

藏南布丹拉山南坡种子植物区系海拔格局分析

王俊伟^{1,2}, 明升平³, 杨坤^{1,2}, 何敏^{1,2}, 拉琼^{1,2*}

(1. 西藏大学 理学院, 拉萨 850000; 2. 西藏大学 生态学研究中心, 拉萨 850000; 3. 中国科学院昆明植物研究所 云南丽江森林生态系统野外科学观测研究站, 云南 丽江 674100)

摘要: 生态群落交错区通常物种丰富, 区系成分复杂而被视为关键带。藏南布丹拉山处在半湿润向半干旱的生态环境过渡带上, 因其特殊的自然地理环境有着丰富的山地植物多样性, 但目前这一重要生态过渡区的种子植物组成和区系成分海拔分布格局还缺乏了解。为了理清布丹拉山南坡种子植物区系成分及其垂直分布变化格局, 该文通过野外植物群落的样方调查、实验室标本鉴定与相关文献资料的查阅, 系统研究了布丹拉山南坡种子植物属种区系地理成分性质, 探讨了优势属丰富度和属区系地理成分沿海拔梯度的变化趋势。结果表明: (1) 该区种子植物约有 45 科 156 属 316 种, 其中单种属和小属最丰富。区系地理成分在属种水平上温带分布型占主导地位。(2) 在地理成分垂直分布梯度上, 温带分布型属在海拔 4 000 m 时出现峰值, 含 53 属, 后随海拔的升高而呈下降的趋势。(3) 该区植物区系地理成分的性质和物种丰富度的垂直分布变化格局可能主要受当地半湿润的气候条件与局域环境因子和地形因子综合作用的影响。该研究结果可为该区域的植物多样性保护与资源利用研究提供重要的基础资料。

关键词: 植物区系, 海拔梯度, 植物多样性, 植物地理, 布丹拉山

中图分类号: Q948.15

DOI:10.11931/guihaia.gxzw202103026

Analysis of elevation pattern of seed flora on the south slope of Budanla mountain in southern Tibet, China

WANG Junwei^{1,2}, MING Shengping³, YANG Kun^{1,2}, HE Min^{1,2}, LA Qiong^{1,2*}

(1. College of Sciences, Tibet University, Lhasa 850000, China; 2. Ecological Research Center of Tibet University, Tibet University, Lhasa 850000, China; 3. Yunnan Lijiang Forest Ecosystem National Observation and Research Station, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Lijiang 674100, Yunnan, China)

Abstract: The ecotone of ecological communities is usually rich in species and complex in floristic components, which is regarded as a key zone. Budanla Mountains is located in the transition zone of semi-humid to semi-arid ecological environment in Tibet. Because of its special natural geographical environment, it has rich mountain plant diversity. However, the composition and floristic characteristics of seed plants in this important ecological transition area are still not well understood. In order to clarify the floristic composition and vertical distribution pattern of seed plants on the south slope of Budanla Mountains, the floristic characteristics of seed plants on

收稿日期: 2021-03-12

基金项目: 国家自然科学基金(31760127) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31760127)]。

作者简介: 王俊伟(1994-), 硕士研究生, 主要研究方向为植物多样性, (E-mail) jwxy12240315@126.com。

*通信作者: 拉琼, 博士, 教授, 博士生导师, 研究方向为植物多样性与进化生态, (E-mail) lhagchong@163.com。

the south slope of this mountain were systematically studied through field plant community quadrat investigation, laboratory specimen identification and related literature review in this paper, the richness pattern of advantage genera and geographical composition along the altitude gradient was also explored. The results were as follows: (1) There were approximately 316 species of seed plants belonging to 45 families and 156 genera in the south slope of Budanla Mountain, in which there were the most abundant single species and small genera of seed plants. The temperate distribution type is dominant at the genus and species level. (2) In the vertical distribution gradient of geographical elements, the temperate distribution type has a peak value at 4 000 m, including 53 genera, and shows a downward trend with the increase of altitude. (3) The nature of floristic geographical elements and the vertical distribution of species richness in this area may be mainly affected by the local semi-humid climate, local environmental factors and topography. The results of this study can provide important basic data for the study of plant diversity protection and resource utilization in this region.

Key words: flora, altitude gradient, plant diversity, phytogeography, Budanla Mountain

山地生态系统是研究生物和非生物因子在海拔梯度上变化规律的理想天然实验室,它能在有限的地理空间范围内集地形、海拔和温度等多种环境因子和地形因子于一体而生境呈高度异质性(Devadoss et al., 2020; Tito et al., 2020),并孕育着丰富的植物多样性(Yu et al., 2021; 方精云等, 2004a)。山地生态系统成为了研究植物多样性的热点区域,受到生物地理学家、进化生物学家和生态学家的广泛关注(Lomolino, 2001)。另外,山地生态系统特殊的生境可以给很多冰期植物提供天然避难所和提供新分类群的分化条件,使这一地区往往会有一些成分古老和新兴分化的年轻植物类群,植物区系成分新老兼备(吴征镒, 1979)。因此,研究山地生态系统的植物多样性,不仅可以了解山地植物区系构成特点及性质,而且可以理清山地植物区系地理成分的海拔梯度分布规律,揭示山地植物区系自身演化发展与环境因子的关系(周浙昆等, 2017; 王荷生, 1992)。

雅鲁藏布江中游谷地作为典型的山地生态系统,有着丰富的山地植物多样性(刘敏杰和李华军, 2020)。屈兴乐等(2019)对雅鲁藏布江中游河谷地区灌丛草地的区系组成及特征进行研究,结果表明该区灌丛草地群落结构简单,区系地理成分显示温带性质; Li et al. (2021)对雅鲁藏布江中上游沙生植物的群落结构与多样性分布格局进行抽样调查研究,结果显示该区植物群落类型可划分为7种,水热条件是影响植物分布格局的主要因素; 拉琼等(2014)对雅鲁藏布江上游源头区至下游河岸物种丰富度格局研究结果显示,研究区可划分为5种植被类型,物种丰富度格局受海拔和经度控制呈现浅“U”形。可见该区是山地植物多样性研究的热点地区。生态过渡带通常因其气候独特,物种丰富和区系成分复杂而被视为关键带。藏南布丹拉山体处在半湿润向半干旱的生态环境过渡带上,也是印度洋暖湿气流沿雅鲁藏布江向高原面输送的最后一道天然屏障之一,形成了南北坡迥然不同的气候环境,尤其南坡植物物种异常丰富,但目前这一重要生态过渡区的种子植物组成还缺乏了解,鲜见报道有关这一重要区域的的山地植物区系特征的研究,特别是其植物区系成分沿海拔梯度的垂直分布格局研究更是寥寥无几。基于此,我们运用生态学、植物地理学和植物群落生态学的研究方法,通过对布丹拉山南坡海拔梯度上种子植物多样性及区系构成特点的研究,探讨分析了布丹拉山南坡种子植物区系沿海拔梯度的分布格局特征及其可能的环境影响因子,拟探究以下问题: (1) 该区域种子植物多样性特征及区系组成性质如何? (2) 该区域种子植物属的区系地理成分和优势属沿海拔梯度的分布变化规律如何? 且这些变化规律是否一致? 本研究丰富了雅鲁藏布江中游山地植物多样性及其区系成分的研究,尤其是对于物种丰富的生态群落交错区区系成分的研究和区系成分沿海拔梯度的变化规律的研究。

1 研究区自然概况

布丹拉山原称布渣拉山,意为“散落的经书”(边吉, 2006),位于雅鲁藏布江中游加

查峡谷的山区地带,其山顶海拔有 5 127 m,山脚河谷区域海拔为 3 700 m,海拔落差大。南坡地理位置为 92°22'—92°36'E、29°02'—29°03'N。行政区划上隶属于西藏自治区山南市加查县拉绥乡拉索自然村,是加查县县界的最西端,加查县以其为行政界线,与曲松县毗邻(陈芳媛,2009)。省道八邱公路(S306)东西横贯全山,布丹拉山南坡山脚发源有拉绥流域,拉绥河沟谷地是加查县成片分布的农耕地之一(加查县地方志编纂委员会,2010)。

布丹拉山地处冈底斯山—念青唐古拉山与喜马拉雅山东部的缝合地带,也是喜马拉雅山区与雅鲁藏布江中游谷地区的过渡带,地貌区划上属于雅鲁藏布江中游深切河谷区,形态以高山峡谷为主(祝嵩,2012)。地势高峻,地形复杂多样,海拔高低悬殊,造成这一地区垂直自然带差异变化明显,水热再分配的垂直地带性规律明显,气温在垂直方向上的变化明显高于水平方向上的变化,具有典型山地气候环境的特点。印度洋的暖湿气流被高耸的喜马拉雅山阻挡,雅鲁藏布江的存在为暖湿气流提供了一个巨大的水汽大通道,使其在此区域与高原的寒冷空气交汇,而形成了特殊的高原温带半湿润气候(祝嵩,2012)。

布丹拉山山体顺依加查峡谷,山系属于东西走向,是这一峡谷地区重要山地的组成部分,雅鲁藏布江加查峡谷以东的中下游地区,气候温暖湿润,91.76%的降雨主要集中在 5 月—9 月,山地植被茂盛。气温年变化相对较小、昼夜温差变化大,月平均气温最高月为 7 月(16.4℃),最低月为 1 月(-1.0℃)。布丹拉山南坡海拔落差大,植被垂直差异显著,按气候条件从山脚的拉绥河谷起可以划分为不同的小气候类型,分别为拉绥沟谷温暖半湿润气候(3 800 m 以下)、山地温和半湿润气候(3 900~4 200 m)、亚高山温凉半湿润气候(4 200~4 800 m)、高山寒冷半湿润气候(4 800 m 以上)(加查县地方志编纂委员会,2010;薛鸿博,2015)。

2 研究方法

2.1 野外调查

于 2018 年 9 月至 2020 年 7 月分多次对布丹拉山南坡的种子植物进行植物群落样方调查、植物标本的采集和植物影像资料的收集研究。调查的方法采用样方法和线路法相结合的植物调查方法(线路法是后面的补充调查和采集标本)。选择有代表性的并能体现自然生境和人为干扰少的植被类型,从海拔 3 800~5 127 m,海拔跨度 1 327 m 的梯度上,每隔 50 m 设置一个海拔梯度,在每个海拔梯度上随机设置 6 个 5 m×5 m 的平行样方,共计 27 个海拔梯度,162 个样方。每个样方中详细记录物种数、盖度和生态因子(坡度、海拔和经纬度)等信息。为了能代表整个布丹拉山南坡,我们还调查并记录了样方四周的物种,也调查并记录海拔样带之间出现的物种。

2.2 数据分析

首先,通过标本鉴定与查阅相关资料确定以 *Flora of China* 学名为准的种子植物物种名录;然后按照《中国植物志》第一卷、吴征镒等(2003,2006)和陈灵芝等(2015)对属分布类型的划分原理和方法,确定属级分布区类型;最后,结合物种的自然分布区对种进行区系分析。

根据调查所获得的物种海拔分布信息,采用 Excel 2019 统计每一海拔段内的物种类群和所属的区系地理成分的数量分布,之后再统计分析优势属和属区系地理成分的海拔梯度变化趋势。

3 结果与分析

3.1 布丹拉山南坡种子植物多样性

布丹拉山南坡种子植物物种组成,经统计共有种子植物 45 科 156 属 316 种(以 *Flora of China* 为准)。其中裸子植物有 1 科 1 属 2 种,分别占总数的 2.20%、0.64%和 0.63%,被子植物有 44 科 155 属 314 种,分别占总数的 97.70%、99.36%和 99.37%;双子叶植物 38 科 129 属 267 种,单子叶植物 6 科 26 属 47 种。布丹拉山南坡种子植物的构成主要以被子植物为主,其中以双子叶植物占据优势。

3.1.1 种子植物属的数量结构分析

按研究区内属所含种的数量将该区的种子植物 156 个属分为四个等级(张静等,2019),

分别为单种属（含 1 种）、小属（2~5 种）、中等属（6~9 种）和大属（≥10 种）。从表 1 可以看出，单种属共 104 属，占总属数的 66.67%，所含种数占总种数的 32.91%；含 2~5 种的小属共 40 属，占总属数的 25.64%，所含种数占总种数的 33.86%，可以看出，单种属和小属构成了布丹拉山南坡种子植物属的主体，是布丹拉山南坡种子植物属多样性的主要成分。单种属占比大反映出布丹拉山南坡在属级水平上分化程度较高，多样性丰富。

表 1 布丹拉山南坡种子植物属的级别统计
Table 1 Grade statistics of the Genus of seed plants in the southern slope of Budanla Mountain

级别	属数	种数	占属总数比	占种总数比
Size of genus	Genus	Species	Percentage in total	Percentage in total
	number	number	genera (%)	species (%)
大属 Large genus (≥10)	3	41	1.92	12.97
中等属 Medium genus (6~9)	9	64	5.77	20.25
小属 Minor genus (2~5)	40	107	25.64	33.86
单种属 Single genus (1)	104	104	66.67	32.91
合计 Total	156	316	100.00	100.00

包含 6 种以上的属有 12 个属（表 1），分别是虎耳草属（*Saxifraga*）含 18 种、马先蒿属（*Pedicularis*）含 12 种、龙胆属（*Gentiana*）含 11 种、报春花属（*Primula*）含 7 种、风毛菊属（*Saussurea*）含 6 种、蒿属（*Artemisia*）含 7 种、红景天属（*Rhodiola*）含 7 种、蓼属（*Persicaria*）含 8 种、委陵菜属（*Potentilla*）含 8 种、早熟禾属（*Poa*）含 7 种、紫堇属（*Corydalis*）含 7 种和紫菀属（*Aster*）含 7 种。从表 1 可以看出，布丹拉山南坡种子植物包含 10 种以上的大属是虎耳草属、马先蒿属和龙胆属，这说明布丹拉山南坡草本种子植物属的优势现象非常明显。

3.2 优势属的垂直海拔分布特征

由图 1 可知，虎耳草属在海拔 4 900~5 000 m 物种数分布呈最高值，含种数 10 种，而在海拔 4 300~4 400 m 没有物种分布，随着海拔的升高呈现先增后减的变化趋势；龙胆属所含物种数在海拔 4 300 m 时最低（仅含 2 种），在海拔 4 500 m 和 4 700 m 时出现峰值（含 6 种）；马先蒿属在海拔 4 600 m 时物种数达到最大值，含种属 6 种。龙胆属和马先蒿属随着海拔的升高呈现出 irregular 的变化规律，起伏波动较大，但整体上还是有最高峰值，微弱的有先增后减的变化趋势。

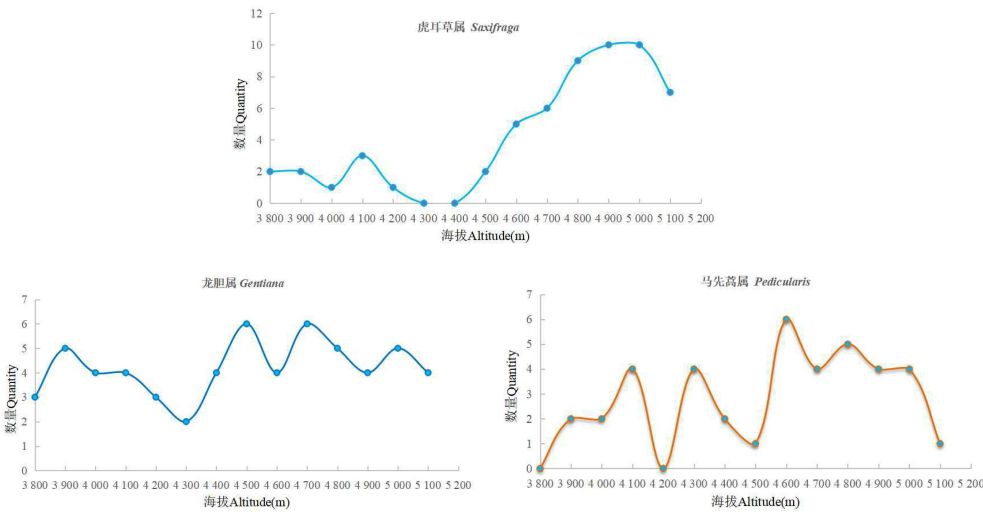


图 1 布丹拉山种子植物优势属沿海拔梯度变化趋势
Fig. 1 Variation trend of dominant seed plant genera along the altitude gradient on Budanla Mountain

3.3 植物区系地理成分沿海拔梯度的变化

3.3.1 种子植物属种地理成分分析

表 2 布丹拉山南坡种子植物属的分布区类型
Table 2 The genus areal-types of seed plants in the south slope of Budanla Mountain

分布区类型 Areal-type	属数 Genus	占属总数比 Percentage in total genera (%)
T1.广布(世界广布, Widespread)	23	——
T2.泛热带分布 Pantropic	3	2.26
T2-2.热带亚洲、非洲和中美洲至南美洲间断 Disjuncted	1	0.75
T4.旧世界热带分布 Old World Tropics	1	0.75
T6.热带亚洲和热带非洲分布 Trop. As. to Trop. Afr.	1	0.75
热带成分合计 (T2-T6) Total of tropical distribution	6	4.51
T8.北温带分布 North Temp.	24	18.05
T8-2.北极-高山 Arctic-Alpine	7	5.26
T8-4.北温带和南温带间断分布 N. Temp. and S. Temp. Disjuncted	28	21.05
T8-5.欧亚和温带南美洲间断 Eurasia and Temp. S. Amer. Disjuncted	7	5.26
T9.东亚和北美间断分布 E. As. and N. Amer. Disjuncted	6	4.51
T9-1.东亚和墨西哥美洲间断 E. As. and Mexico or C. Amer. W. I. Disjuncted	1	0.75
T10.旧世界温带分布 Old World Temperate	15	11.28
T10-1.地中海、西亚(或中亚)和东亚间断 Disjuncted]	1	0.75
T10-2.地中海和喜马拉雅间断 Medit. and Himal. Disjuncted	1	0.75
T10-3.欧亚和南部非洲(有时还有大洋洲)间断 Australia) Disjuncted	2	1.50
T11.温带亚洲分布 Temp. As.	5	3.76
T13-2.中亚至喜马拉雅和华西南 C. As. to Himal. and SW. China	6	4.51
T14.东亚分布(东喜马拉雅-日本) E. As	1	0.75
T14SH.中国-喜马拉雅 Sino-Himal	19	14.29
温带成分合计 (T8-T14SH) Total of temperate distribution	123	92.48
T15.中国特有分布 Endemic to China	4	3.01
合计 (不含世界广布) Total(excluded the widespread)	133	100.00

对布丹拉山南坡种子植物区系属的地理成分进行了统计分析,将布丹拉山南坡种子植物区系的 156 属划为 10 个分布区类型及 10 个变型(表 2)。其中,世界广布属有 23 属、热带成分的属有 6 属(T2-T6 型)、温带分布属有 123 属(T8-T14 型)和中国特有分布属有 4 属,各成分总属数分别占非世界广布总属数的 4.51%、92.48%、3.01%。温带分布属包括虎耳草属、马先蒿属和委陵菜属等一些本区优势属,所含属数超过了总属数的 2/3,温带分布属中又以北温带和南温带间断分布和北温带分布为主,占温带分布总属数的 42.28%。由此可见,布丹拉山南坡种子植物的区系在属分布区类型上呈现温带性质,北温带和南温带间断分布和北温带分布型地理成分占绝对优势,也符合该区属高原温带半湿润气候的特点,其次是世界广布型和热带分布型。由于世界种子植物物种数目庞大,至今也没有明确的种的分布区类型划分方法,因此本研究参照陈灵芝等(2015)对中国种子植物属的分布区类型划分原则再结合种子植物的自然分布地区,将布丹拉山南坡 316 种种子植物分布区划分为 11 个类型及 8 个变型(表 3)。对比属的分布区,种的分布区增加了地中海、西至中亚分布型和东亚分布型,非中国特有种成分有 229 种,其中温带分布成分 222 种,占非世界广布种总数的 70.70%,占非中国特有种数的 96.94%,占据非中国特有种成分的绝对主导地位。而温带成分中又以中国-喜马拉雅成分为主,占据温带成分总种数的 75.23%。热带成分分布的有 5 种,占比很小,仅占非世界广布种总数的 1.59%,世界广布的有 2 种。布丹拉山南坡 316 种子植物中,中国特有种成分有 87 种,占非世界广布种总数的 27.71%。从种的地理成分上分

析，此区域的种子植物区系也是呈现温带性质，鲜有热带性质的物种出现。

上新世时期(5.33 ~ 2.58 Ma)，雅鲁藏布江南岸喜马拉雅山区中东段的这一地带是暖温带亚热带植被类型(祝嵩，2012)，本研究属种区系地理成分以温带成分占据主导优势，鲜有热带成分渗入也符合这种植被特征。这种区系地理成分的构成特点及性质也和明升平等(2018)在拉萨河谷根培乌孜山的区系研究结果一致，表明在青藏高原面上拉萨河谷和雅鲁藏布江河谷的植物区系有相同的起源及其区系成分交流紧密。

表 3 布丹拉山南坡种子植物种的分布区类型
Table 3 The species areal-types of seed plants in the south slope of Budanla Mountain

分布区类型 Areal-type	种数 Species	占种总数比 Percentage in total species (%)
T1.广布(世界广布, Widespread)	2	——
热带分布 (T2-T7-1) Tropical distribution	5	1.59
T2.泛热带分布 Pantropic	1	0.32
T4.旧世界热带分布 Old World Trop.	1	0.32
T7-1.爪哇(或苏门达腊)、喜马拉雅至华南、西南间断或星散 Java(or Sumatra), Himal. to S. , SW. China Disjuncted	3	0.96
温带分布 (T8-T14SJ) Temperate distribution	222	70.70
T8.北温带分布 North Temp.	7	2.23
T8-2.北极-高山 Arctic-Alpine	6	1.91
T8-4.北温带和南温带间断分布 N. Temp. and S. Temp. Disjuncted	5	1.59
T8-6.地中海、东亚、新西兰和墨西哥-智利间断 Medit. , E. Asia, N. Z. and Mexico Chile Disjuncted	1	0.32
T9.东亚和北美间断分布 E. As. and N. Amer.Disjuncted	2	0.64
T10.旧世界温带分布 Old World Temperate	7	2.23
T11.温带亚洲分布 Temp. As.	6	1.91
T12.地中海、西至中亚分布 Medit. , W. As. to C. As.	4	1.27
T13.中亚分布 C. As	7	2.23
T13-1.中亚东部 (或中部亚洲) E. C. As. (or As. Media)	1	0.32
T13-2.中亚至喜马拉雅和华西南 C. As. to Himal. and SW. China	7	2.23
T14.东亚分布(东喜马拉雅-日本) E. As	1	0.32
T14SH.中国-喜马拉雅 Sino-Himal	167	53.18
T14SJ.中国-日本 Sino-Japan	1	0.32
非中国特有种分布合计 Non-Chinese endemic species	229	——
T15.中国特有分布 Endemic to China	87	27.71
合计 (不含世界广布) Total(excluded the widespread)	314	100.00

3.3.2 属的区系地理成分沿海拔梯度变化

对属一级的各区系地理成分沿海拔梯度的分布特征进行统计分析，结果见图 2：A-F。

(1) 世界广布型 (T1)：由图 2: A 可见，世界广布属随着海拔的升高，呈现先增后减的趋势，海拔 3 900 m 出现最高值，而后缓慢下降，变化趋势较平缓，直至海拔最高点 5 100 m 出现最低值。

(2) 热带分布及其变型 (T2、T2-2、T4 和 T6)：从图 2: B 可以看出，除了 T2 (泛热带分布型) 属以外，T2-2 (热带亚洲、非洲和中美洲至南美洲间断)、T4 (旧世界热带分布) 和 T6 (热带亚洲和热带非洲分布) 的分布海拔范围都比较狭窄，T2-2 型 [冷水花属 (*Pilea*)] 仅在山顶海拔 5 000~5 100 m 砾石缝布满苔藓的阴湿地出现、T4 型 [天门冬属 (*Asparagus*)] 仅在海拔 4 000 m 灌丛中出现和 T6 [香茶菜属 (*Isodon*)] 型仅在 3 800 m 低海拔谷地灌丛有分布。热带分布属总体的趋向于低海拔分布格局，在高海拔接近山顶有微弱的上升趋势，这

可能在高海拔极端环境下物种剧烈分化的结果有关。

(3) 北温带分布成分及其变型 (T8、T8-2、T8-4 和 T8-5)：由图 2: C 可知，北温带分布成分沿海拔梯度总体上是呈现出先增后减的变化趋势，但占比都比较稳定，波动起伏不大。T8 北温带分布型、变型 T8-5 欧亚和温带南美洲间断峰值偏向于低海拔，在海拔 4 000 m 达到最大值，此时 T8 含 15 属，T8-5 含 6 属；变型 T8-2 北极-高山沿海拔的升高缓慢上升至海拔 4 600 m 达到最大值，变化趋势缓慢，含 5 属，后平缓下降；变型 T8-4 北温带和南温带间断分布在 4 600~4 800 m 的海拔区间段呈现峰值，含 17 属，且在整个海拔梯度始终占据绝对优势。图 2: D 中的 T11 温带亚洲分布型总体上也是随着海拔先增后减的变化趋势，仅在 4 900 m 时突然增加且达到最大值，含 4 属；变型 T13-2 中亚至喜马拉雅和华西南分布区为中亚东部至喜马拉雅中和中国西南部，其在该研究区峰值出现在海拔 4 200 m，含 3 属，在海拔 5 000 m 处又表现出上升的趋势，可以看出该地理成分有向高海拔方向发展的趋势。由图 2: E 可知，温带性质的 T10 旧世界温带分布型变化的趋势起伏比较大，海拔 4 000 m 出现最大值；变型 T10-1 地中海、西亚(或中亚)和东亚间断、T10-2 地中海和喜马拉雅间断和 T10-3 欧亚和南部非洲(有时还有大洋洲)间断的分布海拔范围都比较狭窄。总体上，T10 分布及其变型在该区的分布都集中在低中海拔地段，且随着海拔的升高逐渐减少。

(4) 东亚和北美间断分布及其变型 (T9 和 T9-1)：由图 2: D 可知，T9 东亚和北美间断分布型沿海拔的上升先增后减的趋势，海拔 4 600 m 时出现峰值，含 3 属；变型 T9-1 东亚和墨西哥美洲间断分布海拔上限为 4 200 m，且仅含 1 属，此类型的分布较少。

(5) 东亚分布及其变型 (T14 和 T14SH)：从图 2: F 可以看出，T14 东亚分布型仅在低海拔 3 900 m 出现，而且只有一个属野丁香属 (*Leptodermis*)，体现布丹拉山处于东亚分布型西缘的特点。东亚地理成分中其变型 T14SH 中国-喜马拉雅成分占据绝对优势，在该研究区的所有海拔区间段都有分布，在海拔 4 100 m 达到峰值，含 9 属，到海拔 4 300 m 迅速下降到 4 属，而后随着海拔的上升缓慢增加，到海拔 5 000 m 时开始下降，含 8 属，这无疑验证了植物区系划分中国-喜马拉雅分布变型的合理性。

(6) 中国特有成分 (T15)：从图 2: F 可以看出，T15 中国特有属分布型随海拔的升高也呈现先增后减的变化趋势，海拔 4 100 m 和 4 200 m 达到峰值，含 2 属，4 500 m 处变为 0。布丹拉山在接近山顶的海拔 4 900 m 处又记录到一中国特有属，中国特有属地理成分的分布格局也显示出了在这一地区物种还在剧烈地演化。

本研究结果表明，布丹拉山南坡种子植物优势属和属的区系地理成分沿海拔梯度的分布变化趋势也符合普遍的物种丰富度分布格局呈现先增后减的单峰分布格局模式。

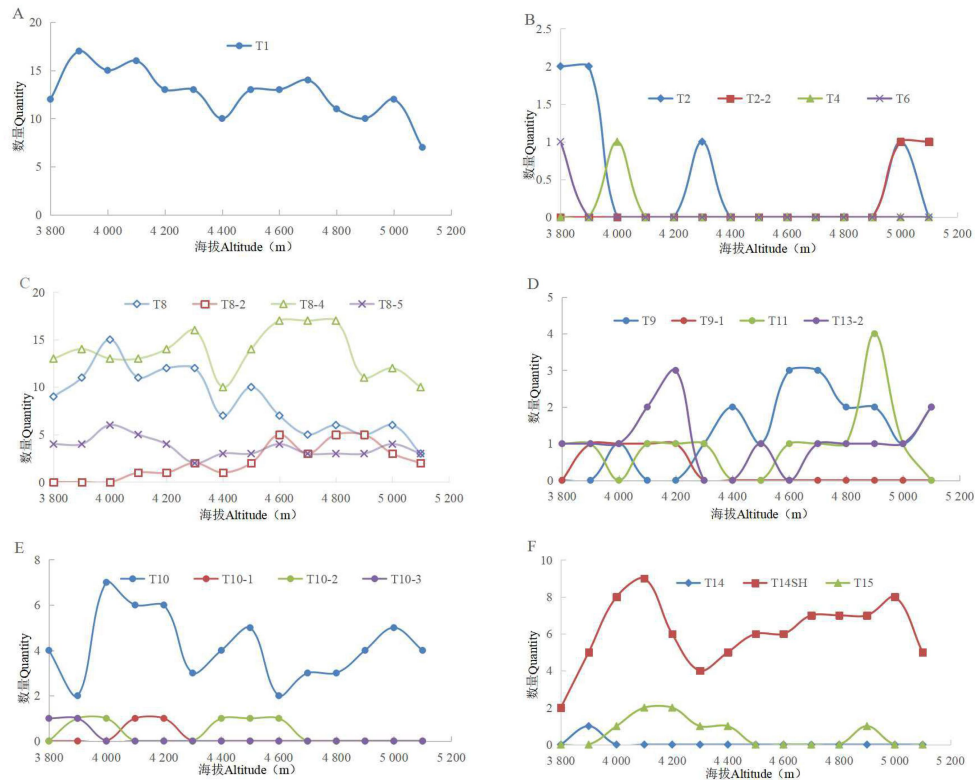


图2 布丹拉山属的地理成分沿海拔梯度变化趋势
Fig. 2 Variation trend of geographical components of seed plant genera along the altitude gradient on Budanla Mountain

4 讨论与结论

布丹拉山处在气候过渡带上且海拔落差大(3 700~5 127 m), 山地气候“一山分四季, 南北不同天”在这里完美的展现, 处在生态群落交错带, 其南坡是半湿润的气候带, 加上海拔和地形的影响, 山顶还有流石滩生境植被, 因此此区域山地植物多样性异常丰富, 区系成分复杂。研究区种子植物约有 45 科 156 属 316 种; 其中, 裸子植物有 1 科 1 属 2 种, 被子植物有 44 科 155 属 314 种, 被子植物占主导地位。属数量结构分析显示, 虎耳草属、马先蒿属和龙胆属等生活型全为草本的大属为优势属, 可能是草本植物较短的生活史使得他们更快和更好地适应了布丹拉山山区较短的生长季条件, 并且已有研究也表明这三个属的现代分布和分化中心就在中国-喜马拉雅山区(孙航, 2002; Favre et al., 2016)。

从单一的优势属丰富度沿海拔梯度的分布格局分析看, 总体上具有先增后减的单峰分布格局, 但局部波动起伏变化较大, 这是小地形小生境影响下局部水热条件再分配不均的结果(方精云等, 2004b), 再加上优势属所包含的物种数量多, 从山脚到山底的分布范围广泛, 但物种的这种垂直分布空间不会很大。在地理成分沿海拔梯度的变化分析中, 属级地理成分沿海拔梯度变化也呈现先增后减的变化趋势, 个别地理成分分布海拔范围狭窄, 所含的属数也非常少, 只在某一个海拔区间有分布, 说明布丹拉山南坡生境条件对此分布类型的影响很大。因此, 变化趋势呈现并不是那么明显的先增后减的变化格局, 甚至出现波浪形和双峰形的分布格局, 如热带属和中国特有属的成分最明显。总体上热带分布及其变型沿海拔的升高呈逐渐下降的趋势, 这也符合热带属性的特点, 水热条件对热带成分的影响较大, 随着海拔的升高, 温度降低, 热带成分必然减少。有学者也对喜马拉雅山东部不丹的种子植物丰富度海拔格局进行研究, 结果显示物种丰富度峰值在中海拔, 温带类群的海拔丰富度峰值集中在中高海拔近似于与海拔对称的单峰格局, 热带类群的海拔丰富度高峰集中在低海拔, 温度对物种丰富度分布格局影响最大(Jürgen et al., 2017; Li & Feng, 2017)。关于种子植物区系的垂直分布格局研究中, 如曾敏等(2021)对卧龙国家级自然保护区的种子植物区系垂直分布格局的研究表明, 物种丰富度随海拔升高呈单峰分布

格局, 热带成分占比下降, 温带成分占比上升; 布买丽娅木·吐如汗等(2017)对库车种子植物区系垂直分布格局研究结果显示, 该区植物科属种丰富度随着海拔的升高呈现先增后减的单峰格局, 属的地理成分垂直分布格局也呈现先增后减的变化趋势; 刘彬(2018)等对新疆天山南坡中段种子植物区系垂直分布格局进行了系统研究, 结果表明植物区系成分沿海拔梯度的变化总体上都是先增后减的变化趋势, 个别较小的地理成分波动起伏较大, 以上大量温带地区的山地植物多样性区系研究也表明物种丰富度在中海拔区域最高。本研究也得到了相似的结论, 即植物区系成分沿海拔梯度有先增后减的变化趋势, 但局部的小环境作用对物种丰富度格局的影响很大, 进而影响植物区系分布类型的垂直变化。因此, 植物区系的垂直分布变化格局可能主要受到当地气候条件与海拔梯度引起的水热条件变化的共同影响。

植物区系地理成分的分析表明, 属水平上布丹拉山南坡种子植物的区系呈现温带性质, 温带分布型地理成分占绝对优势, 其中以北温带分布型及变型为主; 种水平上布丹拉山南坡种子植物的区系也是呈现温带性质, 温带成分中又以中国-喜马拉雅成分为主, 可见该区与喜马拉雅山脉有着密切联系。另外属种的区系分析结果也符合该区属高原温带半湿润气候的特点。沈泽昊等(2017)对中国 14 座高山带的植物区系研究显示, 高山带有极丰富的种子植物区系, 成分主要由北温带分布及其亚型、世界分布、旧世界温带分布和东亚分布及其中国-喜马拉雅分布亚型等成分构成, 缺少中国-日本分布变型, 有极高的中国特有属比例, 本文对布丹拉山南坡种子植物区系的研究结果与其一致。极端生境和物种迁入率低的高海拔被认为有较高的物种特有率, 特有属沿海拔会出现多种分布变化格局(Lomolino, 2001; Jürgen et al., 2017; Kessler, 2002; Vetaas & Grytnes, 2002)。布丹拉山在接近山顶的海拔 4 900 m 处又记录到一中国特有属, 中国特有属成分的分布格局也显示出了在这一地区物种的分化还在剧烈的演绎中, 也为高海拔物种特有率高的观点补充了新资料。

综上, 布丹拉山作为印度洋暖湿气流沿雅鲁藏布江向高原面输送的最后一道天然屏障之一, 形成了天然的生态群落交错区, 造成了南北坡迥然不同的气候类型, 其南坡气候温暖湿润, 因此山地植物多样性异常丰富, 植被茂盛。由布丹拉山南坡种子植物多样性结构分析结果可知, 此区单种属和小属占据主导地位。区系分析结果可知属种区系成分复杂多样, 以温带分布型为优势, 尤其以中国-喜马拉雅分布亚型为主, 这也完全符合此区域的植物地理位置。从生活型上看较短生活史的草本植物占据主导地位。区系地理成分和优势属丰富度沿海拔的分布格局呈现先增后减的单峰变化趋势, 基本保持一致, 植物区系成分的海拔格局变化也符合物种丰富度分布格局研究中的中间膨胀效应假说, 即认为物种丰富度在中海拔地区最高(王志恒等, 2004; Colwell & Lees, 2000)。有研究也认为低海拔地区温度高且蒸发量大导致水分不足, 高海拔地区水分充足而热量不足, 中低海拔是水热组合最适的生境, 因此物种组成丰富(王国宏, 2002; 王志恒等, 2004)。本研究得出结论布丹拉山南坡种子植物区系的成分在中低海拔区域最为复杂多样, 且区系成分占据主导地位的温带分布型属也在中低海拔 4 000 m 时达到峰值, 同时可能受小生境和小地形等大量复杂环境因子影响而局部波动起伏较大, 但总体上呈现偏峰分布格局的变化趋势。本文研究的不足之处在于缺少每一个调查样方的水热条件具体的环境指标, 如土壤含水量、温度、湿度和土壤氮磷钾等具体环境因子指标, 所以无法进行深入的来讨论这种植物区系海拔格局的形成机制, 只能是根据目前关于雅鲁藏布江流域植物区系的研究来推测判断。

参考文献:

- BIAN J, 2006. The beautiful of Gyaca[J]. China's Tibet, (2): 56-61. [边吉, 2006. 秀美加查[J]. 中国西藏, (2): 56-61.]
- CHEN FY, 2009. Thousand year old walnut woods at Gyaca[J]. Tibet Tour, (8): 98-101. [陈芳媛, 2009. 加查千年核桃林[J]. 西藏旅游, (8): 98-101.]
- CHEN LZ, SUN H, GUO K, 2015. China flora and vegetation geography[M]. Beijing: Science Press: 30-163. [陈灵芝, 孙航, 郭柯, 2015. 中国植物区系与植被地理[M]. 北京: 科学出版社: 30-163.]
- COLWELL RK, LEES DC, 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness[J]. Trend Ecol Evolut, 15(2): 70-76.
- DEVADOSS J, FALCO N, DAFFLON B, et al., 2020. Remote sensing-informed zonation for

- understanding snow, plant and soil moisture dynamics within a mountain ecosystem[J]. *Remote Sens*, 12(17): 2733.
- Delectis Florae Reipublicae Popularis Sinicae Agendae Academiae Sinicae Edita, 1959-2004. *Flora reipublicae popularis sinicae*, vol. 1-80[M]. Beijing: Science Press. [中国科学院中国植物志编辑委员会, 1959-2004. 中国植物志(1-80 卷)[M]. 北京: 科学出版社.]
- Editorial Committee of Flora of China, 1994-2013. *Flora of China* [EB/OL]. [Flora of China 编辑委员会, 1994-2013. *Flora of China* [EB/OL]. <http://foc.iplant.cn/>]
- FANG JY, SHEN ZH, CUI HT, 2004a. Ecological characteristics of mountains and research issues of mountain ecology[J]. *Biodivers Sci*, (1): 10-19. [方精云, 沈泽昊, 崔海亭, 2004a. 试论山地的生态特征及山地生态学的研究内容[J]. 生物多样性, (1): 10-19.]
- FANG JY, KANZAKI MR, WANG XP, et al., 2004b, Community structure of alpine sparse vegetation and effects of microtopography in Pushila, Everest-Choyu region, Tibet, China[J]. *Biodivers Sci*, (1): 190-199. [方精云, 神崎护, 王襄平, 等, 2004b. 西藏珠峰-卓奥友峰普士拉地区高山稀疏植被的群落特征及小地形的影响[J]. 生物多样性, (1): 190-199.]
- FAVRE A, MICHALAK I, CHEN CH, et al., 2016. Out-of-Tibet: the spatio-temporal evolution of *Gentiana* (Gentianaceae)[J]. *J Biogeogr*, 43(10): 1967-1978.
- Gyaca Local Records Compilation Committee, 2010. *Gyaca counties annals*[M]. Beijing: China Tibetology Press: 1-976. [加查县地方志编纂委员会, 2010. 加查县志[M]. 北京: 中国藏学出版社: 1-976]
- JÜRGEN K, SEBASTIAN W, SIMON L, et al., 2017. Elevational seed plants richness patterns in Bhutan, Eastern Himalaya[J]. *J Biogeogr*, 44(8): 1711-1722.
- KESSLER M, 2002. The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels[J]. *J Biogeogr*, 29(9): 1159-1165.
- LIU MJ, LI HJ, 2020. Rare wildlife resources and protection in national nature reserve for black-necked cranes in the middle reaches of the brahmaputra river valley in Tibet[J]. *Cent S For Invent Plan*, 39(2): 57-61. [刘敏杰, 李华军, 2020. 西藏雅鲁藏布江中游河谷黑颈鹤国家级自然保护区珍稀野生动植物资源与保护[J]. 中南林业调查规划, 39(2): 57-61.]
- LI C, XU WL, LI QK, et al., 2021. Community structure and diversity distribution pattern of sandy plants in the middle and upper reaches of the Yarlung Zangbo River[J]. *J Resour Ecol*, 12(1): 11-21.
- LA Q, ZHA XCR, ZHU WD, et al., 2014. Plant species-richness and association with environmental factors in the riparian zone of the Yarlung Zangbo River of Tibet, China[J]. *Biodivers Sci*, 22(3): 337-347. [拉琼, 扎西次仁, 朱卫东, 等, 2014. 雅鲁藏布江河岸植物物种丰富度分布格局及其环境解释[J]. 生物多样性, 22(3): 337-347.]
- LI M, FENG JM, 2017. Biogeographical interpretation of elevational patterns of genus diversity of seed plants in Nepal[J]. *PLoS ONE*, 10(10): e0140992.
- LOMOLINO MV, 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views[J]. *Global Ecol Biogeogr*, 10(1): 3-13.
- LIU B, TURGAN B, KEREMU A, et al., 2018. Vertical distribution patterns of the seed plant flora in the middle section on the southern slopes of the Tianshan Mountains in Xinjiang, China[J]. *Plant Sci J*, 36(2): 191-202. [刘彬, 布买丽娅木·吐如汗, 艾比拜姆·克热木, 等, 2018. 新疆天山南坡中段种子植物区系垂直分布格局分析[J]. 植物科学学报, 36(2): 191-202.]

- MING SP, ZHONG Y, XU M, et al., 2018. Comparison of floristic composition and characteristics of vascular plants on the northern and southern slopes of Gambo Utse Mountain, Lhasa[J]. Plateau Sci Res, 2(1): 61-72. [明升平, 钟杨, 许敏, 等, 2018. 拉萨根培乌孜山阴阳坡维管束植物区系组成及特征比较[J]. 高原科学研究, 2(1): 61-72.]
- QU XL, GUO WW, LUO DQ, et al., 2019. Composition and characteristics of subalpine shrub-grass communities in the Yarlung Zangbo River valley[J]. J SW Univ (Nat Sci Ed), 41(3): 1-8. [屈兴乐, 郭文文, 罗大庆, 等, 2019. 雅鲁藏布江河谷山地灌丛草地区系组成及特征[J]. 西南大学学报(自然科学版), 41(3): 1-8.]
- SHEN ZH, YANG MZ, FENG JM, et al., 2017. Geographic patterns of alpine flora in China in relation to environmental and spatial factors[J]. Biodivers Sci, 25(2): 182-194. [沈泽昊, 杨明正, 冯建孟, 等, 2017. 中国高山植物区系地理格局与环境空间因素的关系[J]. 生物多样性, 25(2): 182-194.]
- SUN H, 2002. Tethys retreat and Himalayas-Hengduan Mountains uplift and their significance on the origin and development of the Sino-Himalayan elements and alpine flora[J]. Acta Bot Yunnan, (3): 273-288. [孙航, 2002. 古地中海退却与喜马拉雅-横断山的隆起在中国喜马拉雅成分及高山植物区系的形成与发展上的意义[J]. 云南植物研究, 24(3): 273-288.]
- TITO R, VASCONCELOS HL, FEELEY KJ, 2020. Mountain ecosystems as natural laboratories for climate change experiments[J]. Front For Glob Chang, 3(38): 1-8.
- TURGAN B, LIU B, YIMIT AKB, 2017. Analysis on vertical distribution pattern of flora of seed plants in Kuche[J]. Guihaia, 37(4): 453-460. [买买提木·吐如汗, 刘彬, 艾克拜尔·依米提, 2017. 库车种子植物区系垂直分布格局分析[J]. 广西植物, 37(4): 453-460.]
- VETAAS OR, GRYTNES JA, 2002. Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal[J]. Global Ecol Biogeogr, 11(4): 291-301.
- WU ZY, 1979. On China flora partition problem[J]. Acta Bot Yunnan, 1(1): 1-20. [吴征镒, 1979. 论中国植物区系的分区问题[J]. 云南植物研究, 1(1): 1-20.]
- WANG HS, 1992. Floristic geography[M]. Beijing: Science Press: 1-176. [王荷生, 1992. 植物区系地理[M]. 北京: 科学出版社: 1-176.]
- WU ZY, ZHOU ZK, SUN H, et al., 2006. The areal-types of seed plants and their origin and differentiation[M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press: 1-566. [吴征镒, 周浙昆, 孙航, 等, 2006. 种子植物分布区类型及其起源和分化[M]. 昆明: 云南科技出版社: 1-566.]
- WU ZY, ZHOU ZK, LI DZ, et al., 2003. The area-types of the world families of seed plants[J]. Acta Bot Yunnan, 25 (3): 245-257. [吴征镒, 周浙昆, 李德铎, 等, 2003. 世界种子植物科的分布区类型系统[J]. 云南植物研究, 25 (3): 245-257.]
- WANG ZH, CHEN AP, PIAO SL, et al., 2004. Pattern of species richness along an altitudinal gradient on Gaoligong Mountains, Southwest China[J]. Biodivers Sci, 12 (1): 82-88. [王志恒, 陈安平, 朴世龙, 等, 2004. 高黎贡山种子植物物种丰富度沿海拔梯度的变化[J]. 生物多样性, 12(1): 82-88.]
- WANG GH, 2002. Species diversity of plant communities along an altitudinal gradient in the middle section of northern slopes of Qilian Mountains "Zhangye" Gansu "China" [J]. Biodivers Sci, 10 (1): 7-14. [王国宏, 2002. 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, 10(1): 7-14.]
- XUE HB, 2015. Research on the development of towns in Shannan prefecture of Tibet[D]. Beijing Univ of Civil Engine and Archit: 5-81. [薛鸿博, 2015. 西藏山南地区城镇发展研究[D]. 北京

建筑大学: 5-81.]

- YU YY, LI J, ZHOU ZX, et al., 2021. Response of multiple mountain ecosystem services on environmental gradients: How to respond, and where should be priority conservation? [J]. *J Clean Prod*, (278): 123264.
- ZHOU ZK, HUANG J, DING WN, 2017. The impact of major geological events on Chineses flora[J]. *Biodivers Sci*, 25(2): 123-135. [周浙昆, 黄健, 丁文娜, 2017. 若干重要地质事件对中国植物区系形成演变的影响[J]. *生物多样性*, 25(2): 123-135.]
- ZHU S, 2012. River landform and geology environment evolution in the Yarlung Zangbo River valley[D]. *Chinese Acad Geo Sci*: 1-153. [祝嵩, 2012. 雅鲁藏布江河谷地貌与地质环境演化[D]. *中国地质科学院*: 1-153.]
- ZHANG J, CAIWEN DJ, XIE YP, et al., 2019. Characteristics on the flora of seed plants in Sanjiangyuan national park[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sci*, 39(5): 935-947. [张静, 才文代吉, 谢永萍, 等, 2019. 三江源国家公园种子植物区系特征分析[J]. *西北植物学报*, 39(5): 935-947.]
- ZHANG DC, SUN H, 2009. Research advances in altitudinal gradient distribution pattern of plant species richness at a broad spatial scale[J]. *J SW For Univ*, 29(2): 74-80. [张大才, 孙航, 2009. 大尺度空间上植物物种丰富度沿海拔梯度分布格局的研究进展[J]. *西南林学院学报*, 29(2): 74-80.]
- ZENG M, MA YH, SHEN WT, et al., 2021. Vertical distribution pattern of seed plants flora in Wolong national nature reserve[J]. *J Chin West Norm Univ (Nat Sci)*, 42(2): 110-115. [曾敏, 马永红, 沈文涛, 等, 2021. 卧龙国家级自然保护区种子植物区系垂直分布格局[J]. *西华师范大学学报 (自然科学版)*, 42(2): 110-115.]