

中国云杉林的地理分布与气候因子间的关系

李贺^{1,2} 张维康^{1,3} 王国宏^{1*}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院研究生院, 北京 100049; ³徐州师范大学, 江苏徐州 221116

摘要 为了揭示中国云杉林的地理分布与气候因子间的关系, 在中国云杉林15个群系的地理分布范围内选取613个地理坐标点, 其中包括云杉各个种分布的海拔上限和下限坐标点各235和228个。通过数字地球系统确定每个点的海拔高程, 从中国气象插值数据库获取每个点的气候数据。数据分析分别采用线性回归、变异系数比较和主成分分析(PCA)法。结果显示, 中国云杉林分布范围内, 年平均气温、最冷月平均气温、最热月平均气温、 $\geq 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 积温、 $\geq 0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 积温、年降水量、土壤水分含量和干燥指数 α 的平均值分别是 $3.38\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $-9.75\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $14.78\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $1\ 227.83\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{d}$ 、 $2\ 271.19\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{d}$ 、 712.23 mm 、 80.02% 和 0.50 ; 各气候因子与中国云杉林垂直分布的上下限间均具有显著的回归关系; 除了年平均气温和最冷月平均气温变异系数较大外, 其他6个气候因子的变异系数均较小, 且彼此间无显著差异; 无论是云杉分布的上限还是下限, $\geq 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 积温和 $\geq 0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 积温在PCA第一主分量具有较高的载荷, 而年降水量和土壤水分含量在第二、三主分量具有较高的载荷。影响中国云杉林分布的主要气候因子是生长季节积温, 其次是年降水量和土壤水分含量。

关键词 气候因子, 变异系数, 主成分分析, 中国云杉, 上下限, 垂直分布

Relationship between climatic factors and geographical distribution of spruce forests in China

LI He^{1,2}, ZHANG Wei-Kang^{1,3}, and WANG Guo-Hong^{1*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and ³Xuzhou Normal University, Xuzhou, Jiangsu 221116, China

Abstract

Aims Our objective was to examine the relationship between climatic factors and geographical distribution of spruce forests in China.

Methods We sampled 613 points within the geographical range of Chinese spruce forests, of which 235 points were at the upper altitudinal limit and 228 at the lower altitudinal limit. The elevation for each point was determined using Google Earth while climatic data were from the Chinese meteorological interpolation database. Linear regression, comparison of coefficient of variation (CV) and principal component analysis (PCA) were conducted for data analysis.

Important findings Within the distribution range of Chinese spruce forests, mean values of mean annual air temperature (MAT), mean air temperature of the coldest month (MTCM), mean air temperature of the warmest month (MTWM), growing degree days on a $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ basis (GDD_5) and on a $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ basis (GDD_0), mean annual precipitation (MAP), soil moisture (SM) and aridity index (α) are $3.38\text{ }^{\circ}\text{C}$, $-9.75\text{ }^{\circ}\text{C}$, $14.78\text{ }^{\circ}\text{C}$, $1\ 227.83\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{d}$, $2\ 271.19\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{d}$, 712.23 mm , 80.02% and 0.50 , respectively. Both the upper and lower limits of altitude were significantly correlated with each of the climatic factors. In terms of CV, MAT and MTCM are significantly higher than the other six climatic factors; however, no significant differences were detected among those six. In addition, GDD_5 and GDD_0 have higher loading on the first principal component, yet MAP and SM have higher loading on the second and third principal component. Major conclusions are that GDD_0 and GDD_5 are likely the key factors that influence the distribution of Chinese spruce forest, followed by MAP and SM.

Key words climatic factors, coefficient of variation, principal component analysis, spruce forest in China, upper and lower altitudinal limits, vertical distribution

以云杉属(*Picea*)植物为建群种的针叶林, 其地理分布范围几乎跨越了北半球中纬度及中高纬度

地区的陆地区域。据《中国植物志》记载, 全球云杉属约40种, 我国产16种9变种。其中15个类群(种

或变种)的种群数量较多,形成了各自的群系类型(《中国植被》编辑委员会,1980;《中国森林》编辑委员会,2000)。我国云杉林地理分布北至我国最北端(53.55° N),南至北回归线附近(23° N),东至长白山(133.65° E),西至我国与塔吉克斯坦边境(约75° E)。我国云杉林分布区跨越了亚热带季风气候、温带季风气候、温带大陆性气候和高山气候等4个气候区。

我国云杉林虽然具有广阔的地理分布范围,但主要生长在亚高山地带的阴坡和半阴坡,只有少数类型生长在地下水充沛的沙地,生态幅度较为狭窄。在不同的气候区,我国云杉林垂直分布的海拔高程范围不同,通常随着纬度的降低垂直分布逐渐升高(刘增力等,2002),表明其适应温凉湿润气候的生态习性。我国云杉林垂直分布范围总体上受到气候因素的影响。然而,在诸多气候因子中,哪些是影响我国云杉林垂直分布的关键因子,至今尚无定论。Tranquillini早在1979年就提出松科植物分布的下限主要受降水的控制,上限主要受低温控制(Tranquillini,1979),Fall(1997)也根据孢粉和植物化石资料分析得出了相同的结论;《中国植被》等文献曾指出,最热月平均气温是限制暗针叶林分布的关键气候因子(李文华和周沛村,1979;中国植被编委会,1980;Li & Chou,1984);后续的研究则认为,最热月平均气温并不是影响暗针叶林(云冷杉林)分布的关键气候因子,而 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 和 $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 的积温则可能与之更相关(吴锡浩,1983;王建,1990)。张芸等(2006)基于雪岭云杉(*Picea schrenkiana*)孢粉和化石资料的研究指出,温度和降水都是限制雪岭云杉垂直分布的重要因子。

前人研究结果的不确定性可能与他们各自的研究方法、拥有的样本数量以及云杉林分布区气象数据的精确程度有关。例如,《中国植被》中的相关论述是引自Толмачев(1954)基于泰加林的研究结论,显然与我国山地云杉林的实际不符;吴锡浩(1983)和王建(1990)的研究对象虽然是我国境内分布的阴暗针叶林,但在样本数量和气象数据的精度等方面有待改进。

阐明植被分布与气候间的关系具有重要意义(Bergmann,1978;Kirkpatrick & Hassall,1985;方精云和李莹,2002;Takahashi,2003;Peng *et al.*,2008;Millar & Robert,2010;Tchebakova *et al.*,2010)。一般

随着海拔高程的变化,水热因子均会发生相应的变化(Fang & Kyoji,1988;Woodward,1990;蒋雪彬等,2000)。我国云杉林主要生长在特定的海拔范围内,其垂直分布范围的形成与水热因子密切相关,特别是其垂直分布的海拔上限往往接近其林线,对气候变化十分敏感;此外,云杉林垂直分布下限的形成是干热胁迫的结果,而上限则与冷湿/干胁迫有关。据此我们假设,水热因子均为影响云杉林垂直分布的气候因子,但云杉林垂直分布海拔上限和下限的形成可能受制于不同的气候因子或者其组合。本文拟以我国云杉林15个群系为研究对象,在集成现有研究成果的基础上,结合野外布点调查资料以及大比例尺卫星照片和全球定位系统,较为准确地标定云杉林垂直分布海拔上下限的地理坐标,并从插值气象数据库中获得各标注点的气象数据。在此基础上,探讨我国云杉林地理分布海拔上下限与气候因子间的关系。拟回答以下问题:1)各个气候因子与云杉林垂直分布海拔上下限是否存在相关性?2)在云杉林的垂直地理分布范围内,限制云杉林垂直分布界限的气候因子是什么?哪些是关键因子?

1 材料和方法

1.1 我国云杉林地理分布范围内样点确定

研究对象包括我国国产的15个云杉群系。各群系的建群种分别是红皮云杉(*Picea koraiensis*)、鱼鳞云杉(*Picea jezoensis* var. *microsperma*)、新疆云杉(*Picea obovata*)、雪岭云杉、青海云杉(*Picea crassifolia*)、青杆(*Picea wisonii*)、白杆(*Picea meyeri*)、云杉(*Picea asperata*)、川西云杉(*Picea likiangensis* var. *rubescens*)、紫果云杉(*Picea purpurea*)、油麦吊云杉(*Picea brachytyla* var. *complanata*)、麦吊云杉(*Picea brachytyla*)、丽江云杉(*Picea likiangensis*)、林芝云杉(*Picea likiangensis* var. *linzhiensis*)和台湾云杉(*Picea morrisonicola*)。样点数据部分来自作者的野外考察数据,绝大部分来源于卫星地图。首先参考《中华人民共和国植被图(1:100万)》、《中国植被》、《中国植物志》、《中国森林》、各省区植被和森林专著、期刊论文以及作者的野外调查记录,确定了各群系水平和垂直分布范围,然后利用Google Earth系统,标定各群系垂直分布海拔上下限的精确地理坐标。根据各云杉林卫星图像边界的清晰程度、各标注点最小间隔距离(受气象数据库地理分辨

率的限制,各标注点最小间隔距离大于10 km)等因素,在每个群系垂直分布上下限,分别标定了至少15个样点。我国云杉林15个群系总共标定的垂直分布上下限坐标点分别是235和228个,共计613个样点(图1)。

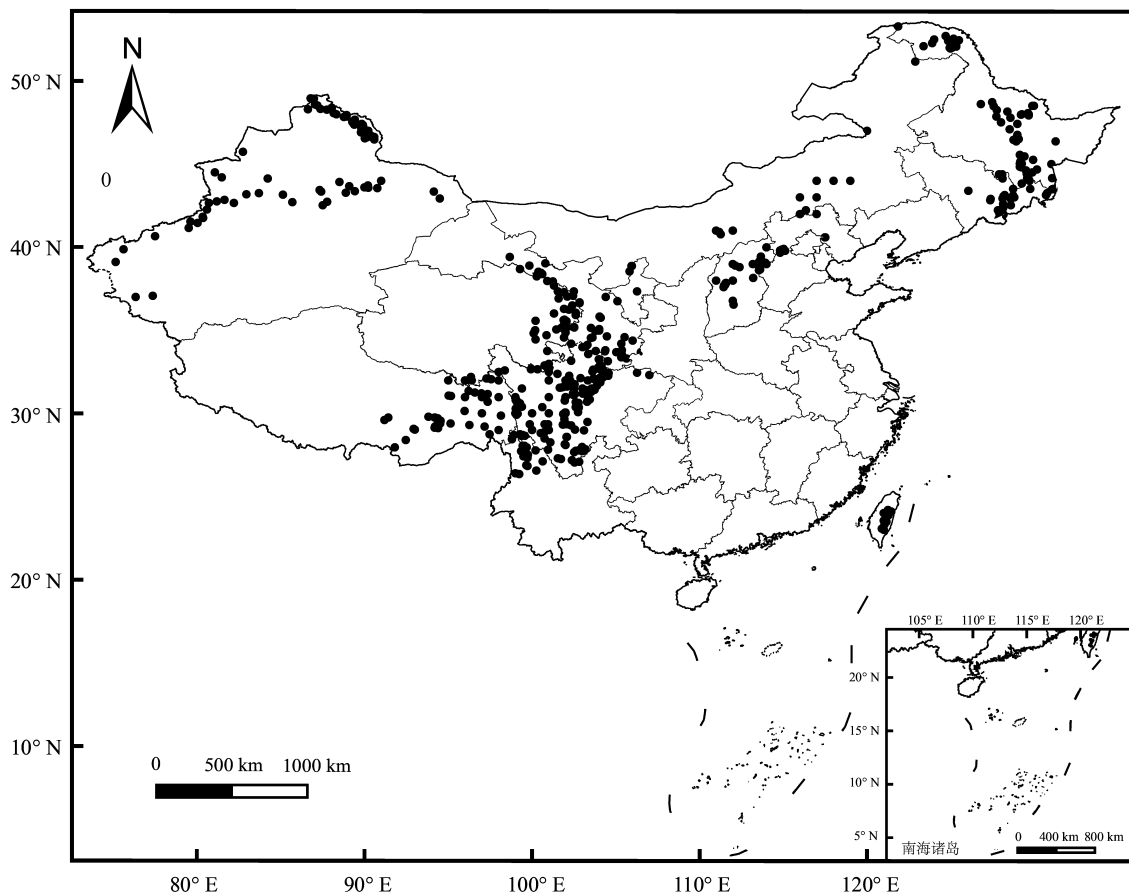
1.2 气象数据

原始气象数据来自2003年中国气象局出版发行的两套台站记录,其中一套为1971至2000年的740个台站数据,另一套为1981至1990年的1 074个台站数据。利用ANUSPLIN4.36对原始气象数据进行插值,分辨率为 $10' \times 10'$ 。在此基础上,利用全球生物地理-生物地球化学平衡模型BIOME3 (Haxeltine & Prentice, 1996)计算出生物气候数据,包括年降水量(MAP)、实际蒸散(AET)、潜在蒸散(PET)、最冷月平均气温(MTCM)、最热月平均气温(MTWM)、 $\geq 0^\circ\text{C}$ 和 $\geq 5^\circ\text{C}$ 积温(GDD_0 和 GDD_5),利

用实际蒸散(AET)与潜在蒸散(PET)之比表达植物水分可利性(α 指数)。BIOME3模型中使用的土壤参数取自熊毅和李庆逵(1987)的研究报告,生物气候数据的详细计算过程详见Ni等(2000)的研究报告。由此获得我国云杉林海拔上下限每个标注点分辨率为 $10' \times 10'$ 的生物气候数据。

1.3 数据分析

为了揭示我国云杉林地理分布的气候梯度范围,以我国云杉15个群系共613个地理坐标点的气象数据为基础,计算了我国云杉林分布区内各气候因子的描述性统计结果,包括年平均气温、最冷月平均气温、最热月平均气温、 $\geq 0^\circ\text{C}$ 和 $\geq 5^\circ\text{C}$ 积温、土壤水分含量、年降水量、水分可利指数等;其次,从云杉分布点总样本中,选出15个云杉群系的海拔上限分布点235个,下限分布点228个,以气候因子为自变量、云杉各个种垂直分布的上、下限海拔高



审图号: GS (2012) 378号

图1 中国云杉林数据点分布图。

Fig. 1 Location of Chinese spruce forest distribution data.

程为因变量进行回归分析。Kira (1945)指出, 如果一个指标的变异性最小, 那么它对森林分布界限的限制最显著, 可用该指标的标准差来表示变异的程度(Kira, 1945, 1977; 倪健, 1996; Fang & Lechowicz, 2006)。本文计算了各气候因子在云杉分布范围内的变异系数($CV = \text{标准差}/\text{平均值}$), 以此衡量气候因子的变异程度(Fang & Kyoji, 1991), 确定限制云杉林分布的主要气候因子, 并采用多重比较方法(LSD法), 比较了同一个气候因子在海拔上、下限之间, 以及海拔上限或下限在不同因子之间变异系数的差异。最后, 通过主成分分析揭示影响云杉林垂直分布上下限中的关键气候因子。

2 结果

2.1 我国云杉林气候梯度范围

我国云杉15个群系共613个气象数据标注点的地理坐标位于 22.56° – 53.29° N, 75.16° – 131.24° E, 海拔为300–4 347 m (图1)。各气候因子年平均气温、最冷月平均气温、最热月平均气温、 $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 积温、 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 积温、年降水量、土壤水分含量以及干燥指数的平均值分别是 3.38°C 、 -9.75°C 、 14.78°C 、 $1\ 227.83^{\circ}\text{C}\cdot\text{d}$ 、 $2\ 271.19^{\circ}\text{C}\cdot\text{d}$ 、 712.23 mm 、 80.02% 和 0.50 , 详细数据见表1。

2.2 我国云杉林垂直分布界限与气候因子的相关性

我国云杉林垂直分布海拔上、下限与各气候因子间显著相关($p < 0.01$, 图2A–2H)。云杉垂直分布上、下限与年平均气温、最冷月平均气温、年降水

量以及土壤水分含量之间呈正相关关系, 与最热月平均气温、 $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 积温(GDD_5)、 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 积温(GDD_0)以及干燥指数 α 之间呈负相关关系。在各气候因子中, 与云杉林垂直分布上、下限相关性最高的是最热月和最冷月的平均气温, 相关系数在 0.41 – 0.45 之间; 其次是干燥指数, 相关系数在 0.17 – 0.25 之间; 相关性最低的是年平均气温和土壤水分含量, 相关系数均小于 0.05 。

2.3 影响我国云杉林垂直分布界限的主要气候因子

在热量因子中, 除新疆云杉林、雪岭云杉林和青海云杉林最冷月平均气温的变异系数最低外, 其他云杉群系都是最热月平均气温的变异系数最低; 在水分因子中, 新疆云杉林和雪岭云杉林的年降水量的变异系数最低, 其余云杉群系的土壤水分含量的变异系数最低(附录)。

在跨越云杉群系的尺度上, 同一个气候因子的变异系数在垂直分布上下限之间没有显著差别, 说明限制云杉林分布上下限的气候因子是相同的。从图3也可以看出, 无论是上限还是下限, 最热月平均气温、 $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 积温、 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 积温、年降水量、土壤水分含量和干燥指数 α 的变异系数都比较低, 它们在云杉林分布上限和下限的变异系数分别是 0.35 和 0.33 、 0.51 和 0.44 、 0.74 和 0.61 、 0.23 和 0.28 、 0.35 和 0.34 、 0.38 和 0.45 , 说明这些气候因子是限制云杉林分布的主要气候因子。

就海拔上限处的气候因子而言, 年平均气温

表1 中国云杉林地理分布区海拔及其对应的气候因子描述性统计结果($n = 613$)

Table 1 Descriptive statistics of altitude and corresponding climatic factors in the geographical distribution area of Chinese spruce forests ($n = 613$)

海拔及其对应的气候因子 Altitude and corresponding climatic factors	平均值 Mean	标准误差 Standard error	95%置信区间 95% confidence intervals		最小值 Minimum	最大值 Maximum
			下限 Lower limit	上限 Upper limit		
			海拔 Altitude (m)	2 444.09		
年平均气温 Mean annual air temperature ($^{\circ}\text{C}$)	3.38	0.19	3.00	3.75	-9.18	20.10
最冷月平均气温 Mean air temperature of the coldest month ($^{\circ}\text{C}$)	-9.75	0.34	-10.43	-9.07	-30.51	11.52
最热月平均气温 Mean air temperature of the warmest month ($^{\circ}\text{C}$)	14.78	0.20	14.38	15.17	1.69	27.27
$\geq 5^{\circ}\text{C}$ 积温 Growing degree days on a 5°C basis ($^{\circ}\text{C}\cdot\text{d}$)	1 227.83	35.46	1 158.20	1 297.46	0.00	5 527.56
$\geq 0^{\circ}\text{C}$ 积温 Growing degree days on a 0°C basis ($^{\circ}\text{C}\cdot\text{d}$)	2 271.19	46.72	2 179.44	2 362.94	69.76	7 352.57
年降水量 Mean annual precipitation (mm)	712.23	14.52	683.71	740.75	103.65	2 050.37
土壤水分含量 Soil moisture (%)	80.02	0.83	78.40	81.64	0.00	97.83
干燥指数 Aridity index	0.50	0.01	0.49	0.52	0.00	0.90

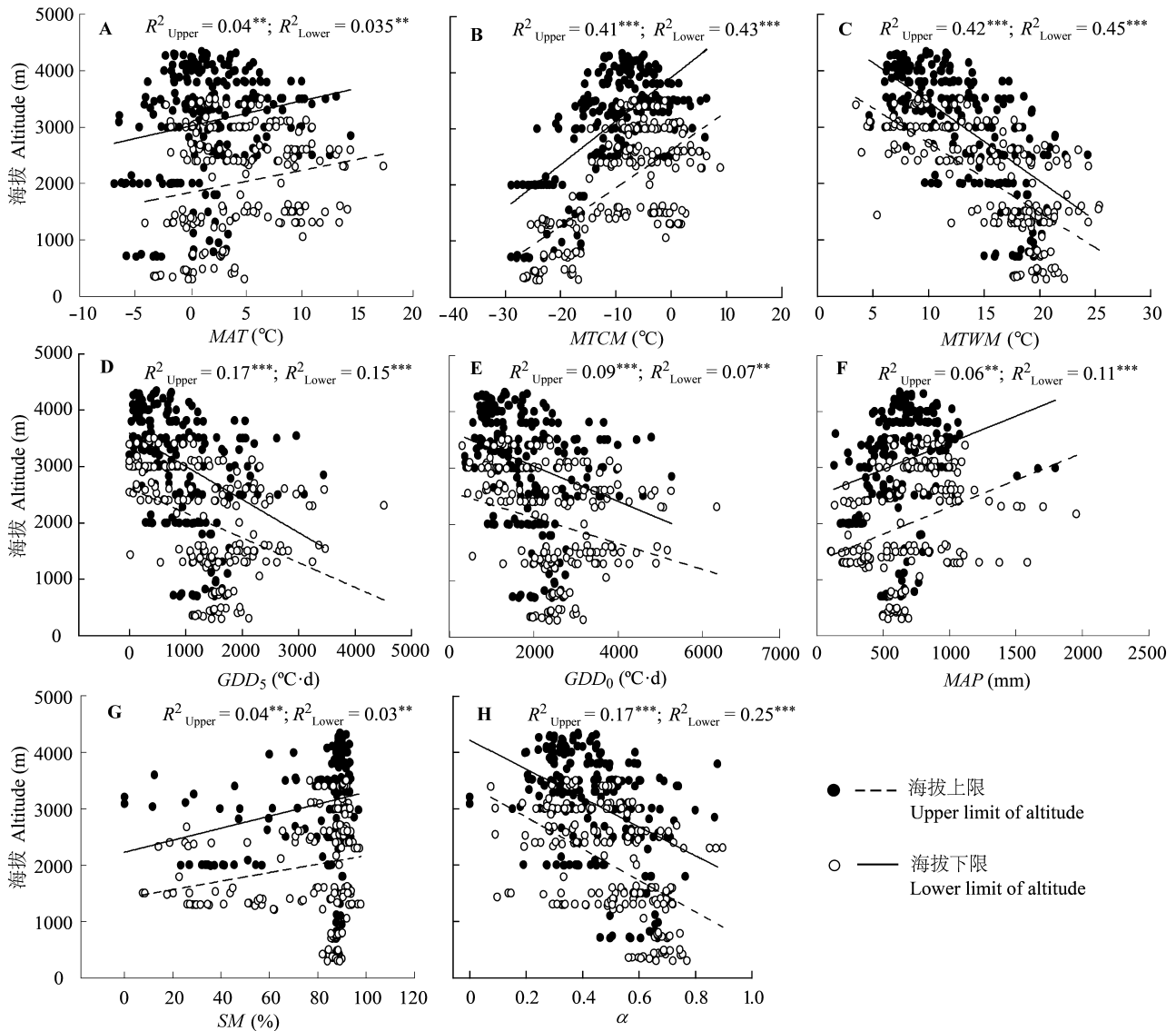


图2 中国云杉林垂直分布海拔上、下限与气候因子间的回归关系。 R^2_{Upper} 代表云杉上限分布点与海拔的决定系数; R^2_{Lower} 代表云杉下限分布点与海拔的决定系数。 ** , $p < 0.01$; *** , $p < 0.001$; α , 干燥指数; MAP, 年降水量; MAT, 年平均气温; MTCM, 最冷月平均气温; MTWM, 最热月平均气温; SM, 土壤水分含量; GDD_5 , ≥ 5 °C积温; GDD_0 , ≥ 0 °C积温。

Fig. 2 Regression relationships between the lower and upper altitudinal limits of Chinese spruce forests and climatic factors. R^2_{Upper} represent determination coefficient of spruce upper distribution point with altitude; R^2_{Lower} represent determination coefficient of spruce lower distribution point with altitude. ** , $p < 0.01$; *** , $p < 0.001$; α , aridity index; MAP, mean annual precipitation; MAT, mean annual air temperature; MTCM, mean air temperature of the coldest month; MTWM, mean air temperature of the warmest month; SM, soil moisture; GDD_5 , growing degree days on a 5 °C basis; GDD_0 , growing degree days on a 0 °C basis.

和最冷月平均气温的变异系数最大,二者显著高于最热月平均气温、 ≥ 0 °C积温、年降水量、土壤水分含量和干燥指数。此外,最冷月平均气温与年平均气温和 ≥ 5 °C积温间无显著差异,除了最冷月平均气温与年平均气温外的其他6个气候因子间亦无显著差异。就海拔下限而言,年平均气温的变异系数显著高于其他气候因子,而最冷月平均气温的变异系数

显著高于最热月平均气温、年降水量、土壤水分含量和干燥指数,但最冷月平均气温与 ≥ 5 °C和 ≥ 0 °C积温间无显著差异,除年平均气温和最冷月平均气温外的其他6个气候因子间亦无显著差异(图3)。

2.4 限制我国云杉林垂直分布海拔上下限的关键气候因子

我国云杉林垂直分布海拔上下限气候因子的

表2 中国云杉林垂直分布上下限气候因子的主成分分析

Table 2 The principal component analysis of climatic factors at upper and lower altitudinal limits of Chinese spruce forests

气候因子 Climatic factor	主分量载荷 Principal component (PC) loading value					
	分布上限 Upper distribution limit			分布下限 Lower distribution limit		
	PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3
年平均气温 Mean annual air temperature (°C)	0.89	0.31	-0.28	0.87	0.32	-0.34
最冷月平均气温 Mean temperature of the coldest month (°C)	0.51	0.74	-0.38	0.42	0.75	-0.48
最热月平均气温 Mean temperature of the warmest month (°C)	0.79	-0.56	0.12	0.79	-0.57	0.14
≥5 °C 积温 Growing degree days on a 5 °C basis (°C·d)	0.93	-0.33	-0.06	0.96	-0.25	-0.05
≥0 °C 积温 Growing degree days on a 0 °C basis (°C·d)	0.96	-0.20	-0.12	0.98	-0.12	-0.09
年降水量 Mean annual precipitation (mm)	0.47	0.75	0.12	0.25	0.88	0.15
土壤水分含量 Soil moisture (%)	0.17	0.72	0.60	0.06	0.78	0.58
干燥指数 Aridity index	0.72	-0.26	0.49	0.74	-0.08	0.62
特征值 Eigenvalue	4.24	2.26	0.87	4.06	2.46	1.12
信息量 Information amount (%)	53.02	28.22	10.90	50.77	30.81	11.06

主成分分析结果显示(表2), 第一主成分主要反映热量条件, 第二和第三主成分主要反映降水 and 最冷月气温解释的信息量, 前三个主成分对海拔上、下限气候因子累积解释的信息量中, 上限分别是53.02%、28.22%和10.9%, 下限分别是50.77%、30.81%和11.06%, 这说明热量因素是限制云杉林分布的主要因素, 而降水的作用次之。在第一主成分中, 最重要的热量因子是 ≥ 0 °C和 ≥ 5 °C积温, 其上限和下限的载荷分别是0.96和0.98、0.93和0.96; 说明热量因素中 ≥ 0 °C和 ≥ 5 °C积温是限制我国云杉林垂直分布海拔上下限的关键因子, 在第二、第三主成分中, 重要的气候因子分别是年降水量和土壤水分含量。

3 讨论和结论

我国云杉林地理分布范围内气候数据描述性统计结果, 对我国云杉林适应温凉湿润环境的生态习性进行了量化的表达。此外, 各气候因子与我国云杉林垂直分布的上下限间均具有极显著的回归关系, 但气候因子对云杉林垂直分布海拔上下限变异解释的比例以及二者间的格局在不同的气候因子间存在差异。此外, 由于气候因子本身具有垂直地带性, 所以回归关系的强弱并不能说明气候因子对云杉林垂直分布限制作用的强弱, 只能反映出二者之间关联的一个基本格局。这种格局的形成, 一方面取决于单个云杉群系的生态幅度, 另一方面也

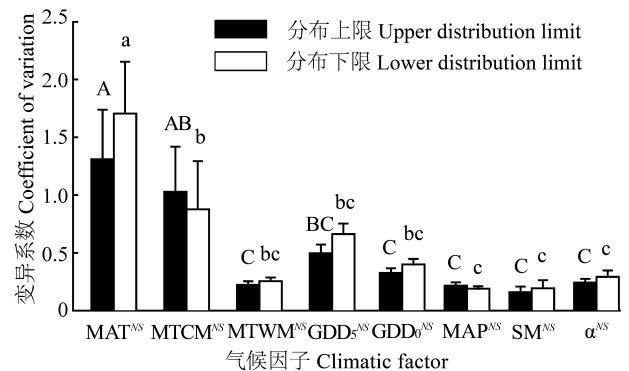


图3 中国云杉林地理分布范围内气候因子间变异系数比较。柱状图中同一个系列(上限或下限)气候因子间不含有相同字母表示二者存在显著差异($p < 0.05$); NS表示该气候因子变异系数在海拔上下限间无显著差异($p > 0.05$); α , 干燥指数; MAP, 年降水量; MAT, 年平均气温; MTCM, 最冷月平均气温; MTWM, 最热月平均气温; GDD_5 , ≥ 5 °C积温; GDD_0 , ≥ 0 °C积温; SM, 土壤水分含量。

Fig. 3 Comparison of coefficient of variation among climatic factors in the distribution range of Chinese spruce forests. Climatic factors sharing no letters of the same series (upper limit or lower limit) in the histogram indicates that the difference is significant ($p < 0.05$); NS shows no significant differences between upper and lower distribution limit ($p > 0.05$); α , aridity index; MAP, mean annual precipitation; MAT, mean annual air temperature; MTCM, mean air temperature of the coldest month; MTWM, mean air temperature of the warmest month; GDD_5 , growing degree days on a 5 °C basis; GDD_0 , growing degree days on a 0 °C basis; SM, soil moisture.

与云杉群系间的生态替代不无关联。所以本研究同时采用变异系数法和主成分分析确定影响云杉垂直分布的关键气候因子。

在一个植被类型的分布范围内, 变异幅度最小的气候因子往往与该植被的地理分布范围密切相关(Kira, 1945, 1977; 倪健, 1996; Fang & Lechowicz, 2006)。本文结果显示, 除了年平均气温和最冷月平均气温的变异系数较大外, 其他6个气候因子的变异系数均较小, 且彼此间无显著差异。主成分分析结果进一步表明, 无论是云杉分布的上限还是下限, ≥ 5 °C积温和 ≥ 0 °C积温在第一主分量都具有较高的载荷, 而年降水量和土壤水分含量在第二、三主分量具有较高的载荷。以上结果表明, 生长季累计温度(GDD_0 和 GDD_5)以及年降水量可能是影响我国云杉林分布的限制因子, 其中生长季累计温度是主导因子, 年降水量是次要因子。

最热月和最冷月平均气温对云杉林垂直分布上下限变异解释的比例最高, 但二者的线性回归的趋势却相反, 前者负相关, 后者正相关。最热月和最冷月平均气温虽然均为热量因子, 但对植物生长的意义不同。事实上, 一个植被类型在自然界的分布取决于它在特定生境条件下能否完成生活史和实现种群的自我更新。在云杉的生活史中, 最冷月平均气温表征其休眠期所经历的温度; 云杉的雌雄配子形成过程中, 小孢子母细胞减数分裂开始后便在寒冷的冬季进行休眠, 到次年温度条件适宜时才进行下一步的发育(Mergen *et al.*, 1965; 曹玉芳等, 1995; Owens *et al.*, 2001; Wu *et al.*, 2004)。此外, 云杉从受精、胚胎发育至种子成熟, 要经历长达一年以上的过程, 期间的累计热量状况对生长过程至关重要。例如, Meunier等(2007)发现黑云杉(*Picea mariana*)只有在 ≥ 5 °C积温达到一定量后(例如, GDD_5 为800–940 °C·d)才能完成种子成熟过程; Pollard和Logan (1977)发现温度对于种子萌发和云杉芽形态建成的作用最重要, 而水分和光照的作用却不很明显。前人也曾从生理学角度揭示了生长季的热量与森林界限形成间的密切关联(Ohsawa, 1990; Körner, 1998; Jobbácy & Jackson, 2000)。吴锡浩(1983)和王建(1990)曾就我国阴暗针叶林地理分布与气候因子间的关联进行了研究, 指出 ≥ 0 °C和 ≥ 5 °C积温可能是关键因子。本文基于我国云杉林垂直分布与气候因子间的统计分析, 所得出的结果支持前人研究中关于温度与云杉林地理分布格局间相关关系的论述。

云杉林垂直分布上下限代表了云杉林在垂直

环境梯度上的两个极端界限。本文的结果表明, 气候因子与云杉林垂直分布之间的关系在海拔上、下限间并无差别。事实上, 任何植物在自然界均占据一定的地理空间, 具有一定的生态幅度。云杉林垂直分布上、下限海拔之间必然有密切的关联, 在不同的区域, 其垂直分布上、下限的上升和下移具有很大的同步性, 它们与气候因子间的关系必然是相似的。根据气候因子的垂直变化规律, 下限应该是干热胁迫结果, 而上限则与冷湿/干胁迫有关。我们的结论虽然阐明了水热因子均为影响云杉林垂直分布的气候因子, 但对于云杉林, 垂直分布海拔上限和下限的形成是否受制于不同的气候因子或者其组合, 尚无足够的证据回答, 需要进一步研究。

综上所述, 各气候因子与云杉林垂直分布上下限间均具有显著的线性关系, 但回归斜率在不同的气候因子间存在差异; 影响我国云杉林垂直分布的主要气候因子是生长季节积温(GDD_0 和 GDD_5), 其次是年降水量和土壤水分含量; 气候因子与云杉林垂直分布之间的关系在海拔上、下限间表现出一致的变化趋势。

致谢 国家自然科学基金(30870398)、植被与环境变化国家重点实验室开放课题(2011kf02)和环境保护部环保公益性行业科研专项(201209028)共同资助。

参考文献

- Bergmann F (1978). The allelic distribution at an acid phosphatase locus in Norway spruce (*Picea abies*) along similar climatic gradients. *Theoretical and Applied Genetics*, 52, 57–64.
- Cao YF (曹玉芳), Xu F (许方), Yao DY (姚敦义) (1995). Tsugae plants and the development of male and female gametophyte embryogenesis. *Journal of Laiyang Agriculture College* (莱阳农学院学报), (3), 206–212. (in Chinese with English abstract)
- Chinese Vegetation Editorial Committee (《中国植被》编辑委员会) (1980). *Chinese Vegetation* (中国植被). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Committee of China Forest Compiler (《中国森林》编辑委员会) (2000). *China Forest* (中国森林). China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese)
- Fall PL (1997). Timberline fluctuations and late Quaternary paleoclimates in the Southern Rocky Mountains, Colorado. *Bulletin of the Geological Society of America*,

- 109, 1306–1320.
- Fang JY, Kyoji Y (1988). Climate and vegetation in China. I. Changes in the altitudinal lapse rate of temperature and distribution of sea level temperature. *Ecological Research*, 3, 37–51.
- Fang JY, Kyoji Y (1991). Climate and vegetation in China V. Effect of climatic factors on the upper limit of distribution of evergreen broadleaf forest. *Ecological Research*, 6, 113–125.
- Fang JY, Lechowicz MJ (2006). Climatic limits for the present distribution of beech (*Fagus L.*) species in the world. *Journal of Biogeography*, 33, 1804–1819.
- Fang JY (方精云), Li Y (李莹) (2002). Climatic factors for limiting northward distribution of eight temperate tree species in Eastern North America. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 44, 199–203. (in Chinese with English abstract)
- Haxeltine A, Prentice IC (1996). BIOME3, an equilibrium terrestrial biosphere model based on ecophysiological constraints, resource availability, and competition among plant functional types. *Global Biogeochemical Cycles*, 10, 693–709.
- Jiang XB (蒋雪彬), Li JM (李建民), Gao TY (高廷玉), Xu GS (徐桂生), She SQ (佘绍强) (2000). Spruce evolution and distribution. *Forest Investigation Design* (林业勘查设计), 113, 30–33. (in Chinese)
- Jobbácy EG, Jackson RB (2000). Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemispheres. *Global Ecology and Biogeography*, 9, 253–268.
- Kira T (1945). *A New Classification of Climate in Eastern Asia As the Basis for Agricultural Geography*. Horticultural Institute, Kyoto University, Kyoto. (in Japanese)
- Kira T (1977). A climatological interpretation of Japanese vegetation zones. In: Miyawaki A, Tüxen R eds. *Vegetation Science and Environmental Protection*. Maruzen, Tokyo. (in Japanese)
- Kirkpatrick JB, Hassall DC (1985). The vegetation and flora along an altitudinal transect through tropical forest at Mount Korobaba, Fiji. *New Zealand Journal of Botany*, 23, 33–46.
- Körner C (1998). A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115, 445–459.
- Li WH (李文华), Chou PC (周沛村) (1979). The geographical distribution of the dark coniferous forest in Eurasian continent and its modelling. *Natural Resources* (自然资源), (1), 21–34. (in Chinese)
- Li WH, Chou PC (1984). The geographical distribution of the spruce-fir forest in China and its modelling. *Mountain Research and Development*, 4, 203–212.
- Liu ZL (刘增力), Fang JY (方精云), Piao SL (朴世龙) (2002). Geographical distribution of species in genera *Abies*, *Picea* and *Larix* in China. *Acta Geographica Sinica* (地理学报), 57, 577–586. (in Chinese with English abstract)
- Mergen F, Burley J, Furnival GM (1965). Embryo and seedling development in *Picea glauca* (Moench) Voss after self-, cross-, and wind-pollination. *Silvae Genetica*, 14, 188–194. 26
- Millar CI, Robert DW (2010). Distribution and climatic relationships of the American pika (*Ochotona princeps*) in the Sierra Nevada and Western Great Basin, U.S.A.; Periglacial Landforms as Refugia in Warming Climates. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 42, 76–88.
- Ni J (倪健) (1996). Relationship between geographical distribution of *Schima superba*, its forest and climate in China. *Journal of Plant Resources and Environment* (植物资源与环境), 3, 28–34. (in Chinese with English abstract)
- Ni J, Sykes MT, Prentice IC, Cramer W (2000). Modelling the vegetation of China using the process-based equilibrium terrestrial biosphere model BIOME3. *Global Ecology and Biogeography*, 9, 463–479.
- Meunier C, Sirois L, Begin Y (2007). Climate and *Picea mariana* seed maturation relationships: a multi-scale perspective. *Ecological Monographs*, 77, 361–376.
- Ohsawa M (1990). An interpretation of latitudinal patterns of forest limits in south and east Asian mountains. *Journal of Ecology*, 78, 326–339.
- Owens JN, Johnsen Ø, Dæhlen OG, Skråppa T (2001). Potential effects of temperature on early reproductive development and progeny performance in *Picea abies* (L.) Karst. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 16, 221–237.
- Peng JF, Gou XH, Chen FH, Li JB, Liu PX, Zhang Y (2008). Altitudinal variability of climate-tree growth relationships along a consistent slope of Anyemaqen Mountains, northeastern Tibetan Plateau. *Dendrochronologia*, 26, 87–96.
- Pollard DFW, Logan KT (1977). The effects of light intensity, photoperiod, soil moisture potential, and temperature on bud morphogenesis in *Picea* species. *Canadian Journal of Forest Research*, 7, 415–421.
- Takahashi K (2003). Effects of climatic conditions on shoot elongation of alpine dwarf pine (*Pinus pumila*) at its upper and lower altitudinal limits in central Japan. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 35, 1–7.
- Tchebakova NM, Parfenova EI, Soja AJ (2010). Potential climate-induced vegetation change in Siberia in the

- Twenty-First Century. *Advances in Global Change Research*, 40, 67–82.
- Толмачев АИ (1954). *The History and Development of Dark Coniferous Taiga*. Publishing House of USSR Academy of Sciences, Moscow, Russia. (in Russian)
- 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.
- Wang J (王建) (1990). Statistical analysis of temperatures of both the upper and lower bounds of of sub-alpine dark conifer forests in China. *Scientia Geographica Sinica* (地理科学), 2, 142–149, 191. (in Chinese with English abstract)
- Woodward FI (1990). *Climate and Plant Distribution*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Wu XH (吴锡浩) (1983). Temperature research of dark coniferous forest zone. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), 28, 1451–1454. (in Chinese)
- Wu Y, Liu Q, He H, Lin B, Yin HJ (2004). Effects of light and temperature on seed germination of *Picea asperata* and *Betula albo-sinensis*. *The Journal of Applied Ecology*, 15, 2229–2232.
- Xiong Y (熊毅), Li QK (李庆逵) (1987). *Chinese Soil* (中国土壤) 2nd edn. Science Press, Beijing. 1987. (in Chinese)
- Zhang Y (张芸), Kong ZC (孔昭宸), Yan S (阎顺), Yang ZJ (杨振京), Ni J (倪健) (2006). Late Holocene northern slope of Tianshan spruce forest line changes and paleo-environment. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), 51, 1450–1458. (in Chinese)

责任编辑: 曹 敏 责任编辑: 王 威

附录 中国云杉林各群系垂直分布上、下限对应气候指标的标准偏差(SD)、平均值(mean)和变异系数(CV) 平均年降水量 土壤水分含量 干燥指数
Appendix Standard deviation (SD), mean and coefficient of variation (CV) at each spruce population upper and lower altitudinal limits of corresponding climatic factors in China

云杉群系 Spruce population	垂直分布界限 Altitudinal limit		年平均气温 Mean annual air temperature		最冷月平均气温 Mean air temperature of the coldest month		最热月平均气温 Mean air temperature of the warmest month		≥5 °C积温 Growing degree days on a 5 °C basis		≥0 °C积温 Growing degree days on a 0 °C basis		平均年降水量 Mean annual precipitation		土壤水分含量 Soil moisture		干燥指数 Aridity index							
	上 Upper	下 Lower	mean	SD	mean	SD	mean	SD	mean	SD	mean	SD	mean	SD	mean	SD	mean	SD						
	CV	CV	CV	CV	CV	CV	CV	CV	CV	CV	CV	CV	CV	CV	CV	CV	CV	CV						
红皮云杉 <i>Picea koraiensis</i>	3.13	-0.87	-3.58	5.37	-21.86	-0.25	1.43	17.90	0.08	259.63	1.243.55	0.21	348.35	2.110.19	0.17	134.27	637.45	0.21	1.39	88.53	0.02	0.06	0.60	0.11
西伯利亚云杉 <i>Picea jezoensis</i>	2.33	-3.08	-0.76	2.44	-23.91	-0.10	2.85	14.30	0.20	386.01	868.2	0.44	356.86	2.413.93	0.15	52.31	566.80	0.09	2.03	87.07	0.02	0.06	0.67	0.09
雪岭云杉 <i>Picea schrenkiana</i>	2.59	-2.08	-1.25	3.36	-17.82	-0.19	3.60	10.94	0.33	344.80	535.35	0.64	491.97	1.665.48	0.30	49.91	269.57	0.19	22.14	50.98	0.43	0.08	0.37	0.21
白杆 <i>Picea meyeri</i>	2.08	3.52	0.59	1.76	-11.93	-0.15	2.30	17.22	0.13	429.24	1.401.54	0.31	372.23	2.113.40	0.18	31.36	226.53	0.14	9.24	33.96	0.27	0.05	0.36	0.15
青杆 <i>Picea wilsonii</i>	3.57	4.28	0.83	4.04	-8.13	-0.50	4.49	15.33	0.29	789.95	1.254.11	0.63	519.18	1.268.09	0.41	103.53	316.61	0.33	31.45	38.08	0.83	0.24	0.36	0.66
青海云杉 <i>Picea crassifolia</i>	2.51	-0.72	-3.50	2.35	-13.45	-0.17	3.08	10.32	0.30	394.35	462.01	0.85	771.95	2.888.98	0.27	98.74	240.97	0.41	13.99	25.53	0.55	0.16	0.36	0.44
丽江云杉 <i>Picea likiangensis</i>	3.45	5.92	0.58	3.64	-1.91	-1.90	3.33	12.64	0.26	754.30	1.142.57	0.66	507.90	2.404.09	0.21	45.26	548.26	0.08	7.16	82.25	0.09	0.07	0.64	0.1
林芝云杉 <i>Picea likiangensis</i> var. <i>linzhiensis</i>	3.52	2.75	1.28	3.42	-4.67	-0.73	3.46	9.40	0.37	701.56	556.00	1.26	206.71	2.391.90	0.09	112.24	407.72	0.28	12.79	64.61	0.20	0.09	0.57	0.16
云杉 <i>Picea asperata</i>	2.77	3.92	0.71	2.82	-4.83	-0.58	3.44	11.89	0.29	563.12	803.76	0.70	987.04	2.303.37	0.43	184.69	614.26	0.30	9.71	84.85	0.11	0.11	0.49	0.23
川西云杉 <i>Picea likiangensis</i> var. <i>rubescens</i>	1.99	1.11	1.80	2.44	-7.69	-0.32	1.92	8.83	0.22	260.70	354.09	0.74	978.54	3.465.44	0.28	224.04	712.73	0.31	11.04	83.74	0.13	0.07	0.64	0.11
紫果云杉 <i>Picea purpurea</i>	2.24	-0.12	-19.40	3.47	-10.49	-0.33	1.65	8.92	0.19	220.41	314.95	0.70	534.42	1.227.14	0.44	92.42	470.96	0.20	15.80	82.60	0.19	0.13	0.37	0.34
油麦吊云杉 <i>Picea brachyhylla</i> var. <i>complanata</i>	3.19	6.45	0.49	4.05	-1.58	-2.56	2.58	13.43	0.19	603.75	1.237.12	0.49	738.08	2.445.10	0.30	205.37	377.76	0.54	27.65	52.28	0.53	0.13	0.42	0.31
麦吊云杉 <i>Picea brachyhylla</i>	3.91	2.18	1.79	3.28	-6.05	-0.54	4.39	10.04	0.44	693.38	570.40	1.22	1.053.55	2.383.28	0.44	148.86	790.67	0.19	6.48	86.96	0.07	0.13	0.47	0.27
鱼鳞云杉 <i>Picea jezoensis</i> var. <i>microsparpa</i>	1.14	1.76	0.65	2.30	-18.85	-0.12	0.93	19.33	0.05	178.19	1.524.18	0.12	1.261.00	2.590.56	0.49	196.22	809.73	0.24	6.61	86.19	0.08	0.16	0.48	0.33
台湾云杉 <i>Picea morrissonicola</i>	2.73	11.41	0.24	2.79	3.07	0.91	2.88	18.30	0.16	854.77	2.497.09	0.34	1.021.59	1.504.02	0.68	136.06	644.08	0.21	10.23	84.07	0.12	0.13	0.38	0.34
	2.46	-0.06	-44.44	3.19	-23.29	-0.14	1.38	19.58	0.07	281.84	1.505.39	0.19	1.116.50	1.681.78	0.66	47.52	712.76	0.07	0.89	90.05	0.01	0.16	0.36	0.43
	1.51	-0.88	-1.72	2.14	-22.44	-0.10	2.08	16.84	0.12	304.86	1.225.88	0.25	748.69	1.851.78	0.40	110.55	880.04	0.13	1.08	92.15	0.01	0.07	0.4	0.18
	3.24	4.93	0.66	3.52	-11.91	-0.30	3.25	19.42	0.17	646.96	1.837.37	0.35	1.037.41	2.055.05	0.50	299.65	855.69	0.35	25.94	82.83	0.31	0.14	0.37	0.39
	1.42	0.77	1.85	2.78	-21.14	-0.13	1.00	18.87	0.05	170.72	1.458.64	0.12	410.69	1.192.19	0.34	95.86	696.31	0.14	1.45	89.55	0.02	0.06	0.34	0.18
	3.95	8.02	0.49	6.27	-5.98	-1.05	3.13	20.55	0.15	742.86	2.203.83	0.34	715.44	1.415.08	0.51	148.45	815.82	0.18	4.18	88.95	0.05	0.12	0.36	0.32
	2.94	4.21	0.70	3.49	-9.98	-0.35	3.80	16.96	0.22	621.03	1.416.04	0.44	370.85	1.093.00	0.34	157.83	673.58	0.23	1.73	89.59	0.02	0.10	0.39	0.26
	4.36	6.46	0.67	4.36	-0.98	-4.47	4.42	12.99	0.34	860.82	1.277.24	0.67	380.38	1.352.61	0.28	189.11	792.66	0.24	1.86	90.81	0.02	0.06	0.36	0.15
	4.03	3.52	1.14	3.28	-3.48	-0.94	4.42	10.02	0.44	738.66	680.59	1.09	922.15	2.564.38	0.36	205.07	809.07	0.25	6.50	86.64	0.08	0.13	0.48	0.26
	3.48	4.49	0.78	2.69	-4.81	-0.56	5.42	13.14	0.41	811.07	1.013.14	0.80	1.086.38	3.564.53	0.30	104.38	1.045.16	0.10	9.75	86.43	0.11	0.11	0.58	0.19
	2.66	2.35	1.13	2.20	-5.94	-0.37	3.54	9.47	0.37	511.68	501.78	1.02	1.017.62	1.449.53	0.70	69.27	899.04	0.08	1.21	91.44	0.01	0.24	0.39	0.61
	2.04	1.72	1.19	3.51	-7.51	-0.47	1.65	9.93	0.17	245.78	457.12	0.54	885.95	3.327.46	0.27	283.21	929.83	0.30	4.13	91.83	0.05	0.14	0.57	0.24
	3.16	9.63	0.33	2.79	1.66	1.68	3.60	16.40	0.22	858.69	1.970.30	0.44	213.83	2.475.59	0.09	62.92	683.34	0.09	1.21	88.68	0.01	0.08	0.66	0.12
	3.01	8.76	0.34	2.44	-1.35	-1.80	3.90	18.33	0.21	656.81	1.970.86	0.33	298.36	2.538.39	0.12	61.19	591.98	0.10	1.56	87.17	0.02	0.04	0.68	0.06
	2.22	1.24	1.79	3.40	-20.93	-0.16	1.05	19.85	0.05	234.57	1.594.27	0.15	997.84	4.179.13	0.24	144.48	1.656.65	0.09	6.42	92.33	0.07	0.10	0.78	0.13
	4.77	11.84	0.40	4.87	3.40	1.43	4.80	18.90	0.25	1.406.80	2.734.99	0.51	1.663.49	4.379.11	0.38	219.29	1.619.45	0.14	4.28	93.30	0.05	0.17	0.77	0.22