布着以(*Abies georgei* var. *smithii*)为主的原始林,而北侧(阳坡)则是以方枝柏(*Sabina saltuaria*)为主的原始林,形成两树种林分相对分布的森林景观。在阴坡的急尖长苞冷杉林下,灌木主要为常绿的薄毛海绵杜鹃(*Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum*)、黄毛海绵杜鹃(*Rhododendron aganniphum* var. *flavorufum*),以及少量的落叶灌木山生柳(*Salix oritrepha*)、西南华楸(*Sorbus rehderiana*)和冰川茶藨子(*Ribes glaciale*),林下的草本层以多年生草本岩白菜(*Bergenia purpurascens*)和粉枝莓(*Rubus biflorus*)为主。根据中国科学院藏东南高山环境综合观测研究站林线观测场的气象观测资料,阴坡林外(4 390 m)年平均气温为0.7℃,7月平均温度为8.4℃,1月平均温度为-6.9℃,年平均降水量为926.6 mm,降水集中在6—9月(约占年总降水量的85%)。土壤为酸性棕壤(pH 5.5),生长季土壤体积含水量为20%~40%。

1.2 研究方法

1.2.1 样地调查

2007—08,我们沿海拔梯度在4 190 m、4 270 m(亚高山急尖长苞冷杉林)和4 326 m(林线)分别设置3个20 m×20 m样地,测量乔木层立木(胸径≥3 cm)的胸径和树高。对于灌木层,在每个20 m×

20 m样方里沿对角线设置3个4 m×4 m样方,测量灌木的基径和高度;再在每个灌木样方中设置0.5×0.5 m²的小样方,利用收获法测定草本层地上生物量。

1.2.2 乔木及灌木层地上生物量的推算

根据罗天祥等^[24]前期在青藏高原植被样带调查中建立的冷杉相对生长方程以及我们实测的样地每木检尺资料,推算了乔木层地上各器官的生物量。经典的生物量相对生长方程主要包括基于胸径(*D*)或胸径平方乘树高(*D*²*H*)的幂指数模型,我们分别采用这两组方程对实测的样地每木检尺资料进行生物量推算,发现前者估算结果明显高于后者30%~92%,林线地区甚至达到85%。在林线地区,树木高生长急剧降低^[25-26],使得其树木高度明显低于亚高山森林(图1),因此选取以*D*²*H*为自变量的方程来估算乔木层生物量更能体现地上各器官生物量随海拔变化的真实情况。林下灌木以薄毛海绵杜鹃和黄毛海绵杜鹃为主,其植株多呈小乔木状,主干较为明显,因此我们按径级(1 cm)选取19株灌木伐倒,分别干、枝、叶称重并取样测定含水率以推算单株生物量,然后建立各器官生物量与基径、树高之间的相对生长方程(表1),据此推算灌木层地上各器官生物量。

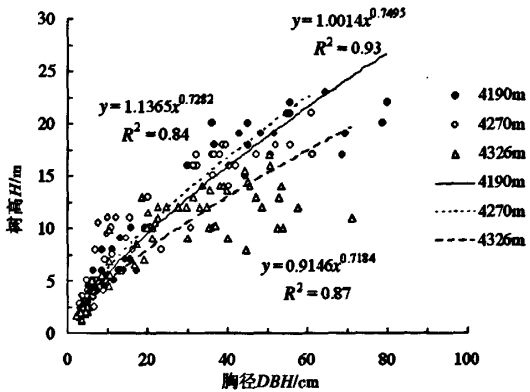


图1 不同海拔急尖长苞冷杉胸径和树高的关系
Fig. 1 Relationship between diameter at breast height (DBH) and tree height (H) of *Abies georgei* var. *smithii* across different altitudes

表1 杜鹃地上各器官的相对生长方程

Table1 Allometric regressions used for estimating aboveground biomass of <i>Rhododendron</i> spp. shrubs			
物种	树干	枝条	叶
Species	Stem	Branch	Leaf
杜鹃	$W_s = 0.0172D^2H + 1.0263$	$W_b = 0.0024D^2H + 0.1144$	$W_l = 0.0017D^2H + 0.0105$
	$R^2 = 0.9642^*, n = 19$	$R^2 = 0.737^*, n = 19$	$R^2 = 0.8871^*, n = 19$

注:各变量的单位, *W_i*, 千重(kg); *D*, 基径(cm); *H*, 树高(m); *n*, 样株数; *R*², 相关系数; * 显著水平(*p* < 0.001)。

1.3 数据分析方法

本文采用 SPSS 15.0 统计软件进行统计分析。利用单因素方差分析(One-way ANOVA)并结合邓肯(Duncan)检验法比较不同海拔数据组的差异性($P<0.05$)。

2 结果与分析

2.1 群落结构主要特征随海拔的变化

随海拔升高,林分郁闭度、林木密度和胸高断面面积均呈降低趋势,但在统计上尚未达到显著(表2)。其中,林线(4 326 m)处的林木密度和胸高断面面积较4 190 m的亚高山森林分别减少了180株/hm²和15.8 m²/hm²。平均树高随海拔升高表现为先增加后减少(见表2),由于最低海拔(4 190 m)的冷杉森林受到一定的人为干扰,这可能是导致其平均树高低于4 270 m冷杉森林的主要原因。最小胸径和平均胸径不存在明显的海拔趋势,但与最低海拔相比,两个高海拔森林中冷杉最大胸径均出现明显的降低,即4 270 m的亚高山森林和林线(4 326 m)的冷杉最大胸径分别较4 190 m的亚高山森林显著地减少了20.8和18.5 cm($P<0.05$,见表2)。

2.2 地上生物量随海拔的变化

对急尖长苞冷杉群落不同层次地上生物量的分配进行了比较(表3),表明乔木层地上生物量为117.0~247.9 t/hm²,占整个群落地上生物量的

64.8%~87.2%;灌木层为35.4~62.0 t/hm²,占12.5%~34.3%;草本层地上生物量为0.9~1.5 t/hm²,仅占0.3%~0.8%。

群落地上生物量随海拔升高而急剧降低,降低的平均幅度为73.1 t/(hm²·100 m)。其中,林线(4 326 m)地上生物量比4 190 m显著地减少了103.7 t/hm²($P<0.05$,见表3)。对急尖长苞冷杉群落同一层次地上生物量沿海拔的变化进行比较,表明乔木层地上生物量随海拔的升高而降低,其中林线(4 326 m)乔木层地上生物量比4 190 m显著地减少了52.8% ($P<0.05$,见表3)。由于乔木层占整个群落地上生物量的比例最高,乔木层地上生物量的降低是导致群落地上生物量随海拔升高而急剧降低的主要原因。此外,在林线地区树木呈现非均一化分布,森林结构存在较大的异质性,导致林线乔木层地上生物量在3个样地中存在较大差异。相反,随海拔升高,灌木层和草本层地上生物量均呈逐渐升高的趋势,但未达到显著水平(见表3)。其中,林线灌木层地上生物量较4 190 m增加了26.6 t/hm²,明显高于相应草本层的增加量(0.6 t/hm²)。

2.3 地上各器官生物量及分配比例沿海拔的变化

整个群落、乔木层与灌木层地上各器官生物量随海拔的变化存在不同的趋势。随海拔的升高,群落和乔木层非光合器官(树干和枝条)生物量均出现明显下降,光合器官(叶)生物量则先增加而后减少。其中,林线(4 326 m)群落非光合器官和叶的生

表2 林分结构特征沿海拔梯度的变化

Table 2 Altitudinal changes in stand variables

海拔 /m	郁闭度 /%	林木密度 /tree·hm ⁻²	胸高断面面积 /m ² ·hm ⁻²	平均树高 /m	平均胸径 /cm	最大胸径 /cm	最小胸径 /cm
4190	85±14 ^a	713±53 ^a	55.7±0.9 ^a	9.6±2.3 ^a	22.5±3.3 ^a	79.3±0.9 ^a	3.4±0.3 ^a
4 270	78±4 ^a	638±53 ^a	40.3±11.4 ^a	10.2±0.9 ^a	22.3±4.4 ^a	58.5±3.9 ^b	3.3±0.3 ^a
4 326	63±8 ^a	533±88 ^a	39.9±15.6 ^a	9.0±2.0 ^a	26.3±9.8 ^a	60.8±9.0 ^b	3.3±0.3 ^a

注:表中的数据为平均值±标准偏差,n=3。不同小写字母表示差异显著($p<0.05$)。

表3 急尖长苞冷杉群落不同层次地上生物量随海拔的变化

Table 3 Altitudinal changes in aboveground biomasses for trees, shrubs and herbs

海拔 /m	乔木层 /t·hm ⁻²	灌木层 /t·hm ⁻²	草本层 /t·hm ⁻²	合计 /t·hm ⁻²
4 190	247.9±14.1 ^a	35.4±1.9 ^a	0.9±0.2 ^a	284.2±12.0 ^a
4 270	158.2±53.9 ^{ab}	46.3±4.4 ^a	1.1±0.1 ^a	205.6±49.4 ^{ab}
4 326	117.0±46.3 ^b	62.0±15.1 ^a	1.5±0.4 ^a	180.5±37.4 ^b

注:表中的数据为平均值±标准偏差,群落和乔木层,n=3;灌木层,n=9;草本层,n=9。不同小写字母表示差异显著($p<0.05$)。

表4 乔木层、灌木层和整个群落地上各器官生物量及其分配比例沿海拔的变化
Table 4 Altitudinal variations in biomasses of non-photosynthesis and photosynthesis organs and their percentages of total biomass for trees, shrubs and the whole community

海拔	乔木层		灌木层		合计	
	非光合器官	光合器官	非光合器官	光合器官	非光合器官	光合器官
	Non-photosynthesis organs /t · hm ⁻²	Photosynthesis organs /t · hm ⁻²	Non-photosynthesis organs /t · hm ⁻²	Photosynthesis organs /t · hm ⁻²	Non-photosynthesis organs /t · hm ⁻²	Photosynthesis organs /t · hm ⁻²
4 190 m	235.9 ± 9.6 ^A (95.21 ± 1.53 ^A)	12.0 ± 4.5 ^A (4.79 ± 1.53 ^A)	41.1 ± 10.5 ^A (93.83 ± 1.08 ^A)	2.6 ± 0.2 ^A (6.17 ± 1.08 ^A)	269.1 ± 7.9 ^A (94.71 ± 1.23 ^A)	15.1 ± 4.1 ^A (5.29 ± 1.23 ^A)
4 270 m	145.6 ± 50.9 ^{AB} (91.89 ± 0.86 ^b)	12.6 ± 3.0 ^A (8.10 ± 0.86 ^b)	43.5 ± 4.1 ^A (94.05 ± 0.12 ^A)	2.8 ± 0.3 ^A (5.95 ± 0.12 ^A)	189.1 ± 46.7 ^A (91.92 ± 0.65 ^b)	16.4 ± 2.7 ^A (8.08 ± 0.65 ^b)
4 326 m	107.3 ± 42.5 ^B (91.64 ± 0.37 ^b)	9.7 ± 3.8 ^A (8.36 ± 0.37 ^b)	47.2 ± 31.0 ^A (93.60 ± 1.30 ^A)	3.0 ± 2.0 ^A (6.40 ± 1.30 ^A)	165.3 ± 33.9 ^B (91.60 ± 0.20 ^b)	15.2 ± 3.5 ^A (8.40 ± 0.20 ^b)

注:表中的数据为平均值±标准偏差,括号里的数据为各器官占地上总生物量比例。群落和乔木层,n=3;灌木层,n=9。不同大写或小写字母表示差异显著($p<0.05$)。

物量分别较 4 190 m 减少 103.8 t/hm² ($P<0.05$) 和增加 0.1 t/hm² (表 4)。同样,林线乔木层非光合器官和叶的生物量分别较 4 190 m 减少 128.6 t/hm² ($P<0.05$) 和 2.3 t/hm²。相反,随海拔的升高,灌木层中非光合器官和叶生物量均呈增加趋势,但未达到显著水平。林线灌木层非光合器官和叶生物量分别较 4 190 m 增加 6.1 t/hm² 和 0.4 t/hm²。

随海拔升高,整个群落、乔木层与灌木层地上生物量在各器官中的分配比例同样存在明显差异。林线(4 326 m)及 4 270 m 的群落地上生物量在非光合器官中的分配比例分别较 4 190 m 显著地降低 3.11% 和 2.79%,叶生物量比例则相应地显著增加 3.11% 和 2.79% ($P<0.05$)。同样,4 326 m 和 4 270 m 的乔木层生物量在非光合器官中的分配比例分别较 4 190 m 显著地降低 3.57% 和 3.32%,叶生物量比例相应地显著增加 3.57% 和 3.32% ($P<0.05$)。与整个群落和乔木层不同,随海拔升高,灌木层地上生物量分配到非光合器官的比例先增加后减少,分配到叶中的比例则先减少后增加(表 4)。

3 讨论

从亚高山森林到林线,逐渐严酷的环境条件直接影响到急尖长苞冷杉个体的生长发育乃至整个群落的结构,导致地上生物量及其在各器官中的分配在不同海拔间出现明显差异。本研究,随海拔升高,急尖长苞冷杉群落地上生物量呈现下降趋势,且其降低的平均幅度为 73.1 t/(hm² · 100 m)。相对

于亚高山森林,林线地区森林郁闭度较低,呈孤立状分布的树木在其生长过程中受局地的微环境影响较大,树木的高生长明显低于较低海拔的亚高山森林,导致树木生物量随海拔升高而降低^[25]。此外,与低海拔森林相比,林线地区普遍存在较低的温度。本研究区域急尖长苞冷杉林线生长季平均气温和土壤温度(20 cm)分别为 6.4 和 6.0 ℃^[27]。Körner 及 Shi *et al.* 基于植物生理学原理认为^[4,28-30],高海拔植物普遍存在“碳饱和”(<7 ℃低温限制细胞分裂而无法利用过多的光合产物)而不是“碳饥饿”(低温及其导致的土壤水分和养分变化对光合作用没有直接影响),因为随着海拔增加,叶氮含量及最大光合速率一般不变甚至增加,非结构性碳水化合物含量(表征光合产物的源-汇平衡)呈增加趋势。基于这种低温-生长受限生理假说,Körner 及 Körner & Paulsen 进一步提出^[2,31],生长季的土壤低温阈值 6.7 ± 0.8 ℃是解释全球林线分布的界限因子,因为多数植物顶芽及根尖细胞分裂一般在 <7 ℃时停止活动,接近这一土壤低温阈值。但是,在海拔 $>2\,500$ m 的山地,如南美的安第斯山及藏东南的横断山,Cabrera *et al.* 和 Zhang *et al.* 发现同一物种的叶氮含量及最大光合速率随海拔增加而降低^[32-33]。在青藏高原东部的贡嘎山峨眉冷杉林线,Li *et al.* 的测定数据不完全支持“碳饱和”观点^[34],指出冬季可能出现碳水化合物短缺。Sveinbjörnsson 认为植物体内非结构性碳水化合物含量的变化是植物抵御胁迫生境(如低温或干旱)的一种风险投资策略^[35],不能反映光合作用是否受限。Wieser &

Tausz 进一步指出^[36], 光合产物的源与汇是一个相互促进或制约的连通体, 环境胁迫对两者均有影响。这是少有的研究工作对 Körner 的理论提出质疑, 表明高海拔植物是否具有某种特化的生理生态适应机制仍有待进一步检验。另外一方面, 随海拔的升高, 乔木层地上生物量降低, 而灌木层和草本层则增加。林线地区, 森林郁闭度的降低显著改善了林下灌木和草本层植物的光照条件, 从而促进了其生长。同时, 伴随着乔木层地上生物量随海拔的降低, 整个群落的高度和盖度(如叶面积指数)也明显的降低, 这些都会显著的改善林线地区的土壤温度, 进而促进林线地区植物对水分和养分的吸收^[37-39]。

植物在不同器官中生物量分配比例的变化是植物应对环境变化的一种适应策略。本研究中, 随海拔升高, 急尖长苞冷杉群落趋向于减少生物量在非光合器官中的分配比例, 并增加叶所占的比例, 这与邓坤枚等^[21]对长白山落叶松和岳桦林线的研究结果一致。在高海拔的林线地区, 极端的低温环境已经接近树木生长的极限, 低温不仅影响到植物的光合, 也严重制约了根系对土壤养分和水分的吸收^[40]。叶作为植物养分的主要地上储存器官, 提高长寿命的叶生物量比例在一定程度上降低了对根系吸收养分/水分的依赖性, 从而适应高海拔地区的低温胁迫环境^[41-42]。同时, 叶生物量比例的增加将有利于增大光合叶面积, 从而提高树木的碳收获能力、增加有机物质的积累^[43-44]。然而, 随海拔升高, 灌木层地上生物量分配到非光合器官的比例先增加后减少, 分配到叶中的比例则先减少后增加。在林线地区, 冬季大风和雪盖所带来的机械损伤会造成树木的树干和枝条出现折断或磨损^[1], 从而造成灌木非光合器官生物量的损失。另外, 有研究表明, 林线地区的树岛会显著地降低风速, 造成雪盖厚度在空间上分布不均, 树岛的背风处存在更厚的雪盖^[45]。因此, 与急尖长苞冷杉相比, 林线地区低矮的杜鹃灌丛可能更易受大风和雪盖的影响, 杜鹃可能通过增加非光合器官生物量分配比例的方式来应对这一不利的环境条件。

参考文献 (References)

- [1] Tranquillini, W. Physiological ecology of the alpine tree line [M]. Berlin: Springer, 1979
- [2] Körner Ch. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation [J]. Oecologia, 1998, 115: 445-459
- [3] Jobbagy, E G, Jackson, R B. Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemisphere [J]. Global Ecology and Biogeography, 2000, 9: 253-268
- [4] Körner Ch. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems, 2nd edn [M]. Berlin: Springer, 2003
- [5] IPCC. IPCC fourth assessment report: synthesis report [R]. <http://www.ipcc.ch/ipccreports/ar4-syr.htm>, 2007
- [6] Suarez, F, Binkley, D, Kaye, M. W. Expansion of forest stands into tundra in the Noatak National Preserve, northwest Alaska [J]. Ecoscience, 1999, 6: 465-470
- [7] Lloyd, A H. Ecological histories from flaskan tree line provide insight into future change [J]. Ecology, 2005, 86: 1687-1695
- [8] Lescop - Sinclair, K, Payette, S. Recat advance of the arctic tree-line along the eastern coast of Hudson Bay [J]. Journal of Ecology, 1995, 83: 929-936
- [9] Caccianiga, M, Payette, S. Recent advance of white spruce (*Picea glauca*) in the coastal tundra of the eastern shore of Hudson Bay (Québec, Canada) [J]. Journal of Biogeography, 2006, 33: 2120-2135
- [10] Kullman, L. 20th century climate warming trend and tree-limit rise in the southern Scandes of Sweden [J]. Ambio, 2001, 30: 72-80
- [11] Kullman, L. Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes [J]. Journal of Ecology, 2002, 90: 68-77
- [12] Becker, A, Bugmann, H. Global change and mountain regions: the mountain research initiative. IGBP Report 49, GTOS Report 28, IHDP Report 13, IGBP Secretariat The Royal Swedish Academy of Sciences, Stockholm, Sweden [R]. 2001
- [13] Grace, J, Berninger, F, Nagy, L. Impacts of climate change on the tree line [J]. Annals of Botany, 2002, 90: 537-544
- [14] Cheng Wei, Wu Ning, Luo Peng. Survival analysis of *Abies faxoniana* populations near timberline on the upper Minjiang river [J]. Acta Phytocologica Sinica, 2005, 29(3): 349-353 [程伟, 吴宁, 罗鹏. 岷江上游林线附近岷江杉种群的生存分析 [J]. 植物生态学报, 2005, 29(3): 349-353]
- [15] Zhang Qiangying, Zhang Yunchun, Luo Peng, et al. Ecological characteristics of a *Sabina salutaria* population at timberline on the south-facing slope of Baima Snow Mountain, southwest China [J]. Journal of Plant Ecology, 2007, 31(3): 857-864 [张桥英, 张运春, 罗鹏, 等. 白马雪山阳坡林线方枝柏种群的生态特征 [J]. 植物生态学报, 2007, 31(3): 857-864]
- [16] Zhang Qiangying, Luo Peng, Zhang Yunchun, et al. Ecological characteristics of *Abies georgei* population at timberline on the north-facing slope of Baima Snow Mountain, southwest China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(1): 129-135 [张桥英, 罗鹏, 张运春, 等. 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, 2008, 28(1): 129-135]
- [17] Yang Xiaoling, Cui Guofa, Reng Qianfan, et al. Plant diversity pattern and stability of the timberline community on Sejila Mountain in Tibet, western China [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2008, 30(1): 14-20 [杨小林, 崔国发, 任青山, 等. 西藏色季拉山林线植物群落多样性格局及林线的稳定性 [J]. 北京林业大学学报, 2008, 30(1): 14-20]

- [18] Wang Xiangping, Zhang Ling, Fang Jingyun. Geographical differences in alpine timberline and its climatic interpretation in China [J]. *Acta geographica sinica*, 2004, 59(6): 871–879 [王襄平, 张玲, 方精云. 中国高山林线的分布高度与气候的关系[J]. *地理学报*, 2004, 59(6): 871–879]
- [19] Li Pan, Sun Yufang, Wang Sangeng, et al. Altitudinal changes in leaf mass per unit area and tissue non-structural carbohydrates content of *Abies fabri* on Gongga Mountain of southwest China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(1), 8–12 [李潘, 孙玉芳, 王三根, 等. 贡嘎山地区不同海拔冷杉比叶质量和非结构性碳水化合物含量变化[J]. *应用生态学报*, 2008, 19(1): 8–12]
- [20] Zhou Yongbing, Wu Dongdong Yu Dapao, et al. Variations of non-structural carbohydrate content in *Betula ermanii* at different elevations of Changbai Mountain, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, 33(1): 118–124 [周永斌, 吴栋栋, 于大炮, 等. 长白山不同海拔岳桦非结构性碳水化合物含量的变化[J]. *植物生态学报*, 2009, 33(1): 118–124]
- [21] Deng Kunmei, Shi Peili, Yang Zhenlin. Biomass allocation and net primary productivities at treeline ecotone on the Changbai Mountains, Northeast China [J]. *Journal of natural resources* 2006, 21, 942–948 [邓坤枚, 石培礼, 杨振林. 长白山树线交错带的生物量分配和净生产力[J]. *自然资源学报*, 2006, 21(6): 942–948]
- [22] Shi Peili. A study on vegetation ecology of subalpine timberline ecotone [D]. Beijing: Commission for Integrated Survey of Natural Resources, Chinese Academy of Sciences, 1999 [石培礼. 亚高山林线生态交错带的植被生态学研究[D]. 北京: 中国科学院自然资源综合考察委员会, 1999]
- [23] Li Mingcai. Leaf $\delta^{13}C$ and related physio-ecological characteristics across different plant life forms at alpine timberline, southeastern Tibetan Plateau [D]. Beijing: Graduate University of Chinese Academy of Sciences, China, 2007 [李明财. 藏东南高山林线不同生活型植物 $\delta^{13}C$ 值及相关生理生态学特性研究[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2007]
- [24] Luo T X, Shi P. L., Luo J., Ouyang H. Distribution patterns of aboveground biomass in Tibetan Alpine Vegetation Transects [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26: 668–678
- [25] Li M H, Yang J, Krütschi, N. Growth responses of *Picea abies* and *Larix decidua* to elevation in subalpine areas of Tyrol, Austria [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, 33: 653–662
- [26] Takahashi K, Yoshida S. How the scrub height of dwarf pine *Pinus pumila* decreases at the treeline [J]. *Ecological Research*, 2009, 24: 847–854
- [27] Liu X, Luo T. Spatio-temporal variability of soil temperature and moisture across two contrasting timberline ecotones in the Sergiyema Mountains, southeast Tibet [J]. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, DOI: 10.1657/1938–4246–43.2
- [28] Körner C. Carbon limitation in trees [J]. *Journal of ecology*, 2003, 91: 4–17
- [29] Hoch G, Körner C. The carbon charging of pines at the climatic treeline: a global comparison [J]. *Oecologia*, 2003, 135: 10–21
- [30] Shi P, Körner C, Hoch G. A test of the growth-limitation theory for alpine tree line formation in evergreen and deciduous taxa of the eastern Himalayas [J]. *Functional Ecology*, 2008, 22: 213–220
- [31] Körner C, Paulsen J. A world-wide study of high altitude treeline temperatures [J]. *Journal of Biogeography*, 2004, 31: 713–732
- [32] Cabrera H M, Rada F, Cavieres L. Effects of temperature on photosynthesis of two morphologically contrasting plant species along an altitudinal gradient in the tropical high Andes [J]. *Oecologia*, 1998, 114: 145–152
- [33] Zhang S B, Zhou Z K, Hu H, et al. Photosynthetic performances of *Quercus pannosa* vary with altitude in the Hengduan Mountains, southwest China [J]. *Forest Ecology and Management*, 2005, 212: 291–301
- [34] Li M H, Xiao W F, Shi P L, et al. Nitrogen and carbon source-sink relationships in trees at the Himalayan treelines compared with lower elevations [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2008, 31: 1377–1387
- [35] Sveinbjörnsson B. North American and European treelines: external forces and internal processes controlling position [J]. *Ambio*, 2000, 29: 388–395
- [36] Wieser G, Tausz M. Trees at their upper limit: treeline limitation at the alpine timberline [M]. Springer, Dordrecht, Netherlands, 2007
- [37] Luo T X, Luo J, Pan Y D. Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, eastern Tibetan Plateau [J]. *Oecologia*, 2005, 142: 261–273
- [38] Luo T X, Zhang L, Zhu H Z, et al. Correlations between net primary productivity and foliar carbon isotope ratio across a Tibetan ecosystem transect [J]. *Ecography*, 2009, 32: 526–538
- [39] Li Y H, Luo T X, Lu Q. Plant height as a simple predictor of the root to shoot ratio: evidence from alpine grasslands on the Tibetan Plateau [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2008, 19: 245–252
- [40] Li Mingcai, Luo Tianxiang, Zhu Jiaojun, et al. Advances in formation mechanism of alpine timberline and associated physio-ecological characteristics of plants [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(11): 5583–5591 [李明财, 罗天祥, 朱教君, 等. 高山林线形成机理及植物相关生理生态学特性研究进展[J]. *生态学报*, 2008, 28(11): 5583–5591]
- [41] Chapin, F S. The mineral nutrition of wild plants [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1980, 11: 233–260
- [42] Chabot, B F, Hicks, D J. The ecology of leaf life spans [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1982, 13: 229–259
- [43] Bernoulli M, Körner Ch. Dry matter allocation in treeline trees [J]. *Phyton-annales rebotanicae*, 1999, 39: 7–12
- [44] Wilson S D. Biomass allocation near an alpine treeline: Causes and consequences for diversity [J]. *Ecoscience*, 1994, 1: 185–189
- [45] Hiernstra C A, Liston G E, Reiners W A. Observing, modelling, and validating snow redistribution by wind in a Wyoming upper treeline landscape [J]. *Ecological modeling*, 2006, 97: 35–51

Altitudinal Variation in Aboveground Biomass of *Abies georgei* var. *smithii* at Timberline of the Sergyemla Mountains, Southeast Tibet

LIU Xinsheng^{1,2}, ZHANG Lin¹, KONG Gaoqiang^{1,2}, LUO Tianxiang¹

(1. Key Laboratory of Tibetan Environment Changes and Land Surface Processes (TEL), Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Environment becomes harsh with increasing altitude, which has major effects on forest biomass accumulation and its allocation to woody and foliage components. In this study, we compared aboveground biomass and its allocation pattern of *Abies georgei* var. *smithii* along a transect from sub-alpine forest to alpine timberline in the Sergyemla Mountain, southeast Tibet. We estimated different components of aboveground biomass for *Abies* trees and undergrowth *Rhododendron* shrubs by using allometric regressions. The aboveground biomass of undergrowth herbs was measured by harvesting in 0.5 m × 0.5 m quadrats. Aboveground biomasses were 181 ~ 284 t/hm², 117 ~ 248 t/hm², 35 ~ 62 t/hm² and 0.9 ~ 1.5 t/hm² for whole community, trees, undergrowth shrubs and herbs, respectively. Aboveground biomass of the whole community decreased significantly with increasing elevation, and the decreasing rate was 73.1 t/hm² per 100 m. Furthermore, the *Abies* forest stand at higher elevation tended to reduce biomass allocation to non-photosynthesis organs (stem and branch), and to increase the allocation to long-lived needles. The increased biomass allocation to long-lived needles at higher elevations may extend the mean residence time of nutrients in plants, and then enhance nutrient use efficiency of dry mass production to adapt to the low temperature environment at alpine timberlines.

Key words: *Abies georgei* var. *smithii*; elevation; aboveground biomass; biomass allocation; alpine timberline

藏东南色季拉山急尖长苞冷杉林线地带地上生物量随海拔的变化特征

作者：[刘新圣](#)，[张林](#)，[孔高强](#)，[罗天祥](#)，[LIU Xinsheng](#)，[ZHANG Lin](#)，[KONG Gaoqiang](#)，[LUO Tianxiang](#)

作者单位：[刘新圣, LIU Xinsheng\(青藏高原环境变化与地表过程重点实验室, 中国科学院青藏高原研究所, 北京, 100085; 中国科学院研究生院, 北京, 100049\)](#)，[张林, 罗天祥, ZHANG Lin, LUO Tianxiang\(青藏高原环境变化与地表过程重点实验室, 中国科学院青藏高原研究所, 北京, 100085\)](#)，[孔高强, KONG Gaoqiang\(青藏高原环境变化与地表过程重点实验室, 中国科学院青藏高原研究所, 北京, 10008; 5中国科学院研究生院, 北京, 100049\)](#)

刊名：[山地学报](#) **ISTIC** **PKU**

英文刊名：[JOURNAL OF MOUNTAIN SCIENCE](#)

年，卷(期)：2011, 29(3)

参考文献(45条)

1. [Tranquillini W](#) [Physiological ecology of the alpine tree line](#) 1979
2. [K\(o\)rner Ch](#) [A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation](#) 1998
3. [Jobbagy E G; Jackson R B](#) [Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemispher](#) 2000
4. [K\(o\)rner Ch](#) [Mpine plant life: functional plant ecology of high mounlain ecosystems, 2nd edn](#) 2003
5. [IPCC](#) [IPCC fourth assessment report: snthesis report](#) 2007
6. [Suarez F; Binkley D; Kaye M W](#) [Expansion of forest stands into tundra in the Noatak National Presrve, northwest Alaska](#) 1999
7. [Lloyd A H](#) [Ecological histories from tlaskan tree line provide in sight into future change](#) [外文期刊] 2005
8. [Leseop-Sinclair K; Payette S](#) [Recat advance of the arctic tree line along the eastern coast of Hudson By](#) 1995
9. [Caccianiga M; Payette S](#) [Recent adance of white spruce\(Picea glauca\) in the coastal tundra of the estern shore of Hudson Bay \(Québec, Canada\)](#) 2006
10. [Kullman, L](#) [20th century climate waning trend and tree-limit rise in the southern Scandes of Sweden](#) 2001
11. [Knllman L](#) [Rapid recent range-marga rise of tree and shrub spe cies in the Swedish Scandes](#) 2002
12. [Becket, A; Bugmann, H](#) [Global chnge and mountain regions: the mountain research initiative. IGB Report 49, GTOS Report 28, IHDP Report 13](#) 2001
13. [Grace, J; Beminger, F; Nagy, L](#) [Impacts of climate change on the tree line](#)
14. [程伟; 吴宁; 罗鹏](#) [岷江上游林线附近岷江杉种群的生存分析](#) [期刊论文] - [植物生态学报](#) 2005 (03)
15. [张桥英; 张运春; 罗鹏](#) [白马雪山阳坡林方枝柏种群的生态特征](#) [期刊论文] - [植物生态学报](#) 2007 (05)
16. [张桥英; 罗鹏; 张运春](#) [白马雪山阴坡线长苞冷杉\(Abies georgei\)种群结构特征](#) [期刊论文] - [生态学报](#) 2008 (01)
17. [杨小林; 崔国发; 任青山](#) [西藏色季拉山林线植物群落多样性及林线的稳定性](#) [期刊论文] - [北京林业大学学报\(自然科学版\)](#) 2008 (01)
18. [王襄平; 张玲; 方精云](#) [中国高山林线的分布高度与气候的关系](#) [期刊论文] - [地理学报](#) 2004 (06)
19. [李蟠; 孙玉芳; 王三根](#) [贡嘎山地区不同海拔冷杉比叶质量和非结构性碳水化合物含量变化](#) [期刊论文] - [应用生态学报](#) 2008 (01)

20. 周永斌;吴栋栋;于大炮 [长白山不同还把岳桦非结构碳水化合物含量的变化](#)[期刊论文]-[植物生态学报](#) 2009(01)
21. 邓坤枚;石培礼;杨振林 [长白山树线交错带的生物量分配和净生产力](#)[期刊论文]-[自然资源学报](#) 2006(06)
22. 石培礼 [亚高山林线生态交错带的植被生态学研究](#)[学位论文] 1999
23. 李明财 [藏东南高山林线不同生活型植物 \$\delta^{13}C\$ 值及相关生理生态学特性研究](#) 2007
24. Luo T X;Shi P L;Luo J;Ouyang H [Distribution patterns of aboveground biomass in Tibetan Alpine Vegetation Transects](#) 2002
25. Li M H;Yang J;Kr(a)chi, N [Growth responses of *Picea abies* and *Larix decidua* to elevation in subalpine areas of Tyrol](#) 2003
26. Takahashi K;Yeahida S [How the scrub height of dwarf pine *Pinus pumila* decreases at the treeline](#) [外文期刊] 2009
27. Ku X;Luo T [Spatio-temporal variability of soil temperature and moisture across two contrasting timberline ecotones in the Sergyemla Mountains, southeast Tibet](#)
28. K(o)rner C [Carbon limitation in trees](#) 2003
29. Hech G;K(o)rner C [The carbon charging of pines at the climatic treeline:a global comparison](#) 2003
30. Shi P;K(o)rner C;Hoch G [A test of the growth-limitation theory for alpine tree line formation in evergreen and deciduous taxa of the eastern Himalayas](#)[外文期刊] 2008
31. K(o)rner C;Paulsen J [A world-wide study of high altitude treeline temperatures](#)[外文期刊] 2004(5)
32. Cabrera H M;Bada F;Cavieres L [Effects of temperature on photosynthesis of two morphologically contrasting plant species along an altitudinal gradient in the tropical high Andes](#)[外文期刊] 1998(2)
33. Zhang S B;Zhou Z K;Hu H [Photosynthetic performances of *Quercus pannosa* vary with altitude in the Hengduan Mountains, southwest China](#)[外文期刊] 2005
34. Li M H;Xiao W F;Shi P L [Nitrogen and carbon sourcesink relationships in trees at the Himalayan treelines compared with lower elevations](#) 2008
35. Sveinbj(o)rnsen B [North American and European treelines:external forces and internal processes controlling position](#)[外文期刊] 2000
36. Wieser G;Tansz M [Trees at their upper limit:treeline limitation at the alpine timberline](#) 2007
37. Luo T X;Luo J;Pan Y D [Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, eastern Tibetan Plateau](#)[外文期刊] 2005(2)
38. Luo T X;Zhang L;Zhu H Z [Correlations between net primary productivity and foliar carbon isotope ratio across a Tibetan ecosystem transect](#)[外文期刊] 2009(3)
39. Li Y H;Luo T X;Lu Q [Plant height as a simple predictor of the root to shoot ratio:evidence from alpine grasslands on the Tibetan Plateau](#) 2008
40. 李明财;罗天祥;朱教君 [高山林线形成机理及植物相关生理生态学特性研究进展](#)[期刊论文]-[生态学报](#) 2008(11)
41. Chapin F S [The mineral nutrition of wild plants](#)[外文期刊] 1980
42. Chabot B F;Hicks D J [The ecology of leaf life spans](#)[外文期刊] 1982
43. Bemoulli M;Komer Ch [Dry matter allocation in treeline trees](#) 1999
44. Wilson S D [Biomass allocation near an alpine treeline:Causes and consequences for diversity](#) 1994
45. Hiemstra C A;Liston G E;Reiners W A [Observing, modelling, and validating snow redistribution by](#)

本文读者也读过(9条)

1. [宋亮](#), [刘文耀](#), [马文章](#), [赵相健](#), [周蒙](#), [杨国平](#), [SONG Liang](#), [LIU Wenyao](#), [MA Wenzhang](#), [ZHAO Xiangjian](#), [ZHOU Meng](#), [YANG Guoping](#) 云南哀牢山西麓季风常绿阔叶林及思茅松林的群落学特征[期刊论文]-[山地学报](#)2011, 29(2)
2. [闫云霞](#), [许炯心](#), [Marwan Hasson](#), [廖建华](#), [YAN Yunxia](#), [XU Jiongxin](#), [Marwan Hasson](#), [LIAO Jianhua](#) 长江流域侵蚀产沙尺度效应的区域分异[期刊论文]-[山地学报](#)2011, 29(2)
3. [黎燕琼](#), [郑绍伟](#), [李德鹏](#), [冯云超](#), [卿刚](#), [龚良春](#), [慕长龙](#) 岷江上游干旱河谷白刺花生生物量及其与土壤含水量关系研究[期刊论文]-[四川林业科技](#)2009, 30(4)
4. [刘云鹏](#), [黄润秋](#), [邓辉](#), [LIU Yunpeng](#), [HUANG Runqiu](#), [DENG Hui](#) 小湾水电站库区新民坝子滑坡稳定性研究[期刊论文]-[山地学报](#)2011, 29(3)
5. [郭福生](#), [姜勇彪](#), [胡中华](#), [刘林清](#), [李虹](#), [GUO Fusheng](#), [JIANG Yongbiao](#), [HU Zhonghua](#), [LIU Linqing](#), [LI Hong](#) 龙虎山世界地质公园丹霞地貌成景系统特征及其演化[期刊论文]-[山地学报](#)2011, 29(2)
6. [姜伏伟](#), [郭福生](#), [姜勇彪](#), [胡中华](#), [JIANG Fuwei](#), [GUO Fusheng](#), [JIANG Yongbiao](#), [HU Zhonghua](#) 龙虎山丹霞地貌危岩景观成因及保护[期刊论文]-[山地学报](#)2011, 29(2)
7. [陈剑](#), [崔之久](#), [戴福初](#), [许冲](#), [CHEN Jian](#), [CUI Zhijiu](#), [Dai Fuchu](#), [XU Chong](#) 金沙江奔子栏-达日河段大型泥石流堆积扇的成因机制[期刊论文]-[山地学报](#)2011, 29(3)
8. [张乐勤](#), [荣慧芳](#), [许杨](#), [许信旺](#), [ZHANG Leqin](#), [RONG Huifang](#), [XU Yang](#), [XU Xingwang](#) 九华山森林生态系统生态服务价值评估[期刊论文]-[山地学报](#)2011, 29(3)
9. [方江平](#), [项文化](#), [Fang Jiangping](#), [Xiang Wehua](#) 西藏色季拉山原始冷杉林生物量及其分布规律[期刊论文]-[林业科学](#)2008, 44(5)

本文链接: http://d.wanfangdata.com.cn/Periodical_sdxb201103014.aspx