

# 山地森林群落物种多样性垂直格局研究进展

张 璐, 苏志尧, 陈 北光

(华南农业大学林学院, 广东 广州 510642)

**摘 要:** 山地森林群落物种多样性垂直格局研究是揭示植被地带性分布式样的重要手段, 其研究内容主要包括山地森林群落物种多样性的垂直变化模式、山地森林群落物种多样性垂直带谱和山地森林群落物种多样性及其环境解释等。目前对于山地森林群落物种多样性沿海拔梯度的格局变化模式尚无统一认识, 但大致可概括为 5 类变化模式。垂直带谱研究从最初的单因子单目标已逐步过渡到单因子多目标, 最后到多因子多目标。研究深度也从根据样地资料的简单描述和分析, 发展为山地森林群落物种多样性机理假说的提出与证实, 尚未见有关山地森林群落物种多样性垂直格局机理的报道。山地森林群落物种多样性垂直格局研究方法可分为取样方法和测度方法两大类。常用的取样方法有梯度格局法 (或连续样带取样法) 和典型群落随机取样法, 其中最小取样面积的确定尤为关键。就山地森林群落物种多样性垂直格局测度和分析而言, 物种多样性指数的测度和单元统计分析 (回归、假设检验、方差分析、相关分析等) 较为常见, 随着分析手段的创新, 植被数量分类和排序等多元统计学分析方法得到了日益广泛的应用。

**关键词:** 物种多样性; 海拔梯度; 森林群落

**中图分类号:** Q948

**文献标识码:** A

生物多样性是指一个区域内所有的植物、动物、微生物以及各个物种所拥有的基因和由各种生物与环境相互作用形成的生态系统, 是地球上的生命经过几十亿年发展进化的结果, 是人类赖以生存的物质基础。一般分为 3 个层次, 即遗传多样性 (Genetic diversity)、物种多样性 (Species diversity) 和生态系统多样性 (Ecosystem diversity)<sup>[1]</sup>。也有学者将生物多样性划分为遗传多样性、物种多样性、生境多样性 (Habitat diversity) 和景观多样性 (Landscape diversity) 4 个层次<sup>[2]</sup>。物种多样性是生物多样性在物种水平上的表现形式, 因学科差异和目的不同, 对于物种多样性程度的表述、分析和认识的方式也有差异<sup>[3]</sup>。通过研究森林群落物种多样性可综合地反映森林群落的结构和功能, 揭示物种间及其与环境的相互关系, 了解群落动态的内在机制, 对于生物多样性保护和自然资源的可持

续利用具有重要的理论和实践意义。在对环境因子全面测度和客观取样的基础上, 研究不同分类群或不同山区物种多样性的垂直格局, 对阐明物种多样性- 海拔梯度的关系至关重要<sup>[4]</sup>。

## 1 垂直变化模式

山地往往在景观尺度浓缩了跨越地带的环境梯度, 自 19 世纪德国地理与博物学家洪堡德开展南美安第斯山脉山地垂直带研究以来, 山地垂直带研究一直是研究山地最基本的方法之一<sup>[5]</sup>。20 世纪 30 年代 Troll<sup>[6]</sup> 开始对全球山地垂直带的空间分布规律进行比较, 特别是对雪线及森林上下限的全球比较, 60 年代确立了垂直地带从属于水平地带的原则, 70 年代开始研究分析垂直带空间分布和热量条件的关系<sup>[7]</sup>, 90 年代张新时<sup>[8]</sup> 将中国山地植

收稿日期 (Received date): 2005- 04- 22; 改回日期 (Accepted): 2005- 08- 12。

基金项目 (Foundation item): 中国香港特别行政区嘉道理农场暨植物园资助项目 (4400- G04001)。 [This project is funded by the Kadoorie Farm and Botanic Garden, Hong Kong Special Administrative Region, China. (4400- G04001)]

作者简介 (Biography): 张璐 (1973- ), 女, 华南农业大学林学院博士研究生, 讲师, 研究方向: 森林生态学。 [Zhang Lu (1973- ), female, PhD student, Forest Ecology, College of Forestry, South China Agricultural University, lecturer, Major: Forest Ecology. E-mail: zhanglu@scau. edu. cn]

被垂直带概括为 7 个基本生态地理类型。垂直带研究已从单个山段单种类型发展到多个类型组合进而到整个山体的连续表达。

目前对山地森林群落物种多样性沿海拔梯度的格局变化模式尚未达成共识<sup>[4]</sup>,大致可概括为 5 类变化模式:①物种多样性与海拔高度负相关,即随海拔高度的升高,植物群落物种多样性降低,很多研究都证实这一变化规律。Simpson<sup>[9]</sup>在对动物群落的研究中也证实高海拔与高纬度有相似的生态环境,具体表现为较高海拔与较高纬度地区的物种密度都较低;②物种多样性与海拔高度正相关,即随海拔高度的升高,植物群落物种多样性增加<sup>[10]</sup>。这种情况比较少见,笔者认为可能是因为该研究地区气候比较湿润,随着海拔升高,物种多样性反而增加;③植物群落物种多样性在中等海拔高度最大,Whittaker 和 Niering<sup>[11]</sup>称之为“中间高度膨胀(mid altitude bulge);④植物群落物种多样性在中等海拔高度较低<sup>[12]</sup>;⑤物种多样性与海拔高度无特定的关系<sup>[13]</sup>。Wilson 和 Sydes<sup>[14]</sup>对地处海洋性气候区的新西兰 Dunedin 地区山体森林群落物种多样性的研究中也指出,物种多样性随海拔升高无规律性变化。但大多数研究都指出生态梯度影响物种多样性的空间分布格局<sup>[15]</sup>,其中海拔梯度对物种多样性格局起决定性作用<sup>[16,17]</sup>。

## 2 垂直格局研究的前沿问题

近一个世纪以来,山地森林群落物种多样性垂直格局研究内容主要集中在最小取样面积、物种区系地理成分、生态成分、植被、种间关系、能量流动和生态系统结构的垂直变化研究等方面。研究内容从最初的单因子单目标<sup>[18,19]</sup>已逐步过渡到单因子多目标<sup>[16,20]</sup>,最后到多因子多目标<sup>[21-23]</sup>;研究层次由仅分木本和草本两类来测算物种多样性,发展到把森林群落分成乔木层、灌木层、草本层和层间植物 4 个层次测算物种多样性;研究深度也从根据样地资料的简单描述和分析,发展为山地森林群落物种多样性机理假说的提出与证实,但目前尚未见有关山地森林群落物种多样性垂直格局机理的报道。国内对于群落以上水平的生物多样性垂直分布格局研究尚属起步阶段<sup>[24,25]</sup>,对于山地植被物种  $\alpha$ 、 $\beta$  多样性的空间格局及其与群落结构、海拔梯度和空间尺度关系的研究也不多见<sup>[26-28]</sup>。物种

多样性沿海拔梯度的格局变化以及生物多样性的空间格局及其环境解释仍有待深入探讨。

### 2.1 森林群落物种区系地理成分垂直格局研究

物种多样性的区系地理成份主要是分析生物物种的生态地理和生物地理成分,从发生地点与时间的角度区分不同组成类别,并用定量化的方法对物种多样性的组成进行分析。国内外都对此展开过专门的研究。沈泽昊等<sup>[29]</sup>为探讨山地植物区系构成特征及其垂直梯度的生态意义,根据对三峡大老岭地区植被垂直样带调查获得的植物区系资料,分析了该地区植物区系成分构成的基本特征及其随海拔梯度的变化趋势,寻找了区系平衡点的位置,并利用聚类方法分析了山地气候垂直分异对区系成分构成的影响。

### 2.2 森林群落生态成分垂直格局研究

对于山地森林群落生态成分垂直格局的研究主要集中于生活型<sup>[21,30]</sup>、种的频度<sup>[31]</sup>和叶型<sup>[32]</sup>等方面。国内外相关研究存在着较大差异,体现在采用了不同的生活型分类系统上。生活型(Life-form)是生物对综合环境条件的长期适应,而在外貌上反应出来的类型。国外最早应用的是以植物营养体形态对气候的适应方式为依据的 Raunkiaer 的生活型分类系统,随后 Braun-Blanquet 根据各类植物的定居等特点,修订和补充了 Raunkiaer 系统,Mueller Dombois 和 Ellenberg 以及 Whittaker 分别提出了各自的生活型分类系统或看法,但应用最广泛的还是 Raunkiaer 的生活型分类系统<sup>[33]</sup>。国内普遍采用的是吴征镒<sup>[34]</sup>在《中国植被》里,集中中国植物生态学家对中国植物生活型划分的看法所确立的中国植物生活型划分系统,笔者认为该分类系统考虑得更为全面和合理。

### 2.3 森林群落间物种共有度和物种相异性的海拔梯度变化研究

目前仅见我国学者针对长白山森林群落间物种共有度<sup>[35]</sup>和物种相异性<sup>[36]</sup>的海拔梯度变化研究报道。这是一个较新的研究方向,今后可以结合环境因子进行环境解释。郝占庆等<sup>[35]</sup>和于德永<sup>[36]</sup>等分别运用群落多样性指数,分析了在不同海拔、不同群落、不同取样面积之间的共有度和差异性,并指出山地森林群落间存在物种共有度和物种相异性的规律性变化。

### 2.4 森林群落物种多样性及其环境解释

对于山地森林群落物种多样性及其环境解释的

研究主要是围绕建立样方(样带)、物种和环境变量数据库进行森林群落物种多样性数量分类和排序开展的。最近几年我国学者<sup>[8, 37]</sup>在这方面开展了一些探索性的工作,取得了一定的研究成果,但山地森林群落物种多样性的垂直格局及其环境解释仍有待进一步深入研究。

### 3 垂直格局研究的取样技术

本文从外业调查和内业处理两个角度,综述近年来国内外开展山地森林群落物种多样性垂直格局研究的取样技术。研究山地森林群落时不可能对整个山体的森林群落进行全面的测度和分析,因此从所要研究的群落中选取一定范围的、有代表性的群落,以尽可能低的代价获得较高的信息量尤为重要。所谓的取样方法就是指代表地段的选取,以及设置的方法和范围的大小等。不同的群落类型和研究目的,取样方法也有差异,通常可概括为样地取样法和无样地取样法两大类。目前国内外大都采用样地取样法开展研究。

#### 3.1 森林群落物种多样性最小取样面积的确定

确定最小面积是研究山地森林群落,尤其是定量数据获取的首要步骤。“最小面积”是指在一个最小地段内,对一个特定群落类型能提供足够的环境空间,或能保证该群落类型的种类组成和结构的真实特征。主要依据种类组成、种的频度、均匀度等为基础确定山地森林群落物种多样性最小面积。其中又以种类组成的方法最为简单有效,如种-面积曲线、重要值-面积曲线、生物量-面积曲线等<sup>[38]</sup>。

#### 3.2 森林群落物种多样性垂直格局样地取样方法

开展山地森林群落物种多样性垂直格局研究时,首先需设置样带(地),常用的方法可概括为梯度格局法(或连续样带取样法)和典型群落随机取样法两大类。梯度格局法(或连续样带取样法)就是指沿着山体每隔一定海拔高度机械布设一定面积的样地,一般每隔 100 m<sup>[25, 39]</sup>或 50 m<sup>[30, 40]</sup>的垂直高差沿等高线水平设置样带,个别如 Beals<sup>[23]</sup>每隔 10 m 就设一条样带。而典型群落随机取样法在近年来国内外相关研究中较为常见<sup>[21, 26, 29, 32, 41, 42]</sup>。笔者认为从理论上来讲,梯度格局法(或连续样带取样法)更为理想,但在实际应用中,应根据不同山体、不同植被的状况灵活选用取样方法;山地森

林群落垂直格局外业调查中,样地面积因调查地点和调查目的而异,一般不 $< 0.1 \text{ hm}^2$ ;样地中一般设置 10 m  $\times$  10 m<sup>[24]</sup>或 20 m  $\times$  20 m<sup>[21]</sup>的样方,其中又以相邻格子样方法较好。调查记录内容一般包括:(1)乔木的种名、株数、高度、冠幅、胸径(或地径)和枝下高;(2)灌木的种名、盖度、高度和株数;(3)草本的种名、盖度、高度和株数;(4)群落综合特征和生境特征,包括群落郁闭度、海拔高度、坡度、坡向、坡位、坡形、枯枝落叶层厚度、活地被层厚度等。值得一提的是,国外对于起测径阶的确定很不一致,测量 1.3 m 处树高的胸径(DBH)从 2.5 cm 到 10 cm 不等。国内起测径阶通常采用 DBH  $> 2.5 \text{ cm}$  和 DBH  $> 3.0 \text{ cm}$ 。

### 4 测度方法和分析手段

生物多样性的测度开始于 20 世纪初。起初的工作主要集中于种-面积曲线的关系和物种-多度关系的研究。群落物种多样性的测度是从动物群落,特别是昆虫和鸟类群落多样性的测度发展起来的<sup>[43]</sup>。而数量分析方法从 20 世纪 50 年代起开始引入植被生态学研究领域,1980 年代以后,数量分析已成为现代植被研究必不可少的重要手段;国内植被数量生态学的研究开始于 1970 年代后期,我国学者在排序、分类、格局分析、植被环境关系等方面进行了一些研究工作。就山地森林群落物种多样性垂直格局测度而言,单元统计分析(回归 regression、假设检验、方差分析 ANOVA、相关分析 Correlational analysis 等)较为常见,随着分析手段的不断创新,物种多样性指数的测度、植被数量分类和排序得到了日益广泛应用。

#### 4.1 多样性指数的测度

群落物种多样性指数是反映物种多样性的定量数值,体现了群落的组织水平、结构类型、分化程度以及生境的差异等,具有重要的生态意义。对于物种多样性指数,国内外许多学者都做过一些研究,但比较各种指数的优缺点,并找出各种指数适用的范围,却少有报道。陈廷贵和张金屯<sup>[44]</sup>运用关帝山植被数据对 15 个物种多样性指数进行了比较,探讨如何选择恰当的区域多样性指数以及如何正确评价环境。目前,应用在山地森林群落物种多样性垂直格局研究中的物种多样性指数计算公式,已达数十种之多,有的侧重于物种的丰富度(rich-

ness), 有的侧重于物种的均匀度 (evenness), 有的二者兼有之。本文主要从  $\alpha$  多样性指数、 $\beta$  多样性指数和  $\gamma$  多样性指数等方面归纳其在山地森林群落垂直格局中的应用。

$\alpha$  多样性指群落或生境内种的多度, 是用量的大小表示的来源于同一群落样方的多样性<sup>[45]</sup>。作为刻画群落组成结构的重要指标,  $\alpha$  多样性一直受到生态学家的关注。在山地森林群落垂直格局研究中, 主要采用了物种丰富度指数、物种相对多度模型、物种多样性指数 (狭义) 和物种均匀度指数等测度方法。其中, 物种丰富度指数用物种的数目表示, 是最简单、最古老的物种多样性测度方法。只要研究群落组成结构, 无一例外都使用此指标; 而较好的反映群落组成结构丰富度指数有 Patrick 指数、Menhinick 指数、Margalef 指数等; 常用的物种相对多度模型主要有对数正态分布、几何级数分布、对数级数分布和分割线段模型等<sup>[46]</sup>。物种相对多度模型在动物生态学研究采用较多, 在森林群落垂直格局研究中并不多见; 狭义的物种多样性指数很多, 常用于山地森林群落垂直格局研究中的有 Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数、种间相遇机率 (PIE)、Brillouin 指数 (HB)、Audair 和 Goff 指数、McIntosh 指数、Hurlbert 指数以及多样性的几何度量等; 常见的物种均匀度指数主要有 Pielou 的均匀度指数 1 ( $J_{sw}$ )、Pielou 的均匀度指数 2 ( $J_{si}$ )、McIntosh 均匀度指数、Sheldon 均匀度指数、Helf 均匀度指数、Alatalo 均匀度指数和 Hurlbert 均匀度指数等。最初研究  $\alpha$  多样性大多分散在几个有限的样点上, 不能说明物种沿环境梯度的分布格局及多样性变化趋势的详细情况。20 世纪 90 年代末以来, 马克平等<sup>[47]</sup> 和郝占庆等<sup>[48]</sup> 开始研究群落组成随海拔梯度的变化, 并作了一些有益的工作, 但笔者认为其研究方法还有待于进一步探索;  $\beta$  多样性指沿着某一环境梯度物种替代的程度 (速率)、物种周转率、生物变化速度等, 反映不同群落间物种组成的差异。在山地森林群落垂直格局研究中, 主要采用二元属性数据测度法和数量数据测度法计算  $\beta$  多样性。其中, 二元属性数据测度法即物种的出现 (presence) 和不出现 (absence) 的定性测度法, 数量数据测度法则指每一物种有关信息的定量测度法。测度群落  $\beta$  多样性可以反映生境变化的程度或指示生境被物种分隔的程度, 比较不同地点的生境多样性, 并和  $\alpha$  多样

性一起描述群落或生态系统总体多样性或一定地段的生物异质性。Wilson 和 Shmid<sup>[19]</sup> 运用二元属性数据测算了 5 个已有的  $\beta$  多样性指数: Whittaker 提出的  $\beta$  多样性指数 ( $\beta_w$ ), Cody  $\beta$  多样性指数 ( $\beta_c$ ) 和 Routledge 指数 ( $\beta_R$ ,  $\beta_I$ , &  $\beta_E$ ), 并在此基础上提出了一个新的  $\beta$  多样性指数 ( $\beta_T$ )。但该项研究仍未能解决如何在多维梯度系统测度  $\beta$  多样性指数的问题。今后将  $\beta$  多样性指数与目前比较成熟的群落分类和排序方法相结合, 有望解决这一难题。另外, 近年来的研究大多采用二元属性数据法中的群落相似性系数及其变形进行  $\beta$  多样性测度。其中又以早期提出的 Jaccard 指数<sup>[42]</sup> 和 Sorenson 指数<sup>[25]</sup> 等相似性系数较为常见。数量数据的  $\beta$  多样性测度法常用的有 Bray-Curtis 指数、Morisita 指数、Horn 指数以及 Whittaker 以半变 (half change) 为单位的  $\beta$  多样性测度法<sup>[49]</sup>。国内以马克平等<sup>[49]</sup> 对北京东灵山以及郝占庆等<sup>[50]</sup> 对长白山北坡森林群落开展的  $\beta$  多样性研究最具代表性;  $\gamma$  多样性指数指一个地理区域中一系列生境种的多度, 是  $\alpha$  多样性和  $\beta$  多样性的结合, 是地理区域断面上可比生境的多样性, 表示某一生境类型中的生态学的相似类型在分布区上不重叠替代的程度。与  $\alpha$  多样性指数和  $\beta$  多样性指数仅仅用量的大小表示相比,  $\gamma$  多样性指数必须用矢量表示, 即既要测度的大小又需标明量的方向。在  $\alpha$ ,  $\beta$  和  $\gamma$  这 3 个多样性指数中, 研究  $\alpha$  多样性指数的工作开展最多, 其次为  $\beta$  多样性指数, 极少学者研究  $\gamma$  多样性指数, 且多为简单的表述。今后应鼓励多开展  $\gamma$  多样性指数研究。

## 4.2 数量分类

植被数量分类是在传统分类基础上发展起来的, 旨在揭示生态关系, 并反映一定的生态规律。目前应用于山地森林群落数量生态学的方法主要包括等级分类法、非等级分类法、外在分类法、排序轴分类法以及群落排表法等。其中等级分类方法发展最快, 应用也最普遍, 常用的有指示种分析法、TWINSpan 法、系统聚类 and 模糊聚类法等; 而非等级分类方法主要有有序样方聚类法、逐步聚类法和模糊 C—均值聚类法。非等级分类方法远远地落后于等级分类方法, 但前者的类内相似性最大, 类间相似性最小的优势逐渐为生态学工作者所认识和充分肯定<sup>[51]</sup>。如茹文明和张峰<sup>[9]</sup> 在野外调查的基础上, 应用有序样方聚类法对中条山东段植被的垂

直带进行了数量分类研究,揭示了中条山植被的垂直分布规律。到目前为止,还没有一个被所有生态学者广泛接受的数量分类方法的统一评价标准,但可以说,只要分类方法能够在实际中应用并具有一定的生态意义,就是一种有效的分类方法。

#### 4.3 排序

排序是现代植被分析的重要手段,是研究植被连续变化的方法。排序将样方或植物种排列在一定的空间,排序轴反映了一定生态梯度,能够解释植被或植物种的分布与环境之间的关系。Ramensky 于 1930 年开始植被非正式排序方法的研究,该方法在 20 世纪 50 年代初期得到广泛应用<sup>[52]</sup>; Ter Braak<sup>[53]</sup> 开创性的运用典范对应分析方法是排序方法的最伟大变革,国内学者从 70 年代末开始研究排序。目前排序方法有直接梯度分析 (Direct gradient analysis) 和间接梯度分析 (Indirect gradient analysis) 两大类。其中直接梯度分析包括线性模型 (Linear model)、冗余分析 (Redundancy Analysis, *RDA*)、单峰模型 (Unimodal model)、典范对应分析 (Canonical Correspondence Analysis, *CCA*) 和除趋势典范对应分析 (Detrended Canonical Correspondence Analysis, *DCCA*) 等; 间接梯度分析又可分为基于距离的方法 (Distance-based approaches) 和基于特征分析的方法 (Eigenanalysis-based approaches) 两类。其中基于距离的方法主要包括极点排序 (Polar ordination, *PO*)、主坐标分析 (Principal Coordinates Analysis, *PcoA*) 和非度量的多维标定法 (Nonmetric Multidimensional Scaling, *NMDS*)。而基于特征分析的方法则主要包括主成分分析 (Principal Components Analysis, *PCA*)、对应分析 (Correspondence Analysis, *CA* or Reciprocal Analysis, *RA*) 和除趋势对应分析 (*DCA*)。以上方法各具特色,互有优缺点。在山地森林群落排序中,从极点排序 (*PO*)、主成分分析 (*PCA*)、对应分析 (*CA/RA*) 的应用,到目前除趋势对应分析 (*DCA*)、典范对应分析 (*CCA*) 的应用,研究精度逐渐提高,对植被与环境关系的分析越来越细。国外 Lieberman et al<sup>[21]</sup> 和 Hegazy et al<sup>[54]</sup> 运用除趋势对应分析 (*DCA*) 分别对哥斯达黎加热带森林和沙特阿拉伯植被的物种组成和多样性进行了分析; 国内王国宏<sup>[6]</sup> 针对祁连山北坡中段森林群落,开展了除趋势典范对应分析 (*DCCA*) 研究,并指出在尽可能全面地收集样地

数据的前提下, *DCCA* 排序是环境梯度分析的一个强有力的工具; 沈泽昊等<sup>[30]</sup> 综合运用除趋势对应分析 (*DCA*) 和典范对应分析 (*CCA*) 分析了 17 种环境因子之间的相关性,以及这些环境因子对 27 个多样性结构成分和 67 个样方空间格局的影响; 并定量分离不同尺度的环境变量对多样性格局分异的贡献。目前应用较为广泛的物种多样性排序,主要有除趋势对应分析 (*DCA*)、典范对应分析 (*CCA*) 和除趋势典范对应分析 (*DCCA*), 其他排序方法如非度量的多维标定法 (*NMDS*) 应用较少,今后可以在该方面加强研究。

#### 4.4 分析手段的创新

近 20 年来,计算机技术的快速发展催生了各种功能强大、方便实用的统计分析软件,不仅提高了数据分析的精度,加快了数据分析的速度,而且实现了准确和富于表现力的图形输出,使得对研究结果的解释更加简明和精确。

目前广泛运用在山地森林群落物种多样性垂直格局研究中的软件可分为两大类: ①通用型 (General-purpose) 软件,包括 Statistica, SAS, SPSS, Genstat, Systat, S-Plus, Minitab 等; ②多元分析 (Multivariate analysis) 软件,包括 PG-ORD, CANOCO, Cornell, Twinspan, NTSYS-pc, MVSP 等。其中以 Statistica 所受到的评价最高。以往的研究多利用 Cornell 生态学软件或 Hill 设计的 Tiwinspan 软件完成样方的双向指示种分析 (TWINSpan), 利用 Statistica 中的聚类分析模块进行聚类分析,以及利用 CANOCO 软件完成样方物种信息的除趋势典范对应分析 (*DCCA*)。目前 *DCCA* 只能在 Braak 1988 年设计的 CANOCO 软件中计算完成。笔者认为一般单元分析和聚类分析可采用通用型软件如 Statistica, 而对于多元分析则推荐采用生态学专业多元分析软件,如 PG-ORD, CANOCO 等。

## 5 结语

目前山地森林群落物种多样性垂直格局研究,主要集中于物种多样性沿着海拔梯度这一生态因子梯度的变化情况。实际上,在研究物种多样性的梯度特征时,很难把诸多综合作用于物种多样性的生态因子完全区分开来,如影响物种多样性梯度变化的生态因子除了土壤养分、水分条件、光照、温

度、胁迫(毒性、土壤 pH 值等)、竞争、演替以及干扰等,而且对于一个大的地理尺度,地质历史时期一些事件的影响也应该考虑在内。近年来开展的山地森林群落物种多样性及其环境解释研究,在建立环境数据库时通常只考虑了地形、地貌或温度、水分的影响,其环境解释的可信度尚有待于进一步探讨。随着数学方法的不断完善,可望在一定程度上弥补以上缺陷。数量分类和排序的迅速发展,定量地分离影响物种多样性动态的各种因子,合理、客观地提示植物群落之间、植被与环境之间的生态关系进行,从而使得更全面、更深入地诠释物种多样性与环境的关系成为可能。目前的研究仅局限于验证某个和某几个已有假说,对于山地森林群落物种多样性垂直格局机理的探索还有待于加强。建立山地森林群落物种多样性垂直格局信息系统和研制新的分析软件可能成为新的发展方向。

## 参考文献 (References):

- [1] Ma Keping. An elementary discussion of the concept of biodiversity [J]. *Chinese Diversity*, 1993, **1**: 20~ 22. [马克平. 试论生物多样性的概念 [J]. 生物多样性, 1993, **1**: 20~ 22.]
- [2] Millar C L and Pord L P. Managing for nature conservation [J]. *Bioscience*, 1988, **38**: 456~ 457.
- [3] Zhou Hongzhang. Species and species diversity [J]. *Chinese Biodiversity*, 2000, **8** (2): 215~ 226. [周红章. 物种与物种多样性 [J]. 生物多样性, 2000, **8** (2): 215~ 226.]
- [4] Lomolino M V. Elevation gradients of species density: historical and prospective views [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2001, **10**: 3~ 13.
- [5] Zhang Baiping, Yao Yonghui, Mo Shenguo, et al. Digital spectra of altitudinal belts and theirs hierarchical system [J]. *Journal of Mountain Science*. 2002, **20** (6): 660~ 665. [张百平, 姚永慧, 莫申国, 等. 数字山地垂直带谱及其体系的探索 [J]. 山地学报, 2002, **20** (6): 660~ 665.]
- [6] Troll Carl (ed.). Geocology of the High Mountain Regions of Asia [M]. Steiner, Wiesbaden, 1972.
- [7] Li Huaxun. Distribution regularity of mountain vegetation in China [J]. *Journal of Geography*, 1981, **36** (3): 267~ 27. [刘华训. 我国山地植被的分布规律 [J]. 地理学报, 1981, **36** (3): 267~ 27.]
- [8] Zhang Xinshi. Basic eco-geographical types of the altitudinal belts of mountain vegetation in China [A]. In: Research of vegetation ecology-memory of famous ecologist Professor Hou Xueyi [C]. Beijing: Science and Technology Press, 1997. 77~ 92. [张新时. 中国山地植被垂直带的基本生态地理类型 [A]. 见: 植被生态学研究——纪念著名生态学家侯学煜教授 [C]. 北京: 科学出版社, 1997. 77~ 92.]
- [9] Simpson G G. Species density of North American rodent mammals. Syst [J]. *Zoology*, 1964, **13** (5): 57~ 73.
- [10] Itow S. Species turnover and diversity patterns along an elevation broad-leaved forest coenocline [J]. *Journal of Vegetation Science*, 1991, **2**: 477~ 484.
- [11] Whittaker R H, Niering W A. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: V. Biomass, production, and diversity along the elevation gradient [J]. *Ecology*, 1975, **56**: 771~ 790.
- [12] Peet R K. Forest vegetation of the Colorado, Front Range; Pattern of species diversity [J]. *Vegetation*, 1978, **37**: 65~ 78.
- [13] Rey B J M. Patterns of diversity in the strata of boreal forest in British Columbia [J]. *Journal of Vegetation Science*, 1995, **6**: 95~ 98.
- [14] Wilson J B, Sydes M T. Some tests for niche limitation by examination of species diversity in the Dunedin area, New Zealand. N. Z. J [J]. *Bot.*, 1988, **26**: 237~ 244.
- [15] Palmer M W. The coexistence of species in fractal landscapes [J]. *American Naturalist*, 1992, **139**: 375~ 397.
- [16] Lieberman D M, Lieberman R P, Hartshorn G. Tropical forest structure and composition on a large scale altitudinal gradient in Costa Rica [J]. *Journal of Ecology*. 1996, **84**: 137~ 152.
- [17] Zimmerman J C, Wald L E De, Rowlands P G. Vegetation diversity in an interconnected ephemeral riparian system of north central Arizona, U S A [J]. *Biological Conservation*, 1999: 217~ 228.
- [18] Beas E W. Vegetational change along altitudinal gradients [J]. *Science*, 1969, **165**: 981~ 985.
- [19] Auerbach M, Shmida A. Vegetation change along an altitudinal gradient on Mt Hermon, Israel: no evidence for discrete communities [J]. *Journal of Ecology*, 1993, **81**: 25~ 33.
- [20] Vazquez G J A, Givnish T J. Altitudinal gradient in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierrade Manantlan [J]. *Journal of Ecology*, 1998, **86**: 999~ 1020.
- [21] Gansert D, Backes K, Kakubari Y. Altitudinal and seasonal variation of frost resistance of *Fagus crenata* and *Betula emanii* along the Pacific slope of Mt. Fuji, Japan [J]. *Journal of Ecology*, 1999, **87**: 382~ 390.
- [22] Kitayama K, Aiba S I. Ecosystem structure and productivity of tropical rain forests along altitudinal gradients with contrasting soil phosphorus pools on Mount Kinabalu, Borneo [J]. *Journal of Ecology*, 2002: 37~ 51.
- [23] Tuomisto H, Ruokolainen K, Yli-Halla M. Dispersal, environment, and floristic variation of Western Amazonian forests [J]. *Science*, 2003, **299**: 241~ 244.
- [24] Huang Jianhui, Gao Xianmin, Ma Keping. A comparative study on species diversity in zonal forest communities [J]. *Acta Ecological Sinica*, 1997, **17** (6): 611~ 618. [黄建辉, 高贤明, 马克平. 地带性森林群落物种多样性的比较研究 [J]. 生态学报, 1997, **17** (6): 611~ 618.]
- [25] Wang Guohong. Species diversity of plant communities along an altitudinal gradient in the middle section of northern slopes of Qilian Mountains, Zhangye, Gansu, China [J]. *Biodiversity Science*, 2002, **10** (1): 7~ 14. [王国宏. 祁连山北坡中段植物

- 群落多样性的垂直分布格局 [J]. 生物多样性, 2002, **10** (1): 7~ 14.]
- [26] Gao Xianming, Huang Jianhui, Wan Shiqiang, *et al.* Ecological studies on the plant community succession on the abandoned cropland in Taibaishan, Qinling mountains. [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, **17** (6): 619~ 625. [高贤明, 黄建辉, 万师强, 等. 秦岭太白山弃耕地植物群落演替地生态学研究演替系列地群落 $\alpha$ 多样性特征 [J]. 生态学报, 1997, **17** (6): 619~ 625.]
- [27] Shen Zehao, Zhang Xinshi, Jin Yixing. Spatial pattern analysis and topographical interpretation of species diversity in the forests of Daolaoing in the region of the Three Gorges [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2000, **42** (6): 620~ 627. [沈泽昊, 张新时, 金义兴. 三峡大老岭森林物种多样性的空间格局分析及其地形解释 [J]. 植物学报, 2000, **42** (6): 620~ 627.]
- [28] Ru Wenming, Zhang Feng. Study on vertical zonation of vegetation in the eastern part of the Zhongtiao Mountain, Shanxi [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2000, **6** (3): 201~ 205. [茹文明, 张峰. 中条山东段植被垂直带的数量分类研究 [J]. 应用与环境生物学报, 2000, **6** (3): 201~ 205.]
- [29] Shen Zehao, Zhang Xinshi, Jin Yixing. A vertical gradient analysis of the flora of Dalaoing Mountain in the Three Gorges region, China [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2001, **39** (3): 260~ 268. [沈泽昊, 张新时, 金义兴. 三峡大老岭植物区系的垂直梯度分析 [J]. 植物分类学报, 2001, **39** (3): 260~ 268.]
- [30] Shen Zehao, Fang Jingyun, Liu Zengli, *et al.* Patterns of biodiversity along the vertical vegetation spectrum of the east aspect of Gongga Mountain [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, **25** (6): 721~ 732. [沈泽昊, 方精云, 刘增力. 贡嘎山东坡植被垂直带谱的物种多样性格局分析 [J]. 植物生态学报, 2001, **25** (6): 721~ 732.]
- [31] Deng Hongbing, Hao Zhanqing, Jiang Ping, *et al.* Species frequency of communities along northern slope of Changbai Mountain, Northeast China [J]. *Journal of Forestry Research*, 2000, **11** (3): 187~ 190.
- [32] Schneider J V, Zipp D, Gavia J, *et al.* Successional and mature stands in an upper Andean rain forest transect of Venezuela: do leaf characteristics of woody species differ? [J]. *Journal of Tropical Ecology*, 2003, **19**: 251~ 259.
- [33] Gao Xianming, Chen Linzhi. The revision of plant life form system and an analysis of the life form spectrum of forest plants in the warm temperate zone of China [J]. *Acta Botanica Sinica*, 1998, **40** (6): 553~ 559. [高贤明, 陈灵芝. 植物生活型分类系统的修订及中国暖温带森林植物生活型谱分析 [J]. 植物学报, 1998, **40** (6): 553~ 559.]
- [34] Wu Zhengyi. Vegetation of China [M]. Beijing: Science Press, 1980. 788~ 798. [吴征镒. 中国植被 [M]. 北京: 科学出版社, 1980. 788~ 798.]
- [35] Hao Zhanqing, Deng Hongbing, Jiang Ping, *et al.* The changes of co-possession of plant species between communities with altitudes on northern slope of Changbai [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21** (9): 1421~ 1426. [郝占庆, 邓红兵, 姜萍, 等. 长白山北坡植物群落间物种共有度的海拔梯度变化 [J]. 生态学报, 2001, **21** (9): 1421~ 1426.]
- [36] Yu Deyong, Hao Zhanqing, Ji Lanzhu, *et al.* Dissimilarity of plant communities with changes in altitudes on the northern slope of Changbai Mountain [J]. *China Journal of Ecology*, 2003, **22** (5): 1~ 5. [于德永, 郝占庆, 姬兰柱, 等. 长白山北坡植物群落相异性及其海拔梯度变化 [J]. 生态学杂志, 2003, **22** (5): 1~ 5.]
- [37] Wang Guohong, Yang Limin. Gradient analysis and environmental interpretation of woody plant communities in the middle section of the northern slopes of Qilian mountain, Gansu, China [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, **25** (6): 733~ 740. [王国宏, 杨利民. 祁连山北坡中段森林植被梯度分析及环境解释 [J]. 植物生态学报, 2001, **25** (6): 733~ 740.]
- [38] He F L, Legendre P. Species diversity patterns derived from species-area models [J]. *Ecology*, 2002, **83** (5): 1185~ 1198.
- [39] Zhang Feng, Zhang Jintun, Zhang Feng. Pattern of forest vegetation and its environmental interpretation in Zhuweigou, Lishan Mountain Nature Reserve [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23** (3): 421~ 427. [张峰, 张金屯, 张峰. 历山自然保护区猪尾沟森林群落植被格局及环境解释 [J]. 生态学报, 2003, **23** (3): 421~ 427.]
- [40] Chen Tinggui, Zhang Jintui. Plant species diversity of Shenweigou in Guandi Mountain (Shanxi, China) I. Richness, evenness and Diversity indexes [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2000, **6** (5): 406~ 411. [陈廷贵, 张金屯. 山西关帝山神尾沟植物群落物种多样性与环境关系的研究 I. 丰富度、均匀度和物种多样性指数 [J]. 应用与环境生物学报, 2000, **6** (5): 406~ 411.]
- [41] Wen Yuanguang. A studies on the species diversity of vegetation in different environmental gradient in Daming Mountain [J]. *Journal of Guangxi Agricultural University*, 1998, **17** (2): 131~ 137. [温远光. 大明山不同环境梯度植被的物种多样性研究 [J]. 广西农业大学学报, 1998, **17** (2): 131~ 137.]
- [42] Campoamor J N and Molina J A. Diversity of Tricholomataceae along a Mediterranean altitudinal gradient [J]. *Cryptogamie Mycol*, 2001, **22** (3): 175~ 184.
- [43] Fisher R A. The relation between the number of species of individuals in a random sample of an animal population [J]. *Journal of Animal Ecology*, 1934, **12**: 42~ 58.
- [44] Chen Tinggui, Zhang Jintui. A comparison of fifteen species diversity indices [J]. *Henan Science*, 1999, **17**: 55~ 57. [陈廷贵, 张金屯. 十五个物种多样性指数的比较研究 [J]. 河南科学, 1999, **17**: 55~ 57.]
- [45] Whittaker R H. Evolution and measurement of species diversity [J]. *Taxon*, 1972, **21**: 213~ 252.
- [46] Ma Keping. Measurement of biotic community diversity I: measurement of  $\alpha$  diversity [J]. *Chinese Diversity*, 1994, **2** (3): 162~ 168. [马克平. 生物群落多样性的测度方法 I:  $\alpha$  多样性的测度方法 (上) [J]. 生物多样性, 1994, **2** (3): 162~

- 168.]
- [47] Ma Keping, Ye Wanghui, Yu Shunli, *et al.* Studies on plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, **17** (6): 593~ 600. 马克平, 叶万辉, 于顺利, 等. 北京东灵山地区植物群落多样性研究群落组成随海拔梯度的变化 [J]. *生态学报*, 1997, **17** (6): 593~ 600.]
- [48] Hao Zhanqing, Yu Deyong, Yang Xiaoming-M, *et al.*  $\alpha$  diversity of communities and their variety along altitude gradient on northern slope of Changbai Mountain [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, **13** (7): 785~ 789. [郝占庆, 于德永, 杨晓明, 等. 长白山北坡植物群落  $\alpha$  多样性及其随海拔梯度的变化 [J]. *应用生态学报*, 2002, **13** (7): 785~ 789.]
- [49] Ma Keping, Liu Canran, Liu Yuming. Measurement of biotic community diversity II: measurement of  $\beta$  diversity [J]. *Chinese Diversity*, 1995, **3** (1): 38~ 43. [马克平, 刘灿然, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法 II:  $\beta$  多样性的测度方法 [J]. *生物多样性*, 1995, **3** (1): 38~ 43.]
- [50] Hao Zhanqing, Yu Deyong, Wu Gang, *et al.* Analysis on  $\beta$  diversity of plant communities on northern slope of Changbai Mountain [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21** (12): 2018~ 2022. [郝占庆, 于德永, 吴钢, 等. 长白山北坡植物群落  $\beta$  多样性分析 [J]. *生态学报*, 2001, **21** (12): 2018~ 2022.]
- [51] Zhang Feng, Zhang Jintui. Research progress of numerical classification and ordination of vegetation in China [J]. *Journal of Shanxi University (Nat. Sci. Ed)*, 2000, **23** (3): 278~ 282. [张峰, 张金屯. 我国植被数量分类和排序研究进展 [J]. *山西大学学报*, 2000, **23** (3): 278~ 282.]
- [52] Whittaker R H. Gradient analysis of vegetation [J]. *Biol. Rev.*, 1967, **42**: 207~ 264.
- [53] Ter Braak C J F. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis [J]. *Ecology*, 1986, **67**: 1167~ 1179.
- [54] Hegazy A K, El-Demerdash M A, Hosni H A. Vegetation, species diversity and floristic relations along an altitudinal gradient in south-west Saudi Arabia [J]. *Journal of Arid Environments*, 1998, **38**: 3~ 13.

## Altitudinal Patterns of Species Diversity in the Montane Forest Communities: A Review

ZHANG Lu, SU Zhiyao, CHEN Beiguang

( College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

**Abstract:** Studies on the species diversity in the montane forest communities along an altitudinal gradient is an indispensable means to reveal the patterns of vertical vegetation zonality. These studies on three aspects, i. e., species diversity patterns in relation to altitudinal change, species diversity along the vertical vegetation spectra and the environmental interpretation for species diversity in the montane forest communities. Findings from past studies varied on species diversity in the montane forest communities along an altitudinal gradient, but they can be summarized as five models. The research on the species diversity along the vertical vegetation spectra of the montane forest communities has made great progress, which is from single factor, single target at the beginning to single factor, multi-target to multi-factor, multi-target at last. However, few studies have been conducted on the mechanism of altitudinal species diversity patterns in the montane forest communities. Methodological advances in this field of study have been great and can be described in terms of sampling methods and measurement methods. The main sampling methods include contiguous grid quadrats sampling and random communities sampling. Diversity index computation and univariate statistical methods such as regression, hypothesis testing, analysis of variance (ANOVA), and correlational analysis are commonly used methods to analyze the altitudinal patterns of species diversity in the montane forest communities. However, a series of multivariate statistical methods including numerical classification and ordination have been employed in the studies in recent years.

**Key word:** species diversity; altitudinal gradient; forest communities