丘陵地区地形梯度上植被格局的分异研究概述

杨永川^{1 2 3} 达良俊^{3 4}

(1 重庆大学三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400045) (2 重庆大学城市建设与环境工程学院, 重庆 400045)
(3 华东师范大学环境科学系, 上海 200062) (4 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200062)

摘 要 植物群落的本质特征之一是群落中的植物和环境之间存在一定的相互关系。湿润的丘陵地区是由水侵蚀而形成的包含各种干扰频率的生境复合体, 作为中尺度的地形单位, 可以通过侵蚀前线划分为上部坡面和下部坡面两个小尺度的地形单位, 而上部坡面可以进一步划分为顶坡、上部边坡、谷头凹地等微地形单元, 下部坡面可以进一步划分为下部边坡、麓坡、泛滥性阶地及谷床等微地形单元。上部坡面发育的是气候顶极群落, 沿顶坡向谷头凹地, 群落发生逐渐、连续的变化, 下部坡面发育的为地形群落, 其物种组成、结构以及其它生态特征与上部坡面具有显著的差异, 而其微地形单元之间植被的变化不明显。干扰作用是不同地形植被分异的控制因子, 也是地形植被维持和更新的关键因子。下部坡面以相对积极的土壤侵蚀、滑坡和崩塌等过程为特征, 其植被更新依赖于频繁的地面干扰, 而上部坡面长期稳定, 其植被更新依赖于林窗动态。地形是影响植被格局的最重要的也是最基本的生境因子, 其引起的生境生态位分化为物种的共存提供了条件, 导致了小尺度空间内高生物多样性的形成和维持。

关键词 丘陵 地形 植被格局 干扰 侵蚀

A BRIEF REVIEW OF STUDIES ON DIFFERENTIATION OF VEGETATION PATTERN ALONG A TOPOGRAPHIC GRADIENT IN HILLY REGIONS

YANG Yong-Chuan^{1 2 3} and DA Liang-Jun^{3 4}

(1 Key Laboratory of the Three Gorges Reservoir Region's Eco-Environment (Chongqing University), Ministry of Education, Chongqing 400045, China)
(2 Faculty of Urban Construction and Environmental Engineering, Chongqing University, Chongqing 400045, China)
(3 Department of Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China)
(4 Shanghai Key Laboratory for Ecology of Urbanization Process and Eco-restoration, Shanghai 200062, China)

Abstract The relationship between plants and environmental conditions is one of the most basic characteristics of plant communities. The humid hilly regions are a complex habitat that has various degrees of disturbance related to water erosion. At an intermediate-scale level, the region can be divided into an upper and lower hillslope area divided by an erosion front. At a more detailed-scale, the sections can be divided further into micro-scale geomorphological units. The upper hillslope area contains a crest slope, upper sideslope and head hollow etc. and the lower hillslope contains a lower sideslope, foot slope, flood terrace and river bed etc. The upper and lower hillslopes are two basic functional land area types for assessing species composition and forest structure. On the upper hillslope area, the vegetation changes gradually and continuously from the crest slope, to upper sideslope and head hollow. On the lower hillslope, however, the micro-landform units have little effect on vegetation structure as disturbance plays the most important role in regulating vegetation patterns. The lower hillslope area is characterized by active soil erosion, landslides and slope failures. Thus, the plant communities that develop on it are early successional communities, and their regeneration depends on active surface disturbance. However, the plant communities that develop on the upper hillslope areas are climate climax communities as it has been stable for a long time, and their regeneration can be explained based on the gap dynamic theories. Topography is the most basic and important habitat factor affecting vegetation patterns. Habitat niche differentiation related to topographic variation supports the coexistences of species and results in high species diversity at small spatial scales.

收稿日期: 2005-04-08 接受日期: 2005-08-04
基金项目: 国家重点基础研究发展研究计划 (G2000046801) 和国家自然科学基金重点项目 (30130060)
日本横滨国立大学 Takao Kikuchi 教授和兵库县立大学 Michiro Fujihara 副教授提供了大量的资料, 杭州师范学院生命科学院陈波副教授对论文写作提供了积极的建议, 华东师范大学环境科学系硕士生王雪莹协助制图, 一并感谢
E-mail: yongchuan yang@yahoo.com.cn

Key words Hilly regions , Topography , Vegetation pattern , Disturbance , Erosion

植物群落的本质特征之一是群落中的植物和环境之间存在一定的相互关系(宋永昌,2001)。在区域至全球尺度上,地带性气候条件是决定植物种、生活型或植被类型分布的主导因素,而在同一气候区,地形是影响植被格局的最重要的因子之一(Hara *et al.*,1996a)。地形通过地貌过程,对植被产生直接作用。在由陡峭的地形及丰富的降水形成的高侵蚀速度的山地或丘陵地区,森林植被的格局和动态受地表的侵蚀过程影响,这可能是决定植被特征的关键因子(Sakai & Ohsawa,1994;Nagamatsu *et al.*,2003)。此外,它还通过形态(如起伏等)的变化控制了光、热、水和土壤养分等资源因子的空间再分配(Kikuchi,2001)。因此,地形是为植物群落提供生境多样性的最重要的环境梯度之一,植被格局与地形格局密切相关。多样性问题也一直是群落生态学研究的核心问题之一,地形的差异形成的异质的生境为物种提供了共存的条件(Graham *et al.*,2000)。环境的异质性越高,物种也就越丰富,正因如此,在植被及其多样性格局研究中,地形因素的作用已逐渐成为研究的热点。

湿润的丘陵地区是主要被水侵蚀(包括水的间接影响,如滑坡等)而形成的包含各种干扰频率的生境复合体,是一个从小流域角度来研究植被与地形关系的理想单元(Sakai & Ohsawa,1994)。同时,丘陵地区又是人类干扰频繁的区域,地形-植被关系的研究不但能解释小尺度生物多样性形成和维持机制的理论问题,而且能对森林植被的保护和合理利用、受损退化生态系统的恢复和重建提供科学依据和指导。

1 地形分类

一个区域可以划分为不同尺度的地形单元。对丘陵地地形单元的分类,Tamura(1969,1974,1987)、Tamura和Takeuchi(1980)、Tamura和Miyagi(1987)等做出了一系列开创性的工作。随着研究的深入,其研究范围从谷头(Valley head)逐渐扩展到整个丘陵地,并从最初的单一尺度逐渐形成了多尺度的分类体系,其分类单位也在不断地进行归并和分化。但植被调查的实际情况是,很多的微地形单位与小规模样方的设定并不吻合。因为在植被调查里,通常以方形取样,并且要保证群落的最小取样面积(宋永昌,2001)。因此,一些生态学家从有利于植被研究

的应用角度,把微地形分类列入了研究范畴,对田村的分类体系进行了或多或少的取舍和修正(表1)(Kikuchi,2001),在某种意义上,加快了它的发展变化。

丘陵地作为一个中等尺度的地形单元,由不同的小尺度的单元构成,而小尺度单元本身又是由更多的微尺度的单元构成。这些微地形单元通过坡度角(Slope angle),也称坡面变换线(Break-in-slope)与相邻单元彼此区分。每一单元都有其自身的地表形状。因此,对每一个地形单元而言,通过坡面漫流、径流以及块体运动(Mass movement)而造成的地表物质的迁移和再沉积之间的相互作用是不一样的。

主要的微地形单元如下(图1)。顶坡(Crest slope,CS)是沿着山脊线的缓坡,占据了坡面的最上面区域,主要由凸起片断以及分水线构成。上部边坡(Upper sideslope,US)位于顶坡的下方,其上部和下部的边界均为凸起断面的变换线,地形剖面通常是线性或者轻微的凸型。谷头凹地(Head hollow,HH)是积水区上方的凹坡,其3面为上部边坡包围,如果地势起伏较大,其上部通常有断崖状的谷头急坡(Headmost wall,上部边坡最陡峭的部分)存在,谷头凹地内既没有溪水也没有沟道,这个单元通过坡面漫流排水,也被称为零次谷(Zero-order valley)。下部边坡(Lower sideslope,LS)位于上部边坡之下,是丘陵地区最陡的坡,其上部边界通常有一个明显的、凸的坡面变换,而下部边界则为凹的坡面变换,地形剖面通常是轻微的凹型或者线性。麓坡(Foot slope,FS)位于下部边坡的下方,稍微成凹型,平缓,由来自于下部边坡的碎石堆积而成。泛滥性阶地(Flood terrace,FT),以及谷床(River bed,RB)是由河流过程(Fluvial process)形成的平坦的表面,前者很少被洪水淹没,而后者则频繁的受到降水形成的洪水淹没。上述微地形单元可以通过一条明显的边界线(侵蚀前线,Erosion line)划分为上部坡面(Upper hillside area,CS,US and HH)和下部坡面(Lower hillside area,LS,FS,FT and RB)。下部坡面是由切割和侵蚀过程形成的,而在上部坡面,剥蚀显得更为重要(Tamura & Miyagi,1987;Kikuchi & Miura,1991;Hara *et al.*,1996a,1996b;Nagamatsu & Miura,1997;Sakio,1997;Kikuchi,2001)。

因此,丘陵地作为中尺度的地形单位,可以划分为上部坡面和下部坡面两个小尺度的地形单位,而

表 1 坡面的微地形分类及其比较(改自 Kikuchi, 2001)
Table 1 The landform classification systems and their comparisons (Modified from Kikuchi, 2001)

Tamura (1969)	Tamura(1974)	Tamura(1987)	Kikuchi & Miura(1991)	Tamura(1996)			Nagamatsu & Miura(1997)
				微地形单位 Micro-scale geomorphological units	亚小地形单位 Subdetailed-scale geomorphological units	小地形单位 Detailed-scale geomorphological units	
				顶部平坦面 CF	顶部 CS	上部边坡 USS 上部凹地 UCSS	顶部 CS
顶坡 CS	顶坡 CS	(顶部平坦面 CF) 顶坡 CS	顶坡 CS	顶坡 CS			
边坡 SS	边坡 SS	上部边坡 USS (谷头急坡 HMMW)	上部边坡 USS	上部凹地 USSC	上部边坡 USS	坡面 SA	上部边坡 USS
谷头急坡 HMMW			谷头急坡 HMMW	谷头急坡 HMMW)			上部坡面 UHA
谷头平底 HHF	谷头凹地 HH	谷头凹地 HH (谷头平底 HHF)	谷头凹地 HH	上部坡面 UHA	谷头 VH		谷头凹地 HH
	谷头平底 HF						
	—	下部边坡 LSS (新生崩塌 YSF)	下部边坡 LSS	下部坡面 LHA —	下部边坡 LSS (溪岸急坡 SBW) 下部凹边坡 LCSS	下部边坡 LSS	下部边坡 LSS
	谷底低地 VF	麓坡 FS			山麓或麓坡 FS		麓坡 FS
		(谷底面)* 谷底面 BL	—				泛滥性阶地 FT
							谷床 RB
	水路 CW	水路 CW			谷底 VF		

CS: Crest slope SS: Side slope HMMW: Headmost wall HF: Head floor HH: Head hollow VF: Valley floor CW: Channel way CF: Crest flat (or HGS: Hilltop gentle slope) USS: Upper side slope (or US: Upper
sideslope) LSS: Lower side slope(or LS: Lower sideslope) YSF: Young slope failure FS: Foot slope BL: Bottomland UCSS: Upper concave side slope VHS: Valley head slope LCSS: Lower concave side slope UHA:
Upper hillslope area LHA: Lower hillslope area RB: River bed VH: Valley head T: Terrace FT: Flood terrace (): 表示如有必要, 可以进一步细分的单元 Detailed units if necessary *: 轻微阶地化 Slightly terraced

图1 丘陵地微地形区分模式图(改自 Nagamatsu & Miura , 1997)

Fig.1 The schematic diagram of the micro-landforms in a hilly area(Modified from Nagamatsu & Miura , 1997)

CS :顶坡 Crest slope US :上部边坡 Upper sideslope HH :谷头凹地 Head hollow LS :下部边坡 Lower sideslope FS :麓坡 Foot slope FT :泛滥性阶地 Flood terrace RB :谷床 Rive bed △和▲分别代表凸和凹的坡面变换 △ and ▲ indicate convex and concave break of slope , respectively

上部坡面可以进一步划分为顶坡、上部边坡、谷头凹地等微地形单元 ,而下部坡面可以进一步划分为下部边坡、麓坡、泛滥性阶地及谷床等微地形单元。此外 ,由于沟谷具有级次之分(Horton ,1945 ;Strahler , 1952 ,1957) ,顶坡也应依据其所在的山脊分水线所分的沟谷的级次相应的进行分级(Kikuchi & Miura , 1993 ;Kikuchi ,2001) ,而且并非所有的微地形单位会在任何地方任何时候经常地出现 ,如 3 级以下的沟谷通常没有泛滥性阶地(Nagamatsu & Miura ,1997)。

2 地形相关的植被格局

2.1 小尺度地形梯度上植被格局

植被格局和地形格局密切相关。在温带地区 , Kikuchi 和 Miura(1991)等对气候顶极为日本冷杉(*Abies firma*)群落的日本东北部仙台(Sendai)附近一个丘陵地植被研究表明 ,上部坡面和下部坡面植物物种组成具有明显的差异。以日本冷杉为优势种的针叶林占据了上部坡面 ,而在下部坡面 ,是以山桐子(*Idesia polycarpa*)为优势种的落叶阔叶林。Miura 和 Kikuchi(1978)等在同一地区的林床植物组成中也发现了类似的差异 ,上部坡面以春兰(*Cymbidium goeringii*)、*Solidago vir-aurea* var. *asiatica* 以及 *Carex lasiolepis* 等的出现为特征 ,而下部坡面特征种却为沟羊齿(*Stegnogramma pozoi* subsp. *mollissima*)、琴柱草(*Salvia nipponica*)和透骨草(*Phryma leptostachya* var. *asiatica*)等。Nagamatsu 和 Miura(1997)对日本东北部温带宫城县谷山(Takadate Hills ,Miyagi Prefecture)丘陵地植被的研究表明 ,上部坡面植被冠层和亚冠

层发育良好 ,灌木层密集 ,草本层稀疏 ,而下部坡面却恰恰相反。上部坡面乔木层以赤松(*Pinus densiflora*)、栎(*Quercus serrata*)和羽扇槭(*Acer japonicum*)等为优势种 ,而下部坡面则以山桐子、昌化鹅耳枥(*Carpinus tschonoskii*)和 *Fagus japonica* 等为优势种。灌木层均以 *Sasamorpha borealis* 和桃叶珊瑚(*Aucuba japonica*)为优势种 ,但 *S. borealis* 在上部坡面占据了更大的优势地位。上部坡面草本层组成简单 ,而下部坡面以 *Stegnogramma pozoi*、求米草(*Oplismenus undulatifolius*)和 *Clematis tosaensis* 等为优势种 ,物种组成非常丰富。

在亚热带地区 ,Hara 等(1996a)对奄美岛(Amami Ohshima Island)微地形梯度上常绿阔叶林群落结构的研究表明 ,上部坡面和下部坡面植物个体大小、林分结构以及物种组成都具有非常明显的差异。上部坡面是以琉球米槭(*Castanopsis sieboldii* ssp. *lutchuen-sis*)和琉球木荷(*Schima wallichii*)为优势种的发育良好的常绿阔叶林 ,而在下部坡面 ,群落发育相对较差 ,以琉球米槭、树杞(*Ardisia sieboldii*)、罗浮柿(*Diospyros morrisiana*)、大明橘(*Myrsine seguinii*)、茶梅(*Camellia sasanqua*)和蚊母树(*Distylium racemosum*)等共优势 ,大径级个体基本限制分布于上部坡面。Hara 等(1996b)对冲绳岛(Okinawa Island)微地形梯度上常绿阔叶林群落结构的研究获得了类似的结论 ,上部坡面和下部坡面在群落结构和物种分布上均有显著的差异。下部坡面林下层树木密度显著低于上部坡面 ,基部面积和最大树也显著地小。琉球米槭和蚊母树等优势种以及其它大多数乔灌木树种

的空间分布明显限制于上部坡面,只有很少的物种如山香圆(*Turpinia ternata*)限制于下部坡面。Sakai和Ohsawa(1994)对日本中部清澄山区(Chichibu Mountain)Kiyosumi山植被研究中,基于物种在小流域中的分布格局,划分出两个种组,即日本紫珠(*Callicarpa japonica*)、*Euptelea polyandra*和*Stachyurus praecox*等早期演替(Early-succession)物种组成的特征种组,日本冷杉、青冈(*Quercus glauca*)、山茶(*Camellia japonica*)、天竺桂(*Cinnamomum japonica*)和日本米槠(*Castanopsis cuspidate* var. *sieboldii*)等后期演替(Late-succession)物种组成的特征种组,前者主要由落叶乔木树种和落叶灌木树种组成,而后者包括了主要的顶极树种(Climax member),主要由常绿阔叶树种和针叶树种组成。两个种组的分布从地形上得到分离,前者在下部坡面占据优势,而后者则限制分布于上部坡面,只有很少的物种在下部坡面有分布。

我们在中亚热带北缘地区浙江天童国家森林公园植被的研究中,发现上部坡面和下部坡面木本层和林床各个生活型均有特征种组的存在。常绿阔叶乔木和小乔木种中,壳斗科、山茶科、冬青科和山矾科的主要种分布在上部坡面,而樟科的主要种则分布在下部坡面。常绿阔叶灌木中,山茶科和杜鹃花科的主要种分布在上部坡面。落叶阔叶树种中,榆科、槭树科、胡桃科和漆树科的主要种分布在下部坡面。非常有意思的是,一些生活型类似的同科、同属或相近科、属的物种在小尺度空间上发生了分布上的替代。如木本层中,杉木(*Cunninghamia lanceolata*)和三尖杉(*Cephalotaxus fortunei*)分别为上部坡面和下部坡面常绿针叶乔木的特征种;细齿槲(*Eurya nitida*)、窄基红褐槲(*E. rubiginosa* var. *attenuata*)和隔药槲(*E. muricata*)分布于上部坡面,细枝槲(*E. loquaiana*)分布在下部坡面,油茶(*Camellia oleifera*)分布于上部坡面,茶(*C. sinensis*)分布于下部坡面;浙江新木姜子(*Neolitsea aurata* var. *chekiangensis*)分布于上部坡面,而长叶木姜子(*Litsea elongata*)分布于下部坡面,红楠(*Machilus thunbergii*)分布于上部坡面,而华东楠(*M. leptophylla*)和刨花楠(*M. pauhoi*)分布于下部坡面;毛梗铁冬青(*Ilex rotunda* var. *nucricarua*)、皱柄冬青(*I. kengii*)分布于上部坡面,而大叶冬青(*I. latifolia*)分布于下部坡面;黄牛奶(*Symplocos laurina*)分布于下部坡面,而其余山矾科种分布于上部坡面等。林床也有类似的现象,如假红盖鳞毛蕨(*Dryopteris paraerythrosora*)和两色鳞毛蕨

(*D. bissetiana*)分布于上部坡面,而红盖鳞毛蕨(*D. erythrosora*)分布下部坡面(杨永川等,2005)。这可能是地形的差异导致生境生态位的分化,从而为这些生长在一起的生态上相似的物种提供了共存的条件,这也是小的空间尺度上生物多样性得以维持的重要机制。

2.2 微尺度地形梯度上植被格局

Kikuchi(1990)对仙台附近的以枹栎为优势种的区域植被研究表明,谷头凹地的植物群落与上部坡面的其它微地形单元的植物群落具有较为明显的差异。枹栎林分布在1、2级顶坡和上部边坡,但是谷头凹地缺乏林冠层。3级顶坡分布的是包含一些特征灌木和草本植物的赤松林。Kikuchi和Miura(1991)的研究表明,谷头凹地和谷头急坡的植物群落与顶坡和上部边坡的植物群落之间有明显的差异。日本冷杉群落分布在顶坡和上部边坡,而在谷头凹地和谷头急坡,除了散布的大树外,植物群落没有明显的冠层优势种,与日本冷杉群落有一些共有种,但是缺乏自身的特征种。Nagamatsu和Miura(1997)的研究也表明,赤松、大柄冬青(*Ilex macropoda*)和大穗鹅耳枥(*Carpinus laxiflora*)为顶坡的优势种,而上部边坡和谷头凹地却以缺乏这些种为特征,灌木层和草本层的优势种是相似的。因此,上部坡面可以分为3个生境类型,每一生境类型对应一定的微地形单元和植物群落类型。1、2级顶坡和上部边坡支持特定区域的优势森林类型,可以认为是当地的地带性森林群落类型,谷头凹地和谷头急坡通常为缺乏林冠层或者仅有零星分布大树的灌丛,而三级顶坡支持松林。当然,上部坡面的这些植物群落类型彼此具有很近的联系,具有大量的共有种。然而,Tamura和Takeuchi(1980)也报道过枹栎林在日本西部的Tama丘陵区从顶坡,通过上部边坡一直分布到谷头凹地。Hara等(1996a,1996b)的研究也表明,顶坡和上部边坡没有明显的差别。事实上,在上部坡面,有一定的植物组成变化,但是其变化过程是逐步的、连续的,远不如上部坡面和下部坡面之间的变化那么明显。而下部坡面各微地形单元之间其植被与微地形单元没有明显的对应关系。因此,上部坡面和下部坡面可以被认为是影响植被的最基本的异质性生境。

3 植被格局分异的成因

地形对植被的作用可以分为直接影响和间接影响。直接影响即是通过崩塌、搬运和堆积等地貌过

程对植被产生的干扰作用,而间接作用则是通过对气候和土壤产生影响而间接作用于植被(图2)。对丘陵地区来说,气候没有明显的差别,因此,干扰作用和土壤可能是决定植被格局的最重要的因子。

上部坡面和下部坡面植被格局的差异和两者之间地表干扰的不同机制密切相关。作为植物生境,上部坡面和下部坡面具有很大的差别。它们的边界沿着下部边坡的上部边缘延伸,和侵蚀前线或者切割前线是一致的。下部坡面为侵蚀区域(Erosion area),以具有最积极的土壤侵蚀过程和最频繁的滑坡和崩塌过程为特征(Tamura & Miyagi, 1987)。它是从山脊到沟谷底的整个坡面的最陡峭和最不稳定的部分。由下部边坡提供的表层土壤暂时积累在麓坡或泛滥性阶地,随后被搬运到更低的区域。而上部坡面为原面(Original surface),主要以土爬为主(Soil creep),积极的表土运动极为少见。因此,上部坡面的地表要比下部坡面的稳定得多。上部坡面各微地形单元之间,谷头凹地的土壤有时为加积(Aggradation),较上部边坡和山脊为不稳定,相对于顶坡和上部边坡,其草本层更为发达,而且一些分布中心在下部坡面的物种也可能在此分布,如上文提到的桃叶珊瑚。但是加积的频率远小于下部坡面(Nagamatsu & Miura, 1997)。而在下部坡面,不同频率和强度的削坡(Degradation)和加积的循环控制了植物种的分布,这种干扰可能阻止了各微地形单元相应的物种组成的差异。因此,上部坡面和下部坡面之间植被

格局发生了急剧的变化,上部坡面为地带性植被类型,而下部坡面以先锋植物为主构成的地形植被类型,而在各自内部的微地形单元之间,其变化却不是很明显。

植物与土壤之间的关系应该比植物与地形之间的关系更为直接,因为植物通过土壤吸收养分和水分。各微地形之间由于不同的水文条件和地貌过程,其土壤形成过程以及水分和养分等有明显的差异(Tanner *et al.*, 1992; Johnston, 1992; Kikuchi & Miura, 1993; Newbery *et al.*, 1996; Nakamura *et al.*, 1997; Yanagisawa & Fujita, 1999; Takyu *et al.*, 2002)。从山脊到沟谷,是土壤养分和水分从源到汇的过程(方精云, 2004; Shumiya *et al.*, 1999)。上部坡面具有较厚的土壤,而下部坡面土壤更为肥沃和湿润(Ohsawa & Ozaki, 1992; Tokuchi *et al.*, 1999; Tateno & Takeda, 2003)。山脊型植物在形态或生理上通常采用一些保护性策略(Conservative strategy),如根系发达、生长速度慢和组织中N含量少等以有效地适应贫瘠的土壤,其叶小而厚,以适应干旱,当然,这样的物种通常分布在三级及以上的山脊。相反,沟谷型植物多采用开拓策略(Exploitative strategy),可以有效地从肥沃的土壤中吸收大量的N以满足其高的生长率,其叶大而薄,而广泛分布的物种往往具有形态和生理的可塑性(Ohsawa & Ozaki, 1992; Tateno & Takeda, 2003)。但是,在不稳定立地,植被格局往往与土壤条件并无很好的相关性,这可能是由于频繁的干扰

图2 地形因子对植被作用的过程(改自 Kikuchi, 2001)
Fig.2 The effects of landforms on the vegetation (Modified from Kikuchi , 2001)

导致的地表不稳定,阻碍了土壤条件对植被的影响,干扰成为比土壤更为重要的形成不同植被格局的原因(Sakai & Ohsawa ,1993),因此,地形是影响植被格局的最重要的也是最基本的生境因子(Kikuchi & Miura ,1993)。

4 地形植被格局的维持机制

干扰作用是不同地形植被分异的控制因子,也是地形植被维持和更新的关键因子(Yoshida & Ohsawa ,1996 ;Ann & Oshima ,1996 ;Sakio ,1997 ;Kikuchi ,2001 ;Nagamatsu *et al.* ,2002 ;Enoki ,2003)。不同地形具有不同类型和强度的干扰,从而形成不同的演替格局(图3)。就上部坡面而言,主要是成熟个体的枯死形成林窗而导致的小尺度的斑块动态(Antos & Roberta 2002)是内部干扰。植被在受到干扰后,沿着先锋阶段向途中阶段再到顶极阶段发展,是连续的演替过程。而对下部坡面,地表干扰比林窗干扰更为重要,因为重复的地表干扰阻碍了顶极树种的定居。植被由于受侵蚀所引起的滑坡和崩塌等强度外部干扰,其演替进程被不停地中断,形成特殊的地形群落。如果干扰周期长,干扰强度大,则形成同龄林(Even-aged forest),如日本温带地区分布的日本本州白蜡木(*Fraxinus spaethiana*)和水胡桃(*Pterocarya rhoifolia*)等(Ann & Oshima ,1996 ;Sakio ,1997),而如果是周期较短的频繁干扰,则形成灌木林,如 *Euptelea polyandra* ,而如果大的干扰后地表为砾石覆盖,缺乏土壤的条件下,则长期停留在草本群落阶段(Sakai & Ohsawa ,1993 ,1994 ;Sakio ,1997)。

稳定的立地与不稳定立地的物种其更新策略不同(Ohtuka *et al.* ,1993 ;Ozaki & Ohsawa ,1995 ;Hara *et al.* ,1996a ;Takyu & Ohsawa ,1997 ;Tang & Ohsawa ,2002)。稳定立地上生长的主要是生长速度慢、耐荫的长寿命顶极物种,通常都具有连续更新的能力,常在林下形成稳定的幼苗库,其幼树的受压期可以持续很长时间,等待上层树木的枯死,从而进入林冠层,形成逐一替代(Tree-by-tree)的更新格局(Enoki ,2003)。当然,一些具有很宽的生境幅度的先锋种,也经常侵入稳定立地的冠层林窗,其大树常呈点状分布(Scattered distribution),为一些中等程度耐荫的冠层种提供了更新的空间(Hara *et al.* ,1996a ;Yoshida & Ohsawa ,1996)。

相反,生长在不稳定立地上的通常都是生长速度快、不耐荫的短寿命先锋种。这些物种表现出对小尺度的频繁干扰形成的不稳定地表的适应特征,

图3 不同地貌特征的演替格局
Fig.3 Illustration of succession pattern on sites with different geomorphic features
箭头表示一次干扰,粗黑线表示顶极种 The arrow indicates one disturbance and the thick black line indicates the climax species

对物理干扰具有很强的抗性,分布明显限制于不稳定立地,很少在上部稳定立地的林窗中出现。它们在干扰条件下可以持久存在,Leak(1991)称之为持久演替种(Persistent successional species)。持久演替种通常具有从受损主干无性再生(Vegetative regrowth)的能力,这是在不稳定立地存活的一大优势,也保证了其存留生态位(Persistence niche)(Bond & Midgley ,2001),如 *Euptelea polyandra* , *Hydrangea involucrate* 及桃叶珊瑚等被认为是这样的物种(Isobe &

Kikuchi, 1989; Sakai & Ohsawa, 1993; Hara *et al.*, 1996a)。此外,上部坡面和下部坡面具有不同的林窗形成机制,因为冠层林窗的出现和分布依赖于由侵蚀状况控制的干扰机制(Hunter & Parker, 1993)。上部坡面的林窗多为由单株成树以枯立木(Dead standing)的形式形成的小规模林窗,有利于耐荫树种的生长、周围树冠的向内扩展以及一些生境幅度广泛的先锋树种的侵入(Hara *et al.*, 1996a; Nagamatsu *et al.*, 2003)。而下部坡面由于频繁的崩塌或者小尺度滑坡频繁地形成林窗,林窗形成木多为反根(Uprooting)倒,不但压倒周围的树木,形成宽阔的林窗,而且常干扰土层,形成小的开敞地(Open site),为不耐荫的先锋种的侵入创造了良好的条件(Nagamatsu *et al.*, 2003)。而一些强阳性的物种,如水胡桃,不但需要大的林窗,还需要大的开敞地的出现。而这样的生境也只有溪流改道形成的废弃谷床或者下部坡面大的块体运动能够提供(Sakio, 1997)。因此,下部坡面不同强度和频度的地貌过程为组成地形植物群落的先锋种类提供了多样的生境,保证了它们的共存。

因此,丘陵地地形不同的干扰作用形成了不同的植被格局,并使其得以维持。从而形成了丘陵地这个中尺度地形单元内景观和物种的多样性。

5 结 论

微地形单元体系提供了在数十米尺度(10 m scale)上分析地形-植被相关性的有效方式,这在日本温带、暖温带和亚热带进行的研究都得到了证实。但是,到目前为止,大多数地形-植被的研究采用的还是静态的研究方法,定性的分析多于定量的研究,大多还停留在现象的描述上,对于产生这些现象的过程和机理还很少涉及,地貌过程影响植被的实际机制仍然有待进一步的研究。因此,作者认为以下几方面的研究将加深对这种机制的理解:1)不同微地形单元干扰事件及其对种群生长的影响的长期生态学研究。包括干扰对立地条件(土壤的侵蚀、水分及营养动态、光照等)的改变以及相应的种群的补充和死亡格局等。2)各种频率和大小的干扰对生活史不同阶段个体的影响及个体的对策研究。物种以何种生活史对策响应频率、程度和类型不同的干扰?3)物种的生理行为,如资源利用策略等研究。物种在生理上如何响应由地形变化引起的资源再分配?

国内大多数地形植被的研究集中于海拔梯度上垂直带的划分及多样性的分布格局上(方精云,

2004; 沈泽昊和张新时, 2000; 沈泽昊等, 2000a, 2000b; 沈泽昊, 2002),这实际上是地形形态上大的起伏改变了温度和土壤等条件形成的中尺度的地形-植被关系。而地形大的起伏形成以及对环境因子的改变通常以地史的时间来计量,远远超过了植物的生活史的时间幅度(Kikuchi, 2001)。当然,对群落内部地形的差异与植物分布及种子雨格局的关系也逐渐开始了有益的探索(沈泽昊等, 2004; 张谧等, 2004, 2005)。但是,对地貌过程积极的小尺度或微尺度地形上地形-植被的关系的研究则未见报道。实际上,植被现象具有很强的地域性特征,不同地区地形对植被作用的结果具有较大的差异性。而且丘陵是与人类的生活关系最为密切的地区,所以也是人为影响最强的地区。如以低山丘陵为主要地貌类型的中国中亚热带东部地区,其植被在人为干扰和生境的双重梯度上表现出很高的多样性和复杂性。地形与植被关系的研究对于理解小尺度空间生物多样性的形成和维持机制、植被的分类、评价与管理以及区域植被恢复方式、途径和目标的确立均有重要的理论和实际意义。

参 考 文 献

- Ann SW, Oshima Y (1996). Structure and regeneration of *Fraxinus spaethiana*-*Pterocarya rhoifolia* forests in unstable valleys in the Chichibu Mountains, Central Japan. *Ecological Research*, 11, 363 - 370.
- Antos JA, Roberta P (2002). Structure and dynamics of a nearly steady-state subalpine forest in south-central British Columbia, Canada. *Oecologia*, 130, 126 - 135.
- Bond WJ, Midgley JJ (2001). Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 45 - 51.
- Enoki T (2003). Microtopography and distribution of canopy trees in a subtropical evergreen broad-leaved forest in the northern part of Okinawa Island, Japan. *Ecological Research*, 18, 103 - 113.
- Fang JY (方精云) (2004). Exploring altitudinal pattern of plant diversity of China's mountains. *Biodiversity Science* (生物多样性), 12, 1 - 4. (in Chinese with English abstract)
- Graham B, Martin JL, Marcia JW (2000). Environmental heterogeneity and species diversity of forest sedges. *Journal of Ecology*, 88, 67 - 87.
- Hara M, Hirata K, Fujihara M, Oono K (1996a). Vegetation structure in relation to micro-landform in an evergreen broad-leaved forest on Amami Ohshima Island, South-West Japan. *Ecological Research*, 11, 325 - 337.
- Hara M, Hiroshi K, Oono K (1996b). Relationship between micro-landform and vegetation structure in an evergreen broad-leaved forest on Okinawa Island, S-W. Japan. *Natural History Re-*

- search, 4, 27 – 35.
- Horton, RE (1945). Erosional development of streams and their drainage basins: hydrophysical approach to quantitative morphology. *Bulletin of the Geological Society of America*, 56, 275 – 370.
- Hunter JC, Parker VT (1993). The disturbance regime of an old-growth forest in coastal California. *Journal of Vegetation Science*, 4, 19 – 24.
- Isohe H, Kikuchi T (1989). Differences in shoot form and age of *Aucuba japonica* Thunb. corresponding to the micro-landforms on a hill slope. *Ecological Review*, 21, 277 – 281.
- Johnston MH (1992). Soil-vegetation relationships in a tabonuco forest community in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Journal of Tropic Ecology*, 8, 253 – 263.
- Kikuchi T (1990). A DCA analysis of floristic variation of plant communities in relation to micro-landform variation in a hillside area. *Ecological Review*, 22, 25 – 31.
- Kikuchi T, Miura O (1991). Differentiation in vegetation related to micro-scale landforms with special reference to the lower sideslope. *Ecological Review*, 22, 61 – 70.
- Kikuchi T, Miura O (1993). Vegetation patterns in relation to micro-scale landforms in hilly land regions. *Vegetatio*, 106, 147 – 154.
- Kikuchi T (2001). *Vegetation and Landforms*. University of Tokyo Press, Tokyo, 2 – 93. (in Japanese)
- Leak WB (1991). Secondary forest succession in New Hampshire, USA. *Forest Ecology and Management*, 43, 69 – 86.
- Miura O, Kikuchi T (1978). Preliminary investigation on vegetation and micro-landforms at a valley head in the hills. In: Editorial Committee for Papers to the Memory of Dr. Kuniiji Yoshioka eds. *Papers on Plant Ecology to the Memory of Dr. Kuniiji Yoshioka*. Society of Plant Ecology, Tohoku, Sendai, 466 – 477. (in Japanese)
- Nagamatsu D, Miura O (1997). Soil disturbance regime in relation to micro-scale landforms and its effects on vegetation structure in a hilly area in Japan. *Plant Ecology*, 133, 191 – 200.
- Nagamatsu D, Seida K, Sakai A (2002). Seedling establishment of deciduous trees in various topographical positions. *Journal of Vegetation Science*, 13, 35 – 44.
- Nagamatsu D, Yoshihiko H, Mochida Y (2003). Influence of micro-landforms on forest structure, tree death and recruitment in a Japanese temperate mixed forest. *Ecological Research*, 18, 533 – 547.
- Nakamura F, Yajima T, Kikuchi SI (1997). Structure and composition of riparian forests with reference to geomorphic site conditions along the Tokachi River, Northern Japan. *Plant Ecology*, 133, 209 – 219.
- Newbery DM, Campbell EJF, Proctor J, Still MJ (1996). Primary lowland dipterocarp forest at Danum Valley, Sabah, Malaysia. Species composition and patterns in the understorey. *Vegetatio*, 122, 193 – 220.
- Ohsawa M, Ozaki K (1992). Hierarchical analysis of vegetation / environment pattern for east Asian extra-tropical evergreen broad-leaved forests. *Japanese Journal of Biometeor*, 29, 93 – 103.
- Ohtuka T, Sakura T, Ohsawa M (1993). Early herbaceous succession along a topographical gradient on forest clear-felling sites in mountainous terrain, central Japan. *Ecological Research*, 8, 329 – 340.
- Ozaki K, Ohsawa M (1995). Successional change of forest pattern along topographical gradients in warm-temperate mixed forests in Mt. Kiyosumi, Central Japan. *Ecological Research*, 10, 223 – 234.
- Sakai A, Ohsawa M (1993). Vegetation pattern and microtopography on a landslide scar of Mt Kiyosumi, Central Japan. *Ecological Research*, 8, 47 – 56.
- Sakai A, Ohsawa M (1994). Topographical pattern of the forest vegetation on a river basin in a warm-temperate hilly region, Central Japan. *Ecological Research*, 9, 269 – 280.
- Sakio H (1997). Effects of natural disturbance on the regeneration of riparian forests in a Chichibu Mountains, Central Japan. *Plant Ecology*, 132, 181 – 195.
- Shen ZH (沈泽昊), Zhang XS (张新时) (2000). The spatial pattern and topographic interpretation of the forest vegetation at Dalaoling region in the Three Gorges. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 42, 1089 – 1095. (in Chinese with English abstract)
- Shen ZH (沈泽昊), Zhang XS (张新时), Jin YX (金义兴) (2000a). An analysis of the topographical pattern of the chief woody species at Dalaoling mountain in the Three Gorges region. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 581 – 589. (in Chinese with English abstract)
- Shen ZH (沈泽昊), Zhang XS (张新时), Jin YX (金义兴) (2000b). Spatial pattern analysis and topographical interpretation of species diversity in the forests of Dalaoling in the region of the Three Gorges. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 42, 620 – 627. (in Chinese with English abstract)
- Shen ZH (沈泽昊) (2002). A multi-scale study on the vegetation-environment relationship of a mountain forest transect. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 22, 461 – 470. (in Chinese with English abstract)
- Shen ZH (沈泽昊), Lü N (吕楠), Zhao J (赵俊) (2004). The topographic pattern of seed rain of a mountain mixed evergreen and deciduous forest community. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 24, 1981 – 1987. (in Chinese with English abstract)
- Shumiya T, Ohtsuka T, Ohsawa M (1999). Micro-landform and soil conditions along topographical transect in Anaga cloud forest. In: Ohsawa M, Wildpret W, Del Arco M eds. *Anaga Cloud Forest-A Comparative Study on Evergreen Broad-Leaved Forests and Trees of the Canaries and Japan*. Chiba University, Chiba, Japan, 55 – 68.
- Song YC (宋永昌) (2001). *Vegetation Ecology* (植被生态学). East China Normal University Press, Shanghai, 142. (in Chinese)

- Strahler, AN(1952). Hypsometric (Area-altitude) analysis of erosional topography. *Bulletin of the Geological Society of America*, 63, 1117 – 1142.
- Strahler, AN(1957). Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transcriptions of the American Geophysics Union*, 38, 913 – 920.
- Takyu M, Ohsawa M(1997). Distribution and regeneration strategies of major canopy dominants in species-rich subtropical/warm-temperate rain forests, Southwestern Japan. *Ecological Research*, 12, 139 – 151.
- Takyu M, Aiba SI, Kitayama K(2002). Effects of topography on tropical lower montane forests under different geological conditions on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology*, 159, 35 – 49.
- Tamura T(1969). A series of micro-landform units composing valley heads in the hills near Sendai. *Science Report of the Tohoku University, 7th Series (Geography)*, 19, 11 – 127.
- Tamura T(1974). Micro-landform units composing a valley head area and their geomorphic significance. *Annals of the Tohoku geographical Association*, 26, 189 – 199. (in Japanese with English abstract)
- Tamura T, Takeuchi K(1980). Land characteristics of the hills and their modification by man-with special reference to a few cases in the Tama Hills, west of Tokyo-Essays in Geography of Tokyo. *Geographical Reports of Tokyo Metropolitan University*, 14/15, 49 – 94.
- Tamura T(1987). Landform-soil features of the humid temperate hills. *Pedologist*, 31, 135 – 146. (in Japanese)
- Tamura T, Miyagi T(1987). Landslides after the forest fire in the Tomiya Hills, north of Sendai. In: Iizumi S ed. *Ecology of Forest Fire: Fire Behavior in Forest Area and Fire Effects on Ecosystem*. Forest Fire Group, Tohoku University, Sendai, 331 – 340.
- Tang CQ, Ohsawa M(2002). Coexistence mechanisms of evergreen, deciduous and coniferous trees in a mid-montane mixed forest on Mt. Emei, Sichuan, China. *Plant Ecology*, 161, 215 – 230.
- Tanner EVJ, Kapos V, Franco W(1992). Nitrogen and phosphorus fertilization effects on Venezuelan montane forest trunk growth and litterfall. *Ecology*, 73, 78 – 86.
- Tateno R, Takeda H(2003). Forest structure and tree species distribution in relation to topography-mediated heterogeneity of soil nitrogen and light at the forest floor. *Ecological Research*, 18, 559 – 571.
- Tokuchi N, Takeda H, Yoshida K(1999). Topographical variations in a plant-soil system along a slope on Mt Ryuoh, Japan. *Ecological Research*, 14, 361 – 369.
- Yanagisawa N, Fujita N(1999). Different distribution patterns of woody species on a slope in relation to vertical root distribution and dynamics of soil moisture profiles. *Ecological Research*, 14, 165 – 177.
- Yang YC (杨永川), Da LJ (达良俊), You WH (由文辉) (2005). Vegetation structure in relation to micro-landform in Tiantong National Forest Park, Zhejiang, China. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 25, 2830 – 2840. (in Chinese with English abstract)
- Yoshida N, Ohsawa M(1996). Different and maintenance of topocommunity patterns with reference to regeneration dynamics in mixed cool temperate forests in the Chichibu Mountains, Central Japan. *Ecological Research*, 11, 351 – 362.
- Zhang M(张謐), Xiong GM(熊高明), Chen ZG(陈志刚), Fang DY(樊大勇), Xie ZQ(谢宗强) (2004). The topography heterogeneity of *Fagus engleriana*-*Cyclobanopsis oxyodon* community in Shennongjia Region. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 24, 2686 – 2692. (in Chinese with English abstract)
- Zhang M(张謐), Xiong GM(熊高明), Chen ZG(陈志刚), Fang DY(樊大勇), Xie ZQ(谢宗强) (2005). The application of digital elevation models in community biodiversity research with an example from a *Fagus engleriana*-*Cyclobanopsis oxyodon* community in Shennongjia Area. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, 29, 197 – 201. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 张金屯 责任编辑: 张丽赫