

植物物种多样性的垂直分布格局

唐志尧 方精云

(北京大学环境学院生态学系, 北京大学生态学研究与教育中心, 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: 生物多样性沿环境梯度的变化趋势是生物多样性研究的一个重要议题, 而海拔梯度包含了多种环境因子的梯度效应, 因此研究生物多样性的海拔梯度格局对于揭示生物多样性的环境梯度变化规律具有重要意义。在不同的研究尺度, 植物多样性沿海拔梯度具有不同的分布格局, 而形成这种格局的因素有很大差异。本文从 α 多样性, β 多样性和 γ 多样性三个尺度总结了植物物种多样性沿海拔梯度分布格局及其环境解释。 α 多样性沿海拔梯度的分布格局在不同生活型的物种之间差异很大, 但对于木本植物来说, 虽然也存在其他格局, 但 α 多样性随海拔升高而降低是被广泛接受的一种格局。在一般情况下, β 多样性随着海拔的升高而降低, 并且对于不同生活型的物种, β 多样性沿海拔梯度具有相似的分布格局。 γ 多样性沿海拔梯度具有两种分布格局: 偏峰分布格局和显著的负相关格局; 特有物种数往往随着海拔的升高而减少, 而特有度则随着海拔的升高而增加。

关键词: 物种多样性, 海拔梯度, α 多样性, β 多样性, γ 多样性

中图分类号: Q948, Q151 文献标识码: A 文章编号: 1005-0094(2004)01-0020-09

A review on the elevational patterns of plant species diversity

TANG Zhi-Yao, FANG Jing-Yun

Department of Ecology, College of Environmental Sciences, Center for Ecological Research & Education, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871

Abstract: Patterns of biodiversity along environmental gradients is one of the basic issues in the biodiversity studies. The elevational gradient incorporates multiple resource gradients which vary continuously in different fashions. As patterns along environmental gradients are significantly scale-dependent, we reviewed plant diversity patterns along the elevational gradient in different scales: α diversity, β diversity and γ diversity, as well the factors which maintain these patterns. At the local scale, there is no fixed elevational pattern for herb species richness. For woody plants, the monotonic decrease of species richness as elevation increases is thought to be a general pattern, yet other patterns exist. The decrease of β diversity with increasing elevation has been observed in different ecosystems. Species richness in different elevational bands exhibits two different patterns, monotonic decrease and hump-shaped pattern along the elevational gradient.

Key words: α diversity, β diversity, γ diversity, elevational gradient, species richness

生物多样性沿环境梯度的变化规律是生物多样性研究的一个重要议题(Kratochwil, 1999), 物种多样性则是最简单有效的描述群落和区域多样性的方法, 是生物多样性的本质内容(Magurran, 1988)。物种分布的格局是多个生态过程的产物, 这些生态过程主要受到包括物种的进化(物种的形成、迁移及

灭亡)、地理差异以及环境因子(地质、地貌、气候、土壤等)的控制(Whittaker *et al.*, 2001; Willis & Whittaker, 2002)。研究物种多样性的梯度格局以及控制这些格局的生态因子, 是保护生物学研究的基础(Noss, 1990)。物种多样性的分布格局主要与气候、群落生产力和其他因子相关(Odland & Birks,

1999; O'Brien *et al.* 2000), 同时还在不同程度上受到植被演化历史的影响(Ricklefs & Schluter, 1993; Qian & Ricklefs, 1999)。在此基础上, 贺金生和陈伟烈(1997)总结了在区域尺度上影响物种多样性分布格局的四类生态因子, 这些生态因子相互作用, 在研究多样性的梯度特征时很难加以区分。与纬度梯度相似, 作为地理梯度的海拔梯度由于包含了温度、湿度和光照等各种其他环境因子而成为生物多样性梯度格局研究的重要方面(Gaston 2000), 并且环境因子沿海拔梯度的变化要比沿纬度梯度快 1000 倍(Walter, 1979), 因而成为生态学家的重要研究对象。山地植物群落物种多样性随海拔高度的变化规律一直是生态学家感兴趣的问题, 但大部分研究集中于热带山地而忽略了温带山地的多样性格局(Wilson *et al.*, 1996; Kessler 2000)。

生物多样性分布格局与研究的尺度具有密切的关系: 在不同尺度, 控制生物多样性格局的因素有较大差异, 这些因素包括系统发生学、生物地理学、地史演化以及环境变迁过程, 因此对生物多样性格局的研究应该从不同的尺度着手(Godfray & Lawton 2001; Rey Benayas & Scheiner 2002)。生物多样性的测度主要从三个空间尺度着手: α 多样性主要关注局域均质生境下的物种数目, 因此也被称为生境内的多样性(within-habitat diversity)。在这一尺度下, 维持多样性的主要生态因素有生态位多样性以及物种之间的相互作用; 而生态位多样性与环境能量密切相关, 因此 α 多样性与环境能量有密切的关系。 β 多样性指沿环境梯度不同生境群落之间物种组成的相异性或物种沿环境梯度的更替速率, 也被称为生境间的多样性(between-habitat diversity)。控制 β 多样性的主要生态因子有土壤、地貌以及干扰等。 γ 多样性描述区域或大陆尺度的多样性, 是指区域或大陆尺度的物种数量, 也被称为区域多样性(regional diversity)。控制 γ 多样性的生态过程主要为水热动态、气候和物种形成及演化的历史(Whittaker, 1960; MacArthur, 1965; Whittaker *et al.* 2001)。本文从 α 多样性、 β 多样性以及 γ 多样性三个尺度上总结了植物物种多样性沿海拔梯度变化格局的最新进展。

1 α 多样性的海拔梯度格局

α 多样性用于描述局域群落的物种多样性, 一

般受到小环境以及生物之间的相互作用的影响(Whittaker *et al.* 2001)。对于物种总数(各种生活型物种数的总和)来说, 物种多样性具有多种海拔梯度分布格局, 其中多样性与海拔呈负相关关系, 即物种多样性随海拔升高而不断减少, 是最普遍的一种格局, 这种格局既可以发生在热带湿润山区(Yoda, 1967; Vazquez & Givnish, 1998)以及温带湿润山区(郝占庆等 2002), 同时也见于干旱地区, 如美国 Santa Catalina 山脉和 Great Smoky 山脉(Whittaker, 1956; Whittaker & Niering, 1965; Glenn-Lewin, 1977)。总体物种多样性随海拔变化的另一种格局是单峰分布格局, 即物种多样性随海拔的升高先增加后降低。这种分布格局在半干旱地区比较常见。在低海拔区域, 物种多样性受降水限制, 而在高海拔地区受到热量限制, 从而形成中海拔地区的高多样性分布(Whittaker & Niering, 1965; Wang *et al.*, 2002)。在湿润地区, 形成这种格局的主要原因在于低海拔地区郁闭的冠层, 使得草本层物种数目较少, 从而使得中海拔地区具有比高、低海拔地区都高的物种多样性(Whittaker, 1960)。在高海拔地区的矮丛生草甸(páramo) (Sklenar & Ramsay, 2001)和挪威草地群落研究中(Austrheim 2002), 虽然 Shannon-Wiener 指数随海拔升高而增加, 但物种丰富度随着海拔升高呈单峰分布。其他较为少见的格局包括在极端环境下, α 多样性随着海拔的升高而增加(Baruch, 1984), 以及物种总数沿海拔梯度的变化不存在显著的规律性(Dolezal & Srutek 2002), 但这些格局主要是由较小的海拔梯度所引起的。

植物物种多样性垂直分布格局与研究区域的气候条件密切相关(Ohsawa, 1995)。在 Front Range 山脉, 由于在水平距离上湿度变化明显, 在不同湿度环境下, 物种多样性具有不同的垂直梯度格局。沿南坡干旱区域的海拔梯度, 物种多样性在中海拔为最低; 而沿北坡的湿润区域, 中海拔为物种最丰富的地段(Whittaker, 1960; Peet, 1978)。

由于植物群落中各生活型物种的多样性对环境响应不尽一致, 不同生活型的植物种类沿海拔梯度呈现不同的多样性格局(Hamilton & Perrott, 1981; Rey Benayas, 1995; Ojeda *et al.* 2000)。例如, Ohlemueller & Wilson(2000)认为在新西兰, 木本植物物种数随海拔上升而降低, 物种总数同时也呈现显著降低的趋势; 而当仅仅考虑层下植物时, 其多样性

沿海拔梯度没有显著的分布规律。对于木本植物来说,物种多样性随海拔升高而降低的负相关关系较为普遍地存在于不同的生态系统(Whittaker ,1956 , 1960 ; Whittaker & Niering , 1965 ; Glenn-Lewin , 1977 ; Hamilton & Perrott ,1981 ; Gentry ,1988 ;Leathwick *et al.* ,1998 ;陈廷贵,张金屯 ,2000 ;Pausas & Austin 2001 ;郝占庆等 ,2002 ;岳明等 ,2002)。在热带森林的研究中,Vazquez & Givnish(1998)发现虽然乔木层物种多样性沿海拔梯度变化不大,但由于灌木物种多样性随海拔增加而减少,因此木本植物多样性随海拔呈现单调下降的趋势。对 Dolezal & Srutek(2002)在斯洛伐克 Carpathians 温带森林研究数据的分析表明,木本植物物种多样性随着海拔的升高而下降。Glenn-Lewin(1977)对北美树种多样性的研究表明,在水分充足的条件下,物种总数与年均温密切相关,而这种相关主要来源于乔木和灌木物种多样性与年均温的相关关系。而在水分并不充足的条件下,木本植物多样性与降水量呈正相关关系(O'Brien ,1993)。

单峰分布是木本植物多样性沿海拔梯度分布的另一种比较常见的格局。Md. Nor(2001)在 Kinabalu 山的研究表明,物种数随海拔呈现明显的单峰分布格局,而 Kitayama 在 Kinabalu 山(1992)和夏威夷 Haleakala 山(1996)也发现中海拔具有最高的物种多样性。在中国亚热带地区山地的研究也表明了这种单峰分布,如台湾玉山(Ding 2001)和四川峨眉山(Tang & Ohsawa ,1997)。物种多样性在中海拔最高的单峰格局被认为是由于降水在中海拔达到最大所引起(Kitayama ,1992 ; Md. Nor ,2001)。木本植物多样性还存在其他的海拔梯度格局,例如在日本常绿阔叶林中,Itow(1991)发现物种多样性随海拔升高而增加,但这种格局主要是存在于较小的海拔梯度的局部格局。

由于影响草本植物分布的因素较多,草本植物多样性随海拔变化的关系比较复杂。Glenn-Lewin (1977)对北美温带森林物种多样性进行了总结。在 Siskiyou 山脉,草本植物物种多样性与海拔呈显著的正相关关系,对 Dolezal & Srutek (2002)数据的重新整理也发现草本物种多样性与海拔呈正相关关系,这种趋势主要来源于禾草种类(grass)的增加,而形成这种格局的主要原因在于随着海拔的升高,群落盖度急剧减少引起光照增加,从而导致草本植

物多样性增加。草本植物物种多样性随海拔升高而减少是另一种比较常见的格局,这种格局常见于温带(Glenn-Lewin ,1977 ;郝占庆等 ,2002)和热带森林中(Vazquez & Givnish ,1998)。而在干旱温带草地中(Wang *et al.* , 2002 ;王国宏 ,2002),物种多样性呈现单峰分布格局。在 Siskiyou 山脉的干旱地段, Whittaker(1960)同样发现草本植物物种多样性呈现中海拔最高的单峰分布格局。而对于温带半湿润山脉的植物群落,草本植物物种多样性主要受制于群落的结构(岳明等 ,2002),由于群落盖度沿海拔没有固定的变化规律,因而草本物种多样性与海拔的关系并不明确。Ohlemueller & Wilson(2000)在新西兰的研究也认为草本植物多样性沿海拔梯度没有明显的分布规律。演替过程对物种多样性的海拔分布也有影响。在智利的矮灌丛群落中, Sax(2002)发现在经过长时间演替后,草本植物多样性随海拔升高而降低;而在演替初期(火烧以后 9 年),草本植物多样性随海拔升高而升高。

对其他植物多样性的海拔梯度格局研究较少。Negi(2000)对印度喜马拉雅山脉 Chopta-Tunganath 山区大型地衣以及 Negi & Upreti(2000)对 Rumbak 和 Rumchung 山区地衣的研究表明,地衣物种数随着海拔的上升呈单峰分布格局。在马来西亚 Kinabalu 山和玻利维亚 Carrasco 自然保护区,蕨类植物呈现单峰分布格局,这种格局的形成被认为与中海拔地区的湿度高有关(Kessler *et al.* , 2001b ; Kessler 2002)。

同时,由于不同科属的物种,其分布区的主要控制因子不同,多样性的垂直分布格局也有所不同。Kessler(2000)发现蕨类和野牡丹科植物主要与湿度(以苔藓盖度为指示)相关,而爵床科植物和附生凤梨科植物与海拔(温度)相关,天南星科植物与潜在蒸腾等相关。由于这些环境参数沿海拔梯度分布的格局并不一致,因而物种多样性沿海拔梯度的分布格局差异较大(Kessler 2000)。沈泽昊等(2001)对我国西南地区贡嘎山不同区系成分物种多样性的研究表明,由于物种起源的差异,不同区系成分的物种多样性沿海拔梯度呈现不同的分布格局。

2 β 多样性的海拔梯度格局

β 多样性指沿环境梯度不同生境之间群落物种组成的相异性或物种沿环境梯度的更替速率(Whit-

taker, 1960)。影响 β 多样性的主要因子有土壤、地质以及干扰等(Whittaker *et al.*, 2001)。作为局域(local)多样性和区域(regional)多样性之间的过渡, β 多样性的分布格局影响到区域生物多样性的梯度分布(Loreau, 2000; Condit *et al.*, 2002)。 β 多样性的测度主要有两种方式:基于物种组成的群落相异性(community dissimilarity)和基于物种分布界限的物种更替(turnover)。群落相异性表示沿研究梯度相邻样地间在物种组成上的差异,而物种更替则体现沿整个梯度物种替换的速率或数量。

与大部分动物多样性的海拔梯度格局相似,在一般情况下,植物的 β 多样性随海拔升高而单调下降(Vazquez & Givnish, 1998; Wang *et al.*, 2002),这一规律还出现在极端低温环境下的高山稀疏草原群落中(Sklenar & Ramsay, 2001)。 β 多样性在低海拔地区较高的原因主要与干扰及物种之间的相互竞争有关:中度干扰在增加 α 多样性的同时,也导致了生境的异质性,从而增加了 β 多样性(Wang *et al.*, 2002);而且 Vazquez & Givnish(1998)认为,由于高温的存在,使生物竞争在低海拔地区较激烈,从而增加了 β 多样性。Rapoport 法则同样可以用于解释 β 多样性在低海拔地区较高的原因。Rapoport 法则经常被用于解释 γ 多样性沿纬度梯度的分布格局,根据这一法则,寒冷气候区的动植物能适应变化较大的环境,因此其分布区的面积较大,直接的结果就是寒冷气候区的动植物数量要比温暖气候区高。该法则由 Rapoport(1982)提出,并由 Stevens(1992)扩展到物种多样性分布的海拔梯度格局。由于高海拔地区的气候相对寒冷,同时变化比低海拔区剧烈,因此高海拔区的植物分布范围较广,从而相邻海拔之间的物种更替速率比低海拔区小,也就是说高海拔地区的 β 多样性低于低海拔地区。

β 多样性沿海拔梯度的无规律变化是另一种比较常见的格局。在这类研究中, β 多样性的高值一般出现在群落的交错带。在斯洛伐克 Carpathians 以及我国长白山的温带森林研究中, β 多样性沿海拔梯度不呈现显著的规律性(Dolezal & Srutek, 2002; 郝占庆等, 2001)。在日本常绿阔叶林中,最大的物种转换速率发生在湿度的突变带,生境的突变引起 β 多样性的增加(Itow, 1991)。Odland & Birks(1999)在挪威 Aurland 发现,物种的更替总量在林线过渡带达到极大值,而更替速率(物种更替

数与物种多样性的比率)在低海拔变化不大,而在高海拔地区随着海拔升高急剧上升。 β 多样性的海拔梯度分布格局与海拔梯度上生境的变化程度有很大关系。在加那利(Canary)群岛 Tenerife 山,在不同坡向(迎风坡和背风坡)上水分差异较大,因而 β 多样性的海拔梯度差异较大:在迎风坡,群落相似性与海拔呈微弱的正相关关系,即 β 多样性与海拔之间呈负相关关系;而在背风坡, β 多样性分布规律不明显(Fernandez-Palacios & de Nicolas, 1995)。

3 γ 多样性的海拔梯度格局

γ 多样性指区域或大陆尺度的物种数量。控制 γ 多样性的主要生态过程有水热动态、气候以及自然条件下的物种形成和演化历史(Whittaker *et al.*, 2001)。 γ 多样性的分布格局与地理演化历史、地理隔离以及环境梯度有很大的关系。一般来说,一个区域的多样性随着能量(以实际蒸散量表示)的升高而增加,随着地理隔离程度增加而减少(Currie, 1991),随着演化历史的增長而增加(Ricklefs & Schluter, 1993; Qian & Ricklefs, 1999)。在大尺度上, Currie(1991)认为动、植物的多样性主要分别由潜在蒸散量(PET)和实际蒸散量(AET)控制,两者都从不同的角度测度了环境能量的可利用性。同时由于气候条件的差异所引起的生物竞争也增加了热带物种的多样性(Givnish, 1998)。在研究物种沿海拔梯度的变化格局时,一般以一定海拔区间内出现的物种数为研究对象,因而包含有 γ 多样性研究的内涵。由于一般海拔梯度都局限在一定的地理区域中,地质演化过程在不同的海拔区间差异较小,因此,与区域多样性格局研究不同, γ 多样性沿海拔梯度格局的变化主要体现的是它在相同地理条件下沿环境梯度的变化规律,而不是区域差异。

γ 多样性随海拔变化的最普遍趋势为偏峰分布格局。Grytnes & Vetaas(2002)利用尼泊尔喜马拉雅山积累的资料研究了植物物种多样性随海拔梯度的变化规律。图1显示了物种多样性与海拔梯度的关系:随着海拔的升高,物种多样性先增加后减少,中海拔地区达到最高,同时峰值偏向低海拔。在 Kinabalu 山, Md. Nor(2001)对兰科植物、裸子植物以及蕨类的研究也发现了相似的格局,但峰值所出现的海拔有所差异。Kessler(2000)对隐花植物的分析也发现了相似的格局。在中东地区 Herman 山的

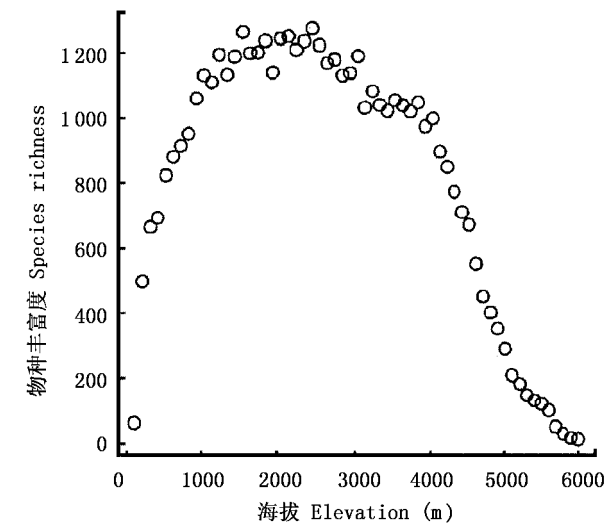


图 1 尼泊尔喜马拉雅山各海拔段植物物种多样性沿海拔分布的规律(Grytnes & Vetaas , 2002)
Fig. 1 Altitudinal pattern of plant diversity in Nepal Himalayas (Grytnes & Vetaas , 2002)

研究结果表明 ,虽然在生态过渡带物种多样性达到峰值 ,但在总体海拔梯度上 ,物种多样性依然表现出明显的偏峰分布格局(Schmid & Wilson , 1985)。Wang *et al.* (2002)在中国干旱区的祁连山发现了相似的格局。Kessler (2001b)在对 Carrasco 自然保护区的研究中发现蕨类植物物种多样性具有单峰分布格局。

多种假设可以用于解释物种多样性的偏峰或单峰分布格局 : (1)由于不可逾越的边界(hard boundaries)的存在 ,阻止了靠近边界的物种的迁移和扩散 ,从而使研究区靠近边界的区域物种较少(Colwell & Lees 2000) ; (2)物种多样性估算方法的影响。在分析 γ 多样性的海拔梯度格局中 ,大多数研究都假设物种连续分布于其分布上限和下限之间 ,因此可以通过物种的分布区间来获取不同海拔段的物种数 ,从而低估了研究区上下限附近的物种数(Grytnes & Vetaas , 2002) ; (3)中海拔区的降水量最丰富 ,因而有最适宜的生境(Rahbek , 1995) ; (4)中海拔有最大的生产力(Rosenzweig , 1995) ; (5)而在干旱区例如祁连山 ,低海拔地区的干旱和高海拔地区的寒冷都影响了物种多样性的分布 ,这是形成物种多样性单峰分布格局的另一个重要原因(Wang *et al.* , 2002)。Grytnes & Vetaas (2002)对喜马拉雅山脉植物物种多样性沿海拔分布格局的模拟结果表明 ,由于这种边界的限制、取样的不完全等因素的作

用 ,峰值偏向低海拔的偏峰分布格局(humped back)隐含着物种多样性随海拔升高而降低的负相关关系。

沿海拔梯度递减是植物 γ 多样性分布的另一个较为普遍的格局(Stevens , 1992 ; Odland & Birks , 1999)。Odland & Birks 对挪威 Aurland 山各海拔区间物种多样性与海拔梯度的关系研究表明 ,在 600 m 以下 ,物种多样性沿海拔梯度变化不大 ;在 600 m 以上 ,物种多样性随海拔的升高而降低。在高海拔地区 ,由于山体效应(massenerhebung effect)的作用 ,随着海拔升高 ,物种多样性以比低海拔地区更高的速率降低。依据这一规律 ,他们通过气候来推测不同海拔地段的物种多样性 :当 7 月平均气温低于 2.4℃ 时(对应海拔为 2300 m) ,在该山区不再有维管植物出现。在阿尔卑斯山的高海拔地区 ,在不同的山峰 ,维管植物物种多样性也都随着海拔的升高而急剧减少(Theurillat *et al.* , 2003)。高海拔地区一般温度较低 ,可利用能量较少 ,因此具有较少的物种多样性 ;同时地质历史对物种多样性的海拔梯度格局也具重要影响 :高山区的冰川作用不仅加速了物种的灭绝 ,而且还减少了高山区物种的栖息地面积(Sklenar & Jørgensen 1999)。在解释物种多样性与海拔负相关关系的过程中 ,Stevens 将 Rapoport 法则扩展到对物种多样性海拔梯度格局的解释上 ,认为在高海拔地区气候变动较大 ,因而这里出现的物种比低海拔区的物种有更为广泛的适应性和更宽的生态位 ,因此低海拔区域需要有更高的物种丰富度来填充生态位的缺失(Stevens , 1992)。

能量-稳定性-面积理论(Energy-Stability-Area Theory ,简称 ESA 理论)是解释物种多样性与海拔负相关关系的另一个被广泛接受的理论。能量对区域物种多样性的决定作用最早由 Hutchinson (1959)提出并由 Wright (1983)发展为多样性-能量理论(Species-energy Theory)。根据这一理论 ,一个区域的物种多样性主要由总能量(表现为面积与单位面积所接受太阳能的乘积)所决定 ;在此基础上 ,O'Brien (1993 , 1998) ,O'Brien *et al.* (2000)增加了水分对植物多样性的影响 ,从而将该理论扩展为“ 水分-能量动态 ”理论(Water-energy Dynamics Theory) ,认为水分和能量(光和热)之间的相互关系控制了生物的生理活动 ,从而决定了植物多样性的分布格局 :物种多样性与降水之间为线性的正相关 ,而由于水分

在过低的气温条件下会结冰,而在高温条件下又会蒸发,均会影响植物的正常生理过程,因此物种多样性与能量呈抛物线的单峰分布格局。面积对多样性的影响在岛屿生物地理学所提出的种-面积关系(species-area relationship)中可以得到充分的体现(MacArthur & Wilson, 1967)。Wilson(1992)综合了能量和面积对物种多样性的影响,并考虑了气候稳定性的因素,提出了能量-稳定性-面积理论(ESA理论)。ESA理论在一定程度上综合了多样性-能量理论和Rapoport法则。该理论认为:每个种群都需要一定的能量来维持其生存和繁殖,因而能量丰富的地区比能量稀缺的地区能维持更多的种群,具有更多的物种数;高纬度地区的气候比低纬度地区季节变化幅度大,因此高纬度地区的物种适应性较强,能够分布到更大的范围(在一般情况下,同一地区气候的季节变化幅度大于不同区域间的气候差异),因而低纬度地区的物种比高纬度地区更为丰富。气候随海拔与随纬度的分布具有相似性,因此低海拔区物种多样性比高海拔区更为丰富。而面积对物种多样性的影响充分体现在岛屿生物地理学的平衡理论中($S = C \cdot A^z$, S 为物种数, A 为面积)(Wilson, 1992)。在任意生境中,小型生物的物种多样性比大型生物丰富,一方面是由于小型生物所需的能量较少,同时也由于小型生物能更为充分地利用更小尺度上的资源(Wilson, 1992; Rey Benayas, 1995)。

4 特有种的海拔梯度格局

特有种由于其有限的分布区而成为自然保护设计中的重要对象,并成为研究的热点问题。研究特有种的分布格局一般以所有特有种为对象,因此可以包含在 γ 多样性研究的范畴以内,即研究所有特有种在一定海拔区间的分布格局。

物种数随海拔升高而减少是特有种比较普遍的海拔梯度格局,这种分布格局出现在不同的生态系统(Lovett *et al.* 2001; Kessler 2002; Vetaas & Grytnes 2002);而特有度(特有物种数占本地物种数的比例)却随着海拔的升高而增加。对厄瓜多尔的特有种的研究结果表明,虽然不同科的物种特有性具有不同的海拔梯度格局,但随着海拔的升高特有种总数不断减少,特有度却逐渐增加而增加是共同规律(Kessler 2002)。形成上述现象的主要原因在于

高海拔地区有很强的生境隔离度以及较小的生境面积,从而引起种群的破碎化,进而增加了物种分化(Kessler 2002)。大尺度的研究表明,植物高的特有性与低的生产力条件,即低降水、低养分、低光照条件等有关(Huston, 1994)。这些极端环境限制了物种的迁移,从而加速了物种形成过程(speciation)。而Willerslev *et al.* (2002)认为,对于特有种物种多样性的分布,生境面积有重要影响,物种多样性与生境面积呈正相关,而特有度则与生境面积呈负相关关系。生境面积与海拔梯度的负相关关系体现了特有种物种多样性及特有度的海拔梯度关系,即特有种总数随海拔升高而减少,而特有度随海拔升高而增加。

与此相反,安第斯山脉高山的矮丛生草甸(páramo)群落的植物特有度在中海拔地区最大,而在高海拔地区最小。由于安第斯山脉的海拔高,在高山带能形成连续的山脊线,从而使高海拔地区生境隔离度较低,物种迁移频繁,物种特有度低;而在低海拔地区,由于生境异质性较大,同时森林物种的可迁移性比高山物种小,因此形成高的物种特有度(Sklenar & Jørgensen, 1999)。

与所有物种的 γ 多样性分布格局相似,不同生活型的物种,其特有度随海拔分布的格局有较大差异。例如,蕨类植物和凤梨科植物具有不同的分布格局。形成这种差异的原因在于不同科属的物种分布有不同的生态控制因子,而这些因子沿海拔梯度呈现不同的分布规律(Kessler *et al.*, 2001a)。

5 小结

生物多样性的分布格局与尺度有密切的关系,在不同尺度上,控制生物多样性格局的环境因子有很大差异。因此,在生物多样性格局及其成因的研究过程中,应该充分考虑不同的尺度。这些尺度既包括了环境梯度尺度,同时也包括了分类层次的尺度(Whittaker *et al.* 2001; Willis & Whittaker 2002; Qian *et al.* 2003)。 α 多样性沿海拔梯度的分布格局在不同生活型的物种之间差异很大,但对于木本植物,虽然还存在其他格局, α 多样性随海拔升高而降低是被广泛接受的一种格局;对不同生活型的物种来说, β 多样性沿海拔梯度呈现相似的分布格局,即在一般情况下, β 多样性随着海拔的升高而降低; γ 多样性沿海拔梯度呈现两种较为普遍的分布格

局,即偏峰分布格局和线性递减的负相关格局。随着海拔的升高,特有物种数不断减少,而特有度则随着海拔的升高而增加。为了得到具有普适性的生物多样性格局,在研究过程中,应该充分考虑以下几个方面的问题:(1)研究区间必须具有足够长的海拔梯度。在不同的海拔梯度区间,物种多样性在小尺度上呈现一定的格局,这些格局与沿整个梯度的物种多样性格局具有不确定的关系,因此在研究多样性沿海拔梯度的一般规律时,研究区间应尽量考虑梯度跨度大的格局(Whittaker *et al.* 2001);(2)不同物种、不同山脉以及不同气候带物种多样性海拔梯度格局的比较研究有利于物种多样性格局的一般化;(3)在进行不同山区比较时,环境变量以及调查方法的标准化也应充分考虑,以避免由于取样方法的不同而引起的偏差(Brown & Lomolino, 1998; Lomolino 2001)。

致谢:本文作者之一唐志尧在德国汉诺威大学的研究由戴姆勒-奔驰基金会(Gottlieb Daimler-and Karl Benz Foundation)资助。

参考文献

Austrheim, G. 2002. Plant diversity patterns in semi-natural grasslands along an elevational gradient in southern Norway. *Plant Ecology*, **161**: 193–205.

Baruch, Z. 1984. Ordination and classification of vegetation along an altitudinal gradient in the Venezuelan páramos. *Vegetatio*, **55**: 115–126.

Brown, J. H. and Lomolino, M. V. 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Chen, T. G. (陈廷贵) and Zhang, J. T. (张金屯). 2000. Plant species diversity of Shenweigou in Guandi Mountains (Shanxi, China). I. Richness, evenness and diversity indexes. *Chinese Journal of Applied Environment Biology* (应用环境生物学报), **6**: 406–411. (in Chinese)

Colwell, R. K. and Lees, D. C. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**: 70–76.

Condit, R., Pitman, N., Leigh, Jr. E. G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R. B., Nunez, V. P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, H. C., Losos, E. and Hubbell, S. P. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, **295**: 666–669.

Currie, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *American Naturalist*, **137**: 27–49.

Ding, T. S. 2001. *Bird Species Richness at Different Spatial*

Scales: Case Studies in Yushan, Taiwan, and East Asia. PhD thesis, University of California, Davis.

Dolezal, J. and Srutek, M. 2002. Altitudinal changes in composition and structure of mountain-temperate vegetation: a case study from the Western Carpathians. *Plant Ecology*, **158**: 201–221.

Fernandez-Palacios, J. M. and de Nicolas, J. P. 1995. Altitudinal pattern of vegetation variation on Tenerife. *Journal of Vegetation Science*, **6**: 183–190.

Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**: 220–226.

Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **75**: 1–34.

Givnish, T. J. 1998. On the cause of tropical tree diversity. *Journal of Ecology*, **87**: 193–210.

Glenn-Lewin, D. C. 1977. Species diversity in the North American temperate forests. *Vegetatio*, **33**: 153–162.

Godfray, H. C. J. and Lawton, J. H. 2001. Scale and species numbers. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**: 400–404.

Grytnes, J. A. and Vetaas, O. R. 2002. Species richness and altitude: a comparison between Null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. *American Naturalist*, **159**: 294–304.

Hamilton, A. C. and Perrott, R. A. 1981. A study of altitudinal zonation in the montane forest belt of Mt. Elgon, Kenya/Uganda. *Vegetatio*, **45**: 107–125.

Hao, Z. Q. (郝占庆), Yu, D. Y. (于德永), Wu, G. (吴钢), Deng, H. B. (邓红兵), Jiang, P. (姜萍) and Wang, Q. L. (王庆礼). 2001. Analysis on β diversity of plant communities on northern slope of Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **21**: 2018–2022. (in Chinese)

Hao, Z. Q. (郝占庆), Yu, D. Y. (于德永), Yang, X. M. (杨晓明) and Ding, Z. H. (丁之慧). 2002. α diversity of communities and their variety along altitude gradient on northern slope of Changbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **13**: 785–789. (in Chinese)

He, J. S. (贺金生) and Chen, W. L. (陈伟烈). 1997. A review of gradient changes in species diversity of land plant communities. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **17**: 91–99. (in Chinese)

Huston, M. A. 1994. *Biological Diversity — the Coexistence of Species on Changing Landscapes*. Cambridge University Press, Dehli.

Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, **93**: 145–159.

Ito, S. 1991. Species turnover and diversity patterns along an evergreen broad-leaved forest coenocline. *Journal of Vegetation Science*, **2**: 477–484.

Kessler, M. 2000. Altitudinal gradients in species richness and

- endemism of selected plant groups in the central Bolivian Andes. *Plant Ecology*, **149**: 181 – 193.
- Kessler, M. 2002. The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels. *Journal of Biogeography*, **29**: 1159 – 1165.
- Kessler, M., Herzog, S., Ejeldsa, J. and Bach, K. 2001a. Species richness and endemism of plant and bird communities along two gradients of elevation, humidity and land use in the Bolivian Andes. *Diversity and Distributions*, **7**: 61 – 77.
- Kessler, M., Parris, B. S. and Kessler, E. 2001b. A comparison of the tropical montane pteridophyte floras of Mount Kinabalu, Borneo, and Parque Nacional Carrasco, Bolivia. *Journal of Biogeography*, **28**: 611 – 622.
- Kitayama, K. 1992. An altitudinal transect study of the vegetation of Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio*, **102**: 149 – 171.
- Kitayama, K. 1996. Patterns of species diversity on an oceanic versus a continental island mountain: a hypothesis on species diversification. *Journal of Vegetation Science*, **7**: 879 – 888.
- Kratochwil, A. 1999. Biodiversity in ecosystems: some principles. In: Kratochil A. (ed.) *Biodiversity in Ecosystems*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 5 – 38.
- Leathwick, J. R., Burns, B. R. and Clarkson, B. D. 1998. Environmental correlates of tree alpha-diversity in New Zealand primary forests. *Ecography*, **21**: 235 – 246.
- Lomolino, M. V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, **10**: 3 – 13.
- Loreau, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. *Ecology Letters*, **3**: 73 – 76.
- Lovett, J. C., Clarke, G. P., Moore, R. and Morrey, G. 2001. Elevational distribution of restricted range forest tree taxa in eastern Tanzania. *Biodiversity and Conservation*, **10**: 541 – 550.
- MacArthur, R. H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Review*, **40**: 510 – 533.
- MacArthur, R. H. and Wilson, E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, U. S. A.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- Md. Nor S. 2001. Elevational diversity patterns of small mammals on Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia. *Global Ecology and Biogeography*, **10**: 41 – 62.
- Negi, H. R. 2000. On the patterns of abundance and diversity of macrolichens of Chopta-Tunganath in the Garhwal Himalaya. *Journal of Biosciences*, **25**: 367 – 378.
- Negi, H. R. and Upreti, D. K. 2000. Species diversity and relative abundance of lichens in Rumbak catchment of Hemis National Park in Ladakh. *Current Science*, **78**: 1105 – 1112.
- Noss, R. F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*, **4**: 355 – 364.
- O'Brien, E. M. 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.
- O'Brien, E. M. 1998. Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography*, **25**: 379 – 398.
- O'Brien, E. M., Field, R. and Whittaker, R. J. 2000. Climatic gradients in woody plant (tree and shrub) diversity: water-energy dynamics, residual variation and topography. *Oikos*, **89**: 588 – 600.
- Odland, A. and Birks, H. J. B. 1999. The altitudinal gradient of vascular plant richness in Aurland, western Norway. *Ecography*, **22**: 548 – 566.
- Ohlemueller, R. and Wilson, J. B. 2000. Vascular plant species richness along latitudinal and altitudinal gradients: a contribution from New Zealand temperate rainforests. *Ecology Letters*, **3**: 262 – 266.
- Ohsawa, M. 1995. Latitudinal comparison of altitudinal changes in forest structure, leaf-type, and species richness in humid monsoon Asia. *Vegetatio*, **121**: 3 – 10.
- Ojeda, F., Maranon, T. and Arroyo, J. 2000. Plant diversity patterns in the Aljibe Mountains (S. Spain) : a comprehensive account. *Biodiversity and Conservation*, **9**: 1323 – 1343.
- Pausas, J. and Austin, M. P. 2001. Patterns of plant species richness in relation to different environments: an appraisal. *Journal of Vegetation Science*, **12**: 153 – 166.
- Peet, R. K. 1978. Forest vegetation of the Colorado Front Range: patterns of species diversity. *Vegetatio*, **37**: 65 – 78.
- Qian, H. and Ricklefs, R. E. 1999. A comparison of the taxonomic richness of vascular plants in China and the United States. *American Naturalist*, **154**: 160 – 181.
- Qian, H., Song, J. S., Krestov, P., Guo, Q., Wu, Z., Shen, X. and Guo, X. 2003. Large-scale phytogeographical patterns in East Asia in relation to latitudinal and climatic gradients. *Journal of Biogeography*, **30**: 129 – 141.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, **18**: 200 – 205.
- Rapoport, E. H. 1982. *Areography: Geographical Strategies of Species*. Pergamon Press, Oxford.
- Rey Benayas, J. M. 1995. Patterns of diversity in the strata of boreal montane forest in British Columbia. *Journal of Vegetation Science*, **6**: 95 – 98.
- Rey Benayas, J. M. and Scheiner, S. M. 2002. Plant diversity, biogeography and environment in Iberia: patterns and possible causal factors. *Journal of Vegetation Science*, **13**: 245 – 258.
- Ricklefs, R. E. and Schluter, D. 1993. Species diversity: regional and historical influences. In: Ricklefs, R. E. and Schluter, D. (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago, 350 –

- 363.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, New York.
- Sax, D. F. 2002. Native and naturalized plant diversity are positively correlated in scrub communities of California and Chile. *Diversity and Distributions*, **8**: 193 – 210.
- Schmida, A. and Wilson, M. V. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, **12**: 1 – 20.
- Shen, Z. H. (沈泽昊), Fang, J. Y. (方精云), Liu, Z. L. (刘增力) and Wu, J. (伍杰). 2001. Patterns of biodiversity along the vertical vegetation spectrum of the east aspect of Gongga Mountain. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **25**: 721 – 732. (in Chinese)
- Sklenar, P. and Jørgensen, P. M. 1999. Distribution patterns of páramo plants in Ecuador. *Journal of Biogeography*, **26**: 681 – 692.
- Sklenar, P. and Ramsay, M. 2001. Diversity of zonal páramo plant communities in Ecuador. *Diversity and Distributions*, **7**: 113 – 124.
- Stevens, G. C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist*, **140**: 893 – 911.
- Tang, C. Q. and Ohsawa, M. 1997. Zonal transition of evergreen, deciduous, and coniferous forests along the altitudinal gradient on a humid subtropical mountain, Mt. Emei, Sichuan, China. *Plant Ecology*, **133**: 63 – 78.
- Theurillat, J. P., Schluessel, A. and Geissler, P., Guisan, A., Velluti, C. and Wiget, L. 2003. Plant and bryophyte diversity along elevational gradients in the Alps. In: Nagy L., Grabherr G., Koerner C. and Thompson D. B. A. (eds.), *Alpine Biodiversity in Europe*. Springer-Verlag, New York. 185 – 193.
- Vazquez, G. J. A. and Givnish, T. J. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlan. *Journal of Ecology*, **86**: 999 – 1020.
- Vetaas, O. R. and Grytnes, J. A. 2002. Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal. *Global Ecology and Biogeography*, **11**: 291 – 301.
- Walter, H. 1979. *Vegetation of the Earth*. Springer, New York.
- Wang, G. H., Zhou, G. S., Yang, L. M. and Li, Z. Q. 2002. Distribution, species diversity and life-form spectra of plant communities along an altitudinal gradient in the northern slopes of Qilianshan Mountains, Gansu, China. *Plant Ecology*, **165**: 169 – 181.
- Wang, G. H. (王国宏). 2002. Species diversity of plant communities along an altitudinal gradient in the middle section of northern slopes of Qilian Mountains, Zhangye, Gansu, China. *Biodiversity Science* (生物多样性), **10**: 7 – 14. (in Chinese)
- Whittaker, R. H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs*, **26**: 1 – 80.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**: 279 – 338.
- Whittaker, R. H. and Niering, W. A. 1965. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: a gradient analysis of the south slope. *Ecology*, **46**: 429 – 452.
- Whittaker, R. J., Willis, K. J. and Field, R. 2001. *Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity*. *Journal of Biogeography*, **28**: 453 – 470.
- Willerslev, E., Hansen, A. J., Nielsen, K. K. and Andersen, H. 2002. Number of endemic and native plant species in the Galapagos Archipelago in relation to geographical parameters. *Ecography*, **25**: 109 – 119.
- Willis, K. J. and Whittaker, R. J. 2002. Species diversity — scale matters. *Science*, **295**: 1245 – 1248.
- Wilson, E. O. 1992. *The Diversity of Life*. W. W. Norton, New York.
- Wilson, J. B., Allen, R. B. and Hewitt, A. E. 1996. A test of the humped-back theory of species richness in New Zealand native forest. *New Zealand Journal of Ecology*, **20**: 173 – 177.
- Wright, S. H. 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos*, **41**: 496 – 506.
- Yoda, K. 1967. A preliminary survey of the forest vegetation of eastern Nepal. II. General description, structure and floristic composition of the sample plots chosen from different vegetation zones. *Journal of College of Arts and Science, Chiba University (Natural science)*, **5**: 99 – 140.
- Yue, M. (岳明), Zhang, J. L. (张静林), Dang, G. D. (党高弟) and Gu, T. Q. (辜天琪). 2002. The relationships of higher plants diversity and elevation gradient in Foping National Reserve. *Scientia Geographica Sinica* (地理研究), **22**: 349 – 354. (in Chinese)

(责任编辑:时意专)