

铜壁关自然保护区种子植物物种丰富度的海拔梯度格局——兼论物种密度的计算方法

和霞,杜凡*,杨宇明,尹伍元,庄翠珍,岩香甩,赵明旭

(西南林业大学林学院,昆明 650224)

摘要:利用对铜壁关自然保护区多次考察形成的种子植物数据库,结合通过 GIS 生成的区域数字高程模型(DEM)数据,分析了该区域种子植物物种丰富度及物种密度沿海拔梯度的变化特征。结果表明,科、属、种的丰富度随海拔的升高,先增加后降低,在中海拔区域达到最大值,科、种的丰富度最大值出现在海拔 1400 ~ 1800 m 的范围内,属的丰富度最大值出现在 1000 ~ 1400 m 的海拔范围。科、属、种的密度随海拔升高先下降后上升,再下降后再上升;且最大值都出现在保护区最高海拔 3000 ~ 3400 m 的范围内。物种丰富度和物种密度分布格局明显受到海拔梯度的影响,海拔梯度综合了水热条件等诸多因素。铜壁关种子植物科、属、种水平上的物种丰富度的海拔分布格局符合中域效应假说;同时还对目前常用的计算物种密度的“对数模型”方法的普遍适用性提出质疑。

关键词:物种丰富度;物种密度;对数模型法;垂直格局

中图分类号:Q948.2 **文献标识码:**A **文章编号:**1005-3395(2011)06-0543-06

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2011.06.009

Pattern of Species Richness along Altitudinal Gradient in Tongbiguan Nature Reserve, Southwest China and with A Discussion on Calculation Methods of Species Density

HE Xia, DU Fan*, YANG Yu-ming, YIN Wu-yuan, ZHUANG Cui-zhen, YAN Xiang-shuai, ZHAO Ming-xu

(College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

Abstract: The altitudinal gradient patterns of richness and species density of seed plants and their relationship with topographic parameters on Tongbiguan Nature Reserve in Southwest China were studied. The database of seed plants including their distribution ranges was constructed by field investigation many times, and the DEM (Digital Elevation Model) was derived from a topographical map of this region. The results showed that the species, genus and family richness increased rapidly at first and then decreased with the elevation increment, and those reached up to the maximum at middle altitude regions. The maximums of species and family richness appeared at the altitudes between 1400 m and 1800 m, and that of genus richness at the altitudes between 1000 m and 1400 m. When the area factors were eliminated, the taxa density decreased and increased firstly, then decreased and increased finally with the increment of elevation, up to peaks at the altitudes between 3000 m and 3400 m. The distribution patterns of species richness and species density were affected by the elevation gradient significantly which integrated many factors, such as moisture and energy conditions and so on. The altitudinal patterns of species richness at family,

收稿日期: 2010-12-31 接受日期: 2011-04-28

基金项目:云南西南山地森林资源保育与利用省部共建教育部重点实验室项目资助

作者简介:和霞, email:hexia0930@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, email:kmdufan@163.com

genus and species levels were consistent with the mid-domain effect hypothesis. It was took a question of “Logarithmic Model” in the calculation of the species density which was commonly used in the research of biodiversity at present.

Key words: Species richness; Species density; Logarithmic Model; Altitudinal pattern

物种多样性的分布格局及其影响因素,对于生物多样性的研究和保护具有重要意义,因而一直是生态学家们感兴趣的领域。由于海拔梯度综合了温度、水分和光照等因素的影响^[1],而且气候、环境因子沿海拔梯度在较小的空间范围内发生急剧变化,如,温度沿海拔梯度的变化速率要比在纬度梯度上快 1000 倍^[2]。因此,对物种丰富度沿海拔梯度的分布格局的研究受到更多的关注^[3-4]。有研究表明,由于降水在海拔梯度上的单峰分布特征,物种丰富度随着海拔的升高,先增加后减少,即形成单峰分布格局^[3,5];也有研究认为,物种丰富度由于受温度、降水、竞争以及历史过程等因素的综合影响,与海拔之间不存在特定关系^[6]。由于海拔对物种丰富度分布格局的影响尚未得到普遍的共识,因此对物种丰富度的垂直梯度分布格局有必要进行深入的研究。

铜壁关省级自然保护区建立于 1986 年,因其海拔高差达 3200 m,且植被保持完好,为研究生物多样性的垂直分布格局提供了良好的条件。本文利用多年考察资料建立的数据库,对该保护区物种丰富度的垂直分布格局进行研究,为生物多样性的研究和保护提供科学参考。

1 研究区概况

铜壁关自然保护区位于云南省西南部的德宏州,位于北纬 23°54'44" ~ 24°50'48",东经 97°31'40" ~ 97°49'48",西部与缅甸接壤,国境线长达 199.8 km,保护区面积达 50474.5 hm²。本区具有我国南亚热带西部典型的季风气候特点,表现为四季不分明,年温差小,日温差大,降雨集中,雨热同季,但干、湿季降水量悬殊。且因处于高黎贡山南段西坡,伊洛瓦底江支流,河流深切,造成山高谷深、垂直高差悬殊的环境条件。最低处的那邦羯羊河出口处海拔仅 210 m,而北部的大娘山主峰最高处海拔 3404.6 m,高差达 3200 m,年温差达 15℃ ~ 18℃。年均降雨量以保护区所在的县城为例,瑞丽为 1402.2 mm(海拔 780 m)、盈江为 1459.9 mm(海拔 826 m)、陇川为 1664.7 mm(海拔 980 m)。保护区土壤随海拔升高依次为砖红壤、赤红壤、红壤、黄壤、黄棕壤、棕壤等。

保护区随海拔的升高,相继发育了热带季节雨林、热带季风雨林、热带山地雨林、南亚热带季风常绿阔叶林、中山湿性常绿阔叶林、山顶苔藓矮林和寒温性灌草丛等植被型或植被亚型,十分难得。共有 8 个植被型,18 个植被亚型,46 个群系和 60 个群丛(群落),多样化的植被及其所造就的各种生境对区内生物多样性的形成和发展起到了极其关键的作用^[7]。

2 资料来源和分析方法

2.1 资料来源

1995—1999 年由西南林业大学组织对铜壁关自然保护区进行了大规模科学考察,建立了种子植物数据库^[7]。在此基础上,2009 年我们又对该保护区扩大区域进行调查,编制了植物名录,从而形成铜壁关自然保护区较为全面的植物数据库。

参与调查的人数较多,采取路线调查及样地调查相结合的方式,调查范围广,从最低海拔到最高海拔,不同坡向,不同路线,不同的生境和植被类型等,2009 年的调查前后历时近 3 个月,设置样地 100 余个,采集标本 6000 余号,对全部标本进行了鉴定。不包括栽培植物,共记录种子植物 202 科 1238 属 3929 种(含种下等级,下同),约占云南种子植物科的 82.1% 和全国种子植物科的 59.8%,占云南种子植物属的 51.7% 和全国种子植物属的 38.4%,占云南种子植物种的 29.5% 和全国种子植物种的 16.1%。

利用研究区的 DEM(Digital Elevation Model)来表现研究区内的地形特征,计算各海拔段的面积。所使用的 DEM 来自于国际科学数据服务平台的 ASTER GDEM 数据,本数据采用 UTMWGS84 投影,30 m 空间分辨率。

2.2 物种信息数据库的建立

将物种的科、属、种、性状、分布海拔范围等信息,在 Excel 中建立数据库。

2.3 地形特征的计算

根据铜壁关保护区海拔高差达到 3200 m 的具体情况,按照海拔间隔 400 m,将该保护区由低海拔到高海拔划分为 8 段。利用 DEM 计算各海拔段的

总面积及平均海拔,利用 GIS 软件对区域 DEM 进行统计各海拔段的象元个数,再将象元数与每个象元代表的实际陆地面积相乘得到每个海拔段的实际面积^[8]。

2.4 物种丰富度及物种密度沿海拔梯度的变化

用物种丰富度分别统计每个海拔段内种子植物的科、属、种的数量;丰富度 $S = \text{物种数量}$;物种密度 $D = S/A$ (A 为区域面积);反映单位面积上物种种类的数量,该指数消除了面积对物种丰富度的影响^[49]。与此类似,还计算了属的密度和科的密度。

3 结果和讨论

3.1 物种丰富度沿海拔梯度的变化

从表 1 可看出,铜壁关自然保护区各海拔段种

子植物的科、属和种丰富度沿海拔梯度的变化总体上呈较明显的单峰曲线格局。在海拔 1400~1800 m 区间,属、种的数量达到最大值,分别为 877 属 2315 种。而科的数量在 1000~1400 m 及 1400~1800 m 区间达到最大值,均为 171 科。在低海拔地区,随海拔升高,属和科的丰富度是先缓慢增长,后迅速下降;而种的丰富度是先迅速增长,在 1400~1800 m 海拔段达到最大值后又迅速下降。但总体来说,中海拔地区(1400~1800 m)分类群的丰富度最高,与王志恒等^[8]对高黎贡山种子植物物种丰富度沿海拔梯度变化的研究结果相似。但是与高黎贡山不同,出现最大值的海拔段的植被类型是该地区的主要植被及地带性植被——季风常绿阔叶林,也是区域内面积最大的海拔段,说明分类群的丰富度(S)受区域面积的影响很大。

表 1 海拔段的面积及物种数量

Table 1 Area and number of species at different altitudinal segments

序号 No.	海拔 Altitudinal (m)	种数 Number of species	科数 Number of families	属数 Number of genera	面积 Area (km ²)	物种密度 Species density (species km ⁻²)
1	210~600	940	136	542	25.174	37.3
2	600~1000	1796	169	820	81.534	22.0
3	1000~1400	2084	171	869	105.663	19.7
4	1400~1800	2315	171	877	132.859	17.4
5	1800~2200	1506	148	666	42.166	35.7
6	2200~2600	1014	125	502	73.395	13.8
7	2600~3000	558	97	285	40.162	13.9
8	3000~3400	365	79	206	3.793	96.2
合计 Total					504.745	

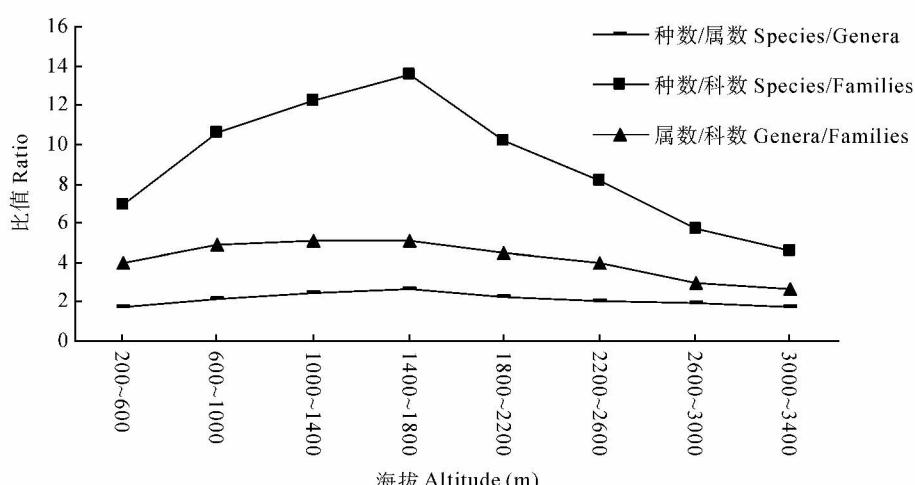


图 1 区系分化度的垂直梯度

Fig. 1 Flora differentiation along altitudinal gradient

图1为铜壁关自然保护区各海拔段种子植物的种数/属数、种数/科数、属数/科数的比值,反映了植物区系的分化强度。其比值低表明寡种属多,区系的古老和残遗性强;其值高,则表明多种属的比例大,反映区系的物种分化强烈^[10]。与贡嘎山东坡不同,铜壁关的这3个比值较高,说明区系的物种分化相当强烈。上述指数在海拔1400~1800 m的季风常绿阔叶林带达到峰值,与分类群丰富度垂直梯度上的分布峰值对应,反映了本地区植物区系分化强度的垂直规律,这与该保护区地理区位特点和区内海拔巨大分异下的立体气候等综合因素有密切的关系。

3.3 分类群密度沿海拔梯度的变化

图2为铜壁关自然保护区种子植物的种、属和科密度沿海拔梯度的变化。可见,种、属和科的密度随着海拔梯度的变化呈现出相似的分布格局,即先随着海拔的升高,物种密度总体上均呈现先下降后上升,又下降再上升的格局,且在3000~3400 m的海拔段内,科、属和种的密度值都达到了最大值,1 km²上种子植物的科数、属数和种数分别为20.8科、54.3属和96.2种,几乎为它们平均密度的3倍以上,即铜壁关自然保护区种子植物的科、属和种密度最高值均出现在高海拔区域。王志恒等研究了

高黎贡山物种密度的垂直梯度格局,认为种和属的密度峰值在中海拔区域,即1500~2000 m海拔段^[8]。

该保护区最高海拔段(3000~3406 m)的面积虽小,但是山顶冬季积雪,环境因子的四季变化更加剧烈,因而植被类型比中低海拔区域更多,包括中山湿性常绿阔叶林(主要是以多变石栎 *Lithocarpus variolosus* 林为主)、山顶苔藓矮林、杜鹃(主要是粗枝杜鹃 *Rhododendron basilicum*)灌丛及草甸等。样方调查表明其物种种类丰富,以杜鹃灌丛为例,在5 m×5 m的样方中物种多达40种。比多变石栎林下同样小样方物种数要多(平均20种),草甸同样面积的样方的物种数也达30多种。在该区域这些植被类型交错分布,形成复杂多样的植被环境及其过渡区域,而且不同植被类型中共有物种较少,差异较大。已有的很多研究表明这样的地区物种多样性很高,如石培礼指出:林缘具有明显的边缘效应,表现为较高的群落生态多样性;同时,林线环境异质性较高,物种替代迅速,也出现β多样性的高峰。这种较大的生境异质性,使得物种数显著增加^[11]。再者,本区高海拔区域多数地势险要,人迹稀少,植被保存很好。由此可见,影响物种丰富度与物种密度垂直分布格局的因素和机制复杂多变^[12]。

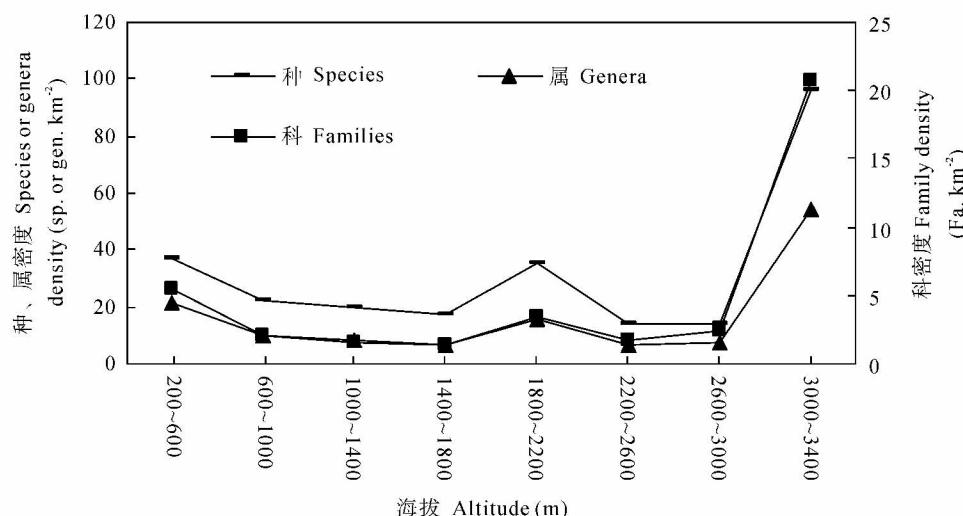


图2 科、属、种密度沿海拔梯度的变化

Fig. 2 Changes in densities of family, genus and species along altitudinal gradient

3.4 对“对数模型法”物种密度计算的质疑

物种密度反映的是单位面积上物种的数量,该值的大小决定于研究区面积及区内分布的物种数量。目前计算物种密度的公式主要有3个,即 $D =$

$S/\ln A$ ^[8,13~14]、 $D = S/\log A$ ^[15] 和 $D = S/A$ ^[16]。以前两个公式运用最为广泛,共同特点是均以面积的对数为分母,本文将其称为“对数模型法”。然而,本文在采用“对数模型法”计算物种密度时,在不同面积单

位下,得到的物种密度不同,且前后矛盾。如面积单位分别取 km^2 和 hm^2 ,计算结果见表2。以 km^2 为面积单位,用公式 $D = S/\ln A$ 计算,结果2600~3000 m 海拔段的物种密度明显小于3000~3400 m 的物种密度;而以 hm^2 为面积单位计算,却得到了相反的结果。用公式 $D = S/\log A$ 计算物种密度时,分别以 km^2 及 hm^2 为面积单位,在 2600~3000 m 和 3000~3400 m 海拔段也得到了增减趋势相反的两个结果。而用最简单的 $D = S/A$ 的公式计算,所得结果不会因为面积单位的不同而前后矛盾,物理意义也是清楚的。从道理上说,物种密度是某个区域单位面积所包含的物种种类数,应该是一个客观真实、有明确含义的量,而且应该是一个特定的数值,即“种数/面积”,该数值不会因所考察的面积单位不同而出现相反的结果。但用 $D = S/\ln A$ 或 $D = S/\log A$ 计算出的数值,其单位的含义不明确,物理意义不清楚,尤其难以解释的是,它们计算出的数值为何会因面积单位不同而出现前后矛盾的结果。

对此,本文对生物多样性中广泛应用的物种密度计算方法提出了质疑,即用 $D = S/\ln A$ 或 $D = S/\log A$ 计算物种密度的方法不合理。

用对数方法计算物种密度是基于对数正态分布在实际研究中的应用。但目前对该分布的应用还存在不同的意见,甚至有人对其作用予以否定,认为从来就没有发现真正符合对数正态分布的原始的生态数据^[17]。模型的构建都是建立在一定

的基础或者标准之上的,种-面积关系主要通过以下方式构建:巢式样方、组合样方以及隔离生境^[18]。现在国内在中尺度、大尺度空间运用 $D = S/\ln A$ 或 $D = S/\log A$ 等方法时都不是建立在样地的基础上的,部分还是运用文献资料整合的数据。同时,种-面积关系的模型还考虑到了环境等的综合因素,并通过拟合用一些参数(如 Z、A、B、C 等)来表示影响程度的,但在计算物种密度的时候又没考虑到这些参数。各区域种-面积关系的参数具有针对性,不能将某一区域的种-面积关系方程直接套用到区域内的亚区域或区域中的某一群落类型。总之,由于构建方式、尺度效应以及区域差异,种-面积关系的具体形式及其普适性还存在争议^[19]。马克平也对模型的适用性做了类似的讨论:自然界的生物群落是十分复杂多样的,其各个方面的特征都不可能用少数的几种模式予以描述或刻画。不同的模式只适用于某些特定的群落类型,因此很难断定哪些模式是好的,正确的;哪些是不好的,错误的^[20]。

目前越来越多的数学模型被运用到物种多样性研究中,但是因为影响因素的复杂性,使得模型的通用性受到一定的局限,今后应该从特定的区域及群落类型做种-面积及物种密度等的研究,运用样地资料,借助各种分析工具把影响分布机制的诸多因素进行量化分析,拟合得到最优的模型,找寻更能体现这种复杂的影响机制的函数。

表2 不同方法计算出的种密度

Table 2 Species density calculated by different methods

序号 No.	海拔 (m) Altitude	种数 Number of species	面积单位 Unit of area		$D = S/\ln A$		$D = S/\log A$		$D = S/A$	
			km^2	km^2	km^2	km^2	km^2	km^2	km^2	km^2
1	200~600	940	25.17	2517.38	291.40	120.04	670.97	276.39	37.34	0.37
2	600~1000	1796	81.53	8153.42	408.09	199.42	939.66	459.18	22.03	0.22
3	1000~1400	2084	105.66	10566.28	447.19	224.92	1029.68	517.90	19.72	0.20
4	1400~1800	2315	132.86	13285.85	473.48	243.83	1090.24	561.43	17.42	0.17
5	1800~2200	1506	42.17	4216.6	402.50	180.43	926.79	415.45	35.72	0.36
6	2200~2600	1014	73.39	7339.46	236.04	113.92	543.51	262.31	13.82	0.14
7	2600~3000	558	40.16	4016.24	151.10	67.24	347.92	154.84	13.89	0.14
8	3000~3400	365	3.79	379.28	273.80	61.47	630.44	141.53	96.24	0.96

4 讨论

物种丰富度沿海拔梯度的分布格局是一个传统及热点的研究课题,受到广泛关注,但至今仍然未能达成普遍共识,这与其复杂性及研究的深度等有关。

许多研究结果表明,中海拔地区拥有最高的物种丰富度,如王志恒指出高黎贡山的物种丰富度及物种密度都呈现明显的单峰分布格局,且这个峰值出现的海拔段为 1500~2000 m^[8]。这是由于在很多情况下,低海拔地段的植物在生长季节所需热量充

足但水分常常不足；高海拔地段，水分充足而热量可能成为植物分布的限制因子。相对于低海拔和高海拔，在中海拔地段可能是热量和水分组合最好的生境，从而使得资源的可利用率较高^[21]。

本文的研究结果表明，铜壁关自然保护区种子植物的科、种丰富度及科、属、种的分化强度最高值都出现在 1400~1800 m 的海拔段，而属的丰富度最高值出现在 1000~1800 m 海拔段。这与王志恒等的研究结果相似，也符合中域效应假说。中域效应假说认为在一定区域内，假设物种的分布宽度(range size)和分布中心(midpoint)是随机的，由于边界对物种分布的限制，导致不同物种的分布区在边界附近的重叠程度较小，而在区域的中心重叠程度较大。因此，在区域中心出现的物种较多，在边界附近出现的物种较少。中域效应假说是一个新兴的理论，对其普遍性还存在着争议，在我国的应用还相对较少。

而物种密度随海拔梯度变化却大不同，铜壁关自然保护区种子植物的分类群密度随着海拔的升高先降低再升高，再降低，又升高，且科、属、种的密度(D)在最高海拔段都达到了最大值。

通过对铜壁关自然保护区进行的多次实地考察，已取得的资料充分且详细。这为今后借助各种分析软件及方法，对物种丰富度的各种影响因素进行更深入的研究提供了基础资料。

致谢 本研究所依据的数据是西南林业大学相关研究团队自 1995 年~2009 年间多次调查积累的，对在此期间参与此项调查的所有老师和同学，处理涉及本论文中的 GIS 数据的周靖斐同学，以及铜壁关自然保护区的管理和技术人员表示衷心感谢。

参考文献

- [1] Gaston K J. Global patterns in biodiversity [J]. *Nature*, 2000, 405(11): 220~226.
- [2] Walter H. *Vegetation of the Earth* [M]. New York: Springer, 1979: 1~274.
- [3] Rahbek C. The elevational gradients of species richness: A uniform pattern [J]. *Ecography*, 1995, 18(2): 200~205.
- [4] Rahbek C. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns [J]. *Ecol Lett*, 2005, 8(2): 224~239.
- [5] Md N S. Elevational diversity patterns of small mammals on Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2001, 10(1): 41~62.
- [6] Stevens G C. The elevational gradient in altitudinal range: An extension of Rapoport's latitudinal rules to altitude [J]. *Amer Nat*, 1992, 140(6): 893~911.
- [7] Yang Y M(杨宇明), Du F(杜凡). *Intergrated Scientific Studies of Yunnan Tongbiguan Nature Reserve* [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press, 2006: 35~36.(in Chinese)
- [8] Wang Z H(王志恒), Chen A P(陈安平), Piao S L(朴世龙), et al. Pattern of species richness along an altitudinal gradient on Gaoligong Mountains, southwest China [J]. *Biodiv Sci(生物多样性)*, 2004, 12(1): 82~88.(in Chinese)
- [9] MacArthur H R, Wilson O E. An equilibrium theory of insular zoogeography [J]. *Evolution*, 1963, 37(4): 373~387.
- [10] Shen Z H(沈泽昊), Fang J Y(方精云), Liu Z L(刘增力), et al. Patterns of biodiversity along the vertical vegetation spectrum of the east aspect of Gongga Mountain [J]. *Acta Phytocen Sin(植物生态学报)*, 2001, 25(6): 721~732.(in Chinese)
- [11] Wen Y G(温远光). A studies on the species diversity of vegetation in different environmental gradient in Daming Mountain [J]. *J Guangxi Agri Biol Sci(广西农业生物科学)*, 1998, 17(2): 131~137.(in Chinese)
- [12] Shi P L(石培礼). A study on the vegetation ecology of subalpine timberline ecotone [D]. Beijing: Chinese Academy of Sciences, 1999: 80~84.(in Chinese)
- [13] Qian H. Large-scale biogeographic patterns of vascular plant richness in North America: An analysis at the genera level [J]. *J Biogeogr*, 1998, 25(5): 829~836.
- [14] Feng J M(冯建孟), Wang X P(王襄平), Li J(李晶), et al. Effects of area and mid-domain effect on altitudinal pattern of seed plants richness in Lijiang, Yunnan, China [J]. *Biodiv Sci(生物多样性)*, 2006, 14(2): 107~113.(in Chinese)
- [15] 刘洋, 张一平, 何大明, 等. 纵向岭谷区山地植物物种丰富度垂直分布格局及气候解释 [J]. 科学通报, 2007, 11(增刊 II): 43~50.
- [16] 唐巍. 我国种子植物物种丰富度空间分布格局的分析探讨 [J]. 四川林勘设计, 2006, 3(1): 7~11.
- [17] Lambshead J, Platt H M. Structural patterns of marine benthic assemblages and their relationships with empirical statistical models [C]// Gibbs P E. *Proceedings of the 19th European Marine Biology Symposium Plyouth*. Cambridge: Cambridge University Press, 1985: 71~76.
- [18] Scheiner S M. Six types of species-area curves [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2003, 12(6): 441~447.
- [19] Tang Z Y(唐志尧), Qiao X J(乔秀娟), Fang J Y(方精云). Species-area relationship in biological communities [J]. *Biodiv Sci(生物多样性)*, 2009, 17(6): 549~559.(in Chinese)
- [20] 马克平. 生物群落多样性的测度方法: I. α 多样性的测度方法 (上) [J]. 生物多样性, 1994, 2(3): 162~168.
- [21] Wang G H(王国宏). Species diversity of plant community along an altitudinal gradients in the middle section of northern slopes of Qilian Mountain, Zhangye, Gansu, China [J]. *Biodiv Sci(生物多样性)*, 2002, 10(1): 7~14.(in Chinese)