

滇西北高山流石滩植物多样性*

邓 敏, 周浙昆**

(中国科学院昆明植物研究所, 云南 昆明 650204)

摘要: 通过多次对滇西北高山流石滩野外实地考察、标本鉴定并查阅有关文献, 建立数据库统计得到流石滩种子植物共计 29 科、103 属、519 种。其中中国特有植物 295 种, 占总数的 56.8%, 滇西北特有植物 54 种, 占 10.4%。有 10 种属的分布区类型 (包括 7 个变型), 北温带分布类型最多, 占总属数的 47.5%。在整个高山流石滩中, 草本有 455 种, 占总数的 87.7%, 其中多年生草本 421 种。流石滩植物中具有多种生态、生理适应方式, 低矮平卧状植株、莲座状、垫状、极矮小草本、密集丛生是植物的重要适应方式。根茎及发达的肉质根或木质根是典型流石滩上的主要适应方式, 分别占植物总数的 19.7%, 31.0%。果实中干果共计 518 种, 其中蒴果 298 种。由于流石滩处于生态脆弱区, 人为干扰易对生态系统造成危害。本文对流石滩种子植物多样性组成分析, 为合理保护和利用流石滩植物资源提供基础资料。

关键词: 种子植物多样性; 高山流石滩; 滇西北

中图分类号: Q 948 **文献标识码:** A **文章编号:** 0253-2700(2004)01-0023-12

Seed Plant Diversity on Screes from Northwest Yunnan

DENG Min, ZHOU Zhe-Kun

(Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China)

Abstract: Seed plant diversity of screes of northwest Yunnan has been studied at present paper based on herbarium and literature records and field investigations. There are 519 seed-plants found on the screes in northwest Yunnan. Those plants are grouped into 103 genera and 29 families. The areal-types of genera have been analyzed. 47.5% genera belong to the north temperate distribution pattern based on Wu's distribution pattern. And 56.8% species are endemic to China including 10.4% are endemic to northwest Yunnan. The ecoclimatic adaptation in both morphology and physiology of the scree plants was also investigated. Herbs are dominant in alpine screes including 421 perennial herbs. Low and trailing plant, rosette form, extreme low herb, and cluster plants, rhizoma, well developed fleshy or ligneous roots and dominant dehiscent fruits are the important characters of the typic alpine screes which demonstrate the well coevolution between the plants and environment. Meanwhile, the use of the plant resources on screes has been discussed. Some advices on conservation of the fragile ecosystem of alpine screes and using the plant resources properly has been suggested.

* 基金项目: 云南省自然科学基金资助项目 (2000C0070M, 2001C0010Z)

** 通讯联系人

收稿日期: 2003-05-07, 2003-07-07 接受发表

作者简介: 邓敏 (1977-) 女, 在读博士, 从事植物分类与区系研究。

Key words: Seed plant diversity; Alpine screes; Northwest Yunnan

高山流石滩是高山特有的生态系统,通常是指海拔 4 000 m 以上的高山地带,由于冰川剧烈作用及寒冻强烈风化,将地表岩石剥落成大量大小不等的砾石,在山脊的平坦处形成许多垄岗状岩屑堆积的特殊生态景观(吴征镒和朱彦承,1987)。这种流石碎屑带常高 20~200 m(中国科学院青藏高原综合科学考察队,1997),而在其发达地段其长度也可达到 500~1 000 m,宽约几十米到上百米不等(闫海忠等,2000)。在这一地区气温低、空气稀薄、日照辐射强烈、温度变差剧烈,且常受大风袭击。地表覆盖有大量的砾石层,表面土壤稀少,仅存在于 20~50 cm 的老砾石层中^①,具有典型的高寒荒漠特征。

流石滩地带植被稀少,多呈块状、簇状、零星分布。植物群落呈现绿褐色调,为明显的高寒荒漠特征,只有在夏季生长期时植物才呈现明显的绿色。流石滩的许多植物大多生长于石缝中,在长期发展过程中形成了与流石滩气候相适应的生理、生态特征,植株低矮、花色艳丽、形体娇小,垫状、肉质、多毛等,较为奇特。调查研究表明滇西北高山流石滩至少有 200 至 300 种花卉植物,其中许多是极具开发价值的种类,是现代园林设计、园艺观赏、种植的好材料,如“云南八大名花”中的报春(*Primula*)、杜鹃(*Rhododendron*)、绿绒蒿(*Meconopsis*)、龙胆(*Gentiana*)和百合(*Lilium*)在高山流石滩均有分布,以报春属和绿绒蒿属尤其丰富。其它著名高山花卉如拟耧斗菜(*Paraquilegia microphylla*)、乌头属(*Aconitum*)、翠雀属(*Delphinium*)、紫堇属(*Corydalis*)、葶苈属(*Draba*)、丛菴属(*Solms-Laubachia*)、景天属(*Sedum*)、红景天属(*Rhodiola*)、虎耳草属(*Saxifraga*)、无心菜属(*Arenaria*)、蝇子草属(*Silene*)、火绒草属(*Leontopodium*)、雪莲属(*Saussurea*)等在高山流石滩也有分布(管开云,1998)。此外高山流石滩蕴藏着极为特殊的珍贵药用植物资源,如贝母属(*Fritillaria*)、雪莲属、红景天属等。

前人曾对西藏、青海、喜马拉雅、西北高加索、中喜马拉雅地区高寒植被进行了分类(Ram & Arya, 1991)、极端环境下植物的生态适应(Onipchenko 等, 1998; Komer, 1999)、放牧及人为干扰对及高寒植被的影响(Rikhari 等, 1993; Zhao & Zhou, 1999; Prakash & Singh, 1999; Onipchenko & Martin, 2000)进行过研究,然而高山流石滩大都分布于人迹罕至的海拔在 4 000 m 以上地带,为研究带来困难。吴征镒和朱彦承(1987)对云南的流石滩群落进行初步划分、1965 年云南大学生态地植物研究室对丽江玉龙雪山流石滩调查^①以及王崇云(1994, 2000)、欧晓昆(2000a, 2000b)、闫海忠等(2000)也对滇西北部分地区的流石滩进行了生态、样方及资源利用调查。但是流石滩的植物物种组成的系统资料仍较为缺乏。

高山流石滩处于生物圈与岩石圈的特殊地带,是具有代表性的典型高寒生态系统之一,除具有分布于高山草甸耐受性较强的植物外,还分布有多种高山流石滩特有植物。由于植物的种群数量较小,生物量极低,高山流石滩生态系统极为脆弱。目前人为干扰在流石滩中的增加及环境变迁等诸多因素,已使得一些流石滩植物种群数量下降乃至濒危,因而对其植物多样性状况、分布与种群数量的普查是保护滇西北高山流石滩的首要举措。

^① 朱维明,姜汉桥,1965. 玉龙山流石滩植物生态的初步观察. 云南大学生物系学生玉龙山实习手册(内部资料)

本文通过对滇西北高山流石滩植物种类组成、分布的研究,旨在提供滇西北高山流石滩植物多样性的基本资料,为资源的保护及合理开发利用提供科学依据。

1 研究地理范围与方法

本次研究范围设定于滇西北地区。滇西北不是严格的地理学概念,而是一种行政区划,包括大理州的云龙、大理、洱源、剑川、鹤庆、宾川,丽江地区的丽江、宁蒗、永胜,迪庆州的中间、德钦、维西,怒江州的兰坪、泸水、福贡、贡山等 16 个县。北达北纬 $29^{\circ}15'$ 附近,南约达 $27^{\circ}15'$,属于青藏高原的一部分。在这一区域高山、峡谷相间,并列作南北向延伸,从西向东计有伯舒拉岭—高黎贡山、澜沧江、宁静山—云岭山脉、金沙江、沙鲁里山脉等,平均海拔 4 000 m 左右,海拔在 4 200 m 左右的山峰很多,超出 5 000 m 的山峰有 20 多座。这些地区尽管不是一个自然的地理区,由于它们有相同的地理特征,因而在地理区划上归属于关系极为密切的滇西横断山脉和寒温带高原地带(杨一光,1990)。

本次编制的滇西北高山流石滩种子植物名录的主要参考文献有:《云南植物志》1~8 卷;《云南植物名录》(上、下册)(吴征镒,1983);《中国植物志》16 卷第 1 册、20 卷第 2 册、25 卷第 1 册、26 卷、27 卷、28 卷、32 卷、33 卷、34 卷第 1、2 册、35 卷第 1 册、37 卷、44 卷、55 卷第 1、2 册、62 卷、64 卷第 2 册、68 卷、67 卷第 2 册、69 卷、73 卷第 2 册;《西藏植物志》1~5 卷;《横断山区维管束植物》(上、下册)(王文采,1993);《中国种子植物数据库(光盘)》(吴征镒和丁托亚,1999);《云南高山花卉》(管开云,1998);《中国云南横断山野生花卉》(方震东,1994)。以多次野外考察所采集并鉴定的流石滩植物标本为主要依据,并查阅中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN)标本记录编制成植物名录,建立了数据库。数据库的字段包括:植物名、植物学名、属名、属的学名、科名、科的学名、分布地区、产地、分布最高海拔、分布最低海拔、生活习性、花期、花色、果期、受威胁状况、保护等级、特有性、凭证标本号、种下分类群等字段组成。利用数据库统计出科、属、种及特有性等数据,并依据吴征镒(1991)方法确定植物区系成分。此外依据多次野外调查对滇西北高山流石滩种子植物生态适应、植物资源利用与保护进行分析及总结。

2 滇西北高山流石滩的自然概况

滇西北的高山流石滩上接高山雪线,下与高山草甸相邻。低温、大风、强紫外线等一系列极端气候条件是流石滩的主要特征。同时流石滩还具有独特的地形、土壤因子,如海拔、岩石性质(玄武岩、石灰岩)、石砾大小、形状、坡度对植物的分布和数量有强烈作用。

滇西北处于青藏高原区域、东亚季风区域、南亚和中南半岛热带季风区域结合部,每年都具有西风环流和西南季风进退和更替(吴兆录,2000)。每年 10 月至次年 5 月,由于控制欧亚大陆的西风带南移,在青藏高原的影响下而分为南北两支,南支控制滇西北地区,并由于具有温暖干燥的热带大陆气团特征:天气晴朗,光照充足,风速大,降水少,湿度小,使这段时间滇西北地区为干季。5 月后,西风带北移,来自印度洋和孟加拉湾的强大西南季风向云南推进,并带有大量的水汽,5~10 月成为滇西北地区的湿季(吴兆录,2000),日照少、云量多、降水集中、湿度大。由于上述气候和地形因素,也使得流石滩呈现明显的干湿两季,降水多集中于 6~9 月,并常在 3 200 m 以上的高山上部出现云雾天气^①。此外,滇西北南北走向的高山峡谷对西南季风有阻挡作用,也使滇西北西部偏湿,东部偏干(吴兆录,2000)。

根据德钦(海拔 3 588.6 m)、丽江(海拔 2 393.2 m)台站 1957~1980 年的记录,其年均温分别在 $4.1\sim 5.3^{\circ}\text{C}$ 和 $12.1\sim 13.1^{\circ}\text{C}$,月均最高温在 $12.4\sim 12.8^{\circ}\text{C}$ 和 $19.3\sim 18.6^{\circ}\text{C}$,月均最

低温在 - 3.3 ~ - 4.3℃ 和 4.0 ~ 4.9℃, 适于生长的季节集中于 5 ~ 10 月, 气温约在 5.9 ~ 11.7℃ (国家气象局气象中心气候资料室, 1985)。由于流石滩多位于海拔 4 000 m 以上的高山地带, 随海拔的升高, 气温进一步递减。以白马雪山为例, 白马雪山主峰 (5 429 m) 年均气温为 - 7.4℃, 年降水量由于坡面的不同而有差异, 年均降水量在 400 ~ 600 mm^②。玉龙雪山年降水量为 600 ~ 700 mm^①。

3 滇西北高山流石滩种子植物区系分析

滇西北高山流石滩上的种子植物本次研究统计共 519 种, 分属于 29 科、103 属 (表 1)。其中双子叶植物最丰富, 有 23 科 94 属 487 种, 占流石滩种子植物科、属、种总数的百分比分别为 79.3%、91.3%、93.8%, 单子叶植物 4 科 7 属 28 种次之, 分别占 13.8%、6.8%、5.4%; 裸子植物 2 科 2 属 4 种, 所占比重最小, 分别是 6.9%、1.9%、0.8%。

表 1 流石滩种子植物统计

Table 1 Statistics of seed plants on alpine scree

科名 Family name	属数/种数 Genera/Species	科名 Family name	属数/种数 Genera/Species
虎耳草科 Saxifragaceae	3/70	石蒜科 Amaryllidaceae	1/12
菊科 Compositae	14/60	蓼科 Polygonaceae	4/10
杜鹃花科 Ericaceae	4/42	桔梗科 Campanulaceae	2/9
十字花科 Cruciferae	11/32	灯心草科 Juncaceae	1/9
龙胆科 Gentianaceae	3/27	紫草科 Boraginaceae	5/7
毛茛科 Ranunculaceae	7/26	罂粟科 Papaveraceae	1/5
玄参科 Scrophulariaceae	7/26	唇形科 Labiatae	5/5
报春花科 Primulaceae	2/25	百合科 Liliaceae	3/5
伞形科 Umbelliferae	9/24	柳叶菜科 Onagraceae	3/5
石竹科 Caryophyllaceae	2/23	柏科 Cupressaceae	1/3
紫堇科 Fumariaceae	1/21	莎草科 Cyperaceae	2/2
蔷薇科 Rosaceae	2/18	紫葳科 Bignoniaceae	1/1
豆科 Leguminosae	4/17	麻黄科 Ephedraceae	1/1
杨柳科 Salicaceae	1/17	大戟科 Euphorbiaceae	1/1
景天科 Crassulaceae	2/16	合计: 29 科	103/519

由科的统计上可看出: 虎耳草科、菊科、杜鹃花科等温带分布大科占有极大的比例。虎耳草科物种数最多, 共 70 种, 约占流石滩植物总数的 13.5%。其中虎耳草属植物最为丰富 (表 2), 共 63 种, 占总种数的 12.1%。菊科属数最多, 有 14 属, 种数也居第 2 位。此外, 毛茛科 (Ranunculaceae)、玄参科 (Scrophulariaceae)、伞形科 (Umbelliferae)、报春花科 (Primulaceae) 等北温带为主的大科在流石滩上占有明显优势。由属、种的统计可看出 66.5% 的物种主要集中分布于北温带分布型的 5 个属中。

根据中国种子植物属的分布区类型划分 (吴征镒, 1991), 流石滩种子植物可分为 10 个分布区类型 (包括 7 个变型), 其中以北温带分布和东亚分布中的中国喜马拉雅变型所占比例最大, 分别占总属数和总种数的 30.1%, 55.5% 和 16.5%, 9.1%, 北温带和南温

② 云南白马雪山国家级自然保护区管理局, 2001. 云南白马雪山国家级自然保护区管理计划 (内部资料)

带间断分布、世界分布、旧世界温带分布、温带亚洲分布成分也占相当比例;中亚分布及中国特有分布型数量较少。热带成分(2~7)共计有3属,占总属数的2.9%,即2个泛热带分布属麻黄属(*Ephedra*)和大戟属(*Euphorbia*)及1个热带亚洲和热带美洲间断分布属白珠属(*Gaultheria*)。麻黄属的分布主要位于亚洲、美洲、欧洲东南部及非洲北部等

表2 滇西北高山流石滩超过10种以上的属及分布类型

Table 2 The genera with more than 10 species and their distribution patterns in alpine screes of NW Yunnan

属名 Genus	种数 Species	分布型* Distribution pattern
虎耳草属 <i>Saxifraga</i>	63	北温带 North Temperate
杜鹃花属 <i>Rhododendron</i>	30	北温带 North Temperate
紫堇属 <i>Corydalis</i>	21	北温带 North Temperate
风毛菊属 <i>Saussurea</i>	21	北温带 North Temperate
无心菜属 <i>Arenaria</i>	20	北温带 North Temperate
龙胆属 <i>Gentiana</i>	19	世界广布 Comopolitan
柳属 <i>Salix</i>	17	北温带 North Temperate
报春花属 <i>Primula</i>	16	北温带 North Temperate
垂头菊 <i>Cremnanthodium</i>	14	东亚分布 E Asia
葶苈属 <i>Draba</i>	14	北温带 North Temperate
马先蒿属 <i>Pedicularis</i>	13	北温带 North Temperate
葱属 <i>Allium</i>	12	北温带 North Temperate
委陵菜属 <i>Potentilla</i>	12	北温带 North Temperate
棱子芹属 <i>Pleurospermum</i>	10	旧世界温带 Old World Temperate

表3 流石滩属的分布区类型

Table 3 The areal-types of genera on screes

分布区类型 Areal-Type	属数 Number of genera	占总属数的百分比 Percentage of total general/%	种数 Species	占总种数的百分比 Percentage of total species/%
1. 世界分布 Cosmopolitan	8	7.8	53	10.2
2. 泛热带分布 Pantropic	2	1.9	2	0.4
3. 热带亚洲和热带美洲间断分布 Trop. Asia & Trop. Amer. disjuncted	1	1.0	1	0.2
8. 北温带分布 North Temperate	31	30.1	288	55.5
8-2. 北极-高山分布 Arctic-alpine	6	5.8	27	5.2
8-4. 北温带和南温带间断分布 B. Temp. & S. Temp.	10	9.7	48	9.2
8-5. 欧亚和南美温带间断分布 Eurasia & Temp. S. Amer. disjuncted	1	1.0	4	0.7
9. 东亚和北美间断分布 E. Asia & N. Amer. disjuncted.	1	1.0	1	0.2
10. 旧世界温带分布 Old World Temperate	7	6.8	22	4.2
11. 温带亚洲分布 Temp. Asia	6	5.8	9	1.7
12-3. 地中海区至温带-热带亚洲 Mediterranean to Temp. -Trop. Asia, Australasia & S. Amer. disjuncted	1	1.0	2	0.4
13-2. 中亚至喜马拉雅和西藏分布 C. Asia to Himalaya & S. W. China	5	4.9	7	1.3
13-4. 中亚至喜马拉雅-阿尔泰和太平洋北美洲间断分布 C. Asia to Himalaya-Altai & Pacific N. Amer. disjuncted	1	1.0	1	0.2
14. 东亚分布 E. Asia	1	1.0	1	0.2
14 (SH). 中国-喜马拉雅分布 Sino-Himalaya (SH).	17	16.5	47	9.1
15. 中国特有分布 Endemic to China	5	4.9	6	1.2
总计:	103	100	519	100

热带和温带荒漠地区。大戟属的分布区类型是以属的分布区类型为基础来确定的,但其种类繁多,变异性大,并不能完全反映该属所有种的分布区类型。在流石滩分布的种类主要为乳浆大戟亚属 Subg. *Esula* 植物,这一亚属植物以欧亚大陆为分布中心,广布于欧亚大陆的温带和亚热带地区。白珠属主产北美,并有一些种类在东亚、中亚地区分布,在流石滩上分布的仅一种即矮小白珠 (*Gaultheria nana* C. Y. Wu et T. Z. Hsu),这一分布式样可能与新生代后喜马拉雅造山运动有关。温带、亚热带成分(8~14)共有 87 属,占总属数的 84.5%,其中大部分为温带分布属。但缺少分布类型中 4~7 (属于热带的分布区类型),说明构成滇西北流石滩植物区系地理成分较为单一。

从科大小的排序看,种类最多的科都是世界性的大科,并以北温带分布为主。属的分布类型也以北温带分布类型占绝对优势,整个流石滩植物区系呈现极强的温带性质。许多北温带分布的大属在这一地区的种类也较多(表 2),如杜鹃、马先蒿、紫堇、凤毛菊、报春、虎耳草、委陵菜等属部分适应于流石滩环境的种类都得到很好的保存,并高度分化。

2.2 滇西北流石滩植物的特有性分析

在整个横断山地区共有种子植物 7 954 种,中国特有属 72 个,中国特有种 5 079 种(李锡文, 1994)。滇西北地处中国 3 个特有中心之一的横断山地区,植物特有现象也十分丰富。但滇西北高山流石滩上的特有水平远低于横断山平均水平,特有属较少,仅有环根芹属 (*Cyclorhiza*)、半脊芥属 (*Hemilophia*)、合头菊属 (*Syncalathium*)、蛇头芥属 (*Dipoma*)、舟瓣芹属 (*Sinolimprichtia*) (王崇云, 1994) 5 个中国特有属(蛇头芥为横断山地区特有属),占横断山特有属总数的 6.9%。调查地区有中国特有种 295 种(包括 54 种滇西北特有种),占高山流石滩植物的总数的 56.8%,低于横断山地区特有种平均水平(63.9%)。流石滩植物特有性较低与在极端环境下产生的随机突变受到强烈定向选择而难以发生大的突变有密切关系(表 4)。

由表 4 可看出,特有种大量集中在虎耳草、杜鹃花、紫堇、无心菜、龙胆等少数几个属。分布类型中,北温带分布类型占主导地位,世界广布型也占有相当的比例。这一分布模式表明流石滩植物区系中北温带分布类型植物在这一区域得到较大发展,并高度特化,形成多个特有种。

造成上述现象的原因与横断山地区在第三纪喜马拉雅造山运动中形成显著的相对高差、呈现丰富而连续的气候带谱有密切的关系。对于横断山地区古冰川的研究表明,更新世时在这一地区并没有发生过广泛的冰盖,因而其自然景观应与现代类似。近来的研究表明在横断山地区经历了 4 次冰期(刘淑珍等, 1986)。冰期与间冰期交替,冰川的进退在这一地区只引起自然带的垂直位移(中国科学院青藏高原综合科学考察队, 1997)。第四纪冰期北方受大陆性冰川的作用,北方植物向南方迁移。横断山地区的山系与河川的形势有利于北方成分沿山脊南下,进入横断山海拔较低、温暖的谷地。伴随持续的造山运动,在此后多次冰期和间冰期冷、暖气温的反复作用下,这些植物可通过繁殖体在不同海拔适合生长的区域迁移并得以保存、延续,重新分化形成新分类群,因而,这些特有种大都为新特有种,而非孑遗分布形成的古特有(《中国自然地理》编辑委员会, 1983)。然而在流石滩地区,由于环境相对单一,而其所在地滇西北地区由于整个地区环境复杂多样,使得流石滩特有种比例低于滇西北地区特有种比例的平均水平。

表 4 流石滩植物中国特有种在各属的分布统计
Table 4 Statistics of distribution of endemic species among the genera

种数 The number of species	属名及特有种数量 Genera and the number of endemic species of China			调查地区中国特有种 占总数的比例/% Percentage of total endemic species of China in the survey area/%
具有 10 种以上 特有种的属 Genera of More Than 10 Endemic Species (6 genera 111 species)	虎耳草属 <i>Saxifraga</i> 39 无心菜属 <i>Arenaria</i> 15	杜鹃属 <i>Rhododendron</i> 19 龙胆属 <i>Gentiana</i> 12	紫堇属 <i>Corydalis</i> 16 报春花属 <i>Primula</i> 10	37.6
具有 5~9 种 特有种的属 Genera of More Than 5 Endemic Species (16 genera 104 species)	风毛菊属 <i>Saussurea</i> 9 葶苈属 <i>Draba</i> 8 岩须属 <i>Cassiope</i> 6 点地梅属 <i>Androsace</i> 5 景天属 <i>Sedum</i> 5 乌头属 <i>Aconitum</i> 5	柳属 <i>Salix</i> 9 垂头菊属 <i>Cremanthodium</i> 8 葱韭属 <i>Allium</i> 6 黄耆属 <i>Astragalus</i> 5 毛茛属 <i>Ranunculus</i> 5	马先蒿属 <i>Pedicularis</i> 9 梭子芹属 <i>Pleurospermum</i> 8 翠雀属 <i>Delphinium</i> 6 丛菔属 <i>Solms-Laubachia</i> 5 委陵菜属 <i>Potentilla</i> 5	35.3
特有种少于 5 种 的属 Genera of Less Than 5 Endemic Species (51 genera 80 species)	兔耳草属 <i>Lagotis</i> 4 红景天属 <i>Rhodiola</i> 3 绿绒蒿属 <i>Meconopsis</i> 3 矮泽芹 <i>Chamaesium</i> 2 假鹤虱属 <i>Eritrichim</i> 2 婆婆纳属 <i>Veronica</i> 2 香青属 <i>Anaphalis</i> 2 贝母属 <i>Fritillaria</i> 1 刺柏属 <i>Sabina</i> 1 大黄属 <i>Rheum</i> 1 独活属 <i>Heracleum</i> 1 飞蓬属 <i>Erigeron</i> 1 厚喙菊属 <i>Dubyaea</i> 1 环根芹属 <i>Cyclorhiza</i> 1 亚菊属 <i>Ajania</i> 1 雀儿豆属 <i>Chesneya</i> 1 洼瓣花属 <i>Lloydia</i> 1	灯心草属 <i>Juncus</i> 3 肋柱花属 <i>Lomatogonium</i> 3 獐牙菜属 <i>Suertia</i> 3 合头菊属 <i>Syncalathium</i> 2 火绒草属 <i>Leontopodium</i> 2 山莓草属 <i>Sibbaldia</i> 2 岩黄耆属 <i>Hedysarum</i> 2 波罗花属 <i>Incarvillea</i> 1 舟瓣芹属 <i>Sinolimprichtia</i> 1 紫菀属 <i>Aster</i> 1 高河菜属 <i>Megacarpaea</i> 1 桂竹香属 <i>Cheiranthus</i> 1 蓼属 <i>Polygonum</i> 1 柳穿鱼属 <i>Linaria</i> 1 肉叶芥属 <i>Braya</i> 1 扭边钱属 <i>Rhylophyton</i> 1 小黄菊属 <i>Pyrethrum</i> 1	藁本属 <i>Ligusticum</i> 3 蓝钟花属 <i>Cyananthus</i> 3 金腰属 <i>Saxifraga</i> 2 绢毛菊属 <i>Soroseris</i> 2 瘤果芹属 <i>Trachydium</i> 2 弯蕊芥属 <i>Loxostemon</i> 半脊芥属 <i>Hemilophia</i> 1 柴胡属 <i>Bupleurum</i> 1 风铃草属 <i>Campanula</i> 1 附地菜属 <i>Trigonotis</i> 1 棘豆属 <i>Oxytropis</i> 1 筋骨草属 <i>Ajuga</i> 1 麻黄属 <i>Ephedra</i> 1 毛健草属 <i>Dracocephalum</i> 1 蛇头芥属 <i>Dipoma</i> 1 橐吾属 <i>Ligularia</i> 1 鸦跖花属 <i>Oxygraphis</i> 1	27.1

3 高山流石滩植物的生态适应

高山流石滩是高山特有的生态系统类型，是垂直分布的特殊地带。日照辐射强、气候极端严寒，温度变差剧烈、经常出现霜冻，雪雹和强风，植被相当稀疏，并且缺氧、土壤较瘠薄，表面的砾石层疏松，在重力作用下不断下滑等特点为植物的定居造成很大的困难。植物生长缓慢，一年中适于生长的时间仅 3~4 个月^①。植物具有多种适应策略，常形成块状、零星、单株分布，植株低矮。木本植物分布常不超过 4 800 m，在 4 800 m 以上全部为草本植物，并且为多年生地上芽，半地上芽，地下芽、二年生植物；一年生植物常分布海拔较低（Komer，1999）。

流石滩适于生长季节短的植物，常利用宿存叶（如莲座叶）和其它宿存凋落物对新生组织进行保护，在有限的适宜生长期内迅速完成生长、繁衍。冬季时植物的地上部分大都枯死，仅留下根状茎、块根、块茎和鳞茎等在土壤中休眠。因而，流石滩植物的生活型以多年生植物为主占植物总数的 93.4%，并以草本为主，占 87.7%，灌木种类较少，只见

于刺柏属 (*Sabina*)、麻黄属 (*Ephedra*)、白珠属 (*Gaultheria*)、杜鹃花属、岩须属 (*Cassiope*)、杉叶杜鹃属 (*Diplarche*) 6 个属。

植物对于流石滩特殊环境的适应主要是围绕保水、防止寒害和冻害来进行的。在流石滩环境下,植物易发生由于寒冷所导致的生理性干旱。此外,土壤基质的砾石层的保水能力较差,风大同样易造成植物的物理性干旱。另一方面由于缺乏上层乔、灌层的荫蔽作用,流石滩植物直接暴露于强光下,因而流石滩植物在形态上具有明显的旱生性,常具有较厚或是革质的叶,并具有多种附属物来避免水分的丧失。此外,紫外线对植物生长有明显的抑制作用,也使流石滩植物地上部分矮小,同时也减少了强风的伤害和水分的丧失。

流石滩植物的地下部分发达,根冠比明显大于高寒草甸植物,有利于植物体固着并从石砾层下吸收、贮藏水分和营养物质。80%流石滩植物具有发达的根部,地下根系常为地上植物体长度的3~8倍。根形态多样,发生了许多有趣的适应特化,最为常见是发达的肉质或木质直根,这一根系类型占流石滩植物总数的31.0%(表5)。这种根在砾石流动性最大的典型流石滩上所占比例更大,约占85%。在风毛菊、虎耳草、红景天、绿绒蒿属、垫状点地梅 (*Androsace tapete*)、无心菜属多种、垂头菊 (*Cremanthodium* spp.)、齿冠紫堇 (*Corydalis bulleyana*) 及多种伞形科等植物中极为常见,可穿行于石砾缝之间,长达50~80 cm。在根外还常具鳞片等多种保护性附属结构,如绿绒蒿。须根类的形态更为多样。约6.7%的植物具有细长密集的须根,它们可穿过石隙伸入较深的土壤中固着并吸收养分,如葶苈属的种类。2.1%的植物的多条须根还形成类萝卜形膨大的肉质须根或是成束棒状或纺锤状的肉质增粗,如钩距紫堇 (*Corydalis hamata*)、密穗黄堇 (*Corydalis densispica*) 等。具有发达的地下部分是流石滩植物,特别是砾石不完全固定的典型流石滩上生长的植物的主要适应方式。发达的地下部分不但可以为植物在非生长期内提供养料,另一方面在砾石没有完全固定的地带,植物还面临被表面下滑砾石覆盖的可能,因而植物体需要一段时间在阴暗的石砾缝隙间不断伸长、生长,重新露出地表,发达的地下部分是对这一特殊环境的良好适应特征。

表 5 滇西北高山流石滩种子植物地下部分的特殊形态特征

Table 5 Special underground morphological characters of plants on alpine screes of NW Yunnan

地下部分结构 Underground structure of plants	植物生活型 Living form of plants	灌木 Shrub	草本 Herb			半灌木 Subshrub	各种特殊形态的比例/% Percentage of the special morphology type/ %
			一年 Annual	二年生 Biennial	多年生 Perennial		
地下茎形态 Morphological characters of underground stem	根状茎 Rhizome	0	0	0	102	0	19.7
	块茎 Tuber	0	0	0	4	0	0.8
	鳞茎 Bulb	0	0	0	9	0	1.7
特殊根部形态 (Special morphological characters of roots)	细长密集须根 Slim and cluster fibrous roots	0	4	0	36	0	7.7
	发达的肉质或木质根 Well developed fleshy or ligneous roots	4	2	2	153	0	31.0
	块根 Earthnut	0	0	0	5	0	1.0
	纺锤形须根 Fusiform fibrous root	0	1	3	7	0	2.1
	普通须根或是主根系 Common fibre or taproots system	59	21	0	231	1	60.1

生长于松动的典型流石滩上的植物常具有与坡面相平行、向上生长的根。根的大部分顺着坡度生长,根端指向坡的上部,或与坡面平行地水平生长,根的尖端部分几乎垂直于坡面生长。造成这种特殊生长方式的原因是由于砾石向下滑动时将生长于石隙中的植物向沿坡脚一侧掩埋,植物只有通过地下茎不断生长,而再次露出于原固着地一部分的砾石层中,从而形成这种特殊的着生方式。这种着生方式与石砾的流动速度,坡度的大小有密切的关系,当坡度加大时,主根与地面平行生长的现象越明显,而当坡度减小时主根的生长也就恢复了向下生长的习性。体现出植物与流石滩环境的高度适应性(吴征镒和朱彦承,1985)。这一系列多样化的根系为植物在流石滩寒冷、干旱季节仍能存活和生长创造了条件。有的根还具繁殖作用,通过根萌方式产生新的植株。

除发达的根系外,流石滩植物的地下茎也十分发达,19.7%的流石滩植物具有这一特征。

其具有营养物质和固着和兼营养繁殖的作用。其形态多样,19.7%的植物具有发达的根状茎,块茎、鳞茎所占比例较小,分别为0.8%和1.7%。各种茎均具有特殊的生态适应。根状茎可向四面蔓生成丛,不但有利于植物在石砾中固着,而且当地下茎因流石的滑动而断裂时,根茎中的腋芽也可重新生成新个体。在繁殖成功率较低的地区,这种营养繁殖方式对种的延续具有重要意义,如委陵菜。块茎在流石滩的马先蒿属植物中较为常见。鳞茎形态多样,如梭沙贝母(*Fritillaria delavayi*)、尖果洼瓣花(*Lloydia oxycarpa*)的鳞茎卵形、较小,仅有1.5~2 cm,由2~4个鳞片组成;卵叶韭(*Allium ovalifolium*)的鳞茎单一,2~3枚聚生,近圆柱形,外皮为灰褐色,在鳞茎的最外层破裂形成纤维状,呈明显的网状,具有保护的作用。弯蕊芥(*Loxostemon* spp.)中在匍匐的根茎下聚生有许多小的白色鳞茎。

流石滩植物植株的地上部分常聚集成簇状或是斑块状。以草本植物为主(表6),其中以多年生草本占主要地位,占植物总数的81.1%。木本植物较少,共63种,其主要适应方式是低矮平卧的植株,这一适应方式占木本植物的74.6%。垫状、莲座叶型、多个植物簇生型植株也是一种主要适应方式,占流石滩总数的43.1%,占典型流石滩植物的70%以上。这些特征常出现于同一种植物上。且它们常见的主要特征是茎极度缩短、叶紧密聚生,常在近地表处具多年宿存的枯死的茎、叶及叶柄,并多个植物株簇生,如滇西北点地梅,绿绒蒿属、虎耳草属、报春属、葶苈属等。半球形的垫状(约占7.1%);也可见由植物通过枝条反复密集、分枝或是可通过根茎反复分枝形成多个紧密簇生的个体。如垫紫草(*Chionocharis hooderi*)等。最为典型的是无心菜属,如山生福禄草(*Arenaria oreophila*)、盘状雪林芝(*Arenaria polytrichoides*)和高原点地梅(*Androsace zambalensis*)等。还有一类是莲座叶的特化类型,植物体呈圆柱形(或是圆锥形)(约占4.4%)。在风毛菊属分布于流石滩的种类中最为常见。它们的多个叶片在茎上密集着生,有的向下略弯曲、反卷,在叶上布有发达的毛被,为植物营造了良好的保温的内环境。此外还有肉质和极矮小,无特殊结构草本两种适应方区,分别占流石滩植物的7.1%和16.2%。

流石滩植物86%具有发达的毛被。中型草本(无特殊结构类)大多生长于流石滩与草甸的过渡地带,多为草甸物种,不具有典型流石滩植物特征。

流石滩植物生殖器官也具有多样的适应方式。从花(或花序)形态上看可分为具有特殊保护结构类和无特殊保持保护结构类。前一类花中(或花序)具有发达的萼片类的共有24种,如虎耳草1种、大戟属1种;还可形成发达的苞片状,保护花序类,共8种,全部

集中于风毛菊属，如苞叶雪莲 (*Saussurea obovallata*)。此外以叶演化出特殊的形态对花序保护类型的 16 种，如塔黄 (*Rheum nobile*) 地上部分的叶特化，边缘下卷且覆瓦状排列，包裹着生于叶腋的花序，起到良好的保护作用。在流石滩中的植物花序常具有发达的毛被等附属物密集包裹；而有花部无特殊保护类主要为生长于流石滩疏生草甸与草甸边界的植物，或是一年至二年生短命植物。其当年的生活周期在流石滩最适宜生长的 5~9 月迅速完成，因而特化的保护器官少，且多非流石滩特有种，以高山草甸种居多。

表 6 滇西北高山流石滩种子植物特殊的地上部分形态特征

Table 6 Special over-ground morphologic characters of plants on alpine screes of NW Yunnan

植物地上 部分形态 Overground morphology	植物生活型 Plant ecotype	灌木 (63 种) Shrub (63 species)	草本 (455 种) Herb (455 Species)			半灌木 (1 种) Subshrub (1 species)	合计具该形态 的物种数/种 Total amount of the morphological type	占总物种数 的比例/% Percentage of total species/%
			一年生 (29 种) Annua 29	二年生 (5 种) Biennial 5	多年生 (421 种) Perennial 421			
			species	species	species			
植株在地面 的特殊形态 Speical over- ground shapes of plants	低矮平卧状 Low stature or prostrate form	47	0	0	11	1	59	11.5
	垫状 Polster of cushion plants	15	0	0	22	0	37	7.1
	莲座状 Rosette form	0	0	0	108	0	110	21.2
	植株密集丛生 Clustered plants	1	0	0	84	0	87	16.8
	中小型草本 Middle to small size herbs		3	3	232		246	47.4
	肉质植物 Succulents	0	0	0	37	0	37	7.1
	极矮小草本 Extreme low small herbs		2	2	66		84	16.2
	特殊地上茎 形态 Special characters of aerial stems							
	蔓性茎 Pampiniiform stems	15	0	0	66	0	81	15.6
	密集多出茎 Cluster polymerous stems	40	0	0	29	0	72	13.9
各生活型所占比例/%		12.1	87.7			0.2		

流石滩的花期分三部分发生，早花期发生于雪初溶时，中花期处于流石滩植被最为繁盛的时期，晚花期发生于大部分营养生长近于停止时期。

流石滩果实类型以干果占绝对优势，占 99.9%。果实类型的多少依次为蒴果 (298 种)、瘦果 (87 种)、蓇葖果 (42 种)、双悬果 (24 种)、短角果 (22 种)、小坚果 (18 种)、荚果 (17 种)、长角果 (10 种)、浆果 (1 种)。果实轻，或是其中常有大量的轻而小的种子，常具有长的毛或绒毛，有利于物种的扩散。并且只有细小的种子或果实可以顺利穿过石砾间隙，与适合生长的土层接触，利于萌发，是植物对流石滩环境的适应。

4 高山流石滩的植物资源及其保护

滇西北流石滩地处生物圈极为特殊极端环境地带，生态系统十分脆弱，其中种子植物种群数量小、生物量低，但却蕴藏有许多具有潜在开发价值的植物资源。在流石滩的 519 种植物中，约有 436 种 (占总数的 84.0%) 具有一定的观赏和药用价值的植物资源。由于植株常矮小，具有发达的花冠或花序，体内含大量的色素类物质，花色艳丽、多样。花期

从 5~9 月底约 5 个月,具有较高的观赏价值。本次统计流石滩可作为野生花卉资源植物的有 350 种,占总数的 67.4%。世界著名花卉如报春、杜鹃、龙胆、绿绒蒿、乌头、垂头菊、蓝钟花等在流石滩均有分布。此外,经统计药用植物有 83 种,占总数的 16.0%,其中很大部分为藏族民间用药。其中绵头雪兔子 (*Saussurea laniceps*)、苞叶雪莲、胡黄连 (*Neopicrhiza scrophulariiflora*)、梭沙贝母、甘青乌头 (*Aconitum tanguticum*)、狭距紫堇 (*Corydalis kokiana*)、拟耧斗菜等具有较高药用价值。

目前,人为干扰在流石滩中日益频繁,对这一区域造成不同程度的影响。一些植物数量在不断下降,乃至濒危。加之缺乏有效保护及过度开发,梭沙贝母、胡黄连、苞叶雪莲被列为国家重点保护植物。因而应对流石滩植物的生理生态学、保护生物学、濒危物种的传粉、繁育、遗传结构研究工作还有待于作进一步深入和加强。只有掌握流石滩植物适应及其生态系统结构功能特性,采取保护与合理开发利用植物资源才是走人与自然和谐发展的可持续性发展道路。

〔参 考 文 献〕

- 《中国自然地理》编辑委员会, 1983. 中国自然地理·植物地理 (上) [M]. 北京: 科学出版社
- 中国科学院昆明植物研究所编著, 1985~1998. 云南植物志 1~8 卷 [M]. 北京: 科学出版社
- 中国科学院青藏高原综合科学考察队, 1997. 横断山区自然地理 [M]. 北京: 科学出版社
- 中国植物志编委会, 1962~1997. 中国植物志 16 卷第 1 册、20 卷第 2 册、25 卷第 1 册、26 卷、27 卷、28 卷、32 卷、33 卷、34 卷第 1、2 册、35 卷第 1 册、37 卷、44 卷、55 卷第 1、2 册、62 卷、64 卷第 2 册、68 卷、67 卷第 2 册、69 卷、73 卷第 2 册 [M]. 北京: 科学出版社
- 方震东, 1993. 横断山地区野生花卉 [M]. 昆明: 云南人民出版社
- 王文采主编, 1993. 横断山区维管束植物 (上、下册) [M]. 北京: 科学出版社
- 刘淑珍, 柴宗新, 陈继良, 1986. 横断山北段第四纪冰川作用 [A]. 横断山考察专集 (二) [M]. 北京: 北京科技出版社, 280—287
- 闫海忠, 杨树华, 彭明春, 2000. 滇西北生态系统多样性及其分布特点 [A]. 见: 吴良镛主编, 滇西北人居环境可持续发展规划研究 [M]. 北京: 中国环境科学出版社, 274—281
- 吴兆录, 2000. 滇西北生物气候资源特点 [A]. 见: 吴良镛主编, 滇西北人居环境可持续发展规划研究 [M]. 北京: 中国环境科学出版社, 185—190
- 吴征镒, 丁托娅, 1999. 中国种子植物数据库 (光盘) [DB]. 昆明: 云南科技出版社
- 吴征镒, 朱彦承主编, 1985. 云南植被 [M]. 北京: 科学出版社
- 吴征镒主编, 1984. 云南种子植物名录 (上、下册) [M]. 昆明: 云南科技出版社
- 吴征镒主编, 1985~1986. 西藏植物志 1~5 卷 [M]. 北京: 科学出版社
- 杨一光, 1990. 云南省综合自然区划 [M]. 北京: 高等教育出版社
- 国家气象局北京气象中心气候资料室编, 1985. 中国平均气温资料 (1951~1980) [M]. 北京: 气象出版社
- 拉其尔 (Larcher, W) 著, 翟志度等译, 1997. 植物生态生理 [M]. 北京: 中国农业大学出版社
- 欧晓昆, 2000a. 滇西北的植被类型及分布特征 (一) [A]. 见: 吴良镛主编, 滇西北人居环境可持续发展规划研究 [M]. 北京: 中国环境科学出版社, 206—218
- 欧晓昆, 2000b. 滇西北的植被类型及分布特征 (二) [A]. 见: 吴良镛主编, 滇西北人居环境可持续发展规划研究 [M]. 北京: 中国环境科学出版社, 219—222
- 郎楷永, 冯志舟, 李渤生, 1997. 中国高山花卉 [M]. 北京: 中国世界语出版社
- 徐凤翔, 郑维列, 1999. 西藏野生花卉 [M]. 北京: 中国旅游出版社

- 管开云, 1998. 云南高山花卉 [M]. 昆明: 云南科技出版社
- Komer C, 1999. Alpine Plant Life (Functional plant ecology of high mountain ecosystems) [M]. Berlin: Springer-verlag Heidelberg, 15—19
- Li XW (李锡文), Li J (李捷), 1993. A preliminary floristic study on the seed plants from the region of Hengduan Mountain [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **15** (3): 217—231
- Li XW (李锡文), 1994. Two big biodiversity centres of Chinese endemic genera of seed plants and their characteristics in Yunnan Province [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **16** (3): 221—227
- Onipchenko VG, Martin Z, 2000. Mycorrhiza, vegetative mobility and responses to disturbance of alpine plants in the Northwestern Caucasus [J]. *Folia Geobotanica*, **35** (1): 1—11
- Onipchenko VG, Semenova GV, Van-Der-Maarel-Eddy, 1998. Population strategies in severe environments: Alpine plants in the northwestern Caucasus [J]. *J Vegetation Sci*, **9** (1): 27—40
- Polunin O, Stainton A, 1984. Flowers of the Himalaya [M]. Oxford University Press
- Prakash KC, Singh RG, 1999. Effects of livestock grazing on the species diversity and biomass production in the alpine meadows of Garhwal Himalaya, India [J]. *Tropical Ecology*, **40** (1): 69—74
- Ram J, Arya P, 1991. Plant forms and vegetation analysis of an alpine meadow of central Himalaya India [J]. *Proceedings of the Indian National Science Academy (part B: biological sciences)*, **57** (5): 311—318
- Rikhari HC, Negi GCS, Ram J, *et al.*, 1993. Human-induced secondary succession in an alpine meadow of central Himalaya, India [J]. *Arctic and Alpine Research*, **25** (1): 8—14
- Theresa MC, 2002. The evolution of wind pollination in angiosperms [J]. *Trends Ecol Evol*, **17**: 361—369
- Wang CY (王崇云), 1994. Study on plant species character of Northwest of Yunnan Province in the light of conservation and exploitation [J]. *J Yunnan Univ* (云南大学学报), **22** (4): 111—121
- Wu ZY (吴征镒), 1991. The areal-types of Chinese genera of seed plants [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), Suppl. IV: 1—139
- Zhao XQ (赵新全), Zhou XM (周新敏), 1999. Ecological basis of alpine meadow ecosystem management in Tibet: Haibei Alpine Meadow Ecosystem Research Station [J]. *Ambio*, **28** (8): 642—647
- Wilson GC, Blamey M, 1995. Alpine Flowers of Britain and Europe [M]. Harper Collins Publishers