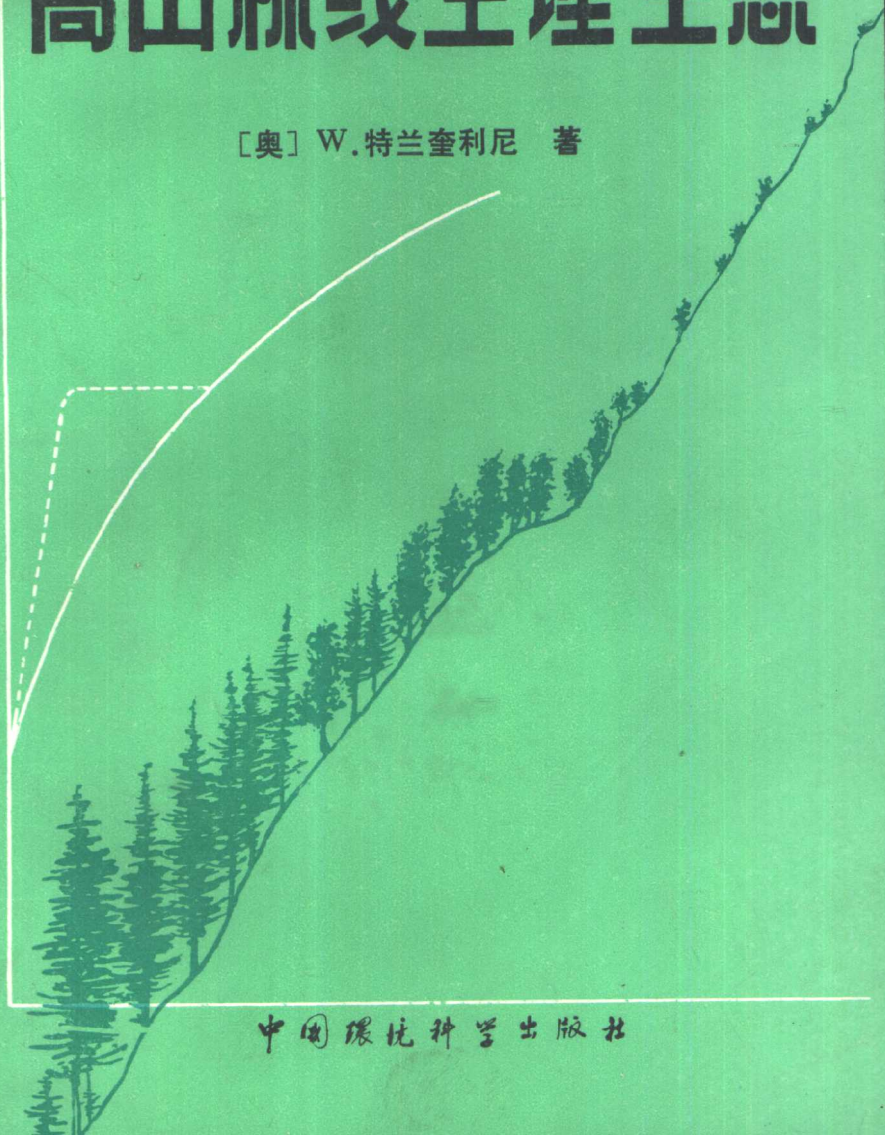


# 高山林线生理生态

[奥] W. 特兰奎利尼 著



中国环境科学出版社

68,265  
487

# 高山林线生理生态

[奥] W. 特兰奎利尼 著

李文华 廖俊国 译

中国环境科学出版社

1986

00410

## 内 容 简 介

本书是目前对高山森林生理生态研究的比较系统、全面的一本著作。作者不仅总结了前人对高山森林生长研究的成果和假设,还根据本人的研究工作,对高山带树木的生长、更新、光合作用、呼吸作用及树木生长与气候、水分和菌根的关系,进行了系统的总结和评价。

本书适合从事生态、生理、林业、环境等方面的技术人员阅读,对大专院校生物、地理、林学、农学、环境等专业的教师和学生也是一本较好的参考书。

W. Tranquillini  
Physiological Ecology  
of the Alpine Timberline  
Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York

1979

### 高山林线生理生态

[奥] W. 特兰奎利尼 著

李文华 廖俊国 译

责任编辑 于亚平

\*

中国环境科学出版社出版

北京右安门外大街201号

冶金工业出版社印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

\*

1986年12月第一版 开本: 787×1092 1/32

1986年12月第一次印刷 印张: 5 7/16

印数: 0001—4,000 字数: 126,000

统一书号: 13239·0047

定价: 1.20元

13239

## 前 言

随着人口的持续增长和旅游业的发展，欧洲阿尔卑斯山的森林对防止雪崩和土壤侵蚀的重要作用，变得越来越明显了。在人类大面积采伐的历史时期，由于人们对山地森林的防护意义认识不足，因而相当多的高海拔森林消失了。残存的森林因密度不够且过熟以致防护效用不能发挥。因此，在欧洲阿尔卑斯山及地球上其它山脉，人们正在付出相当大的努力，通过森林更新增加高海拔处森林面积，提高遭受压抑的树线的高度；利用适当的林学方法，去恢复那些残存的具有防护意义的森林，以发挥其防护效益。

为使这种重大而艰巨的工作获得成功，必须在正确的基本原则的基础上作好规划。而一个重要的先决条件，就是要收集与山地防护林带自然环境及其树种的不同生活过程有关的系统材料。野外实验技术的采用，使得人们能成功地研究不同海拔高度处林木对各种环境因子的反应及其在研究地区的适宜范围。这种生理生态的研究，能使我们了解造林树种对立地条件的要求及其天然分布极限的原因。

奥地利蒂罗尔 (Tyrol) 高山树线的多年研究，使我能发表大量有关树线林木生理生态方面的文章。我所以能涉入这一研究领域，则应归功于实验生态学的先驱者——A. 皮塞克教授。

因斯布鲁克 (Innsbruck) 亚高山森林研究所的同仁对我的工作给予了有力的支持，并提供了大量有关树线生态的资料，在编著本书时采用了这些资料。最近10年来，因斯布

鲁克大学的学生们是一批难得的助手。他们的论文为本书作出了重大的贡献。现在，把这些已发表的研究成果汇集起来编成一本专著，是一件很有意义的事情。

在欧洲，除了阿尔卑斯山以外，我还研究了其它主要山地的树线，并参观了现在正在开展的主要的树线方面的研究工作。欧洲以外山地森林上限的讨论，则主要是基于文献而加以评述。

在处理有关材料时，为阐明立地因子对林木在其上限生活的意义，我特别强调尽可能完整地描述立地条件与最重要的生活进程之间的相互联系。而且这也是可能的，因为树线处的立地条件，象其它明显的植被限界处一样，起着重要的作用，并有可能成为对植物生活进程有明显限制的因子。与此成为鲜明对照的是，生物间竞争的重要性则明显下降了。

尽管这方面的研究还有着许多空白领域，在第六章概要中，我们仍试图从大量个别的研究结果中推导出一些山地上限林木的生活带有普遍性的规律，以便能更清晰地看到林线处出现的那种密切相关的复杂结构。

这里提出的许多概念，仍属悬而未决的问题和假设。这里引出的一些情况，并不能适用于所有的地区。树线的形成也可能存在着其它的机制。对于地球上复杂而多样的山地环境和树种差异来说，我们的研究是如此薄弱，以至很难避免挂一漏万。然而，我们仍然希望此书在科学依据方面，能对欧洲阿尔卑斯山及其它温带山地防护林的更新和管理，作出有益的贡献。

我谨向W.M. 哈夫兰里克 (W.M. Havranek) 博士致以谢意。感谢他阅读了本书的初稿，并为提高本书的质量提出了许多宝贵的建议。

尤其应该感谢Dipl. Ing. J. 恩格 (J. Egger) 主席对

我数年来工作给予的大力支持，为完成此书作出了重大的贡献。

我也要对出版者的合作和满足我所提出的各种要求表示感谢。

谨以此书作为对高山生态学的先驱——A. 皮塞克教授的纪念。

W. 特兰奎利尼

于因斯布鲁克

1979年1月

# 目 录

|                                             |    |
|---------------------------------------------|----|
| 高山林木上限的基本特点                                 | 1  |
| 树线发生的原因及其实验性研究                              | 6  |
| 有关高山树线生理生态学研究的几个重要里程碑                       | 11 |
| 第一章 树线处树木的天然更新                              | 13 |
| 第一节 种子生长、种子年的频度、种子的数量和质量                    | 13 |
| 第二节 种子的散播                                   | 16 |
| 第三节 种子的成熟                                   | 18 |
| 第四节 发芽                                      | 19 |
| 第五节 无性繁殖                                    | 20 |
| 第二章 树线处树木的生长                                | 23 |
| 第一节 高生长                                     | 23 |
| 第二节 叶生长                                     | 40 |
| 第三节 直径生长                                    | 42 |
| 第四节 根系生长和菌根                                 | 47 |
| 第三章 树线处树木的干物质生产                             | 51 |
| 第一节 光合作用                                    | 52 |
| 一、树线处光合作用与外界环境的关系及其对树木获取CO <sub>2</sub> 的意义 | 53 |
| (一) 光                                       | 53 |
| (二) 温度                                      | 56 |
| (三) 风                                       | 62 |
| (四) 大气中CO <sub>2</sub> 含量                   | 65 |

|                                  |            |
|----------------------------------|------------|
| (五) 土壤温度                         | 66         |
| (六) 大气湿度和土壤湿度                    | 68         |
| 二、树线处树木净光合作用的年进程                 | 70         |
| (一) 冬雪覆盖下的欧洲五针松幼苗                | 71         |
| (二) 暴露于积雪之上的欧洲五针松                | 72         |
| (三) 欧洲落叶松                        | 73         |
| (四) 其它已发表的研究状况                   | 76         |
| 三、光合作用与海拔                        | 77         |
| 第二节 暗呼吸与海拔、林线的关系                 | 84         |
| 第三节 林线处树木的碳素平衡                   | 88         |
| 一、暗呼吸                            | 88         |
| 二、冬季呼吸                           | 89         |
| 三、根呼吸                            | 90         |
| 四、茎呼吸                            | 95         |
| 第四节 林线处净碳素获得量和生物量的增长             | 98         |
| 一、从谷地到林线干物质产量的降低                 | 98         |
| 二、林线群落交替带上的林木的初级生产量              | 101        |
| 第五节 初级生产量与氮素营养                   | 104        |
| <b>第四章 林线处树木同水分的关系</b>           | <b>106</b> |
| 第一节 夏季树木同水分的关系                   | 106        |
| 一、降雨量和土壤湿度                       | 106        |
| 二、蒸发                             | 107        |
| 三、树木的蒸腾                          | 108        |
| 四、树木的水分平衡                        | 111        |
| 第二节 冬季树木同水分的关系                   | 112        |
| <b>第五章 林线处树木对气候的抵抗力及气候对树木的危害</b> | <b>118</b> |
| 第一节 寒害                           | 120        |

|                                 |                   |     |
|---------------------------------|-------------------|-----|
| 第二节                             | 紫外辐射和高强辐射危害·····  | 123 |
| 第三节                             | 热害·····           | 125 |
| 第四节                             | 机械危害·····         | 128 |
| 一、风·····                        |                   | 128 |
| 二、雪·····                        |                   | 130 |
| 第五节                             | 冬季干旱或“冻旱”的危害····· | 131 |
| 一、干旱的发展·····                    |                   | 131 |
| 二、干旱危害的原因·····                  |                   | 135 |
| 三、米凯利斯 (Michaelis) 假设的实验依据····· |                   | 138 |
| 四、树线处动态过程的分析·····               |                   | 140 |
| 第六章                             | 概要·····           | 143 |
| 第一节                             | 碳素平衡·····         | 143 |
| 第二节                             | 发育阶段的状况·····      | 145 |
| 第三节                             | 气候的阻力·····        | 148 |
| 参考文献                            | ·····             | 150 |
| 汉拉生物学名索引                        | ·····             | 163 |

## 高山林木上限的基本特点

地球上许多地方都存在着限制森林分布的天然障碍。这些障碍，在亚寒带地区可能是低温，在亚热带地区可能是干旱，在温带地区可能是极端不利的土壤条件（如盐碱地或湿地），而在海岸和孤立的山顶上，则可能是由于强风所造成的〔艾伦堡 (Ellenberg), 1966〕。

显然，最显著的植被界限，是当山体达到一定高度时出现的森林上限〔赫姆斯 (Hermes), 1955〕。林木分布上限的形式可以是多种多样的。有的地方森林可以直到其分布的最高处仍保持郁闭状态，然后突然消失，并以一条截然的界限与高山带相接壤。但它也可能是逐渐解体的，即从密闭而高大的森林过渡到孤立的树木，最后变为矮曲的林木，从而出现了一条宽阔的过渡带。在这种情况下，就必须区别林线、树线和矮林灌丛的界限〔特兰奎利尼 (Tranguillini), 1976〕。在郁闭林分以上，树木为生存而奋争的这一地带就叫群落交替带。这种情况可从树木上限处由于伤害引起各种不同程度的残缺矮曲树形得到证明。在英文的文献中，这个森林或树线的过渡地带，包括树木和矮林灌丛的界限，称之为矮林灌丛带 (krumholz zone) 见图61所示。

在没有人类干预的自然条件下，树线是否存在上述两种不同类型，即究竟存在不存在过渡带的问题，至今仍有不同的意见〔普莱斯奈克 (Plesnik), 1971〕。在这两种不同的理论〔施罗特 (Schröter), 1926, 40页〕中，一种认为树木逐渐疏开是由于随着海拔的增高，树木生长和生活的条

件恶化所造成的。孤立的树木比郁闭的森林中可接受较多的光和热，籍以保证较高的生产量，且能生存在比森林更高的海拔处〔弗兰克豪泽 (Frankhauser), 1901〕。树木在孤立的状态下生活受到寒冷的威胁，在更高的山坡上生活导致生长更加受阻，形成矮林灌丛。因此，一个宽阔的过渡带应是自然的原生现象。

另一种理论则认为，在能生长孤立木的地方，也应该能出现郁闭的森林〔沙尔费特 (Scharfetter), 1918〕。只要土壤和地形允许，森林就能保持一种郁闭的状态，直到其最高的限界，并与高山草地间形成一条明显的边界〔艾伦伯格, 1966; 希克特尔 (Schiechtel), 1966〕。一个完全郁闭的森林可以为林木的存在创造更为有利的小气候。这种改善了的气候条件不同于空旷草地的极端气候。在林线以上没有林冠庇护的幼树更新很快就受到限制。因此，原生的过渡带应该是很窄的 (图 1)。

第二种论点的支持者们认为，林冠的逐渐疏开和较宽的树线过渡带是由于前人破坏影响 (火烧、放牧和采伐) 的次生现象。因此，今日的树线显然没有达到气候条件所能允许的高度 (希克特尔, 1966)。如果这样的人为影响所造成的树线不再遭到干扰的话，那么森林将很快地重新向上延伸〔迈耶 (Mayer), 1976〕。但在森林遭到破坏的山坡上，极端的气候条件对幼树将带来严重的威胁 (图 2)。然而最终这种次生的过渡带还是要变成郁闭森林的，同时还会重新建立起天然的明显的森林界限。

当我们纵观地球上其它地方的森林上限时，则能对解释欧洲阿尔卑斯山的不同观点提供了一个新的侧面〔沃德尔 (Wardle), 1974〕。这样就会很容易地看出，这种植被外貌的多样性是由于不同树种对立地条件有不同的要求而造成

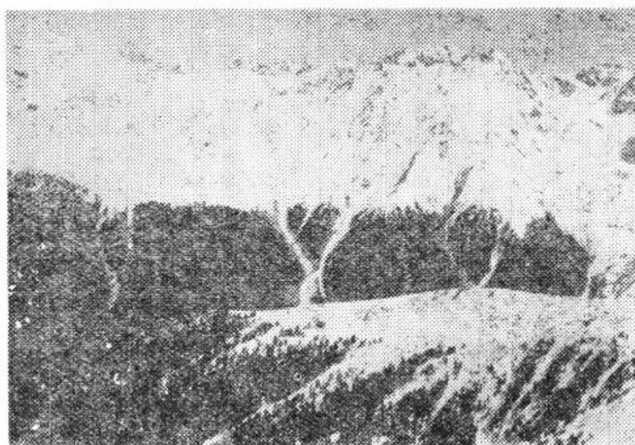


图1. 拉都琴塔 (Radurscheltal) (奥地利蒂罗尔) 海拔 2100~2200m 处大部分为欧洲五针松 (*Pinus cembra*) 纯林, 几乎没有受人类影响的天然林线。密集的林分表明近限界处很少疏开的孤立木, 而形成了一条清晰的界线。由于林地使用的形式和树木运输的困难, 在很大程度上使此地带森林的利用受到限制

的。并不是所有的树种对类似的气候条件的限制都有同样的反应。例如, 在美国科罗拉多州的落矶山, 匍伏的恩氏云杉 (*Picea engelmanni*) 和落矶山冷杉 (*Abies lasiocarpa*) 灌丛中生长着直立、具有乔木树型的柔松 (*Pinus flexilis*) 和刺果松 (*Pinus aristata*) , 这是由于后者能抵抗冬季干旱 (沃德尔, 1965) 。具有不同生态学特性的树种有可能形成双重林线。在美国西北部大盆地中, 单叶松 (*Pinus monophylla*) 在 2250~2400m 形成树线。在此海拔以上, 柔松和刺果松的上限则可达到 3450m [沃德尔, 1965; 安德列特 (Andreet) 等, 1965] 。总之, 在树木上限附近, 耐荫树种倾向于形成明显的树线, 而喜光树种则倾向于在林线附近形成疏开的林分, 并具有很宽的过渡带 [沃尔特 (Walter), 1968, 478 页]。

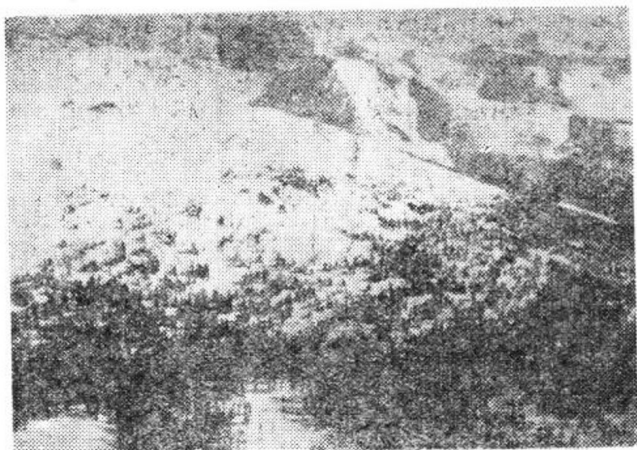


图2. 维加塔 (Viggartal) 地区 (奥地利蒂罗尔) 海拔1900m处的挪威云杉 (*Picea abies*)、欧洲落叶松 (*Larix decidua*) 和欧洲五针松的人类地理树线。高海拔的森林很可能在中世纪为提供矿柱材而进行过采伐, 从而使欧洲五针松林带遭到破坏。其后几个世纪以来, 森林又向山坡上延伸, 在森林之上形成一条宽阔的过渡地带 (Kampfzone)。树木限界位于海拔 2100m, 灌丛矮林限界达到海拔2200m [斯特恩 (Stern), 1966]

也应记住, 地球各处森林上限的环境条件是不一致的, 这也能造成在林木上限处的林分外貌上的区别。在落矶山的某些地方, 森林几乎没有受到人为干扰, 常能发现森林以上有很宽的过渡带 [夏普 (Sharpe), 1968]。沃尔特 (1971至1972) 也曾记载过在北美太平洋山脉的东坡, 一个完全没有受到破坏的地区, 天然森林并不形成明显的上限。代之出现的是一团镶嵌分布的树丛, 其高度随着海拔增高而逐渐降低。出现这种情形的原因是因为雪的分布不均匀所致, 树木只能生长在地形隆起的地方。在这种地形上, 雪融化得较早, 而在洼地, 由于无雪覆被的时间过于短促, 以致使树木生长受到限制。

在热带山地, 气候对树木上限处植被外貌的影响特别明

显。因为在那里，几乎没有季节变化，但日变化的变动幅度则很明显。例如，那里没有冬天，缺乏雪的覆被，只有热量不足限制着森林的分布，从而使热带林线出现多种多样的特征。在有些情况下，随着海拔增高，树木变矮，植被通过灌木逐渐向高草过渡。在这种情况下，要给林木上限下一个准确的定义是非常困难的〔特罗尔 (Troll), 1966, 1973〕。

## 树线发生的原因及其实验性研究

虽然不同树种出现上限的原因不尽相同，影响林木分布的因素也有局部的差异，但归根结底，树木上限还是因随海拔升高而增加了的不利的热量平衡所造成的。在气候有季节性变化的地区，寒冷就会延长霜冻期，缩短植物生长的无霜期。此外，无论树木如何抗寒，其生长发育都要有一定的生长时期，否则就无法完成其生活周期，这一原则，同样适用于极地的树线。在热带，没有限制生命活动的漫长冬天，但却受到夜晚霜冻对生长的制约（特罗尔，1966）。

一些基础性的研究说明，热量平衡对森林的分布界限有很大的影响。在山谷中，树线在阳坡分布得比阴坡高〔施罗特，1926，29页〕，科斯特勒（Köstler）和迈耶，1970〕。在沟谷的顶部，由于冷气流向下汇集，特别是在有冰川存在时〔弗里德尔（Friedel），1967〕，树线下降（谷顶现象，沙尔费特，1938）。这种作用也影响到温暖的中坡地带，其范围自下而上逐渐变窄〔博姆（Böhm），1969；霍尔特迈耶（Holtmeier），1974〕。来自冰穴的寒冷空气的存在，使空气局部变冷，减少了高海拔常见的地带性植被的出现，导致云杉不能健康发育〔弗雷尔（Furrer），1966〕。冷空气集聚在盆地，导致垂直植被带的倒置，由于寒冷而在较低的地方形成树线。东阿尔卑斯山的凹地草甸〔盖姆斯（Gams），1935〕和果里威亚（Görz）附近特诺瓦那（Ternovaner）森林的凹地草甸〔彻马克（Tschermak），1950，12页〕就是这方面的很好例证。关于树线倒置的其它例子，在沃德尔

(1971) 的著作中已有论述。

林木上限的高度，也有从山体外围向其大陆性较强的中央部分山脉逐渐升高的情况。这是因为中央部分夏季较温暖〔布罗克曼-杰罗希 (Brockmann-Jerosch), 1919〕。温度对林线海拔高度的压倒一切的影响，没有什么能比林线海拔高度从极地向亚热带逐渐升高更有说服力了〔多布迈尔 (Daubenmire), 1954; 赫姆斯, 1955; 艾伦伯格, 1966〕。

在过去的文献中把林线的位置与一定的等温线进行比较，并指出：生长季节的温度对于确定森林上限具有重要的作用。7月份平均气温为 $10^{\circ}\text{C}$ 的等温线与高山和极地树线的界限相当一致。由此，人们可以推导出一个大略的规律，即只有当7月份气温超过 $10^{\circ}\text{C}$ 时，树木才有可能生长。另一个更接近实际的指标，可能是林木上限与生长季中平均最高温

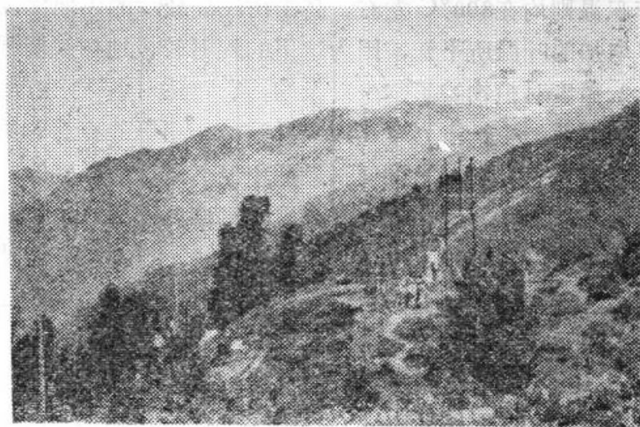


图3. 奥地利联邦森林科研所树线野外实验站 (亚高山林业室)，地处于蒂罗尔古格勒塔 (Gurglertal)。实验地和具有仪器装备的主要实验站就设在2070m欧洲五针松的树线稍向上处。附加的两个实验点，一个在下面的郁闭森林中，另一个在主要实验站的树木分界线之上。本实验站自1953年开始，进行气象、土壤、林业和生理方面的研究。直至1972年，仍在继续进行这方面的工作

度为 $11.1^{\circ}\text{C}$ 相吻合，即在各地的树木上限处，夏季中午时的气温都差不多。

但是，这样的气温等值线难以准确地确定树线，同时也不能对林木上限出现的原因给予满意的解释。这是由于：

1. 用来比较的气象资料，大部分来源于远离林线的气象台站。由于不能准确地测定温度随海拔增高的递减率而影响其精确度。气温是在气象百叶箱中测定的，这种温度与植物体的温度，尤其是山地植物体的温度有一定的偏差〔特兰奎利尼和特纳(Turner), 1961〕。由达维塔杰(Davitaja)和梅尼克(Melnik) (1962) 计算日均温大于 $10^{\circ}\text{C}$ 的年积温，就是这方面的教训之一。例如，极地树线处的这种年积温为 $600\sim 700^{\circ}\text{C}$ ，而高山林线处为 $200\sim 300^{\circ}\text{C}$ 。但是，如果以叶温为基础，则无论极地或高山树线处，其叶面温度 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的年积温则均在 $800^{\circ}\text{C}$ 左右。高山树线处较冷的山地温度被明显增加的叶温所平衡，因为这里的辐射较极地树线要强。

2. 温度对植物的影响是复杂的。它包括对各种生理过程，如发芽、生长、光合作用以及呼吸作用等的直接影响。而这些过程可有不同的最低、最适和最高温度。温度改变着植物的生理条件，同时也影响到植物对温度的反应。过高和过低的温度最终会导致炙热和霜冻的危害，严重时甚至使植物死亡。温度与决定植物生存的生理过程之间的关系是如此复杂，很难用一个简单的温度平均数加以说明。

3. 温度并非是作用于树木生活的唯一因子。关于树线的成因，有着各种各样的综述〔马雷克(Marek), 1910; 施罗特, 1926; 多布迈尔, 1954; 赫姆斯, 1955; 贝格(Baig), 1972〕。辐射、温度和风等因子的局部变化，都要影响到温度这一主导作用，并导致与等温线的偏离。

基于上述考虑，我们得出一条结论：在探讨森林上限形