

张鸿南, 邹雯, 陈卓, 何林君, 彭雪峰, 王国严, 彭培好, 李景吉, 石松林. 藏东地区植物群落分布格局与环境因子的关系[J]. 应用与环境生物学报, 2023, 29 (6): 1289-1297

Zhang HN, Zou W, Chen Z, He LJ, Peng XF, Wang GY, Peng PH, Li JJ, Shi SL. Distribution pattern of plant communities and its relationship with environmental factors in eastern Xizang, China [J]. Chin J Appl Environ Biol, 2023, 29 (6): 1289-1297

藏东地区植物群落分布格局与环境因子的关系

张鸿南^{1, 2} 邹雯^{1, 2} 陈卓^{1, 2} 何林君^{1, 2} 彭雪峰^{1, 2} 王国严^{1, 2} 彭培好^{1, 2} 李景吉^{1, 3}
石松林^{1, 2}

¹成都理工大学生态资源与景观研究所 成都 610051

²成都理工大学旅游与城乡规划学院 成都 610051

³成都理工大学生态与环境学院 成都 610051

摘要 认识山地植物群落分布及其与环境因子的关系, 掌握物种多样性随环境因子的变化规律, 能够为山地生物多样性保护和生态恢复提供科学依据。以藏东昌都地区植物群落为研究对象, 在野外调查的基础上, 通过层次聚类分析和冗余分析(RDA)对植物群落进行分类, 分析群落分布与环境因子的关系, 并通过线性回归分析物种多样性与环境因子的关系。结果显示, 层次聚类将105个植物调查样方划分为7个群丛; RDA排序结果较好反映了藏东植物群落分布与环境因子之间的关系, 决定区域植物群落分布的主要环境因子为海拔、坡向、坡度、土壤pH值和土壤速效磷含量($P < 0.001$); 海拔、坡向和坡度对群落物种多样性有显著影响($P < 0.01$), 而土壤pH值、土壤速效磷含量与植物群落物种多样性无显著相关关系($P > 0.05$)。本研究表明藏东地区植物群落分布格局主要受地形和土壤因子的驱动, 而影响物种多样性的关键因子是地形因子; 上述研究成果有助于提高对区域生物多样性分布规律及驱动机制的认识, 对藏东地区不同环境条件下生物多样性保护和受损植被的生态修复具有重要意义。(图4 表1 参55)

关键词 植物群落; 藏东地区; 层次聚类分析; 冗余分析; 环境因子

Distribution pattern of plant communities and its relationship with environmental factors in eastern Xizang, China

ZHANG Hongnan^{1, 2}, ZOU Wen^{1, 2}, CHEN Zhuo^{1, 2}, HE Linjun^{1, 2}, PENG Xuefeng^{1, 2}, WANG Guoyan^{1, 2}, PENG Peihao^{1, 2}, LI Jingji^{1, 3} & SHI Songlin^{1, 2}

¹Institute of Ecological Resources and Landscape, Chengdu University of Technology, Chengdu 610051, China

²Tourism and Urban-Rural Planning College, Chengdu University of Technology, Chengdu 610051, China

³College of Ecology and Environment, Chengdu University of Technology, Chengdu 610051, China

Abstract Understanding the distribution of mountain plant communities and their relationship with environmental factors as well as the variation in species diversity with environmental factors can provide a scientific foundation for the conservation and restoration of mountain biodiversity. This study examined the plant communities in the Changdu region of eastern Xizang, China. The vegetation community in eastern Xizang was divided using hierarchical cluster analysis based on field research. The relationship between the distribution pattern of the vegetation community and the environment was examined using redundancy analysis (RDA), and the relationship between species diversity and environmental factors was examined using linear regression. Hierarchical clustering revealed that the 105 plant survey samples were divided into seven associations based on the results. The RDA ordination results accurately reflected the relationship between the distribution of plant communities and environmental factors in eastern Xizang. Altitude, aspect, slope, soil pH, and soil available phosphorus content ($P < 0.001$) were the primary environmental factors affecting the distribution of plant communities in this region. Altitude, aspect, and slope significantly affected species diversity ($P < 0.01$), but soil pH and available phosphorus content did not ($P > 0.05$). Topographic and soil parameters were the primary determinants of the distribution patterns of plant communities in eastern Xizang, whereas only topographic factors were the major determinants of species diversity. This study of plant community distribution and species diversity in eastern Xizang contributes to a better understanding of the distribution and driving mechanisms of

收稿日期 Received: 2022-10-25 接受日期 Accepted: 2023-01-09

第二次青藏高原综合科学考察研究项目(2019QZKK0301)、国家自然科学基金项目(31860123, 31560153)和国家重大工程建设技术服务项目“雅江中游电站受损创面生态修复技术体系研究与应用”(JC2020/D02)资助 Supported by the Second Tibetan Plateau Scientific Expedition and Research Program (2019QZKK0301), National Natural Science Foundation of China (31860123, 31560153), and National Major Engineering Construction Technology Service Project "Research and Application of Ecological Restoration Technology System for Damaged Wound of Power Station in the Middle Reaches of the Yarlung Zangbo River" (JC2020/D02)

✉通信作者 Corresponding author (E-mail: wangguoyan@yeah.net)

regional biodiversity, which is crucial for biodiversity conservation and the ecological restoration of damaged vegetation under various environmental conditions.

Keywords plant community; eastern Xizang; hierarchical cluster analysis; redundancy analysis; environmental factor

植物群落是在特定自然环境下植物种群与环境之间相互作用形成的具有特定功能的植物集合体^[1-2]。环境因子直接或间接影响着群落分布和多样性^[3]。在环境变化与人类活动影响的背景下,认识植物群落与环境的相互关系是开展区域尺度上生物多样性保护和生态恢复的基础。通过群落数量分类和排序可以定量分析植物群落与环境之间的复杂关系,有助于揭示植物群落分布格局与环境的关系^[4-6]。植物群落物种多样性能够反映植物利用资源的状况以及种群在群落中的作用与地位,也可以揭示植物个体之间相互作用的复杂关系,是生物多样性保护的重要依据^[7]。因此,植物群落物种多样性的变化规律及其影响因素是科学利用和保护植被自然资源需要深入研究的问题。

来自不同地区的研究表明,植物群落物种分布和多样性与环境间存在复杂的关系,地形^[8]、土壤^[9]、气候^[10]可能是不同地区影响植物群落分布和物种多样性的主要环境因子。苏军德等发现海拔对祁连山国家自然保护区的植物群落分布格局具有重要影响^[11];姜小蕾等发现,海拔、坡向、坡位和土壤pH值对崂山地区植物群落分布具有显著影响^[12];Al Harthy等发现年降水量对植物群落分布有显著影响^[13];Mendez-Toribio等对季节性热带森林研究发现,物种丰富度与海拔梯度的关系因坡向而不一致,在南坡物种丰富度随海拔的升高而增大,而在北坡则随海拔的升高而减小^[14];Marshall研究发现,五大湖沿岸沙丘植物群落总体多样性与土壤pH呈负相关^[15];Massante等研究发现巴西大西洋沿岸植物群落α多样性随降雨量的增加而增大^[16]。由此可见,不同自然环境条件下植物群落分布格局、多样性与环境的关系存在很大差异,海拔和降水可能是驱动山地植物群落分布的关键因子。

青藏高原平均海拔4 000 m以上,作为世界上平均海拔最高的自然地理单元,是我国乃至亚洲重要的生态安全屏障^[17]。藏东地区地处青藏高原东缘、横断山脉北端,金沙江、澜沧江由南向北深切而过,河流的侵蚀作用导致地形切割剧烈,形成了山高谷深(海拔3 100-5 400 m)的复杂地貌和特殊的植物区系,生态环境脆弱。随着社会经济发展,近年来该区域人类活动影响逐渐增加,例如川藏铁路建设工程等。人为干扰对原生植被的干扰和破坏较大,如铁路建设、放牧等干扰会造成森林、草场的减少与退化,进而使区域生物多样性受到威胁^[18-19]。剧烈干扰会给当地植被带来不可忽视的影响,生态恢复成为区域生态环境保护的重要问题。研究环境梯度上群落分布、多样性的变化,是科学利用和保护森林灌丛自然资源、开展生态治理和生态恢复的基础。然而,由于研究区地理位置偏僻,地形复杂,受道路可达性限制,区域内植被类型及空间分布格局等历史资料比较缺乏^[20-21]。

我们以藏东昌都地区的森林、灌丛群落为研究对象,以期解答以下几个问题:(1)海拔梯度上藏东地区植物群落分布特征如何?(2)不同环境因子是如何驱动植物群落分布格局变化的,有何特殊规律?(3)影响物种多样性的关键环境因子是什么?通过对以上问题的解答,以期明确藏东地区的主要植被类型及其分布规律和物种多样性特征,为青藏高原的生物多样性保护和生态恢复提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区($93^{\circ}43'-99^{\circ}06'E$, $28^{\circ}32'-32^{\circ}23'N$)地处西藏东部横断山脉北端,金沙江、澜沧江流域的中上游,东西长约527 km,南北宽约445 km,重点集中在昌都市江达县、卡若区和贡觉县等地区(图1)。昌都属藏东南高原温带半干旱季风气候区,干湿气候分明,夏季气候温和湿润,冬季气候干冷,年温差小,日温差大,年无霜期46-162 d,年降水量为477.7 mm,集中在5-9月。研究区域内主要植被类型有川西云杉(*Picea likiangensis* var. *rubescens*)林、糙皮桦(*Betula utilis*)林、大果圆柏(*Juniperus tibetica*)林、雪层杜鹃(*Rhododendron niveale*)灌丛、钝叶栒子(*Cotoneaster hebecephalus*)灌丛、白刺花(*Sophora davidii*)灌丛、窄叶鲜卑花(*Sibiraea angustata*)灌丛、肋果沙棘(*Hippophae neurocarpa*)灌丛等。

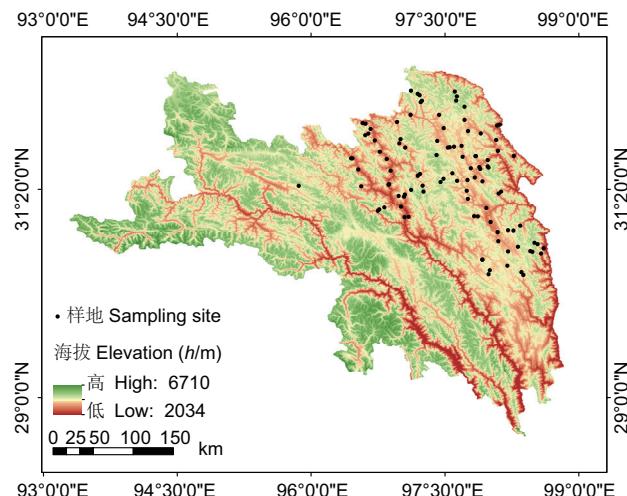


图1 研究区及调查样地分布示意图。来自地理空间数据云的DEM数字高程数据(SRTMDEM 90M分辨率原始高程数据)。

Fig. 1 Study area and the distribution of survey sample plots.

1.2 样方设置与调查

2020-2021年在藏东昌都地区选择典型植物群落设置样地,共调查105个森林、灌丛样方,其中森林样方($20\text{ m} \times 20\text{ m}$)19个,灌丛样方($5\text{ m} \times 5\text{ m}$)86个。根据青藏高原二次科考森林灌丛调查规范,将乔木层为优势层且乔木层盖度大于20%的植物群落定义为森林;将由中生性的灌木和肉质具刺植物为主,植株较密集,灌木层覆盖度大于30%的植被类型定义为灌丛。对样方内的物种进行分种调查,乔木进行每木检尺,对胸径 $\geq 3\text{ cm}$ 的乔木,调查每木的胸径、高度、枝下高和冠幅;调查每种灌木的高度、基径、株丛数和盖度;调查每种草本的高度、盖度和株丛数。在森林样方内四角采集4个土样,在灌丛样方内采用对角线三点采样法。土样采集为0-20 cm的表层土,并把每个样方的土壤混合组成待测土样。利用GPS测定地理坐标和海拔,用罗盘测定坡度、坡向和坡位,同时记录地貌类型、枯落物厚度、土壤类型、干扰情况等因

子。根据105个样方的调查统计,共记录维管束植物317种,其中乔木5种,灌木66种,草本246种,隶属52科152属,其中最具优势的科有菊科(Asteraceae)、蔷薇科(Rosaceae)、豆科(Fabaceae)、龙胆科(Gentianaceae)、唇形科(Lamiaceae)和禾本科(Poaceae)。

1.3 数据处理

1.3.1 重要值 分别计算每个样方中各物种的重要值,重要值计算公式^[22]如下:

$$\text{乔木重要值} = (\text{相对优势度} + \text{相对密度} + \text{相对高度}) / 3 \quad (1)$$

$$\text{灌木重要值} = (\text{相对优势度} + \text{相对密度} + \text{相对高度}) / 3 \quad (2)$$

$$\text{草本重要值} = (\text{相对高度} + \text{相对盖度} + \text{相对频度}) / 3 \quad (3)$$

$$\text{相对优势度} = \text{某一种的基面积之和} / \text{全部种的基面积之和} \quad (4)$$

1.3.2 多样性指数 基于物种重要值计算群落总体的物种丰富度(S)、Shannon-Wiener多样性指数(H')、Simpson多样性指数(D)和Pielou均匀度指数(J)4个物种多样性指数,计算公式^[23]如下:

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (5)$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2 \quad (6)$$

$$J = H'/\ln S \quad (7)$$

式中, P_i 是物种*i*的相对重要值, S 为样地内物种总数。

1.3.3 环境数据 环境变量包括海拔、坡向、坡度、枯落物厚度、土壤全氮含量、全磷含量、速效钾含量、速效磷含量、有机碳含量、土壤pH值、年平均温度、年降水量共12个环境因子。利用TRASP(transformation of aspect)指数^[24]将坡向转换为0-1的数值。TRASP指数越大表示越向阳,反之越背阴,其中1代表南偏西30°,0代表北偏东30°,计算公式如下。

$$\text{TRASP} = \frac{1 - \cos [\pi (A - 30)/180]}{2} \quad (8)$$

式中, A 代表坡向。

土壤理化性质方面,土壤pH值采用电极电位法测定,土壤全氮采用凯式蒸馏定氮法,全磷采用NaOH熔融—钼锑抗比色法,速效钾采用醋酸铵提取火焰光度法,速效磷采用氢氧化钠熔融钼锑抗比色法,用重铬酸钾硫酸氧化—硫酸亚铁滴定法测定土壤有机质,再通过转化得出有机碳含量。本研究气候数据来自Worldclim网站(<https://www.worldclim.org/>)。

org/),利用该网站提供的全球1 km × 1 km分辨率下的数据包(bioclimatic variables)内近30年的历史气候数据,提取每个样地的年平均温度和年降水量作为研究的基础气候数据。

1.4 数据分析

以物种的重要值为测度,使用层次聚类分析(hierarchical cluster analysis)中的Ward聚类方法划分研究区域的植物群落,层次聚类分析计算样方间的Euclidean距离,依据距离的差异划分样地。将藏东地区群落物种多样性指数与环境因子进行线性回归分析,研究群落物种多样性与环境因子的关系。聚类分析、线性回归分析分别在R语言stats包中的hclust函数、lm函数完成。

冗余分析(redundancy analysis, RDA)同时结合物种矩阵和环境矩阵,其特点是结果直观明确,能有效揭示环境因子与群落分布格局的相关程度的大小,反映植物群落的生境特征,从而对群落与环境因子之间的关系作出更加直观的生态学解释。RDA可以在排序图上很好地展示植物分布和环境因子之间的关系,并可以通过统计检验方法检验解释变量与响应变量之间关系的显著性。采用105个样方的12个环境因子作为自变量,物种在样方中的重要值为因变量进行RDA排序分析。RDA排序和蒙特卡罗检验分别在R语言vegan包^[25]中的rda函数和envifit函数完成,制图通过ggplot2包^[26]完成。

所有统计分析与制图均在R 3.6.2 (<https://cran.r-project.org/>)中完成。

2 结果与分析

2.1 群落数量分类

对藏东昌都地区105个样方进行Ward聚类分析,根据植物群落分类和命名原则^[27],105个样方被划分为7个群丛(图2),群丛类型命名如下。

群丛I: 雪层杜鹃(*Rhododendron niveale*)—线叶龙胆(*Gentiana lawrencei* var. *farreri*) + 高山嵩草(*Carex parvula*)群丛,包括11-13、25-28、34、39、41、43-47、73、83-86、88、93-94、96-98共25个样方。灌木层优势种为雪层杜鹃,伴生有小叶金露梅(*Dasiphora parvifolia*)、细枝绣线菊(*Spiraea myrtilloides*)、山生柳(*Salix oritrepha*)。

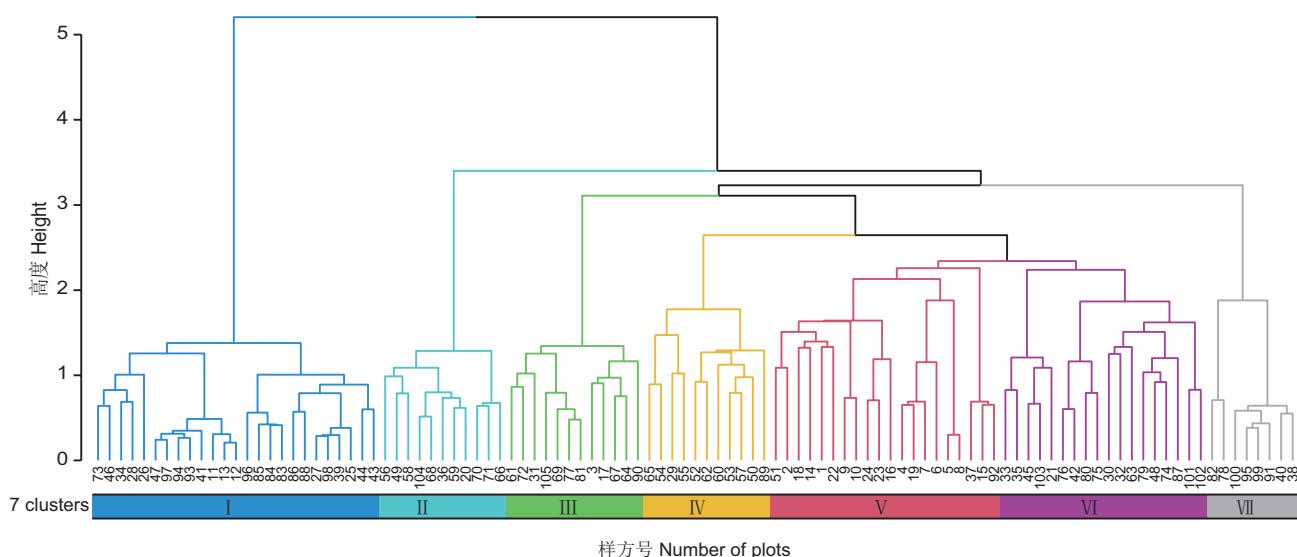


图2 藏东地区植物群落层次聚类树状图。I~VII: 群丛类型。

Fig. 2 Hierarchical clustering dendrogram of plant communities in eastern Xizang. I~VII: Association types.

等；草本层优势种为线叶龙胆和高山嵩草，伴生有穗三毛草（*Trisetum spicatum*）、臭党参（*Codonopsis foetens*）、珠芽蓼（*Bistorta vivipara*）等。

群丛Ⅱ：川西云杉（*Picea likiangensis* var. *rubescens*）—黄色悬钩子（*Rubus maershanensis*）—轮叶黄精（*Polygonatum verticillatum*）群丛，包括20、36、49、56、58-59、66、68、70-71、104共11个样方。乔木层优势种为川西云杉，伴生有糙皮桦、大果圆柏等；灌木层优势种为黄色悬钩子，伴生有狭叶五加（*Eleutherococcus wilsonii*）、白毛银露梅（*Dasiphora mandshurica*）、小叶忍冬（*Lonicera microphylla*）等；草本层优势种为轮叶黄精，伴生有圆叶小堇菜（*Viola biflora* var. *rockiana*）、野草莓（*Fragaria vesca*）、卵萼花锚（*Halenia elliptica*）等。

群丛Ⅲ：大果圆柏（*Juniperus tibetica*）—变刺小檗（*Berberis mouillacana*）—甘青青兰（*Dracocephalum tanguticum*）群丛，包括3、17、31、61、64、67、69、72、77、81、90、105共12个样方。乔木层优势种为大果圆柏；灌木层优势种为变刺小檗，伴生有鬼箭锦鸡儿（*Caragana jubata*）、糖茶藨子（*Ribes himalense*）、楔叶绣线菊（*Spiraea canescens*）等；草本层优势种为甘青青兰，伴生有草玉梅（*Anemone rivularis*）、钉柱委陵菜（*Potentilla saundersiana*）、木根香青（*Anaphalis xylorhiza*）等。

群丛Ⅳ：钝叶栒子（*Cotoneaster hebephyllus*）+白刺花（*Sophora davidi*）—高原唐松草（*Thalictrum cultratum*）群丛，包括29、50、52-55、57、60、62、65、89共11个样方。灌木层优势种为钝叶栒子和白刺花，伴生有扁刺峨眉蔷薇（*Rosa omeiensis* f. *pteracantha*）、毛叶水栒子（*Cotoneaster submultiflorus*）、变刺小檗等；草本层优势种为高原唐松草，伴生有半卧狗娃花（*Aster semiprostratus*）、细裂叶莲蒿（*Artemisia gmelinii*）、毛香火绒草（*Leontopodium stracheyi*）等。

群丛Ⅴ：丽江云杉（*Picea likiangensis*）—川西锦鸡儿（*Caragana erinacea*）—楔叶委陵菜（*Potentilla cuneata*）群丛，包括1-2、4-10、14-16、18-19、22-24、37、51、92共20个样方。乔木层优势种为丽江云杉，灌木层优势种为川西锦鸡儿，主要伴生种有小叶蔷薇（*Rosa willmottiae*）、川滇高山栎（*Quercus aquifoloides*）、宽苞水柏枝（*Myricaria bracteata*）等，草本层优势种为楔叶委陵菜，伴生有川甘蒲公英（*Taraxacum lugubre*）、阿洼早熟禾（*Poa araratica*）、平车前（*Plantago depressa*）等。

群丛Ⅵ：鳞皮冷杉（*Abies squamata*）—窄叶鲜卑花（*Sibiraea angustata*）—大花嵩草（*Carex nudicarpa*）群丛，包括21、30、32-33、35、42、45、48、63、74、75、76、79、80、87、101-103共18个样方。乔木层优势种为鳞皮冷杉，伴生有糙皮桦等；灌木层优势种为窄叶鲜卑花，伴生有香柏（*Juniperus pingii* var. *wilsonii*）、藏南杜鹃（*Rhododendron principis*）、川滇柳（*Salix rehderiana*）等；草本层优势种为大花嵩草，伴生有长根老鹳草（*Geranium donianum*）、鸟奴龙胆（*Gentiana urnula*）、高山大戟（*Euphorbia stracheyi*）等。

群丛Ⅶ：肋果沙棘（*Hippophae neurocarpa*）+乌柳（*Salix cheilophila*）—垂穗披碱草（*Elymus nutans*）群丛，包括38、40、78、82、91、95、99、100共8个样方。灌木层优势种为肋果沙棘和乌柳，伴生有变刺小檗等；草本层优势种为垂穗披碱草，伴生有多花黄芪（*Astragalus floridulus*）、羽毛委陵菜（*Potentilla plumose*）、大籽蒿（*Artemisia sieversiana*）等。

2.2 群落分布与环境因子的关系

通过对研究区域的105个样方进行RDA分析，12个环境因子的解释率达到25.48%，环境因子对群落分布相关的蒙特卡罗置换检验得到的F值2.6214，P值为0.001，因此本次RDA结果在一定程度上能够很好地解释植物群落分布与环境因子的关系。RDA排序图直观展现了环境因子与排序轴的相关性，以及环境因子之间的相关性。由图3和表1可知，RDA前两轴均反映了多个环境因子的综合影响，RDA第一轴与海拔显著正相关，与坡向、土壤pH值和年平均温度显著负相关，其相关系数分别为0.9981、-0.9554、-0.9908、-0.9997，说明第一排序轴主要反映了植物群落分布格局沿海拔、坡向、土壤pH和年平均温度梯度的变化；RDA第二轴与坡度和枯落物厚度显著正相关，与速效磷含量显著负相关，其相关系数分别为0.8451、0.9488、-0.9983，说明第二排序轴反映了植物群落分布格局在坡度、枯落物厚度和速效磷含量梯度上的变化。结合RDA排序图和环境因子显著性检验分析可知，海拔、坡向、坡度、速效磷含量和土壤pH对群落分布影响最大，是决定植物群落空间分布的主导因子。

结合Ward聚类分析和RDA排序结果可以看出7个群丛的分布规律（图2、图3），群落物种组成是沿着环境因子渐变的，随着海拔梯度的变化，群落类型分布表现出差异性，其中群丛Ⅰ和Ⅶ分布在高海拔区域，其余群丛分布在中、低海拔区域。沿坡度轴变化，群落类型出现一定差异，其中群丛Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ分布在坡度较陡的区域，其余群丛分布在缓坡、河谷区域。

2.3 环境因子对物种多样性的影响

对RDA排序分析所得的对植物群落分布影响最显著的海拔、坡度、坡向、土壤速效磷和土壤pH值5个环境因子与群落物种多样性指数做线性回归分析。结果如图4所示，海拔与Simpson指数和Pielou指数呈显著负相关关系（P < 0.01），与物种丰富度和Shannon-Wiener指数无显著相关性（P > 0.05），土壤速效磷含量和pH值与4个多样性指数均无显著相关性（P > 0.05）。坡度与4个多样性指数均呈显著正相关关系（P < 0.001）。坡向与物种丰富度、Shannon-Wiener指数、Simpson指数呈显著负相关关系（P < 0.01），与Pielou指数无显著相关性（P > 0.05）。表明影响藏东地区物种多样性的关键因子是海拔、坡度和坡向，而土壤速效磷含量和pH值对群落物种多样性无显著影响。

3 讨论

3.1 植物群落的分类及其分布的环境解释

植物群落数量分类方法众多，常用的方法有聚类分析（cluster analysis）、双向指示种分析（two-way indicator species analysis, TWINSPAN）和多元回归树（multivariate regression trees, MRT）^[28]。其中聚类分析是根据样方间的相似性距离，将距离较近的样方归为一类，进而划分群落类型。常用的排序方法有两类：一类是基于线性模型的主成分分析（principal components analysis, PCA）及其衍生出来的RDA；另一类是基于非线性模型的对应分析（correspondence analysis, CA）及其直接梯度分析版本典范对应分析（canonical correspondence analysis, CCA）^[29]。其中RDA同时结合物种矩阵和环境矩阵，结果直观，明确且包含大量信息，每一步的计算都与环境因子进行线性回归，有效揭示环境因子与群落分布格局的相关程度的大小，从而对群落和环境因子间的复杂关系作出更加直观的生态学解释。

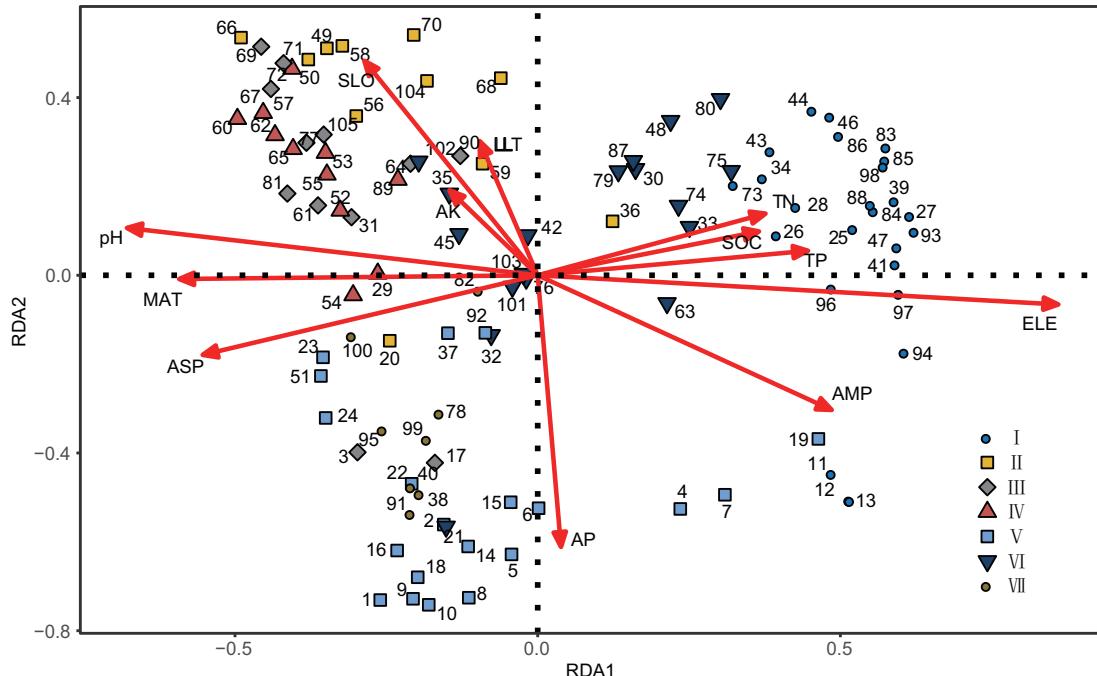


图3 藏东地区植物群落样方-环境的冗余分析二维排序图. ELE: 海拔; ASP: 坡向; SLO: 坡度; LLT: 枯落物厚度; TN: 土壤全氮; TP: 土壤全磷; AK: 速效钾; AP: 速效磷; SOC: 有机碳; pH: 土壤pH值; MAT: 年平均温度; AMP: 年降水量; I-VII: 群从类型.

Fig. 3 Two-dimensional ordination map of plant community quadrat-environment redundancy analysis in eastern Xizang. ELE: Elevation; ASP: Aspect; SLO: Slope; LLT: Litter thickness; TN: Total nitrogen; TP: Total phosphorus; AK: Available potassium; AP: Available phosphorus; SOC: Soil organic carbon; pH: Soil pH value; MAT: Mean annual temperature; AMP: Annual precipitation; I-VII: Association types.

表1 冗余分析前两轴与环境因子的相关系数及显著性检验

Table 1 Correlation coefficients and significance tests of the first two axes of redundancy analysis with environmental factors

环境因子 Environment factor	环境因子与排序轴的相关系数 Correlation coefficient between Environmental factors and sorting axis		决定系数 Coefficient of determination (R^2)	显著性检验 Significance of test ($P_r > r$)
	RDA1	RDA2		
海拔 Elevation	0.9981	-0.0616	0.5441	0.001***
坡向 Slope aspect	-0.9554	-0.2952	0.2476	0.001***
坡度 Slope	-0.5345	0.8451	0.2169	0.001***
枯落物厚度 Litter thickness	-0.3157	0.9488	0.0684	0.020*
土壤全氮 Total nitrogen	0.9437	0.3308	0.1176	0.004**
土壤全磷 Total phosphorus	0.9924	0.1228	0.1485	0.001***
速效钾含量 Available potassium	-0.6325	0.7746	0.0401	0.132
速效磷含量 Available phosphorus	0.0577	-0.9983	0.2551	0.001***
有机碳含量 Soil organic carbon	0.9680	0.2509	0.1050	0.003**
土壤pH Soil pH	-0.9908	0.1355	0.3441	0.001***
年平均温度 Mean annual temperature	-0.9997	-0.0224	0.2571	0.001***
年降水量 Annual precipitation	0.8674	-0.4975	0.2334	0.001***

R^2 表示环境因子对群落分布的决定系数, R^2 越小表示环境因子对群落分布影响越小. P_r 表示相关性显著检验, *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$.

R^2 represents the coefficient of determination of environmental factors on community distribution, and the smaller R^2 is the less influence of environmental factors on species distribution. P_r means significant correlation test; *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$.

我们以藏东地区植物群落为研究对象, 定量分析了群落分类、分布格局与环境因子之间的关系. 通过层次聚类, 将该地区植物群落划分为雪层杜鹃灌丛等7个群丛. 本研究发现藏东主要植物群落类型在海拔梯度上(由低到高)依次分布为山地灌丛带(群丛IV、VII)、亚高山森林带(群丛II、III、V、VI)、高寒灌丛带(群丛I), 具有明显的垂直分异规律.

RDA结果表明海拔、坡度、坡向、土壤速效磷和土壤pH值对藏东地区植物群落的分布有显著影响($P < 0.001$, 图3). 在山地环境中, 海拔是影响山地植物群落分布的决定性因子, 其梯度的变化引起了温度、湿度、光照和土壤等生境条件的协同变化, 进而决定植物群落的分布格局^[30-32]. 赵婷婷等发现海拔是影响祁连山植物群落的分布格局的主导因子^[9]; 钟娇娇等

研究表明海拔引起的水热差异是决定秦岭植物群落空间分布的重要因素^[29]. 田悦等研究也表明海拔对西藏东部草甸植物群落分布格局具有显著影响^[21], 本研究证明了海拔对藏东地区森林灌丛群落分布格局有显著影响. 由此可见, 海拔是影响藏东地区植物群落空间分布的重要环境因子.

RDA结果显示坡向和坡度对藏东地区植物群落分布有显著影响($P < 0.001$). 坡向主要影响地面接收的太阳辐射^[13], 在调节光照方面起着关键作用, 光照差异影响土壤水分和温度状况^[5, 33], 从而影响植物群落的分布. 坡度则在调节土壤水热、养分状况等方面起着关键作用. 坡度变陡会导致土壤持水性不佳, 水分在重力作用下沿坡面向下, 使坡面水分分布不均衡, 破坏了土壤的水热平衡环境^[34], 同时造成土壤养分的流失, 土壤

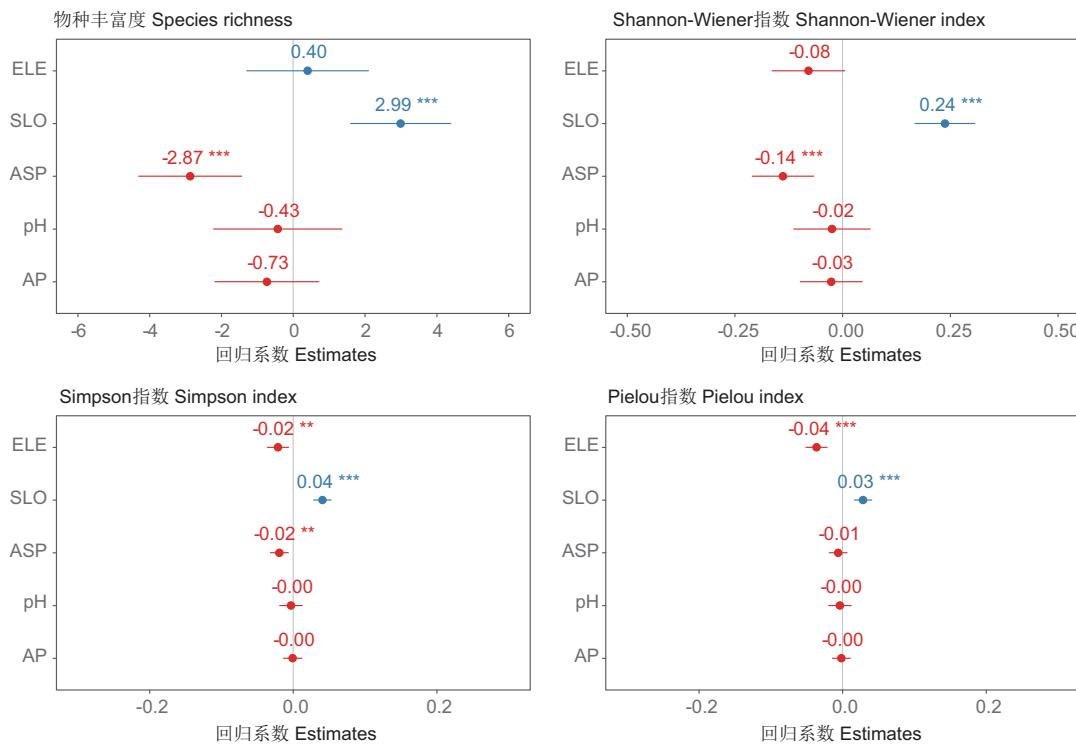


图4 物种多样性指数与环境因子的关系. ELE: 海拔; SLO: 坡度; ASP: 坡向; pH: 土壤pH值; AP: 速效磷 (红色横线表示回归系数为负, 蓝色横线表示回归系数为正; ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$).

Fig. 4 Relationship between species diversity indices and environmental factors. ELE: Elevation; SLO: Slope; ASP: Aspect; pH: Soil pH value; AP: Available phosphorus (The red horizontal lines indicate that the regression coefficient is negative and the blue horizontal lines indicate that the regression coefficient is positive; ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$).

变得贫瘠^[35]. 胡刚等发现坡度是影响桂林青冈群落分布格局的主导环境因子^[36]; 王慧敏等发现坡度和坡向是影响太岳山森林群落分布的主导环境因子^[37]. 本研究结果显示藏东地区植物分布与上述地区研究结论一致. 藏东地区山高谷深, 坡向和坡度差异悬殊, 坡度和坡向造成的光照、水分等生境条件差异是影响该区域的植物群落分布格局的重要驱动因子.

土壤是植物生长的物质基础, 土壤理化性质的改变对植物群落分布有显著影响. RDA结果表明土壤pH和土壤速效磷是驱动着藏东地区植物群落分布的重要因子 ($P < 0.001$). 土壤pH通过矿化过程影响土壤养分的变化^[38], 土壤养分的变化影响植物的生长, 进而决定了植物群落的分布格局; 土壤有效磷是能被植物快速吸收利用的土壤养分, 直接影响植物的生长发育^[39]. 林丽等研究表明土壤pH是影响黔中喀斯特不同城市森林群落物种分布的主要环境因子^[40]; 陈晓熹等研究也发现土壤pH和土壤有效磷对青云山自然保护区森林群落分布有显著影响^[41]. 本研究中植物群落沿着土壤pH和速效磷梯度发生显著变化, 表明其与植物群落的分布有显著关联, 这与上述地区研究结论一致.

总之, 藏东地区植物群落沿着海拔梯度呈现显著的垂直变化规律, 从低海拔到高海拔依次为山地灌丛带、亚高山森林带、高寒灌丛带. 海拔引起温度、光照、水分等的协同变化, 坡度和坡向影响光照和土壤水分, 土壤pH值和土壤速效磷影响植物生长所需养分, 这些环境因子共同驱动了藏东植物群落的分布格局. 本研究RDA结果表明, 12个环境因子对藏东植物分布的解释率只达到25.48%, 可能是由于放牧、砍伐等人为干扰以及生物因子对植物群落分布也存在一定影响, 关于人为干扰、生物因子等对植物群落的影响有待进一步研究. 在

对受损的植物群落进行生态恢复时, 要根据不同地形、土壤等环境条件选择修复所需物种^[42]. 本研究通过Ward聚类和RDA排序揭示了驱动藏东植物群落分布格局的主导环境因子, 明确了群落在环境梯度上的分布, 可以为当地因工程等人为干扰活动受损的植被的恢复提供一定的理论依据.

3.2 环境因子对植物多样性的影响

线性回归分析表明藏东地区坡度和坡向对群落物种多样性影响显著 ($P < 0.01$, 图4). 物种多样性的变化反映了环境因素对植物分布的影响. 研究区域是典型的山地沟谷地貌, 坡度和坡向差异悬殊. 坡度和坡向是影响山地植物群落的重要地形因子, 它们会直接影响太阳辐射和降雨的空间分布, 导致土壤水分、温度等的变化. 山地植物群落物种多样性受地形因子的影响较大. 本研究发现坡向是影响植物多样性分布格局的重要因子. 坡向会直接影响植物生境的太阳辐射, 从而间接影响蒸散量和土壤含水量^[3], 对植物多样性分布格局产生影响. 聂莹莹等对甘南地区的高寒草甸的研究表明, 植物群落 α 多样性从阳坡到阴坡呈现递增的趋势^[43]; 而陈廷贵等对山西关帝山植物群落研究发现, 由于阳坡乔木种类比较稀疏, 灌木和草本在林下可以很好生长, 从而使得灌木和草本的丰富度大于阴坡, 因而阳坡的物种多样性高于阴坡^[44]. 本研究发现植物群落物种多样性从阴坡到阳坡呈现递减的趋势, 这与聂莹莹等的研究结果一致. 阳坡的光照强、土温高, 水分蒸发量就大, 从而导致土壤含水量少; 坡向与土壤全氮、全磷和有机碳含量负相关(图3), 即阳坡土壤养分含量比阴坡低. 阳坡向阳干旱的环境限制了植物的生长, 可能是导致藏东地区阳坡物种多样性低的原因.

坡度的变化会改变植物生境的水分、土壤养分, 从而影

响植物的分布和多样性^[45]. Rose等对高寒植物群落的研究发现随着坡度变陡，物种丰富度降低^[46]. Marini等对阿尔卑斯山草甸群落的研究表明，物种丰富度与坡度呈显著正相关^[47]. 本研究表明坡度与物种多样性指数呈显著正相关（图4, $P < 0.001$ ），即随着坡度变陡植物多样性增加，这与Marini等的研究结果一致，该区域对陡坡草甸的管理强度要低于平坦草甸，即对陡坡的干扰较小，因而陡坡的物种多样性较高。藏东地区群落物种多样性与坡度呈正相关关系，可能是本研究中较大坡度上干扰较少、物种多样性更高的原因，有待进一步的研究。综上，地形异质性引起光照、温度等变化，是影响藏东地区植物群落物种多样性的关键因素。

海拔对植物多样性的影响是复杂的，海拔梯度的环境异质性产生了多种物种多样性分布格局，主要有单调递减和中间高度膨胀格局^[48]. 张殷波等研究发现太行山森林群落物种多样性与海拔梯度具有正相关性^[49]; Jiang等对东岭山草本植物群落的研究发现草本物种丰富度与海拔呈现单峰格局，提出生物间相互作用、环境和地理因素是驱动植物物种丰富度海拔格局的主要驱动因素^[50]. 本研究发现，藏东地区植物群落物种丰富度、Shannon-Wiener多样性指数无显著的垂直变化规律，Simpson多样性指数、Pielou均匀度指数与海拔显著负相关（ $P < 0.01$ ），即呈现单调递减的海拔格局。Shannon-Wiener指数与物种丰富度关系密切，其主要反映群落物种数的变化；而Simpson指数与Pielou均匀度指数密切相关，这两者主要反映了群落物种均匀度^[51]. 在以往研究中，山西关帝山森林物种多样性随海拔呈现不变或升高的趋势^[52]，主要与其他因素如水分的影响有关。本研究线性回归结果表明，海拔升高并未导致群落尺度上物种丰富度的下降，但导致物种均匀度下降。郝占庆等研究表明高海拔区域温度较低，气候变异较大，许多植物无法适应高寒环境无法生存，只有少数耐寒的物种生存下来，从而导致高海拔分布的物种较少^[53-54]，而本研究发现在高海拔地区群落物种丰富度并无显著下降，多样性指数的降低主要受均匀度变化的影响。藏东地区物种多样性呈现单调递减的海拔格局，可能是由于本研究设置的105个样地海拔范围在3 116-4 628 m内，高海拔范围内植物生长主要受

温度制约，随着海拔的升高温度降低，由于低温限制，物种多样性降低。

综上，海拔、坡度和坡向是影响藏东地区植物群落物种多样性的关键环境因子。本研究发现土壤pH值和土壤速效磷含量与多样性指数均无显著相关性，说明土壤pH和土壤速效磷含量不是影响藏东物种多样性分布的限制性因子。这可能由于很多物种对土壤因素具有宽广的生态位，而土壤因子在中小尺度上对植物群落产生影响^[55]，因而本研究中未发现藏东地区植物群落多样性与土壤理化性质的显著相关关系。本研究中未量化分析干扰对植物群落分布和物种多样性的影响，但是发现干扰少的高坡度样点物种多样性高，说明干扰可能是影响植物群落分布和物种多样性的重要因素之一。青藏高原区域生态环境较为脆弱，剧烈的人为干扰会破坏植物生境，导致森林、草地等植物群落退化，进而使区域内生物多样性受到威胁。基于日益加剧的人为干扰对当地植被的影响，应重视区域内高生物多样性和敏感植物群落的保护，建立生态环境保护的长效机制。另外，对区域内的受损植被进行修复，应考虑不同植物群落在环境梯度上的分布规律。

4 结 论

以藏东昌都地区为研究区域，调查和分析了该区域森林、灌丛群落的分布格局、物种多样性分布及其影响因素，得出以下结论：Ward聚类将105个样方划分为7个群丛；RDA结果表明海拔、坡向、坡度、速效磷含量和土壤pH值驱动着藏东地区植物群落的分布格局；海拔、坡向和坡度是影响植物群落物种多样性的关键因素，未发现群落物种多样性与土壤理化性质的显著相关关系。藏东地区植物群落分布格局主要受地形和土壤因子驱动，而影响群落物种多样性的关键因素是地形。本研究有助于了解藏东地区沿环境梯度植物群落分布特征和物种多样性随环境的变化规律，同时，可以为青藏高原的生物多样性保护和人为干扰后的生态恢复提供科学依据。然而，关于区域尺度上植物多样性分布与环境的关系，还应考虑更多环境因子以及种群扩散、种内与种间关系等因素，需要开展更加深入的研究。

参考文献 [References]

- 1 龙婷, 陈杰, 杨蓝, 王寅, 徐超, 李景文, 李俊清. 极小种群东北红豆杉所在群落特征及其环境解释[J]. 植物科学学报, 2020, **38** (1): 77-87 [Long T, Chen J, Yang L, Wang Y, Xu C, Li JW, Li JQ. Characteristics and environmental interpretation of communities of *Taxus cuspidata* Sieb. et Zucc., a plant species with extremely small populations [J]. *Plant Sci J*, 2020, **38** (1): 77-87]
- 2 刘润红, 涂洪润, 李娇凤, 梁士楚, 姜勇, 荣春艳, 李月娟. 桂林岩溶石山青冈群落数量分类与排序[J]. 生态学报, 2019, **39** (22): 8595-8605 [Liu RH, Tu HR, Li JF, Liang SC, Jiang Y, Rong CY, Li YJ. Numerical classification and ordination of *Cyclobalanopsis glauca* communities in karst hills of Guilin, Southwest China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2019, **39** (22): 8595-8605]
- 3 Zhang QP, Wang J, Wang Q. Effects of abiotic factors on plant diversity and species distribution of alpine meadow plants [J]. *Ecol Inf*, 2021, **61**: 101210-101218
- 4 郑天义, 王丹, 姬柳婷, 康冰. 太白山自然保护区典型森林群落数量分类、排序及多样性格局[J]. 生态学报, 2020, **40** (20): 7353-7361 [Zhen TY, Wang D, Ji LT, Kang B. Classification, ordination and diversity pattern of typical forest communities in Taibai Mountain in nature reserve [J]. *Acta Ecol Sin*, 2020, **40** (20): 7353-7361]
- 5 郭珂, 潘存德, 李贵华, 余戈壁, 张帆, 刘博, 邹卓颖, 刘晓菊. 基于MRT的喀纳斯泰加林火成演替群落数量分类[J]. 生态学杂志, 2019, **38** (6): 1926-1936 [Guo K, Pan CD, Li GH, Yu GB, Zhang F, Liu B, Zou ZY, Liu XJ. Quantitative classification of Kanas taiga communities along the pyrogenic succession using multivariate regression trees [J]. *Chin J Ecol*, 2019, **38** (6): 1926-1936]
- 6 段后浪, 赵安, 姚忠. 排序法在植物群落与环境关系研究中的应用述评[J]. 热带亚热带植物学报, 2017, **25** (2): 202-208 [Duan HL, Zhao A, Yao Z. Overview of ordination methods application in relationship between plant community and environment [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2017, **25** (2): 202-208]
- 7 董雪蕊, 张红, 张明罡. 基于系统发育的黄土高原地区木本植物多样性及特有性格局[J]. 生物多样性, 2019, **27** (12): 1269-1278 [Dong XR, Zhang H, Zhang MG. Explaining the diversity and endemic

- patterns based on phylogenetic approach for woody plants of the Loess Plateau [J]. *Biodiv Sci*, 2019, **27** (12): 1269-1278]
- 8 Pinder JE, Kroh GC, White JD, Basham May AM. The relationships between vegetation type and topography in Lassen Volcanic National Park [J]. *Plant Ecol*, 1997, **131** (1): 17-29
- 9 赵婷婷, 赵成章, 康满萍, 李群, 唐玉瑞, 曾红霞, 王毓芳. 祁连山北坡灌木群落数量分类与排序[J]. 生态学杂志, 2021, **40** (3): 731-739 [Zhao TT, Zhao CZ, Kang MP, Li Q, Tang YR, Zeng HX, Wang LF. Numerical classification and ordination of shrub communities on the north slope of Qilian Mountains [J]. *Chin J Ecol*, 2021, **40** (3): 731-739]
- 10 O'brien EM, Field R, Whittaker RJ. Climatic gradients in woody plant (tree and shrub) diversity: water-energy dynamics, residual variation, and topography [J]. *Oikos*, 2000, **89** (3): 588-600
- 11 苏军德, 赵晓岡, 李国霞. 甘肃祁连山国家自然保护区植物群落分布格局及其与环境因子的关系[J]. 广西植物, 2022, **42** (3): 450-459 [Su JD, Zhao XJ, Li GX. Distribution pattern of plant community and its relationship with environmental factors in Qilian Mountains national nature reserve of Gansu province [J]. *Guizhou Sci*, 2022, **42** (3): 450-459]
- 12 姜小蕾, 郝青, 李伟, 孙振元. 青岛崂山次生植物群落物种分布及多样性特征[J]. 北京林业大学学报, 2020, **42** (8): 22-33 [Jiang XL, Hao Q, Li W, Shun ZY. Species distribution and diversity characteristics of secondary plant communities in Laoshan Mountain of Qingdao, Shandong province of eastern China [J]. *Beijing For Univ*, 2020, **42** (8): 22-33]
- 13 Al Harthy L, Grenyer R. Classification and ordination of the main plant communities of the Eastern Hajar Mountains, Oman [J]. *Arid Environ*, 2019, **169**: 1-18
- 14 Mendez-Toribio M, Meave JA, Zermenio-Hernandez I, Ibarra-Manriquez G. Effects of slope aspect and topographic position on environmental variables, disturbance regime and tree community attributes in a seasonal tropical dry forest [J]. *J Veg Sci*, 2016, **27** (6): 1094-1103
- 15 Marshall JM. Influence of topography, bare sand, and soil pH on the occurrence and distribution of plant species in a lacustrine dune ecosystem [J]. *J Torrey Bot Soc*, 2014, **141** (1): 29-38
- 16 Massante JC, Gerhold P. Environment and evolutionary history depict phylogenetic alpha and beta diversity in the Atlantic coastal white-sand woodlands [J]. *J Veg Sci*, 2020, **31** (4): 634-645
- 17 朴世龙, 张宪洲, 汪涛, 梁尔源, 汪诗平, 朱军涛, 牛犇. 青藏高原生态系统对气候变化的响应及其反馈[J]. 科学通报, 2019, **64** (27): 2842-2855 [Piao SL, Zhang XZ, Wang T, Liang RY, Wang SP, Zhu JT, Niu B. Responses and feedback of the Tibetan Plateau's alpine ecosystem to climate change [J]. *Chin Sci Bull*, 2019, **64** (27): 2842-2855]
- 18 邓亨宁, 鞠文彬, 高云东, 张君议, 李诗琦, 高信芬, 徐波. 新建川藏铁路(雅安-昌都段)沿线外来入侵植物种类及分布特征[J]. 生物多样性, 2020, **28** (10): 1174-1181 [Deng HN, Ju WB, Gao YD, Zhang JY, Li SQ, Gao XF, Xu B. The species composition and distributional characteristics of invasive alien plants along the new Sichuan-Tibet Railway (Ya'an to Changdu section) [J]. *Biodiv Sci*, 2020, **28** (10): 1174-1181]
- 19 张惠远. 青藏高原区域生态环境面临的问题与保护进展[J]. 环境保护, 2011 (17): 20-22[Zhang HY. Problems and protection of ecological environment in Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Environ prot*, 2011 (17): 20-22]
- 20 周国芳. 西藏昌都地区云杉群落空间分布格局的分形分析[J]. 中南林业调查规划, 2002, **21** (3): 62-64+61 [Zhou GF. Fractal analysis on spatial distribution pattern of *P. asperata* communities in Changdu, Tibet [J]. *Centr South For Invent Plan*, 2002, **21** (3): 62-64+61]
- 21 田锐, 赵正武, 刘艳. 西藏东部高寒草甸苔藓植物群落数量分类与排序[J]. 生态学报, 2022, **42** (2): 755-765[Tian Y, Zhao ZW, Liu Y. Classification and ordination of bryophyte communities in alpine meadow of eastern Tibet [J]. *Acta Ecol Sin*, 2022, **42** (2): 755-765]
- 22 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范[J]. 生物多样性, 2009, **17** (6): 533-548 [Fang JY, Wang XP, Shen ZH, Tang ZY, He JS, Yu D, Jiang Y, Wang ZH, Zheng CY, Zhu JL, Guo ZD. Methods and protocols for plant community inventory [J]. *Biodiv Sci*, 2009, **17** (6): 533-548]
- 23 马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法 I α多样性的测度方法(下) [J]. 生物多样性, 1994, **2** (4): 231-239 [Ma KP, Liu YM. Measurement of biotic community diversity I α diversity (Part1) [J]. *Biodiv Sci*, 1994, **2** (4): 231-239]
- 24 田中平, 庄丽, 李建贵, 徐智全, 张莉. 伊犁河谷北坡野果林群落结构及其与环境的关系[J]. 应用与环境生物学报, 2011, **17** (1): 39-45 [Tian ZP, Zhuang L, Li JK, Xu ZQ, Zhang L. Relationship between community structure of wild fruit forests and their environment on north-facing slopes of the Ili Valley [J]. *Chin J Appl Environ*, 2011, **17** (1): 39-45]
- 25 Dixon P. VEGAN, a package of R functions for community ecology [J]. *J Veg Sci*, 2003, **14** (6): 927-930
- 26 Ginetset C. ggplot2: elegant graphics for data analysis [J]. *J R Stat Soc A Sta*, 2011, **174**: 245-245
- 27 赖江山, 米湘成, 任海保, 马克平. 基于多元回归树的常绿阔叶林群丛数量分类——以古田山24公顷森林样地为例[J]. 植物生态学报, 2010, **34** (7): 761-769 [Lai JS, Mi XC, Ren HB, Ma KP. Numerical classification of associations in subtropical evergreen broad-leaved forest based on multivariate regression trees—a case study of 24 hm² Gutianshan forest plot in China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, **34** (7): 761-769]
- 28 Virtanen R, Luoto M, Rama T, Mikkola K, Hjort J, Grytnes J-A, Birks H J B. Recent vegetation changes at the high-latitude tree line ecotone are controlled by geomorphological disturbance, productivity and diversity [J]. *Global Ecol Biogeogr*, 2010, **19** (6): 810-821
- 29 钟娇娇, 陈杰, 陈倩, 姬柳婷, 康冰. 秦岭山地天然次生林群落MRT数量分类、CCA排序及多样性垂直格局[J]. 生态学报, 2019, **39** (1): 277-285 [Zhong JJ, Chen J, Chen Q, Ji LT, Kang B. Quantitative classification of MRT, CCA ordination, and species diversity along elevation gradients of a natural secondary forest in the Qinling Mountains [J]. *Acta Ecol Sin*, 2019, **39** (1): 277-285]
- 30 唐志红, 尉秋实, 刘虎俊, 姜生秀, 何芳兰, 张莹花, 王芳琳, 张裕年, 赵赫然, 赵鹏. 祁连山东段高寒植被群落特征及其与地形气候因子关系研究[J]. 生态学报, 2020, **40** (1): 223-232 [Tang ZH, Yu QS, Liu HJ, Jiang SX, He FL, Zhang YH, Wang FL, Zhang YN, Zhao HR, Zhao P. Characteristics of alpine vegetation community and its relationship to topographic climate factors in the eastern Qilian Mountain [J]. *Acta Ecol Sin*, 2020, **40** (1): 223-232]
- 31 唐志尧, 方精云, 张玲. 秦岭太白山木本植物物种多样性的梯度格局及环境解释[J]. 生物多样性, 2004, **12** (1): 115-122 [Tang ZY, Fang JY, Zhang L. Patterns of woody plant species diversity along environmental gradients on Mt.Taibai, Qinling Mountains [J]. *Biodiv Sci*, 2004, **12** (1): 115-122]
- 32 Birhanu L, Bekele T, Tesfaw B, Demissew S. Relationships between topographic factors, soil and plant communities in a dry

- Afromontane forest patches of Northwestern Ethiopia [J]. *Plos One*, 2021, **16** (3): e0247966
- 33 Qin Y, Holden N, Feng Q, Zhu M. Influence of slope aspect on plant community composition and its implications for restoration of a Chinese mountain range [J]. *Pol J Environ Stud*, 2017, **26** (1): 375-383
- 34 张伯浩, 宋娅丽, 王克勤, 李学峰, 聂慧莹. 不同坡度坡位下滇中烤烟地土壤呼吸的变化特征[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2018, **47** (3): 281-290 [Zhang BH, Song YL, Wang KQ, Li XF, Nie HY. Characteristics of soil respiration in flue-cured tobacco fields under different slope gradients in central Yunnan [J]. *J Fujian Agric For Univ (Nat Sci)*, 2018, **47** (3): 281-290]
- 35 刘梦婷, 王振锡, 王雅佩, 李擎, 师玉霞. 新疆天山云杉林群落分布格局及环境解释[J]. 林业科学研究, 2019, **32** (6): 90-98 [Liu MT, Wang ZX, Wang YP, Li Q, Shi YX. Plant communities pattern of *Picea tianschanica* forest and their interrelations with environmental factors in Tianshan area [J]. *For Res*, 2019, **32** (6): 90-98]
- 36 胡刚, 梁士楚, 张忠华, 谢强. 桂林岩溶石山青冈栎群落的数量分析[J]. 生态学杂志, 2007, **26** (8): 1177-1181 [Hu G, Lang SC, Zhang ZH, Xie Q. Quantitative analysis of *Cyclobalanopsis glauca* community on karst hills of Guilin [J]. *Chin J Ecol*, 2007, **26** (8): 1177-1181]
- 37 王慧敏, 毕润成, 庞春花. 山西太岳山森林群落分布及其与环境因子的关系[J]. 生态环境学报, 2018, **27** (7): 1218-1223 [Wang HM, Bi RC, Pang CH. Relationship between forest community distribution and environmental factors in Taiyue Mountains, Shanxi [J]. *Ecol Environ Sci*, 2018, **27** (7): 1218-1223]
- 38 Khan AM, Qureshi R, Saqib Z. Multivariate analyses of the vegetation of the western Himalayan forests of Muzaffarabad district, Azad Jammu and Kashmir, Pakistan [J]. *Ecol Indic*, 2019, **104**: 723-736
- 39 Baskan O, Kosker Y, Erpul G. Spatial and temporal variation of moisture content in the soil profiles of two different agricultural fields of semi-arid region [J]. *Environ Monit Assess*, 2013, **185** (12): 10441-10458
- 40 林丽, 代磊, 林泽北, 吴际通, 颜伟, 王志杰. 黔中城市森林群落植物多样性及其与土壤理化性质的关系[J]. 生态环境学报, 2021, **30** (11): 2130-2141 [Lin L, Dai L, Lin ZB, Wu JT, Yan W, Wang ZJ. Plant diversity and its relationship with soil physicochemical properties of urban forest communities in central Guizhou [J]. *Ecol Environ Sci*, 2021, **30** (11): 2130-2141]
- 41 陈晓熹, 杨新东, 曾献兴, 陈流保, 谢冲林, 黄久香, 吴建辉, 李意德, 许涵. 环境因子对青云山自然保护区森林群落物种分布的影响[J]. 生态学杂志, 2019, **38** (12): 3642-3650 [Chen XX, Yang XD, Zeng XX, Chen LB, Xie CL, Huang JX, Wu JH, Li YD, Xu H. Influences of environmental factors on species distribution in forest community in Wengyuan Qingyunshan nature reserve, Guangdong [J] *Chin J Ecol*, 2019, **38** (12): 3642-3650]
- 42 李林霞, 王瑞君, 辜彬, 何玉玲, 陈冀川. 海岛矿区岩质边坡植物群落演替中物种多样性的变化[J]. 生态学杂志, 2014, **33** (7): 1741-1747 [Li LX, Wang RJ, Gu B, He YL, Chen JC. Changes in biodiversity during the succession of plant communities on the rocky slopes of mine in islands [J]. *Chin J Ecol*, 2014, **33** (7): 1741-1747]
- 43 聂莹莹, 李新娥, 王刚. 阳坡-阴坡生境梯度上植物群落 α 多样性与 β 多样性的变化模式及与环境因子的关系[J]. 兰州大学学报(自然科学版), 2010, **46** (3): 73-79 [Nie YY, Li XE, Wang G. Variation mode of α diversity and β diversity of plant community of different habitat gradients from south-facing slope to north-facing slope and its relation with different environmental factors [J]. *J Lanzhou Univ (Nat Sci)*, 2010, **46** (3): 73-79]
- 44 陈廷贵, 张金屯. 山西关帝山神尾沟植物群落物种多样性与环境关系的研究I. 丰富度、均匀度和物种多样性指数[J]. 应用与环境生物学报, 2000, **6** (5): 406-411 [Chen TG, Zhang JT. Plant species diversity of shenweigou in Guandi Moutains (Shanxi China) I. richness, evenness and diversity indexes [J]. *Chin J Ecol*, 2000, **6** (5): 406-411]
- 45 Marden M, Rowan D, Phillips C. Stabilising characteristics of New Zealand indigenous riparian colonising plants [J]. *Plant Soil*, 2005, **278** (1-2): 95-105
- 46 Rose JP, Malanson GP. Microtopographic heterogeneity constrains alpine plant diversity, Glacier National Park, MT [J]. *Plant Ecol*, 2012, **213** (6): 955-965
- 47 Marini L, Fontana P, Klimek S, Battisti A, Gaston KJ. Impact of farm size and topography on plant and insect diversity of managed grasslands in the Alps [J]. *Biol Conserv*, 2009, **142** (2): 394-403
- 48 Lomolino MV. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views [J]. *Global Ecol Biogeogr*, 2001, **10** (1): 3-13
- 49 张殷波, 秦浩, 孟庆欣, 张峰, 唐志尧. 太行山森林群落物种多样性空间格局及其影响因素[J]. 应用与环境生物学报, 2022, **28** (2): 331-338 [Zhang YB, Qin H, Meng QX, Zhang F, Tang ZY. Spatial patterns of and factors influencing species diversity in the forest communities of China's Taihang Mountains [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2022, **28** (2): 331-338]
- 50 Jiang Z, Ma K, Liu H, Tang Z. A trait-based approach reveals the importance of biotic filter for elevational herb richness pattern [J]. *J Biogeogr*, 2018, **45** (10): 2288-2298
- 51 许晴, 张放, 许中旗, 贾彦龙, 尤建民. Simpson指数和Shannon-Wiener指数若干特征的分析及“稀释效应”[J]. 草业科学, 2011, **28** (4): 527-531 [Xu Q, Zhang F, Xu ZQ, Jia YL, You JM. Some characteristics of Simpson index and the Shannon-Wiener index and their dilution effect [J]. *Prat Sci*, 2011, **28** (4): 527-531]
- 52 秦浩, 张殷波, 董刚, 张峰. 山西关帝山森林群落物种、谱系和功能多样性海拔格局[J]. 植物生态学报, 2019, **43** (9): 762-773 [Qin H, Zhang YB, Dong G, Zhang F. Altitudinal patterns of taxonomic, phylogenetic and functional diversity of forest communities in Mount Guandi, Shanxi, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2019, **43** (9): 762-773]
- 53 郝占庆, 于德永, 杨晓明, 丁之慧. 长白山北坡植物群落 α 多样性及其随海拔梯度的变化[J]. 应用生态学报, 2002, **13** (7): 785-789 [Hao ZQ, Yu DY, Yang XM, Ding ZH. α diversity of communities and their variety along altitude gradient on northern slope of Changbai Mountain [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2002, **13** (7): 785-789]
- 54 刘开明, 郑智, 龚大洁. 物种丰富度的垂直分布格局及其形成机制[J]. 生态学杂志, 2017, **36** (2): 541-554 [Liu KM, Zheng Z, Gong DJ. Elevational patterns of species richness and their underlying mechanism [J]. *Chin J Ecol*, 2017, **36** (2): 541-554]
- 55 Overbeck GE, Muller SC, Pillar VD, Pfadenhauer J. Floristic composition, environmental variation and species distribution patterns in burned grassland in southern Brazil [J]. *Braz J Biol*, 2006, **66** (4): 1073-90