

海拔梯度上的植物生长与生理生态特性

潘红丽^{1,2}, 李迈和^{1,4}, 蔡小虎², 吴杰³, 杜忠¹, 刘兴良^{2*}

1. 中国科学院成都山地环境与灾害研究所, 四川 成都 610041; 2. 四川省林业科学研究院, 四川 成都 610081;
3. 西南大学农学与生命科技学院, 重庆 400716; 4. 瑞士联邦森林、雪和景观研究院, 瑞士 苏黎世 CH-8903

摘要: 环境是植物生存和发展的条件, 在各种不同的生境中聚生着特定的植物种类。全球气候变化迅速而显著地改变着高海拔地区的生态环境, 这必将导致山地植物生理生态适应性、分布界限等发生变化, 这些变化反过来又会对气候变化造成深远影响。因此, 研究山地植物的生理生态特性, 揭示其对全球气候变化的响应和适应性, 具有重要的现实与科学意义。海拔梯度由于包含了温度、湿度、光照等诸多环境因子的剧烈变化而成为了研究植物对全球气候变化响应的理想区域。随着海拔升高, 气温下降、大气压及 CO₂ 分压降低、光强增加等, 植物的生态和生理特征将产生巨大的变化, 可能影响到植物种类在海拔梯度上的分布、植物群落的结构组成。一些亟待回答的问题包括: 全球气候变化将如何影响高山植物的生长环境? 环境变化如何影响植物生理生态适应性? 植物群落的分布、结构和组成将发生哪些变化? 这些变化又将怎么样影响气候进一步变化? 众多的研究报导了树木的生理生态特征、生长速率和生产力等对海拔的响应。本文在总结前人研究的基础上, 系统地综述了海拔梯度上温度、水分、光照、土壤等环境因子的差异对高山植物的生长及生理生态特性的影响, 以及植被分布的变化, 旨在阐明植物对全球气候变化的行为与生理生态响应, 以期为该领域的深入研究提供参考。

关键词: 海拔梯度; 植物生长; 形态特征; 光合作用; 生化组成; 物种多样性; 分布边界

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 1674-5906 (2009) 02-0722-09

作为陆地表面的重要组成部分, 山区物种丰富, 生态系统类型多样, 但随着区域经济的发展和全球气候的变化, 山区环境正经历着迅速而显著的变化, 山地生态系统变得脆弱而又敏感。海拔梯度由于包含了温度、湿度、光照等诸多环境因子的剧烈变化, 因而成为研究植物在海拔梯度格局上变化的理想区域。海拔梯度造成的温度、水分和土壤肥力等环境异质性可能会极大地影响到植物的生长, 从而导致山地植物生理生态适应性发生变化, 不同海拔上植物生理生态特征的差异必将导致种群特征的可塑性变化, 从而影响种群的空间分布格局, 使海拔梯度上植物多样性及其分布界限上变异从而影响种群的空间分布格局^[1-7]。目前, 亚高山和高山植物的生理生态特征、生长速率和生产力等对海拔的响应研究已经相当广泛^[8-17], 然而对于植物而言, 影响其生理生态特性的环境因子复杂多变, 如在潮湿温暖的地区, 随海拔升高降水量增加, 但对于许多亚热带地区, 通常中海拔的高度降水量最大; 同样地, 温带地区随着海拔升高, 中海拔的高度可能存在逆温层, 温度随海拔升高呈现“低-高-低”的格局^[1]。海拔梯度上复杂多变的环境必将导致不同区域的研究难以取得一致结果。

作者就掌握的国内外有关植物在海拔梯度格

局的研究资料进行汇总、分析, 详细阐述高山亚高山地区温度、水分等主要环境因子在海拔梯度上的变化及其对植物生长的影响, 以及植物生理生态特征对不同生长环境的适应特性, 旨在阐明环境异质性是影响高山植物生理生态差异的重要原因。以期为该领域的深入研究提供参考。

1 海拔梯度上环境因子变化与植物生长

1.1 温度在海拔梯度上的变化及其对植物生长的影响

对于植物的生长和分布来说, 温度是一个十分重要而复杂的因子^[3]。它直接影响植物的光合、呼吸、细胞分裂、物质运输与传递等生理生化过程。当温度超出阈值, 会影响到植物的代谢和调节过程, 导致植物产生生理衰退(如枯萎和落叶), 生长受到抑制, 甚至引发死亡^[18]。另一方面, 温度在有机物分解、N 的矿化和土壤蒸散发等方面扮演着重要角色^[19-22]。在温度和养分都受限制的地域, 如北温带、寒温带和亚极地生态系统等的增温实验显示, 升高的温度促进了植物的生长速率, 提高了生态系统净生产力^[23-24]。相反, 在温度因子不占支配地位的中低海拔, 增温反而增强蒸散发和土壤干旱程度, 从而对植物生长起到限制作用^[25]。物候与温度密切地联系着。由于全球气候变暖, 使得春季物

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(40771071); “十一五”科技支撑项目(2006BAD03A10); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(CAFIFEEPYBB2007001); 王宽城教育基金项目(2008)

作者简介: 潘红丽 (1979 年生), 女, 博士, 主要从事气候变化与高山生态研究。E-mail: panfreely212@126.com

*通讯作者: 刘兴良, 研究员, 博士。E-mail: liu881005@yahoo.com.cn

收稿日期: 2008-12-16

候期提前, 秋季、夏季物候期推迟, 植物生长季长度延长。生长在高海拔地区的植物, 由于冬春温度的升高(尤其夜间温度升高), 对其生理生态的影响将大大加强。

海拔是一个重要的地形因子, 温度受其影响最大。一般地, 温度会随着海拔升高而降低, 从而对植物生长产生影响^[1, 22, 26]。海拔高度每上升 100 m, 温度降低约 0.6℃, 而且随着海拔增加, 月平均气温降低, 日温差变得较大^[22]。日温度变化幅度(昼夜温差)较季节温度变化急剧, 植物通常在一天中要经历类似从夏季到冬季的温度变化, 如冰雹、夜间霜冻等使植物时常遭受冰冻的侵害^[1]。Reiners 等^[27]研究表明, 北美高山最冷月温、夏季均温、生长季长与海拔之间有显著的负相关关系($R^2=0.99$), Criddle 等^[19]及 Loehle^[31]也得出相似的研究结果。由于气温与土壤温度相关极显著, 因此土壤温度随着海拔升高也逐渐降低。土壤温度影响土壤化学过程的速度和成土母质中原生矿物的风化, 也影响到凋落物的分解速率, 因此影响到可提供给植物的有效营养元素的供给。显然, 高海拔过低的土壤温度不利于土壤有机质的转化, 这也是高海拔植物生长受限的一个重要原因^[19, 22]。

1.2 水分在海拔梯度上的变化及其对植物生长的影响

水分也是影响植物生长的一个重要因素。它往往是植物分布和生产力的限制因子, 对森林生产力有着重要影响^[18]。植物的水分平衡是水分吸收和消耗的结果。它主要决定于土壤中有效水和大气蒸发能力。空气湿度和土壤湿度会影响到植物的光合作用, 过于干燥的空气湿度和含水量较低的土壤, 均能限制光合作用的进行^[1]。植物生长还受潜在蒸散(potential evapotranspiration, PET)的影响。因此, 在较干旱地区, 降水是植物生长的主要限制因子。

降水由于地区和季节的不同而存在很大差别。可以预见, 在全球气候暖化的大背景下, 随着海拔的变化, 高山植物生存环境的水分条件, 包括降雨、雾、土壤水分可获得性等发生相应的变化^[28]。水分因子常用平均年降雨量(mean annual rainfall, MAR)来衡量。一般而言, 随着海拔升高, 年降水量增多。高海拔区降雨的频度和总量大于低海拔区, 而且薄雾天气相对较多。但是由于大气温度降低, 因此潜在蒸散下降, 此外气压低下, 导致气孔关闭加剧, 因此大大限制植物的光合作用和生长速度^[22]。高海拔地区的植物, 冬天土壤温度急剧下降, 覆雪下的土壤温度常常在零度以下, 植物体内可利用的水分很快冻结, 并且根系对土壤中水分的吸收大大减小甚至完全停止, 使根系生长受到压抑和中断, 从而

造成生理干旱, 气孔也因为水分的亏缺而关闭, 使植物枝叶和根系顶端枯死, 干物质增长减少^[1, 31]。

1.3 光照在海拔梯度上的变化及其对植物生长的影响

光照(太阳辐射)是植物所有代谢活动的唯一能源, 它影响生态系统内一系列生物、化学和物理过程, 从而深刻影响着植物的生长、形态、生物量和地理分布等。由于人类活动产生了大量的 CO₂ 等温室气体, 导致大气中各种光谱的辐射类型和比例发生了变化, 同时气温升高导致大气环流模式随之改变, 必将导致云量产生变化^[29]。这一系列变化打破了长期以来全球大气中太阳辐射的收支平衡, 构成辐射胁迫^[30]。分布在地球各地的植物也一定会随着环境变化而产生变化。借助于自然选择和进化而形成各类植物所特有的对日照长度的反应方式(如植物在一定光照条件下的开花、落和休眠等), 也就是植物中普遍存在的光周期现象, 也会产生预想不到的变化^[31]。

由于光强、光质和光周期的变化, 太阳光具有巨大的时空异质性。一般来说, 随着海拔梯度的升高, 光照强度增加, 紫外辐射增强。在高海拔地区, 紫外线是决定很多植物分布的一个重要因子^[22]。不同波长的光对植物的光合作用、色素形成、形态建成等有不同的影响。植物主要是利用长波光中的可见光进行光合作用。紫外光(属于短波光)对植物有抑制作用, 能抑制细胞的伸长, 使茎干粗短。不同海拔的植物主要通过形态学变化来适应光环境, 即不同生长光强下, 植物的表型发生一些变化^[32-33]。叶片是植物对环境变化最为敏感的光合器官之一, 其形态和解剖结构特征被认为最能体现环境因子的影响及植物对环境的适应^[34-35]。如强光可减少叶干物质质量的投入, 缩小叶面积, 同时为缓和因强光而导致的水分胁迫, 减少因蒸腾速率增加造成的水分亏缺。另一方面, 严重遮阴会引起叶片厚度变薄, 面积增加。植物通常会增加根生物量积累, 根变粗变长。喜阳植物一般树冠较窄, 树干较细; 耐荫植物在低光里更能通过枝叶和树冠形态的调节或适应(耐荫植物树冠较宽, 树干较粗)提高光能捕获效率^[36-37]。光照度对生物量的分配也有重要影响^[38-39]。在高光照度下, 植物会将更多的碳分配到叶和茎, 这样能有效地捕获光能, 不仅利于提高生长速率, 同时也能有效地利用其它资源, 有利于与临近植物竞争光资源, 同时有足够的碳分配到根部, 提高对矿物质的吸收。根系生物量可能比茎生物量大得多; 但光照度减弱时, 大部分净生物量用在茎生长上, 因此根/茎比减小, 光照度越低这种影响越大^[40]。以致于在弱光下, 大多数树木幼苗根系都较

浅,且不发达,这会影响植物和幼苗树对土壤水分的利用,这往往是林下苗木致死的原因之一^[41]。可见,地上和地下部分碳的分配对植物生长和生存有重要影响,地上竞争与地下竞争相互作用并影响植物生长。

1.4 土壤肥力在海拔梯度上的变化及其对植物生长的影响

一般来说,随着海拔高度的变化,土壤水热条件发生有规律的变化。Criddle等^[19]研究发现,美国东北部的高山土壤,pH,土壤深度,土壤肥力均随着海拔升高而降低。由于土壤肥力随海拔降低,而使植物在海拔梯度上的分布上限也降低^[42]。此外,土壤容重等也会随海拔发生变化。

降雨量与土壤有机质含量有显著的相关关系。土壤有机物质的降解主要受微生物活动的控制,土壤湿度和温度是影响微生物活动的主要因子。随着海拔高度的上升,气温和土壤温度逐渐减低,土壤温度的降低可能导致微生物活动的减弱,使有机质降解速率减小而促进有机质的积累。但同时,随着海拔高度的增加,温度下降,植物生长量下降,而引起有机质含量的降低。吕贻忠等^[43]测定了北京百花山山地典型土壤剖面各发生层的有机质含量,分析了有机质与海拔高度之间的相关系数。结果表明:有机质与海拔高度的呈显著正相关水平($r = 0.94$)。然而田种存等^[44]对高山草原土不同海拔高度(4287 m、4374 m和4464 m)的土壤养分变化趋势的研究结果则表明:随着海拔的升高,高山草原土土壤有机质逐渐减少。王斌等^[45]对贺兰山西坡不同海拔梯度上土壤铵态氮和硝态氮以及N净矿化速率进行了研究。结果表明,在海拔1370~2940 m的范围内,土壤铵态氮和硝态氮含量随海拔高度的降低而降低。但是土壤N净矿化速率随海拔高度的升高呈现出明显的“V”字型变化规律。

除了温度、水分、光照和土壤外,不同海拔的风速、地形、坡向、坡位等其他环境因子也会对植物的生长产生影响。此外,基质^[42]、不同生活型的植物^[46]对环境因子的响应有很大的差别。如Bhattarai和Vetaas^[46]对喜马拉雅山亚热带不同海拔不同生活型的植物进行了研究,结果表明草本植物种类和气候因子之间没有任何关系,而木本植物则和气候因子显著相关。

1.5 植物生长量模型

植物生长随着海拔高度的变化而变化。植物生活型的变化反映了因气候的改变而引起的生长差异。一般地,高海拔处植物的高生长比低海拔低,这是由于生长季较短和生长速率较低的缘故。直径生长也降低,但是直径生长量随海拔升高而降低比

植物高的递减要慢。直径生长量随海拔增加而减少可能是由于温度相应降低而造成的。在较冷的温度条件下,光合作用的产物转换成糖和淀粉的比例大于纤维,这样就可能限制了直径的生长^[1]。植物高、基径等外形特征在海拔梯度上变化格局有过大量研究。有呈线性降低^[13-15, 47-49],也有非线性变化格局^[50]。不同的研究结果反映了环境条件(生物和非生物)随海拔梯度的多样性变化。

植物生长所产生的光合作用初级产量随着海拔的升高往往下降^[1, 13]。Tranquillini^[1]认为这主要是由于高海拔处生长季短,光合作用平均速率降低而造成的。但是植物的初级生产量也有随海拔升高而呈现曲线变化的趋势,即随着海拔升高生产量先升高,达到一定的海拔后再降低^[50]。尽管在不同海拔上,各器官的生物量的比例会有一定变化,生物量的分布往往呈现比较一致的规律:干(茎)>枝>叶^[49]。生物量和形态学参数之间具有一定的相关性,通过相对生长速率,能根据地径(D)、树高(H)等简单形态参数来估测单株木各器官生物量。目前常用的模型主要有 $Y=aX^b$ 、 $Y=ae^{bX}$ 、 $Y=aX+b$ 和 $Y=a+b\ln X$ 等。

2 海拔梯度与山地植物生理生态特征

植物随海拔梯度表现出的生理生态学差异,是由于不同海拔梯度上的环境异质性(如地形、植被结构、温度、水分和光照等)的差异直接或间接造成的。虽然环境因子随着海拔上升表现出了一定的规律性。例如,随着海拔梯度的升高,环境因子会逐渐变得恶劣,温度降低、气压以及CO₂分压也降低,而光照强度增加^[26]。然而在不同地区,由于微地形的差异,各种环境因子的作用又有差异,而植物生长受多种环境因子的综合作用^[22, 26],因此在不同地区,植物随海拔变化表现出生理生态特征的多样性。总之,在高山地区,随着海拔升高,生存环境对植物来说越来越不利。能在这种极端环境条件下生存的植物,一定形成了抵御外界胁迫环境的不同的特殊生理机制,主要表现在不同海拔植物的光合作用、体内化学组成、外形特征(叶性、基径、株高等)、生物量的累计和分布以及种群的组成和分布等方面。

2.1 不同海拔植物叶形态学差异

叶片是植物进行物质积累和能量交换的主要器官。是生态系统中第一性生产力的重要组成成分。其基本性状与特征是植物个体长期物种进化过程中形成生存适应性策略的集中表现。其相关性状是叶片水平上的生理生态扩展到整个群落乃至生物地理群区的关键桥梁^[51]。

高山植物叶性在海拔梯度上的差异研究已有

大量积累,研究植物叶特性沿环境梯度的变化能更好地认识植物对环境的适应机制。何涛等^[52]利用透射电镜对青藏高原东北部 3 个不同海拔的火绒草(*Leontopodium leontopodioides*)叶绿体超微结构进行了比较观察。结果发现,随着海拔的升高,叶绿体结构差异明显。海拔 2 300 m 处,叶绿体呈扁船形,沿细胞壁分布,基粒片层排列整齐,片层可达 32 层;海拔 2 700 m 处,叶绿体呈扁船形,沿细胞壁分布,基粒片层排列不规则,片层下降到十几层,类囊体出现轻微膨大;海拔 3 800 m 处,叶绿体呈圆形,位于细胞中央,基粒片层则严重扭曲,片层只有几层,类囊体膨大严重,出现脂质小球。火绒草叶绿体结构的变化是对逆境的一种适应,是青藏高原特殊生态条件长期胁迫的结果。李芳兰等^[53]运用生态解剖学的方法对岷江上游海拔梯度上四川黄栌(*Cotinus szechuanensis*)的叶片解剖特征进行了比较分析。结果表明,四川黄栌叶片随着海拔的升高,叶总厚度、栅栏组织厚度均呈增大趋势,而导管数目增大,分子直径减小。且认为年降雨量、土壤含水量与温度是影响该地区四川黄栌叶片解剖结构的主要环境因子。植物叶结构的这种变化,正是对环境异质性长期适应的结果。

许多研究表明,植物叶长和叶面积随海拔升高而降低,但叶子变厚,因此单叶质量会增加,而比叶面积(SLA, Specific Leaf Area)降低^[11, 51, 54]。这是因为随着海拔上升,气候条件变得越来越恶劣。植物叶厚度、栅栏组织厚度均随着气温的降低而增大^[53]。高山植物叶片的栅栏组织通常多层。这样能减弱日光在叶肉中的通量,避免强光对叶肉的灼伤,保证正常的光合作用。另外叶面积减小,可以减少因蒸腾而损失的水分。是高海拔植物由于对寒冷的一种适应。SLA 与植物的生长和生存对策有紧密的联系,是植物对不同生境的适应特性的一种指标,它可以反映植物获取资源的能力,低 SLA 的植物能更好地适应资源贫瘠和干旱的环境,高 SLA 的植物保持体内营养的能力较强^[55]。此外,低海拔由于人为干扰(如土地利用变化),或物种之间的竞争,植物会具有较大的叶面积和较大的 SLA。在这种情况下,植物的生长和叶性特征就会显现出单峰变化模式,即最适生长地在分布的上下限之间^[56]。

2.2 不同海拔植物光合速率的差异

随着海拔的升高,山地植物的生长季会缩短,其光合能力也下降,且同一种植物生长在低海拔和高海拔时,光合作用的差异较显著,往往在高海拔植物光合作用的最适温度都要比生长在低海拔处低^[1, 57]。与低海拔地区的植物比较,高海拔地区植物叶片的光饱和点与表观量子需要量较高,光补偿

点、暗呼吸速率和表观量子产额较低^[58]。但净光合速率就其强度而言,一般较低海拔地区的植物为低。而光补偿点较低、光饱和点较高,表明高海拔植物从低光强到高光强都能进行光合作用,因而光合时间长,且无明显的光抑制现象,不会出现类似低海拔植物的“光合午休”现象,高海拔植物的这种光合特性可能是与叶片中氧化酶活性高有关^[59]。显然这种光合机制是植物对环境的一种适应性策略,可以抵御低温所带来的短生长季的不足。

从某一方面讲,植物光合作用的实质就是气体交换和水分的散失。各种环境因子(如水分利用效率)都会影响到植物叶面积和光合作用。在高海拔环境中,水分胁迫可导致叶面积变小及光合能力降低。但是光合作用降低并不是由于叶面积缩小的原因,而是由于气孔关闭所导致的。即光合作用的大小并不是直接由叶面积引起,而是由于环境因子所导致的。然而气孔关闭可以提高植物叶片对水分的利用效率,另外叶面积减小也可以减少因蒸腾而损失的水分。总之,植物的光合作用是一个极其复杂的生理过程。

2.3 不同海拔植物化学组成的差异

随着海拔升高,昼夜温差增大,植物叶绿素含量随之增高^[59-60]。刘志民等^[59]对青藏高原几种常见植物的研究表明,昼夜温差越大,植物叶绿素含量的增加越明显,可达 19.63%~25.27%。由于叶绿素 a 的最大吸收在长波红光区(680 nm),叶绿素 b 的最大吸收在短波蓝光区(460 nm),所以随着海拔升高,植物叶中叶绿素 b 含量会显著增高,导致了叶绿素 a/b 比值的变小。叶绿素 a/b 比值变小反映了植物对外界短波光吸收量增多,这是植物对高原环境富含短波光的适应表现。祁建等^[60]在北京东灵山地区辽东栎海拔分布范围(1 000~1 800 m)内研究了叶特性的变化规律。发现辽东栎叶绿素(a+b)含量和单位干重叶氮、磷和钾含量沿海拔梯度呈上升趋势,同时叶绿素含量和叶氮含量有具有一定的正相关关系。植物的光合能力跟组织内氮含量有着紧密联系,植物叶片的氮含量影响叶片吸收和固定大气 CO₂ 的能力,叶片 ¹³C 含量与植物水分利用率有相关关系^[56]。植物体内 75% 的氮都集中于叶绿体中,且大部分都用于光合器官的构建,因此它是光合物质代谢和植物生长的关键性因子^[61-62]。植物叶片氮含量对海拔高度变化的响应有两种表示方式,一种为单位面积的氮含量的海拔响应,另一种为单位干重的氮含量的海拔响应。已有的研究表明,植物的基于面积的叶片氮含量、叶片 ¹³C 量均随着海拔的升高而增加。并且单位叶面积氮含量与其叶片 ¹³C 量随海拔的变化趋势呈现出明显的正相关

关系^[56, 63-64]。

植物绿色器官制造的光合产物扣除其同时的呼吸消耗, 剩余部份会以蔗糖等的形式运送到生长点(用于营养和生殖生长)或储存处。在森林植物中, 碳的储藏形式是非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrates = NSC, 包括淀粉、蔗糖、葡萄糖、果糖等)和脂肪^[65]。可溶性糖浓度对高海拔植物组织抵御低温具有积极作用。例如, 植物体内可溶性糖的浓度与植物的抗冻能力成正比^[66], 可溶性糖通过降低细胞质的冰点防止细胞内结冰^[67], 使植物安全度过低温季节。而相反地, 淀粉的含量与可溶性糖的浓度及植物抗冻能力成反比^[67]。碳水化合物在植物体内的这些转化, 被公认为是一种有效的植物抗胁迫机制^[68-69]。在全球尺度上高海拔植物既需要足够的(非结构性)碳水化合物维持其生长, 也需要充足的可溶性糖来提高其在低温环境下的生存能力。Li 等^[14-17, 50, 70-71]、Hoch 等^[72-73]及 Shi 等^[74-75]等通过比较研究同一树种在高山林线与低海拔的可溶性碳水化合物含量, 结果发现随着海拔升高, 植物体内可溶性碳水化合物含量明显增加。说明低夜温对植物体内的物质积累影响较大。在高海拔地区的植物叶中, 往往有很高含量的糖、淀粉等非结构性碳水化合物, 用于抑防低温伤冻, 这是植物对周围环境的一种自身保护机制。但是过高含量的糖类, 可能直接抑制光合作用^[76]。由此可见, 这种保护机制大大抑制了植物的生长速率。

3 海拔梯度上植物种群组成和分布的动态变化

世界上各种气候带具有独特的植被类型, 这些植被类型是在温度和降雨等气候条件的基础上建立的, 是植物与其环境长期相适应的结果。植物和其环境一起构成“一方水土”。当今全球变暖的大背景下, 如果植物不能有效且及时地调节自身的温度, 其生长将发生相应的改变。植物或者产生某种机制去适应这种变化及仍在变化着的环境, 或者迁移去寻找合适的生存环境, 或者因其迁移的速度赶不上气候变化的速度而消亡。因此, 气候变化将导致植被在组成、结构和多样性等方面发生变化, 这种变化通过植物迁移、侵入、竞争、代换、消亡等过程实现^[2, 5]。

3.1 植物多样性与海拔梯度

物种长期的进化过程中形成了独特的生理和形态的适应特征, 通过对资源的利用、改变生活史对策等, 占据有利于自身的最适生境。全球气候变暖和物种灭绝速度的加快使山地生态系统的未来命运成为倍受关注的问题^[7, 77]。长久以来, 对植物组成自然界植被格局的规律性, 生态学家一直在努

力寻求答案, 而结果却不尽一致。居于归纳方法提出了许多假说。对于空间异质性的解释, 具有两种基本对立的观点: 环境决定论认为, 环境变化是影响物种格局的主要根源; 生物决定论认为, 生物之间的相互作用是构造群落结构分异的动力。植物的空间分布格局受制于许多生态梯度的影响。而海拔梯度则被认为是影响物种多样性格局的重要因素之一。

与纬度梯度相似, 作为地理梯度的海拔梯度由于包含了温度、湿度和光照等诸多环境因子而成为生物多样性梯度格局研究的重要方面^[22]。并且环境因子沿海拔梯度的变化要比沿纬度梯度快 1000 倍^[78], 因而成为生态学家的重要研究对象。物种丰富度与海拔呈负相关关系, 即植物多样性随海拔的升高而减少, 是最普遍的一种格局类型^[79-83]。另一种常见的格局是单峰分布格局, 即丰富度随海拔的升高先增加后降低^[8, 84]。另外还有几种较少见的格局: 丰富度基本保持不变, 丰富度随海拔升高而增加。科学家们一直在对种种现象的机理进行研究^[4, 85-87], 但至今仍未达成普遍共识。

3.2 海拔梯度上的植物迁迁徙/移

植物群落及其组成成分在时间和空间上是运动的。在由人类引起的全球气候变化, 特别在急剧而快速的地球暖化情况下, 植物和它们的群落将如何“运动”? 近代的生态学观测证实, 随着过去 100 a 间地球的暖化(地球平均气温上升了约 0.6 °C), 高山森林线和树线在海拔高度上不断往上延伸^[5, 88-89]。如 Parmesan 和 Yohe^[5]对超过 1700 个植物种的长期野外观测的数据表明, 随着地球暖化, 往高海拔迁移的速度为 6.1 m/10 a。总之, 种的分布区将向高纬度和高海拔移动是无疑的。植物群落的运动并非一个群落或系统的整体迁移, 而是不同物种对气候变化的响应有自己的模式: 其中一些敏感的种对气温升高和气候变化首先发生迁移反应; 而另外的一些种可能反应滞后、或能在原地继续生存若干世代; 还有一些种可能很快消亡^[5]。Dupouey 等^[90]在法国东阿尔卑斯山区的连续观测发现植物发生了不同程度的迁移, 且迁移方向也不是单一方向。在观测期间(1972—1992), 欧洲五针松(*Pinus cerebra*)的分布上限下降了 59 m, 而疣柄藓(*Scleropodium purum*)的分布上限则上升了 205 m。植物不同程度迁移的事实表明, 植物的迁移除与植物本身的特性(如生理敏感性)有关外, 亦与随温度升高而变化的其它环境因素(如土壤水分等)有关。

4 研究展望

全球气候变化对生态系统的影响是极为复杂和长期的过程, 到目前还没有一个完整而清晰的认

识。海拔梯度由于包含了温度、湿度、光照等诸多环境因子的剧烈变化而成为了研究植物对全球气候变化响应的理想场所。为了更准确地理解和预测气候与高山生态系统的耦合变化关系,未来的研究须加强微观与宏观研究的结合,综合应用生态系统长期定位监测、实验生态学以及模型预测等方法。以生态系统定位监测为基础,通过长期监测海拔梯度上的环境因子(气候)和生物因子(植物),来研究环境如何变化,以及环境变化对森林植物生理、生态和形态特征等方面的影响。以实验生态学方法,在人工可控条件下模拟研究各种环境因子变化条件下植物的生长、行为及生理生态响应,来验证观测的可靠性。特别要加强气候变化对植物的长期效应和多因子同时变化的综合效应(交互作用)研究。利用长期定位监测和实验生态所积累的数据,建立各类高精度的模型,以预测气候与森林生态系统的耦合变化关系。准确地认识森林植被与气候之间的相互关系,对了解森林生态系统的时空变化格局、控制气候变暖以及保护生物多样性,都有十分重要的科学与现实意义。

参考文献:

- [1] TRANQUILLINI W. Physiological Ecology of the Alpine Timberline: Tree Existence at High Altitude with Special Reference to the European Alps, Ecological Studies[M]. New York: Springer Berlin Heidelberg, 1979. (中译本: 李文华, 廖俊国, 译. 高山林线生理生态[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 1986.)
- [2] WOODWARD FI. Climate and Plant Distribution[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1987.
- [3] LOEHLE C. Height growth tradeoffs determines northern and southern range limits for trees[J]. Journal of Biogeography, 1998, 25:735-742.
- [4] LOREAU M, NAEEM P. Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges[J]. Science, 2001, 294: 804-808.
- [5] PARMESAN C, YOHE G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems[J]. Nature, 2003, 421: 37-42.
- [6] HAMRICK JL. Response of forest trees to global environmental changes[J]. Forest Ecology and Management, 2004, 197: 323-335.
- [7] LI M H, KRÄUCHI N, GAO S P. Global warming: Can existing reserves really preserve current levels of biological diversity?[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2006, 48(3): 255-259.
- [8] WHITTAKER R H, NIERING W a. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. V. Biomass, production, and diversity along the elevation gradients[J]. Ecology, 1975, 56: 771-790.
- [9] CHAPIN F S III, BLOOM A J, FIELD C B, et al. Plant responses to multiple environmental factors[J]. Bioscience, 1987, 37(1): 49-57.
- [10] HUTCHINGS M J, DE KROON H. Foraging in plant: the role of morphological plasticity in resource acquisitions[J]. Advances in Ecological Research, 1994, 25: 159-258.
- [11] CORDELL S, GOLDSTEIN G, MUELLER-DOMBOIS D, et al. Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: role of phenotypic plasticity[J]. Oecologia, 1998, 113: 188-196.
- [12] SCHOETTLE A W, ROCHELLE S G. Morphological variation of *Pinus flexilis* (Pinaceae), a bird-dispersed pine, across a range of elevations[J]. American Journal of Botany, 2000, 87: 1797-1806.
- [13] LUO T X, PAN Y D, OUYANG H, et al. Leaf area index and net primary productivity along subtropical to alpine gradients in the Tibetan Plateau[J]. Global Ecology and Biogeography, 2004, 13: 345-358.
- [14] LI M H, YANG J, KRÄUCHI N. Growth responses of *Picea abies* and *Larix decidua* to elevation in the sub alpine areas of Tyrol, Austria[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2003, 33: 653-662.
- [15] LI M H, YANG J. Effects of microsite on growth of *Pinus cembra* in the subalpine zone of the Austrian Alps[J]. Annals of Forest Science, 2004, 61: 319-325.
- [16] LI M H, XIAO W F, WANG S G, et al. Mobile carbohydrates in Himalayan treeline trees I. Evidence for carbon gain limitation but not for growth limitation[J]. Tree Physiology, 2008, 28: 1287-1296.
- [17] LI M H, XIAO W F, SHI P L, et al. Nitrogen and carbon source-sink relationships in trees at the Himalayan treelines compared with lower elevations[J]. Plant, Cell and Environment, 2008, 31: 1377-1387.
- [18] 李俊清, 牛树奎. 森林生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006. LI Junqing, NIU Shuiqi. Forest Ecology[M]. Beijing: Higher Education Press, 2006.
- [19] CRIDDLE R S, HOPKIN M S, MCARTHUR E D, et al. Plant distribution and the temperature coefficient of metabolism[J]. Plant, Cell and Environment, 1994, 17: 233-243.
- [20] SCHENK H J. Modeling the effects of temperature on growth and persistence of tree species: A critical review of tree population models[J]. Ecology Modelling, 1996, 92: 1-32.
- [21] LOEHLE C. Forest ecotone response to climate change: sensitivity to temperature response functional forms[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2000, 30(10): 1632-1645.
- [22] KÖRNER C. Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems[M]. 2nd ed. New York: Springer Berlin Heidelberg, 2003.
- [23] TINGEY D T, PHILLIPS D L, JOHNSON M D. Elevated CO₂ and conifer roots: effects on growth, life span and turnover[J]. New Phytologist, 2000, 147: 87-103.
- [24] CELINE B, RUNNING S W. Impacts of climate change on natural forest productivity-evidence since the middle of the 20th century[J]. Global Change Biology, 2006, 12: 862-882.
- [25] GUNDERSON C A, WULLSCHLEGER S D. Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO₂: A broader perspective[J]. Photosynthesis Research, 1994, 39: 369-388.
- [26] BARRY R G. Mountain Weather and Climate[M]. Methuen, London and New York, 1981.
- [27] REINERS W A, HOLLINGER D Y, LANG G E. Temperature and evapotranspiration gradients of the White Mountains, New Hampshire, USA[J]. Arctic and Alpine Research, 1984, 16: 31-36.
- [28] IPCC. Climate change 2007: the Physical Science Basis Contribution of Working Group I/Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.

- [29] 陈少勇, 董安祥. 青藏高原总云量的气候变化及其稳定性[J]. 干旱区研究, 2006, 23(2): 327-333.
CHEN Shaoyong, DONG Anxiang. Climatic change and stability of total cloud amount over the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Arid Zone Research, 2006, 23(2): 327-333.
- [30] JAVIER C, ASUNCION J. Effect of cloud cover on UVB exposure under tree canopies: Will Climate change affect UVB exposure[J]. Physical Geography, 2004, 86(1): 81-89.
- [31] BRADSHAW W E, HOLZAPFEL C M. Genetic response to rapid climate change: it's seasonal timing that matters[J]. Molecular Ecology, 2008, 17: 157-166.
- [32] 王勋陵, 王静. 植物的形态结构与环境[M]. 兰州: 兰州大学出版社, 1989.
WANG Xunling, WANG Jing. Morphostructure of Plants and Environment[M]. Lanzhou: Lanzhou University Press, 1989.
- [33] CASTRO D P, PUZYRAVAUD J P, CORNELISSEN J H C. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of wide range of woody plant species and types[J]. Oecologia, 2000, 124: 476-486.
- [34] HENRY H, ARSSEN L W. The relationship between shade tolerance and shade avoidance strategies in woodland plants[J]. Oikos, 1997, 80: 575-582.
- [35] 李芳兰, 包维楷, 刘俊华. 岷江上游干旱河谷海拔梯度上四川黄栌叶片特征及其与环境因子的关系[J]. 西北植物学报, 2005, 25(11): 2277-2284.
LI Fanglan, BAO Weikai, LIU Junhua. Leaf characteristics of *Cotinus coggygria* along an elevation gradient and their relationship to environmental factors in dry valley of the upper Minjiang River[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2005, 25(11): 2277-2284.
- [36] MESSIER C, DOUCET R, RUEL J C, et al. Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1999, 29: 812-823.
- [37] GARDINER E S, HODGES J D. Growth and biomass distribution of cherry bark oak (*Quercus pagoda* Raf.) seedlings as influenced by light availability[J]. Forest and Ecology Management, 1998, 108: 281-287.
- [38] CANHAM C D. Growth and architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps[J]. Ecology, 1988, 70: 1634-1638.
- [39] WILSON J B. A review of evidence on the control of shoot: root ratio, in relation to model[J]. Annals of Botany, 1988, 61: 433-449.
- [40] 周秀骥. 高等大气物理学[M]. 北京: 气象出版社, 1991.
ZHOU Xiuji. Advanced Atmospheric Physics[M]. Beijing: Springer-Verlag, 1991.
- [41] 丁守国, 赵春生, 石广玉, 等. 近20年全球总云量变化趋势分析[J]. 应用气象学报, 2005, 16(5): 670-678.
DING Shouguo, ZHAO Chunsheng, SHI Guangyu, et al. Analysis of global total cloud amount variation over the past 20 years[J]. Journal of Applied Meteorological Science, 2005, 16(5): 670-678.
- [42] DEMERS J D, LEE T D, BARRETT J P. Substrate type and the distribution of sugar maple at its elevational limit in the White Mountains, New Hampshire[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1998, 28: 490-494.
- [43] 吕貽忠, 张凤荣, 孙丹峰. 百花山山地土壤中有有机质的垂直分布规律[J]. 土壤, 2005, 37(3): 277-283.
LV Yizhong, ZHANG Fengrong, SUN Danfeng. Altitudinal distribution of soil organic matter in soils on Baihua mountain[J]. Soil, 2005, 37(3): 277-283.
- [44] 田种存, 高旭升, 陈玉福, 等. 不同海拔高度下高山草原土壤养分变化初探[J]. 青海农林科技, 2006, 3: 69-71.
TIAN Zhongcun, GAO Xusheng, CHEN Yufu, et al. Primary probe on soil nutrients change in different elevation alpine meadow[J]. Science and Technology of Qinghai Agriculture and Forestry, 2006, 3: 69-71.
- [45] 王斌, 陈亚明, 周志宇. 贺兰山西坡不同海拔梯度上土壤氮素矿化作用的研究[J]. 生态学报, 2007, 27(3): 483-490.
- [46] BHATTARAI K R, VETAAS O R. Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east Nepal[J]. Global Ecology and Biogeography, 2003, 12: 327-340.
- [47] LEVESQUE E, HENRY G, SVOBODA J. Phenological and growth responses of *Papaver radicatum* along altitudinal gradients in the Canadian High Arctic[J]. Global Change and Biology, 1997, 3(suppl.1): 125-145.
- [48] RAICH J W, RUSSELL A E, VITOUSEK P M. Primary productivity and ecosystem development along an elevational gradient on Mauna Loa, Hawaii[J]. Ecology, 1997, 78: 707-721.
- [49] 刘兴良, 刘世荣, 宿以明, 等. 巴郎山川真高山栎灌丛地上生物量及其对海拔梯度的响应[J]. 林业科学, 2006, 42(2): 1-7.
LIU Xingliang, LIU Shirong, SU Yiming, et al. Aboveground biomass of *Quercus aquifolioides* shrub community and its responses to altitudinal gradients in Balangshan mountain, Sichuan province[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2006, 42(2): 1-7.
- [50] LI M H, KRÄUCHI N, DOBBERTIN M. Biomass distribution of different-aged needles in young and old *Pinus cembra* trees at highland and lowland sites[J]. Trees, 2006, 20: 611-618.
- [51] WRIGHT I J, REICH P B, CORNELISSEN J H C, et al. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate[J]. Global Ecology and Biogeography, 2005, 14: 411-421.
- [52] 何涛, 吴学明, 张改娜, 等. 不同海拔火绒草叶绿体超微结构的比较[J]. 云南植物研究, 2005, 27(6): 639-643.
HE Tao, WU Xueming, ZHANG Gaina, et al. Comparative study on chloroplast ultrastructure of *Leontopodium leontopodioides* grown at different elevations[J]. Acta Botanica Yunnanica, 2005, 27(6): 639-643.
- [53] 李芳兰, 包维楷, 吴宁. 岷江上游干旱河谷海拔梯度上四川黄栌(*Cotinus szechuanensis*)叶片的生态解剖[J]. 应用与环境生物学报, 2007, 13(4): 486-491.
LI Fanglan, BAO Weikai, WU Ning. An eco-anatomical study on leaves of *Cotinus szechuanensis* at gradient elevation in dry valley of the upper Minjiang River[J]. 2007, 13(4): 486-491.
- [54] 周广泰, 刘凤琴, 郭书贤. 青海高山植物解剖特点[J]. 青海师范大学学报: 自然科学版, 1992, 4: 45-60.
ZHOU Guangtai, LIU Fengqin, GUO Shuxian. A study of characteristics of the anatomical structure of alpine plants at Qinghai plateau[J]. Journal of Qinghai Normal University: Natural Science, 1992, 4: 45-60.
- [55] WILSON P J, THOMPSON K, HODGSON J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies[J]. New Phytologist, 1999, 143: 155-162.
- [56] LI C Y, ZHANG X J, LIU X L, et al. Leaf morphological and physical responses of *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient[J].

- Silva Fennica, 2006, 40(1): 5-13.
- [57] 朱万泽. 贡嘎山区黄背栎光合作用日变化及光合响应[J]. 东北林业大学学报, 2005, 33(6): 14-18.
- ZHU Wanze. Photosynthetic diurnal variations and photosynthetic responses of *Quercus pannosa* in Gongga Mountains[J]. Journal of Normal Forestry University, 2005, 33(6): 14-18.
- [58] 师生波, 李惠梅, 王学英, 等. 青藏高原几种典型高山植物的光合特性比较[J]. 植物生态学报, 2006, 30(1): 40-46.
- SHI Shengbo, LI Huimei, WANG Xueying, et al. Comparative studies of photosynthetic characteristics in typical alpine plants of the Qinghai-Tibet plateau[J]. Acta Phytoecologica Sinica, 2006, 30(1): 40-46.
- [59] 刘志民, 杨甲定, 刘新民. 青藏高原几个主要环境因子对植物的生理效应[J]. 中国沙漠, 2000, 20(3): 309-313.
- LIU Zhiming, YANG Jiading, LIU Xinmin. Effects of several environmental factors on plant physiology in Qinghai-Xizang Plateau[J]. Journal of Desert Research, 2000, 20(3): 309-313.
- [60] 祁建, 马克明, 张育新. 辽东栎(*Quercus liaotungensis*)叶特性沿海拔梯度的变化及其环境解释[J]. 生态学报, 2007, 27(3): 930-937.
- QI Jian, MA Keming, ZHANG Yuxin. The altitudinal variation of leaf traits of *Quercus liaotungensis* and associated environmental explanations[J]. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(3): 930-937.
- [61] EVANS J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants[J]. Oecologia, 1989, 78: 9-19.
- [62] TAKASHIMA T, HIKOSAKE K, HIROSE T. Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species[J]. Plant, Cell and Environment, 2004, 27: 1047-1054.
- [63] FRIEND A D, WOODWARD F I, SWITSUR V R. Field measurements of photosynthesis, stomatal conductance, leaf nitrogen and ^{13}C along altitudinal gradients in Scotland[J]. Functional Ecology, 1989, 3: 117-122.
- [64] KÖRNER C. The nutritional status of plants from high altitudes: A worldwide comparison[J]. Oecologia, 1989, 81: 379-391.
- [65] FISCHER C, HÖLL W. Food reserves of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). I. Seasonal changes in the carbohydrate and fat reserves of pine needles[J]. Trees, 1991, 5: 187-195.
- [66] SAKAI A, YOSHIDA S. The role of sugar and related compounds in variations of freezing resistance[J]. Cryobiology, 1968, 5: 160-174.
- [67] PALONEN P. Relationship of seasonal changes in carbohydrates and cold hardiness in canes and buds of three red raspberry cultivars[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1999, 124: 507-513.
- [68] VAGUJFALV A, KEREPESEI I, GALIBA G, et al. Frost hardiness depending on carbohydrate changes during cold acclimation in wheat[J]. Plant Science, 1999, 144: 85-92.
- [69] 潘庆民, 韩兴国, 白永飞, 等. 植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展[J]. 植物学通报, 2002, 19(1): 30-38.
- PAN Qingmin, HAN Xingguo, BAI Yongfei, et al. Advances in physiology and ecology studies on stored non-structure carbohydrates in plants[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2002, 19(1): 30-38.
- [70] LI M H, HOCH G, KÖRNER C. Spatial variability of mobile carbohydrates within *Pinus cembra* trees at the Alpine treeline[J]. Phytos, 2001, 41(2): 203-213.
- [71] LI M H, HOCH G, KÖRNER C. Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline[J]. Trees, 2002, 16: 331-337.
- [72] HOCH G, POPP M, KÖRNER C. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline[J]. Oikos, 2002, 98: 361-374.
- [73] HOCH G, KÖRNER C. The carbon charging of pines at the climatic treeline: a global comparison[J]. Oecologia, 2003, 135: 10-21.
- [74] SHI P L, KÖRNER C, HOCH G. End of season carbon supply status of woody species near the treeline in western China[J]. Basic and Applied Ecology, 2006, 7: 370-377.
- [75] 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[J]. Functional Ecology, 2008, 22: 213-220.
- [76] LARCHER W, BAUER H. Physiological Plant Ecology[M]. New York: Springer-Verlag, 1981.
- [77] COLWELL R. Balancing the bioeconomy of the planet's living systems: A twenty-first century task for science[J]. Bioscience, 1998, 48: 786-787.
- [78] YODA K A. Preliminary survey of the forest vegetation of eastern Nepal[J]. Journal of College Art and Sciences, Chiba University (Natural Science), 1967, 5: 99-140.
- [79] PEET R K. Forest vegetation of the Colorado, Front Range: Pattern of species diversity[J]. Vegetation, 1978, 37: 65-78.
- [80] CURRIE D J, PAKUIN V. Large scale biogeographical patterns of species richness of trees[J]. Nature, 1987, 329: 326-327.
- [81] 刘世荣. 中国温暖带森林生物多样性研究[M]. 北京: 中国林业出版社, 1998: 37-42.
- LIU Shirong. Biodiversity in Warm-temperature Zone of China[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 1998: 37-42.
- [82] 王国宏, 任继周, 张自和. 物种多样性与植物系统发育[J]. 草业学报, 2003, 12(1): 41-46.
- WANG Guohong, REN Jizhou, ZHANG Zihé. Species diversity in relation to phylogenetic traits of plant[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2003, 12(1): 41-46.
- [83] 谢晋阳, 陈灵芝. 暖温带落叶阔叶林的物种多样性特征[J]. 生态学报, 1994, 14(4): 337-344.
- XIE Jinyang, CHEN Lingzhi. Species diversity characteristics of deciduous forests in the warm temperate zone of North China[J]. Acta Ecologica Sinica, 1994, 14(4): 337-344.
- [84] ROHDE K. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause[J]. Oikos, 1992, 65: 514-527.
- [85] ROSENZWEIG M L. Species Diversity in Space and Time[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- [86] PAULSEN J, WEBER U M, KÖRNER C. Tree growth near treeline: abrupt or gradual reduction with altitude[J]. Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 2000, 32(1): 14-20.
- [87] LOREAU M. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances[J]. Oikos, 2000, 91: 3-11.
- [88] SUKUMAR R, SURESH H S, RAMESH R. Climate change and its impact on tropical montane ecosystems in southern India[J]. Journal of Biogeography, 1995, 22: 533-536.
- [89] PAROLO G, ROSSI G. Upward migration of vascular plants following a climate warming trend in the Alps[J]. Basic Applied Ecology, 2008, 9: 100-107.
- [90] DUPOUEY J L, BECKER M, BERT D, et al. Recent evolution of the

soils, the vegetation and the productivity of the French mountain for-

ests[J]. Ecology, 1998, 29: 341-349.

Responses of growth and ecophysiology of plants to altitude

Pan HongLi^{1,2}, Li MaiHe^{1,4}, Cai XiaoHu², Wu Jie³, Du Zhong¹, Liu XingLiang^{2*}

1. Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Conservancy, Sichuan Chengdu 610041;

2. Sichuan Academy of Forestry, Sichuan Chengdu 610081; 3. College of Agronomy and Biotechnology, Southwest University, Chongqing 400716;

4. Swiss Federal Research Institute WSL, Zuercherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, Switzerland

Abstract: Climate change alone, and in combination with other global environmental changes, will inevitably have considerable impact on existing ecosystems. Many recent papers have emphasized the unfortunate impacts of global climate change on plant migration. Global warming has been predicted to occur most rapidly at high altitude. In montane environment, climate and vegetation can change dramatically in short distances along an altitudinal gradient. Altitude is one of the most important factors determining microsite conditions that affect plant physiology and growth. Consequently, the physiological and ecological traits of subalpine and alpine plants are highly correlated with elevation along altitudinal gradients. For this reason, mountains provide unique and sometimes the best opportunities to study plant responses and adaptation to global climate change. The ecophysiology (e.g., morphology and growth) responses of plants to elevation have been extensively studied. The present paper systematically reviewed the potential altitudinal impacts on growth, eco-physiology, and distribution of forest plants, to better understand the responses of plants to global climate change. More effort should be made to explore the physiological and ecological mechanism of plants facing the global climate change and provide a clear perspective on mountain ecosystem in a changing world.

Key words: altitudinal gradient; plant growth; morphological characteristics; photosynthesis; biochemical composition; species diversity; limits of distribution