

 Springer

《高山植物功能生态学》姊妹篇

100多幅彩色插图展示世界各地高山树线
多学科方法探索树木生长上限的森林格局、树木形态学、解剖学和气候学等主题

高山树线

全球高海拔树木
生长上限的功能生态学

[瑞士] Christian Körner 著

吴宁 石培礼 易绍良 王金牛 译

 中国工信出版集团 电子工业出版社
PUBLISHING HOUSE OF ELECTRONICS INDUSTRY
<http://www.phei.com.cn>

高山树线

全球高海拔树木生长上限的功能生态学

[瑞士] Christian Körner 著

吴宁 石培礼 易绍良 王金牛 译

电子工业出版社

Publishing House of Electronics Industry

北京 · BEIJING

内 容 简 介

高山树线标志着树木生长的低温极限，广泛存在于世界范围的山地之间。作为《高山植物功能生态学》的姊妹篇，Christian Körner对从赤道到亚北极的树线分布现象进行了全球性综合分析，并基于树木生物学对此进行了功能解释。本书采用多学科方法探索了树木生长上限的森林格局、树木形态学、解剖学和气候学等主题，并在此基础上对树线位置的模型模拟、种群繁殖过程、发育、物候和进化等进行了阐述，归纳总结了树木生长过程中碳、水分和养分关系的生理学及胁迫生理学方面的证据，最后以树线历史（古生态学）和全球变化对现在和未来树线影响的分析结尾。书中有100多幅插图，其中大多数是彩色的，展示了世界各地的高山树线，书中还以图表和表格的形式为读者提供了丰富的科学信息。

本书适用于高等院校和科研单位的研究生、高年级本科生和相关科研人员，可作为生态学、林业、植物学、生物学、全球气候变化等领域的教材或参考书。

Translation from English language edition:

Alpine Treelines

by Christian Körner

Copyright © 2012 Springer Basel

Springer Basel is a part of Springer Science+Business Media

All Rights Reserved

本书简体中文专有翻译出版权由Springer Science+Business Media 授予电子工业出版社。专有出版权受法律保护。

版权贸易合同登记号 图字：01-2014-8169

图书在版编目（CIP）数据

高山树线：全球高海拔树木生长上限的功能生态学 / （瑞士）克里斯汀·科勒著；吴宁等译。

—北京：电子工业出版社，2017.7

书名原文：Alpine Treelines: Functional Ecology of the Global High Elevation Tree Limits

ISBN 978-7-121-32089-7

I. ①高… II. ①克… ②吴… III. ①森林生态学 IV. ①S718.59

中国版本图书馆CIP数据核字（2017）第154067号

责任编辑：李 敏

印 刷：北京捷迅佳彩印刷有限公司

装 订：北京捷迅佳彩印刷有限公司

出版发行：电子工业出版社

北京市海淀区万寿路173信箱 邮编 100036

开 本：720×1 000 1/16 印张：20 字数：448千字

版 次：2017年7月第1版

印 次：2017年7月第1次印刷

定 价：128.00元

凡所购买电子工业出版社图书有缺损问题，请向购买书店调换。若书店售缺，请与本社发行部联系，联系及购电话：（010）88254888，88258888。

质量投诉请发邮件至zlts@phei.com.cn，盗版侵权举报请发邮件至dbqq@phei.com.cn。

本书咨询联系方式：010-88254753或limin@phei.com.cn。

作者简介



科勒博士
(Christian Körner)

科勒博士 (Christian Körner)，1949年生于奥地利萨尔茨堡，在奥地利因斯布鲁克大学获得博士学位，1989年起任瑞士巴塞尔大学植物研究所终身教授，是国际著名的高山生态学/植物学家。他发表过300多篇关于植物与环境关系的学术论文和20多本学术专著。同时，他终身致力于基础植物学的教学工作，诲人不倦，除在巴塞尔大学执教外，还每年在哈佛大学和麻省理工学院为本科生上课。1999年斯普林格出版社 (Springer Verlag) 出版了科勒博士里程碑式的著作《高山植物功能生态学》，2003年第二版，2008年中文版在中国由科学出版社出版发行。2011年其姊妹篇《高山树线——全球高海拔树木生长上限的功能生态学》再次由斯普林格出版社 (Springer Verlag) 出版。

译者



本书译者，从左到右分别为石培礼、吴宁、易绍良、王金牛

中国高山树线展示



青藏高原东缘海子山高山树线交错带景观，图中所示为鳞皮冷杉 (*Abies squamata* Mast) 林线、灌丛交错分布及上部的高寒草甸



四川西部稻城县亚丁自然保护区洛绒牛场的四川红杉树线交错带景观，图中所示为四川红杉 (*Larix mastersiana* Rehd. et Wils.) 群落



| 中文版序言 |

山地就是大自然的一个“实验室”。在很短的空间距离内，我们就能够从亚热带来到极地世界，之间非常狭窄的植被地带展现出不断更替的梯度变化。这样的空间梯度完美地展示了植物与气候之间的相互作用关系。无论纬度如何变化，我们都能在没有受到人为干扰的山地森林上部边缘地带惊奇地发现全球一致的温度阈值，它导致植被从森林过渡到高山草甸。在大约 20 年前，当我撰写《高山植物生命》(中文版为《高山植物功能生态学》，科学出版社，2009)一书时，我不得不解释高山生命带的下限意味着什么，其实按定义来说就是山地森林的自然分布上限。那时，我注意到由于研究者工作地区的不同，常常导致文献中的解释出现许多不一致的地方，甚至是矛盾的。这就使我意识到需要从全球的视角对这一现象进行阐释。由于全球唯一一致的驱动因子是气候在海拔高度上的变化，所以要解释这一现象就需要将环境中的共性与一个局部区域表现出来的个性因素区别开来。在过去的 20 年间，我始终试图从生物学角度阐释树线现象，从树木缺失的局部原因中严格鉴别出与气候有关的自然因素，以便排除诸如火灾、伐木、滑坡和放牧等诸多外界干扰因素的作用。本书就是基于此观点的研究成果。

在过去的 15 年间，我有机会数次与中国的学者们一起在中国的崇山峻岭间开展合作研究。这使得我们有机会在从未涉及过的地区和物种上检验树线理论，一系列非常令人鼓舞的研究成果都被编入了该书之中。我对中国山地的险峻奇伟印象深刻。在这种地形上，村落、道路和桥梁及其他基础设施（如电缆及各种大坝、管线）环绕着山坡，仿佛形成了一道新的防护铠甲。但请别忘记了，对于山地来说其实没有什么比原始森林更好的防护层了，它可以保护山地免遭

土壤侵蚀的破坏，甚至在很高的海拔高度上也能发挥作用。因此，了解高海拔树木的生活对于了解高海拔森林的稳定性是十分重要的，这对于山脚下低海拔地区的安全也是至关重要的。

在我撰写此书时，我在每一章开始时都力图让读者能够身临其境地去体验曾经有过的一些野外经历。因此，本书对于寒冷气候条件下树木和森林生态学的介绍也是很实用的。本书的目的在于从功能上理解树线，而非仅仅局限于现象的描述。与《高山植物功能生态学》一书不同，本书超越了生物气候学和生理生态学的范畴，囊括了种群生物学、繁殖生物学和进化等相关知识内容。因此，本书也可以作为那些对森林生物学和生态学感兴趣的广大读者的阅读资料。中国拥有世界上分布最高的森林，覆盖着广袤的山野，险峻的海拔梯度变化也为科学研究提供了绝佳的机遇。我非常感谢吴宁教授和他的团队能将该书翻译成中文，从而服务于更广大的读者。我希望本书可以帮助中国的研究者们，从而加深他们对于全球高海拔树线的理解。

Christian Körner

2014年秋于瑞士巴塞尔



| 译者序 |

在时光的荏苒中，距离上次给科勒（Christian Körner）教授的专著《高山植物功能生态学》（科学出版社，2009）写译者序（于2007年）已经过去近十年了。在这近十年的时间里我们中国经历了怎样的飞速变化呢？除了举世瞩目的经济腾飞外，中国还经历了汶川地震、北京奥运、上海世博、马航失联、“一带一路”崛起及股市和房市的过山车。不仅如此，我们的书桌也在炫目的变化与焦躁不安中晃动，在不同的空间中位移，在创新与坚守、创业与传承、顶天还是立地的选择中，游弋着我们的焦点，在外在需求与内心渴望中跌宕。反观欧洲阿尔卑斯山下的科勒教授，却始终淡定而潜心于他的高山生态学。继那本对学界影响深远的《高山植物功能生态学》之后，他又于2012年再推力作，由Springer出版社出版了其姊妹篇《高山树线——全球高海拔树木生长上限的功能生态学》。不变的是心境，变化的是世界！

新书出版后我及时得到了《高山树线——全球高海拔树木生长上限的功能生态学》的电子版，这是与前书不同之处，也从一个侧面反映了过去10年世界的变化，我们已经步入了数字化的网络时代。随着世界的扁平化及中国青年一代学子的国际化，似乎再翻译此书的必要性已经大不如前。加之自己在各国间的飘忽不定，专心致志于此书的翻译似乎也需要更大的决心与定力。感谢朋友们的不断激励及众多学子的诉求，让我终于下决心再次将科勒教授的著作呈现给广大的中国读者，特别是那些对于西部高山生态学有特别爱好的青年学者，希望并相信该书在今后相当长的时期内都能成为青年学子们的经典参考书。

当我手敲键盘将这一决定告诉科勒教授时，他正在动身去高加索的路上，并以一种欣喜的态度表现出对中国同行特别是青年学者贯有的期许和鼓励，欣然允诺为译著作序。我坐在加德满都的窗前，凝望天边一线的喜马拉雅雪峰，阅读着科勒教授以一种全球的视野高屋建瓴地论述那雪线之下的条条树线时，我真正感受到了旋转尘世中的净土、为往圣继绝学的执着，以及凝视未来时那种不为凡尘所撼动的坚定。

“你可以到朗塘国家公园去，这个季节树线附近的杜鹃正是烂漫遍野。”2014年初夏，当我与科勒教授商谈完翻译之事后，他依然忘不了树线，鼓励我能从加德满都去喜马拉雅的深处看一下，从大自然中感受树线的魅力，这也许就是他借此书传递给我们的魅力，一种对科学的热爱与坚持。2015年1月，在印度德拉敦（Dehradun）的一次国际山地林业研讨会上，我与科勒教授再次相遇，这使得我们能就翻译中的一些细节问题进行充分的讨论。他也再次表达了对于喜马拉雅地区进行高山研究的期许，因为这里毕竟有着世界上最高的林线和最丰富的高山生物多样性，而基础工作和长期监测又是那样奇缺。科勒教授的学术风格总是简约的，这在阅读本书时可以体会出来。与当前许多青年学者不同，他总是能从复杂纷繁的自然现象中发现根本性的、规律性的科学问题，并用最简单的方式表述出来，甚至所采用的研究方法和仪器设备都是那么简单明了，这是多数读者阅读本书后的感叹，也是最应该从大师那里学习的地方。生态学研究是从大自然中发现普适性规律，而非玩弄技巧把简单的现象复杂化。

本书的翻译工作是由石培礼博士、易绍良博士、王金牛博士与我本人共同完成的。每个人负责3章的最初翻译工作，然后由我负责全书的校对，其中易绍良博士还协助校对了第11章。石培礼博士在北京与出版社之间的联系和协调是至关重要的，他在本书的后期制作中付出了大量精力。易绍良博士和王金牛博士除了翻译工作之外，还分担了许多繁杂的编校和资料整理工作，从而保证了从翻译到校对过程的准确与及时。

本书的翻译出版得到了国家自然科学基金 NSFC-ICIMOD 国际合作与交流

项目 (No.41661144045) 的资助; 翻译工作得到了国际山地综合发展中心 (ICIMOD)、中国科学院地理科学与资源研究所和中国科学院成都生物研究所的大力支持; 在翻译过程中, 许多家人、友人和同事也给予了极大的关心与鼓励, 在此一并致谢!

中文版中对于参考文献的作译者均采用了原文, 多数小地名也使用了原文, 这些都是为了让读者能够更方便地查找原文出处。一些关键的名词术语或在原著的关键词索引中出现的名词, 也都进行了标注。在原书中所有的植物学名均予以保留, 如果没有合适的中文种名对应, 则翻译到属名。这些都是为了使中文版能够更准确地传达原著的本意。由于翻译者的学识和能力所限, 本书所涉及的领域又是如此之广, 其中不当和错误之处在所难免。为此, 我们竭诚希望各位读者能够提出批评指正意见。

吴 宁

2016年4月16日

于加德满都



| 前言 |

这是一本关于树木的书，是关于那些一人多高的直立木本植物——它们在大量其他植物能生长的寒冷气候条件下却无法生长的书。那么，是什么使得这些树木有别于其他植物呢？是什么使得它们在高海拔地区形成一个明显的界限，从而在远处看起来就像山区水库的湖岸线呢？本书试图从这种“远观”的视角，对这种全球性的现象进行生物学解释。

要理解一个全球性的现象，其理论的发展不能依赖区域性的特殊现象，如某些特定类群的出现，或某种特有的气候现象（如降雪或季节性），也不能被一些无所不在的假象所干扰蒙蔽。我们的任务是要阐明山区树木生长的全球性低温极限与某些重要的生物学原理之间的关联性。各种各样与树木特定气候边界相关的区域性重要控制因素，如动物采食、基质缺乏、火灾、雪崩、滑坡、风暴等，可以通过更多的区域水平上的论著来加以阐述。

科学的进步源于对理论的深化和从特殊性到普适性的提升。一旦一个学科领域已经有上百年数据的收集和整理，就需要拨开迷雾对这些数据的特性和共性之间的关系进行考量。与其他领域一样，树线的研究中历来存在着诸多偏颇，有地理学和系统发育方面的，也有数据采集本身的。

因为大多数数据来自寒温带针叶林，任何形式的性状、响应、生长条件的描述都必然反映出相关知识基础的某些不足，从而阻碍了对假设的检验和理论的抽象。我写这本书的目的就是试图克服这些偏颇，推动对所见分布格局的生物学理解，从而超越北半球温带地区的视野局限。然而，读者会注意到，有时这是很困难的，因为除了寒温带树线之外，其他地区的数据都相当匮乏。

对树线生物学进行综合性阐释的愿望基于我 20 世纪 90 年代后期的著作《高山植物功能生态学》的第 7 章（Springer 出版社，1999 年第一版，2003 年

第二版)。我当时发现要对高山生命带的下限(树线)进行功能性解释是非常困难的,但自我开始写这本书的时候,很多新的研究已经浮出水面,特别是在过去的6年间开始集中涌现。

凡从事这样一个漫长而曲折任务的人都会理解,要让所有的章节都能跟上最新的参考文献是很困难的,我想我也不例外。我所能引用的文献其截止日期设定为2011年5月1日。然而,本书并不想对文献进行一个浩繁而详尽的综述,而只是想陈述一些观点,一些有许多实例支撑而无时限的观点。

本书之所以能面世源于很多人的帮助。在成文的最后阶段,承蒙巴塞尔大学给予我带薪休假的机会,我家人的支持让我可以在远离尘嚣的僻静之所去独立写作,出版商(A. Schlitzberger)也在不断地鼓励我,我在巴塞尔大学植物研究所的同事提供了诸多实质性的帮助。Susanna Riedl负责了所有插图工作,她把我的建议、草图、各种形式与质量的老式影印件和图件转化成连贯而视觉清晰的图版;此外,她还管理着我的照片集,在文献检索方面也给予了我莫大的帮助。Jens Paulsen处理和分析了这些年山地气候学的庞大数据库,第4章和第5章主要就是基于这些数据。Günter Hoch是我切磋科学问题的伙伴,他极大地推动了这一领域的发展,并对第11章的完成做出了贡献。Erika Hiltbrunner对大部分文稿进行了批评指正,还有许多同事对某些章节提出了意见,或提供了未发表的数据和照片,他们是M. Bernoulli、S. Burkhard、F. Cohen、P. Fonti、K. Green、F. Hagedorn、A. Hemp、E. Hiltbrunner、G. Hoch、B. Holmgren、A. Lenz、S. Leuzinger、A. Lotter、N. Marinos、A. Mark、S. Mayr、A.C. Medeiros、G. Neuner、J. Paulsen、F. Rada、M.D. Rafiqpoor、C. Rixen、D. Sarris、L. Schüller、F. Schweingruber、R. Sharma、石培礼、R. Siegwolf和W. Tinner。Urs Weber帮助最终成文。出版商做了大量的工作,使本书能以《高山植物功能生态学》姊妹篇的形式出版,并允许使用大量的彩色印刷。非常感谢他们的帮助!

Christian Körner

2012年1月于巴塞尔



| 目 录 |

第 1 章 高海拔树线	1
1.1 任务	1
1.2 前人的工作	5
第 2 章 定义与惯用术语	13
2.1 生活型“树”	13
2.2 线与过渡带	16
2.3 限制、胁迫与干扰	18
2.4 垂直高度及相关环境驱动因子	20
2.5 树线的命名	23
第 3 章 树线的格局	26
3.1 树线的分类群	26
3.2 山巅效应与树线抑制	29
3.3 山体隆升效应	31
3.4 树线的海拔高度	33
3.5 时间的本质	37
3.6 树线附近的森林结构	38
第 4 章 树线的气候	42
4.1 树线气候学的特殊性	42
4.2 定义树线温度状况的标准	44
4.3 不同生物气候区的树线温度	50

4.4	苗床和树木枝条的温度	65
4.5	森林整体的温度	69
第 5 章	基于树线海拔高度的全球山地统计	73
5.1	山地的地统计学	74
5.2	海拔地带	76
5.3	全球树线交错带	78
第 6 章	树线树木的结构与生长特征	81
6.1	叶片特性	81
6.2	木材性状	92
6.3	树皮特性	99
6.4	根部特点	100
6.5	树的形态	103
6.6	树线树木的干物质分配	106
第 7 章	生长与发育	111
7.1	树线附近的树木生长	113
7.2	树线处的木质部形成	120
7.3	根部生长	133
7.4	树线的物候	135
第 8 章	树线生命的进化调整	139
8.1	系统发育的选择	140
8.2	生长发育的基因型响应	141
8.3	生理性状的基因型响应	146
第 9 章	繁殖、早期生长及树木种群统计	151
9.1	高海拔种子的数量和质量	152
9.2	萌发、幼苗和树苗阶段	160
9.3	树线树木的种群统计	169

第 10 章 冷冻及其他形式的胁迫	176
10.1 在适合度范围内的树线胁迫	176
10.2 抗冻的机制和原理	178
10.3 树线树木的抗冻性	185
10.4 树线位置的其他胁迫形式	197
第 11 章 水分、养分和碳	203
11.1 生长季的树木水分关系	204
11.2 养分关系	210
11.3 碳关系	219
第 12 章 树线的形成——现在、过去和将来	230
12.1 当前树线的成因	230
12.2 近代的树线	239
12.3 远古时期的树线（全新世）	246
12.4 未来的树线	252
参考文献	261
专业名词中英文对照	297



| 第 1 章 |

高海拔树线

环境的制约性在所有的高山地区总是存在的，这在一定的海拔高度之上限制了树木的生长，导致高山植被呈现低矮状态。这一边缘地带被称为“高山树线”（Alpine Treeline）。由于局地环境条件的特殊性，或者多种干扰的存在（包括人类活动），在树线本来可以分布的海拔高度上可能会出现树木的缺失，造成该地带内不再有树木生长。本书旨在从全球的视角探讨天然树线形成的生物学原因。

作为开场白，我先谈一下 Hoffmann (1876) 关于植物性状和温度关系的有关论点。Hoffmann 曾在德国的吉森 (Giessen) 工作，那时他以十分绝对的语气说道：“在任何地点都有一定的‘热量’存在。从细胞的形成直到最后成为植被，这一过程代表着将热量转化为有机结构，正如树叶将太阳能转化为化学构件一样。”将近 150 年以前，Hoffmann 就清楚地阐明了生长与碳获取之间的区别，在很多年之后人们才逐渐开始经常谈论到此问题。

1.1 任务

在全世界范围内树木在山地分布的上界一直都吸引着科学家们的关注。Conrad Gessner 于 1555 年在瑞士阿尔卑斯山的前山地带对森林极限 (Forest Limit) 的描述可能是最早的有关记载之一，同时，在亚历山大·冯·洪堡 (Alexander von Humboldt) 关于全球生物地理的描述中高海拔森林极限也占据着重要位置 (见图 1.1)。洪堡 (Humboldt and Bonpland, 1807) 非常清楚地观察到树线 (Treeline) 是一种全球现象，是一种生活型 (Life Form) 的

边界（见第 2 章），他还以此作为通常的生物气候参考值（见第 5 章）。他认为，所有其他植被垂直地带都可用这一最明显的参照系来定位，该观点至今影响着学术界。由于这一现象所具有的巨大吸引力，目前这方面已经拥有十分丰富的文献积累也就不足为奇了。据估计，在该领域目前已经有将近 1000 篇研究论文、约 40 篇综述文章及大约 10 部著作。所以，这就是为什么有人试图综合地分析这些已有的研究成果。接下来，我就尽量解释一下本研究的动机和目的。



图 1.1 亚历山大·冯·洪堡观察到的全球植物群系，包括不同纬度上森林极限的特定海拔高度（Humboldt, 1845—1862）。

树线（Treeline）或林线（Timberline）（其定义参见第 2 章）的研究经历了几个研究文化的浪潮。早期主要是现象描述（如 Schröter, 1908），到了 Däniker（1923）对于欧洲阿尔卑斯山的格局解释中，这种研究达到了顶点。虽然 Däniker 几乎没有数据，他的多数理论都是建立在比较与辩驳基础之上的，但他关于树木生长的限制在于热量缺失的观察结论却与本书最后的结论十分吻合。需要知道的是，本书的结论是基于全世界大量数据的基础上才最终得出的。

在 20 世纪 30 年代早期，当实验科学的方法开始应用后，人们就有办法测量生理特征了。我相信，这也就是大量似是而非结论出现的时候，这倒不是因为测量本身有错误，而是因为这与人们观测的地点和使用的特定方法有关。在局部消耗的精力越多，对于现象的解释越专属，也就与从全球角度进行阐释的初衷相距越远，带来的争论也就越多。这一时期的一个典型例子就是人们通常认为树线的形成是因为冬天的干燥造成的（见 10.4 节）。从更宽广的视角来看世界的山地，其实没有人会得出这样的结论，虽然在地球上的一些地方恶劣的冬季条件可以造成这样的伤害，如在阿尔卑斯山中部和落基山脉的一些地方。花费了半个世纪的时间，直到 1979 年 Tranquillini 才在观测数据基础上第一次进行了宏观性的综合总结，虽然该总结大部分只是针对欧洲