贡嘎山东坡植物区系的垂直分布格局

沈泽昊¹ 刘增力¹ 伍杰²

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

2 (四川省甘孜自治州林业科技研究所, 姑咱 626001)

摘要 : 为了探讨贡嘎山植物区系的垂直分化特征及其与周边地区植物区系的联系, 结合样带法与样方法, 对贡嘎山东坡垂直植被带进行了调查, 统计得出各垂直植被带的科、属的物种数量, 分析了科、属、种级区系成分的构成及其沿海拔梯度的分布格局, 并对各垂直植被带区系的相似性进行了聚类分析。结果表明: 1) 贡嘎山植物区系在整体上具有温带性质, 但在干旱河谷地带, 热带和温带区系成分的比例相当。热带成分的构成和分布反映古热带和古地中海区系的残遗性影响; 2) 东亚(含亚型)和东亚-北美成分对贡嘎山中部森林植物区系的影响最大, 这些成分以温带古老性质为主; 3) 北温带成分是贡嘎山植物区系的主体之一, 对青藏高原隆升以来贡嘎山植物区系进化类群和特有成分的发展有主要贡献, 代表区系的年轻组分; 4) 中国特有种类型多样, 占不同垂直植被带物种数量的40% - 65%, 其比例随海拔上升而增大。各类型比例的垂直变化突出反映了贡嘎山及横断山脉中海拔地段的植物区系与华中地区的联系, 以及高海拔地段与青藏高原及东喜马拉雅的区系之间的联系。本文还就贡嘎山在生物地理分布上的意义以及贡嘎山和横断山脉植物区系特有性的性质进行了讨论。

关键词 : 植物区系, 海拔梯度, 多样性, 特有性

中图分类号: 文献标识码: A 文章编号: 1005-0094(2004)01-0089-10

Altitudinal pattern of flora on the eastern slope of Mt. Gongga

SHEN Ze-Hao¹ LIU Zeng-Li¹ WU Jie²

1 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

2 Institute of Forestry Science of Ganzi Autonomous Prefecture of Sichuan Province, Guzan 626001

Abstract : To explore the altitudinal differentiation of flora of Mt. Gongga and its relationship with those of surrounding areas, we investigated eight vertical vegetation zones on the eastern slope of Mt. Gongga, and analyzed the altitudinal distribution, the floristic components at the level of family, genus and species, and the contrast between different vegetation zones. Major results are as follows: (1) temperate flora primarily dominates the vegetation along the altitudinal gradient, but tropical and temperate components are equally abundant at the arid valley bottom area. The composition and altitudinal distribution of the tropical elements indicate the remnant effects of the Paleotropical and Paleo-Mediterranean flora; (2) East Asia and East Asia-North America areal-types have the greatest influence on the forest flora in the middle part of Mt. Gongga, which are chiefly ancient temperate components; (3) North Temperate areal-type is the main body of the flora of Mt. Gongga, and comprises the bulk of the advanced and endemic components in the flora since the rise of the Tibet Plateau. It represents the young components of the flora, and (4) a wide range of Chinese endemic species comprise about 40% - 65% of the flora of different vertical vegetation zones, increasing in dominance at higher elevations. At middle elevations, the flora of Mt. Gongga most closely relate to the flora of central China; at the alpine zone, the connection between Mt. Gongga and Tibet Plateau and East Himalayan Mountains takes precedence. The biogeographical significance of Gongga Mountain and the properties of the flora endemism at Mt. Gongga and Hengduan

Mountain Range are discussed.
Key words : flora , vertical gradient , diversity , endemism

贡嘎山是青藏高原东缘的最高峰 ,其东坡在 30 km 的水平距离内形成约 6400 m 的落差 ,在亚热带地带性气候环境下发育了完整的垂直植被带谱 ,对横断山脉植物区系的垂直分化具有代表性。关于贡嘎山植物区系的研究表明 ,该区系成分复杂 ,区系关联广泛(刘照光 ,胡孝宏 ,1985 ;孔宪需 ,张丽兵 ,1996 ;钟祥浩等 ,1997)。但以往的植物区系研究中 ,对区系结构的垂直地带性分异通常缺乏定量分析 ,对不同区系成分的垂直分布格局和区系性质的垂直变化缺乏准确的认识 ,更无法为有关植物区系起源和联系的推断提供空间上明确的定量依据。从这一角度来看 ,了解贡嘎山植物区系的垂直格局对于理解本地乃至横断山脉植物区系的起源、演变及其与周边地区的关联途径十分重要。此即本文的研究目的。

1 研究区域环境概况

贡嘎山为横断山系东部大雪山脉主峰 ,地理坐标 29°20′ - 30°20′N、101°30′ - 102°15′E。主峰海拔 7556 m。东坡大渡河谷下切至海拔 1100 m ,呈现横断山区典型的高山峡谷地貌 ;而西北坡谷底高程在

海拔 3500 m 以上 ,属于青藏高原东缘浅山宽谷景观。

区域地貌导致了东西坡显著的气候差异 :东坡主要受太平洋季风影响 ,气候温湿 ;西坡则属于大陆高原季风气候类型 ,受西南季风和西风急流的影响 ,气候相对干凉(Thomas , 1999)。巨大的地形落差则导致了气候鲜明的垂直地带性。东坡大渡河谷处于邛崃山脉的雨影区 ,气候干暖。随着海拔上升 ,山体对东南季风的阻截增雨效应增强。海拔 3600 m 以上降水量仍然随海拔上升而增加(程根伟 , 1996) ,形成了“ 暖干 - 凉湿 ”的垂直气候梯度。不同高程气象观测资料见图 1。

海拔梯度上显著的垂直气候分异 ,导致了贡嘎山东坡以亚热带常绿阔叶林带为基带的完整的植被垂直带谱。自下而上分别为常绿阔叶林基带(含河谷灌草丛、常绿阔叶林、山地常绿落叶阔叶混交林 3 个亚带)、山地针阔混交林带、亚高山暗针叶林带、亚高山灌丛带、高山草甸和高寒流石坡稀疏植被带(刘照光 ,1985 ; Thomas , 1999)。其中河谷灌草丛是局地气候导致的非地带性植被类型。常绿阔叶林亚带人口密集 ,原生植被早已破坏殆尽 ,现存植被主

图 1 贡嘎山东坡不同海拔生态气候图
Fig. 1 Climate diagram of different elevations on the east slope of Mt. Gongga

要是云南松(*Pinus yunnansensis*)和栎类(*Quercus* spp.)占优势的次生针阔混交林及灌草丛 , 仅在偏僻沟谷生境有小片常绿阔叶林群落残存。

2 调查分析方法

2.1 野外调查

野外采用样带与样方结合的调查方法。根据对植被垂直带的划分 , 自东坡大渡河谷海拔 1200 m 起 , 对各植被带分别设置一条 5 m × 500 m 的水平样带作植物群落和区系调查。自下而上共完成 7 条样带(高山草甸样带为 1 m × 500 m)。由于植被过于稀疏、工作难度大等原因 , 对海拔 4700 m 以上高山流石滩植被的区系调查采取线路踏查和标本采集方式。同时 , 从海拔 1200 m 起 , 以每 50 m 高差为间隔作一个 20 m × 20 m 的样方 , 以反映植被类型物种构成的垂直变化。样带、样方沿大渡河谷—磨西河谷

—海螺沟设置。将属于不同植被类型的样带和样方群落物种资料合并 , 用以反映各植被带的区系构成。

2.2 数据分析

物种的鉴定主要依据《四川植物志》、《横断山脉维管束植物》(上、下) 和《中国植物志》各册。记录每一物种的以下信息 : 拉丁科名、属名、种加词、中文种名、生长型、生活型、种的分布区 ; 又根据吴征镒(1991) 和吴兆洪、秦仁昌(1991) 查得种子植物和蕨类植物属的分布区类型。据此建立调查所得全部物种的生物学和生态学特征数据库。

根据吴征镒分类系统 , 调查所得的全部 545 属维管束植物的分布区包含 13 类 2 亚类 ; 分别统计 8 个垂直植被带上各分布型所占的百分比(表 4)。另参照吴征镒系统和各植物志资料 , 将所得 1352 种植物的地理分布区划分为 13 类 10 亚类 , 其中第 15 类中国特有分布包括 8 个亚类(表 1)。

表 1 贡嘎山维管束植物属、种分布区类型
Table 1 The distribution types of genera and species of vascular plants on Mt. Gongga

类别 Type	分布区类型 Areal-type
T1	世界分布 Cosmopolitan
T2	泛热带分布 Pantropic
T3	热带亚洲和热带美洲间断分布 Trop. Asia & Trop. Amer. Disjuncted
T4	旧世界热带分布 Old World Tropics
T5	热带亚洲至热带大洋洲分布 Tropical Asia & Trop. Australasia
T6	热带亚洲至热带非洲分布 Trop. Asia to Trop. Africa
T7	热带亚洲(印度 - 马来西亚) 分布 Trop. Asia (Indo-Malesia)
T8	北温带分布 North Temperate
T9	东亚和北美间断分布 E. Asia & N. Amer. Disjuncted
T10	旧世界温带分布 Old World Temperate
T11	温带亚洲分布 Temp. Asia
T13	中亚分布 Central Asia
T14	东亚分布 East Asia
T14(1)	中国 - 喜马拉雅分布 Sino-Himalaya (SH)
T14(2)	中国 - 日本分布 Sino-Japan (SJ)
T15	中国特有分布 Endemic to China
T15(1)	秦岭以南(偶含台湾) South to Qinling Mountain (Taiwan occasional)
T15(2)	西南 - 华中 Southwestern to central China
T15(3)	西南 - 滇黔桂 Southwestern China to Yunnan , Guizhou and Guangxi Provinces
T15(4)	西南 - 西北 Southwestern to Northwestern China
T15(5)	西南 - 东喜马拉雅(偶含青藏) Southwestern China to Eastern Himalaya Mountain (Tibet occasional)
T15(6)	西南特有(含川、藏、滇、甘南、青东南) Endemic to Southwestern China (including Sichuan , Tibet , Yunnan , Southern Gansu , and Southeastern Qinghai Provinces)
T15(7)	川藏滇(含川滇、川藏) Sichuan , Yunnan and Tibet (including Sichuan-Yunnan , Sichuan-Tibet)
T15(8)	川西(含川中西、川西北、川西南) Western Sichuan Province (including mid-western Sichuan , northwestern Sichuan , and southwestern Sichuan)

为了综合定量评判各垂直植被带之间的区系关联程度,分别利用全部科、全部属的种数构成和种的区系成分构成数据,对各带进行聚类分析。聚类方法统一采用欧氏距离的平方定义样本间的距离,采用类平均法进行聚类分析计算,具体方法见徐克学(1994)。

3 主要结果

3.1 区系丰富度的垂直变化

全部样方、样带调查和标本采集所得的维管束植物共计 157 科 545 属 1352 种(含 81 个种下单位)其中蕨类植物 24 科 52 属 129 种,裸子植物 2 科 6 属 9 种,被子植物 131 科 487 属 1214 种。构成各个植被带的物种数量分别是:河谷灌草丛 60 科 118 属 140 种、常绿阔叶林 120 科 343 属 607 种、山地常绿落叶阔叶混交林 88 科 194 属 341 种、山地针阔混交林 73 科 183 属 321 种、亚高山暗针叶林 59 科 142 属 274 种、亚高山灌丛 50 科 116 属 195 种、高山草甸 36 科 92 属 182 种、高山流石坡稀疏植被

含 25 科 64 属 149 种。

由于对各垂直植被类型设置的样带、样方面积接近,故可以作为对各植被类型物种丰富度(γ 多样性)相对大小的有效反映。结果显示了植物物种丰富度随海拔升高而减少的显著趋势。但河谷灌草丛植被带的物种丰富度远低于常绿阔叶林带,主要原因可能是干旱气候的限制作用,以及强烈的人为活动影响。

3.1.1 科的分布特征

各垂直植被带植物种数前 10 位的科见表 2。蝶形花科(Papilionaceae)、百合科(Liliaceae)、报春花科(Primulaceae)、禾本科(Gramineae)、虎耳草科(Saxifragaceae)、菊科(Compositae)、蓼科(Polygonaceae)、鳞毛蕨科(Dryopteridaceae)、唇形科(Labiatae)、桔梗科(Campanulaceae)、毛茛科(Ranunculaceae)、蔷薇科(Rosaceae)、莎草科(Cyperaceae)、石竹科(Caryophyllaceae)等 14 科见于整个垂直植被带谱。

表 2 贡嘎山东坡各垂直植被带植物区系中种数居前十位的科
Table 2 The top 10 prevalent families in the flora of each vertical vegetation zone on the eastern slope of Mt. Gongga.

Z1	G. N	S. N	Z2	G. N	S. N	Z3	G. N	S. N	Z4	G. N	S. N
Gramineae	15	17	Compositae	30	51	Rosaceae	12	28	Rosaceae	10	29
Compositae	13	15	Rosaceae	19	39	Liliaceae	10	21	Liliaceae	10	20
Papilionaceae	10	10	Liliaceae	13	30	Saxifragaceae	9	19	Saxifragaceae	8	16
Liliaceae	5	6	Papilionaceae	17	26	Ranunculaceae	10	15	Ranunculaceae	8	16
Labiatae	5	5	Labiatae	16	19	Compositae	10	14	Dryopteridaceae	3	14
Euphorbiaceae	4	4	Gramineae	15	18	Dryopteridaceae	3	11	Caprifoliaceae	3	13
Sinopteridaceae	2	4	Orchidaceae	13	17	Caprifoliaceae	3	11	Compositae	8	12
Dioscoreaceae	1	4	Ranunculaceae	5	16	Polypodiaceae	9	10	Urticaceae	7	12
Asclepiadaceae	3	3	Caprifoliaceae	4	16	Ericaceae	3	10	Araliaceae	4	9
Cyperaceae	3	3	Saxifragaceae	9	15	Urticaceae	4	9	Aceraceae	2	9
Z5	G. N	S. N	Z6	G. N	S. N	Z7	G. N	S. N	Z8	G. N	S. N
Rosaceae	12	23	Compositae	11	16	Compositae	9	17	Compositae	9	20
Saxifragaceae	9	22	Rosaceae	7	15	Umbelliferae	11	15	Ranunculaceae	7	19
Liliaceae	9	20	Saxifragaceae	5	12	Saxifragaceae	3	12	Gramineae	5	11
Compositae	9	15	Ericaceae	4	12	Scrophulariaceae	4	11	Scrophulariaceae	2	11
Ranunculaceae	11	14	Ranunculaceae	8	11	Crassulaceae	2	10	Cruciferae	6	10
Ericaceae	1	14	Cyperaceae	2	9	Ranunculaceae	6	9	Cyperaceae	2	10
Caprifoliaceae	3	12	Liliaceae	6	7	Cyperaceae	2	9	Saxifragaceae	1	10
Cyperaceae	2	11	Umbelliferae	6	6	Gramineae	6	8	Crassulaceae	2	9
Athyriaceae	4	8	Gramineae	5	6	Liliaceae	4	8	Papaveraceae	2	6
Crassulaceae	3	8	Caryophyllaceae	5	6	Rosaceae	4	8	Papilionaceae	3	5

G. N : 属数 Number of genera ; S. N : 种数 Number of species ; Z1 : 干旱河谷灌草丛带 Arid valley shrub and meadow zone ; Z2 : 常绿阔叶林带 Evergreen broad-leaved forest zone ; Z3 : 山地常绿落叶阔叶混交林带 Mountain evergreen and deciduous broad-leaved forest zone ; Z4 : 山地针阔混交林带 Mountain coniferous and broad-leaved mixed forest zone. Z5 : 亚高山暗针叶林带 Subalpine coniferous forest zone ; Z6 : 亚高山灌丛带 Subalpine shrub zone ; Z7 : 高山草甸带 Alpine meadow zone ; Z8 : 高山流石坡稀疏植被带 Open vegetation zone of alpine rock stream

在河谷干旱灌草丛带,除上述优势科外,适应暖干气候的大戟科(*Euphorbiaceae*)、萝藦科(*Asclepiadaceae*)、中国蕨科(*Sinopteridaceae*)等成为其区系中的标志性科。整个森林植被带的区系成分有较大的共性:热带亚洲分布、东亚-北美分布、东亚分布及其变型等的科都集中在森林植被带中;以鳞毛蕨科、水龙骨科(*Polypodiaceae*)和蹄盖蕨科(*Athyriaceae*)为主的蕨类植物在林下物种构成和覆盖度上都占有很大比例;各带的优势科都包含蔷薇科、百合科、毛茛科、虎耳草科、菊科。

在常绿阔叶林带,世界分布、热带分布、温带分布科的数量分别是 27、55、35,兰科(*Orchidaceae*)处于优势地位,热带为主的性质明确。但北温带分布的虎耳草科、忍冬科(*Caprifoliaceae*)和毛茛科也已确立优势地位。常绿落叶阔叶混交林带与针阔混交林带两个区系的相似性很大,都表现出明显的过渡性;但针阔混交林中的科数及其中的属、种数量大多减少,仅少数如忍冬科、槭树科(*Aceraceae*)、五加科(*Araliaceae*)和藜科(*Chenopodiaceae*)例外。木兰科(*Magnoliaceae*)、领春木科(*Euptelaceae*)、连香树科(*Cercidiphyllaceae*)的分布仅限于常绿落叶阔叶混交林带以下;另一些古老科如北温带的木通科(*Lardizabalaceae*)、东亚分布的水青树科(*Tetracentraceae*)、旌节花科(*Stachyuraceae*)、东亚-北美分布的五味子科(*Schizandraceae*)、泛热带的樟科(*Lauraceae*)、茶科(*Theaceae*)、木犀科(*Oleaceae*)、芸香科(*Rutaceae*)、漆树科(*Anacardiaceae*)、薯蓣科(*Dioscoreaceae*)和紫金牛科(*Myrsinaceae*)等可分布到针阔混交林带。

暗针叶林带区系成分的明显变化是菊科、莎草科、虎耳草科、报春花科地位的回升;景天科(*Crasulaceae*)和杜鹃花科(*Ericaceae*)进入前 10 位,蹄盖蕨科取代了鳞毛蕨科的优势地位,反映了亚高山环境的变化。但东亚特有的猕猴桃科(*Actinidiaceae*)以及其他古老的科如延龄草科(*Trilliaceae*)、胡桃科(*Juglandaceae*)、马兜铃科(*Aristolochiaceae*)、金粟兰科(*Chloranthaceae*)的存在反映了其与山体下段古老区系的联系。

亚高山灌丛、高山草甸和流石坡带植物区系的共有特征是区系性质年轻、进化类群发达。菊科是高山带最重要的科;杜鹃花科的地位在亚高山灌丛带达到顶峰;在高山草甸带,玄参科(*Scrophulari-*

aceae)、景天科、伞形科(*Umbelliferae*)极为繁盛;高山流石坡稀疏植被带区系成分的明显变化是禾本科、蝶形花科、十字花科(*Cruciferae*)地位的上升。

3.1.2 属的分布特征

各样带前 15 位的优势属及其所含种数见表 3。

从蕨类植物看,河谷干旱灌草丛带的优势属为耐旱的旱蕨属(*Pellaea*)、卷柏属(*Selaginella*)和喜热的石韦属(*Pyrrosia*)、凤尾蕨属(*Pteris*),它们对环境有很好的指示意义;起源于古南大陆的旱蕨属种类的多样化更反映了河谷环境的特殊和区系成分的残遗性。进入常绿阔叶林带,鳞毛蕨属(*Dryopteris*)、耳蕨属(*Polystichum*)即占据优势;蹄盖蕨属(*Athyrium*)在常绿落叶阔叶混交林带中也成为优势属。此三属的优势地位在整个森林植被范围内维持不变,支持了孔宪需等(1994)的分析。自亚高山灌丛带往上,蕨类植物的种类急剧减少,只见到耳蕨属和岩蕨属(*Woodsia*)的个别种类分布。

种子植物区系方面,河谷灌草丛带的优势属同样指示了环境的干旱和植被的次生性,包括草本的狗尾草属(*Setaria*)、鬼针草属(*Bidens*)和灌木的合欢属(*Albizia*)、羊蹄甲属(*Bauhinia*)等。因干旱不利于物种分化,故优势属所含种类偏少。热带、亚热带属占明显优势,但典型北温带分布的悬钩子属(*Rubus*)、栎属(*Quercus*)、黄精属(*Polygonatum*)等也反映了温带区系的有力影响。森林植物区系中,种子植物属的构成变化非常复杂,总的趋势是:(1)热带、亚热带属的比例随海拔上升而减小,而温带性质的成分正相反;(2)林下乃至亚冠层的木本属在区系中的地位上升。在山地常绿落叶阔叶混交林带和针阔混交林带的前 15 个重要属中,木本属分别占 10 个和 9 个之多。苔草属(*Carex*)、堇菜属(*Viola*)、天南星属(*Arisaema*)、黄精属和鹿药属(*Smilacina*)等构成林下草本层的优势成分;悬钩子属、英蕊属(*Viburnum*)、茶藨子属(*Ribes*)、忍冬属(*Lonicera*)和杜鹃花属(*Rhododendron*)是各森林带林下的主要灌木成分;在乔木层,种类丰富的属由常绿阔叶林带中的栎属,到常绿落叶阔叶混交林中的槭树属(*Acer*)、木姜子属(*Litsea*)和杨属(*Populus*),到针阔混交林带中的槭树属和花楸属(*Sorbus*)。

亚高山暗针叶林带优势属的前 5 位与针阔混交林的完全不同,最重要的变化是指示高山环境的杜鹃花属、虎耳草属(*Saxifraga*)、报春花属(*Primula*)

表 3 各垂直植被带植物区系中种数居前 15 位的属
Table 3 The top 15 genera with largest species number in the flora of each vertical vegetation zone

属 Genus	种数 No. of species								属 Genus	种数 No. of species							
	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8		Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8
薯蓣属 <i>Dioscorea</i>	4	8							槭树属 <i>Acer</i>			6	8				
狗尾草属 <i>Setaria</i>	3								蹄盖蕨属 <i>Athyrium</i>			6	5	5			
鬼针草属 <i>Bidens</i>	3								五加属 <i>Acanthopanax</i>				5				
旱蕨属 <i>Pellaea</i>	3								鹿药属 <i>Smilacina</i>				4	5			
凤尾蕨属 <i>Pteris</i>	2								橐吾属 <i>Ligularia</i>					6		3	
凤仙花属 <i>Impatiens</i>	2								报春花属 <i>Primula</i>					7	5	7	
卷柏属 <i>Selaginella</i>	2								景天属 <i>Sedum</i>					4			4
石韦属 <i>Pyrrosia</i>	2								虎耳草属 <i>Saxifraga</i>					6	5	9	10
鼠李属 <i>Rhamnus</i>	2								火绒草属 <i>Leontopodium</i>						3		
雾水葛属 <i>Pouzolzia</i>	2								假密网蕨属 <i>Phymatopsis</i>						3		
栎属 <i>Quercus</i>	2	7							柳叶菜属 <i>Epilobium</i>						3		
铁线莲属 <i>Clematis</i>	2	8							金腰属 <i>Chrysosplenium</i>						4		
天南星属 <i>Arisaema</i>	2		5	5					委陵菜属 <i>Potentilla</i>						4	4	
黄精属 <i>Polygonatum</i>	2	5			6				灯心草属 <i>Juncus</i>						4	7	
悬钩子属 <i>Rubus</i>	2	11	7	9	5	3			蒿草属 <i>Kobresia</i>						3	4	7
荞麦属 <i>Fagopyrum</i>		5							红景天属 <i>Rhodiola</i>						3	8	5
兔耳风属 <i>Ainsliaea</i>		6							马先蒿属 <i>Pedicularis</i>						5	8	8
耳蕨属 <i>Polystichum</i>		5	4	4					绿绒蒿属 <i>Meconopsis</i>							3	
花楸属 <i>Sorbus</i>		5		7	5				龙胆属 <i>Gentiana</i>							4	
鳞毛蕨属 <i>Dryopteris</i>		8	5	8	6				藁本属 <i>Ligusticum</i>							4	
荚蒾属 <i>Viburnum</i>		9	6	6	4				风毛菊属 <i>Saussurea</i>							3	6
忍冬属 <i>Lonicera</i>		5	4	5	7	4			蓼属 <i>Polygonum</i>								3
堇菜属 <i>Viola</i>		6	5		5		4		兔耳草属 <i>Lagotis</i>								3
苔草属 <i>Carex</i>		9		6	9	6	5		翠雀属 <i>Delphinium</i>								4
杜鹃花属 <i>Rhododendron</i>		5	8	4	14	9	3		剪股颖属 <i>Agrostis</i>								4
杨属 <i>Populus</i>			4						蚤缀属 <i>Arenaria</i>								4
猕猴桃属 <i>Actinidia</i>			5						紫堇属 <i>Corydalis</i>								4
木姜子属 <i>Litsea</i>			5						蒿属 <i>Artemisia</i>								5
菝葜属 <i>Smilax</i>			4	4					葶苈属 <i>Draba</i>								5
茶藨子属 <i>Ribes</i>			5	5					乌头属 <i>Aconitum</i>								6

Z1 – Z8 所表示的植被带同表 2。The vegetation codes correspond to those in Table 2.

和橐吾属(*Ligularia*)种类大量增加。高山灌丛带植物前 5 位的优势属与暗针叶林带几乎一致。但马先蒿属(*Pedicularis*)、委陵菜属(*Potentilla*)、灯心草属(*Juncus*)、红景天属(*Rhodiola*)等的崛起反映了其物种构成的过渡性。高山草甸带的中下部是以杂类草为主的灌丛草甸,物种构成极为复杂,以虎耳草属、马先蒿属、红景天属、报春花属、灯心草属、龙胆属(*Gentiana*)等为优势属;在其上部至高山流石坡稀疏植被带,蒿草属(*Kobresia*)形成优势,与多种垫状的风毛菊(*Saussurea*)、蒿(*Artemisia*)、马先蒿和苔藓状的虎耳草、蚤缀(*Arenaria*)等一起成为植被和区系的特征。

3.2 区系成分构成的垂直格局

3.2.1 属的分布区类型构成

从属的分布区类型来看(表 4),整个垂直梯度上,地位最重要的植物区系成分是北温带成分,显示了本植物区系的基本性质;其次是东亚、东亚 – 北美、旧世界温带成分和世界分布;热带、亚热带区系成分以泛热带和热带亚洲分布型为主。中国特有属见于整个垂直梯度。但各区系成分的垂直格局明显不同:

(1) 热带、亚热带成分自下而上逐渐减少,止于高山草甸带。植被基带的热带区系成分齐全。

(2) 整个温带区系成分的比例随海拔梯度上升而增大,但即使在河谷干旱灌草丛带,除东亚和中国特有属之外的温带诸类成分的比例合计也达到 38.6%。

(3) 包含中国特有分布的东亚区系成分所占比

表 4 贡嘎山东坡垂直植被带属的区系成分的百分比构成(%)
Table 4 The percentage compositions of flora components of genera along the vertical vegetation spectrum on the east slope of Mt. Gongga.

植被类型 Vegetation type	分布区类型 Areal-type (%)															属数 No. of genera	
	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	T10	T11	T13	T14	T14(1)	T14(2)	T15	
Z1	14.4	28.7		4	1	9.9	5.9	24.8	6.9	5.9	1		5.0	3.0	1.0	3	118
Z2	9.9	16.5	1.3	5.2	1.9	4.9	7.1	26.2	7.8	7.1	0.7	0.3	9.7	5.2	3.2	2.9	343
Z3	11.3	10.5	1.7	3.5	1.2	2.3	4.7	36.1	11.1	4.7			11.1	6.4	5.2	1.7	194
Z4	10.4	11.0	3.1	3.1	1.2	2.5	3.7	38.0	11.7	3.7	0.6		8.6	5.5	4.3	3.1	183
Z5	12.7	8.9		1.6		0.8	3.2	51.6	8.9	4.9	1.6		7.3	7.3	1.6	2.4	142
Z6	17.2	4.2	1	1			2.1	58.3	5.2	8.3	5.2	1	6.3	2.1		4.2	116
Z7	15.2	2.6		1.3				64.1	2.6	6.4	5.1		6.4	6.4		3.9	92
Z8	15.6							63	1.9	11.1	5.6	5.6	0	11.1		1.9	64

Z1 – Z8 所表示的植被带同表 2 , T1 – T15 所代表的分布区类型同表 1。
The vegetation codes correspond to those in Table 2 , and the areal-type codes are the same as in Table 1.

例在垂直梯度上呈“ 上下低、中间高 ”的格局 ,峰值出现在山地常绿落叶阔叶混交林带 ,与东亚 – 北美分布型属的格局一致 ;而世界分布属的垂直格局则刚好相反。

(4) 中国 – 喜马拉雅分布属的百分比在高山流石坡植被带达到峰值 ,在中部森林带范围有次高值 ;中国 – 日本分布属则基本分布于暗针叶林以下 ,其峰值在山地常绿落叶阔叶混交林带 ,与中国 – 喜马拉雅分布属的比例接近。

3.2.2 种的分布区类型构成

种一级的 13 个不同分布区类型在垂直植被带谱上主要表现了以下的格局特征(表 5):

表 5 种的分布区类型百分比构成的垂直分布格局(%)
Table 5 The vertical patterns of the percentage composition areal-types of vascular species on the east slope of Gongga Mountain(%)

Areal-type	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8
T1	7.3	3.1		1.0	1.1	1.1	0.6	
T2	1.5	0.5	0.3					
T3	0.7							
T4	1.5	0.5						
T5	0.7	0.5		0.3				
T6	2.9	0.5	0.3					
T7	13.1	8.5	7.5	7.6	4.2	3.3	1.4	
T2 – T7	20.4	10.5	8.1	7.9	4.2	3.3	1.4	
T8	2.2	1.4	1.5	1.9	1.9	6.5	7.4	2.0
T9	1.5	0.3	2.6	0.3	0.4			
T10		0.9			1.5	2.2	2.3	
T11	0.7	0.7	2.0	2.2	1.9	4.9	3.4	6.8
T14	16.8	12.2	11.9	14.6	11.0	8.7	6.3	
T14(1)	4.4	8.1	8.1	9.8	10.3	7.6	5.4	4.7
T14(2)	2.9	5.6	5.8	3.5	2.3	2.2		
T8 – T14	28.5	29.1	31.9	32.3	29.3	32.1	24.7	13.5
T15	39.4	54.7	59.2	56.1	61.2	56.6	65.8	58.8

Z1 – Z8 所表示的植被带同表 2 , T1 – T15 所代表的分布区类型同表 1
The vegetation codes correspond to those in Table 2 , and the areal-type code to those in Table 1

(1) 具有世界分布的种寥寥无几 ,仅在干旱河谷带稍有影响。

(2) 种级热带、亚热带成分的比例远小于属一级。其百分比随海拔上升而迅速降低 ;其中 ,亚洲热带、亚热带分布的极少数物种能够达到高山草甸 ,而其他热带分布型的物种几乎不能超过亚热带上限 (山地亚热带常绿落叶阔叶混交林带)。

(3) 温带分布成分的比例随海拔上升而增大。东亚 – 北美分布型和东亚分布型及其亚型是其主体成分 ;其他类型只占 2.9% – 15.1% ,到亚高山暗针叶林以上才大于 5%。

(4) 种级区系成分构成的特有性强 ,且随海拔上升而增强。东亚、东亚 – 北美分布种所占的比例随海拔上升而下降 ,其中东亚 – 北美分布种只能到达森林分布的上限。

(5) 中国 – 日本和中国 – 喜马拉雅分布种的比例都呈现“ 两头低、中间高 ”的垂直格局。其中前者的峰值出现在山地常绿落叶阔叶混交林带 ;后者的峰值在亚高山暗针叶林带 ;中国 – 日本分布种向上的分布不超过高山灌丛带。

中国特有种的分布以横断山脉为中心 ,沿不同方向扩散。据分布区的范围和联系方向共分成 9 个类型(图 2) ,各类型百分比的垂直格局如下 :

(1) 西南地区特有、川藏滇特有和川西特有三类物种的比例很大 ,在亚高山暗针叶林带以上更占据主导地位 ,但垂直格局稍有不同 :西南地区特有种类在山地常绿落叶阔叶混交林带和高山草甸带形成两个峰值 ;川藏滇特有种和川西特有种的比例都随海拔上升而增大 ,但前者自暗针叶林带往上的比

图2 贡嘎山各类中国特有物种百分比的海拔格局(Z1 - Z8 含义同表 2 , T15 , T15(1) - T15(8)所代表的分布区类型见表 1)
Fig. 2 The altitudinal patterns of the ratios of Chinese endemic species at Mt. Gongga with different areal-types. Z1 - Z8 are the same as in Table 2. T15 and T15(1) - T15(8) represent areal-types as in Table 1.

例都很大 ,而川西特有种的百分比在高山流石坡稀疏植被带突然增多。

(2)随海拔上升而增大的还有西南 - 东喜马拉雅西南 - 西北分布的物种 ;其中前者在高山流石坡稀疏植被带的比例也突然增多。

(3)在贡嘎山东坡中下部植物区系中西南 - 华中成分占有突出的地位 ,其峰值位于中山地带的常绿落叶阔叶混交林带和针阔混交林带 ,并随海拔上升而减小。

(4)西南 - 滇黔桂分布型的比例不大 ,但沿海拔梯度一直分布到高山带。

(5)中国特有分布和中国秦岭以南分布种类在贡嘎山东坡主要分布在林线以下范围 ,其所占比例的峰值出现在山地常绿落叶阔叶混交林带。

3.2.3 基于区系成分构成的垂直植被带聚类

基于科、属、种三级数据聚类结果的共同点是 (图 3) : (1)都反映了各植物区系成分的垂直梯度变化 ; (2)揭示了干旱河谷灌丛带和高山草甸及流石坡植被带植物区系的特殊性 ,以及森林植物区系中亚热带与温带的差别 ; (3)从区系成分来看 ,干旱河谷灌丛带与亚热带的另两个森林亚带差别更大 ;而亚高山暗针叶林带与灌丛带之间、高山草甸带与流石坡稀疏植被带之间的区系更为近似。

基于科和属一级区系数据的聚类结果完全一致 ,而与种级数据的聚类结果有所不同 :前者首先

将高山带与其他植被带分开 ;而后者首先将亚热带基带分出来。另外 ,在科和属的种类构成上 ,常绿落叶阔叶混交林与针阔混交林的区系更相似 ;从种级区系成分构成来看 ,前者与同一植被带的常绿阔叶林亚带更相似。这种差异的解释还有待探讨。

3.3 小结

科、属、种 3 个分类水平上的分析均显示 ,贡嘎山植物区系的构成存在一个明显的垂直结构 ,不同性质的区系成分表现出不同的垂直格局 :

(1)热带成分一般随海拔上升而减少 ,向上可达高山带 ;温带成分多随海拔上升而增加 ,但其中东亚 - 北美分布、东亚分布和中国 - 日本分布的科、属、种却与此相反或呈“ 上下低、中间高 ”的垂直格局 ,峰值都出现在山地常绿落叶阔叶混交林带 ,表明古老的东亚区系成分对中海拔森林带植物区系的影响最大。中国 - 喜马拉雅分布成分的比例在高山草甸或稀疏植被带最高 ,在森林带中部有一次高值 ;世界性成分的垂直梯度不明显或呈“ 上下高、中间低 ”格局 ,它们多为系统位置较进化的科属。

(2)中国特有种的比例高达 40% - 65% ,且随海拔上升而增大。据其分布范围和所反映的区系联系分为 9 类。其中 ,森林带的区系联系以西南 - 华中最重要 ,而高海拔区系与东喜马拉雅和青藏高原区系联系密切。贡嘎山周边地区 (川西) 特有物种的比例在高山流石坡植被带和中部森林带达到峰

图3 基于不同等级区系成分的植被带聚类图(Z1 - Z8 含义同表2)

Fig. 3 Dendrogram of vertical vegetation zones based on the different classes of flora components (Z1 - Z8 are the same as in Table 2.

值,反映了物种分化过程的两个高峰地段。

(3)基于科和属的种类数量构成与基于种的区系地理成分构成数据对垂直植被带的聚类分析,都反映了植物区系的垂直变化和河谷干旱带与高山带区系的特殊性;对亚高山带和高山带植物区系的相似性也判断一致。但对垂直梯度上两个区系界线的重要性判别不一致。

4 讨论

4.1 关于贡嘎山是我国亚热带植物区系的一个界线

贡嘎山被认为构成中国 - 日本分布与中国 - 喜马拉雅分布两类物种的地理分界线。在此以东,以中国 - 日本分布型物种为主;在此以西,以中国 - 喜马拉雅分布的物种为主;或“以此为东界的种在系统演化上比较年轻进化,以此为西界的种在系统

演化上属于古老或子遗类群”(刘照光,1985;刘照光,胡孝宏,1985)。但对这些现象的生态地理解释很少见。

植物的分布区域与其环境条件密切相关。在一个山体的垂直梯度范围内,当前的生态环境是物种分布的决定性因子。

前文在科、属、种3个分类水平上的分析一致显示,贡嘎山东坡植物区系存在明显的垂直分化。热带区系的影响主要保留在干旱河谷灌丛带;东亚特有的古老区系成分对中部森林各亚带的区系影响最大;高山植物区系则主要与东喜马拉雅和青藏高原植物区系联系密切,表现出特有成分比例高,进化类群发达的特点。尤其在种一级,西南 - 滇黔桂、西南 - 华中、西南 - 东喜马拉雅类型的种分别代表了热带古老、温带古老和高寒进化的性质,它们主要分布在海拔梯度的低、中、高段,其垂直格局体现了当前环境的决定性影响。

因此,贡嘎山表现为一个植物区系地理的水平界限,其实质是贡嘎山东西坡的地貌和气候差异所带来的植物生态和地理后果。因为贡嘎山西坡海拔平均在3500 - 4000 m左右,分布于东坡海拔2000 m以下的热带古老成分、集中于气候凉湿的常绿阔叶林到针阔混交林中的东亚温性古老成分以及中国 - 日本分布种均难以适应西坡高原面上的干凉气候;而在贡嘎山以东又极少有与西坡类似的高寒环境出现。因此,东西坡地貌类型的巨大差异,使贡嘎山成为中国亚热带同纬度地区植物区系的一个分界线。据此推论,中国 - 喜马拉雅区系和中国 - 日本植物区系的分界线可能就是中国大地貌第一、二级台阶的分界线。

4.2 关于“川西、滇西北”种子植物特有中心的生态成因与历史成因

“川西、滇西北”被认为是中国种子植物特有属三个多样性中心之一,具有以生态成因而非历史成因为主的特点(应俊生,张志松,1984;李锡文,李捷,1993)。进一步探讨这一论断的内涵和论据是本文的目的之一。

贡嘎山作为横断山脉最高峰,对该地区高山峡谷的垂直环境梯度具有很好的代表性。从种的区系成分垂直格局来看(图2),暗针叶林以上的高山带植物区系是其区域特有性最强的地段,并且以草本类型的进化类群为主。它们多由以较低海拔区域为

中心的属衍生而来(武素功等,1995),以新特有成分为主。这与中新世以来青藏高原的抬升和第四纪冰川的进退等带来的环境变迁直接相关。因此这一部分特有成分以生态成因为主,它们的分布以高寒地段为主,其比例随海拔降低而下降。另一方面,中国-日本分布的连香树(*Cercidiphyllum japonicum*)、领春木(*Euptelea pleiosperma*)和中国-喜马拉雅分布的水青树(*Tetracentron sinense*)、其他古老成分如木通科、马兜铃科、五味子科、猕猴桃科以及樟科和毛茛科的一些原始属分布于贡嘎山从常绿阔叶林到针阔混交林的中山地段;中国-日本分布属的比例在该段植物区系中达到峰值并接近中国-喜马拉雅分布属的比例。相当数量的西南-华中特有种分布在这一段(表4、图2)。它们所处的生境条件和植被类型与华中区域类似,这些特有成分无疑是以历史成因为主的。而在以灌草丛为优势生活型的干旱河谷中,古热带、古地中海残遗成分如旱蕨(*Pellaea* spp.)属于历史成因的古特有种;而青龙藤(*Biondia*)、四轮香(*Hanceola*)则显然是进化的新特有成分。从西南地区干热、干温河谷低地的区系起源和气候变迁历史来看,其区系中特有成分的性质是新老兼备的(李锡文,李捷,1993)。

因此,从贡嘎山来看,横断山脉植物区系特有性的性质和成因是多重的,历史地理和现代生态环境因素的影响存在明显的垂直格局。

致谢:本文野外工作得到中国科学院成都山地灾害与环境研究所罗辑副研究员、四川省林科院彭培好副研究员、四川省甘孜州林科所贺家仁高工及刘志斌、蒋勇先生和徐慧女士等的大力支持;植物标本由贺家仁高工和中国科学院武汉植物研究所赵子恩高工鉴定。此致谢忱!

参考文献

Liu, Z. H. (刘照光) and Hu, X. H. (胡孝宏). 1985. The floristic characteristics of Gongga Mountain. *Mountain Research* (山地研究), 3(2): 73-78. (in Chinese)

Kong, X. X. (孔宪需) and Zhang, L. B. (张丽兵). 1996. The features of the pteridopytic flora of Mt. Gongga (Minya Gongkar), Sichuan, China. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 18(2): 176-184. (in Chinese)

Zhong, X. H. (钟祥浩), Wu, N. (吴宁), Luo, J. (罗辑), Yin, K. P. (印开蒲), Tang, Y. (唐亚), Pan, Z. F. (潘翥峰). 1997. *Researches of the Forest Ecosystems on Gongga Mountain* (贡嘎山森林生态系统研究). Science & Technology Press of Chengdu University, Chengdu, 85-96. (in Chinese)

Thomas, A. 1999. Overview of the geoecology of the Gongga Shan Range, Sichuan Province, China. *Mountain Research and Development*, 19(1): 17-30.

Cheng, G. W. (程根伟). 1996. Exploration of precipitation features on extra-high zone of Mt. Gongga. *Mountain Research* (山地研究), 14(3): 177-182. (in Chinese)

Liu, Z. G. (刘照光) (eds.). 1985. *The Vegetation of Gongga Mountain* (贡嘎山植被). Sichuan Science & Technology University Press, Chengdu, 168-175. (in Chinese)

Wu, Z. Y. (吴征镒). 1991. The areal-types of Chinese genera of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), (Suppl.): 1-139. (in Chinese)

Wu, Z. H. (吴兆洪) and Qin, R. C. (秦仁昌). 1991. *Fern Families and Genera of China* (中国蕨类科属志). Science Press, Beijing, 1-630. (in Chinese)

Xu, K. X. (徐克学). 1994. *Numerical Classification* (数量分类学). Science Press, Beijing, 63-100. (in Chinese)

Ying, T. S. (应俊生) and Zhang, Z. S. (张志松). 1984. Endemism in the flora of China—studies on the endemic genera. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), 22(4): 259-268. (in Chinese)

Li, X. W. (李锡文) and Li, J. (李捷). 1993. A preliminary floristic study on the seed plants from the region of Hengduan Mountain. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 15(3): 217-231. (in Chinese)

Wu, S. G. (武素功), Yang, Y. P. (杨永平) and Fei, Y. (费勇). 1995. On the flora of the alpine region in the Qinghai-Xizang (Tibet) Plateau. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 17(3): 233-250. (in Chinese)

(责任编辑:时意专)