

香溪河流域河岸带植物群落物种丰富度格局

江明喜¹, 邓红兵², 唐 涛³, 蔡庆华^{3*}

(1. 中国科学院武汉植物研究所, 武汉 430074; 2. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016; 3. 中国科学院水生生物研究所, 淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072)

摘要 通过不同海拔高度的样带调查来研究香溪河流域河岸植物群落物种丰富度格局, 并探讨河岸带中生物多样性维持的生态学机制。结果表明: 河岸植物群落总的物种丰富度、乔木层物种丰富度和草本层物种丰富度沿海拔梯度均表现出相似的格局特征, 利用抛物线方程进行拟合, 物种丰富度与海拔之间有显著的相关性。灌木层物种丰富度和藤本植物物种丰富度格局特征不明显, 且物种丰富度与坡度相关。在流域尺度上, 海拔对物种丰富度有着重要的控制作用; 在局部尺度上, 季节性洪水干扰导致的空间异质性和小地形对群落的生物多样性有着重要的影响。研究结果支持关于总的物种多样性在原始河流的中间河段将达到最大值的预测。

关键词 香溪河流域, 河岸带, 植物群落, 物种丰富度, 格局

On Spatial Pattern of Species Richness in Plant Communities Along Riparian Zone in Xiangxi River Watershed

JIANG Ming-Xi¹, DENG Hong-Bing², TANG Tao³, CAI Qing-Hua^{3*} (1. Wuhan Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074; 2. Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016; 3. Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Wuhan 430072, China). *Acta Ecologica Sinica* 2002, 22(5): 629~635.

Abstract There are two approaches addressing the relationships between environmental factors and biodiversity, namely, experimental manipulation of number of species within a community and survey of biodiversity along a natural gradient at large scale. In this study, we employed the latter method to investigate the variability of species richness along the altitude gradient in the Xiangxi River Watershed.

Xiangxi River originates in the southern slope of Mt. Shennongjia of western Hubei, and runs for 94km into the Yangtze River. Its mean discharge is 65.5m³/s. From high to low elevation, vegetation types along the river are composed of needle-leaved forest, needle- and broad-leaved mixed forest, evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest, and evergreen broad-leaved forest. In 2000, we sampled 40 plots, each with the size of 100m×10m and 100m apart from its neighboring plots along the gradient of altitude. In each plot, plant species richness was gauged by counting all species present, and environmental factors including slope, aspect, altitude, breadth of stream and height above stream were also recorded.

Statistical analysis demonstrated that total species richness (Y_1), arborous species richness (Y_2) and herbaceous species richness (Y_3) were significantly related to altitude. The relationships could be fitted into the parabola function, $Y_1 = -0.00001X^2 + 0.0357X + 6.0921$ ($R^2 = 0.536$, $p < 0.01$), $Y_2 = -0.000004X^2 + 0.012X - 1.5709$ ($R^2 = 0.577$, $P < 0.01$), $Y_3 = -0.000003X^2 + 0.0105X + 5.5894$ ($R^2 = 0.324$, $P < 0.01$).

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30070153, 39970123)

野外工作得到中国科学院神农架生物多样性定位研究站和神农架自然保护区管理局的大力帮助, 谨致谢忱。

* 通讯作者 Author for correspondence (qhcai@ihb.ac.cn)

收稿日期: 2001-05-18, 修订日期: 2001-12-25

作者简介: 江明喜(1965~)男, 博士, 副研究员。主要从事植被生态学研究。mxjiang@public.wh.hb.cn

0.05), respectively. The highest species richness occurred in the transitional zone between mountain evergreen forest and deciduous broad-leaved forest at the altitude of 1500-1800m. There were great variations of shrub and liana species richness from plot to plot, but no significant relationships with altitude were found at watershed scale. This study indicated that, at large scale, altitude plays an important role in species richness, and spatial heterogeneity resulting from seasonal flooding and attributable to micro-landform determines the species diversity at a small (local) scale. The results support the prediction that overall species diversity reaches a peak in the midreaches of a pristine river.

Key words : Xiangxi River Watershed ; riparian zone ; plant community ; species richness ; pattern

文章编号 : 1000-093X(2002)05-0629-07 中图分类号 : Q948 文献标识码 : A

生物多样性的起源、维持和变化是当前生物多样性研究的核心与基础问题^[1], 环境因子与生物多样性格局的关系一直是生态学家感兴趣的领域。理解物种丰富度与环境之间的关系有助于理解尺度对这种关系的影响^[2]。研究环境对生物多样性的控制有两种方法, 一种是实验操纵来寻找环境因子对群落内物种多样性的影响^[3,4]; 另一种方法是在较大尺度上调查生物多样性格局的自然梯度^[5-7]。

河岸带是连接陆地生态系统和水域生态系统的关键系统, 被认为是温带地区物种最丰富和生产力最高的系统^[8], 因而导致区域和河岸物种多样性的关系十分复杂^[8-10], 为此一些假设被用来解释沿河岸带的物种丰富度与环境因素的关系^[9-13]。尽管河岸带物种丰富度受区域环境梯度的限制, 同时也受一系列河流或河岸区域的独特过程和条件的影响, 河岸生态系统仍是跨区域的有影响的过渡带类型, 而对自由流动的河流河岸维管束植物的研究显示, 物种丰富度的峰值出现在中间河段^[9,10,14]。此外, Gould 和 Walker 在研究加拿大北极地区的河流时发现, 在景观尺度上土壤 pH 值控制着植物物种多样性^[2]。

在国内, 进行群落以上尺度生物多样性格局的研究主要集中在山地生态系统方面^[15-17], 对河岸生态系统方面的研究尚未见正式报道。因此, 本文的目的是从流域尺度上分析香溪河流域河岸带植被维管束植物物种丰富度格局与环境之间的关系, 探讨生物多样性维持的生态学机制以及河岸带在此维持机制中的作用。

1 研究方法

1.1 研究地点概况

香溪河发源于神农架山脉南麓的横河, 流经神农架林区的木鱼、红花、和兴山县的湘坪、南阳、高阳、峡口, 最后经秭归县香溪注入长江(图1), 全长 94km, 流域总面积 3900km²。流域水文特征受大的气候影响, 年产量 19.56 亿 m³, 多年平均流量为 65.5m³/s, 每年的 7 月份为洪水期。流域内陆地上的无霜期在低海拔区域是 265d, 在高海拔区域为 115d。流域内土壤主要类型为黄棕壤、棕壤和暗棕壤。其中海拔 600~1500m 为黄棕壤, 海拔 1500~2200m 为棕壤, 2200m 以上为暗棕壤。海拔 600m 以下主要分布为水稻土、石灰土和紫色土。

香溪河从源头至出口流经暗针叶林带、针阔混交林带、常绿落叶阔叶混交林带和常绿阔叶林带^[19], 植被垂直分布明显。暗针叶林带位于海拔 2300~3100m 之间, 以巴山冷杉(*Abies fargesii*)为主要成分。针阔混交林带位于海拔 1600~2300m 之间, 建群种有锐齿槲栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)、米心水青冈(*Fagus engleriana*)、红桦(*Betula albo-sinensis*)、山杨(*Populus davidiana*)等, 针叶树种有华山松(*Pinus armandii*)、铁杉(*Tsuga chinensis*)、巴山松(*Pinus henry*)等。常绿阔叶林带(位于海拔 900m 以下)和常绿落叶阔叶混交林带(位于海拔 900~1600m)分布范围广泛, 由于人为活动频繁, 自然植被已遭受不同程度的破坏, 有些地方已成为农田, 主要建群种有青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、栲树(*Castanopsis fargesii*)、宜昌润楠(*Machilus ichangensis*)、小叶青冈(*Cyclobalanopsis myrsinaefolia*)、川桂(*Cinnamomum wilsonii*)、苞石栎(*Lithocarpus cleistocarpus*)、虎皮楠(*Dahmphyllum glaucescens*)等, 落叶树种有野核桃(*Juglans cathayensis*)、茅栗(*Castanea sequinii*)、槲栎(*Quercus aliena*)、化香(*Platycarya strobilacea*)、多种鹅耳枥(*Carpinus* ssp.)等。

1.2 取样方法

从海拔 2500m 向与长江交汇处 海拔每下降 100m 设置一调查样带 样带宽 10m(沿水边向垂直于河道方向) 长 100m(平行于河道方向) 面积 1000m²。因为在多个支流均进行调查 故共 40 条样带。记录样带中出现的所有维管束植物种类, 并将其分成乔木、灌丛、草本和藤本 4 大类群进行分析。为了便于统计, 将海拔 100m 以下的样地统计到海拔 100m 范围, 海拔大于 100m、小于等于 200m 的样地统计到 200m 范围, 余此类推 40 条样带被归并成 22 个点。

群落环境因子包括海拔、坡度、坡向、河岸高度和河流宽度。坡向处理采取每 45° 为一个区间的划分等级制的方法, 以数字表示各等级。以朝东为起点(0°) 顺时针方向旋转的角度表示, 1 表示北坡(247.5°192.5°), 2 表示东北坡(292.5°337.5°), 3 表示西北坡(202.5°247.5°), 4 表示东坡(337.5°22.5°), 5 表示西坡(157.5°202.5°), 6 表示东南坡(22.5°67.5°), 7 表示西南坡(112.5°157.5°), 8 表示南坡(67.5°112.5°)。显然, 数字越大, 表示越向阳。

1.3 分析方法

由于河岸带坡度的变化, 使得取样样带面积有一些变化, 物种丰富度用转换的物种丰富度(transformed species richness, TSR) 表示:

TSR = N / lgS

其中, N 代表样带中维管束植物的种数, S 代表取样面积。

海拔与 TSR 之间关系用抛物线方程进行拟合, 由于环境变量的取值不符合正态分布, TSR 与 5 个环境变量之间的关系用 Kendall 的 τ 值进行分析, 所有计算均在通用软件 STATISTICA 上进行。

2 结果分析

2.1 物种丰富度的纵向(海拔) 变化趋势

在香溪河流域, 沿着纵向的海拔梯度的变化, 各样点间转换的物种丰富度(TSR) 变化十分明显(见图 2)。沿着海拔增加的梯度方向, TSR 逐步增加并在海拔 1200~1900m 范围内达到最大值, 随后是一个下降的过程; 显示出显著的抛物线关系: $y = -0.00001x^2 + 0.0357x + 6.0921$ ($R^2 = 0.536, P < 0.01, df = 19, n = 22$), 根据抛物线模型可以计算出物种丰富度最大值将出现在海拔 1785m 处。

2.2 各类群在纵向梯度上的变化趋势

在森林群落中起重要作用的是乔木层中的优势种或建群种, 在此将群落中物种按乔木层种类、灌木层、草本层和藤本植物分成 4 大类群, 对其进行分析。

从图 3 中可以看出, 群落中乔木层物种丰富度沿纵向梯度的变化趋势与群落总的物种丰富度十分相似, 呈现明显的抛物线关系: $y = -0.000004x^2 + 0.012x - 1.5709$ ($R^2 = 0.577, P < 0.01, df = 19, n = 22$)。根据抛物线模型, 从理论上可以乔木层物种丰富度的最大值将出现在海拔 1500m 处。从图中可以看

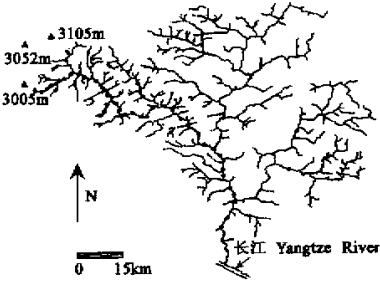


图 1 研究地点示意图(图中黑圆点为调查取样地点)
Fig.1 Sketch map of studying sites in Xiangxi River Watershed(Black dot indicated samples)

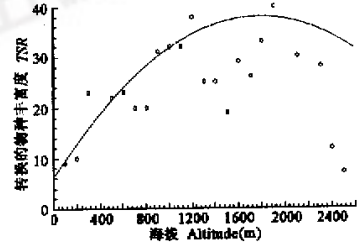


图 2 香溪河流域沿海拔梯度的物种丰富度变化
Fig.2 Changes in transformed species richness (TSR) along altitude in Xiangxi River watershed

出,各样地之间物种丰富度变化较大。

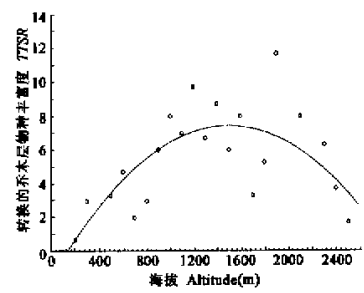


图 3 沿海拔梯度乔木层物种丰富度的变化
Fig.3 Changes in transformed tree species richness
(TTSP) along altitude gradient

从图 4 中可以看出,灌木层物种丰富度的变化较为复杂,在海拔梯度上的分布格局无明显的规律和趋势,最高值出现在海拔 1000-2300m 之间。利用抛物线模型进行拟合,发现灌木层物种丰富度与海拔之间无明显的相关性 ($R^2=0.19, p>0.05$)。

草本层转换的物种丰富度的值在各样地之间的变化十分明显(图 5),沿海拔梯度的分布格局没有总的物种丰富度和乔木层丰富度明显,但表现出一定的趋势,利用抛物线方程对其进行拟合可得: $y = -0.000003x^2 + 0.0105x + 5.5894$ ($R^2=0.324, P<0.05, df=19, n=22$),根据方程从理论上可以计算出草本层物种丰富度的最大值出现在海拔 1785m 处。

藤本植物转换的物种丰富度的值在各样地间的变化十分复杂(图 6),在海拔梯度上,从低海拔到高海拔,物种丰富度先增加,后降低的趋势,最大值出现在海拔 900m 处。与海拔梯度之间没有抛物线关系($R^2=0.213, p>0.05$)。

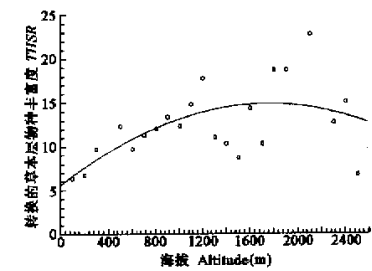


图 5 沿海拔梯度草本层物种丰富度的变化
Fig.5 Changes in transformed herb species richness
(THSR) along altitude gradient

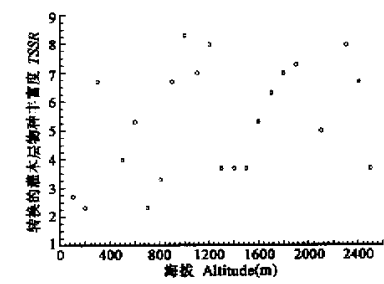


图 4 沿海拔梯度灌木层物种丰富度的变化
Fig.4 Changes in transformed shrub species richness
(TSSR) along altitude gradient

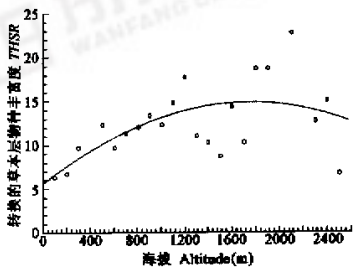


图 6 沿河岸海拔梯度藤本植物物种丰富度的变化
Fig.6 Changes in transformed liana species richness along
altitude gradient

2.3 影响物种丰富度格局因子分析

用 Kendal 的 τ 对转换的物种丰富度、乔木层物种丰富度、灌木层物种丰富度、草本层物种丰富度和层间植物物种丰富度与环境变量之间的相关性进行分析,10 个特征值的相关矩阵(表 1)表明海拔和河岸高

与总的转换物种丰富度和乔木层的物种丰富度有着显著的相关性,坡度与灌木层和藤本植物物种丰富度相关,坡向与物种丰富度的关系不大。在5个环境变量之间,河流宽度与海拔有着显著的负相关性,即海拔越高,河流宽度越窄。总的转换物种丰富度与乔、灌、草、藤各层显著相关同样不难理解,乔、灌、草本层和层间植物是总的物种丰富度的一部分。

表1 香溪河流域河岸带10个特征值的相关矩阵(相关系数为Kendall的 τ 值)

Table 1 Correlation matrix among ten characteristics of the riparian zone examined along Xiangxi River Watershed (Values are Kendall's τ , ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$)										
	TSR	TSRT	TSRS	TSRH	TSRL	ALTI	ASPE	SLOP	RH	RB
TSR	1.00									
TSRT	0.58**	1.00								
TSRS	0.70**	0.36**	1.00							
TSRH	0.72**	0.32**	0.53**	1.00						
TSRL	0.46**	0.32**	0.42**	0.33**	1.00					
ALTI	0.25*	0.35**	0.11	0.23*	-0.10	1.00				
ASPE	-0.05	-0.01	-0.09	-0.08	0.00	0.05	1.00			
SLOP	0.20	0.16	0.24*	0.17	0.25*	0.11	-0.11	1.00		
RH	-0.26*	-0.41**	-0.14	-0.22	-0.06	-0.23			1.00	
RB	-0.22	-0.29*	-0.13	-0.17	0.13	-0.76**	0.02	-0.06	0.22	1.00

为了进一步分析影响物种丰富度的因子,采用主成分分析(Principal Components Analysis, PCA)方法,来确定各环境变量的作用。从表中可以看出,海拔和河宽对PCA第1轴的贡献最大,也即是说第1轴主要反映着海拔梯度的变化。PCA第2轴主要反映了坡向的特征,第3轴主要反映河岸高的特征,第4轴主要反映着坡度的变化。图7直观地反映了5个环境因子的三维载荷。

表2 5个环境变量在主成分轴PCA1~PCA4上的得分

Table 2 Principal components analysis, with orthogonal scores for 5 environmental factors for principal component axes PCA1-PCA4

	PCA 1	PCA 2	PCA 3	PCA 4
海拔 Altitude	0.951	0.018	0.053	-0.068
坡向 Aspect	0.036	0.994	0.039	0.092
坡度 Slope	0.071	-0.092	-0.009	-0.993
河岸高 RH	-0.018	0.039	0.998	0.009
河宽 RB	-0.949	-0.038	0.084	0.047
特征值 Eigenvalues	1.855	1.198	0.991	0.779
总变异(%) Total variance	37.1	23.967	19.816	15.586
累积特征值 Cumul eigenvalues	1.855	3.053	4.044	4.823
累积变异(%) Cumul. variance	37.1	61.066	80.882	96.468

* 黑体表示与每一轴有着极显著的相互关系 Strong relationships with each axis are shown in bold

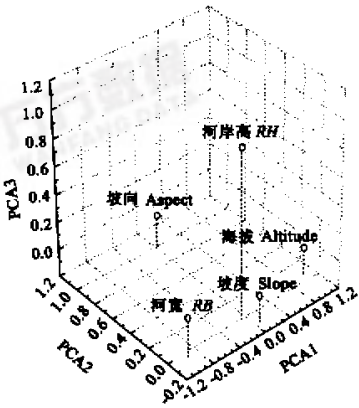


图7 5个环境因子载荷的三维图

Fig.7 Plot of loading 3D for 5 environmental factors

3 讨论

在山地植被研究中,沿海拔梯度植物物种多样性的变化规律一直是生态学家十分感兴趣的问题,变化模式分为5种^[19]。在本研究中,在一个中等尺度上河岸景观中,河岸植物群落物种多样性格局显示出一些重要的特征。沿香溪河流域河岸带的纵向(海拔)梯度,转换的物种丰富度有一个明显的变化格局,物种

种丰富度与海拔有一个明显的二次方关系,物种丰富度在中等海拔达到最高值。相似的结果在国外也存在^[11]。

尽管也考虑到取样面积的影响,在流域尺度上,河岸植物群落的物种丰富度与海拔之间有着明显的抛物线模型,但抛物线模型只能解释 53% 的物种组成变化,表明除海拔的影响外,还存在其它生态因素的影响。物种丰富度最大值出现在海拔 1200~2000m 的范围,与这一基带是亚热带山地常绿落叶阔叶混交林的过渡区域,有着丰富的物种多样性有关。常绿落叶阔叶林带作为一种重要的过渡带类型,在山地垂直带中具有重要作用,丰富的物种多样性为河岸带提供丰富的物种源。

中度干扰假说指出,物种丰富度在中度干扰的条件下将达到最大值。抛物线模型预示着沿河岸带存在一个不断变化着的干扰因子。季节性洪水被认为是最大的干扰因素。在分析中,河岸宽度和河岸高度被认为是与干扰相关的明显因子。从表 1 中可以河岸高与物种丰富度有一个明显的负相关,而河宽与物种丰富度没有明显的相关性。沿河岸带不同洪水的河岸高度的干扰变化至今仍不十分清楚。

对不同类群的研究表明,乔木层物种丰富度与海拔之间有着明显的抛物线关系。海拔梯度的变化,降水、热量等必然发生变化,乔木层物种的分布格局同时发生变化,这在前一章已证实。对灌木层的研究表明,物种丰富度与海拔梯度的相关性并不十分明显,灌木层的分布除受各种环境因子的影响外,同时受上层乔木层的影响,乔木层的盖度的大小对其有着明显的影响。对草本层物种丰富度的研究表明,其丰富度格局与海拔有一定的抛物线关系,但抛物线模型仅能解释 32% 左右的物种丰富度的变化。这表明草本层的格局必定有其它生态因子的作用,洪水的干扰造成的生境异质性,对草本植物的生长十分有利。除上述的原因外,主要是草本层受乔木、灌木层的影响较大,在乔木层和灌木层盖度较大的群落中,草本植物种类较少。藤本植物的丰富度格局同样与海拔梯度的相关性不十分明显,只与坡度有关。

4 结论

4.1 本研究发现,在香溪河流域,沿海拔梯度,总的物种丰富度、乔木层的物种丰富度、草本层物种丰富度显示了一个显著的抛物线关系,最大值出现在海拔 1200~2000m 的山地常绿落叶阔叶林过渡区域内。研究结果支持关于总的物种多样性在原始的河流中在中间河段将达到最大值的预测。

4.2 在区域尺度(或流域尺度)上,海拔对物种丰富度有着重要的控制作用。在局部尺度上,季节性洪水干扰形成的空间异质性和小地形对群落的生物多样性有着重要的影响。外来物种的入侵对物种丰富度的影响尚未进行研究。

4.3 河流可以被看成是物种通过河岸廊道向下游陆地生态系统扩散的临时或永久的媒介,或者是由于区域或历史隔离等原因而使河岸带成为残遗种(或珍稀物种)的避难所。对河岸植物群落物种丰富度格局内外控制因素的进一步认识,能为在局部尺度(河岸带河段)和区域尺度上(流域和水系网)的生物多样性保护的有效管理对策提供基础资料和科学依据。

参考文献

- [1] Chen L (陈灵芝), Qian Y Q (钱迎倩). Frontiers in biodiversity science. *Acta Ecologica Sinica* (in Chinese) (生态学报), 1997, 17(6): 565572.
- [2] Gould W A and Walker M D. Landscape-scale patterns in plant species richness along an arctic river. *Canadian Journal of Botany*, 1997, 75: 17481765.
- [3] Armesto J J and Pickett S T A. Experiments on disturbance in old-field plant communities: impact on species richness and abundance. *Ecology*, 1985, 66: 230240.
- [4] Tilman D. Species of experimental productivity gradient: how important is colonization limitation? *Ecology*, 1993, 74: 21792191.
- [5] Currie D J and Paquin V. Large-scale biogeographical patterns of species richness in trees. *Nature*, 1987, 329: 326327.
- [6] Currie D J. Energy and large-scale patterns of animal-and plant-species richness. *American Naturalist*, 1991, 137: 27-49.
- [7] Latham E and Ricklefs R E. Global patterns of tree species richness in moist forests: energy-diversity theory does not

- account for variation in species richness. *Oikos*, 1993, **67** :325333.
- [8] Naiman R J , Décamps H and Pollock M. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecological Applications*, 1993, **3** (2) :209212.
- [9] Nilsson C , Grelsson G , Johansson M , *et al.* Patterns of plant species richness along riverbanks. *Ecology*, 1989, **70** :77-84.
- [10] Décamps H and Tabacchi E. Species richness in vegetation along river margins. In Giller P. S. , Hildrew A. G. and Raffaelli D. G. eds. *Aquatic ecology : scale , pattern and process*. London : Blackwell Scientific Publications , 1992. 120.
- [11] Vannote R L , Minshall G W , Cummins K W , *et al.* The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1980, **37** :130137.
- [12] Baker W. Species richness of Colorado riparian vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 1990, **1** :19124.
- [13] Pollock M M , Naiman R J and Hanley T A. Plant species richness in riparian wetlands : a test of biodiversity theory. *Ecology*, 1998, **79** (1) :94105.
- [14] Tabacchi E , Planty-Tabacchi A M , Salinas M J , *et al.* Landscape structure and diversity in riparian plant communities : longitudinal comparative study. *Regulated Rivers : Research & Management*, 1996, **12** :367390.
- [15] Ma K R (马克平) , Ye W H (叶万辉) , Yu S L (余顺利) , *et al.* Studies on plant community diversity in Dongling Mountain , Beijing , China : VIII . Variation of composition along elevational gradient. *Acta Ecologica Sinica* (in Chinese) (生态学报) , 1997, **17** (6) :593600.
- [16] Ma K M (马克明) , Ye W H (叶万辉) , Sang W Q (桑卫国) , *et al.* Study on plant community in Dongling Mountains : X. β diversity and fractal analysis on transect on different scales. *Acta Ecologica Sinica* (in Chinese) (生态学报) , 1997, **17** (6) :626634.
- [17] Gao X M (高贤明) , Huang J H (黄建辉) , Wan S Q (万师强) , *et al.* Ecological studies on plant community succession on abandoned cropland in Taibaishan , Qinling Mountains II. The community and diversity feature of the successional series. *Acta Ecologica Sinica* (in Chinese) (生态学报) , 1997, **17** (6) :619625.
- [18] Zheng Z (郑重) , Zhan Y H (詹亚华) , Xie J L (谢继伦) ed. *Shennongjia in China* (in Chinese). Wuhan : Hubei Science and Technology Press , 1998.
- [19] He J S (贺金生) , Chen W L (陈伟烈). A review of gradient changes in species diversity of land plant communities. *Acta Ecologica Sinica* (in Chinese) (生态学报) , 1997, **17** (1) :9199.