

# 高山植物 功能生态学

[瑞士] **Christian Körner** 著

吴宁 罗鹏等 译

**Alpine Plant Life**

Functional  
Plant Ecology  
of High Mountain  
Ecosystems



科学出版社

[www.sciencep.com](http://www.sciencep.com)

# 高山植物功能生态学

[瑞士] 克里斯蒂安·柯勒 著

吴宁 罗鹏 等 译

科学出版社

北京

图字 01-2004-4211

## 内 容 简 介

本书根据世界著名生态学家、瑞士巴塞尔大学的克里斯蒂安·柯勒教授所著"Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems" (Springer 出版社, 2003 年第二版) 翻译。作者从全球的角度, 对高山区生态环境特征从气候、土壤、水分、养分、高山冰雪等方面进行了全面和深入的介绍, 并对高山植物区系和多样性特征进行了简要的归纳和分析。本书重点从高山植物对高寒极端环境条件的适应角度, 详细阐述了高山植物的养分、水分利用、生长动态、生物量积累以及繁殖生物学等特征, 并对高山植物在种群和生态系统水平上对高山环境及其动态变化的响应和适应进行了分析和讨论。结合生长限制因素和胁迫因素、全球变化以及人类活动的影响等资料, 探讨了高山区植被分布格局、现代树线形成等关键性生态学问题, 是对过去 20 多年全球高山植物生理学研究 and 全球变化研究最全面的总结。

本书适合生态学、地理学、植物学、环境学、气候学以及保护生物学等学科的教学、科研人员和学生阅读, 也可供国土、资源开发、畜牧、生态和环境保护等部门的规划、管理人员和关心环境问题的所有人士参考。

Translation from the English language edition:

*Alpine plant life* by Christian Körner

Copyright © Springer-Verlag Berlin Heidelberg 1999, 2003

All Rights Reserved

### 图书在版编目(CIP)数据

高山植物功能生态学/(瑞士)柯勒(Körner, C.)著;吴宁等译.  
—北京:科学出版社, 2008  
ISBN 978-7-03-023216-8  
I. 高… II. ①柯…②吴… III. 高山植被—生态学—研究  
IV. Q948.393  
中国版本图书馆 CIP 数据核字(2008)第 162092 号

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

四川煤田地质制图印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2009 年 1 月第 一 版 开本:787×1092 1/16  
2009 年 1 月第一次印刷 印张:20 1/4  
印数:1—2 000 字数:480 千字

定价:88.00 元

## 译者序言

知道克里斯蒂安·柯勒教授(Prof. Christian Körner)是缘于他作为国际生态学界顶级学术刊物之一《Oecologia》的主编,而第一次真正感受到他那渊博而闪烁的智慧是在我第一次阅读了《高山植物功能生态学》一书。那是在2001年初,当我从德国完成洪堡学者研究工作回到成都后不久,洪堡基金会给我寄来了一箱书,其中就有这样一本。由于长期在青藏高原高山区工作的缘故,我情不自禁地首先拿起了这本书开始阅读,并一下就被作者那旁征博引的文采和深入浅出的笔触所吸引。当迅速浏览了该书之后,我首先想到的就是要把此书推荐给自己的同事和学生。两年之后,当有幸在中国科学院的资助下到瑞士进行高级访问学者研究时,我首先选择的就到巴塞尔大学植物系,因为这时柯勒教授正在那里任系主任。第一次见到柯勒教授是在他巴塞尔的办公室,他那和蔼可亲的笑容和深厚的知识功底深深地吸引了我。当我与他谈起那本给我印象深刻的书时,我突然产生了把该书翻译成中文出版的念头,因为我想这对中国的高山生态学研究定会是大有裨益的。柯勒教授听了后也抑制不住心中的欣喜,并马上着手与德国Springer出版社联系。回国后,我就与罗鹏博士开始了翻译此书的准备工作,并通过科学出版社成都办事处的张展先生与科学出版社取得了联系,因为我们首先要解决的是版权的问题,这需要科学出版社与Springer出版社进行购权谈判。在此期间,翻译工作时断时续。到2003年底,该书的第二版出版了。我们在得到第二版书之后,立即把翻译的蓝本进行了更改。最后,在科学出版社的努力下,我们终于获得了该书的版权,而且在2004年底还得到了该书全部图表的电子版,这就使得中文版的出书质量得到了保证。2005年初,罗鹏博士到维也纳大学进行访问研究工作,期间,柯勒教授又专门约罗鹏博士到德国慕尼黑就翻译中的问题进行了讨论,并耐心地就翻译中的一些词句进行了分析推敲。当时间转到2005年8月时,柯勒教授从瑞士来到成都,并欣然撰写了中文版序言。他对该书的中文版寄予了厚望,这在他与我们不间断来往的电子邮件中可以深刻地感受到。今天,中文版终于完成出版了,这也使我们可以终止对教授希望一拖再拖的歉意。

中国是个多山的国家,山地面积占国土总面积的66%,而能称其为“高山”的又多分布于中国的西部,尤以西南为甚。在过去的几十年中,我国科学家不乏对高山生命带的科学考察,但对高山植物功能生态学的研究还仅仅处于起步阶段,因此我们翻译此书的目的就是希望能以此为我国该领域的发展起到积极

的促进作用。如果真能实现该愿望,我们所有的辛苦与劳作就都可以成为心中那永远尘封的甜美。

参与本书翻译工作的除我与罗鹏博士之外,还有易绍良、张桥英、高永恒、石福孙、孙庚等。此外,陈槐、刘兵、陶豫萍、方近圻、何静、朱单、李亚澜等人也参与了部分译文的整理工作,没有他们的共同努力,该书的翻译工作很难顺利完成。该书的翻译出版还得到了李迈和博士的关心与帮助,他在瑞士和中国之间的奔波成为我们与作者之间沟通的又一道桥梁。刘红女士参与了与科学出版社的前期联系工作。中国科学院成都生物研究所、国家自然科学基金项目(40671181)、中国科学院知识创新工程重大项目(KZCZ2-XB2-02)、国家“十一五”科技支撑课题(2006BAC01A15, 2007BAC18B04)、中国科学院“西部之光”项目、中国科学院重要方向性项目(KZCX2-YW-418)以及四川省青年科技基金项目(03ZQ026-043)对本书的出版给予了必要的资助,在此一并致谢。在中文版中对于引用文献的作者,均采用了原文名字,这是为了让读者可以更方便地查找到原文出处。一些关键的名词术语或在中文中没有明确译法的专用名词也以原文标出,在原版书中所有的植物学名均予以保留,这些都是为了使中文版能够更准确地表达作者的原意。由于翻译者的学识和能力所限,本书所涉及的知识面又如此之广,其中不当和错误之处在所难免。所以,我们也真心地希望各位读者能够提出批评指正意见。

吴 宁

2007年3月4日于成都

## 第一版绪言

随着自然景观在海拔高度上的抬升,生物有机体在较短的空间距离内被暴露多个气候梯度之上,这是一种(也许是唯一的一种)可以在世界上所有纬度和气候区都能够观察到的最明显的生物学现象之一。如果没有这种景观的抬升,人们要观察到这种现象就需要向北极或者南极旅行数千公里。一代又一代的植物学家为这些天然的实验室所吸引,不断地探索着植物和生态系统对高山生命环境的响应。《高山植物功能生态学》一书正是为试图总结这些植物学家的努力而撰写的。

本书来源于奥地利因斯布鲁克植物研究所(Institute of Botany in Innsbruck, Austria)长达一个世纪的高山生态学研究。Anton Kerner 是 19 世纪末期这一领域的先驱者,而 Arthur Pisek 是高山植物比较生态学和实验生态学的奠基人,也是在这一领域中第一个将野外调查与控制性试验系统地结合起来的科学家。Walter Larcher 将尺度的观点引入生态系统。当我随 Larcher 教授进行博士论文研究时,他鼓励我将植物的结构和功能与植物发育过程结合起来。我的前辈同事 Alexander Cernusca 把我带入了环境物理学领域,也正是因为他,我才开始用“流”和“库”等术语来思考高山植物的生态学问题。没有上述这些人对我的影响,我也不会写这本书。

我的父母爱好植物、园艺、绘画和摄影,非常热爱大自然中所蕴涵的美。这种充满绿色的环境,培养了我对生物学的兴趣。对我来说,高山植被就像一个大花园,一个美丽的镶嵌图案,一个缩微了多种生命形式的复合体,它不仅使自然爱好者们着迷,而且也使许多科学家流连忘返。也许,本书的读者们可以从关于学术内容的字里行间体味到些许高山植被的魅力。

我的妻子 Raingard 在本书的写作过程中给予了我耐心的帮助,Susanna Pelaez-Riedl 绘制了图表,并协助进行了文献和实验室的分析工作。感谢 J Arnone, E Beck, MM Caldwell, T Callaghan, FS Chapin, M Diemer, B Holmgren, S Pelaez-Riedl, F Schweingruber, J Stöcklin 和 H Veit 对书稿提出的宝贵意见。此外,还有许多同事为本书提供了有用的信息,如植物标本或者未发表的数据等,这些人包括 WD Bowman, J Gonzalez, S Halloy, W Larcher, G Miehe, J Paulsen, H Reisingl, R Siegwolf, M Sonesson, RC Sundriyal, U Tappeiner, P Volko 等。R Guggenheim 及其团队为本书第 9 章和第 16 章制作了扫描电镜图,H Schneider 对书中的照片进行了电子处理。巴塞尔大学在高山生态学

方面为我提供了理想的教学和研究条件,并且容许我请假撰写本书。北瑞典 Abisko 研究站接待了我,本书的许多文字工作就是在那里完成的。在此一并致谢。

我还要感谢 Springer 出版社在本书出版过程中富有成效的工作,特别要感谢 S Bunker, D Czeschlik, A Schlitzberger, K Matthias 和 K-H Winter。

《高山植物功能生态学》这本书是为范围广泛的读者撰写的,因此,有必要在开始的几章中,对有关的基本理论进行介绍。另一方面,我还打算将尽可能多的近期研究成果归纳到本书中。当然,本书也不可能涵盖这一领域的所有内容,读者也许经常需要根据参考文献去进一步了解相关的信息。从这个意义上来说,本书实际上是个折中产物,希望既能够对专家有帮助,也能够对一般读者有所裨益。

克里斯蒂安·柯勒  
1999年2月于瑞士巴塞尔

## 第二版绪言

近年来,人们对脆弱的高山生物区系不断产生新的兴趣。随着 2002 年被确定为国际山地年,针对高山生物区系的国际性研究计划和项目也越来越多。在这个世界上,有近一半人口依赖着来自山区的水而生活,可以认为山地生物区的生态完整性和功能对于人类具有至关重要的意义,并且,随着水资源变得越来越有限,针对这些问题的研究愈加受到人们的广泛重视。完整的高山植被对于保护世界的水塔具有重要的作用,因此有必要更好地理解 and 认识高山植被的生态学特征。与第一版相比,本书的第二版更新了超过 100 处的参考文献以及图表,并对部分章节进行了修改和补充(特别是第 7、10、11、12、16 和第 17 章),增加了地名索引(中文版无地名索引——译者)。作者在此对本书第一版许多细心的读者表示感谢,特别要感谢瓦伦西亚的 Vicente I. Deltoro 和因斯布鲁克的 Johanna Wagner,他们对书中的问题提出了很好的建议。

克里斯蒂安·柯勒  
2003 年 4 月于瑞士巴塞尔



## 中文版绪言

在生态学研究,要得到确定的结果常常需要采用比较的方法。通过对不同生境、区域乃至各个大陆生态学特征的比较分析,不仅可对带有普遍性的生态模式进行归纳,而且也可以识别出各自的独特性。《高山植物功能生态学》一书的编写正是采用了这种比较的方法。山地普遍存在于世界各地,本书尽可能地收集所能获得的资料,力图从全球的角度论述相关的问题。从我收到的关于本书英文版第一版和第二版的反馈来看,本书面对的读者群确实是全球性的。迄今为止,对于本书最为令人激动的响应来自于拥有世界上最多山地人口以及世界最高峰——珠穆朗玛峰(与尼泊尔共有)的中华人民共和国。

中国科学院成都生物研究所吴宁博士建议将本书翻译为中文。经过吴宁博士、罗鹏博士及其团队的艰苦努力,本书的中文版终于与读者见面了。对此,我感到非常的荣幸,并感谢所有对本书的翻译做出贡献的个人,感谢中国科学院成都生物研究所以及科学出版社为本书的出版所做的大量工作。同时,我也想对柏林 Springer 出版社的慷慨相助表示衷心的感谢,特别是要感谢 Andrea Schlitzberger 先生,他不仅为英文版的编辑提供了大量的帮助,而且也为中文版的顺利出版提供了帮助。

《高山植物功能生态学》中文版主要是根据 2003 年 Springer 出版社所出的英文第二版翻译的。遗憾的是,由于我最近才获知中国近年来在高山生态学方面所取得的令人激动的进展,因此是没能将这些新的进展包括在本书中。这是因为我很难看到用中文发表的研究文章,如果我能够得到这些文章的翻译件的话,这本关于高山生态学的著作其内容将会更加丰富。

本书主要针对非专业学者以及学生。因此,每一章在开始的时候都首先介绍了相关的带有普遍性的生态学过程和问题。这些介绍可能超出了高山生态学的范畴,但读者从中可以了解到有关功能生态学的一些基本原理,并发现这些原理也是非常有趣的。因此,本书对从事生态学其他领域工作的读者也会有帮助。

地球上约有一半人口的生活都依赖于山地的资源,特别是依赖于来自于山地的水资源。为实现山地资源的可持续利用和合理规划,必须对山地生态系统的功能有深入的认识和理解。本书的目的也是为了促进人们对山地功能的认识,并希望由此促进在中国广袤的山区开展相关的研究。

克里斯蒂安·柯勒  
2005 年 8 月于巴塞尔—成都

# 目 录

<b>第一章</b>	<b>高海拔地区植物生态学</b> .....	( 1 )
	限制因素的概念 .....	( 1 )
	区域与历史概述 .....	( 3 )
	高山植物研究的挑战 .....	( 5 )
<b>第二章</b>	<b>高山生命带</b> .....	( 7 )
	高度界限 .....	( 7 )
	全球高山的土地面积 .....	( 9 )
	高山的植物多样性 .....	( 10 )
	高山植物区系的起源 .....	( 13 )
	高山植物的生长型 .....	( 14 )
<b>第三章</b>	<b>高山气候</b> .....	( 17 )
	哪一种高山气候? .....	( 17 )
	高山气候的一般特征 .....	( 18 )
	高山气候的区域性特征 .....	( 21 )
<b>第四章</b>	<b>高山气候与植物</b> .....	( 25 )
	地势、风和太阳之间的相互作用 .....	( 25 )
	高山植物对微气候的影响 .....	( 31 )
	高山气候的地理差异 .....	( 36 )
<b>第五章</b>	<b>雪下的生命：保护与制约</b> .....	( 39 )
	雪下的温度 .....	( 39 )
	积雪下的太阳辐射 .....	( 40 )
	积雪下的气体浓度 .....	( 43 )
	植物对雪被的响应 .....	( 45 )
<b>第六章</b>	<b>高山土壤</b> .....	( 53 )
	高山土壤形成的物理学过程 .....	( 53 )

	有机化合物 .....	( 59 )
	土壤中有机和无机化合物的相互作用 .....	( 63 )
<b>第七章</b>	<b>高山树线 .....</b>	<b>( 65 )</b>
	关于树和线 .....	( 66 )
	现实气候树线的海拔高度 .....	( 66 )
	树线与气候的相关关系 .....	( 68 )
	高山树线的隐域性差异及泛热带平台效应 .....	( 73 )
	历史上的树线 .....	( 74 )
	树线的功能性初析 .....	( 75 )
	关于树线形成的一个新的假说 .....	( 80 )
	树线附近的生长趋势 .....	( 83 )
	碳汇限制作用的证据 .....	( 85 )
<b>第八章</b>	<b>气候胁迫 .....</b>	<b>( 87 )</b>
	植物在极端低温条件下的生存 .....	( 88 )
	植物对低温极限的规避与忍耐 .....	( 92 )
	高山植物的热胁迫 .....	( 96 )
	紫外线辐射——又一个胁迫因子吗? .....	( 98 )
	叶表面对 UV-B 辐射的反射 .....	( 99 )
<b>第九章</b>	<b>水分关系 .....</b>	<b>( 103 )</b>
	生态系统水平衡 .....	( 104 )
	高海拔地带的土壤水分含量 .....	( 107 )
	植物水分关系——有关理论的简要综述 .....	( 113 )
	高山植物的水分关系 .....	( 115 )
	干旱胁迫 .....	( 123 )
	特殊植物类型的水分关系 .....	( 125 )
<b>第十章</b>	<b>矿质营养 .....</b>	<b>( 127 )</b>
	土壤养分 .....	( 127 )
	高山植物的养分状况 .....	( 130 )
	养分循环和与养分收支 .....	( 132 )
	氮固定 .....	( 137 )
	菌根 .....	( 139 )
	植物对养分供应变化的响应 .....	( 141 )
<b>第十一章</b>	<b>碳的摄取和损失 .....</b>	<b>( 146 )</b>
	高山植物的光合作用能力 .....	( 146 )
	光合作用对环境变化的响应 .....	( 154 )

	叶片每日的碳收益 .....	(159)
	叶片碳摄取的季节变化 .....	(160)
	高海拔地带的 C <sub>4</sub> 途径和 CAM 途径光合作用 .....	(161)
	高山植物组织的呼吸 .....	(164)
	生态系统的碳平衡 .....	(168)
<b>第十二章</b>	<b>碳的投资</b> .....	(172)
	非结构性碳水化合物 .....	(172)
	脂类及能量含量 .....	(179)
	叶片和根的碳消耗 .....	(181)
	植株整体碳分配 .....	(184)
<b>第十三章</b>	<b>生长动态与物候</b> .....	(190)
	季节性生长 .....	(190)
	叶片扩展生长的昼夜动态 .....	(195)
	植物干物质积累速率 .....	(196)
	叶片及根的功能持续期 .....	(198)
<b>第十四章</b>	<b>细胞分裂与组织形成</b> .....	(202)
	细胞大小与植物大小 .....	(202)
	有丝分裂与细胞周期 .....	(204)
	从分生组织的活动到生长控制 .....	(210)
<b>第十五章</b>	<b>植物的生物量生产</b> .....	(212)
	高山植物冠层的结构 .....	(212)
	高山植被的初级生产力 .....	(214)
	植物干物质积累 .....	(217)
	食草动物造成的生物量损失 .....	(220)
<b>第十六章</b>	<b>植物的繁殖</b> .....	(223)
	开花和传粉 .....	(223)
	种子的发育与种子的大小 .....	(229)
	种子的萌发 .....	(233)
	植物的种子库及其自然补充 .....	(236)
	克隆繁殖 .....	(239)
	高山植物的年龄 .....	(248)
	群落过程 .....	(249)
<b>第十七章</b>	<b>高海拔区的全球变化</b> .....	(251)
	高山土地利用 .....	(251)

大气化学成分改变所带来的影响 .....	(255)
气候变化与高山生态系统 .....	(256)
<b>参考文献 .....</b>	<b>(259)</b>
<b>彩色图版说明</b>	

## 第一章 高海拔地区植物生态学

植物对高山恶劣环境有高度特化的响应，本书主要是从结构和功能方面对此进行探讨。根据地史资料，地球上的生命最是从安全、温暖、潮湿的环境起源，然后扩展到其他生境中的，如缺水的地方、热量条件过低或过高的地方以及机械性干扰严重的地方。在1亿多年前，高等植物生存的首要任务就是要抗御白垩纪沙漠中的干旱。这些与我们的讨论有什么关系呢？因为对干旱和低温的适应均要求植物的细胞膜具有能够忍受脱水作用的能力。当植物组织受冻时，首先会在细胞间隙中形成冰针，并从原生质中汲取水分（见第八章）。人们（Larcher 1981）因此就提出了冻害耐性的超微结构基础和分子基础与生物膜脱水耐性进化之间的联系。所以，存活于寒冷以及干热“沙漠”这两个地球上极端热量条件下的植物可能具有共同的进化渊源。在这两类区别明显的热量环境中，生命往往需要许多额外的但又截然不同的同化和发育过程来适应条件。在极端低温条件下，植物的生存能力使其能够分布到地球的高海拔地区。第三纪（及其后）山脉的抬升极大地促进了高山植物的进化（Billings 1974；Agakhanyantz and Breckle 1995）。高山地区往往镶嵌于世界不同的植物区系之中，这也使其成为植物高度片段化的避难所和跨大陆迁徙的廊道，并常常具有比周围低地更高的植物多样性（Körner 1995a；Barthlott et al. 1996；见本书后的彩图1-3）。

### 限制因素的概念

高山地带的生命主要受环境中的物理要素制约

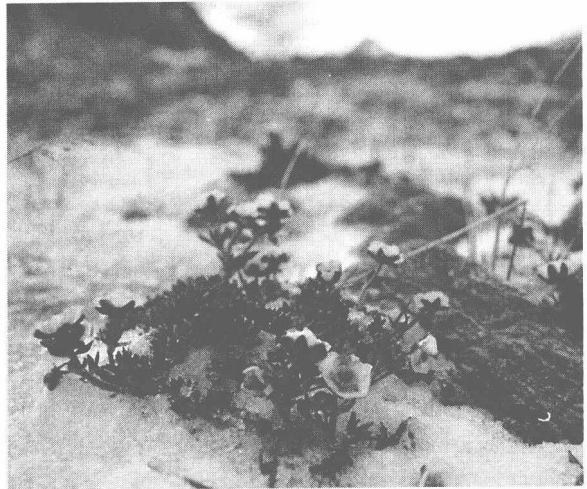


图 1.1 恶劣环境条件下植物的生存与繁殖情况（冰川毛茛 *Ranunculus glacialis*，摄于阿尔卑斯山海拔 2600m）  
(图 1.1)，一些高海拔的特有植物能够在几乎不可想象的条件下生存，如浸在液氮中。一些种可分布到海拔 6000m 的高度（Webster 1961；Grabherr et al. 1995；见第二章）。对植物在如此极端气候条件下生存的适应特征的研究吸引了许多代生物学家，但什么是极端条件呢？一旦植物抵御极端环境的能力进化，这样的极端就成为生命中的“普通”因素。如果我们把已经具备遗传性适应能力的植物移到我们认为不是太极端的环境中，其结果是这些特有化的植物中的绝大部分反而会死亡或受到新环境中土著物种的制约。因此，在生态学范畴，“限制因素”（limitation）的概念就成了问题。这个术语其实是从农业中来的，在农业中限制因素意味着对生物量生产的限制，这是与没有资源限制和环境干扰的条件下所取得的最大值

相比较的结论。然而，在自然界中大量生产的物质是用于植物的生存和繁殖，即适合度 (fitness)。在所谓的限制环境中，“有限”资源的增加或物理制约因素的移除可以促进（在短期内）生长和繁殖，但从长期来看，则会由于竞争替代作用导致有机体从原来“限制因素”更多的生境中消失，环境只会限制那些不适应的物种。

植物可以从三种途径获得抵御特殊环境条件的能力：(1) 进化（系统发育）适应 (adaptation)，(2) 个体变异 (modifications)，在个体（或构件，如叶或分孽）的生活过程中这是不可逆的，但不能遗传；(3) 可逆变化，常常称之为“驯化”或调整 (modulation)。如果植物采取这些适应机制获得了抵御环境需求的能力并且成功繁殖，那它就适应该环境了，就它自身而言无所谓采取何种适应模式。自然选择常常形成遗传型的适合度。在特殊环境中具有特殊适合度的种群称之为“生态型” (Turesson 1925; Clements et al. 1950; Hiesey and Milner 1965)。生态型概念的历史与高山植物生态学的研究有着密切的联系 (Billings 1957)。来自高海拔和低海拔的同一物种首先被证明具有明显的生态型差异 (如 Engler 1913; Turesson 1931; Clausen et al. 1948; Clements et al. 1950)，高海拔生态型的发现可追溯到十九世纪 (见 Langlet 1971)。

然而，适应海拔高度形成的生态型其特化过程还是不完全的。虽然在某些情况下种内的生态型差异比一些种间的差异还大，但从长远来看，在更高分类群水平上（如在物种水平或甚至属的水平）高山和低地植物之间的差异要明显得多。在高海拔发现的特有植物更多地在其特征方面反映了它们对海拔高度的“适应”性，因此就显得比从低海拔中心扩散到高海拔的物种更具有典型的“高山”特点 (Gjaerevoll 1990)。然而，本书将说明，甚至是海拔高度分布幅度很窄的特有物种对生命带特有属性的指示性都是很弱的，其原因在于即使在最高海拔地区，植物的结构和功能多样性都是普遍的 (Körner 1991)。物种在生境（海拔）中所处的特定群落以及这些物种某些特征出现的相对频率，是反映其在某一生命带特有适应性响应最确切的信息 (参考 Billings 1957)。来自分布海拔范围很宽而且其分布超出最大丰富度区域以外的物种，

其生态型可能在分类关系上十分接近，但并非是“放之四海而皆准”的，因为它们对最高海拔生命带并不具有代表性 (图 1.2)。

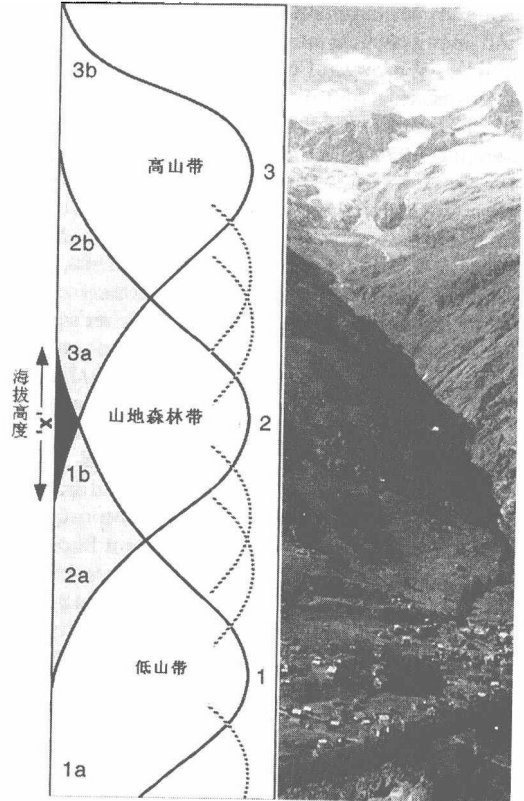


图 1.2 海拔梯度上不同植物种类、植物类群 (1, 2, 3) 以及生态型 (1a, b; 2a, b; 3a, b) 丰富度变化情况。丰富度最大的地方是其分布的中心，而在生理上不一定是最适合其生长的地方。对植物的分类学（可能也包括功能）关联度的研究以及对植物分布末端（即边缘生境中的生态型）的比较主要是通过对比 1b-1a、2b-2a、3b-3a 的比较研究来进行，而不是对分布中心进行比较。反之，对植物丰富度最大的分布中心（如点 3 和点 1）进行比较，更有可能识别出不同生命带的特征，但对分类学或者功能多样性的研究则需要对整个群落的数据进行比较。这两种方法在过去都常常被采用。从某些方面来说，在重叠区（特别是像 x 这样的重叠区）内进行的比较研究具有重要的潜在科学价值，但这类研究目前还相对较少。

关于限制因素、适应性和生命带特有响应的观点

已进行了综述。这些结论采用了跨大地理和海拔尺度以及物种的大类群之间比较的方法。无论如何,要优先考虑物种或群落特征的分布频度,而不是单一的物种特征。由于高山地区分类群和小生境的多样性,单一一种的研究就只能反映特异性,而不能反映一般规律,即使特异性本身也是科学研究的重点。

## 区域与历史概述

高山植物的功能生态学是在植物比较地理学基础上发展起来的,已有一个世纪的历史。到1997年止,作者已收集到与高山植物生命功能和树线生物学有关的出版物几千篇(高山植物的植物地理学和分类学文献可能至少两倍于此)。下文将就这一领域的研究历史作一简短的回顾,这种回顾也可能有助于读者发现一些感兴趣地理区域的参考文献。以后的章节不是按地理区域安排,而是按生态主题进行编排。本书采用了大量的最新例证,但也参考了大量过去的工作。图1.3通过发表文章的数量情况来说明了高山植物研究

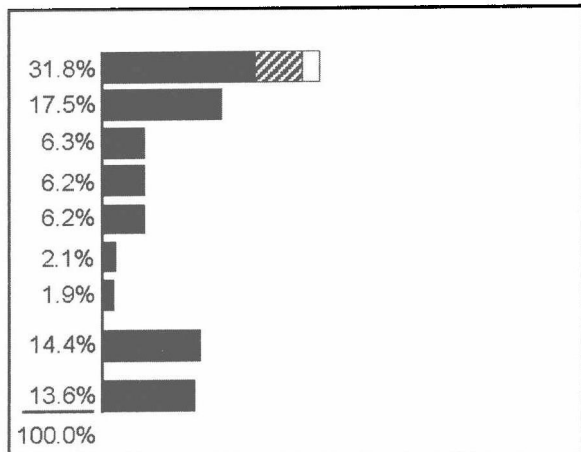


图 1.3 高山植物功能生态学领域发表论著的地理分布统计(对 800 篇论著的统计)。有大量关于树线生物学的论著。但本统计未包括有关地植物学、区系学、高海拔地区气象及气候学、土壤学以及自然保护方面的论著。为避免在学术统计上出现偏差,考虑到所收集文献作者的学术背景,以博士或硕士论文的形式发表的文章,以及以机构报告或在地区性媒体上发表的文章也没有包括在内。

的地理分布。

第二次世界大战以前的高山植物研究几乎都集中于欧洲的温带地区,多在阿尔卑斯和斯堪的纳维亚的南部。对植被海拔变化最早的科学描述,也是世界上第一篇关于山地的文献是 K Gessner 所写的《Descriptio Montis Fracti》,他在 1555 年登上了皮拉图斯山(Pilatus)(在瑞士的卢塞恩),并且绘制了详细的图,至今还具有参考价值(Grabherr 1997, Zoller 2000)。第一个实验性研究可能是 Naegeli 进行的植物移栽实验(19 世纪中期从阿尔卑斯到慕尼黑),以及 Kerner (1869) 在蒂罗尔(Tirol)把植物从低海拔移栽到高山地带。有趣的是,这两个实验都不是太成功。Naegeli 移栽的大多数高山植物在低海拔“更合适的气候”条件下反而都死亡了,而 Kerner 的低地植物在树线生长困难,因此他认为这是由于与植物适应有关的内部因素(遗传)造成的。从 Bonnier (1890a, 1895) 在法国阿尔卑斯山区和比利牛斯山区进行的著名双向移栽实验来看,他认为环境对植物的形态发生有着重要的影响。Bonnier 是第一个发现(用十分简单的设备)高山植物的光合能力相对很高的学者。这一结论与同一时期 Wagner (1892) 在因斯布鲁克(Innsbruck, 奥地利)附近山区进行的高山植物叶解剖研究的结论刚好吻合。

在 Schröter (1908, 1926) 第一次对已有的知识进行了综合分析之后,瑞士和奥地利的研究人员在 20 世纪前半期高山植物生态学的生理生态研究方面处于领先地位。在瑞士的巴塞尔, Senn (1922) 和他的学生 Henrici (1918) 第一次进行了高山植物的光合作用、呼吸作用和生长的可靠测定。后来,因斯布鲁克的 Pisek 研究小组(见他 1960 年的综述)发现了大量有关温度和干旱抗性,以及在树线和树线以上植物主要功能群气体交换的证据。该研究成为战后继续开展树线和亚高山研究(如 Pisek and Larcher 1954; Friedel 1961; Tranquillini 1964, 1979),以及高山包括极端高海拔地区植物生理生态学研究的基础(Cernusca 1976; Moser et al. 1977 以及 Larcher 1980, 1994 和 Körner and Larcher 1988 的综述)。作为国际生物计划(IBM)的一部分, Larcher 的研究小组率先开展了高山带的生态系统研究(Larcher 1977),后来在人与生物圈计划(MBP)中继续开展相关的研究



(Cernusca and Seeber 1981; Cernusca 1989)。在斯堪的纳维亚 (Scandinavia) 的高山研究中, 包括到北极过渡地带的研究, 以及在欧洲最潮湿的苏格兰高地的研究中, 涌现出占欧洲三分之一的有关高山植物生活方面的文献 (例如 Turesson 1925; Callaghan 1976; Wielgolaski 1975; Gauslaa 1984; Dahl 1986, Sonesson et al. 1991; woodward 1983; Friend and Woodward 1990; Grace 1987)。

在对加利福尼亚高山植物进行遗传生态实验后 (Clausen et al. 1948), 高山植物的生理生态学也成为北美温带地区研究的主要领域。Decker (1959) 和 Billings 等 (1961) 是第一个进行  $\text{CO}_2$  浓度比较研究的。在其他方面, Billings 和 Mooney (见其 1968 年的综述) 对高山生态型的生理特征研究成为植物生态学的经典研究。在有关高山植物生态学的其他功能性研究方面, 包括繁殖生物学, 在余后的几年中都是由 Billings (见他 1987 年的摘要) 和 Bliss (1971, 1985) 的学生们进行的。Caldwell (1968) 在太阳辐射效应方面进行了开拓性的研究, 包括紫外线辐射 (UV), Ehleringer 和 Miller (1975) 和其他人对水分关系与效应进行了研究。在落基山的树线及其以上区域, 最近几年在植物营养和气体交换方面有一些研究 (如 Bowman 等 1993; Hamerlynck and Smith 1994; Bowman 等人于 2001 年进行了总结)。

早在 20 世纪 30 年代, Blagowestschenski (1935), Zalenskij (1955), Semichatova (1965), Sveshnikova (1973), Izmailova (1977) 就在温带中亚地区开展了高山植物的  $\text{CO}_2$  气体交换和水分关系研究 (最初是在帕米尔高原, 并且多数是以俄语发表); 后来 Agakhanyantz 和 Lopatin (1978) 把研究领域扩展到同化固定、植物营养和发育方面。最近 Pyankov 等人 (1992) 对高海拔地区的  $\text{C}_4$  植物进行了调查。在 20 世纪 70 年代, 一些科学家在中高加索地区开展了生态生理和生态气候研究 (如 Nakhutsrishvili 1976; Nakhutsrishvili and Gamzemlidze 1984), 后来 Rabotnov (1987) 在西北高加索也开展了同样的工作。关于高加索地区最近的研究可参见 Onipchenko 和 Blinniko Blinnikov (1994) 以及 Tappeiner 和 Cernusca (1996) Nakhutsrishvili (1991) 的文章。Shibata (1985) 对日本高山地区最近的研究进行了综述,

关于日本高山地区最近的研究可参见 Masuzawa (1987)、Shibata 和 Nishida (1993) 以及 Kikuzawa 和 Kudo (1995) 的文章。在南半球温带地区的高山植物研究以 Mark (1975) 在新西兰的研究, Costin (1966) 和 Slatyer (1976, 1978) 在澳大利亚东南大雪山 (Snowy Mountains) 的工作为代表。

亚热带和热带高山植物的功能生态学研究在文献中相对较少 (图 1.3), 许多观察的数据没有得到发表。部分原因是由于热带高山的野外工作条件极其艰苦, 在这些地方得到的不完整数据也常常不能满足学报的标准 (温带地区)。在这些地区, 高山研究的优先领域是记录植物区系和生活条件, 因为这些地区缺乏最基础的简单数据。早期观测资料可追溯到 Schimper (1898, 见 Schimper and von Faber 1935) 的工作, Hedberg (1964) 以及 Hedberg 和 Hedberg (1979) 率先对热带高山植被进行了详细的功能分析。Vareschi (1951)、Troll 和 Lauer (1978) 以及 walter 和 Breckle (在他们 1991—1994 多卷著作中的许多章节) 更多地是强调地植物学的方法。在热带, 现代意义上的实验工作多集中于三个真正的高山地区: (1) 委内瑞拉的帕纳莫斯 (Páramos), 研究气体交换、抗冻性和生长型 (如 Larcher 1975; Baruch 1979; Goldstein et al. 1985; Meinzer et al. 1985; Rada et al. 1987; Smith and Young 1987; Monasterio and Sarmiento 1991), 以及在智利北部热带地区的比较研究 (Arroyo et al. 1990; Squeo et al. 1991)。(2) 肯尼亚山的高山植被研究 (如 Schulze et al. 1985; Beck 1994)。(3) 新几内亚的 Wilhelm 山 (如 Walker 1968; Hnatiuk 1978; Körner et al. 1983)。对所有主要热带高山地区单独的植物生态学研究都集中于 Vuilleumier 和 Monasterio (1986) 以及 Rundel 等人 (1994) 的著作中。

在亚热带地区, 多数研究也是集中于三个地区, 阿根廷西北的安第斯高山地区 (如 Ruthsatz 1977; Halloy 1982, 1991; Geyger 1985; Gonzalez et al. 1993), 喜马拉雅地区南部 (如 Purohit et al. 1988; Pangteyet al. 1990; Sundriyal and Joshi 1992; Terashima et al. 1993), 以及夏威夷的特殊岛屿 (Ziska et al. 1992; Sullivan et al. 1992; Lipp et al. 1994)。