

# 生物地理分布区对植物多样性垂直格局的影响<sup>\*</sup>

## ——以云南无量山地区种子植物为例

孙富嘉, 冯建孟

(大理大学 农学与生物科学学院, 云南 大理 671003)

**摘要:**【目的】探讨生物地理分布区性质对无量山地区种子植物多样性垂直格局的影响。【方法】以云南省无量山地区的种子植物为研究对象,利用空间自回归模型探讨生物地理分布区性质对气候因子和中域效应解释率的影响。【结果】随着海拔的升高,温、热种子植物的属多样性均呈现先增加后减少的格局;但热带属多样性的峰值出现在相对较低的海拔,而温带属多样性的峰值则出现在相对较高的海拔。热量因子及代表水热平衡的气候因子对热带属多样性海拔格局的解释率明显高于对温带属多样性海拔格局的解释率;中域效应对温带属多样性海拔格局的解释率明显高于对热带属多样性海拔格局的解释率。【结论】生物地理分布区性质可能修饰了植物多样性海拔格局及控制因素。

**关键词:**物种多样性;垂直格局;生物地理分布区性质;气候因子;中域效应

**中图分类号:**Q948.5

**文献标志码:**A

**文章编号:**1672-6693(2017)05-0104-05

生物多样性在地理梯度上的变化一直以来受到生态学家及相关学者的关注<sup>[1]</sup>。目前,海拔梯度上的生物多样性较为常见的格局主要为递减格局和单峰格局<sup>[2]</sup>。过去的研究表明,气候、面积是影响植物多样性海拔格局的重要因素<sup>[3-4]</sup>。但同时也有相关研究表明,中域效应对植物多样性垂直分布格局的影响亦不容忽视<sup>[5]</sup>。因此,有关植物多样性垂直分布格局的研究还有待进一步深入。

生物地理分布区性质可能影响着植物类群的生理和生态特点,因此不同生物地理分布区性质的植物类群可能对海拔梯度上的气候因子有着不同的响应。例如:热带分布区性质的植物可能更适应相对温暖的气候环境;温带分布区性质的植物则更倾向于适应相对温凉的气候条件<sup>[6]</sup>。同时,中域效应对不同生物地理起源的植物类群多样性格局的影响可能也不尽相同。中域效应假说认为:边界对物种分布的限制可使不同物种的分布范围在边界地区重叠程度较小,而在中心地区重叠程度较大;从而造成中心地区出现的物种多样性比较高。相关研究也发现,物种分布宽度越大的物种受中域效应的影响就越明显<sup>[7-8]</sup>。由于温、热带植物的分布宽度可能具有一定的差异,因此生物地理分布区性质就可能影响中域效应对植物多样性海拔格局的解释<sup>[7-8]</sup>。但到目前为止,相关研究还比较少见。在山地中,面积在海拔梯度上一般会明显变化;所以面积也可能是影响植物多样性海拔分布格局的重要因子<sup>[8]</sup>。同样地,迄今为止有关面积对具有不同生物地理分布区性质的植物多样性格局的差异性影响亦鲜有报道。

鉴于上述研究背景,本研究以云南省无量山地区种子植物的海拔分布信息为基础,探讨了生物地理分布区性质对气候因子、中域效应和面积在植物多样性海拔格局形成中所扮演角色的修饰作用。本研究目的在于探讨植物多样性的海拔分布格局以及气候因子、面积和中域效应对温、热带植物多样性海拔格局的解释率,同时分析比较生物地理分布区性质对上述影响因素解释率的修饰作用。

## 1 研究区域概况

无量山地处云南省中南部,属于横断山区云岭山脉的南延部分,山体呈西北—东南走向。“广义”的无量山地区包括了该山的周边地区,即从无量山主体延伸到镇沅彝族哈尼族拉祜族自治县和南涧彝族自治县;“狭义”的无量山地区为景东彝族自治县境内的部分山体<sup>[9]</sup>。本研究所采用的地理范围为后者,地理坐标为东经

收稿日期:2016-09-30 修回日期:2017-06-12 网络出版时间:2017-09-11 14:40

资助项目:国家自然科学基金(No.31560178;No.31260095;No.31360143)

第一作者简介:孙富嘉,男,研究方向为植物多样性,E-mail:137601748@qq.com;通信作者:冯建孟,教授,E-mail:fjm@pku.org.cn

网络出版地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20170911.1440.008.html>

100°25′~100°53′、北纬24°0′~24°45′,主峰猫头山海拔3 318 m,研究区域总面积约2 300 km<sup>2</sup>。无量山属于中国西部季风气候区,主要受印度洋西南季风和西风南支急流季节性交替的影响,具有鲜明的南亚季风气候特点。总体上,无量山地区四季不分明,干湿季明显;兼具低纬和高原的气候特点,即太阳辐射强烈,热量丰富,日温差大,年温差小<sup>[10]</sup>。此外,这一区域是云南省植物多样性极为丰富的地区之一,也是云南省原生植被保护最好的山体之一<sup>[9]</sup>;共有种子植物207科、1 024属、2 534种,分别占中国种子植物总科数的61.42%、总属数的32.08%、总种数的9.36%。而该地国土面积仅占中国国土面积的0.23%<sup>[11]</sup>。

## 2 数据来源与方法

### 2.1 种子植物的属数据库的建立

植物分布信息来自文献<sup>[12]</sup>。首先,录入研究区域内的种子植物物种的分类地位、属、种的拉丁名及海拔分布信息,舍掉少量没有明确海拔分布范围的物种信息。参照吴征镒<sup>[13]</sup>有关中国种子植物属的15个分布区类型的界定,进行属的分布区类型划分。据此界定研究区域内种子植物各属的温、热带生物地理分区性质<sup>[14]</sup>,以此建立研究区域内种子植物温、热带属的数据库。

### 2.2 海拔段的划分

地形数据来自于云南地区1:250 000的数字高程模型(DEM)。结合云南省县域行政区划矢量图,参照梁军等人<sup>[15]</sup>对研究区域的界定,利用地理信息系统软件 ArcGIS Desktop 8.3<sup>TM</sup>获得研究区域的数字高程模型图。参照冯建孟等人<sup>[16]</sup>在南滚河的研究方法,统计每隔100 m的海拔段内植物属一级的多样性,将研究区域845~3 318 m的海拔范围分为24个海拔段,具体划分情况为:845~1 000 m, >1 000~1 100 m, ..., >3 100~3 200 m, >3 200~3 318 m。同时,利用DEM数据,通过 ArcGIS Desktop 8.3<sup>TM</sup>地理信息系统软件,计算每个海拔段的面积。

### 2.3 海拔梯度上属的多样性及中域效应的模拟

利用种子植物的属数据库中温、热带属的海拔分布宽度,分别通过 RangeModel<sup>[17]</sup>模拟由于中域效应导致的海拔梯度上的温、热带属的多样性。

### 2.4 气候因子

气候因子主要包括4大类,即水热平衡、季节性变化、水分和热量水平。水热平衡指标为年实际蒸散量;季节性变化指标包括降水的季节性、温度年较差和温度的季节性变化;水分指标包括干季降水、最干月降水、年均降水和干燥度指数;热量指标包括最冷季均温、最冷月最低温、年均温、年均潜在蒸散量、温暖指数、最冷月均温和最暖月均温。上述气候数据及原始数据均来自 Worldclim-Global Climate (<http://www.worldclim.org/>) 和 Consortium for Spatial Information (CGIAR-CSI) (<http://www.cgiar-csi.org/>)。

### 2.5 气候因子、中域效应和面积对温、热带属多样性海拔格局的影响

考虑到属的多样性在海拔梯度上的空间自相关性,本研究通过空间自回归模型(SAR)探讨了中域效应、面积和气候因子对海拔梯度上温、热带属多样性的影响。由于面积与科、属、种多样性之间存在着对数关系<sup>[18]</sup>,因此,在本研究中面积因子做了对数转换。

## 3 结果

### 3.1 属的多样性海拔分布格局

研究结果表明(图1),无量山地区共分布种子植物887属,其中:世界分布属有55属,热带分布属有549属,温带分布属有261属。随着海拔的升高,温、热带属的多样性均呈单峰格局,即属多样性随着海拔的升高呈先增加后减少的格局。进一步分析发现,热带分布属的多样性峰值主要出现在1 500~1 800 m;温带分布属多样性的峰值主要出现在2 000~2 300 m。

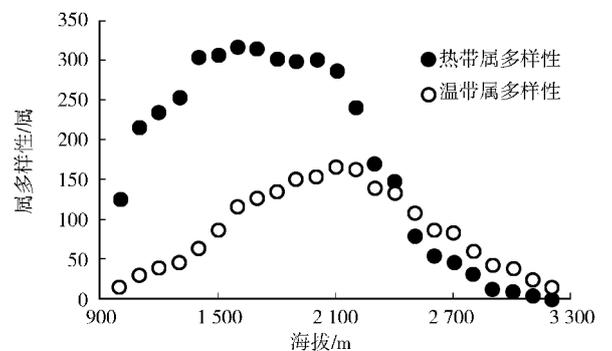


图1 温、热带属多样性在海拔梯度上的分布格局

Fig. 1 Altitudinal patterns of tropical and temperate genus diversity

### 3.2 中域效应、面积和气候因子对温、热带属的多样性海拔格局的解释

空间自回归模型分析表明(表 1):1) 中域效应对温带属多样性的海拔分布格局有着较强的解释率,达到了 70%以上;但它对热带属多样性海拔格局的解释率仅为 37.8%。2) 年均实际蒸散量对温、热带属多样性海拔格局的解释率差异明显,即:对温带属多样性格局的解释率仅为 41.6%,但是对热带属多样性的解释率则高达 81.8%。3) 面积对热带属多样性格局的解释率达到了 80%以上,而对温带属多样性的解释率仅为 31.3%。

表 1 面积、气候因子和中域效应对温、热带植物属的多样性海拔格局的解释

Tab. 1 Explanatory power of climatic variables and mid-domain effects for altitudinal patterns of tropical and temperate genus diversity

影响因素	热带分布成分		温带分布成分		影响因素	热带分布成分		温带分布成分	
	$r^2$	$p$	$r^2$	$p$		$r^2$	$p$	$r^2$	$p$
1) 中域效应/属	0.378	0.002	0.778	<0.001	10) 最冷季均温/°C	0.554	<0.001	0.003	0.806
2) 年实际蒸散量/mm	0.818	<0.001	0.416	<0.001	11) 最冷月最低温/°C	0.552	<0.001	0.003	0.797
3) 降水季节变化/mm	0.496	<0.001	<0.001	0.960	12) 年均温/°C	0.551	<0.001	0.003	0.799
4) 年温度较差/°C	0.505	<0.001	<0.001	0.964	13) 年潜在蒸散量/mm	0.53	<0.001	<0.001	0.910
5) 温度季节变化/°C	0.357	0.003	0.027	0.453	14) 温暖指数/°C	0.532	<0.001	0.004	0.779
6) 干季降水/mm	0.098	0.146	<0.001	0.964	15) 最冷月均温/°C	0.552	<0.001	0.003	0.808
7) 最干月降水/mm	0.353	0.003	<0.001	0.964	16) 最暖月均温/°C	0.546	<0.001	0.004	0.785
8) 年降水/mm	0.636	<0.001	0.028	0.444	17) 面积/km <sup>2</sup>	0.959	<0.001	0.313	0.005
9) 干燥度指数	0.601	<0.001	0.024	0.477					

注:因素 2) 反应热水平衡情况;因素 3) — 5) 反映季节变化情况;因素 6) — 9) 反映水分因子情况;因素 10) — 16) 反映热量因子情况。

## 4 讨论

研究结果表明,中域效应对温带属多样性的解释率远远高于对热带属的解释率,这可能意味着中域效应对植物多样性海拔格局的影响在一定程度上取决于植物的生物地理分布区性质。分布海拔相对较高的温带植物由于耐受相对较大的气候变化幅度,因而往往具有相对较大的分布宽度<sup>[7-8]</sup>。与此同时,分布宽度与中域效应之间存在密切的相关性,即分布宽度越大的温带植物受中域效应的影响亦越大;故中域效应对温带植物多样性海拔格局的解释率相对较高<sup>[19]</sup>。反之,热带植物由于分布宽度相对较窄,受中域效应的影响相对较弱;故中域效应的解释率相对较低。

本研究发现,所有有关热量水平的气候因子对热带属多样性的解释率均明显高于温带属多样性。这可能意味着热带植物相对于温带植物对热量梯度更加敏感。本研究结果也表明,温带属的多样性峰值海拔明显高于热带属的多样性峰值海拔。这可能与二者不同的生物地理分布区性质有关。热带植物对海拔梯度上的热量递减可能相对较为敏感<sup>[20]</sup>——尽管中域效应可能在一定程度上导致热带属的多样性峰值海拔出现在海拔中点附近,但它们难以适应中、高海拔区域能量匮乏的气候条件。因此,热带属的多样性峰值海拔相对较低,处于海拔中点之下。而起源于温带的植物有着相对较强的耐低温的生理和生态特征<sup>[20]</sup>,能耐受中、高海拔区域能量匮乏的气候条件;再加上中域效应的影响,因而两者在一定程度上导致了温带属的多样性峰值海拔出现在海拔中点附近。总之,由于受到中域效应和能量条件的双重影响,加之温、热带植物不同的生物地理分布区性质,从而使它们属的多样性出现了不同的海拔分布格局,尤其是峰值海拔的差异更为明显。另一方面,这也意味着热量对多样性格局的影响程度在一定范围内取决于生物地理分布区性质。

本研究结果还表明,年均实际蒸散量对热带属的多样性海拔格局的解释率明显高于对温带属的多样性海拔格局的解释率(前者为 83.1%,后者为 41.6%)。年均实际蒸散量常用来表示净初级生产力,该指标受能量和水分的共同调控:在水分充足时受能量控制,但当水分不足时则受自身影响<sup>[21]</sup>。在以往的研究中,一些学者也以实际蒸散量来反映水热动态<sup>[23]</sup>,以此来验证水分-能量动态假说对生物多样性格局的影响<sup>[22]</sup>,并认为生物多样性格

局由水分和能量来共同决定<sup>[23]</sup>。因此,本研究的结果可能意味着热带植物属的海拔多样性格局更易受到能量和水分的共同调控;或者说更易受到水热平衡的影响。这在一定程度上可能意味着上述假说的适用性可能取决于生物的生物地理分布区性质,或者说该假说可能更适用于热带植物多样性格局的解释。

过去的研究表明,水分因子明显影响植物多样性的分布格局<sup>[24-25]</sup>。本研究中,大部分水分因子对热带属的多样性海拔格局的影响明显高于对温带属的多样性海拔格局的影响。这也可能与温、热带起源植物对水分条件的适应性不同有关。相对而言,起源于热带地区的热带植物可能对水分有着更高的需求,而温带植物则与之相反。因此,水分因子对植物多样性海拔格局的影响也在一定程度上取决于植物的生物地理分布区性质。

## 5 结论

综上所述,本研究得出以下几点结论:1) 无量山地区温、热带植物属多样性在海拔梯度上呈现单峰格局;2) 热量因子及代表水热平衡的气候因子对热带属多样性的海拔格局的解释率明显高于对温带属多样性格局的解释;3) 中域效应对温带属多样性海拔格局的解释率明显高于对热带属多样性格局的解释率;4) 生物地理分布区性质可能修饰了多样性的海拔格局及控制因素。

### 参考文献:

- [1] KRATOCHWIL A. Biodiversity in ecosystems: some principles and case studies of different complexity levels[M]. Dordrecht/Boston/London: Kluwer Academic Publishers, 1999.
- [2] 唐志尧,方精云.植物物种多样性的垂直分布格局[J].生物多样性,2004,12(1):20-28.  
TANG Z Y, FANG J Y. A review on the elevational patterns of plant species diversity[J]. Biodiversity Science, 2004, 12(1): 20-28.
- [3] QIAN H. Environmental determinants of woody plant diversity at a regional scale in China[J]. PLOS ONE, 2013, 8(9): e75832.
- [4] 池秀莲,唐志尧.面积、温度及分布区限制对物种丰富度海拔格局的影响:以秦岭太白山为例[J].植物生态学报,2011,35(4):362-370.  
CHI X L, TANG Z Y. Effects of area, temperature and geometric constraints on elevational patterns of species richness: a case study in the mountain Taibai, Qinling mountains, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2011, 35(4): 362-370.
- [5] 冯建孟,王襄平,李晶,等.面积和中间膨胀效应对丽江地区种子植物物种丰富度垂直分布格局的影响[J].生物多样性,2016,14(2):107-113.  
FENG J M, WANG X P, LI J, et al. Effects of area and mid-domain effect on altitudinal pattern of seed plants richness in Lijiang, Yunnan, China[J]. Biodiversity Science, 2016, 14(2): 107-113.
- [6] COLWELL R K, LEES D C. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness[J]. Trends in Ecology and Evolution, 2000, 15(2): 70-76.
- [7] LI M, FENG J M. Biogeographical interpretation of elevational patterns of genus diversity of seed plants in Nepal[J]. PLoS ONE, 2015, 10: e0140992.
- [8] Sanders N J. Elevational gradients in ant species richness: area, geometry and Rapoport's rule[J]. Ecography, 2002, 25(1): 25-32.
- [9] 彭华,吴征镒.滇中南无量山种子植物区系联系及其地位[J].山地研究,1997,15(3):151-156.  
PENG H, WU Z Y. Floristic relationship of seed plants in Wuliang mountains and its position, Central-south Yunnan[J]. Mountain Science, 1997, 15(3): 151-156.
- [10] 彭华.滇中无量山种子植物[M].昆明:云南科技出版社,1998.  
PENG H. Seed plants in Wuliang mountains, central Yunnan[M]. Kunming: Press of Science and Technology in Yunnan, 1998.
- [11] 彭华.无量山种子植物的区系平衡点[J].云南植物研究,1996,18(4):385-397.  
PENG H. The floristic equilibrium point of seed plants in Wuliang mountains[J]. Acta Botanica Yunnanica, 1996, 18(4): 385-397.
- [12] 云南省林业厅.无量山国家级自然保护区[M].昆明:云南科技出版社,2004.  
Forestry Bureau of Yunnan. National nature reservation park of Wuliang mountains[M]. Kunming: Press of Science and Technology in Yunnan, 2004.
- [13] 吴征镒.中国种子植物属的分布区类型[J].云南植物研究,1991,4(增刊):1-139.  
WU Z Y. Areal types of genera of seed plants in China[J]. Acta Botanica Yunnanica, 1991, 4(supp): 1-139.
- [14] 冯建孟,徐成东.植物区系过渡性及其生物地理意义[J].生态学杂志,2009,28(1):108-112.  
FENG J M, XU C D. Flora transition and its biogeographical significance[J]. Chinese Journal of Ecology, 2009, 28(1): 108-112.
- [15] 梁军,沈泽昊.关于种域的 Rapoport 法则检验、算法比较及中域效应消减——以云南无量山种子植物为例[J].山地

- 学报, 2010, 28(5): 526-533.
- LIANG J, SHEN Z H. On the Test of the rapoport's rule, algorithm comparison, and weakening of mid-domain effect—with a case study on the seed plants in Mt. Wuliang, Yunnan province[J]. Mountain Science, 2010, 28(5): 526-533.
- [16] 冯建孟, 徐成东. 云南南滚河自然保护区种子植物分布区类型多样性的垂直分布格局[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2008, 30(1): 46-50.
- FENG J M, XU C D. Altitudinal patterns of diversity of floristic distribution types in Nangunhe nature reserve, Yunnan, China[J]. Journal of Southwest University(Natural Science Edition), 2008, 30(1): 46-50.
- [17] COLWELL R K. RangeModel: tools for exploring and assessing geometric constraints on species richness (the mid-domain effect) along transects[J]. Ecography, 2008, 31(1): 4-7.
- [18] QIAN H. Large-scale biogeographic patterns of vascular plant richness in North America: an analysis at the genera level[J]. Journal of Biogeography, 1998, 25(5): 829-836.
- [19] WANG Z H, TANG Z Y, FANG J Y. Altitudinal patterns of seed plant diversity in the Gaoligong mountains, southeast Tibet, China[J]. Diversity & Distributions, 2007, 13(6): 845-854.
- [20] 丰帮艳, 冯建孟. 云南地区种子植物属多样性的纬度格局与区系起源的关系[J]. 信阳师范学院学报: 自然科学版, 2015, 28(1): 68-72.
- FENG B Y, FENG J M. Latitudinal patterns of genus diversity of seed plants in Yunnan with a regard to their floristic origins[J]. Journal of Xinyang Normal University (Natural Science Edition), 2015, 28(1): 68-72.
- [21] ROSENZWEIG M L. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data[J]. The American Naturalist, 1968, 923(102): 67-74.
- [22] KREFT H, JETZ W. Global patterns and determinants of vascular plant diversity[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(14): 5925-5930.
- [23] O'BRIEN E M. Climatic gradients in woody plant species richness: towards an explanation based on an analysis of southern Africa's woody flora[J]. Journal of Biogeography, 1993, 20(2): 181-198.
- [24] 林鑫, 王志恒, 唐志尧, 等. 中国陆栖哺乳动物物种丰富度的地理格局及其与环境因子的关系[J]. 生物多样性, 2009, 17(6): 652-663.
- LIN X, WANG Z H, TANG Z Y, et al. Geographic patterns and environmental correlates of terrestrial mammal species richness in China[J]. Biodiversity Science, 2009, 17(6): 652-663.
- [25] 冯建孟. 中国种子植物物种多样性的大尺度分布格局及其气候解释[J]. 生物多样性, 2008, 16(5): 470-476.
- FENG J M. Spatial patterns of species diversity of seed plants in China and their climatic explanation[J]. Biodiversity Science, 2008, 16(5): 470-476.

## Effects of the Biogeographically Affinities on Altitudinal Patterns of Plant Diversity: a Case Study on Seed Plants at Wuliang Mountains

SUN Fujia, FENG Jianmeng

(Department of Agriculture and Biology, Dali University, Dali Yunnan 671003, China)

**Abstract:** [Purposes] To investigate effects of the biogeographically affinities on altitudinal patterns of seed plants diversity on Wuliang mountains. [Methods] Simultaneous autoregressive (SAR) models and seed plants in Wuliang Mountains of Yunnan were used to examine the influences of biogeographically affinities on the explanatory power of climatic variables and mid-domain effects. [Findings] With the increase of altitude, tropical and temperate genus diversity increased first, and then decreased. Compared with temperate genus diversity, tropical genus diversity peaked around lower elevation. Energy and water-energy variables played stronger roles on the altitudinal patterns of the tropical genus diversity than on those of the temperate ones. However, the explanatory power of mid-domain effect for the patterns of the temperate diversity was higher than for the tropical ones. [Conclusions] The latitudinal patterns of the plant diversity and the controlling factors may depend on the taxa' biogeographically affinities and the relevant physiological traits.

**Keywords:** species diversity; altitudinal patterns; biogeographically affinities; climate factors; mid-domain effects

(责任编辑 方 兴)