

云南高黎贡山北段植物物种多样性的垂直分布格局*

徐成东¹ 冯建孟^{2**} 王襄平² 杨 雪³

(¹ 楚雄师范学院化学与生命科学系, 云南楚雄 675000; ² 北京大学环境学院生态学系 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871; ³ 中国科学院昆明植物研究所 中国科学院生物多样性与生物地理重点实验室, 昆明 650204)

摘 要 在高黎贡山北段沿海拔梯度设置 17 个样地, 采用数量分类, 对高黎贡山北段植物群落类型、物种组成和多样性的垂直格局进行了研究。结果表明: (1) 随着海拔的升高, 森林群落类型由常绿阔叶林(2 000~2 300 m)依次过渡为以阔叶树为主的针阔混交林(2 300~2 600 m)、以针叶树为主的针阔混交林(2 600~3 000 m)和针叶林(3 000~3 100 m); (2) 木本植物的物种丰富度随着海拔高度的增加显著下降, 而草本植物的物种丰富度则随着海拔高度的增加先下降, 然后在林线以上显著上升; (3) 木本植物 β 多样性随着海拔的上升呈单调下降趋势, 而草本植物 β 多样性在中海拔附近区域较低; (4) 在植物区系方面, 热带亚热带成分所占比例随海拔上升而下降, 温带成分、世界分布成分则随着海拔的升高而增加。中国特有分布成分所占比重较小, 主要分布在中海拔区域。总体上, 温带成分占主导地位。区系平衡点在海拔 2100~2200 m。

关键词 高黎贡山北段; 植物群落; 物种多样性; 区系成分; 垂直分布

中图分类号 X176 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2008)03-0323-05

Vertical distribution patterns of plant species diversity in northern Mt. Gaoligong, Yunnan Province. XU Cheng-dong¹, FENG Jian-meng², WANG Xiang-ping², YANG Xue³ (¹ Department of Chemistry and Life Science, Chuxiong Normal University, Chuxiong 675000, Yunnan, China; ² Department of Ecology and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871, China; ³ Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27(3): 323-327.

Abstract: Seventeen sampling plots were established along an altitudinal gradient in northern Mt. Gaoligong, and the vertical distribution patterns of plant community, species composition, and species diversity were studied by using quantitative classification. The results showed that with the increase of altitude, the forest community had a transit of evergreen broad-leaved forest (2 000-2 300 m) to mixed coniferous and broad-leaved forest mainly composed by broad-leaved trees (2 300-2 600 m), mixed coniferous and broad-leaved forest mainly composed by coniferous-leaved trees (2 600-3 000 m), and coniferous forest (3 000-3 100 m). The species richness and β diversity of woody plants decreased obviously with increasing altitude, while the species richness of herbaceous plants had an increase after an initial decrease with increasing altitude, and increased obviously over timberline. The lowest β diversity of herbaceous plants was found in mid-altitude region. With the increase of altitude, the proportion of tropical and subtropical components decreased, while that of temperate and cosmopolitan components increased. China endemic elements were limited in mid-altitude region. As a whole, temperate plants dominated the flora, and the floral balance point existed at 2 100-2 200 m.

Key words: northern Mt. Gaoligong; plant community; species diversity; floristic composition; altitudinal distribution.

* 国家重点基础研究发展规划项目(2003CB415103)和国家自然科学基金资助项目(30760040)。

** 通讯作者 E-mail: fjm@pku.org.cn

收稿日期: 2007-05-27 接受日期: 2007-11-07

研究生物多样性的环境梯度格局及其主导限制因子,是进行生物多样性保护的基础(Noss, 1990; Gaston, 2000; 汪殿蓓等, 2001; 李慧蓉, 2004)。其中,海拔梯度因其环境梯度变化剧烈,在对生物多样性空间格局的影响上,与纬度梯度有诸多相似性而受到广泛的重视(Walter, 1979; Stevens, 1992)。高黎贡山北段位于中国西藏东南部与云南西北部的过渡地带,是横断山脉向青藏高原的过渡地带,由于特殊的植被地理区域,其植物类群和物种组成具有很大的独特性,因此具有重要研究意义。本文旨在对高黎贡山北段海拔梯度上的群落类型及其物种组成的变化规律的研究,探讨不同生活型植物物种丰富度的垂直分布和不同生活型植物 β 多样性的垂直变化,结合物种组成及其区系信息,探讨区系成分在垂直梯度上的变化规律。

1 研究地区与研究方法

1.1 自然概况

高黎贡山北段位于云南省西北部,介于 $27^{\circ}31'N-28^{\circ}24'N$, $98^{\circ}04'E-98^{\circ}54'E$ 。该区域地貌的基本骨架主要由高黎贡山、碧罗雪山和担当力卡山组成,最高海拔5 128 m,最大海拔高差为3 600 m左右。地质历史上,该区域经历了第四纪冰川的多次作用,保留着大量古冰川地形,山高,谷深,坡陡是该地区的主要地貌特征。该区域主要受印度洋西南季风影响,气候温和,降水充沛,年平均降水量1 667 ~ 2 000 mm左右,无明显干湿季之分;年平均温度 $11^{\circ}C \sim 15^{\circ}C$ 左右。自上而下,土壤类型分别为黄壤、黄棕壤、棕壤和高山草甸土。该区域在植被分区上属于滇西横断山半湿润常绿阔叶林区,并具有云南中、西部植被与东喜马拉雅南翼山地中上部植被之间的过渡性的特点(吴征镒和朱彦丞, 1987)。

1.2 研究方法

1.2.1 调查取样 研究地点位于高黎贡山国家级自然保护区贡山管理局所辖区域,保护区内海拔2 000 m以上植被保存完好。调查线路为从黑娃底保护站至山顶,在海拔2 000 ~ 3 600 m,每隔海拔100 m设置1个20 m $\times$ 30 m的样地。海拔2 000 ~ 3 100 m为森林群落样地(共12个);海拔3 100 m以上为高山灌丛和草甸样地(共5个)。每个样地由6个10 m $\times$ 10 m的邻接小样方组成,随机选取其中1个用于灌木调查。在样地内按梅花取样法设置5个2 m $\times$ 2 m的小样方进行草本调查。调查内

容包括:1)样地。包括经纬度、海拔、坡度、坡向与坡位等;2)乔木层。记录样地内所有胸围 ≥ 10 cm的活立木的种名、胸围和树高;3)灌木层。记录1个小样方内(10 m $\times$ 10 m)灌木、幼树的物种名、基径、平均高度、多度、盖度,主要树种幼树(苗)计数,并记录整个样地出现的物种数;4)草本层。记录5个小样方内(2 m $\times$ 2 m)的草本、灌木物种名、高度、多度和盖度,及整个样地出现的草本物种数。

1.2.2 α 多样性测度方法 物种丰富度指数

S = 出现在样地内的物种数

1.2.3 β 多样性测度方法 Cody 指数

$$\beta_c = \frac{g(H) + l(H)}{2} \quad (\text{Magurran, 1988})$$

式中: $g(H)$ 为沿生境梯度 H 增加的物种数, $l(H)$ 为沿生境梯度 H 减少的物种数。

1.2.4 群落数量分类 利用等级聚类分析(hierarchical cluster analysis)对样方进行了数量分类,采用欧氏距离测度(Goodwall, 1954)和Ward最小方差法(Goodwall, 1982),以乔木层物种的重要值构建物种矩阵进行分析。其中重要值计算方法为:

IV = 某一树种的胸高断面面积之和/样方内所有树种胸高断面面积之和。

欧式距离测度计算公式为:

$$D_{ij} = \sqrt{\sum (X_{ij} - X_{ik})^2} \quad (i = 1, 2, \dots, n, j, k = 1, 2, \dots, 31)$$

式中: X_{ij} 、 X_{ik} 分别为第 i 种在第 j 、第 k 个样地中的重要值。

1.2.5 区系地理成分 将中国种子植物属分布区类型(吴征镒, 1991),归并为4大类,即世界分布、中国分布、温带分布(包括北温带分布、东亚-北美间断分布、东亚分布、旧世界温带分布、中亚分布、地中海区、西亚至中亚分布和温带亚洲分布)和热带亚热带分布(包括泛热带分布、热带亚洲和热带美洲间断分布、旧世界热带分布、热带亚洲至热带大洋州分布、热带亚洲至热带非洲分布、热带亚洲(印度-马来西亚)分布)(李锡文, 1995)。统计各样地内出现的物种分布型,并将其样地出现的物种区系地理成分按其方案归并为4类,在此基础上,分析各类型所占比重在海拔梯度上的分布格局。

2 结果与分析

2.1 群落分类与物种组成

高黎贡山北段植被以森林为主,森林群落类型

沿海拔梯度表现出明显的垂直分布。通过等级聚类分析对森林样方进行分类(图1)。研究表明,第1级划分,将低海拔区域(2 600 m 以下)的森林群落与高海拔区域(2 600 m 以上)的森林群落分开,其中低海拔森林群落以曼青冈(*Cyclobalanopsis oxyodon*)、长梗润楠(*Machilus longipedicellata*)、滇润楠(*M. yunnanensis*)、野核桃(*Juplans cathayensis*)、水青树(*Tetracentron sinense*)、巨叶花楸(*Sorbus harrowiana*)、青香桂(*Cinnamomum subavenium*)及乔松(*Pinus wallichiana*)等为主(重要值均占10%以上),高海拔森林群落以云南铁杉(*Tsuga dumosa*)、台湾杉(*Taiwania cryptomerioides*)、苍山冷杉(*Abies delavayi*)、怒江落叶松(*Larix speciosa*)、硬斗石栎(*Lithocarpus hancei*)和滇石栎(*L. dealbatus*)等为主。第2级划分,在低海拔区域,将常绿阔叶林与针阔混交林分开,其中的常绿阔叶林以曼青冈、长梗润楠、野核桃和水青树等阔叶树为主(总比例占100%);针阔混交林以曼青冈、硬斗石栎和滇石栎等阔叶树为主(占总比例59.9%),以云南铁杉和乔松等针叶树为次要成分(占总比例40.1%)。在高海拔区域,将针阔混交林与针叶林分开,其中的针阔混交林以云南铁杉、台湾杉等针叶树为主要成分(二者占总比例61.3%),以硬斗石栎和滇石栎等阔叶树为次要成分(占总比例38.7%);针叶林以苍山冷杉、怒江落叶松主(占总比例100%)。在海拔2 400、2 800 m左右的样方内的森林群落分别出现了乔松林(所占比例86.5%)和硬斗石栎、滇石栎群落(阔叶树所占比例为74.5%),这可能与局部坡向及地形有关,但这并不影响森林群落分类的总体格局。总体上,高黎贡山北段的森林植被随着海拔的升高,可以划分为4个植被带,即:常绿阔叶林带、阔叶树为主的针阔混交林带、针叶树为主的针阔混交林带和针叶林带。由图1可见,样方的顺序与其所处海拔基本一致,表明,在海拔梯度上群落的物种组成呈现规律性的变化。

海拔2 000~2 300 m为常绿阔叶林,主要由长梗润楠、曼青冈、青香桂、滇润楠和水青树等树种组成(重要值比重均在10%以上)。伴生树种主要包括大叶漆(*Toxicodendron hookeri*)、五裂槭(*Acer oliverianum*)、绒毛钓樟(*Lindera floribunda*)和尼泊尔野桐(*Mallotus nepalensis*)等(重要值比重均在10%以下)。灌木层以独龙江玉山竹(*Yushania forci-caulis*)、尼泊尔野桐、针齿铁仔(*Myrsine semiserrata*)

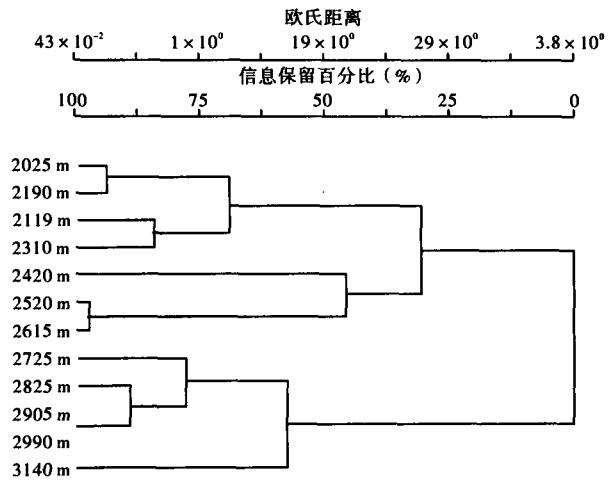


图1 高黎贡山北段垂直梯度上森林群落聚类分析
Fig.1 Dendrogram of forest communities using hierarchical cluster analysis on vertical gradients

和巨叶花楸等为主;草本层出现的植物物种主要为大叶冷水花(*Pilea martini*)、毡毛石韦(*Pyrrosia drakeana*)、大车前(*Plantago major*)和普通凤丫蕨(*Coniogramme intermedia*)等。

海拔2 300~2 600 m森林群落主要由乔松、硬斗石栎、角柄厚皮香(*Ternstroemia biangulipes*)、曼青冈和云南铁杉等构成。主要伴生树种包括青香桂、滇石栎和长梗润楠等。灌木层主要由水红木(*Viburnum cylindricum*)、弩刀箭竹(*Fargesia praecipua*)、云南铁杉和灰叶柳(*Salix spodiophylla*)等构成;草本层出现的植物物种主要包括珠光香青(*Anaphalis margaritacea*)、云南兔儿风(*Ainsliaea yunnanensis*)和蛇莓(*Duchesnea indica*)等。

海拔2 600~3 000 m森林群落主要由曼青冈、硬斗石栎、滇石栎、秃杉和云南铁杉等构成。伴生树种为大树杜鹃(*Rhododendron prolistum*)、五裂槭和滇石栎等;林下灌层主体为云南铁杉、高山桦(*Betula delavayi*)、弩刀箭竹和大树杜鹃(*R. protistum*)等;草本层出现的植物物种主要为凤尾蕨(*Pteris cretica*)、云南兔儿风和狭叶楼梯草(*Elatostema lineolatum*)等。

海拔3 000~3 100 m森林群落主体为云南铁杉、苍山冷杉和怒江落叶松等。林下灌层主体为云南铁杉、苍山冷杉、弩刀箭竹和大树杜鹃等;草本主体为小花扭柄花(*Streptopus parviflorus*)、云南兔儿风和网檐南星(*Arisaema utile*)等。

海拔3 100 m以上,其中灌丛主体为黄花岩梅(*Diapensia bulleyana*)、独龙江玉山竹、乌饭叶柳(*S. vaccinioides*)等。草甸主体为小花马仙蒿(*Pe-*

dicularis micrantha)、锡金龙胆 (*Gentiana sikkimensis*) 和草血竭 (*Polygonum paleaceum*) 等。

2.2 丰富度的垂直分布格局

从图2可见,木本植物的丰富度随着海拔的上升,呈单调递减格局。分布于海拔最低的常绿阔叶林具有最高的丰富度,每600 m²的样方内一般有30种左右的木本植物,而在海拔最高处的高山灌丛样方内仅有6~10种木本植物。在森林样方中(2000~3100 m),草本的物种丰富度随海拔升高显著下降;而海拔3100 m以上,草本物种丰富度水平呈上升趋势。这可能是由于从海拔2000~3100 m区域均为郁闭林分,由于光照条件差异较小,草本物种多样性主要取决于海拔升高所导致的温度变化。在3100 m以上,由于林冠逐渐疏开,植被逐渐被草甸取代,草本所能获得的光照逐渐增加,导致草本多样性随海拔升高而上升。如高山草甸物种多样性明显偏高(沈泽昊和方精云,2001;赵淑清等,2004)。

2.3 β 多样性在海拔梯度上的分布格局

本研究 β 多样性采用Cody指数来测度,从图3可以看出,木本植物的 β 多样性在海拔梯度上呈线性下降趋势,表明随着海拔的增加,物种更替速率逐渐减少。这说明对木本植物而言,随着海拔的上升,

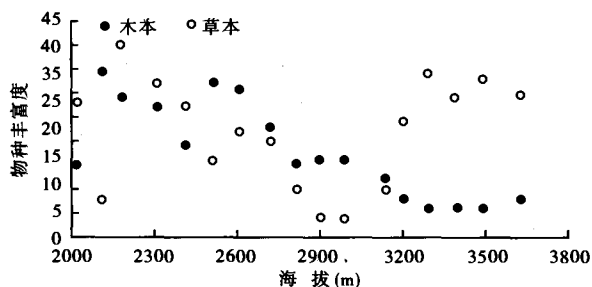


图2 海拔梯度上物种丰富度的变化格局

Fig. 2 Altitudinal patterns of species richness in the northern Mt. Gaoligong

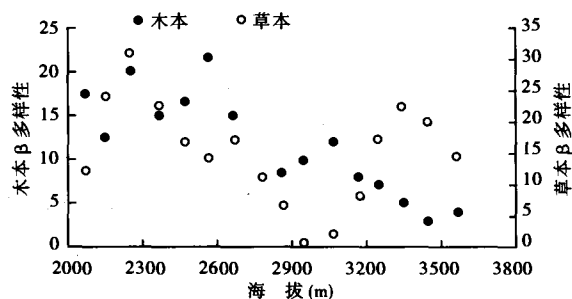


图3 海拔梯度上 β 多样性的变化格局

Fig. 3 Altitudinal patterns of β diversity in the northern Mt. Gaoligong

群落间的生境差异性呈减小趋势。这可能是 β 多样性与海拔梯度上热量的递减有关,即热量的递减导致物种丰富度的减少,进而引起群落间物种交换量(Cody指数)的减少。研究发现,草本的 β 多样性也与草本的物种丰富度分布格局比较一致,即随着海拔升高,先降低、后升高的分布格局。造成木本植物和草本植物 β 多样性分布格局差异的主要原因与决定木本植物和草本植物分布的影响因素不同有关。一般情况下,草本更易受群落盖度、光照以及微地形等小尺度因素的影响(唐志尧和方精云,2004)。

2.4 植物区系组成的垂直变化格局

本研究将中国种子植物属的分布区类型(吴征镒,1991),归并为4大类,即温带分布和热带亚热带分布、世界分布和中国分布。统计各样地内出现的物种分布型,并将样地中出现的物种区系地理成分按照上述归并方案归并为上述4大类,在此基础上,分析各类型所占比重在海拔梯度上的分布格局。从图4、图5可以看出,温带分布成分在整个海拔梯度上始终保持比较大的比重,处于主导地位。随着海拔的升高,温带分布和世界分布成分所占比重均呈

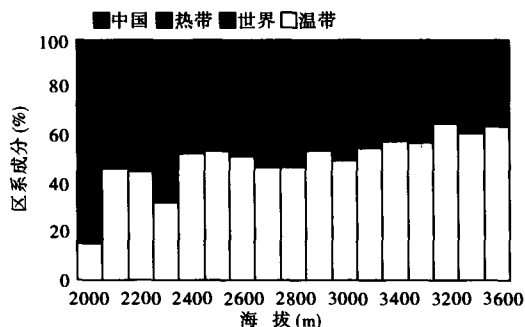


图4 海拔梯度上植物区系成分的变化格局

Fig. 4 Altitudinal patterns of percentage composition of floristics components

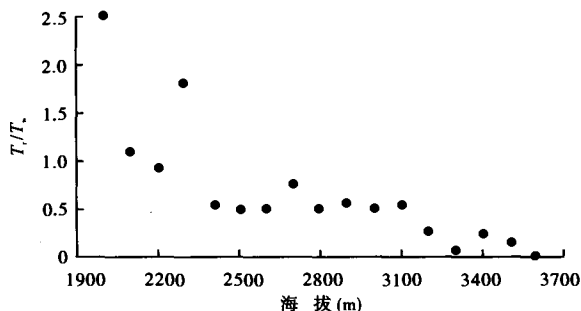


图5 海拔梯度上热带亚热带成分与温带成分比值(T_r/T_w)的变化格局

Fig. 5 Altitudinal patterns of T_r/T_w ratio in the northern part of Mt. Gaoligong

逐渐增加趋势,而热带亚热带成分所占比重呈递减趋势;中国特有种的分布所占比重较小(15%以下),且分布不连续,主要分布于中海拔区域。

3 讨论

水分和能量条件对植物多样性的分布格局具有重要影响(Glenn-Lewin, 1977; O'Brien, 1993),在水分充足的湿润地区,木本植物的多样性总体上与海拔梯度上的能量呈明显的正相关关系,即随着海拔的上升,呈单调下降趋势(Glenn-Lewin, 1977);而在干旱缺水地区,水分往往成为植物多样性分布格局的决定因子,物种多样性与海拔梯度上的降水往往呈正相关关系,即形成单峰分布格局(王国宏, 2002)。高黎贡山北段年降水量达1 667~2 000 mm左右,降水不可能构成影响物种多样性分布格局的主要限制因素。因此,海拔梯度上能量的递减可能是导致高黎贡山北段木本植物多样性单调递减格局的主要原因。有关生物多样性的“能量假说”认为,物种多样性主要由总能量决定,而总能量主要取决于面积和单位面积所获得的能量。在面积相似的情况下,能量密度成为主要决定因素,能量密度越大,所获得的能量也越多,物种多样性也越高(Hutchinson, 1959; Wright, 1983)。本研究,在高黎贡山北段地区沿海拔梯度建立等面积的植物群落样方,因此,面积不可能成为主导影响因子。而海拔梯度上能量密度的降低则可能是导致研究区域内木本植物物种丰富度呈单调递减格局的主要原因。同时,木本植物的 β 多样性格局也在一定程度上间接地受到海拔梯度上能量递减的影响,呈单调降低趋势。在我国其他湿润地区,如朱彪等(2004)在广西猫儿山,郑成洋等(2004)在福建武夷山(不包括人工林),唐志尧等(2004)在秦岭的研究,均发现木本植物的丰富度随着海拔的升高而下降,与本研究的结果相一致。Francis等(2003)在全球尺度下的研究也表明,在水分不构成限制的情况下,被子植物物种丰富度与热量之间的正相关关系是全球一致的格局。

植物区系的分布格局与环境条件密切联系,海拔梯度上区系成分的变化格局往往是环境梯度变化的反映(王荷生, 1992)。耐低温的温带成分在海拔梯度上的增加和喜温的热带亚热带成分在海拔梯度上的递减趋势,均反映了海拔梯度上的热量递减。本研究表明,在较低海拔(2000~2 300 m左右)区域,热带亚热带成分占较大比重,基本与温带成分相当,并随着海拔降低逐渐增加。因此,笔者认为,由于热量的进一步增加,低海拔区域(1 500 m以下)的基带原生植被中,热带亚热带区系成分比重可能呈增加趋势,并

且可能占主导地位,过去对该植被分区基带成分的研究也证实了这一点(吴征镒和朱彦丞, 1987)。

参考文献

- 李慧蓉. 2004. 生物多样性和生态系统功能研究综述. 生态学杂志, 23(3): 109-114.
- 李锡文. 1995. 云南高原地区种子植物区系研究. 云南植物研究, 17(1): 1-14.
- 沈泽昊, 方精云. 2001. 贡嘎山东坡植被垂直带的植物物种多样性的分布格局. 植物生态学报, 25(6): 721-732.
- 唐志尧, 方精云, 张玲. 2004. 秦岭太白山木本植物物种多样性的梯度格局及环境解释. 生物多样性, 12(1): 115-122.
- 唐志尧, 方精云. 2004. 植物物种多样性的垂直分布格局. 生物多样性, 12(1): 20-28.
- 汪殿禧, 暨淑仪, 陈飞鹏. 2001. 植物群落物种多样性研究综述. 生态学杂志, 20(4): 55-60.
- 王国宏. 2002. 甘肃祁连山北坡中段植物群落多样性的垂直分布格局. 生物多样性, 10(1): 7-14.
- 王荷生. 1992. 植物区系地理. 北京: 科学出版社.
- 吴征镒, 朱彦丞. 1987. 云南植被. 北京: 科学出版社.
- 吴征镒. 1991. 中国种子植物属的分布区类型. 云南植物研究, (增刊4): 1-139.
- 云南省森林资源勘察大队. 1982. 怒江自然保护区(贡山部分)调查规划报告.
- 赵淑清, 方精云, 宗占江, 等. 2004. 长白山北坡植物群落组成、结构及物种多样性的垂直分布. 生物多样性, 12(1): 164-173.
- 郑成洋, 刘增力, 方精云. 2004. 福建黄岗山南坡和西北坡乔木物种多样性及群落特征的垂直变化. 生物多样性, 12(1): 63-74.
- 朱彪, 陈安平, 刘增力, 等. 2004. 广西猫儿山植物群落物种组成及其树种多样性的垂直分布格局. 生物多样性, 12(1): 44-52.
- Francis AP, Currie DJ. 2003. A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *The American Naturalist*, 161: 523-536.
- Gaston KJ. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405: 220-226.
- Glenn-Lewin DC. 1977. Species diversity in the North American temperate forests. *Vegetatio*, 33: 153-162.
- Goodwall DW, Johnson RW. 1982. Nonlinear ordination in several dimensions: A maximum likelihood approach. *Vegetatio*, 48: 197-208.
- Goodwall DW. 1954. Objective methods for classification of vegetation: An essay in the use of factor analysis. *Australian Journal of Botany*, 2: 304-324.
- Hutchinson GE. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93: 145-159.
- Magurran AE. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. New Jersey: Princeton University Press.
- Noss RF. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. *Conservation Biodiversity*, 4: 355-364.
- O'Brien EM. 1993. Climatic gradients in woody plant species richness: towards an explanation based on an analysis of Southern Africa's woody flora. *Journal of Biogeography*, 20: 181-198.
- Stevens GC. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: An extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist*, 140: 893-911.
- Walter H. 1979. *Vegetation of the Earth*. New York: Springer.
- Wright SH. 1983. Species energy theory: An extension of species area theory. *Oikos*, 41: 496-506.

作者简介 徐成东,男,1964年生,博士,教授。主要从事植物分类和植物区系地理研究,发表论文20余篇。E-mail: ch-town@163.com

责任编辑 王伟