

文章编号: 1008-2786-(2007)2-160-09

安徽牯牛降的植物多样性垂直分布特征 ——兼论山顶效应的影响

沈泽昊, 胡志伟, 赵俊, 王会

(北京大学环境学院生态学系, 北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871)

摘要: 牯牛降国家级自然保护区是我国生物多样性热点地区之一——黄山—武夷山区的一部分, 人为干扰较轻, 植被保存状况良好, 是这一生物多样性中心基本特征的代表性区域。牯牛降地区的植物物种多样性和群落的分布特征尚缺少系统的研究报道。对牯牛降南坡的植被垂直带进行样方和样带调查, 探讨其植物群落和植物物种多样性的海拔梯度格局, 及其影响因素。通过对样方数据的数据分类和 CCA 排序, 结合分析群落生活型构成、物种丰富度、 α 多样性、 β 多样性的结果表明: (1) 牯牛降南坡随着海拔的上升, 依次出现常绿阔叶林 (400~1100 m)、常绿落叶阔叶混交林 (1100~1350 m)、针阔混交林 (1350~1600 m) 和常绿针叶林 (1600~1728 m)。(2) 物种丰富度和多样性指数大致表现了沿海拔梯度降低的趋势; 但低海拔人为活动的干扰、海拔 1400 m 处样方小地形的显著变化、海拔 1500~1600 m 之间历史上的火干扰等因素, 导致了物种多样性海拔梯度特征的复杂化; 常绿阔叶林和常绿落叶针阔叶混交林的种-面积曲线差异反映了不同植被类型中物种分布的尺度效应的差异。(3) 海拔梯度、局部地形及其他生境条件的变化共同影响着物种多样性的格局。山地常绿落叶阔叶混交林、针阔叶混交林和黄山松纯林等是发育在同一气候垂直带条件下, 主要由地形引起的土壤与小气候差异导致的植被斑块。山顶效应对植物群落类型和物种多样性变化具有显著影响, 对于理解牯牛降植物物种多样性垂直梯度特征和模式具有重要意义。

关键词: 植物群落; 海拔梯度; 物种多样性; 格局; 山顶效应; 牯牛降

中图分类号: Q948.2

文献标识码: A

生物多样性在不同尺度上的分布特征及其内在机制是生态学的基本问题之一^[1-3]。随着关于不同区域、不同生态系统的研究结果日积月累, 生态学家对生物多样性的格局与形成机制提出了多种假说^[4-5]。其中, 物种沿环境梯度的生态位分化与共存是一个最早而最基本的假说^[6-7]。山地是地球表面最普遍存在的自然环境梯度之一。海拔梯度包含着温度、湿度、光照、土壤属性等直接生境因子的多尺度变化^[8-10], 复杂而活跃的山地环境过程对生物

的选择性和进化压力也更强^[11], 山地还保存着环境历史变迁对生物进化和生态适应影响的遗迹^[12]。由于复杂的影响因素和多尺度效应, 生物多样性沿山地海拔梯度的变化特征、模式和机制一直是生态学和生物地理学的一个活跃的研究领域^[13-17]。

牯牛降山地是黄山山脉向西延伸的主体, 在中国植被区划上属于亚热带常绿阔叶林东部亚地带, 地带性植被为常绿阔叶林。黄山—武夷山地区被认为是我国东南大陆生物多样性的一个关键区域^[18]。

收稿日期 (Received date): 2006-8-15; 改回日期 (Accepted): 2006-12-20

基金项目 (Foundation item): 国家基础研究发展计划 (973项目) “长江流域生物多样性变化、可持续利用及区域生态安全” (G2000046800); 国家自然科学基金项目 “我国东部山地植物物种多样性的垂直格局研究” (49971002)。[The study was jointly sponsored by a project of National Basic Research Program (973 Program) “Biodiversity change, sustainable utilization and regional ecological security in the Yangtze Basin” (G2000046800), and a project of National Natural Science Foundation of China “The altitudinal patterns of plant species diversity in the mountains of eastern China” (49971002),]

作者简介 (Biography): 沈泽昊, 生态学博士, 副教授, 主要研究兴趣为植被生态学与生物多样性、景观生态学与生态系统管理。[Shen Zehao, Ph.D of ecology, associate professor. Major research interest: vegetation ecology and biodiversity, landscape ecology and ecosystem management.]

关于武夷山和黄山的植物多样性分布特征已有过不少研究^[19-22], 但关于黄山和牯牛降的植物多样性分布特征则未见专门报道。本文以牯牛降东南坡的植物群落调查为基础, 研究其物种多样性的垂直分布格局, 探讨其植物群落结构、物种及生活型组成及多样性与山地环境梯度的关系, 并对山顶地形的生态效应进行讨论。试图为当地的自然保护区建设和植物资源的保护和利用提供科学依据。

1 研究区域与方法

1.1 研究区概况

牯牛降位于安徽省东南部, 地理坐标为 $30^{\circ}00' \sim 30^{\circ}14'N$, $117^{\circ}20' \sim 117^{\circ}37'E$, 与黄山东西相望。本区地层古老, 构造上属于扬子凹陷与江南台隆的过渡地带。“燕山运动”形成的黄山—九华山和牯牛降—大历山花岗岩侵入岩体构成了牯牛降和黄山的主体。因此, 基岩以花岗岩为主的牯牛降山体陡峭, 最高峰海拔 1 727.6 m, 相对高度达 1 660 m。牯牛降具亚热带湿润季风气候, 山地气候垂直变化显著。年平均气温为 $9.2^{\circ}C$ (顶峰) $\sim 14.9^{\circ}C$ (山脚), 最高月均温 $27.2^{\circ}C$ (顶峰) $\sim 29.3^{\circ}C$ (山脚), 最低月均温 $-15^{\circ}C$ (顶峰) $\sim -5^{\circ}C$ (山脚), $\geq 10^{\circ}C$ 年积温 $2\,679.6^{\circ}C$ (顶峰) $\sim 4\,897^{\circ}C$ (山脚)。山麓测站多年平均降水量 1 600~1 700 mm, 其中 76% 的降雨量集中在 3~8 月的雨季, 南坡比北坡总雨量多 7%。土壤自低海拔地区向上依次分布为黄红壤 (某些地势较陡、侵蚀或垦殖严重的地带为黄红土)、酸性棕壤、铁铝质粗骨土 (硅铝质粗骨土) 或石质土、暗黄棕壤^[23]。

牯牛降天然植被得到了良好的保护, 并于 1988 年成立以森林生态系统为主要保护对象的国家级自然保护区。当地地带性植被为常绿阔叶林, 植被的垂直分布比较明显, 从山脚到山顶, 依次出现的植被类型为常绿阔叶林、常绿阔叶混交林、落叶阔叶林、针阔混交林、黄山松人工纯林和少量的山地矮林和山地草甸。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置

在牯牛降东南坡, 我们从山麓海拔 395 m 处向山顶设置群落调查样地, 海拔每上升约 50 m 设置一块样地, 总共 27 块。每个样地面积为 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$, 以 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 的小样方为单元进行植被调查。另

在 1 300 m 和 700 m 处设置了两条 $10\text{ m} \times 500\text{ m}$ 的样带, 调查单元也为 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 。

1.2.2 观测内容

调查观测内容包括: 样地的经度、纬度、海拔、坡度、坡形、坡向、坡位以及其他特征; 测量记录样地中所有 $\text{dbh} \geq 6\text{ cm}$ 的存活植株的种名、胸围和高度; 记录灌木及草本层物种的种类并测量其盖度。

1.2.3 群落分类与排序分析

利用二元指示种分析 (TW NSPAN) 方法进行样方群落分类; 利用典范对应分析 (Canonical Correspondence Analysis, CCA) 方法分析群落的分布特征, 为使不同性质的数据具有可比性, 对各特征数据进行如下预处理: $X_i' = [X_i - \min(X_i)] / [\max(X_i) - \min(X_i)]$ 。

相关方法参见文献^[24]。TW NSPAN 和 CCA 分析用 CANOCO 4.0 软件完成。

1.2.4 物种多样性测度方法^[25]

1. 物种丰富度: S = 出现在样地中的物种数目

2. α 多样性: 包括 Shannon-Wiener 指数和 Pielou 指数

Shannon-Wiener 指数: $H' = -\sum_{i=1}^s P_i \cdot \ln P_i$

Pielou 指数: $E = H' / \ln S$

式中 P_i 为种 i 的重要值。

3. β 多样性: 包括 Sorenson 指数和 Cody 指数

Sorenson 指数: $I_{ac} = 2c / (a + b)$

Cody 指数: $BC = (a + b - 2c) / 2$

式中 a 和 b 分别为两群落各自的物种数, c 为两群落的共有物种数。

2 结果

在 27 个森林群落样方合计 $10\,800\text{ m}^2$ 的观测面积中, 共记录到高等植物 109 科 258 属 464 种 (含亚种、变种)。其中蕨类植物 12 科 19 属 30 种, 裸子植物 3 科 3 属 5 种, 被子植物 94 科 236 属 429 种。

2.1 群落数量分类与分异格局

图 1 显示了 TW NSPAN 对 27 个样方的群落类型划分结果, 以 +、- 号分别代表每次二歧划分的两组指示种。TW NSPAN 的结果和群落冠层树种生活型结构的海拔梯度 (表 1、图 2) 基本反映了牯牛降植被的垂直分布格局, 表明:

牯牛降常绿阔叶林大致分布在 1 100 m 以下, 主要有三个群系, 从下往上分别是青冈栎群系 (海



分类指示种 Indicative species 棉槠 (-)、青冈栎 (-)、红楠 (-)、黄山松 (+)、三桠乌药 (+); 黄丹木姜子 (+); 茅栗 (*Castanea seguinii*) (-); 红楠 (+); 茶条果 (-); 交让木 (-)

图 1 样方植物群落的 TW NSPAN 分类

Fig 1 A TW NSPAN classification of communities in the sampling plots

表 1 群落样方基本特征

Table 1 The basic characteristics of the sampling plots

样方	海拔 (m)	坡向	坡度	坡位	样方面积	优势种	Shannon-W iener
P.b.t	Elevation	Aspect	Slope	Position	Area (m ²)	Dominant species	Index
s1	395	SE60°	5	中下	400	青冈栎、甜槠、榿木	2.139
s2	460	SE10°	5	下	400	紫楠、榿木、桑树	2.361
s3	499	SE10°	30	中下	400	青冈栎、小叶青冈	2.201
s4	522	NE40°	35	中下	400	青冈栎、棉槠	2.101
s5	613	S	5	中下	400	红楠、紫楠、杉木	1.980
s6	637	S	15	中下	400	红楠、青冈栎、小叶青冈	2.066
s7	720	SE60°	5	中下	400	红楠、青冈栎、小叶青冈	1.939
s8	742	SW 70°	5	下	400	红楠、五裂槭、小叶青冈	1.823
s9	810	SW 70°	30	中	400	小叶青冈、青钱柳	2.106
s10	850	SE40°	35	中下	400	棉槠、小叶青冈、枫香	1.944
s11	910	W	40	中下	400	棉槠、黄丹木姜子、枫香	2.038
s12	1 000	NW 80°	35	中下	400	小叶青冈、黄丹木姜子	1.851
s13	1 050	SW 25°	25	中	400	豺皮樟、小叶青冈	2.125
s14	1 100	SW 60°	25	中	400	小叶青冈、交让木、青冈栎	2.196
s15	1 150	SW 60°	35	上	400	交让木、小叶青冈、黄山松	1.664
s16	1 200	SE30°	15	上	400	小叶青冈、黄山松	1.025
s17	1 261	S	15	上	400	小叶青冈、黄山松	1.155
s18	1 300	SE45°	20	中上	400	交让木、小叶青冈	1.916
s19	1 345	SE35°	15	中上	400	交让木、茶条果	2.153
s20	1 400	SW 30°	5	上	400	黄山松、黄山栎、三桠乌药	0.997
s21	1 450	SW 50°	30	中上	400	黄山松、交让木	0.635
s22	1 500	NW 75°	38	中上	400	黄山松、交让木、白檀	1.204
s23	1 550	W	35	中上	400	黄山松、交让木、三桠乌药	1.248
s24	1 600	NW 55°	25	中上	400	黄山松、交让木、三桠乌药	0.886
s25	1 650	NW 65°	30	上	400	黄山松	0.643
s26	1 700	NW 30°	20	上	400	黄山松	0.281
s27	1 728	NW 80°	25	上	400	黄山松	0.245

青冈栎 *Quercus glauca*; 甜槠 *Castanopsis eyrei*; 榿木 *Loropetalum chinense*; 紫楠 *Phoebe sheareri*; 桑树 *Mora althayana*; 小叶青冈 *Quercus gracilis*; 红楠 *Michalus thunbergii*; 杉木 *Cunninghamia lanceolata*; 五裂槭 *Acer oliverianum*; 青钱柳 *Cyclocarya paliurus*; 绵槠 *Lithocarpus henryi*; 枫香 *Liquidambar formosana*; 黄丹木姜子 *Litsea elongata*; 豺皮樟 *Litsea coreana* var. *sinensis*; 交让木 *Daphniphyllum macropodum*; 黄山松 *Pinus taiwanensis*; 茶条果 *Symplocos cnestii*; 黄山栎 *Quercus stevensii*; 三桠乌药 *Lindera obtusiloba*; 白檀 *Symplocos paniculata*

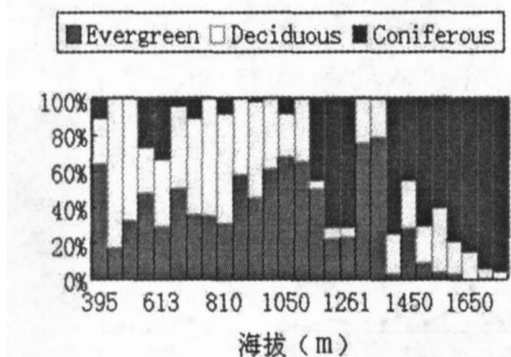


图 2 不同生活型乔木重要值的海拔梯度变化

Fig 2 A altitudinal gradient of the importance values of different growth forms of trees in the plots

海拔 550 m 以下)、红楠群系 (海拔 500~800 m) 和小叶青冈群系 (海拔 850~1100 m)。其中常见的常绿树种还包括紫楠、尖叶山茶 (*Camellia cuspidata*)、绵槠、榿木等, 并混生有枫香、五裂槭、青钱柳等落叶树种和马尾松 (*Pinus massoniana*)、杉木和粗榧 (*Cephalotaxus sinensis*) 等针叶树。其中, 在海拔 500 m 以下出现了钩栲 (*Castanopsis tibetana*)、甜槠等更暖性的亚热带常绿阔叶树种; 小叶青冈、绵槠、交让木等为建群种, 比较耐寒的一类群落主要分布在海拔 900~1100 m 间; 海拔 1100~1400 m 间, 主要是由常绿的小叶青冈、交让木、豺皮樟和落叶的亮叶水青冈 (*Fagus lucida*)、短柄抱朴 (*Quercus glandulifera* var. *brevipetiolata*)、绿叶甘姜 (*Lindera neesiana*)、君迁子 (*Diospyros lotus*)、槭树 (*Acer* spp.) 等形成的常绿落叶混交林, 并含有黄山松。海拔 1400 m 以上, 黄山松逐渐在群落中占据主导地位形成针阔叶混交林, 并在海拔 1600 m 以上形成大片纯林。

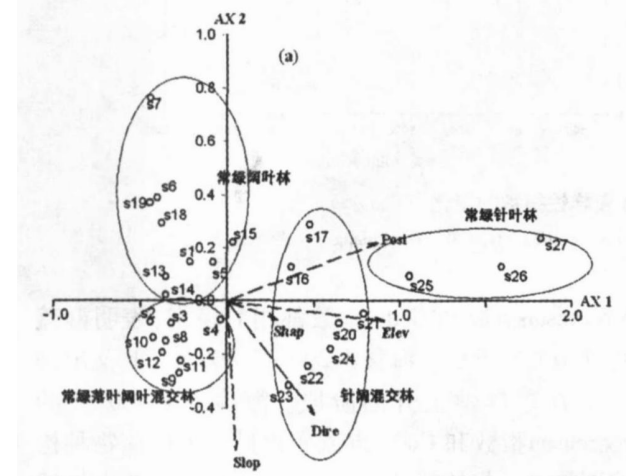


图 3 样方群落的 CCA 排序

Fig 3 The CCA ordination of the plots

图 2 显示, 常绿阔叶树种在海拔 < 1350 m 在群落中基本处于主导地位, 可能由于较强烈的人为干扰, 更新迅速的落叶树种在低海拔部分样方中的重要值反而更大。从海拔 1150 m 开始, 黄山松就能在群落中占据优势, 并在海拔 > 1400 m 的全部样方中处于建群种的地位。从样方的 CCA 排序来看 (图 3), 第一排序轴主要反映了海拔 (Elev) 和地形坡位 (Posi) 的变化, 第二轴则主要反映坡度 (Slop) 的变化。结合坡向 (Dire) 在两排序轴上的分量来看, 第一二轴分别反映了与地形相关的热量和水分梯度。而图 3 中属于不同植被类型的样方分布显示, 海拔 1100 m 以下的群落之间在热量上的差异并不显著, 而主要是局部地形差异变化 (主要是坡度和坡向) 带来的水分条件的差异主导着群落结构的变化。样方 1617 因为处在山脊上, 其群落结构特殊性也主要是由局部地形 (坡度和坡位) 引起的。针阔叶混交林和针叶林两类群落的相对位置显示了其在热量条件上与常绿阔叶林样方之间的显著差异。

2.2 生物多样性格局

2.2.1 物种丰富度

统计样方植物科、属、种数沿海拔梯度的变化, 三者的规律基本一致 (图 4a), 即总体上随海拔上升, 植物的科、属、种丰富度存在下降趋势。海拔 700 m 附近的样方 s6、s7 为溪边砾石坡上发育的常绿阔叶林, 土壤层较薄且为砂砾质地, 生境较干燥, 因而形成较单纯的乔木层, 林下物种较单一。海拔 1450~1600 m 间出现的一个反常峰值。木本、草本和蕨类植物物种丰富度的海拔梯度有所不同 (图 4b)。其中蕨类植物基本呈随海拔上升而减少的趋势, 但在海拔 > 800 m 就比较稳定。其他草本植物的丰富度在海拔 < 1400 m 基本稳定, 但在海拔 1500~1550 m 间存在一个显著的峰值。木本植物丰富度在整体上有随海拔上升而缓慢下降的趋势, 但在低海拔有几个显著低值, 而在海拔 1500~1600 m 间也存在一段反常高值。

2.2.2 多样性和均匀度

对乔木层 α 多样性的测度还采用 Shannon-Wiener 多样性指数 (H') 和 Pielou 均匀度指数 (E)。图 5 显示, α 多样性与海拔梯度之间存在负相关关系, 特别在海拔 1400 m 左右, 指数 H' 和 E 均随海拔上升而迅速下降。海拔 1200~1400 m 间的偏低值可能与样方地形接近山峰有关。

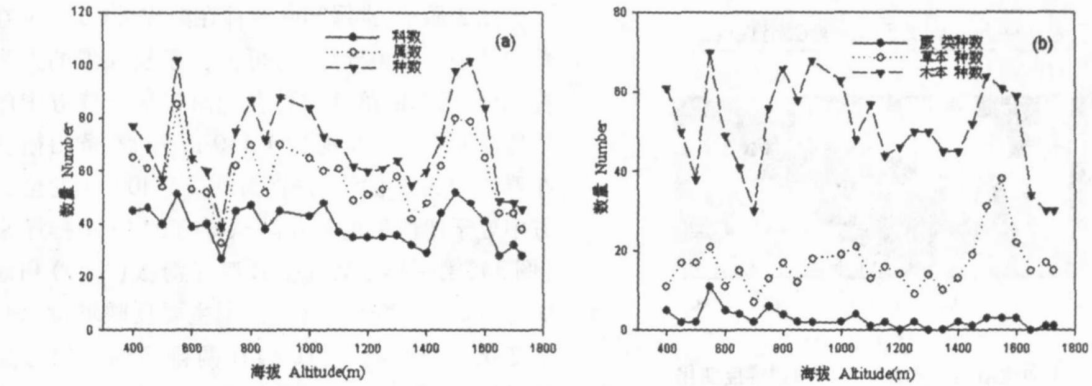


图 4 牯牛降海拔梯度不同等级分类单元多样性 (a)与不同生活型植物种数 (b)

Fig. 4 The altitudinal gradient of plant family, genus and species (a), and richness of tree, herb and fern species

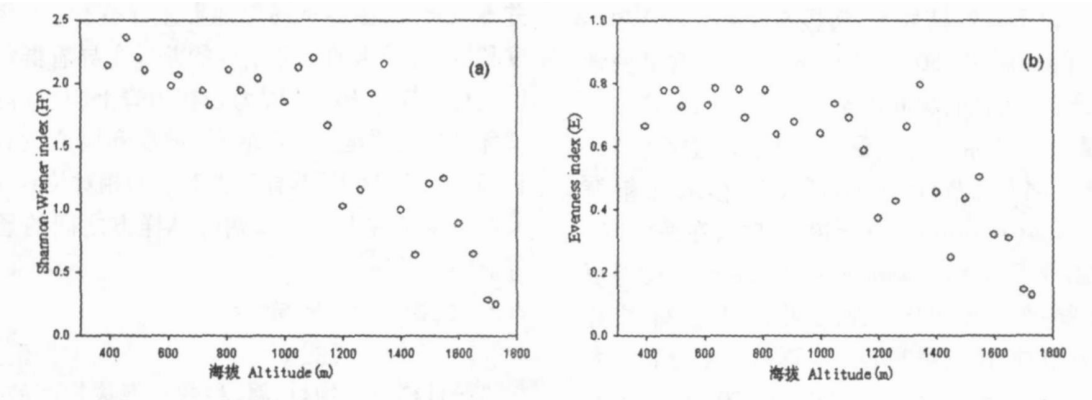


图 5 牯牛降海拔梯度 (a) 多样性指数和 (b)均匀度指数的变化

Fig. 5 Altitudinal changes of (a) species diversity index and (b) evenness index of the plots at Mt. Gunijiang

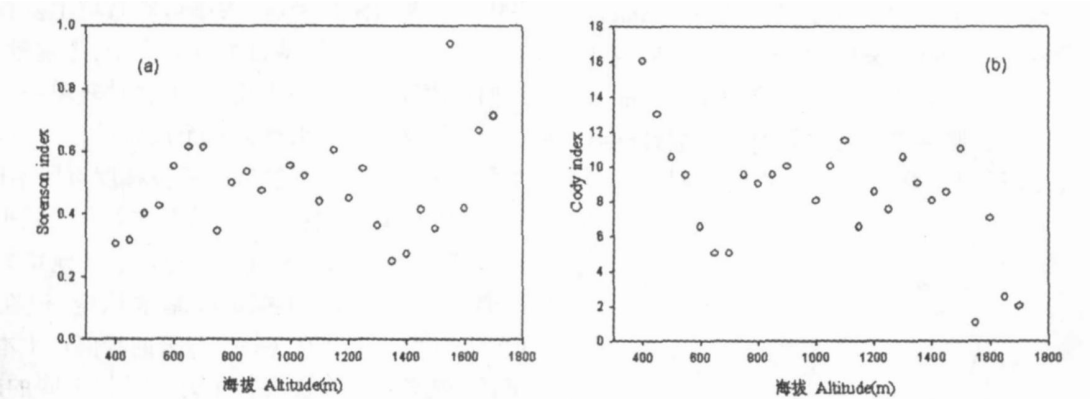


图 6 牯牛降海拔梯度 β 多样性指数的变化

Fig. 6 Altitudinal changes of β diversity indices of the plots at Mt. Gunijiang

2. 2. 3 β 多样性

利用样方间的物种构成相似性 (Sorensen指数)和替代性 (Cody指数)来反映牯牛降植物物种构成沿海拔梯度的变化规律。从图 6 来看,在海拔 > 750m,随着海拔上升样方间物种构成的相似性增大,物种替代速率降低。在 750~1 150 m 间,

Sorensen指数和 Cody指数都相对稳定,表明群落物种构成较近似。海拔 1 200~1 400 m 间,又出现一个 β 多样性上升的阶段。海拔 > 1 400 m 的 Sorensen指数和 Cody指数变化显示了群落物种构成渐趋单一化的趋势; β 多样性的变化在黄山松纯林样方之间达到最小值。

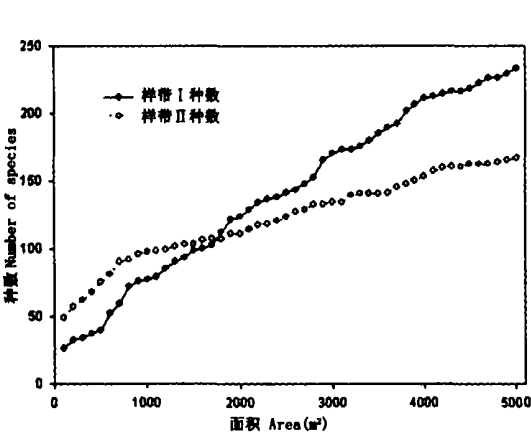


图 7 常绿阔叶林 (I) 和常绿落叶针阔混交林 (II) 的种 - 面积关系

Fig 7 Species-area relationship of evergreen broad leaved forests and mixed broad leaved-conifer forests

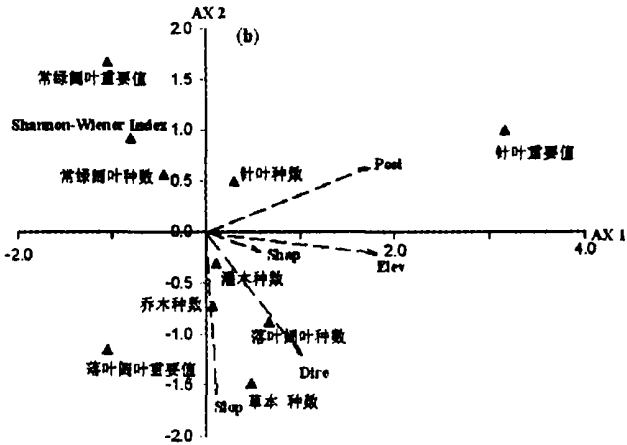


图 8 样方植物多样性的 CCA 排序分析

Fig 8 CCA of plant diversity indices of the plots

2. 2. 4 种数 - 面积关系

常绿阔叶林 (海拔 600 m) 和常绿落叶混交阔叶林 (海拔 1 300 m) 两条 10 m × 500 m 样带的种 - 面积曲线 (图 7) 表明, 取样面积在 1 700 m² 以下, 混交林中物种数目高于常绿阔叶林, 但随着面积的增加, 常绿落叶阔叶混交林样带中物种数目的增加速度明显低于低海拔处的常绿阔叶林样带, 并最终在物种丰富度上落后于常绿阔叶林。5 000 m² 取样面积中, 常绿阔叶林和常绿落叶阔叶混交林的植物物种

丰富度分别是 232 种和 168 种。

2. 2. 5 物种多样性的地形格局

表 2 是对 27 个样方不同物种多样性指标的 CCA 排序结果。结果前 3 轴共解释了多样性指数空间变异的 41. 0%。对排序轴与地形因子之间的回归方程, 并利用 Mont Carlo 方法进行检验, *P* 值表明第 1、2 排序轴承载了样方的主要地形信息, 主要是海拔、坡位和坡度。

表 2 样方地形指标对 CCA 排序轴的多元回归系数

Table 2 The multi-regression coefficients of the CCA axes on the topographic indices

地形变量 Topographic index	特征值 Eigen value	解释变异 Variance explained	海拔 Altitude	坡向 Exposure	坡度 Slope	坡位 Position	<i>P</i>
Ax is1	0. 133	32. 4%	- 0. 689	0. 036	0. 003	- 0. 326	0. 01
Ax is2	0. 028	6. 8%	0. 369	0. 001	- 0. 798	- 0. 217	0. 02
Ax is3	0. 007	1. 8%	0. 262	- 0. 862	0. 025	0. 197	0. 54

对图 8 总体上看, 在海拔梯度上, 乔、灌、草三大类的丰富度中心以灌木种最低而草本种最高, 乔木种居中。在局部尺度上, 草本种类在坡度较陡、阳坡丰富度更高, 灌木种丰富度在坡度较小、中等光照条件下最高; 乔木种丰富度也在偏阳性、较陡峭的生境较高。

度最高。

常绿和落叶阔叶树种在群落中的重要性随海拔上升而显著减小; 针叶树种的群落地位则存在相反的趋势。而在相同海拔, 常绿阔叶树种在坡度较大、偏阴坡向的生境占优势; 而落叶阔叶树种则在较平缓、偏阳坡生境占优势; 从局部坡位来看, 针叶树在山坡顶脊部位占据优势; 而落叶阔叶种在沟谷低坡位。

在乔木中, 常绿阔叶树种的丰富度中心在低坡位、坡度较陡的阴坡生境, 而落叶阔叶树种的丰富度中心在较高海拔、中低坡位、较和缓的阳坡生境; 针叶树种丰富度在中海拔、较陡坡、位偏高。样方物种 Shannon-Wiener 指数的最大值与常绿阔叶树种丰富度的峰值最接近, 表明常绿阔叶林群落的物种丰富

3 讨论与结论

山地植物多样性分布的基本特征为海拔梯度相关的热量和水分条件所控制, 但人为和自然干扰及

小尺度环境异质性的影响也普遍存在^[26-28]。牯牛降低海拔地区森林群落的 α 多样性起伏较大,并表现出较高的 β 多样性,反映了人为活动对森林干扰强度变化,但低海拔常绿阔叶林样方的物种丰富度,总体上高于中高海拔的混交林类型。在我国东、中部湿润山地低海拔地区植被没有明显的干旱胁迫,这种植物物种多样性的垂直格局比较普遍^[22, 29-31],而不同于西部较干旱地区更常见的“中部隆起型”物种丰富度垂直梯度格局^[32, 33]。常绿阔叶林和常绿落叶阔叶混交林的种-面积曲线的关系也不同于华中、西南山地,后者中山混交林的物种丰富度随面积的增加速率明显高于基带植被^[32, 34]。

在海拔 1 400~1 600 m 间,物种丰富度和 α 多样性出现一个反常的高峰值,在草本和木本植物中都有所反映,并改变了 β 多样性的变化趋势。其原因有两方面:1)因为海拔 1 400 m 样方到达一座山峰顶部附近,更高的样方转移设置在牯牛降主峰下,虽然海拔上升了,但局部的坡位则有所下降,水分条件好转,从而导致多样性回升;2)在牯牛降主峰的海拔 1 500~1 600 m 一带,1980年代后期曾发生一场森林大火,现有植被是在残留植被基础上恢复发展起来的,因此干扰也可能是偏高的物种多样性的成因之一,草本物种丰富度在海拔 1 500 m 左右的峰值应尤其说明问题。

包括青冈栎群系和楠木群系的常绿阔叶林,在牯牛降低海拔地区分布广泛于海拔 800 m 以下,由于含有钩栲、甜槠等种类,櫟木在本地生长成为高达 10 m 的常绿乔木,这些使得牯牛降的地带性植被具备了中亚热带常绿阔叶林的典型特色^[32, 34]。另一方面,不同于华中的中西部山地,牯牛降山地垂直带上不存在常绿落叶阔叶混交林带。尽管我们在牯牛降还发现主峰之下海拔 1 300~1 400 m 高度上有小片以亮叶水青冈为优势种的混交林分布,但黄山松从与常绿阔叶树种混交,直至在海拔 1 728 m 的牯牛降顶峰形成纯林,显然没有达到其分布的气候上限。黄山松混交林中除让木、小叶青冈、茶条果等常绿树种外,落叶树种主要有三桠乌药、白檀、君迁子、黄山榉树等,其性质与鄂西等地的山地常绿落叶阔叶混交林一致。据此推断,在牯牛降顶峰的高度上,其植被仍然属于亚热带性质。

黄山松主要分布在光照条件好、土壤层较薄的凸坡、山脊生境;栎、栗类和水青冈等落叶阔叶树种通常在地势较平缓、土层深厚的生境占优势;常绿阔

叶树种则在较湿润、陡峭的沟谷或阴坡生境较为集中。因此,以针叶(黄山松)、落叶阔叶和常绿阔叶树种为优势种的群落斑块形成镶嵌格局,亚热带山地常绿、落叶阔叶混交林和针阔叶混交林当属于同一垂直气候带中的植被类型。景观(中)-斑块(小)尺度的地形地貌及下伏基岩的变化,及其引起的小气候、土壤条件的空间异质性,是造就这种复合景观的原因。对于黄山松,只有在山体顶、脊附近风大而蒸腾强烈、土壤干燥、瘠薄的生境条件下,才能取得绝对竞争优势,成为单优树种。这种典型的山顶地形效应是黄山松纯林成片存在的基础。另外,山顶效应的存在,使得植物群落类型在接近山顶的很小海拔范围内发生显著变化,并同样影响到群落物种构成和物种多样性水平。在本研究中,从海拔 1 400 m 样方到 1 450 m 样方,尽管海拔上升,但局部坡位降低,群落物种丰富度相应发生了明显的变化。山顶效应的影响从图 4 的多样性数据增减得到明显的反映。这也可能是本文两种植被类型种-面积曲线关系的特殊性的部分原因。

在我国亚热带东南部,山体高度一般在海拔 2 000 m 上下,而黄山松林往往成为山顶脊部的优势植被^[35, 36]。这同样可能是地带性气候条件下局部地形效应-山顶效应的结果。因此,山顶效应对于理解这一区域植物物种多样性海拔梯度模式具有一定的普遍性意义,值得进一步探讨。

参考文献 (References)

- [1] MacArthur R. H. Pattern of species diversity [J]. *Biological Review*, 1965, 40: 510~533
- [2] McIntosh R. P. The Background of Ecology [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1985.
- [3] May R. M. How many species are there on Earth? [J]. *Science*, 1988, 241: 1441~1449
- [4] Huston, M. Biological Diversity [M]. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1994. 681
- [5] Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2000, 31: 343~366
- [6] Huston, M. A general hypothesis of species diversity [J]. *American Naturalist*, 1979, 113: 81~101
- [7] Connors H. N., Noble R. R. Dispersal variability and transient niches: species coexistence in a uniformly variable environment [J]. *American Naturalist*, 1985, 126: 706~723
- [8] Fu B. P. Mountain Climate [M]. Beijing: Science Press, 1983. [傅抱璞. 山地气候 [M]. 北京: 科学出版社, 1983.]
- [9] Lin Z. G. Topography-induced Precipitation Climatology [M]. Beijing: Science Press, 1995. [林之光. 地形降水气候学 [M]. 北京: 科学出版社, 1995.]

- [10] Odeh I.A., M.Bratney A.B., Chittleborough D.J. Spatial prediction of soil properties from landform attributes derived from a digital elevation model[J]. *Geoderma*, 1994, 63: 197~214
- [11] Haslett J.R. Insect communities and the spatial complexity of mountain habitats[J]. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 1997, 6: 49~56
- [12] Ricklefs R.E., Schluter D. Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives[M]. Chicago: University of Chicago Press, 1993.
- [13] Stevens G. C. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude[J]. *American Naturalist*, 1992, 140: 893~911
- [14] Rahbek C. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? [J]. *Ecography*, 1995, 19: 200~205
- [15] He J. S. and Chen, W. L. A review of gradient changes in species diversity of terrestrial plant communities[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, 17(1): 91~99[贺金生, 陈伟烈. 陆地植物群落物种多样性的梯度变化特征[J]. 生态学报, 1997, 17(1): 91~99]
- [16] Lamolino M. V. Elevation gradients of species-density: historical and perspective views[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2001, 10: 3~13
- [17] Fang J. Y., Shen Z. H., Tang Z. Y., et al. The protocol for the survey plan for plant species diversity of China's mountains [J]. *Biodiversity Science*, 2004, 12(1): 5~9[方精云, 沈泽昊, 唐志尧, 等. “中国山地植物物种多样性调查计划”及若干技术规范[J]. 生物多样性, 2004, 12(1): 5~9.]
- [18] Chen C. D. Biodiversity in the Wuyi Mountain and its importance in China [J]. *Chinese Biodiversity*, 1999, 7(4): 320~326[陈昌笃. 论武夷山在中国生物多样性保护中的地位[J]. 生物多样性, 1999, 7(4): 320~326]
- [19] Chen B. J., Wu P. C., Qiu P. X. eds. Studies on the plants of Mt. Huangshan[M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1965. 293~308[陈邦杰, 吴鹏程, 裘佩熹. 黄山植物的研究[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1965. 293~308]
- [20] Lin P., Ye Q. H. Studies on the vegetation of the Wuyishan Nature Reserve. I. Outline of the vegetation distribution in the Huanggang Mountain[J]. *Wuyi Science Journal*, 1983, 3: 16~22[林鹏, 叶庆华. 武夷山植被研究(一): 黄岗山的植被分布概要[J]. 武夷科学, 1983, 3: 16~22]
- [21] Hu J. Q. and Liang S. W. eds. Plants of Huangshan[M]. Shanghai: Fudan University Press, 1996. 1~526.[胡嘉琪, 梁师文. 黄山植物[M]. 上海: 复旦大学出版社, 1996. 1~526]
- [22] Zheng C. Y., Liu Z. L., Fang J. Y. Tree species diversity along altitudinal gradient on southeast and northwest slopes of Mt. Huanggang Wuyi Mountains, Fujian, China[J]. *Biodiversity Science*, 2004, 12(1): 63~74[郑成洋, 刘增力, 方精云. 福建黄岗山东南坡和西北坡乔木物种多样性及群落特征的垂直变化[J]. 生物多样性, 2004, 12(1): 63~74]
- [23] Gu Yeping, Liu Birong, Wang Gengfu et al. Taxonomic classification of soils in themountain regions in south Anhui[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2003, 40(1): 10~21[顾也萍, 刘必融, 汪根法, 等. 皖南山地土壤系统分类研究[J]. 土壤学报, 2003, 40(1): 10~21]
- [24] Zhang J. T. Quantitative Methods in Vegetation Ecology[M]. Beijing: Chinese Science and Technology Press, 1995. [张金屯. 植被数量生态学方法[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1995.]
- [25] Magurran, A. E. Ecological Diversity and Its Measurement[M]. Princeton: Princeton University Press, 1988.
- [26] Driese K. L., Reiners W. A., Merrill E. H., et al. A digital land cover map of Wyoming, USA: a tool for vegetation analysis [J]. *Journal of Vegetation Science*, 1997, 8: 133~146
- [27] Whittaker R. J., Willis K. J., Field R. Scale and species richness: towards a general hierarchical theory of species diversity[J]. *Journal of Biogeography*, 2001, 28(4): 453~470
- [28] Sanj D. A. and Hobbs D. E. A hierarchical perspective of plant diversity[J]. *The Quarterly Review of Biology*, 2005, 80: 187~212
- [29] Shao B. Species diversity of alpine Abies forests at the north slope of Mt. Changbai[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 1999, 23(Suppl): 47~57[邵彬. 长白山北坡高山冷杉林的物种多样性[J]. 植物生态学报, 1999, 23(Suppl): 47~57]
- [30] Yu S. X., Zang R. G., Jiang Y. X. Spatial analysis of species diversity in the tropical vegetations along the vertical belt at Bawangling Nature Reserve, Hainan Island[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(9): 1438~1443[余世孝, 臧润国, 蒋有绪. 海南岛霸王岭垂直带热带植被物种多样性的空间分析[J]. 生态学报, 2001, 21(9): 1438~1443]
- [31] Yue M., Zhang L. J., Dang G. D. et al. The relationships of Higher Plants Diversity and Elevation Gradient in Foping National Reserve[J]. *Scientia Geographica Sinica*, 2002, 22(3): 349~354[岳明, 张林静, 党高弟, 等. 佛坪自然保护区植物群落物种多样性与海拔梯度的关系[J]. 地理科学, 2002, 22(3): 349~354]
- [32] Shen Z. H., Fang J. Y., Liu Z. L., et al. The pattern of biodiversity along the vertical vegetation spectrum on the east aspect of Gongga Mountain [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25: 721~732[沈泽昊, 方精云, 刘增力, 等. 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: 721~732]
- [33] Wang G. H. 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, 12(1): 99~107[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, 12(1): 99~107]
- [34] Shen, Z. H., Hu H. F., Zhou Y., et al. Altitudinal patterns of plant species diversity on the south slope of Mt. Shennongjia, Hubei, China[J]. *Biodiversity Science*, 2004, 10(1), 7~14[沈泽昊, 胡会峰, 周宇, 等. 神农架南坡植物群落多样性的海拔梯度格局[J]. 生物多样性, 2004, 10(1), 7~14]
- [35] Cai S. K., Yang Z. B., Jin J. N., et al. Pinus taiwanensis Forests in Wuyi Natural Reserve[J]. *Wuyi Science Journal*, 1985, 5: 265~272[蔡守坤, 杨志斌, 金久宁, 等. 武夷山自然保护区的台湾松(Pinus taiwanensis)林[J]. 武夷科学, 1985, 5: 265~

272]

[36] Wang L. P., Zhuo Z. D. *Acta Phytocologia et Geobotanica Sinica*, 1989, 13(1): 28~35 [王良平, 卓正大. 论黄山松林在庐

山植被垂直带谱中的位置. 植物生态学与地植物学学报, 1989, 13(1): 28~35]

Altitudinal Patterns of Plant Diversity on Mt. Guniujiang, Anhui, China —With a Discussion on the Ecological Impacts of Hilltop Condition

SHEN Zehao, HU Zhiwei, ZHAO Jun, WANG Hui

(Department of Ecology, College of Environmental Sciences and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871, China)

Abstract Mt. Guniujiang is a representative area to Mt. Huang—Mt. Wuyi Region—one of the global biodiversity hotspots in China, with fairly light human perturbation and effective protection to the original forest vegetation. But studies about plant biodiversity in this area were sparse, and the basic characteristics of spatial pattern of plant diversity have not been reported. In order to explore the altitudinal gradient of plant communities and plant species diversity, we sampled the vegetation on south slope of Mt. Guniujiang in plots and transects. TW-NSPAN was applied for community classification and CCA for gradient analysis and environmental interpretation, along with gradient analyses of growth-form composition, species richness, indices of α and β diversity. The results suggest that: 1) Along the elevation gradient appeared evergreen broad-leaved forests (400~1100 m), mixed evergreen broad-leaved and deciduous forests (1100~1350 m), mixed broad-leaved and conifer forests (1350~1600 m) and *Pinus taiwanensis* forest (1600~1728 m). 2) Species richness and indices of biodiversity roughly followed a decreasing trend along the altitudinal gradient, but the detailed pattern was complicated by the impact of human activities at low elevation, drastic change of topographic position between the plots at 1400 m and 1450 m, and a catastrophic disturbance of forest fire in recent history at 1500~1600 m. Different scale effects were shown between evergreen broad-leaved forest and mixed broad-leaved and conifer forest through their species number—plot area curves. 3) The data suggested that the altitudinal pattern of plant species diversity was interactively impacted by the elevation gradient at large scale and topography-driven habitat heterogeneity at local scale. The patches of evergreen broad-leaved forest, mixed evergreen broad-leaved and deciduous forest, mixed broad-leaved and coniferous forest, and conifer forest are community types formed in the same vertical climatic zone, differentiated by local habitat conditions that dominated by topography. Specifically, the effects of hilltop topography have prominent impacts on the change of community structure and species diversity, make sense in understanding the characteristics and model of altitudinal gradients of plant diversity of species and communities.

Key words plant community, species diversity, altitudinal gradient, pattern, hilltop impacts, Mt. Guniujiang