

# 高山林线形成机制及假说的探讨\*

宋洪涛<sup>1,2</sup> 程 颂<sup>1,\*</sup> 孙守琴<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> 中国科学院成都山地灾害与环境研究所, 成都 610041; <sup>2</sup> 中国科学院研究生院, 北京 100039)

**摘 要** 高山林线作为森林向苔原过渡的敏感带, 历来被生态学家视为生态脆弱区、外界干扰信号的放大器和全球变化重要的预警区。20 世纪 80 年代开始, 许多研究关注全球变化对高山林线的影响, 这一阶段针对林线海拔高度、纬度位置之间的关系及对未来热环境的响应研究已成为众多学者研究的焦点之一。众多学者依据自身研究目的、不同树种出现上限的原因、局部上影响林木的因子间的差异, 在区域上对高山林线的形成机制的提出了诸多假说。本文针对这些假说进行了综述和探讨, 并就其中不足之处提出质疑, 提出今后需要深入研究的几个方向。

**关键词** 高山林线; 形成机制; 生态脆弱区; 全球变暖

中图分类号 Q948 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2009)11-2393-10

**Hypotheses of alpine timberline formation mechanism: A review.** SONG Hong-tao<sup>1,2</sup>, CHENG Song<sup>1</sup>, SUN Shou-qin<sup>1</sup>(<sup>1</sup> Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China; <sup>2</sup> Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). *Chinese Journal of Ecology* 2009 28(11) 2393-2402.

**Abstract:** As a sensitive transitional zone between forest and tundra, timberline has always been considered by ecologists to be an ecologically fragile zone, an amplifier of outside interference signals, and a global climate change early warning zone. Since the 1980s, many studies have been made on the effects of global climate change on alpine timberline, mainly addressed the relationships of the upper limits of timberline with altitude and latitude, and in particular, the responses of timberline location to global warming. Several hypotheses were proposed to examine the timberline formation of various tree species affected by environmental factors. This paper summarized these hypotheses, and discussed some potential studies in the future.

**Key words:** alpine timberline; formation mechanism; ecologically fragile zone; global warming.

林线(timberline)是一种典型的植被类型逐渐被转换和替代的生态过渡带(ecotone)和张力区(tension zone), 是陆地生态系统对全球变化响应的关键地段(戴君虎和崔海亭, 1999), 与树线(treeline)相比, 林线一般指树木尚能结群生长到一定郁闭度且高度 > 3 m 的特殊过渡区域(Körner & Paulsen 2004)。在这一特殊地带, 环境因子、生物类群均处于相对复杂的临界状态, 生态系统发生质的变化, 且结构、功能及生态过程异常复杂, 对全球气候变化及人类干扰均极为敏感, 历来被生态学家视为生态系统的脆弱区、外界干扰信号的放大器和全球变化

重要的预警区。

概念意义上的林线主要分为暴露型林线(exposure treeline, 如海岸线或孤立的山区)、湿地型林线(wet treeline, 如湿地或沼泽边缘)、干旱型林线(dry treeline, 如沙漠区林线)、寒冷区林线(cold treeline, 如极地林线和高山林线)(Louise & Bliss, 1984; Stevens & Fox, 1991)。山地垂直带是水平带的缩影, 变化梯度大, 对气候因子的反应灵敏, 历来是植被生态学家研究的焦点, 尤其是亚高山森林和高山苔原之间的生态过渡带, 亦即寒冷区林线中的高山林线(alpine timberline)。20 世纪 80 年代开始, 林线研究从以往的形态描述阶段、现代实验生态研究阶段进入全球变化下的高山林线研究阶段, 这一阶段针对林线海拔高度、纬度位置之间的关系及对未来热

\* 国家自然科学基金项目(30872000)和中国科学院知识创新工程重要方向资助项目(KZX2-YW-331)。

\* \* 通讯作者 E-mail: chengs889@gmail.com

收稿日期: 2009-03-06 接受日期: 2009-06-25

环境的响应已成为众多学者研究的焦点之一。总的来说,限制森林分布范围的因子很多,如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。目前,各国学者依据自身研究目的、不同树种出现上限的原因、局部上影响林木的差异,对高山林线的形成机制的提出了以下7种假说。

## 1 温度、热量限制假说

该假说从热量或温度方面的解释占主导地位,学者们普遍认为高山林线环境受严寒气候及生长季长短所产生的热效应的匮乏所影响(Holtmeier *et al.*, 2003)。树木上限是因海拔升高所增加的不利热量平衡所造成的(Barry & Ives, 1974)。从全球尺度看,最终影响树木生理过程的决定性因素是热量随海拔高度和纬度而衰减,伴随这些因素的变更,幼苗更新和存活也直接或间接受到影响。其他辅助性因子,如风、降雪迟到、融雪时的能量损耗和蒸发都考虑在内。Schroter(1926)认为,夏季低温会导致热量的亏缺,使植物生长所需的基本条件得不到满足,不能形成干物质,而高山林线处于树木生长所需条件的平衡点附近,这不可避免的成为其往上延伸的限制条件,且林线处寒冷的生长季也明显降低了光合效率及光合产物的利用(Warren & Wilson, 1966; Sveinbjörnsson *et al.*, 1992; Skre, 1993)。在多山地区,林线在阳坡比阴坡分布的高就是一种证明(Kostler & Mayer, 1970),且林线海拔高度从极地向亚热带逐渐升高也辅证了这一点(Ellenberg, 1966)。

诸多学者把林线的位置与一定的等温线进行拟合,并指出生长季的温度对于确定森林上限具有重要的作用,Tranquillini(1979)就提出,7月平均气温约10℃的等温线与高山和极地林线的界线极为相关,之后这一类似现象频繁得以发现。Körner(1998)在总结了较大尺度上林线位置后提出,植物组织器官开始生长的温度应在3℃~10℃,平均应该在5.5℃~7.5℃;在欧洲阿尔卑斯山和美国科罗拉多落基山的研究结果表明,高山林线与最热月平均气温10℃等温线非常吻合(Brockmann-Jerosch *et al.*, 1919; Grace, 1977; Tranquillini, 1979); Körner和Paulsen(2004)在比较研究68°N—42°S共46处林线生境后得出:在不考虑人为干扰情况下,生长季平均土壤(10 cm深)温度( $6.7 \pm 0.8$ )℃是全球林

线分布的控制因子。Kullman(1993)通过总结20世纪的相关文献,用图片证据阐明,瑞典中部在1930年前,夏温较低导致林线后退;1933—1939年气温较平均值高,使欧洲桦(*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*)等更新到较高海拔。由此,相关学者推导出一个大致规律,即只有7月夏温超过某一温度时,树木才有可能生长,只是历年来在这一温度的具体值上说法不一。Tranquillini(1979)认为林木上限与生长季节中平均最高温度为11.1℃相吻合;Troll(1973)通过对不同气候带的研究提出以夏季最热月10℃日平均等温线来指示高山林线的位置;Grace等(1989)通过对苏格兰Cairngorm山不同海拔梯度上树木顶端分生组织和气温研究后得出,最暖月平均温度低于10℃的地方树木一般不能生长;王襄平等(2004)认为限制中国高山林线海拔高度的温度指标为年生物温度3.5℃,温暖指数14.2℃月,生长季平均温度8.2℃;吴锡浩(1989)提出,我国正温月与林线对 $\geq 10$ ℃积温的要求一致,可作为标志林线生态环境的基本温度参数;也有学者提出,在全球尺度上,这一温度值应介于约6℃~13℃(Ohsawa, 1990; Miede & Miede, 1994)。基于这一说法,如果以海拔每升高100 m伴随温度下降0.5℃来衡量,这一温度范围所导致的高差可达1400 m之多,显然不足以说明问题。由此可见,温度控制假说存在较大的地区差异,在全球范围内解释林线形成的机制仍不足以成立。

此外,Körner和Paulsen(2004)提出,土温对决定林线的高度位置也同等重要。冠层下的成熟林覆盖地面而形成森林小气候,林下土温在生长季与坡向及生长季的变异有较大的相关性。Körner(1998)整理了世界范围内气候驱动的高山树木线的位置数据,并因此提出,虽然目前对根际温度研究甚少,但这有可能是林线形成关键所在。然而,正如Tranquillini(1979)所述:首先,高山区缺少台站,温度多由气温直减率推得。这一推算在气象条件复杂的山区精度极差;其次,温度对植物生长的影响也相当复杂,并非通常所认为的呈某种线性关系。所以,单凭温度一个参数难以得到非常理想的结论。另一个驳斥气候变化对林线影响的观点是:热量衰减影响林线这一说法从亚热带到极地林线都成立,但在一些半干旱及干旱岛屿山区和一些海洋性亚热带岛屿上,生长季内较低的降雨量及植物可利用水受限似乎是控制林线类型和位置的关键(Troll, 1973;

Wardle ,1974 ;Höller mann ,1978 ;Leuschner & Schulte ,1991 ;Leuschner ,1996 ;Brandes ,2006 ) ,而不是温度及热量。

林线海拔高度及纬度位置之间的关系对未来热环境的响应是当今研究的热点 ,从全球及区域尺度都是如此。然而 ,预测现在林线与某一可能是在未来温暖环境下限制树木生长的等温线之间的关系可能是一种误导 ,因为在很多地区 ,林线的当前位置与当前气候并不协调平衡 ,这一点在欧洲大陆高山上的垂直林线带表现得尤为明显( Holtmeier *et al.* , 2003 )。

## 2 环境胁迫假说

最早而持久的关于林线的假说正是基于这一观点 ,林线处寒冷而较短的生长季导致低温、冻害使树叶表皮全面生长不充足 ,树叶因此在春、冬季当土壤冻结时易于处于干旱 ,从而限制其生长。但该假说在全球林线延伸方面并不被认可( Tranquillini , 1979 )。例如 Brockmann-Jerosch 等( 1919 )就提出 ,在区域( 例如阿尔卑斯山区 )或全球尺度上年最低气温和林线海拔高度之间并不存在相关关系。在四季变化明显的温带地区 ,树木采用休眠应对低温季节 ,因此 ,Tranquillini( 1979 )提出 ,霜冻寒害可能会破坏未成熟或老化的组织 ,但不会危及温带地区高山林线树种的存活。在无季节变化的热带地区 ,霜冻寒害不可能对热带林线的形成起决定性的作用( Sakai & Larcher ,1987 ;Goldstein *et al.* ,1994 )。因此 ,Körner( 1998 )在研究了众多温带和热带地区高山林线冬季干旱的证据后认为 ,低温等环境胁迫只危及到温带地区高山林线以上的小树 ,并不足以解释全球范围内林线形成。

## 3 干扰假说

风、冰、雪等的直接机械伤害及因此产生的各种病原体的危害、动物啃食践踏以及人为干扰等对树木产生抑制作用 ,从而限制其生长或生物量。在湿润年份和沿海地区 ,长期积雪可能会缩短生长季 ,增加常绿针叶树幼苗感染积雪真菌( 如白色雪霉( *Phacidium infestans* )、冷杉枯梢病菌( *Gremmeniella abietina* )的几率。有研究表明 ,在潮湿积雪环境下 ,雪域真菌感染可能会增加 ,从而减少常绿针叶树幼苗和幼树生存的几率 ,在温暖而干燥的气候下 ,早期雪融能减少雪域真菌的感染( Holtmeier 2005 ;Holt-

meier & Broll ,2005 ) ,而像桦木属( *Betula* )、杨属( *Populus* )部分种和花楸( *Sorbus pohuashanensis* )等落叶树将不会受到影响 ,但这一特征在不同区域和不同气候带下表现各不相同 ,Seki 等( 2005 )提出积雪的增加会因雪荷载造成对幼苗和幼树树叶的损失甚至植株死亡。在林线带 ,积雪较之比密集的林冠下更多 ,较深的积雪能增加隔热性能 ,降低融雪的损耗 ,从而缩短植物生长季 ,而这一区域树木和立木较少 ,尤其在树木入侵的初期 ,积雪深度和其副作用变化突然而广泛( Holtmeier *et al.* ,2003 ;Holtmeier , 2005 ;Kullman 2005 ) ,从而限制幼苗往上延伸。此外 ,林线向更高海拔延伸会伴随多风情形剧增 ,从而引发霜旱、因强风直接作用引起的萎缩和破坏、因冰雪和沙粒碎屑引起的磨损 ,且霜旱在树木种群较小而积雪增加的情况下会有所增加( Holtmeier *et al.* , 2003 ;Seppälä 2004 ;Kullman 2005 ) ,对树木延伸形成恶性循环。Marchand 和 Chabot( 1978 )的实验数据证明冬季风能降低叶面温度和减弱角质蒸腾 ; Shaw( 1909 )认为 ,积雪的存在延误了林线内草甸下层树木种子的顺利生长 ;Shankman 和 Daly( 1984 , 1988 )研究了 1905 年开始美国科罗拉多州 Front Range 地区火对林线的影响 ,认为火引起的干扰和对树木的更新是高山林线得以稳定存在的原因之一。

此外 ,在全球气候变化的大背景下 ,虫害的大量爆发和野火可能会导致当地一些树木的退缩 ,但这些极端事件以及对林线变化的相对重要性难以预测。也有学者针对其他一些干扰类型进了相关林线研究 ,比如 ,受放牧影响的林线在几个世纪内相比于未受干扰的林线将对气候变暖有不同响应。处于人为引起的林线之上的废弃的放牧区域将持续快速的有树木入侵。通常景观和生境史的生态效应是形成林线最为重要的因素。原生及次生演替、竞争、自然或人为引起的林火、强风暴、极端富雪冬季或几乎无雪冬季、干旱、食叶虫害的大规模爆发和其他极端事件都对林线有持续影响。如在挪威山区中部 ,林线生态交错带和低高山区域内植物群落中目前的植物种竞争和分布型与环境条件从之前森林中“遗传”下来有很大关系 ,这些之前的森林都是从全新世逐渐退化或保留下来的( Hofgaard & Wilmann 2002 )。但也有学者提出 ,由干扰引起的生长或生物量损失 ,可能调节和影响高山林线树种的生长速度 ,但不是林线形成的一个关键因素( Daniker ,1923 ;Tranquilli-

ni, 1979 ;Larcher, 1985 ;Körner, 1998, 1999 ), 比如在美国怀俄明州 Snow Ranger 的研究表明, 秋季所覆盖的积雪在干旱年和干旱地区也可能保护种子和幼苗免于死亡( Germino & Smith, 1999, 2000, 2002 ; Smith *et al.*, 2003 ;Bekker 2005 )。

#### 4 繁殖更新障碍假说

该假说的研究者认为, 林线带植物传粉、花粉管生长、种子发育与传播、发芽和幼苗定植受阻, 从而阻止林木的更新补充。暖夏能促使林线处种子和幼苗向北更新, 而林线提供了最为严格的气候条件, 如低温、强风和生长季缩短, 因此对于生长在垂直梯度带的植物而言, 林线内的树种更新对气候变化更为敏感。林线向高海拔和纬度更北方向发展通常不是基于成年木的增加和生长型从高山矮曲林到建立茎干的转变, 而是基于幼苗的成功更新和存活( Holtmeier, 1993 ;Smith *et al.*, 2003 )。Hustich( 1958 )总结了北欧松林线推进的证据, 提出夏温促进了林线处种子和幼苗向北更新, 而林线处早期融雪会把幼苗和幼树暴露于不利的晚霜和干旱之下。Kullman ( 2001, 2002 )报道了 20 世纪 90 年代瑞典 Scandes 山林线在温暖期上移的活跃阶段, 桦木属、云杉属( *Picea* ), 山梨( *Pyrus ussuriensis* )和柳属( *Salix* )等几个物种从 20 世纪 50 年代开始快速上移。此外, 有些非本土树种开始在林线下建群, 这意味着植物区系组成同位置一样开始发生变化。然而, 高山林线在这方面似乎更为保守。幼苗和幼树更易受有害性气候及生物性( 如雪域真菌的感染等)影响, 因此林线生境下幼苗的存活率在头些年及萌芽后很低( Holtmeier, 1967a, 1967b, 2003 ;Stützer, 2000 )。通常幼苗更新过程及条件与几年内所需求的热量条件极为相关, 温暖夏季在无其他因子干涉下, 益于使有萌发能力的种子和幼苗的建立, 因此树木在现有林线生态交错带得以补充。

其他因子包括干旱、较晚的融雪等所造成的不利影响在轻微温暖环境中往往不会得以补偿( Henttonen *et al.*, 1986 ;Almquist *et al.*, 1998 ;Juntunen & Neuvonen 2006 )。虽然有研究报道了植物物种繁殖能力随海拔上升而降低( Wardle, 1981 ;Sveinbjörnsson *et al.*, 1996 ), 但事实上很多地区林线以上仍然有数量丰富的幼树和幼苗( Körner, 1999 ), 只是这些幼苗或幼树难以形成较大立木或者只能形成矮曲林, Li 等( 2003, 2004 )对此现象的

解释是: 高山林线幼苗( < 50 cm 高)的存活及早期生长受近地层微小气候控制; 随着株高的增加( > 50 cm ), 它们越来越受控于局部气候( mesoclimate )的某个热量层。同样的情况在加拿大亚北极高度上也有发现, Szeicz 和 MacDonald( 1995 )以年轮生态学手段研究发现, 在该地区高山林线带以外, 树木幼苗局域性的增加也时有发现。在瑞典 Scandes 等地区, 大量速生的 10 ~ 15 年的桦木、云杉及松科幼树在林线以上 400 ~ 500 m 甚至 700 m 以上被发现( Kullman 2003, 2004 ), 而在该地区南部的 Handölan 山谷, 欧洲赤松( *Pinus sylvestris* )种群在 32 年的监测过程中, 尽管前 10 年有所下降, 但总的增加了 50%。20 世纪 80 年代晚期持续发生的膨胀足以弥补早期的下降, 看起来从 1977 年开始的例外暖夏和低死亡率所导致的温暖冬季大大促使了松科幼苗的建立( Kullman 2007 ), 在其他一些地区, 尽管通常有温暖气候, 但遭受风蚀且冬季无雪生境中气候性矮小树木的高生长仍然受限, 土壤湿度和营养供给不充足在当地尺度上可能会影响幼苗建立, 但从全球尺度上控制林线动态的诸多因子中来看, 它们就变的不那么重要。

#### 5 碳平衡失调假说

该假说的研究者认为, 基于 CO<sub>2</sub> 交换气候控制的负碳平衡通常被认为是林线树木生长减弱的原因, 由于低温、干旱、生长季节短及其他环境胁迫因素, 使得植物的碳吸收与碳消耗关系失调而导致了林线形成。在其他林线形成的假说中, 似乎都忽略的 CO<sub>2</sub> 增加这一事实。碳积累的不足长久以来被认为是限制高海拔树木生长的一个完全性因子( Tranquillini, 1979 ), 因此增加的 CO<sub>2</sub> 被认为是导致林线发展的一个重要因子( Walsh *et al.*, 1992 )。Sveinbjörnsson ( 2000 )称林线处树木较高的碳水化合物含量可以解释为对极端环境下组织高损失的一种环境适应。Grace 等( 2002 )研究表明, 林线处的树木逐渐变为碳汇受限。这些学者争论到: 树木对高光合产物的潜在反应很受限制, 除非其他因子作用更大。Bergh 和 Linder ( 1999 )提出, 未来气候变暖及对生长季长度的影响将增加高海拔和高纬度森林生态系统对碳的吸收, 当陆地碳汇可能增加时, 向北发展的林线将对全球碳循环有重要意义。然而, 气候变暖导致的热效应递减将补偿林线高碳存储, 从而产生负面影响( Bachelet & Neilson 2000 )。

可是,众多的光合与呼吸研究者并不支持这一假说,但目前还没有充足的证据表明增加的  $\text{CO}_2$  和林线内树木生长有确切相关性。在碳水化合物方面,相关研究者比较了墨西哥、中部阿尔卑斯和瑞典北部的林线,并未显示碳储备随林线下降的现象,事实上在林线处碳水化合物和脂类达到最大值,因此,碳的限制不是导致林线形成的原因(Hoch *et al.*, 2002, 2003; Hoch & Körner, 2003, 2005)。Rada 等(1996)在热带安第斯山对高山林线树种 *Polylepis sericea* 的研究表明:热带高山林线树种的碳同化机制能很好地适应林线环境。生长于林线附近的同一树种在热带以外的地区,除了生长季节较短外,在光合作用方面与生长在低海拔比较并没有明显的劣势(Körner, 1999),且高海拔地区较低的夜间和冬季温度反而有利于减少呼吸损耗(Tranquillini, 1979; Wieser, 1997)。因此, Körner(1999)称“碳平衡失调假说并不能解释温带地区的高山林线现象”。此外,仅仅依靠光合与呼吸的数据还不能充分说明植物体内可利用的碳水化合物(mobile carbohydrates)是否足够及其分配情况。在美国内华达山脉南部,前一年的降雨和当年夏温较之  $\text{CO}_2$  施肥效应明显重要(Graumlich *et al.*, 1989),这就支持了 Körner(2003)的假说,即持续增加的大气  $\text{CO}_2$  在全球尺度上并不增加树木生长和林线的推移。Wieser 和 Stöhr(2005)在欧洲阿尔卑斯山中部的研究表明,低温在植物休眠期对针叶树的碳排放、土壤  $\text{CO}_2$  输出及总的林线内森林生态系统的碳平衡无甚影响。

最近的观点认为,在生长季,林线范围内较低的土壤温度抑制了碳向根部的分配,而不是碳获取的不足或养分受限等其他原因(Körner, 1998, 1999, 2003; Körner & Paulsen, 2004; Hoch *et al.*, 2002, 2003; Shi *et al.*, 2006)。Graumlich 和 Brubaker(1989)提出,在 Cascades 地区亚高山树木基径的生长未受增加的  $\text{CO}_2$  影响,且从 20 世纪 40 年代开始下降。这些相互矛盾的研究结果也导致了这一论题的继续发展(Smith *et al.*, 2003; Johnson *et al.*, 2004)。很多学者的相关研究与“碳汇假说”相违背,它被怀疑为:树木如果能更好适应严寒的林线气候,碳将更不可能成为限制树木生长的因子(Beneke, 1972; Ellenberg, 1975; Tranquillini, 1979; Stevens & Fox, 1991; Slatyer & Noble, 1992; Karlsson & Nordell, 1996; Sveinbjörnsson *et al.*, 1996; Cairns & Malanson, 1998; Cairns, 1998; Hötterschwiler *et al.*,

2002; Smith *et al.*, 2003; Brodersen *et al.*, 2006),因此,碳汇假说在进行全球性定义之前需要更进一步的证实,特别应结合幼苗的建立和幸存(Smith *et al.*, 2003)。

## 6 降水限制假说

Bliss(1985)把 Tranquillini(1979)和 Wardle(1981)关于高山林线形成原因的论断总结为两点,其中之一就是降水。他认为在高山区域,春、冬季降水减少使植物叶和芽出现干化(desiccation)现象,从而限制了树木在更高海拔高度上的生长,这也是比较有代表性的一种观点。Lloyd 和 Graumlich(1997)研究了内华达山脉林线的全新世动态,结果表明,降雨在控制林线位置和结构的明显重要性,这也表明林线的气候控制可能比想象的更复杂,在内华达山脉高海拔森林对将来气候变暖的反应可能主要依赖于水分的提供。Grace(1990)研究表明,在苏格兰 Cairngorm 山的一个天然林线带,欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)表皮的发育不良(当冬季土壤冻结时,不能保持水分)导致树木在其海拔高度极限上不能存活。Leuschner 和 Schulte(1991)在夏威夷毛伊岛 Haleakala 山林线上的微气候生态学调查中,找到了干旱导致高山林线形成的证据,并指出植物可利用的水分对于毛伊岛高山林线是最重要的因子。土壤极渗透性在干湿地区对林线的影响可能也有不同(Holtmeier & Broll, 2005b)。

在干旱气候下,高渗透性能对幼苗和幼树产生温度压力;在潮湿气候下,高渗透性则能改善根际通透性。此外,某一尺度上的影响因子和过程在别的尺度上可能重要性会降低(Turner, 1989; Holtmeier & Broll, 2005)。比如,19 世纪中期以来,美国加州 White 山脉林线带内狐尾松(*P. longaeva*)及华盛顿山脉柔松(*P. flexilis*)这 2 种树木基径有所生长,可能都归功于增加的降雨,而不是增加的  $\text{CO}_2$  或是高温(LaMarche & Mooney, 1972; LaMarche *et al.*, 1984)。一方面,在排水较快的底层,对幼苗和幼树生长的土壤供湿可能会成为一个严峻的因子,特别是在干旱持续气候下。降雨量增加所导致的新增积雪,可能会阻止沿海地区树木的更新。而温暖气候下更多的湿雪会增加常绿针叶树种感染雪域真菌的风险。另一方面,在排水较好的生境中如果融雪较晚,植物生长会在相对温度上升较快的环境中生长,意味着温、湿度相比于无雪期的长短,更能控制幼苗

的建立和生长。之前许多研究不能找出林木在林线处的生长趋势,也不确定有些变化的驱动力是什么,CO<sub>2</sub> 还是降水(Graybill & Idso,1986)?但却都把降水作为一个影响其生长发育的重要因子,目前,这方面的研究还有待加强。

## 7 氮平衡失调假说

部分研究指出,林线的形成及其变化可能与氮沉积等有关,高海拔树木生长受营养元素特别是氮的限制。Körner等(1989)研究表明,针叶树的针叶氮含量在林线处较之低海拔通常要低。Schulze等(1994)在阿拉斯加临近林线处发现,树木生长受低氮含量限制影响,而瑞典林线处的山桦(*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*)已显示受氮限制影响(Sveinbjörnsson *et al.*,1992)。但也有研究表明,北极阿比斯科地区穿越林线带一系列的苔原土变暖导致了氮的矿化作用的提高(Press *et al.*,1998;Hartley *et al.*,1999)。当前氮沉积的增加可能会促进林线处树的生长(Pitcaim *et al.*,1995)。其他众多研究也对该假说提出异议(Tranquillini,1979;Nicolussi *et al.*,1995),氮沉积目前不能解释成为林线的限制因子。

最近,Li等(2008a)提出“生长抑制假说”,认为冬季碳水化合物短缺会导致高山林线形成,并通过比较研究高山林线处及较低海拔梯度上树木的碳“源-汇”关系,提出“冬季碳水化合物短缺”可能仅仅是问题的一个方面,而一种平衡的“碳源与碳汇”关系将最终决定高山林线的位置与分布(Li *et al.*,2008b)。这一创新研究成果也为推动高山林线机理研究起到积极作用。

## 8 我国研究现状及进展

相比于国外而言,国内迄今关于林线形成机制的研究较少,但众多学者在不同研究区域基于自身研究目地 and 不同树种也提出了诸多建设性意见。在中国东北部地区,王晓春等(2004)的研究结果显示,林线区域的植被格局确实发生了变化,气候变化及火灾干扰较少是造成这一改变的主要原因;石培礼和李文华(2000)指出林缘形状对木本植物入侵苔原样带的长度有显著影响,林缘作为一种强有力的控制力在促使林线上升至潜在高度。在中国东部地区,段仁燕等(2008)分析了太白山林线区域的太白红杉(*Larix chinensis*)种群的生存状况后提出:林

线区域幼苗很少且更新较差主要与物种本身陈列方式相关,而维持种子幼苗更新和适度干扰是稳定林线的关键;刘鸿雁等(2002,2003)研究了东部3种不同林线后指出:不同高山林线乔木光合作用的限制因子不同,除了树种的不同可能引起的差异外,强光照引起的湿度降低可能也起着重要的作用;并通过气候变化相关研究补充道:太白山高山林线变化主要归功于气候变化引起的暖湿交替及风力作用等。唐志尧等(1999)也对太白山高山林线植被进行了数量分析,但未指明林线植被变化根源。而在西部地区,张桥英等(2007,2008)在白马雪山海拔林线带对方枝柏(*Sabina saltuaria*)和长苞冷杉(*Abies georgei*)研究后发现,林线区的气候条件如低温、强光照、积雪及冬季冻害等综合作用的结果导致幼苗更新差、死亡率高,而种内和种间对空间、光照和养分等生存因子的激烈竞争引起自疏,导致死亡率再度上升。程伟等(2005)在岷江上游林线研究表明,林线附近树木生长速度逐渐降低且生长不良,这与冬季冰冻时间的变长有关;而林线处空心树的比例显著增加与外界干扰强度如放牧及真菌寄生等有关,即在林线发展过程中,干扰对其影响极大。徐振锋等(2008)采用开顶式生长室(open-top chamber,OTC)模拟增温研究了川西亚高山林线交错带糙皮桦(*Betula utilis*)和岷江冷杉(*Abies faxoniana*)幼苗物候及生长特性对模拟增温的响应,并提出对这2个高山物种,温度可能是其生长发育主要限制因子之一,物种自身碳获取方式不同也是辅助因子。吴锡浩(1989)在对青藏高原林线研究后提出,若林线附近不能长期维持必要的降水量,则适宜的温度条件无助于林线森林的生存;杨小林等(2008)对西藏色拉山林线森林植物群落类型的多样性特征进行了分析,并指出阴坡与阳坡在温度、水分条件及二者的配合状况上存在着较大差异,决定了林线分布高度、植物群落类型与物种组成也不相同。总之,国内林线研究在系统和群落层面研究较充足,而关于林线处生理机制文献的探讨稍显欠缺。

综上所述,林线与环境的关系非常复杂,林线的形成原因较多,其中任何一种(假说)都可以解释在一定地域的高山林线现象,且在不同的研究区域,多种假说甚至相辅相成。但就全球尺度来说,历经百年争论仍未找到一种普遍适合的、能够解释全球范围高山林线现象的理论(Kostler & Mayer,1970;Körner,1998;李迈和,2006)。林线所在的平衡点随气候而变化,而在不同的区域各因素的作用方式不

尽相同。一方面,环境因子综合作用于林线植被,各地的环境及气候因子等又给这种作用一些具体的表现,而另一方面,灾难性的事件和人类活动削弱了林线与气候的相关关系,增加了预测其将来位置的难度。在今后的研究中,应该加强注重以下几个方面:

1)加强不同气候区域上、不同地区和景观尺度上长期的野外和实验室内等诸多处理和实验研究,以获取空间和时间尺度上林线动态,加深林线相关因子和树木命运(生长、生殖和幸存等)功能关系的研究,此外笔者怀疑在全球范围内探索全球林线的统一形成机制是否有其局限。不同的气候带、植被类型、环境条件及物种类型对形成机制的表现型不同,是否应在形成机制探讨前给予一定类似的环境背景值再加以定论。

2)注重加强上升的林线或林线下密集的森林对全球C循环(增加陆地C汇)的影响和林线海拔高度及纬度位置之间的关系对未来热环境的响应及高山生态过渡带的生物多样性变化趋势的研究。其中,生物多样性可能会因驱逐稀有种而分裂破坏高山或极地种群,也会强烈的改变山地景观和居民生计。此外,林木在景观镶嵌中的分布类型及竞争能力必须在林线研究中加以考虑,因为镶嵌循环经常违背林线发展长期的趋势。

3)林线空间类型和地区变异的相关探索,应该将涉及到海拔高度及位置向北界移动时的研究作为主要辅助目标。在理解林线这一复杂现象时,地区差异性在研究推测未来垂直的和极地的人为、生物及生态差别性林线方面是相当必要的。

4)干扰可能导致增加树木的死亡率或林分强烈的更新和树木更好的生长,从而影响未来林线交错区的动态。全球气候变化使疾病、病原体(如寄生真菌类)、虫害感染和野生动物的影响进一步扩大,因此在研究林线本身生理机制、种群和群落变化及系统发展趋势时,干扰形成的可能性、积极和消极影响也需要加以评估。

5)国内关于林线形成机制的研究应深入对林线带重要物种生理机制的探讨,如光合与呼吸作用、碳水化合物变化在林线处的特殊适应及变化以及在未来热环境下对全球气候变化的响应等,此外,在全球气候变化背景下林线带地下生态系统如土壤呼吸、微生物活动、根系周转和分级情况以及土壤温度的变化是否对林线形成及其物种有特殊影响也应该予以重视。

## 参考文献

- 程伟,罗鹏,吴宁. 2005. 岷江上游林线附近冷杉种群(*Abies faxoniana* Rehd. et Wild.)的生态学特点. 应用与环境生物学报, **11**(3):300-303.
- 戴君虎,崔海亭. 1999. 国内外高山林线研究综述. 地理科学, **19**(3):243-249.
- 段仁燕,王孝安,涂云博,等. 2008. 太白山林线附近太白红杉种群的生存. 兰州大学学报(自然科学版), **44**(6):60-64.
- 李迈和, Kröuchi N. 2005. 全球高山林线研究现状与发展方向. 四川林业科技, **26**(4):36-42.
- 刘鸿雁,谷洪涛,唐志尧,等. 2002. 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, **20**(1):32-36.
- 刘鸿雁,王红亚,崔海亭. 2003. 太白山高山带2000多年以来气候变化与林线的响应. 第四季研究, **23**(3):299-308.
- 石培礼,李文华. 2000. 长白山林线交错带形状与木本植物向苔原展展和林线动态的关系. 生态学报, **20**(4):573-580.
- 唐志尧,戴君虎,黄永梅. 1999. 太白山高山林线植被的数量分析. 山地学报, **17**(4):294-299.
- 王襄平,张玲,方精云. 2004. 中国高山林线的分布高度与气候的关系. 地理学报, **59**(6):871-879.
- 王晓春,周晓春,李淑娟,等. 2004. 气候变暖对老秃顶子林线结构特征的影响. 生态学报, **24**(11):2412-2421.
- 吴锡浩. 1989. 青藏高原东南部现代雪线和林线及其关系的初步研究. 冰川冻土, **11**(2):113-124.
- 徐振铎,胡庭兴,张远彬,等. 2008. 川西亚高山林线交错带糙皮桦和岷江冷杉幼苗物候与生长对模拟增温的响应. 植物生态学报, **32**(5):1061-1071.
- 杨小林,崔国发,任青山,等. 2008. 西藏季节拉山林线植物群落多样性格局及林线的稳定性. 北京林业大学学报, **30**(1):14-20.
- 张桥英,罗鹏,张运春,等. 2008. 白马雪山阴坡林线长苞冷杉(*Abies georgei*)种群结构特征. 生态学报, **28**(1):129-135.
- 张桥英,张运春,罗鹏,等. 2007. 白马雪山阳坡林线方枝柏种群的生态特征. 植物生态学报, **31**(5):857-864.
- Almquist C, Bergsten U, Bondesson L, et al. 1998. Predicting germination capacity of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seeds using temperature data from weather stations. *Canadian Journal of Forest Research*, **28**:1530-1535.
- Bachelet D, Neilson RP. 2000. Biome redistribution under climate change. USDA Forest Service General Technical Report RMRS-GETR-59:18-44.
- Barry RG, Ives JD. 1974. Introduction// Jack D, Ives JD, Barry RG, eds. Arctic and Alpine Environment. Methuen: Westview Press:1-13.
- Bekker MF. 2005. Positive feedback between tree establishment and patterns of subalpine forest advancement, Glacier National Park, Montana, U. S. A. *Arctic, Antarctic, and*



- Alpine Research* , **37** :97–107.
- Beneke U. 1972. Wachstum , CO<sub>2</sub>-Gaswechsel und Pigmentgehalt einiger Baumarten nach Ausbringung in verschiedenen Höhenlagen. *Angewandte Botanik* , **46** :117–135.
- Bergh J , Linder S. 1999. Effects of soil warming during spring on photosynthetic recovery of boreal Norway spruce stands. *Global Change Biology* , **5** :245–253.
- Bliss LC. 1985. *Physiological Ecology in North America Plant Communities*. New York : Chapman & Hall Press.
- Brandes R. 2006. Waldgrenzen griechischer Hochgebirge unter besonderer Berücksichtigung des Taygetos , Südpeloponnes ( Waldgrenzdynamik , Tannensterben , Dendroökologie ). Dissertation , University of Erlangen.
- Brockmann-Jerosch H. Baumgrenze und Klimacharakter. 1919. Beitr. Geobot. Landesaufnahme 6.
- Brodersen CR , Germino MJ , Smith WK. 2006. Photosynthesis during an episodic drought in *Abies lasiocarpa* and *Picea engelmannii* across an alpine treeline. *Arctic , Antarctic , and Alpine Research* , **38** :34–41.
- Cairns D , Malanson GP. 1998. Environmental variables influencing the carbon balance at the alpine treeline : A model approach. *Journal of Vegetation Science* , **9** :679–692.
- Cairns D. 1998. Modeling controls on pattern at alpine treeline. *Geographical and Environmental Modelling* , **2** :43–63.
- Daniker A. 1923. Biologische Studien über Baum- und Waldgrenze , insbesondere über die klimatischen Ursachen und deren Zusammenhänge. *Vierteljahresschr Naturforsch Ges Zurich* , **68** , 1–102.
- Ellenberg H. 1966. Leben und Kampf an den Baumgrenzen der Erde. *Naturwissenschaftliche Rundschau* , **19** :133–139.
- Ellenberg H. 1975. Vegetationsstufen in perhumiden bis perariden Bereichen der tropischen Anden. *Phytocoenologia* , **2** :368–387.
- Germino MJ , Smith WK , Resor AC. 2002. Conifer seedling distribution and survival in an alpine-treeline ecotone. *Plant Ecology* , **162** :157–168.
- Germino MJ , Smith WK. 1999. Sky exposure , crown architecture , and low-temperature photoinhibition in conifer seedlings at alpine treeline. *Plant , Cell and Environment* , **22** :407–415.
- Germino MJ , Smith WK. 2000. Differences in microsite , plant form , and low-temperature photoinhibition of photosynthesis in alpine plants. *Arctic , Antarctic , and Alpine Research* , **32** :388–396.
- Goldstein G , Meinzer FC , Rada F. 1994. Environmental biology of a tropical treeline species *Polylepis sericea* // Rundel PW , Smith AP , Meinzer FC , eds. *Tropical Alpine Environments*. Cambridge : Cambridge University Press :129–149.
- Grace J , Allen S , Wilson C. 1989. Climate and the meristem temperatures of plant communities near the tree-line. *Oecologia* , **79** :198–204.
- Grace J , Berninger F , Nagy L. 2002. Impacts of climate change on the tree line. *Annals of Botany* , **90** :537–544.
- Grace J. 1977. *Plant Responses to Wind*. London : Academic Press.
- Grace J. 1990. Cuticular water loss unlikely to explain tree-line in Scotland. *Oecologia* , **84** :64–68.
- Graumlich LJ , Brubaker LB , Grier CC. 1989. Long-term trends in forest net primary production : Cascade Mountains , Washington. *Ecology* , **70** :405–410.
- Graybill DA , Idso SB. 1986. Detecting the aerial fertilization effect of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment in tree ring chronology. *Global Biogeochemical Cycles* , **7** :81–95.
- Hartley AE , Neill C , Melillo JM , et al. 1999. Plant performance and soil nitrogen mineralisation in response to simulated climate change in subarctic dwarf shrub tundra. *Oikos* , **86** :331–344.
- Hättenschwiler S , Handa IT , Egli L , et al. 2002. Atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment of alpine treeline conifers. *New Phytologist* , **156** :363–375.
- Henttonen H , Kanninen M , Nygren M , et al. 1986. The maturation of *Pinus sylvestris* seed in relation to temperature climate in northern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research* , **1** :243–249.
- Hoch G , Körner C. 2003. The carbon charging of pines at the climatic treeline : A global comparison. *Oecologia* , **135** :10–21.
- Hoch G , Körner C. 2005. Growth , demography and carbon relation of *Polylepis* trees at the world 's highest treeline. *Functional Ecology* , **19** :941–951.
- Hoch G , Popp M , Körner C. 2002. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline. *Oikos* , **98** :361–374.
- Hoch G , Richter A , Körner C. 2003. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant , Cell and Environment* , **26** :1067–1081.
- Hofgaard A , Wilmann B. 2002. Plant distribution pattern across the forest-tundra ecotone : The importance of treeline position. *Ecoscience* , **9** :375–385.
- Höllermaier P. 1978. Geocological aspects of the upper timberline in Tenerife , Canary Islands. *Arctic and Alpine Research* , **10** :365–382.
- Holtmeier FK , Broll G , Anschlag K. 2004. Winderosion und ihre Folgen im Waldgrenzbereich und in der alpinen Stufe einiger nordfinnischer Fjelle. *Geoökodynamik* , **25** , 203–224.
- Holtmeier FK , Broll G. 1992. The influence of tree island on microtopography and pedoecological conditions in the forest-alpine tundra ecotone on Niwot Ridge , Colorado Front Range , U. S. A. *Arctic and Alpine Research* , **24** :216–228.
- Holtmeier FK , Broll G. 2005. Sensitivity and response of the northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecology and Biogeography* , **14** :395–410.
- Holtmeier FK , Broll G , Mutherthies A , et al. 2003. Regeneration of trees in the treeline ecotone : Northern Finnish Lapland. *Fennia* , **181** :103–128.
- Holtmeier FK. 1967a. Zur natürlichen Wiederbewaldung auf-



- gelassener Alpweiden im Oberengadin. *Wetter und Leben* , **19** :195–202.
- Holtmeier FK. 1967b. Die verbreitung der holzarten im oberengadin unter dem einfluss des menschen und des lokalklimas. *Erdkunde* , **21** :249–258.
- Holtmeier FK. 1985. Die klimatische Waldgrenze-Linie oder übergangssaum ( Ökoton )? Ein Diskussionsbeitrag unter besonderer Berücksichtigung der Waldgrenzen in den mittleren und hohen Breiten der Nordhalbkugel. *Erdkunde* , **39** :271–285.
- Holtmeier FK. 1993. Der Einfluss der generativen und vegetativen Verjüngung auf das Verbreitungsmuster der Bäume und die ökologische Dynamik im Waldgrenzbereich. Beobachtungen und Untersuchungen in Hochgebirgen Nordamerikas und den Alpen. *Geoökodynamik* , **14** :153–182.
- Holtmeier FK. 2003. Mountain Timberlines : Ecology , Patchiness , and Dynamics ( Advances in Global Change Research )( Hardcover ). London : Kluwer Academic Press.
- Holtmeier FK. 2005. Change in the timberline ecotone in northern Finnish Lapland during the last thirty years. *Reports from the Kevo Subarctic Research Station* , **23** :97–113.
- Hustich I. 1958. On the recent expansion of the Scotch pine in Northern Europe. *Fennia* , **82** :1–25.
- Jackson LE , Bliss LC. 1984. Phenology and water relations of three plant life forms in a dry tree-line meadow. *Ecology* , **65** :1302–1314.
- Johnson DM , Germino MJ , Smith WK. 2004. Abiotic factors limiting photosynthesis in *Abies lasiocarpa* and *Picea engelmannii* seedlings below and above the alpine timberline. *Tree Physiology* , **24** :377–386.
- Juntunen V , Neuvonen S. 2006. Natural regeneration of Scots pine and Norway spruce close to the timberline in northern Finland. *Silva Fennica* , **40** :443–458.
- Karlsson PS , Nordell O. 1996. Effects of soil temperature on the nitrogen economy and growth of mountain birch seedlings near its presumed low temperature distribution limit. *Ecoscience* , **3** :183–1189.
- Körner C , Paulsen J. 2004. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography* , **31** :713–732.
- Körner C. 1989. The nutritional status of plants from high altitudes : A worldwide comparison. *Oecologia* , **81** :379–391.
- Körner C. 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* , **115** :445–459.
- Körner C. 1999. Alpine Plant Life : Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. New York : Springer
- Körner C. 2003. Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology* , **91** :4–7.
- Köstler JN , Mayer H. 1970. Waldgrenzen im Berchtesgadener Land. *Jahrbuch des Vereins zum Schutze Alpenpflanzen und Alptiere ( München )* , **35** :1–35.
- Kullman L. 1993. Pine ( *Pinus sylvestris* L. ) tree-limit surveillance during recent decades , central Sweden. *Arctic and Alpine Research* , **25** :24–31.
- Kullman L. 2001. 20th century climate warming and tree-limit rise in the southern Scandes of Sweden. *Ambio* , **30** :72–80.
- Kullman L. 2002. Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes. *Journal of Ecology* , **90** :68–76.
- Kullman L. 2003. Changes in alpine plant cover-effects of climate warming. *Svensk Botanisk Tidskrift* , **97** :210–221.
- Kullman L. 2004. The changing face of the alpine world. *Global Change Newsletter* , **57** :12–14.
- Kullman L. 2005. Wind-conditioned 20th century decline of birch treeline vegetation in the Swedish Scandes. *Arctic* , **58** :286–294.
- Kullman L. 2007. 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* , **95** :41–52.
- LaMarche VC Jr , Graybill DA , Fritts HC , et al. 1984. Increasing atmospheric carbon dioxide : Tree ring evidence for growth enhancement in natural vegetation. *Science* , **225** :1019–1021.
- LaMarche VC , Mooney HA. 1972. Recent climatic change and development of the bristlecone pine ( *Pinus longaeva* Bailey ) krummholz zone , Mt. Washington , Nevada. *Arctic and Alpine Research* , **4** :61–72.
- Larcher W. 1985. Winter stress in high mountains// Turner H , Tranquillini W , eds. Establishment and Tending of Subalpine Forest : Research and Management. *Berichte , Eidgenössische Anstalt für das Forstliche Versuchswesen* , **270** :11–20.
- Leuschner C , Schulte M. 1991. Microclimatic investigations in the tropical alpine scrub of Maui , Hawaii : Evidence for a drought-induced alpine timberline. *Pacific Science* , **45** :152–168.
- Leuschner C. 1996. Timberline and alpine vegetation on the tropical and warm-temperate oceanic islands of the world : Elevation , structure and floristics. *Plant Ecology* , **123** :193–206.
- Li MH , Xiao WF , Shi PL , et al. 2008b. Nitrogen and carbon source-sink relationships in trees at the Himalayan treelines compared with lower elevations. *Plant , Cell and Environment* , **31** :1377–1387.
- Li MH , Xiao WF , Wang SG , et al. 2008a. Mobile carbohydrates in Himalayan treeline trees. I. Evidence for carbon gain limitation but not for growth limitation. *Tree Physiology* , **28** :1287–1296.
- Li MH , Yang J , Kräuchi N. 2003. Growth responses of *Picea abies* and *Larix decidua* to elevation in the subalpine areas of Tyrol , Austria. *Canadian Journal of Forest Research* , **33** :653–662.
- Li MH , Yang J. 2004. Effects of microsite on growth of *Pinus cembra* in the subalpine zone of the Austrian Alps. *Annals of Forest Science* , **61** :319–325.
- Lloyd AH , Graumlich LJ. 1997. Holocene dynamics of tree line forest in the Sierra Nevada. *Ecology* , **78** :1199–1210.
- Marchand PJ , Chabot BF. 1978. Winter water relations of tree-

- line plant species on Mt. Washington, New Hampshire. *Arctic and Alpine Research*, **10**:105–116.
- Miehe G, Miehe S. 1994. Zur oberen Waldgrenze in tropischen Gebirgen. *Phytocoenologia*, **24**:53–110.
- Nicolussi K. 1995. Jahrringe und massenbilanz. dendroklimatologische rekonstruktion der massenbilanzreihe des hintereisferners bis zum jahr 1400 mittels *Pinus cembra*-Reihen aus den Ötztaler Alpen, Tirol. *Zeitschrift für Gletscherkunde und Glazialgeologie*, **30**:11–52.
- Ohsawa M. 1990. An interpretation of latitudinal patterns of forest limits in south and east Asian mountains. *Journal of Ecology*, **78**:326–339.
- Press MC, Potter JA, Burke MJW, et al. 1998. Response of a subarctic dwarf shrub heath community to simulated environmental change. *Journal of Ecology*, **86**:315–327.
- Rada F, Azocar A, Briceno B, et al. 1996. Carbon and water balance in *Polylepis sericea*, a tropical treeline species. *Trees*, **10**:218–222.
- Sakai A, Larcher W. 1987. Frost survival of plants: Responses and adaptation to freezing stress. Ecological Studies, 62. Berlin, New York: Springer-Verlag.
- Schroter C. 1926. Das Pflanzenleben der Alpen. Zurich: Albert Raustein.
- Schulze ED, Chapin FS, Gebauer G. 1994. Nitrogen nutrition and isotope differences among life forms at the northern treeline of Alaska. *Oecologia*, **100**:406–412.
- Seki T, Kajimoto T, Sugita H, et al. 2005. Mechanical damage on *Abies mariesii* trees buried below the snowpack. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **37**:34–40.
- Seppälä M. 2004. Wind as A Geomorphic Agent in Cold Climates. Cambridge: Cambridge University Press.
- Shankman D, Daly C. 1988. Forest regeneration above tree limit depressed by fire in the Colorado Front Range. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **115**:272–279.
- Shankman D. 1984. Tree regeneration following fire as evidence of timberline stability in the Colorado Front Range, U. S. A. *Arctic and Alpine Research*, **16**:413–417.
- Shaw CH. 1909. The cause of timberline on mountains. *Plant World*, **12**:169–181.
- Shi P, Körner C, Hoch G. 2006. End of season carbon supply status of woody species near treeline in western China. *Basic and Applied Ecology*, **7**:370–377.
- Skre O. 1993. Growth of mountain birch (*Betula pubescens* Ehrh.) in response to changing temperature// Alden J, Mastrantonio JL, ødum S, eds. Forest Development in Cold Climates. New York: Plenum Press: 65–78.
- Slatyer RO, Nobel J. 1992. Dynamics of mountains treelines// Hanson AJ, Casri FD, eds. Landscape Boundaries – Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flow. New York: Springer-Verlag Press: 346–359.
- Smith WK, Germino MJ, Hancock TE, et al. 2003. Another perspective on altitudinal limits of alpine timberlines. *Tree Physiology*, **23**:1101–1112.
- Stevens GC, Fox JF. 1991. The causes of treeline. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **22**:177–191.
- Stützer A. 2000. Die Wald-und Baumgrenze der Saualpe: Ein Vergleich alter und neuer Bilder. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **119**:20–31.
- Sveinbjörnsson B, Kauhanen H, Nordell O. 1996. Treeline ecology of mountain birch in the Tornetraskarea. *Ecological Bulletins*, **45**:65–70.
- Sveinbjörnsson B, Nordell O, Kauhanen H. 1992. Nutrient relations of mountain birch growth at and below the elevational tree-line in Swedish Lapland. *Functional Ecology*, **6**:213–220.
- Sveinbjörnsson B. 2000. North American and European tree-lines: External forces and internal processes controlling position. *Ambio*, **29**:388–395.
- Szeicz JM, MacDonald GM. 1995. Recent white spruce dynamics at the subarctic alpine treeline in north-western Canada. *Journal of Ecology*, **83**:873–885.
- Tranquillini W. 1979. Physiological Ecology of the Alpine Timberline. New York: Springer-Verlag.
- Troll C. 1973. The upper timberlines in different climatic zones. *Arctic and Alpine Research*, **5**:3–18.
- Turner MG. 1989. Landscape ecology: The effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**:171–197.
- Walsh S, Malanson GP, Butler DR. 1992. Alpine treeline in Glacier National Park, Montana// Janelle D, ed. Geographical Snapshots of North America. Commemorating the 24th Congress of the International Geographical Union and Assembly. New York: Guildford Press: 167–171.
- Wardle P. 1974. Alpine timberline// Jack DI, Roger GB, eds. Arctic and Alpine Environment. Berlin: Springer-Verlag Press: 371–402.
- Wardle P. 1981. Is the alpine timberline set by physiological tolerance reproductive capacity, or biological interaction? *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, **11**:53–66.
- Warren-Wilson J. 1966. An analysis of plant growth and its control in arctic environments. *Annals of Botany*, **30**:383–402.
- Wieser G, Stöhr D. 2005. Net ecosystem carbon dioxide exchange dynamics in a *Pinus cembra* forest at the upper timberline in the central Austrian Alps. *Phyton*, **45**:233–242.
- Wieser G. 1997. Carbon dioxide gas exchange of cembran pine (*Pinus cembra*) at the alpine timberline during winter. *Tree Physiology*, **17**:473–477.

作者简介 宋洪涛,男,1981年生,博士研究生。主要从事森林生态与全球气候变化研究。E-mail: songziyang1973@yahoo.com.cn

责任编辑 王 伟