

高山林线形成机理及植物相关生理生态学特性研究进展

李明财^{1,2}, 罗天祥², 朱教君¹, 孔高强²

(1. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016; 2. 中国科学院青藏高原研究所, 北京 100085)

摘要:高山林线作为极端环境条件下树木生存的界限, 由于其对气候变化的敏感性, 在全球变化研究中得到了广泛关注。研究高山林线形成机理以及林线地带植物相关生理生态学特性成为预测未来气候变化条件下植被动态变化的出发点。对于高山林线形成机理研究主要关注两方面问题: (1) 林线地带外界环境如何限制乔木生长和分布, 其内在机理如何; (2) 灌木及草本相对于乔木在林线地区有哪些生存优势, 从乔木到灌木及草本生活型演变的功能及意义如何。综述了当前高山林线形成机理及相关生理生态特性的国内外最新研究成果, 指出尽管温度 (尤其是生长季低温) 在全球尺度上能解释大部分高山区域林线的分布, 但树木生长和生存受限的内在机理并没有弄清楚, 目前主要存在“碳受限”以及“生长受限”假说两大争论焦点。另外, 理论上受温度控制的高山林线对气候变化的响应表现出不同的模式, 表明全球变化对林线分布和植被生长影响的复杂性和不确定性。因此, 未来的研究应该关注影响林线地区植被生长的多种生理生态学过程, 比如水分及养分利用过程, 以及从乔木到灌木及草本生活型演变的功能意义, 从而为林线形成机理以及对气候变化的响应提供更好的解释。

关键词:高山林线; 气候变化; 形成机理; 生理生态过程; 生活型演变

文章编号: 1000-0933(2008)11-5583-09 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Advances in formation mechanism of alpine timberline and associated physio-ecological characteristics of plants

LI Ming-Cai^{1,2}, LUO Tian-Xiang², ZHU Jiao-Jun¹, KONG Gao-Qiang²

1 Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang, 110016, China

2 Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100085, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(11): 5583 ~ 5591.

Abstract: Alpine timberline, as the most foundational ecological boundary for tree species growth under extremely environmental conditions, has received increasing attention in global change research given its potential sensitivity to climate change. An increased understanding on formation mechanism of timberline and associated physio-ecological characteristics of plants is of great importance in forecasting vegetation dynamics under future climate change. Two scientific questions concerned in timberline formation research are: (1) how environmental conditions do affect the growth and distribution of tree species at the timberline, and what is its intrinsic mechanism? (2) what is the advantage of shrubs and grasses compared with trees at the timberline, and what is the ecological function and significance of the variation of life form from

基金项目:国家重点基础研究发展计划“973”资助项目(2005CB422005); 国家自然科学基金资助项目(40671069, 30671669); 美国林务局国际合作资助项目(05-IC-11242343-064)

收稿日期:2008-04-16; **修订日期:**2008-07-10

作者简介:李明财(1976~), 男, 吉林抚松人, 博士, 主要从事同位素生态学研究. E-mail: Li_mingcai@163.com

Foundation item: The project was financially supported by the National Key Projects for Basic Research of China (No. 2005CB422005), the National Natural Science Foundation of China (No. 40671069, 30671669), and the International Cooperation Project of the USDA Forest Service Northern Global Change Program (No. 05-IC-112424-064)

Received date: 2008-04-16; **Accepted date:** 2008-07-10

Biography: LI Ming-Cai, Ph. D., mainly engaged in stable isotope ecology. E-mail: Li_mingcai@163.com

trees to shrubs and grasses? This paper reviewed the latest progress on formation mechanism of timberline and related physio-ecological characteristics of plants. A line of literatures have confirmed that temperature, especially low temperature during the growing season, can be used to explain the position of high altitude timberline at a global scale, however, the mechanisms controlling growth and survival of tree species are not properly understood. There are mainly two contradictory views, i. e. carbon limitation and growth limitation hypotheses. The observed responses of timberline to climate change, especially global warming, are also not consistent at the global scale, suggesting that the effect of global change on distribution of timberline and plant growth is rather complicated and uncertain. Therefore, future research should pay more attention to physio-ecological processes related to plant growth at timberline, such as water or nutrient use processes. In order to have a much better understanding on timberline formation and its response to future climatic change, the ecological function and significance of life-form transitions should receive particular attention.

Key Words: alpine timberline; climate change; formation mechanism; physio-ecological process; life-form transition

生态过渡带作为不同生态系统的过渡地带,具有许多独特性,被认为是对气候变化反映最敏感的地区之一,成为全球变化监测的重要区域^[1~3]。高山林线(alpine timberline)作为郁闭森林和高山植被之间的生态过渡带,是极端的环境条件下树木生存的界限。高山地带控制植物生长的气候因子变化大,一方面气候的变化可能引起植被生理生态学特性的变化,另一方面植物的变化又影响局地的小气候以及大范围的气候变化,容易捕捉到气候变化的“强信号”^[4~6]。前人大量研究表明,高山林线对气候变化十分敏感,作为全球气候变化理想的监测器,得到了广泛的关注^[1,7,8]。另外在高山地区由于山地的阻隔,林线物种很少受到人为的干扰,是研究植被-气候关系的天然实验室。受低温限制的高山植物生长对气候变化的响应更为敏感,因为处于极端环境下的高山植物必须具有良好的适应机制并保持有敏感的生命形式以响应各种持续的或突变的环境变化^[9]。

为了更好的理解高山林线对外界环境的响应以及在未来气候条件下对林线物种的生理生态过程及种群的动态变迁做出准确地预测,首要问题是研究林线形成的机理,即林线地区环境因子如何影响植物种的生长及生存^[10]。为什么在林线以上地带灌木及草本植物能够很好地生长和繁殖,而乔木则被排除在之外,灌木和草本植物与乔木相比有哪些生存的优势,从乔木到灌木及草本等生活型的转变,发生哪些生理生态学的变化使植物更适于在林线以上生存,林线处生活型转变的功能意义是从事林线研究人员普遍关注的问题,也是解释林线形成机理的关键所在^[10]。高山林线的产生及其形成机理的解释已经被争论了将近一个世纪^[11],提出了众多假说^[12]。当前大多数研究都支持了温度是控制林线形成的主要因子这一观点,而且从乔木到灌木及草本植物生活型的转变在每种林线形成的假说中都给了很好的诠释,但其内在的生理生态学机理并没有弄清楚,而且存在很大争议^[13]。受温度限制的高山区域在气候变化背景下被认为是非常敏感和脆弱的^[8],但是高山林线分布对气候变暖的响应表现为升高、不变或降低等截然不同的趋势^[14~17],这就为全球变暖的大背景下预测和模拟林线树种的生物地理与生态学过程及动态变迁带来困难。本文综述了当前林线形成机理的研究进展,结合在藏东南寒温带高山林线最新研究结果,评述了林线地区物种受限研究的热点问题及内在生理生态学过程,以及未来林线相关研究应该关注的问题。

1 高山林线定义及其类型

高山林线(alpine timberline)是郁闭森林和高山植被之间的生态过渡带,一般意义上的高山林线是指郁闭林的上限与树线之间的过渡地带。在自然条件下,高山林线并不总是表现为一条整齐的线,通常是一个过渡区^[18],有的林线非常宽,甚至可以达到郁闭林与树线之间数千米的范围^[19]。由于各地山体高山带的环境因子不同,也出现了不同的高山林线型。Tranquillini^[18]将高山林线分为两种类型。一种为渐变型(gradual)林线,即一般意义上的林线,另一种为急变型(abrupt)林线,即林木突然间在林线位置停止上升,取而代之的为灌丛或草甸,成为一条划分树林与灌丛或草地的界线。尽管不同林线地带分布的物种有所差异,但从森林到

低矮灌丛、草地的转变在所有寒温带林线普遍存在。

2 高山林线研究的几个阶段

高山林线树木不断更新形成了林线位置的动态变化,林线位置的这种变化与气候变化直接相关,并且林线位置的明显变化主要是在大的时间尺度上才显现出来^[7]。近 100a 来对高山林线的研究历程可大致分为 3 个主要阶段,早期(1900~1940 年)重点是对林线植物群落和区系组成的描述^[20,21]。中期(1940~1980 年)集中于研究高山林线植被与环境的相互关系。这期间,奥地利生态学家 Tranquillini^[18]的《高山林线的生理生态》一书起着开拓性的作用,初步探讨了林线的位置及植被分布的成因。在此后的近 20a 来,高山林线的研究主要与当前全球气候变化相联系,主要包括高山林线对气候变化的响应以及林线格局与动态变化^[5,22,23]。这一时期景观生态学的一些方法正逐渐被引入林线研究,如景观格局分析、空间分析、空间统计学、遥感和 GIS 等技术手段的应用。林线格局分布方面最具代表性的是, Körner^[4]认为:全球尺度上林线高度随纬度呈现出马鞍形的变化格局,即 30°N 以北和 20°S 以南林线高度随纬度升高而下降,而在 30°N 和 20°S 之间林线高度没有明显变化。最近,对林线新的研究兴趣集中表现在林线形成机理及森林在全球变化中的作用^[10,24]。大气 CO₂ 的浓度已呈现稳定增加趋势,全球气候模型预测气温将会上升 5℃,树木生长和对碳吸收的增加能缓解大气中 CO₂ 浓度上升的速度,但在高纬度林线地区由于森林扩展导致地面反照率的变化可能产生较强的促进进一步变暖的反馈效应。如何理解林线的形成机理,研究林线地带植物生理生态学特性,阐明现存林线边界树木生长的控制因子显然才是预测未来林线变化的关键所在^[10,24,25]。

3 有关林线形成的假说

有关林线形成机理近百年的研究结果表明,多种环境因子(包括大气温度、土壤温度、土壤湿度、土壤养分、风力、积雪、火灾、泥石流、雪崩等)单独或相互结合被用于解释林线的形成以及树木生存和生长的胁迫^[4]。由于高山林线环境复杂,国际上有关林线形成机理至今仍存在诸多争议^[11],提出了众多假说。Körner^[4,24]将林线形成的众多假说具体概况为以下几个方面:霜冻胁迫,由于频繁的冰冻和霜冻以及由此而带来的干旱和强光等造成的伤害会影响树木的生长及分布;外界干扰,比如火灾,泥石流或雪崩是高山林线很少的极端事件,但是都会强烈地影响林线的位置及植被的生长;繁殖受阻,林线处物种的传粉、种子发育、种子传播由于极端的环境条件而受阻;碳受限,植物在特定环境条件下的生长及分布取决于植物的碳收获(光合作用)与碳损失(呼吸作用)之间平衡能否满足植物生长的最低需求,而林线地区乔木物种已经接近生长的负平衡;生长受限,林线处较低的生长季土壤低温限制了植物组织形成过程中的某些生理生化过程,限制了植物细胞的分裂及生长,使植物光合作用产物分配不出去,阻止了林线植物的生长。Körner^[4]总结全球多个地区林线形成的调查资料,认为热量或温度指标是驱动林线形成的主导因素。Jobbagy 和 Jackson^[26]统计分析了全球 115 个山地林线资料(不包括热带地区),发现经过标准化的年平均温度和季节性温度变幅可共同解释全球 79% 的林线海拔高度变化,但未能给予合理的生态学解释。最近, Körner 和 Paulsen^[27]基于 1996~2003 年期间对全球 42°~68° 46 个不同海拔地区林线土壤温度的观测数据进一步揭示,生长季内高海拔林线地下 10cm 的平均土壤温度为(6.7±0.8)℃,并可用 3.2℃ 的土壤温度阈值来界定春季林线树木开始生长和秋季停止生长的时期。因此,生长季的土壤低温胁迫与林线形成密切相关,温度成为林线形成的主导因子,低温限制了林线树种的生存及生长。但是,低温限制了碳的吸收(source limit)还是限制了碳的分配(sink limit)现在并没有统一的结论,国际上仍然存在很大争议,成为林线机理研究的两大主流。

3.1 “碳受限”假说(carbon limitation)。在林线地区,相对于低矮灌木及草本植物,乔木本身由于树木的长高,不断地将光合作用产物用于支撑植物体粗大的树干及根部,所以植物体中投资于光合作用部分的比例逐渐下降^[28],使整个冠层的碳获得能力降低。另一方面,在林线附近低温致使植物光合效率下降,使植被碳吸收能力降低,植物每年的光合作用碳固定量不能平衡由呼吸导致的碳损失。而且随着海拔的升高,CO₂ 浓度降低,以及温度下降使得光合作用效率明显降低,加上相对较短的生长季长度也限制了碳的吸收,使得树木处于不利的生长条件下^[18],这些都使高海拔地区乔木植物将处于长期的“碳饥饿”状态,限制了树木的生长及

分布^[29,30]。同时,林线处光抑制使碳失衡加剧^[10]。“碳饥饿”假说曾一度被认为是林线形成及树木生长在林线以上减弱的主要原因,但支持的直接证据却很少^[28]。因为基于单位叶面积或叶重量基础之上的最大净光合速率对温度并不敏感,不同海拔之间的最大净光合速率没有明显的差异^[10]。最近几年来科学家通过 CO₂ 浓度增加实验研究了 CO₂ 对林线树木生长的影响,以此来验证林线地区树木生长是否存在碳受限。Hattenschwiler 等^[11]研究了欧洲落叶松(*Larix decidua*)和果山松(*Pinus uncinata*)两个林线树种在 CO₂ 浓度增加条件下的生长及光合特性,结果表明净光合速率明显增加,气孔导度下降,而非结构性碳水化合物积累增加。在 1 年的实验中,两个物种对 CO₂ 增加呈现出相似的反应,进而得出高海拔地区植物有可能存在碳限制的结论。在此基础上,Handa 等^[31]经过 3 年的 CO₂ 增加控制实验,证实欧洲落叶松及果山松叶片光合作用增强,而且叶片非结构性碳水化合物含量(NSC)均表现出上升趋势,认为在林线地区植物种有可能存在碳胁迫。Handa 等^[32]比较了不同植物种径向生长对 CO₂ 浓度增加的响应,结果表明尽管果山松径向生长没有显著变化,而欧洲落叶松表现出明显的增加趋势,从而证实林线物种对全球变化的敏感性不完全是由温度驱动的,至少有部分物种存在碳胁迫,而且这种胁迫是由于 CO₂ 不足影响植被光合作用引起的。但是从该些研究可以看出,随着 CO₂ 增加实验控制时间的增加,植物的响应逐渐发生变化,所以对于是否存在碳限制机理,可能存在种间差异,而且三年的研究数据是否能代表植物对长期 CO₂ 增加的反应模式还需要进一步研究。

3.2 “生长受限”假说(growth limitation)。Körner 及其研究小组的最新研究结果表明,高寒植物冠层叶片在零下 5℃ 时仍可进行正常的光合作用,高山植物普遍存在高光合生产能力(如具有较高的叶氮含量和低光合呼吸率),从而高山植物应该是“碳过剩”而不是“碳饥饿”^[13,24]。植物体内非结构性碳水化合物(non-structural carbon, NSC),即可溶性淀粉及糖(主要指蔗糖、果糖和葡萄糖)的总和,可以反应植物长期碳供应与碳消耗之间的平衡关系,被用来评估高山林线地区植物碳平衡状态^[24]。最近几年科学家通过测定不同林线地区植物非结构性碳水化合物含量随海拔变化模式,发现随海拔的升高 NSC 是增加的,说明从低海拔到高海拔应该是碳积累过程^[13,24,33,34]。他们认为低温对高海拔地区植物生长的限制不是对光合作用能力即碳吸收的限制,而是对光合作用产物分配能力的限制(sink limit),植物根系生长(根尖细胞分裂)在零下 3 ~ 10℃(一般为 5 ~ 7℃)下时则会停止活动,即多数植物根尖细胞分裂活动普遍存在相同或相似的低温阈值,由于生长季低温影响了植物组织形成过程中的某些生理生化过程以及细胞的分裂及生长,而且根系生长同时制约着树木地上部分的代谢水平,从而使植物光合作用产物分配不出去而显得过剩^[4,12,24]。尽管最近几年 CO₂ 浓度增加实验证实林线地区树木生长可能存在碳受限^[11,31,32],但是,在这些实验中也发现,不同物种对相同的 CO₂ 浓度变化响应存在明显不同,而且 1 ~ 2a 的响应模式与 3a 以上的响应存在明显差异。比如, Hattenschwiler 等^[11]一年的研究中两个物种对 CO₂ 升高有明显的响应,而 Zotz 等^[25]和 Handa 等^[32]连续 3a 及以上的 CO₂ 增加实验表明,CO₂ 增加提高了光合作用能力,同时也增加了非结构碳水化合物含量,但两种植物的生长却表现出不同的趋势,常绿松类的生长并没有出现类似于第 1 年观察到的增加趋势,与对照组相比并没有显著变化。前人大量的对比研究表明林线地区植物生长存在碳限制的假说不能在更多的物种上得以证明,而且短时的研究数据能否反应植物长期的反应模式还需验证。与此相反,对于生长受限假说的验证在不论是在个体植物种^[13,24,33]还是植物群落水平^[34]都得到了广泛的支持。Körner 及其研究小组一方面在证实高山地区植物存在生长受限的同时,在科学杂志发表文章,利用 4a 的 CO₂ 增加实验证实高山地区植物生长不存在碳受限,当前的 CO₂ 浓度是可以满足植物生长所需的^[35]。

4 高山林线植物的生理生态学特性

4.1 光合特性

Körner^[12]研究表明,高山林线植物单位叶面积的最大光合速率并不比低海拔地区植物低,而单位面积叶片的固碳效率高于低海拔地区植物。尽管在高海拔地区大气 CO₂ 分压降低,但是高海拔地区植物有较高的 CO₂ 同化能力,这也就补偿了 CO₂ 分压的下降,使高山植物的光合效率持续在很高的水平上^[12]。这可能一方面与高山植物叶肉细胞的厚度有关,另一方面单位面积叶氮的含量在高海拔地区增加,而至少一半的氮投入

到与光合作用有关的器官当中^[36]。而且这种增加有可能是全球性的,特别是低温和较短的生长季对植物生长的限制要高于根部对氮吸收的限制,从而导致了氮含量的增加^[37]。较厚的叶肉细胞加上较高的叶氮含量能够很好地解释高山植物即使在较低的 CO₂ 分压下具有较高的光合效率^[12]。尽管高山地区气温很低,但高山植物抗寒能力强,光合最适温度及光合临界温度较低,高山植物光合作用对温度的要求不高,在生长季空气温度不是植物光合作用的主要限制因子^[38]。很多科学家对林线地区植物的光合作用进行了大量的研究,结果表明在植物的生长季期间,植物叶片的净光合速率并没有受到生长季低温环境的影响而显著下降^[12,38,39]。这与 C₃ 植物光合作用对温度的响应有关,温带的乔木物种在环境温度 20℃ 左右时光合效率最高,而环境温度降到 10℃ 时光合速率有微弱下降,在环境温度为 5℃ 时仍保持很有效的净光合速率^[12]。Körner^[12] 认为 5 个方面使高山植物对低温不敏感:①高山植物在光照充足时通过调整光合最适温度与叶片温度保持一致,因此保持最大碳收获;②光合温度响应曲线宽,所以在温度一定的变化幅度内光合作用都可以保持最大光合速率的 95%;③最适光合作用温度随着光照的变化而发生变化,当光照低时最适温度也变低,而光照充足时最适温度也变高;④最适温度调整到占据主导温度的速度是很快的;⑤高山地区夜间在零度以下时(-3 ~ -6℃)不会影响叶片白天的光合速率。低温对于光合作用的限制作用主要在光照不足的情况下,实际上此时光照已经成为限制因子^[40]。高山植物光合作用对光照的变化比较敏感,对光照要求相对比较高,有较高的光补偿点和饱和点^[12],限制光合作用的主要因素是光子通量密度。光合作用对光照的要求从适应遮阴环境植物的 500 μmol m⁻² s⁻¹ 到最高 > 2000 μmol m⁻² s⁻¹^[39]。甚至有的高山植物在中午光照充足,光强达到 3000 μmol m⁻² s⁻¹ 时,光合速率还是继续上升,而且没有达到光饱和点^[39]。高山植物对高光照强度的充分利用能力可以帮助植物免受光损伤,对保护植物是有利的。光合作用在高海拔处并没有减弱,似乎不支持碳受限的假设,当前 CO₂ 浓度下,植被光合作用是否已经达到饱和,还需要进一步验证。

4.2 生长状况

高山林线地区植物随着海拔的升高,总体上生长速率明显下降,尤其是乔木物种,径向生长(树轮宽度)和树高在高海拔地区表现出下降趋势,但径向生长的减少幅度要低于高度变化的幅度,且存在明显的种间差异^[41]。作为藏东南色季拉山两种主要的林线物种,急尖长苞冷杉主要分布于阴坡,分布最高海拔达 4 350 m,而方枝柏主要分布于阳坡,分布最高海拔达 4 520 m。统计分析了急尖长苞冷杉和方枝柏树高以及树轮宽度随海拔的变化模式,发现总体上随海拔的升高,树高和径向生长(树轮宽度)都呈现降低趋势,但两个物种存在明显差异。树龄相似的急尖长苞冷杉树轮宽度及树高随海拔升高(4 170 ~ 4 370 m)降幅微弱,而方枝柏从海拔 4 260 m 至 4 440 m 树轮宽度及树高均明显下降,尤其是树高呈现非线性的降低趋势,海拔越高降低的幅度越大,在林线最上方 4 520 m 处,方枝柏树高降低到已经接近 2 m。限制高山林线地区乔木生长的原因一直是林线研究人员所关心的热点和难点问题^[10,16,17]。温度限制了植物的生长一直以来得到了广泛的支持,但是温度对树木生长的内在机理引起了科学界兴趣。如前所述,“碳受限”和“生长受限”是林线形成机理及树木受限的两大主流。随着研究的深入,当前林线研究人员开始关注与植物生长有关的其它生理生态过程,比如林线地区植物的养分及水分利用状况,一是通过比较相同物种不同海拔变化模式,另外比较相同海拔不同物种,尤其是生活型之间的演变,以期对林线物种的生长受限提供更为全面的解释^[42~45]。

另外,在色季拉山林线地带,为什么在相同地区不同树种分布在不同坡向,同时为什么分布高度也有明显差异?通过分析两个物种的生理生态学特性(光合速率、养分及水分利用状况)以及对土壤湿热状况的连续监测,有望解释不同物种在不同坡向及海拔的分布状况。Körner 和 Paulsen^[27] 研究了全球高海拔地区林线土壤表层(-10 cm)温度,发现尽管不同纬度地区生长季长度有明显的差异,但是存在相似的平均生长季土壤温度(平均为(6.7 ± 0.8)℃),表明土壤表层低温可以指示全球尺度上林线的分布及林线地区植物的生长受此低温的限制,存在明显的低温阈值。通过对照色季拉山林线不同坡向和不同树种组成的林线是否存在相似或相同的生长季土壤低温阈值,可以为不同物种的分布高度差异提供解释。方枝柏在阳坡分布海拔高度明显高于阴坡急尖长苞冷杉可能与阳坡光照高于阴坡,从而改善了大气及土壤的温度,使方枝柏分布高度高于冷杉。

另外,方枝柏与冷杉不同分布海拔高度可能与两个物种生长状况随海拔变化的不同模式有直接关系。在一定的土壤低温阈值下林线地区郁闭的乔木群落(低根茎比)将被低矮的稀树-灌丛-草地群落(高根茎比)所替代以改善根系层的土壤温度和养分及水分的吸收利用^[10,46]。方枝柏随海拔变化树高明显下降,且在最高海拔处接近2m,已经接近于灌木的高度,树高的下降使冠层的遮挡降低,从而增加土壤阳光辐射,有利于升高土壤温度,而且树高的下降降低了水分及养分的传输路径,改善了水分及养分利用效率,使其可在高海拔处分布。

4.3 养分利用状况

高海拔林线地带植物生长可能受到土壤养分供给的限制,特别是氮、磷的供应,土壤有效养分的分布能够影响林线的分布很早就受到科学家的关注^[42]。Malanson 和 Butler^[42]沿一个海拔梯度检验了土壤养分对树木-苔原带分布的影响,发现从森林内部到相邻的苔原带,总体上土壤有效养分(N, P, K)呈现出梯度下降趋势,所以他们认为,理论上林线应分布在土壤养分较高的地区。阿拉斯加林线附近林木氮含量很低^[47],并且高山白桦在瑞典林线处也受到氮限制^[43]。另外,Timoney^[48]研究发现加拿大极地林线分布与地质因素有关,比如林线倾向于向磷素富集的地方发展。事实上,林线的分布一方面与土壤养分的含量可能有直接的关系,另一方面即使在养分含量很高的地区,植物能否充分利用才是关键问题,如果植物占据了养分充足的地域,但养分吸收或运输受阻同样也会使植物存在养分限制^[43,47]。比如,许多情况下高海拔地区较低的土壤温度限制了根系的活性,使根系对养分的吸收受阻,即使林线地区土壤养分含量很高,也会限制植物的生长^[43,47]。林线地带,乔木物种相对于灌木及草本植物通过延长叶寿命并形成叶量大的方式能有效地提高生态系统的氮素利用效率,但这在很大程度上制约了光在林下的分布并导致土壤低温对根系生长的胁迫,在一定的土壤低温阈值下郁闭的乔木群落被低矮的稀树-灌丛-草地群落所替代以改善土壤温度和养分吸收利用^[49,50]。

4.4 水分利用状况

崔海亭等^[6]总结前人的研究结果,认为尽管高山林线地区在大多数情况下多大风,强辐射,但高山植物在生理上并不缺水。其中有以下几个方面的原因:①高山地区由于气温及土壤平均温度低,因而蒸发量小,且林线地区植物蒸腾速率相对较低,从而使植物在夏季水分平衡很少出现紧张状态;②秋季土壤温度的下降,阻碍了植物对水分的吸收,但是冬季雪的覆盖使雪下的空气完全被水蒸汽所饱和,因而没有蒸腾丧失水分^[6,12,18]。③通常降雨随着海拔的增加是增加的,而且土壤湿度在高海拔地区很高。但是 Körner^[12]在报道中指出,尽管林线地区土壤湿度很高,植物体有可能处于缺水状态。水分胁迫对林线形成以及林线地带植物生长的重要性受到了越来越多的关注,并且得到了野外数据的支持^[4,10,28,44,45]。比如,Morales 等^[44]研究了阿根廷西北部亚热带高山地带林线物种生长对环境条件的响应,发现降水是植物生长的主要影响因子,指出高海拔林线地区植物生长受夏季气温限制的观点不适用于亚热带高山地区。而在高纬度阿拉斯加北方林线地区,热量曾一度被认为是林线植被生长的主要限制因子,而 Wilmking and Juday^[51]通过研究该地区7个林线地带687株白云杉个体径向生长与气候因子的关系,结果表明与温度的关系在研究地区的西部是正相关,而在东部地区表现为明显的负相关,通过进一步分析了与降水的关系,发现径向生长与从西部至东部明显减少的降水有直接关系,从而证实水分胁迫是该地区林线植物生长的另一种主要限制因子。

在亚高山寒温带林线,降雨量通常是随着海拔的升高而增加,而且土壤湿度在高海拔地区很高,尤其是在生长季。比如色季拉山阴坡急尖长苞冷杉林线从4170m到4370m,夏季(5~9月份)平均土壤湿度从20.6%上升到30.3%。同时高山地区由于气温及土壤温度较低,蒸发量小,植物蒸腾速率相对较低,所以理论上植物并不存在生理缺水,尤其是对草本植物。但是在林线地区存在另一种情况,尽管土壤湿度相对很高,降水似乎不会成为限制植物生长和生存的主要因子,但由于其所处的低温环境,限制了土壤对水分的吸收以及在树干的水分转输^[45,52],而且较低的蒸腾作用也降低了水分拉力^[53,54],同时由于树高的变化形成的水力限制^[46,52,55]有可能使叶片存在水分胁迫。已有研究开始关注冷湿气候条件下,降水及土壤湿度对植物生长的影响。James 等^[38]认为在高海拔地区的木本植物是受水分胁迫的,即使是在降雨量充沛的地区也是一样。Li 等^[45]研究了喜马拉雅东部林线附近植物结构和生理特征随海拔的变化模式,表明尽管降水量随海拔是增加

的,理论上高海拔地区树木的水分供应是充足的,但是树木也表现出随海拔升高对水分胁迫的适应性增强。李明财^[46]测定了该地区色季拉山林线地区相同生境下不同物种的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,发现生活型不同物种之间没有差异,而不同生活型之间差异显著,指示即使在冷气候条件下的林线地带,不同生活型植物具有明显不同的水分利用策略,乔木物种由于树高及生长季低温限制了水分的吸收及传输,从而使乔木叶片气孔导度下降或者关闭以减少水分的散失,从而使叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值明显高于其他生活型。相对于乔木,灌木及草本由于高度的下降降低了水分传输路径,使灌木及草本在水分的供应方面有相对的优势,可能是在林线以上地带灌木及草本植物能够很好地生长和繁殖,而乔木生长受限的一方面原因。通过研究林线地区植物的水分利用状况有望为林线植物的生理受限提供新的解释^[44,45,51]。

5 未来研究方向

5.1 关注林线地带植被养分及水分利用效率

自 Körner^[4]及其研究小组提出“生长受限”假设以来,众多的科学家通过分析不同物种的非结构性碳含量(NSC)随环境的变化来证实林线地区温度并非限制了植物光合产物的合成,而是通过限制植物细胞以及植物组织的分裂及生长,使植物光合作用形成的产物分配不出去,阻止了林线植物的生长以及乔木物种在林线以上地带的分布^[4,13,24,33,34,56]。而最近发表的有关 CO_2 控制实验结果却表明在 CO_2 增加的条件下,不同植物种呈现出明显不同的响应模式,有的物种生长呈现出明显增加趋势,而其它物种没有显著影响^[31,32,57]。同时,随控制实验时间的变化,相同物种的响应模式也有所变化^[25,32]。植被在其它气候条件不变的情况下,对 CO_2 的增加表现出的生长变化为“碳受限”提供了一些新的证据,尽管其影响的机理并不是低温影响光合作用,而是与大气 CO_2 的增加有直接的关系。温度(尤其是生长季低温)在全球尺度上能解释大部分高山区域林线的分布,经过标准化的年平均温度和季节性温度变幅可解释全球 79% 的林线海拔高度变化^[26]。受温度限制的高山区域在气候变化背景下被认为是非常敏感和脆弱的^[8],理论上受温度控制的高山植物对于气候变暖的反应是植物生长表现出增加趋势,而且分布向高海拔或高纬度迁移,林线也将存在更为敏感的动态变迁^[58]。但观测资料显示,全球不同地区高山林线对气候变化表现出明显不同的响应^[14~17],表明气候变化对林线地区物种分布及生存不是单纯通过影响光合作用或者细胞的分裂及生长,而且林线对全球变化的不同反应说明其反应的复杂性,这就为全球变暖的大背景下预测和模拟林线树种的生物地理与生态学过程及动态变迁带来困难。最近,林线地带植被其他生理生态学过程受到关注,比如水分及养分的吸收利用等^[4,10,28,44,45,49~52],此类研究可能为林线形成机理提供更为全面的解释,有助于更好地理解高山林线物种对未来全球变化的响应。

5.2 从乔木到灌木及草本转变功能意义

前人的研究已经表明林线地区从乔木(低根茎比)到灌木及草本(高根茎比)生活型转变(尤其是突变型林线)的功能意义,是理解林线形成机理的关键^[10]。林线乔木群落由于其相对密闭的冠层制约了光在林下的分布并导致土壤低温对根系生长的胁迫,而植被从乔木转变为稀疏的灌木及草本,很大程度上改善了土壤表层的太阳辐射,使土壤温度增加^[10],从而促进了植物根系的分裂增生能力,同时增加了根系对养分及水分的吸收能力^[46,49,50]。另外,从乔木到灌木及草本群落的转变,植被本身的高度明显降低,减少了水分及养分从根部到达叶片的路径,也有利于水分及养分的传输^[52,55,59]。未来林线研究应该特别关注乔木群落到灌木及草本转变的功能意义,以下问题将成为研究热点:(1)在相同的生境下,不同树种组成的林线是否存在相似或相同的生长季土壤低温阈值以及是否具有相同的受限机理?(2)与林线乔木相比,分布于林线上限附近的灌木和草本类型地面光照强度及土壤温度与有何差异,生长季土壤温度是否接近这一林线低温阈值?(3)在相同海拔地带,灌木及草本的养分及水分利用状况与乔木相比有何差异,以及分布于乔木林下和林外的灌木、草本之间有何不同?

References:

- [1] Peter D P C. Plant species dominance at a grassland-shrub land ecotone: An individual-based gap dynamics model of herbaceous and woody

- species. *Ecological Modelling*, 2002, 152: 5 — 32.
- [2] Guillemette M, Stephen J B. Carbon isotopes in Ombrogenic peat bog plants as climatic indicators: calibration from an altitudinal transect in Switzerland. *Organic Geochemistry*, 2001, 32: 233 — 245.
- [3] Zhu F M, An S Q, Guan B H, *et al.* A review of ecotone: concepts, attributes, theories and research advances. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(7): 3032 — 3042.
- [4] Körner C. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 1998, 115: 445 — 459.
- [5] Lloyd A H, Fastie C L. Spatial and temporal variability in the growth and climate response of treeline trees in Alaska. *Climate Change*, 2002, 52: 481 — 509.
- [6] Cui H T, Liu H Y, Dai J H, *et al.* Research of mountainous ecology and alpine timberline. Beijing: Science Press, 2005.
- [7] MacDonald G M, Sceicz J M, Claricoates J. Response of the central Canadian treeline to recent climatic changes. *Annals of the Association of American Geographers*, 1998, 88: 183 — 208.
- [8] Theurillat J P, Guisan A. Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review. *Climate Change*, 2001, 50: 77 — 109.
- [9] Becker A, Bugmann H. Global change and mountain regions: the mountain research initiative. IGBP Report 49, GTOS Report 28, IHDP Report 13, 2001.
- [10] Grace J, Berninger F, Nagy L. Impacts of climate change at the treeline. *Annals of Botany*, 2002, 90: 537 — 554.
- [11] Hättenschwiler S, Handa I T, Eqli L, *et al.* Atmospheric CO₂ enrichment of alpine treeline conifers. *New Phytologist*, 2002, 156: 365 — 375.
- [12] Körner C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. New York: Springer, 1999.
- [13] Hoch G, Popp M, Körner C. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline. *Oikos*, 2002, 98: 361 — 374.
- [14] Mäkinen H, Nöjd P, Mielikäinen K. Climatic signal in annual growth variation of Norway spruce (*Picea abies*) along a transect from central Finland to the Arctic timberline. *Canadian Journal of Forest Research*, 2000, 30: 769 — 777.
- [15] Diemer M. Population stasis in a high-elevation herbaceous plant under moderate climate warming. *Basic and Applied Ecology*, 2002, 3: 77 — 83.
- [16] Kullman L. Tree line population monitoring of *Pinus sylvestris* in the Swedish Scandes, 1973 — 2005: implications for tree line theory and climate change ecology. *Journal of Ecology*, 2007, 95: 41 — 52.
- [17] Danby R K, Hik D S. Variability, contingency and rapid change in recent subarctic alpine tree line dynamics. *Journal of Ecology*, 2007, 95: 352 — 363.
- [18] Tranquillini W. *Physiological Ecology of Alpine Timberline*. Springer-Verlag. Berlin. New York, 1979.
- [19] Holtmeier F K. Ecological aspects of dimatically-caused timberline fluctuations. In: Beniston M, eds. *Mountain Environment in Changing Climates*. London and New York, 1994. 220 — 233.
- [20] Holm T. The flower of *Chimaphila*. *Rodora*, 1927, 29: 1 — 6.
- [21] Daubenmire R F. Alpine timberlines in the Americas and their interpretation. *Butler University Botanical Studies*, 1954, 11: 119 — 136.
- [22] Kullman L. Holocene history of the forest-alpine tundra ecotone in the Scandes Mountains (Central Sweden). *New Phytologist*, 1988, 108: 101 — 110.
- [23] Slatyer R O, Noble I R. Dynamics of montane treelines. In: Hansen A J, diCasti F, eds. *Landscape Boundaries: Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flow*. New York: Springer Verlag, 1992. 346 — 359.
- [24] Körner C. Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*, 2003, 91: 4 — 17.
- [25] Zotz G, Pepin S, Körner C. No down-regulation of leaf photosynthesis in mature forest trees after three years of exposure to elevated CO₂. *Plant Biology*, 2005, 7: 369 — 374.
- [26] Jobbagy E G, Jackson R B. Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemispheres. *Global Ecology and Biogeography*, 2000, 9: 253 — 268.
- [27] Körner C, Paulsen J. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, 2004, 31: 713 — 732.
- [28] Sveinbjörnsson B. North American and European treelines: external forces and internal processes controlling position. *Ambio*, 2000, 29: 388 — 395.
- [29] Stevens G C, Fox J F. The causes of treeline. *Annual Review of Ecosystem and Systematics*, 1991, 22: 171 — 191.
- [30] Germino M A, Smith W K. Conifer seedling distribution and survival in an alpine treeline ecotone. *Plant Ecology*, 2002, 162: 157 — 168.
- [31] Handa I T, Körner C, Hättenschwiler S. A test of the treeline carbon limitation hypothesis by in situ CO₂ enrichment and defoliation. *Ecology*, 2005, 86: 1288 — 1300.
- [32] Handa I T, Körner C, Hättenschwiler S. Conifer stem growth at the altitudinal treeline in response to four years of CO₂ enrichment. *Global Change Biology*, 2006, 12: 2417 — 2430.
- [33] Shi P L, 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. *Functional Ecology*, 2008, 22: 213 — 220.
- [34] Shi P L, Körner C, Hoch G. End of season carbon supply status of woody species near the treeline in western China. *Basic and Applied Ecology*, 2006, 7: 370 — 377.

- [35] Körner C, Aschhoff R, Bignucol O, *et al.* Carbon flux and growth in mature deciduous forest trees exposed to elevated CO₂. *Science*, 2005, 309: 1360—1362.
- [36] Sparks J P, Ehleringer J R. Leaf carbon isotope discrimination and nitrogen content of riparian trees along an elevational gradient. *Oecologia*, 1997, 109: 362—367.
- [37] Hultine K R, Marshall J D. Altitude trends in conifer leaf morphology and stable carbon isotope composition. *Oecologia*, 2000, 123: 32—40.
- [38] James J, Grace J, Hoad S. Growth and photosynthesis of *Pinus sylvestris* at its altitudinal limit in Scotland. *Journal of Ecology*, 1994, 82: 297—306.
- [39] Körner C, Diemer M. In situ photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. *Functional Ecology*, 1987, 1: 179—194.
- [40] Liu H Y, Gu H S, Tang Z Y, *et al.* Tree photosynthesis on alpine timberline and its relationships to environmental factors in the Eastern Part of Temperate China. *Journal of Mountain Science*, 2002, 20(1): 32—26.
- [41] Hoch G, Körner C. Growth, demography and carbon relations of *Polylepis* trees at the world's highest treeline. *Functional Ecology*, 2005, 19: 941—951.
- [42] Malanson G P, Butler D R. Tree tundra competitive hierarchies, soil fertility gradients, and treeline elevation in Glacier-National-Park, Montana. *Physical Geography*, 1994, 15: 166—180.
- [43] Sveinbjörnsson B. Soil carbon and nitrogen mineralization at different elevations in the Chugach mountains of south-central Alaska, USA. *Arctic Antarctic Alpine Research*, 1995, 27: 29—37.
- [44] Morales M S, Villalba R, Grau H R, *et al.* Rainfall-controlled tree growth in high-elevation subtropical treelines. *Ecology*, 2004, 85: 3080—3089.
- [45] Li C Y, Liu S, Berninger F. *Picea* seedlings show apparent acclimation to drought with increasing altitude in the eastern Himalaya. *Trees*, 2004, 18: 277—283.
- [46] Li M C. Leaf $\delta^{13}\text{C}$ and related physio-ecological characteristics across different plant life forms at the timberline, Southeastern Tibetan Plateau. Ph. D. thesis. Institute of Tibetan Plateau Research, CAS. Beijing, 2007.
- [47] Schulze E-D, Kelliher F M, Körner C, *et al.* Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate, and plant nitrogen nutrition—a global ecology scaling exercise. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1994, 25: 629—660.
- [48] Timoney K. Tree and tundra cover anomalies in the subarctic forest-tundra of northwest Canada. *Arctic*, 1995, 48: 13—21.
- [49] 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. *Oecologia*, 2005, 142: 261—273.
- [50] 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. *Journal of Vegetation Science*, 2008, 19: 245—252.
- [51] Wilmsking M, Juday G P. Longitudinal variation of radial growth at Alaska's northern treeline—recent changes and possible scenarios for the 21st century. *Global and Planetary Change*, 2005, 47: 282—300.
- [52] Ryan M G, Phillips N, Bond B J. The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant Cell and Environment*, 2006, 29: 367—381.
- [53] Smith W K, Young D R, Carter G A, *et al.* Autumn stomatal closure in six conifer species of the Central Rocky Mountains. *Oecologia*, 1984, 63: 237—242.
- [54] Magnani F, Borghetti M. Interpretation of seasonal changes of xylem embolism and plant hydraulic resistance in *Fagus sylvatica*. *Plant, Cell and Environment*, 1995, 18: 689—696.
- [55] Koch G W, Sillett S C, Jennings G M, *et al.* The limits to tree height. *Nature*, 2004, 428: 851—854.
- [56] Körner C, Hoch G. A test of treeline theory on a montane permafrost island. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2006, 38: 113—119.
- [57] Hattenschwiler S, Handa I T, Eqli L, *et al.* Atmospheric CO₂ enrichment of alpine treeline conifers. *New Phytologist*, 2002, 156: 365—375.
- [58] Motta R, Nola P. Growth trends and dynamics in sub-alpine forest stands in the Varaita Valley (Piedmont, Italy) and their relationships with human activities and global change. *Journal of Vegetation Science*, 2001, 12: 219—230.
- [59] Duursma R A, Marshall J D. Vertical canopy gradients in $\delta^{13}\text{C}$ correspond with leaf nitrogen content in a mixed-species conifer forest. *Trees*, 2006, 20: 496—506.

参考文献:

- [3] 朱芬萌, 安树青, 关保华, 等. 生态交错带及其研究进展. *生态学报*, 2007, 27(7): 3032—3042.
- [6] 崔海亭, 刘鸿雁, 戴君虎, 等. 山地生态学与高山林线研究. 北京: 科学出版社, 2005.
- [40] 刘鸿雁, 谷洪涛, 唐志尧, 等. 中国东部暖温带高山林线乔木的光合作用及其与环境因子的关系. *山地学报*, 2002, 20(1): 32—26.
- [46] 李明财. 藏东南高山林线不同生活型植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值及相关生理生态学特性研究. 博士学位论文. 中国科学院青藏高原研究所, 北京, 2007.