

高山和极地植物功能生态学研究进展*

杨 扬, 孙 航**

(中国科学院昆明植物研究所, 云南 昆明 650204)

摘要: 由于环境条件恶劣, 所以高山地区 (特别是树木分布线以上区域) 和极地地区通常被认为是陆地上最为极端的生境之一, 但是高山和极地区域却也拥有众多极具价值的生物资源。因此自 1896 年以来, 作为生物进化研究中的热点和难点, 高山和极地植物对生境的适应机制和策略一直倍受研究者的关注。本文以植物生态学、植物生理学、气象学等学科资料, 分析了高山和北极植物的特有生活型, 并认为它是一种主要的适应机制。通过对全球主要高山和极地植物生长地的局部气候特点的分析, 作者肯定了植物的特化适应现象与极端环境各因素间存在的密切关系。

关键词: 高山植物; 极地植物; 植物适应进化策略; 植物功能生态学

中图分类号: Q 948

文献标识码: A

文章编号: 0253-2700(2006)01-043-11

Advances in the Functional Ecology of Alpine and Arctic Plants

YANG Yang, SUN Hang**

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

Abstract: The alpine regions (particular in the region above the tree line) and arctic regions are regarded as one of the most extreme areas of the land because of their harsh environmental conditions. However, both regions have very rich and valuable biological resources in the world. Therefore, the adaptive mechanism and strategies of the alpine and arctic plants have received much attention since 1896, because they are the hotspot and bottleneck in the study of the evolutionary courses of the creatures. In this paper, the special life form of alpine and arctic plants are analyzed with data from many study fields such as plant ecology, plant physiology, aerography and so on and regarded it as a major adaptive mechanism. Furthermore, the authors affirmed the closely relationship between the characteristic adaptive phenomena and the stressful environmental factors by analyzing the regional climatic features of the habitation in which the alpine and arctic plants grow.

Key words: Alpine plant; Arctic plant; Plant adaptive strategy; Plant functional ecology

全球陆地环境中, 高山 (特别是高山区域内树木分布界线以上的区域) 被认为是自然环境最为极端的区域之一。但是这一区域也因为拥有众多特殊的生物种类而被称为高山生物带, 同时也被认为是陆地上高度特化适应植物分布最为集中的区域之一 (Körner, 1999)。无论是形态方面, 还是生理代谢方面, 各种高度特化的植物种类对于生境的高度适应性在高山植物的适应进化策略中都得到了充分的体现, 所以高山环境被许多生物学家认为是进行生

物适应进化机制研究的最理想场所之一 (Hedberg, 1975) 而将其称作“大自然的实验室” (Billings, 1979)。近一个世纪以来, 来自于不同研究领域的科技工作者试图从各自的研究角度对高山和极地植物采取的进化适应策略和机制做出合理的解释。其中最早的关于高山植物性状和原生地各环境因素间关系的文献来自于欧洲北部地区 (Körner, 1896), 所以研究者们普遍认为以高山和极地植物各种特化性状与其原生地环境特点间对应关系为研究核心的

* 基金项目: 国家 973 项目 (2003CB415103), 国家自然科学基金重点项目 (40332021), 国家自然科学基金国际合作项目 (30420120049), 中国科学院创新方向项目 (KSCX2-1-09)

** 通讯联系人 Corresponding author. E-mail: hsun@mail.kib.ac.cn

收稿日期: 2005-06-08, 2005-08-16 接受发表

作者简介: 扬扬 (1979-) 男, 硕士研究生, 主要从事植物生态及生物地理学研究。E-mail: yangyang@mail.kib.ac.cn

高山植物功能生态学诞生于 19 世纪末的欧洲北部地区,以后又逐步扩散到世界各地。和其他自然科学学科类似,伴随着研究手段的改进和完善,高山植物功能生态学的深度和广度也在逐步的加大。至 20 世纪 50 年代后期,高山植物功能生态学研究已经发展为以 W. Larcher, W. D. Billings, H. A. Mooney, A. P. Smith 等研究者为代表的,对于高山或极地植物采取大规模的人为模拟或屏蔽手段,以揭示高山或极地植物特化性状与某种或某些环境因素间对应关系的学科 (Billings and Mooney, 1968)。从上世纪 90 年代至今,以 Ch. Körner, P. Streb 等为代表的研究者正力图从高山和极地植物原生地自然条件入手,建立起在全球尺度上对高山和极地植物适应进化机制进行研究和探讨的理论体系 (Körner, 1999; Streb 等, 1998)。

1 自然环境特点

全球山地面积大约有 400 余万 km^2 , 占全球陆地面积总数的 3% 左右 (Körner, 1995)。通常情况下,人们对于高山环境的认识常常来自于某些登山者的描述或记录,所以高山给人的印象往往是一个低温,低气压,强烈紫外线,气候多变且昼夜温差极大,植物生长周期短(热带高山除外)的世界 (Körner, 1999)。但是有学者认为高山或高海拔地区气候条件的两大共同特点是气温和大气压力随海拔高度上升而下降的变化趋势,同时这种变化趋势也被认为是形成高山区域内其他气候特征的决定性因素 (Mani, 1980a)。除了共同的气候特点外,各种地方性气候对高山区域的影响进一步造就了不同大洲高山特有的区域性气候。例如,地处中高纬度地区的欧洲温带高山阿尔卑斯山的气候具有显著的季节性 (Smith and Young, 1987); 非洲非季节性热带高山和南美洲安第斯山赤道段,有着“白天是夏季,夜晚是冬季”的气候特点,昼夜温差极大而且时常发生季节性干旱 (Hedberg, 1964); 亚洲喜马拉雅山脉南部地区的季风式高山,由于夏季受到海洋性季风尤其是来自于印度洋的西南季风的强烈影响,冬季受到西风环流南支急流的影响,而呈现出夏季多云湿润而冬季干旱少雨的季风气候特点 (中国科学院青藏高原综合科学考察队, 1997)。除了区域性气候以外,在高山系统内部,由于坡向和坡度等因素的影响,又会形成更加特殊的高山地形气候以及局部小气候 (Barry and Van Wie Claudia,

1974)。例如,位于青藏高原南坡的东喜马拉雅山脉南侧山麓和低山区域,全年的平均气温在 20°C 以上,最热月平均气温高于 25°C , 最冷月平均气温在 13°C 以上,属于全年无霜的热带地区,而且年降水量充裕(例如巴昔卡地区年降水量高达 4 494 mm, 墨脱地区达 2 300 mm)。而位于青藏高原北坡的藏北高原区,年均气温只有 $0\sim 3^\circ\text{C}$, 最热月平均气温在 13°C 以上,最冷月平均气温达 $-10\sim -16^\circ\text{C}$, 一年中月均温在 0°C 以下的月份长达 6~7 月,无霜期在 50 d 以下,年降水量只有 400~600 mm。根据有关学者的分析,青藏高原南部边缘喜马拉雅山脉对于夏季盛行的湿热西南季风北向移动去路的阻挡是造成这种水热条件急剧变化现象的主要原因 (中国科学院青藏高原综合科学考察队, 1988)。与之相似的是,非洲热带高山东坡与西坡由于受到信风气候的影响,在降雨量,温度,湿度等方面也呈现出显著的差异 (Smith and Young, 1987)。

研究者们普遍认为在自然环境方面与高海拔地区最相似的应该是高纬度地区,而且有学者进一步认为这种相似性主要体现在较低的气温上 (Billings, 1973; Mani, 1980a)。例如, Marr (1966) 测得克罗拉多州 Niwot 山脊海拔 3 749 m 处 (40°N) 的年平均气温为 -3.3°C , 七月的平均气温为 8.9°C ; Billings 和 Mooney (1968) 测得北极圈内阿拉斯加境内的 Barrow 地区 (海拔 7 m, $71^\circ 20'\text{N}$) 的年平均气温为 -12.4°C , 七月的平均气温为 3.9°C 。除了在环境监测数据方面的直接体现,生存和发展于北极和高山生境中的生物,特别是各种植物的某些特征也反映了两个地区在自然环境方面的相同点和不同点。关于这些内容将在随后的章节中陆续提到。

2 高山植物多样性及其特征

2.1 高山植物的多样性特点

许多高山区域被认为是生物种类和多样性最为丰富的热点地区。例如,位于东喜马拉雅和横断山地区被认为是世界上 10 个生物多样性最热点地区之一的印度-缅甸区中是物种最为丰富的区域 (Myers 等, 2000)。高山环境中多变的气候类型和由于局部地势变化而形成的植物种群镶嵌式分布格局加上由于地质抬升运动而形成的山地系统内部特有的生物交流隔离屏障和迁移通道 (Ohba, 1988;

Agakhanjanz and Breckle, 1995; Körner, 1995), 使得高山区域内拥有了众多的植物种类和极具价值的植物资源。据不完全统计, 分布于高山区域内的高等植物有 8 000 ~ 10 000 种之多, 分别属于 100 个科和 2 000 余个属, 占已知高等植物总数的 4% 左右。其中菊科 (Asteraceae), 石竹科 (Caryophyllaceae), 莎草科 (Cyperaceae), 蔷薇科 (Rosaceae), 毛茛科 (Ranunculaceae), 虎耳草科 (Saxifragaceae), 景天科 (Crassulaceae), 报春花科 (Primulaceae), 紫堇科 (Fumariaceae), 龙胆科 (Gentianaceae), 十字花科 (Cruciferae) 等科的植物组成了高山主要的植物种类 (Körner, 1999; 邓敏和周浙昆, 2004)。在高山植物种类中, 既有分布区域横跨几个大洲的广布种, 例如, 蓼科山蓼属 (*Oxyria*) 和冰岛蓼属 (*Koenigia*) 植物的某些种分布于北极、欧亚高山和北美高山, 但也不乏众多的地方特有植物, 例如, 高加索地区高山区域内连续发现的特有植物有 1 000 余种之多 (Agakhanjanz and Breckle, 1995), 新西兰南阿尔卑斯山有 600 ~ 650 种的地方特有植物 (Mark and Adams, 1979; Hadley, 1987), 青藏高原有 20 个特有属, 约 1 000 个特有种 (吴征镒, 1988), 而青藏高原东南部的横断山地区有 72 个中国特有属 (Wu, 1988), 多达 2 998 种特有植物 (李锡文和李捷, 1993)。如前面提到的, 北极地区和高山区域的相似性可以体现在植物种类方面 (主要是某些苔原植物, Billings and Mooney, 1968), 而且由于北极地区和高山区域相隔较远, 所以两个植物区系常常被当作一个实体, 称为“北极 - 高山植物区” (Murray, 1995)。

2.2 高山地区的植被特征

2.2.1 植被组成成分生活型规律 除了在植物种类方面具有高度的相似性, “北极 - 高山植物区”的特点还反映在植被的组成上。有证据显示, 分布于高海拔 (集中于高山生物带) 和高纬度地区的植物种类中多年生植物占据了绝大部分, 而二年生和一年生的植物种类仅仅只有很小的部分 (Billings and Mooney, 1968)。例如, Johnson 和 Billings (1962) 在 Beartooth 高原发现 191 种维管植物中一年生植物只有 3 种。Holmen (1957) 在格陵兰岛北部地区的 Peary Land 发现 96 种高等植物中仅只有冰岛蓼 (*Koenigia islandica*) 1 种为一年生植物。邓敏和周浙昆 (2004) 发现青藏高原东南部横断山区高山流石滩 519 种种子植物中, 多年生植物有 481

种, 占植物总数的 93.4%。除此之外, 许多生态学家发现, 与分布于低地的多年生植物不同, 绝大多数情况下高山多年生植物地上部分为一年生, 地下部分为多年生 (例如地下茎、匍匐枝) (Mani, 1980b), 而且高山多年生植物往往具有庞大的地下部分器官或是茎部储存组织 (Billings and Mooney, 1968)。因此许多生态学家认为高山区域内多年生植物占优势的特点实际上是高山植物对于生境中极其短暂的生长期的一种适应策略。

除了多年生植物占绝对优势的现象外, 高海拔和高纬度地区植被组成上的另一特点体现在多倍体和高染色体数目的植物种类占有有很高的频率。例如, Löve 和 Löve (1974) 的综述文章阐述, 在 60° N 纬度以上区域内多倍体植物的发生频率为 70% 以上, 而在 80° N 纬度以上的区域内这一数字甚至上升到 80% 以上。Morton (1993) 对非洲喀麦隆山植物的多倍性进行统计后发现新多倍体的频率达到 52.9%。所以, Löve 和 Löve (1974) 得出结论, 由植物染色体加倍而产生的“预适应”机制 (preadaptation) 对植物适应高海拔或高纬度的极端环境有着重要意义。但是, 近年来的研究显示在高纬度地区普遍存在的植物多倍化现象在高海拔地区却不一定存在。例如, Favarger (1961) 报道高山植物中多倍体植物的数目大约是植物总数的 1/2, 而这一数字与低地植物中多倍体植物的发生频率相似。聂泽龙等 (2004), Nie (2005) 对已报道的横断山植物染色体数目进行分析后发现, 在已统计的 500 余种植物中, 多倍体的比率仅为 22%; 同时 Nie (2005) 也比较了巴基斯坦 (Khatoon and Ali, 1993) 已报道的植物染色体多倍体的比率, 也仅为 29%。如此看来, 多倍化并非为高山植物适应环境的唯一途径。

2.2.2 植被类型的分布规律 从生态系统的观点看, 由太阳辐射决定的光能和热能等环境条件的分布状况和由不同气流引发的降水和湿度的差异分别形成了植被分布的纬度地带性和经度地带性。而一定植被水平带内, 由于海拔高度变化而引发的水、热条件 (主要是温度) 的递变规律则是导致高山区域内植被在垂直方向上出现明显分层和分布压缩现象, 即植物垂直地带性的主要原因, 而且高山植物垂直地带性也被认为是高山植物多样性随海拔高度变化的具体表现形式。虽然在高山区域内垂直方向上 10 km 的范围内可以观察到从热带沙漠景天植物

到极地雪床植物景观的观点 (Körner, 1999) 在理论上是成立的, 但是由于上述光、热以及气流等环境因素的影响, 所以任何一座高山在垂直方向上的植被类型都不可能囊括所有纬度或经度方向上的植被类型, 尤其是分布于树线以下区域内的植被类型。但是对于北半球高山而言, 在树线以上区域也就是前面提到的高山生物带内, 高山灌丛 (以我国西藏地区为例, 高山灌丛主要包括常绿草叶灌丛, 例如各种杜鹃灌丛、岩须 (*Cassiope*) 灌丛; 常绿针叶灌丛, 例如圆柏 (*Sabina*) 灌丛和一部分耐寒冷的落叶阔叶灌丛, 例如高山柳类灌丛), 高山草甸 (主要包括蒿草型和禾草型丛生草本植物以及某些垫状植物), 高山冰缘植被 (被认为是高山无植被地段与连续植被覆盖地段之间一种特殊的过渡植被类型, 由地衣例如聚盘衣属 (*Glypholecia scabra*), 地图衣 (*Rhizocarpon geographicum*), 苔藓例如真藓属 (*Bryum*), 链齿藓属 (*Desmatodon*) 和适应在冰雪中生存的各种先锋植物群落, 例如紫堇属 (*Corydalis*), 风毛菊属 (*Saussurea*), 虎耳草属 (*Saxifraga*) 等植物组成, 李渤生等, 1985) 却是几乎所有高山或高海拔地区共有的植被带类型, 而且也因为高山植物多样性随海拔高度变化最为剧烈的区域而受到众多研究者的青睐。

3 高山植物的适应机制

自上世纪初, 就不断有关于分布于极端海拔高度的高山植物的报道出现。例如, 1938 年 Shipton 在喜马拉雅山脉中部珠穆朗玛峰 (Everest) 北侧海拔 6 400 m 的碎石陡坡上发现了菊科风毛菊属植物鼠鞠风毛菊 (*Saussurea gnaphalodes*) (Miehe, 1991; 伦敦, 大英博物馆, 公众标本馆), Rau (1973) 在喜马拉雅山脉西北部的喀美特峰 (Kamet) 海拔 6 300 m 处发现喜马拉雅高原芥 (*Christolea himalayensis*)。所以有研究者认为高山环境中各种胁迫条件对于身处其中的植物提高自身对胁迫环境的抵抗 (resistance) 和耐受 (tolerance) 能力而言, 有选择和驱动两方面的作用 (Larcher, 1987)。Körner (1999) 将这些胁迫条件因素作为某种或某些植物成功生活型的重要组成条件。Mani (1980b) 认为, 高山植物分化、进化和扩散过程都是伴随山系的隆升过程而进行的, 所以高山植物不是低地植物在高山环境中的繁殖体或迁移体, 而应该是对高山环境极为适应的“土著居民”。

3.1 高山植物的生活型特点

Mani (1980b) 认为, 高山或高原植物的许多特征不但具有重要的分类学意义而且还可以很好的体现出植物分布生境的各种气候和环境方面的特点。Körner (1999) 认为经过长期的自然选择作用, 高山植物已经具备了根据环境特点结合自身特征通过趋避 (avoiding) 和耐受 (tolerance) 两种主要方式消除或降低极端环境对自身造成影响的能力。与低地植物相比, 高山植物最显著的特征就是具有各种特化现象, 而作为一系列植物特化现象的综合体, 高山植物生活型被认为是特化现象的具体表现形式而倍受研究者的关注。例如, Larcher 和 Wagn-er (1976) 提出造成高山植物叶片温度与气温之间巨大差异的主要原因是植物生活型。Körner 和 Cochrane (1983) 通过对包括树, 灌丛, 垫状植物在内的多种植物生活型的叶片温度进行测量后指出, 植物叶片温度与气温间的差异随植物生活型的不同而各异而且差异范围较大, 并且证实在一定程度上这种差异是由植株高度决定的。

由于高山区域内植物种类众多, 所以对于高山植物生活型的划分也是百花齐放。例如, Billings (1974) 将高山植物生活型分为: 禾草类簇生植物, 低矮灌丛植物, 莲座状叶丛草本双子叶植物三类。Körner (1999) 将高山植物生活型划分为: 矮小或匍匐状木质灌丛, 禾草类, 多年生草本, 莲座状叶丛结构等共计 10 种生活型。Hedberg 和 Hedberg (1979) 将非洲热带高山植物的生活型划分为: 巨大莲座状叶丛植物, 浓密簇生草类, 无茎匍匐状植物和浓密垫状植物 4 种类型。Yoshida (2002) 根据东喜马拉雅尼泊尔高山区域内植物的不同适应策略而将此区域内的高山植物划分为: 多年生且主根粗壮植物, 多年生冬季芽或球茎深埋于地下植物, 花序由苞片覆盖植物等 19 种植物生活型。尽管划分的标准和结果不同, 但是毋庸置疑的是, 高山植物生活型是在极端而且时常波动的高山环境中经过长期的自然选择作用而形成的。

3.2 高山植物生活型适应机制和意义

3.2.1 对温度的适应机制

i) 垫状植物 (cushion plant)

高山植物特有生活型对高山植物适应环境的意义可以从发生于许多高山以及极端寒旱地区的垫状植物的适应策略中得到很好的反映。垫状植物是对具有半球形或球形表面植物的总称, 是植物经过多

年辐射性生长而形成的小枝紧密簇生结构 (Gibson and Hope, 1986)。高山垫状植物包括多种植物种类, 据不完全统计全球高山区域内属于垫状植物的植物种类大约有 34 个科 (Godley, 1978)。就我国青藏高原地区而言, 垫状植物的总种数可能在 110 种左右, 其中集中分布于青藏高原可可西里地区的垫状植物有 8 科 15 属 48 种, 占该地区种子植物数目科的 26.7%, 属的 14.7%, 种的 22.9% (黄荣福, 1994)。青藏高原垫状植物种类主要包括点地梅属植物 (*Androsace*), 柔荑草 (*Thylacospermum caespitosum*), 垫紫草 (*Chionocharis hookeri*) 等 (李渤生等, 1985)。除此之外, 在横断山区虎耳草属 (*Saxifraga*), 红景天属 (*Rhodiola*), 苣荬属 (*Solms-Laubachia*) 等也是主要的垫状植物类群。垫状植物主要分布于欧洲、新西兰、亚洲中部地区和东亚喜马拉雅高山区域, 其中包括全球最干旱的中亚帕米尔高原, 此外在亚南极和南极岛屿也有分布 (Rauh, 1939)。

有关垫状植物适应策略的研究从上个世纪初就已经开始。Rauh (1939) 认为高山垫状植物经过多年生长而形成的球形或半球形的表面是一个理想的热量捕捉器 (thermal trap)。Kleier (2001) 认为垫状植物的半球和球形结构造成植物表面积大于体积的特点对提高垫状植物获取热量的效率以及增大光合作用面积具有重要意义。Körner 和 De Moraes (1979) 对阿尔卑斯山无茎无茎蝇子草 (*Silene acaulis* ssp. *exscapa*) 拱型结构内部温度和气温进行测量和比较后, 证实垫状植物内部温度要比同时期的气温高出 10℃ 左右, 根据 Kleier (2001) 的结论, 升高内部温度是垫状植物防止其茎结冰的一种适应策略。Körner (1999) 在其著作中提到, 高山垫状植物高于地面 1~2 cm 的紧密簇生树冠结构 (canopy) 中的温度可以达到 +27℃, 相对湿度 98%, 而且没有平流式的空气流动。与对低温的适应不同, 研究者们普遍认为垫状植物生活型与环境水分胁迫之间并不存在直接的联系。Rauh (1939) 通过对阿尔卑斯山无茎无茎蝇子草进行研究后阐述, 垫状植物生活型是由植物芽基因型控制的分枝规律的结果, 而不是一种对应于环境胁迫因素的表现型。Sveshnikova (1973) 对分布于帕米尔寒旱高原的垫状植物也进行了研究, 并没有发现此处的垫状植物显示出任何形态或生理上的水分缺乏信号。Körner 和 De Moraes (1979) 阐述因为垫状植物叶片表面积

系数较低, 所以即使在仲夏时节晴好天气条件下, 水分潜势也很难降到 -0.6 MPa 以下, 所以垫状植物单位叶片面积的水分散失量也较小。根据 Rauh (1939) 的综述文章, 超过半数以上 (50%) 的垫状植物发生于安第斯山南部和巴塔哥尼亚高原, 16% 发生于中亚和喜马拉雅地区, 14% 发生于新西兰以及亚南极和南极岛屿, 12% 发生于欧洲高山, 而较少的分布于北极 (3%) 和非洲 (3%) 以及北美洲地区 (2%)。可以看出垫状植物主要分布于气候比较温凉或是湿润的地区 (Körner, 1999)。所以研究者趋向于认同垫状植物生活型是高山植物趋避低温的一种适应策略。从对垫状植物的分析中我们可以看出, 高山植物特有生活型的意义在于植物能够利用生活型中包含的某些结构或生理特点营造出适宜自身生长和繁殖的独特小生境, 而将高山植物从其所处的极端环境中隔离开来。

ii) 莲座叶丛植物 (rosette plant)

除了如垫状植物这样广布的高山植物生活型以外, 由于各个大洲高山不同的局部气候, 所以也形成了各自特有的植物生活型。其中最著名的应该算是发生于非洲和南美洲热带高山区域 (例如非洲肯尼亚高山和南美洲安第斯山赤道段) 的巨大莲座叶丛植物。这一植物生活型主要包括菊科千里光属 (*Senecio*), 桔梗科半边莲属 (*Lobelia*) 和安第斯菊属 (*Espeletia*) 的植物种类。巨大莲座叶丛植物的适应策略主要体现在防止低温对分生组织 (例如花芽), 运输组织 (例如髓) 以及其他对低温比较敏感的组织伤害上。Hedberg (1964) 发现盖尼千里光 (*Senecio keniodendron*) 和特尼克半边莲 (*Lobelia telekii*) 的莲座叶丛在夜间可以相互折叠形成类似于卷心菜的形状, 以保护卷叶内部的花芽不会受到夜间低温的伤害。更有甚者, 分布于东非高山的木本千里光 (*Dendrosenecio brassica*) 和肯尼半边莲 (*Lobelia keniensis*) 的卷叶会分泌粘性液体, 这类高山植物利用液体的比热要大于空气所以散热较慢的特点, 保护了对于低温侵害十分敏感的花芽。Hedberg (1963), Smith (1979), Goldstein 等 (1984), Rada 等 (1985) 发现自然凋亡的莲座状叶片可以在许多巨大莲座叶丛植物的茎上保持多年不落, 起到了防止夜间低温对茎造成伤害的作用。Krog 等 (1979) 发现在特尼克半边莲的中空花序柱下部生成的大量粘性液体有降低冰点提高植物趋避极端低温能力的功能。Meinzer 等 (1985) 和 Goldstein 等

(1985) 对安第斯菊属植物的观测证实随着海拔高度的上升, 植物茎中髓部水分含量和叶面积的比例也呈现出明显的上升趋势。Wilson 和 Anderson (1979) 发现分布于委内瑞拉境内安第斯山的舒氏安第斯菊 (*Espeletia schultzei*) 具有收缩性的根可以将发育中的茎拖入土壤内, 利用土壤比空气具有更好的保持热量的能力达到保护植物分生组织使其免受到低温侵害的目的。其他方面, Meinzer 等 (1985) 发现与沙漠植物叶片上的被毛具有的对于太阳辐射的反射作用不同 (Ehleringer and Mooney, 1978), 蒂莫特安第斯菊 (*Espeletia timotensis*) 叶片上被毛的主要功能是在增加的叶片温度的同时而不会引起叶片呼吸作用的增大。所以研究者普遍认为无论从形态学还是从生理学的角度, 巨大莲座状叶丛植物代表的都是最适应于非季节性的非洲以及南美洲热带高山“白天是酷暑, 夜晚是严冬”的气候特点的特有植物生活型 (Hedberg, 1964; Smith and Young, 1987)。Mooney 和 Dunn (1970) 认为无论植物的进化历史如何, 生长于相似自然环境下的植物都应该具有相似的形态特征。这一观点在垫状植物和巨大莲座状叶丛植物的分布规律和适应策略上得到了验证。

iii) 温室植物 (green house plant)

在亚洲, 喜马拉雅山脉东部尼泊尔境内高山区域与青藏高原东南部横断山区高山区域内的植物, 无论是在植物种类还是在植物生活型上也呈现出很大的相似性 (Tsukaya, 2002), 而在喜马拉雅地区盛行半年的夏季季风则被认为是造成这种现象的主要原因。本区域内最负盛名的植物生活型是“温室植物” (green house plant) 和“棉毛植物” (cotton plant) (Ohba, 1988)。比较而言, “温室植物”更为人熟悉。“温室植物”的代表植物种类是蓼科大黄属植物塔黄 (*Rheum nobile*), 苞叶大黄 (*Rheum alexandrae*) 以及菊科风毛菊属雪莲亚属的许多种类, 例如, 苞叶雪莲 (*Saussurea obvallata*) 等。Ohba (1988) 提到塔黄具有的淡黄色半透明苞片可能对包裹于其中的总状花序起到了类似于温室的保温作用而将这种分布于东喜马拉雅和横断山区高山区域内, 平均高度达到 1.5 m 的树状 (tree like) 草本植物称为“温室植物”。

日本科学家对于温室植物适应策略进行了许多研究工作。Omori 和 Ohba (1996) 在多云的天气状况下对塔黄苞片内部花序温度和气温进行了测量和

比较, 结果发现塔黄苞片内部花序温度比同时期的气温高出 10℃ 左右, 同时在对塔黄进行苞片去除和保留的对照性实验后发现, 与对照组比较, 去除组的花粉在表面结构、染色情况以及花粉实际大小几个指标上都发生了巨大的变化, 可以说明塔黄的半透明苞片对处于小孢子形成期的繁殖器官起到了重要的保护作用。Omori 和 Ohba (1999) 对塔黄苞片进行了解剖学和物理光学特性的研究后发现, 塔黄苞片不含有叶绿体, 而且对于光合作用激活光 (PA) 和红外线辐射 (IR) 的透射率要远大于紫外线, 更重要的是苞片对于漫射光辐射 (scatter radiation) 的透射率要远大于对于直射光辐射 (direct radiation) 的透射率, 从而更加肯定了苞片起到的保温作用和对温室植物适应多云天气状况下漫射光辐射占优势的大气环境的意义。Iwashina 等 (2004) 利用植物化学的方法证实塔黄苞片中的紫外线吸收物质主要是以橡黄素类物质为基础的纯碱类配糖物质。Tsukaya (2002) 对与塔黄亲缘关系很近的另一种温室植物代表种类苞叶大黄进行了物理光学和解剖学的研究, 发现两种植物在吸收光范围方面并没有根本的区别, 所以虽然植物种类不同, 但是就苞片的功能而言同种生活型的植物还是具有很大的相似性。除此之外, Terashima 等 (1993) 在对塔黄植株基部的莲座状叶进行研究后指出, 塔黄具有的水平向上、巨大、厚实的莲座状基生叶的绝大部分气孔集中分布于下表皮, 这一特殊的叶片结构使得塔黄能够在多雨的生长繁殖季节中保持正常的光合作用。

iv) 棉毛植物 (cotton plant)

除了温室植物外, 分布于东喜马拉雅和横断山区著名的植物生活型还包括花序由高度被毛的苞片覆盖的“棉毛植物” (cotton plant) (Ohba, 1988), 同时也被称为棉毛植物 (cotton plant)。棉毛植物的代表植物种类主要是菊科风毛菊属雪兔子亚属植物, 例如, 水母雪兔子 (*Saussurea medusa*), 绵头雪兔子 (*S. laniceps*), 雪兔子 (*S. gossypiphora*) 等。Yoshida (2002) 认为“棉毛植物”的代表植物种类雪兔子具有 5 种生活型, 分别是: (1) 多年生草本, 有粗壮的主根; (2) 多年生草本, 有粗壮的中空茎; (3) 多年生草本, 在冬季时将花芽或球芽深埋于地下; (4) 花序由叶片或苞片包裹; (5) 植物由厚实的羊毛状被毛包裹。从 5 种生活型不同的适应策略可以认为“棉毛植物”是针对东喜马拉雅

和横断山区环境特点而进化出的最为完美的植物生活型之一。有研究者认为棉毛植物是茸毛状植物(downy plant)的极端生活型(Tsukaya and Tsuge, 2001)。Tsukaya 和 Tsuge (2001)对生长于亚北极区域内干燥寒冷环境中,但是同样具有厚实被毛的吉尔吉柳(*Salix gilgiana*)的被毛和雪兔子的被毛进行比较后,根据趋同进化的原理推测雪兔子苞片上的被毛与环境湿度无关,而是针对低温的适应结构。Tsukaya 等(2002)以水母雪兔子为研究对象,发现棉毛植物的花序不具有自升温系统,并且他们通过对人工仿制的水母雪兔子模型的不同部位进行温度测量后推测水母雪兔子的头状花序的颜色和植株的形状起到了很好的吸收热量的作用,而中空茎则承担了对植物内部组织绝热的作用,在茎生叶和苞片间的空气层内积累的大量热能也可能起到了对于上层花序的加温作用。其他方面,例如, Terashima 等(1993)指出雪兔子的基生叶为两面气孔型(amphistomatous),因为气孔和细胞间空隙对 CO_2 的扩散率较低,所以雪兔子的基生叶对于氮元素的利用效率很高,甚至超过了某些低地植物。

近期作者对棉毛植物代表种类之一的水母雪兔子的头状花序内部温度和周围气温(距离地面 0.5 m 高处和 0.1 m 高处气温)进行了连续的测量(4 个昼夜),得到的初步结论是,棉毛植物花序内部温度的升降和辐照度的大小密切相关。而且从对环境数据和水母雪兔子花序内部温度的比较和分析看,由于水母雪兔子的生长季节正是夏季季风气候盛行的时节,多云多雨温暖湿润,所以其原生地夜间发生 0°C 以下极端低温的概率极低,而且测量数据也支持这一论点。因而作者认为和前面提到的巨大莲座叶丛植物不同,棉毛植物的苞片和其上密被的绒毛不应该是针对夜间温度的适应结构。但是正如前面提到的,气温具有随海拔高度上升而下降的特点,所以在相对低海拔处,例如树线以下区域内的此季节内时常发生的降雨,在树线以上区域,即高山生物带内就极有可能形成少量的夜间降雪,但考虑到降雪本身是一个放热的过程而且规模较小,所以夜间气温仍旧可以维持在 0°C 以上。而根据作者的测量,清晨黎明前后(时间段为上午 7:30~9:45),由于辐照度等因素的增加引起的少量积雪融化产生的吸热过程,会促使此时本不是太高的气温发生激烈的波动甚至发生 0°C 以下的极端低温,但是和气温相比较,此时水母雪兔子花序内部

温度虽然也显示出下降趋势,但是下降速率要明显的慢于周围气温,而且不会发生 0°C 以下的低温,所以作者得到的结论是棉毛植物头状花序的颜色,形状及苞片和其上附生毛被的功能更应该归结于保护繁殖器官免受到由于清晨积雪融化产生的低温可能造成的伤害方面。

此外,有许多研究者注意到东喜马拉雅和横断山区高山植物的特殊结构除了具有保护繁殖器官免受低温侵害的作用外,还有可能具有吸引传粉者的功能。例如,塔黄苞片的保温机制为其主要的传粉者熊蜂提供了恶劣天气下的避难所(Yoshida, 2002),而在多云且湿度非常大的天气状况下,棉毛植物主要传粉者熊蜂(Omori and Ohba, 1999)会在水母雪兔子的花序上停留超过 20 分钟的时间(Tsukaya 等, 2002)。

v) 其他适应结构及植物(others)

除了“温室植物”和“棉毛植物”外,在青藏高原青海地区和横断山区西藏东南部还存在一种特殊的气囊植物(airbag plant),代表植物种类为茄科马尿泡属植物(*Przewalskia*)。气囊植物的特殊性在于花萼在果实成熟时会形成中空而且充满气体的囊状结构,而将果实包裹于其中。根据研究者的观察,马尿泡属植物往往分布于山体的迎风坡面,所以可以借助这种特殊的气囊状结构利用风力传播到距离母株很远或是更加优良的生境中。此外,气囊结构还可能具有保持温度使得果实中种子得以正常发育的功能。相似的结构也见于黄芪属(*Astragalus*),鱼鳔槐(*Colutea*)和棘豆属(*Oxytropis*)等类群。从以上例子我们可以看出高山植物各种特殊生活型的适应意义不仅体现在确保植株个体的生存和生长上,而且也体现在植物繁殖和种子传播方面,这对确保整个植物种群的生存和发展具有重要的意义。

由于北极环境与高山环境存在很大的相似性,所以有研究者认为在植物生活型方面,高海拔的植物与高纬度的植物也应该具有相似之处,而且根据北极环境和高山环境在较低气温上比较相似的特点,研究者指出,北极和高山植物生活型的相似性应该集中体现于对低温的适应机制上(Mani, 1980b)。北极植物生活型中最为人熟知的要算“太阳灶类”植物,这一植物生活型的代表植物种类为罂粟科山罂粟(*Papaver radicatum*)和蔷薇科全叶仙女木(*Dryas integrifolia*)。Kevan (1975)的研究

指出,山罂粟和全叶仙女木的花瓣具有类似于凸透镜的聚光作用,可以将太阳辐射热能集中于花瓣中部的繁殖器官上,更加奇特的是由于上述两种植物的生长繁殖期与北极的极昼期吻合,山罂粟和全叶仙女木的茎会随着太阳入射方向的变化而转动,以保证其繁殖器官能够获得最大的热能。除了起到对于繁殖器官的加温作用以外,根据作者的观察,太阳灶植物还可能利用这种获取热能的方式来吸引其传粉者,而将产生花蜜或香味等所需的能量降到最低。

3.2.2 光合作用和呼吸作用的适应机制 除了低温,高山植物特有生活型中体现出的进化适应策略还可以表现在高山植物对于高山环境进行适应的各个方面。体现在高山植物的光合作用方面,例如,Mooney 等(1964)发现高山或亚高山区域内的植物在低温下容易达到最大光合作用率。Tranquillini(1964)发现高山地衣植物梅衣属的 *Parmelia encrasta* 的光合作用适宜温度为 $-10^{\circ}\text{C} \sim -30^{\circ}\text{C}$,石蕊属植物 *Stereocaulon alpinum* 在 -23°C 下仍然可以进行光合作用,甚至于这两种植物被放置于 -30°C 下 15 h 后,在 0°C 以上环境中恢复数小时,其光合作用又可以很快恢复。Pisek 等(1967)发现,高山植物光合作用的最低决定温度要低于低地或处于温暖气候中的植物。Granbher 和 Cernusca(1977)及 Körner(1976)发现多数高山植物叶片的毛被或树冠结构对空气流动的抑制作用使得许多高山植物对由于蒸汽压力数(VPD)对光合作用造成的影响有很强的缓冲作用。张石宝(2005)发现高山植物光合作用最适温度要低于分布于气候较为温和地区的近缘种类。在呼吸作用方面,Billings 和 Mooney(1961)发现高山区域内的肾叶山蓼(*Oxyria digyna*)的呼吸作用速率要大于北极地区的同属植物。Tranquillini(1959)认为高呼吸速率会部分地补偿低温对植物生理功能造成的负面影响,可以产生很好的碳元素平衡。卢存福等(1998)认为高山植物线粒体的高呼吸活性是受某些遗传特性控制的,低海拔植物在高山地区由于不能维持足够的线粒体氧化速率,所以在高山极端环境条件下不能生存下来。Gale(2004)认为高山植物较高的呼吸作用率是由于太阳辐射热能引起的叶间水汽压扩散速率的增加和随海拔高度上升而下降的叶间 CO_2 扩散率的相互作用的结果。而较快的呼吸作用速率对于高山植物地上部分在短暂的生长周期中完成其生活史有着重要

的意义。以上高山植物的适应特点也再次证实高山植物是对高山环境极端适应的植物种类。

3.2.3 对紫外线辐射的适应机制 关于高山植物对高强紫外线辐射的防御方面已经有了一些研究。例如,Robberecht 等(1980)对分布于不同纬度和海拔高度共计 44 种植物种类进行了紫外线透射的测量和计算后指出,生长于紫外线辐射总量很高环境中的植物种类对于紫外线辐射的反射和吸收的能力要强于生长在紫外线辐射总量较低的环境中的植物种类。Caldwell 等(1982)将北极,温带和热带高山的某些同源植物种类或同种生活型的植物置于 15 h 的紫外线照射处理的实验中,结果发现北极地区植物生活型或植物种类的光合作用降低至未处理前的 20% ~ 30%,而高山区域内的植物生活型或植物种类的光合作用能力下降了 22% ~ 50%。Caldwell(1968)在落基山海拔 3 750 m 的 Niwot 山脊将 5 种高山植物进行了两个生长季节的紫外线屏蔽试验,结果发现被处理的 5 种植物在生长发育的参数上没有任何实质性的改变。

3.2.4 对水分的适应机制 在高山植物对于干旱胁迫的适应方面,Larcher(1957)发现小型草本莲座状叶丛植物的树冠结构可以使其气孔不经历高度的蒸汽压力数(VPD),而一旦这种植物失去了其浓密的树冠结构的保护,它们将极有可能在冬季休眠期中很快脱水死亡。Medina 和 Delgado(1976)注意到分布于委内瑞拉 Paramos 高原的肉质植物肉瓣景天(*Echeveria columbiana*)在干旱时期营景天酸代谢机制,而在多雨的季节又行使 C_3 植物光合作用机制。Mark 和 Adams(1979)发现积雪覆盖的丛生草簇(tussock)长而薄的叶片可以截断由于高度季节性降水而导致的雾气。

4 结语

从上述对各个大洲高山植物以及极地植物在生活型方面体现出的适应机制的总结和分析中我们可以大致得出以下结论:

(1) 高山植物适应于高山极端环境的主要方式是进化出高度特化的组织或结构,其主要功能是对周围环境变化较敏感的植物器官或结构在能耗最低的前提下,从环境中隔离开来,以保证某种或某些生命过程的正常进行。(2) 许多文章提到,虽然经过长期的适应进化作用,高山植物拥有了许多适应高山环境的特殊结构、组织以及代谢方式,同时

我们也应该看到,以全球加速变暖为代表的人类活动给生物圈带来的挑战也在威胁着这些处于冷界(cold marginal)生态系统中的成员(Kullman, 2004),所以高山和极地植物与全球气候变化间的关系以及由此延伸出的对于高山珍稀濒危植物种类的保护必将成为今后研究的热点。(3)着眼于本学科的发展,日前高山植物功能生态的研究范畴仍旧集中于生理生态方面,而近年来新兴的诸如分子生物学等学科在这一研究领域中的介入还十分的有限,所以怎样在原有基础上更加充分的实现学科间更广泛的交叉也是值得我们思考的问题。(4)从文中我们不难看出,目前研究的热点地区主要集中于欧洲北部,南、北美洲和非洲地区,而拥有世界屋脊、山地面积广大的亚洲特别是东亚地区却因为种种原因在高山植物功能生态学研究方面要远滞后于以上地区。但是我们也应该看到,经过长期的研究积累,以中国为代表的亚洲国家在本地区植物分类学和植物区系地理学方面已经有了相当的成就,所以怎样发挥优势学科的长处以达到和高山植物功能生态学等新兴学科互补的目的是我们当前最需要思考和解决的问题。

【参 考 文 献】

- 中国科学院青藏高原综合科学考察队, 1988. 西藏植被 [M]. 北京: 科学出版社, 5—21
- 中国科学院青藏高原综合科学考察队, 1997. 横断山自然地理 [M]. 北京: 科学出版社, 38—58
- 吴征镒, 1988. 西藏植物区系的起源及其演化 [A]. 吴征镒主编. 西藏植物志第 5 卷 [M]. 北京: 科学出版社, 874—902
- 张石宝, 2005. 栎属高山栎组(壳斗科)和杓兰属(兰科)植物的生理生态适应性 [D]. 中国科学院研究生院博士学位论文
- Agakhanjan O, Breckle SW, 1995. Origin and Evolution of the Mountain Flora in Middle Asia and Neighboring Mountain Regions [A]. In: Chapin III and Körner Ch (eds). Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Cause and Ecosystem Consequences [M]. New York: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 63—78
- Barry RG, Van Wie Claudia C, 1974. Topo- and microclimatology in alpine areas [A]. In: Ives JD, Barry RG (eds). Arctic and Alpine Environments [M]. London: Methuen Co. Ltd.
- Billings WD, 1973. Arctic and Alpine vegetation: similarities, differences, and susceptibility to disturbance [J]. *Bio Science*, **23** (12): 679—703
- Billings WD, 1974. Adaptation and origins of alpine plants [J]. *Arct Alp Res*, **6**: 129—142
- Billings WD, 1979. High mountain ecosystems. Evolution, structure, operation and maintenance [A]. In: Webber PJ (ed). High Altitude Geocology [M]. AAAS Select Symp, **12**: 97—125
- Billings WD, Mooney HA, 1961. Comparative physiological ecology of arctic and alpine population of *Oxyria digyna* [J]. *Ecol Monogr*, **31** (1): 1—29
- Billings WD, Mooney HA, 1968. The ecology of arctic and alpine plants [J]. *Biol Rev*, **43**: 481—529
- Caldwell MM, 1968. Solar ultraviolet radiation as an ecological factor for alpine plants [J]. *Ecol Monogr*, **38**: 243—268
- Caldwell MM, Robberecht R, Nowak RS, 1982. Differential photosynthetic inhibition by ultraviolet radiation in species from the arctic-alpine life zone [J]. *Arct Alp Res*, **14**: 195—202
- Deng M (邓敏), Zhou ZK (周浙昆), 2004. Seed plant diversity on screes from Northwest Yunnan [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **26** (1): 23—34
- Ehleringer J, Mooney HA, 1978. Leaf hairs: Effects on physiological activity and adaptive value to a desert shrub [J]. *Oecologia*, **37**: 183—200
- Favarger, 1961. Sur l'emploi des nombres des chromosomes en géographie botanique historique [J]. *Ber Geobot Inst ETH* (Stiftung Rübel, Zürich), **32**: 119—146
- Gale J, 2004. Plant and Altitude-Revisited [J]. *Annals of Botany*, **94**: 199
- Gibson N, Hope C, 1986. On the origin of and evolution of Australasian alpine cushion plants [A]. In: Barrow BA (ed). Flora and Fauna of Alpine Australasia [M]. Australia: CSIRO, 63—81
- Godley FJ, 1978. Cushion Bogs [A]. In: Troll C, Lauer (eds). Geoeological Relations Between the Southern Temperate Zone and the Tropical Mountains [M]. Weisbaden: Steiner, 141—158
- Goldstein G, Meinzer FC, Monasterio M, 1984. The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species [J]. *Plant Cell Environ*, **7**: 179—185
- Goldstein G, Meinzer F, Monasterio M, 1985. Physiological and mechanical factors in relation to size-dependent mortality in an Andean giant rosette species [J]. *Oecol plant*, **6**: 263—275
- Granbher G, Cemusca A, 1977. Influence of radiation, wind, and temperature on the CO₂ gas exchange of the Alpine dwarf shrub community *Loiseleurietum cetrariosum* [J]. *Photosynthetica*, **11**: 22—28
- Hadley KS, 1987. Vascular alpine plant distributions within the central and southern Rocky Mountains, USA [J]. *Arct Alp Res*, **19**: 242—251
- Hedberg O, 1963. The phytogeographical position of the afroalpine flora [J]. *Rev Adv Bot*, **1**: 914—919
- Hedberg O, 1964. Feature of afroalpine plant ecology [J]. *Acta Phytogeogr Suec*, **49**: 1—144
- Hedberg O, 1975. Adaptive evolution in a tropical alpine environment [A]. In: Heywood VH (ed). Taxonomy and Ecology [M]. New York, London: Academic Press, 71—93
- Hedberg I, Hedberg O, 1979. Tropical-alpine life-forms of vascular plants [J]. *Oikos*, **33**: 297—307
- Holmen JT, 1957. The vascular plants of Peary Land, North, Greenland [J]. *Meddr Greenland*, **124** (9): 1—149

- Huang RF (黄荣福), 1994. The cushion plant in the Hoh Xil area of Qinghai [J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), **36** (2): 130—137
- Iwashina T, Omori Y, Kitajima J, *et al*, 2004. Flavonoids in translucent of the Himalayan *Rheum nobile* (Polygonaceae) as ultraviolet shields [J]. *J Plant Res*, **117**: 101—107
- Johnson PL, Billings WD, 1962. The alpine vegetation of the Beartooth Plateau in relation to cryopedogenic processes and patterns [J]. *Ecol Monogr*, **32**: 105—135
- Kerner, 1896. Die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden [A]. *Festschrift der 43. Jahresversammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte* [C]. Innsbruck: Wager, 29—45
- Kevan PG, 1975. Sun-Tracking Solar Furnaces in High Arctic Flowers: Significance for Pollination and Insects [J]. *Science*, **189**: 723—726
- Khatoun S, Ali SI, 1993. Chromosome Atlas of the Angiosperms of Pakistan [M]. BCC and T Press: Karachi
- Kleier C, 2001. Functional Ecology, Ecophysiology, and Convergent Evolution of Dwarf Shrub and Cushion Growth Forms [M]. Michigan: UMI
- Körner Ch, 1976. Wasserhaushalt und Spaltenverhalten alpine Zwergsträucher [J]. *Verh Ges Ökol*, **5**: 23—30
- Körner Ch, 1995. Alpine Plant Diversity: A Global Survey and Functional Interpretation [A]. In: Chapin III, Körner Ch (eds). *Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Cause and Ecosystem Consequences* (Ecological studies Vol 113) [M]. New York: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 45—60
- Körner Ch, 1999. Alpine plant life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems [M]. New York: Springer-Verlag Berlin Heidelberg
- Körner Ch, De Moraes JAPV, 1979. Water potential and diffusion resistance in alpine cushion plants on clear summer days [J]. *Oecol Plant*, **14**: 109—120
- Körner Ch, Cochrane P, 1983. Influence of plant physiognomy on leaf temperature on clear mid summer day in Snowy Mountains south-eastern Australia [J]. *Acta Oecol Oecol Plant*, **4**: 117—124
- Krog JO, Zachariassen KE, Larsen B, *et al*, 1979. Thermal buffering in Afro-alpine plants due to nucleating agent-induced water freezing [J]. *Nature*, **282**: 300—301
- Kullman L, 2004. The changing face of the alpine world [J]. *Global Change Newsletter*, **57**: 12—14
- Larcher W, 1957. Frosttrocknis an der Waldgrenze und in der alpinen Zwergstrauchheide auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. Veröff [J]. *Mus Ferdinandeum*, **37**: 49—81
- Larcher W, 1987. Streß bei pflanzen [J]. *Naturwiss*, **74**: 158—167
- Larcher W, Wagner J, 1976. Temperaturgrenzen der CO₂ Aufnahme und Temperaturresistenz der Blätter von Gebirgspflanzen im vegetationsaktiven Zustand [J]. *Oecol Plant*, **11**: 361—374
- Li BS (李渤生), Zhang JW (张经炜), Wang JT (王金亭), *et al*, 1985. The Alpine Cushion Plant of Xizang [J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), **27** (3): 311—317
- 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
- Löve á, Löve D, 1974. Origin and evolution of the arctic and alpine floras [A]. In: Ives JD, Barry RG (eds). *Arctic and Alpine Environment* [M]. London: Methuen Co Ltd, 571—604
- Lu CF (卢存福), Jian LC (简令成), Kuang TY (匡廷云), 1998. Freezing hardiness in alpine plants [J]. *Chin Bull Bot* (植物学通报), **15** (3): 17—22
- Mani MS, 1980a. Introduction: The high altitude environment [A]. In: Mani MS, Giddings LE (eds). *Ecology of Highlands* (Monographiae Biologicae Volume 40) [M]. The Netherlands: Dr W Junk bv Publishers The Hague-Boston-London, 1—9
- Mani MS, 1980b. The vegetation of highland [A]. In: Mani MS, Giddings LE (eds). *Ecology of Highlands* (Monographiae Biologicae Volume 40) [M]. The Netherlands: Dr W Junk bv Publishers The Hague-Boston-London, 127—137
- Mark AF, Adams NM, 1979. New Zealand Alpine Plants [M]. 2nd edition. Wellington: A. H & A. W. Reed Ltd
- Marr JW, 1966. Atmospheric factors of Front Range Colorado, regional ecosystems [J]. *Bull Ecol Soc AM*, **47**: 198 (Abstr)
- Medina E, Delgado M, 1976. Photosynthesis and night CO₂ fixation in *Echeveria colombiana* W. Poellnitz [J]. *Photosynthetica*, **10**: 155—163
- Meinzer F, Goldstein G, Rundel PW, 1985. Morphological changes along an altitude gradient and their consequences for an Andean giant rosette plant [J]. *Oecologia*, **65**: 278—283
- Miehe C, 1991. Der Himalaya, eine multizonale Gebirgsregion [A]. In: Walter H, Breckle SW (eds). *Ökologie der Erde*, vol 4: Spezielle Ökologie der gemäßigten und arktischen Zonen außerhalb Euro-Nordasiens [M]. Stuttgart: G. Fisher Verlag, 181—230
- Mooney HA, Dunn EL, 1970. Convergent evolution of Mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs [J]. *Evolution*, **24**: 292—303
- Mooney HA, Wright RD, Strain BR, 1964. The gas exchange capacity of plants in relation to vegetation zonation in the White Mountains of California [J]. *Am Midl Nat*, **72**: 362—372
- Morton JK, 1993. Chromosome numbers and polyploidy in the flora of Cameroons Mountain [J]. *Opera Bot*, **121**: 159—172
- Murray DF, 1995. Cause of arctic plant diversity: origin and evolution [A]. In: Chapin III, Körner Ch (eds). *Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Cause and Ecosystem Consequences* (Ecological studies Vol 113) [M]. New York: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 21—29
- Myers D, Mittermeier RA, Mittermeier CG, *et al*, 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities [J]. *Nature*, **403**: 853—858
- Nie ZL, 2005. Low frequency of polyploidy in flora of the Hengduan Mountains hotspot, southwest China, and its evolutionary implications [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, **92**: 275—306
- Nie ZL (聂泽龙), Sun H (孙航), Gu ZJ (顾志建), 2004. A survey of chromosome numbers from angiosperms of the Hengduan mountains, S. W. China [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **26** (1): 35—57
- Ohba H, 1988. The alpine flora of the Nepal Himalayas: An introductory note [A]. In: Ohba H, Malla B (eds). *The Himalayan plants vol 1* [M]. Tokyo: University of Tokyo Press, 19—46

- Omori Y, Ohba H, 1996. Pollen development of *Rheum nobile* Hook. f. & Thomson (Polygonaceae), with reference to its sterility induced by bract removal [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **122**: 269—278
- Omori Y, Ohba H, 1999. Selective light transmittance of translucent bracts in the Himalayan giant glasshouse plant *Rheum nobile* Hook. f. & Thomson (Polygonaceae) [J]. *Botanical Journal of Linnean Society*, **132**: 19—27
- Pisek A, Larcher W, Unterholzner R, 1967. Kardinale Temperaturbereiche der photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. I. Temperaturminimum der Nettoassimilation, Gefrier- und Frostschadensbereiche der Blätter [J]. *Flora Abt B*, **157**: 239—264
- Rada F, Goldstein G, Azoca A, et al, 1985. Freezing avoidance in Andean giant rosette plants [J]. *Plant Cell Environ*, **8**: 501—507
- Rau MA, 1973. Flora and vegetation of the Himalaya [A]. In: Mani MS (ed). *Ecology and Biogeography in India* [M]. The Hague: Dr W. Junk. Ser. biol, 247—280
- Rauh W, 1939. Über polsterförmigen Wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen [J]. *Notu Acta Leopold*, **7**: 272—505
- Robberecht R, Caldwell MM, Billings WD, 1980. Leaf ultraviolet optical properties along a latitudinal gradient in the Arctic-Alpine life zone [J]. *Ecology*, **61** (3): 612—619
- Smith AP, 1979. The function of dead leaves in *Espeletia schultzei* (Compositae), an Andean giant rosette species [J]. *Biotropica*, **11**: 43—47
- Smith AP, Young TP, 1987. Tropical alpine plant ecology [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, **18**: 137—158
- Streb P, Shang W, Feierabend J, et al, 1998. Divergent strategies of photoprotection in high mountain plants [J]. *Planta*, **207**: 313—324
- Sveshnikova VM, 1973. Water regime of plants under the extreme condition of high-mountain deserts of Pamirs [A]. UNESCO (Ecology and conservation 5), Plant response to climate factors [M]. Proc Uppsala Symp, 555—561
- Terashima I, Masuzawa T, Ohba H, 1993. Photosynthetic characteristics of giant alpine plant *Rheum nobile* Hook. f et Thoms. and of some other alpine species measured at 4 300 m, in the Eastern, Nepal [J]. *Oecologia*, **95**: 194—201
- Tranquillini W, 1959. Die Stoffproduktion der Zirbe (*Pinus Cembra* L.) an der Waldgrenze während eines Jahres [J]. *Planta*, **54**: 107—151
- Tranquillini W, 1964. The physiology of plant at high altitudes [J]. *Ann Rev Plant Physiol*, **15**: 345—362
- Tsukaya H, 2002. Optical and anatomical characteristics of bracts from the Chinese "glasshouse" plant, *Rheum alexandrae* Batalin (Polygonaceae) in Yunnan, China [J]. *J Plant Res*, **115**: 59—63
- Tsukaya H, Fujikawa K, Wu SG, 2002. Thermal insulation and accumulation of heat in the downy inflorescences of *Saussurea medusa* (Asteraceae) at high elevation in Yunnan, China [J]. *J Plant Res*, **115**: 263—268
- Tsukaya H, Tsuge T, 2001. Morphological Adaptation of Inflorescences in Plants that Develop at Low Temperature in Early Spring: The Convergent Evolution of "Downy Plants" [J]. *Plant Biol*, **3**: 536—543
- Wilson P, Anderson G, 1979. Further observation on root contraction [J]. *Ann Bot*, **43**: 665—675
- Wu ZY, 1988. Hengduan mountain flora and her significance [J]. *Journ Jap Bot*, **63** (9): 297—311
- Yoshida T, 2002. Adaptive strategies of alpine plants in Nepal [A]. In: Noshiro S, Rajbhanselari KR (eds). *Himalayan Botany in the Twentieth and Twenty-first Centuries* [M]. Tokyo: The society of Himalayan Botany, 105—111