

DOI: 10.20103/j.stxb.202401090080

林阳,李时轩,周伟龙,龙丹,杨中杰,毛志斌,熊艳云,刘胜龙,潘心禾,刘金亮,沈国春,丁炳扬,于明坚.百山祖国家公园植物群落 α 和 β 多样性对海拔梯度的响应.生态学报,2024,44(17):7700-7712.

Lin Y, Li S X, Zhou W L, Long D, Yang Z J, Mao Z B, Xiong Y Y, Liu S L, Pan X H, Liu J L, Shen G C, Ding B Y, Yu M J. α and β diversity patterns of woody plant communities along an elevation gradient in Baishanzu National Park. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(17): 7700-7712.

百山祖国家公园植物群落 α 和 β 多样性对海拔梯度的响应

林 阳^{1,2}, 李时轩³, 周伟龙⁴, 龙 丹⁵, 杨中杰^{2,6}, 毛志斌², 熊艳云⁷, 刘胜龙⁸, 潘心禾⁹, 刘金亮⁵, 沈国春³, 丁炳扬⁵, 于明坚^{1,2,*}

1 浙江师范大学生命科学学院, 金华 321004

2 浙江大学生命科学院, 杭州 310058

3 华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241

4 钱江源-百山祖国家公园百山祖科研监测中心, 丽水 323000

5 温州大学生命与环境科学学院, 温州 325035

6 中国计量大学生命科学学院, 杭州 310018

7 钱江源-百山祖国家公园庆元保护中心, 庆元 323800

8 钱江源-百山祖国家公园龙泉保护中心, 龙泉 323700

9 华东药用植物园科研管理中心, 丽水 323000

摘要:物种多样性对海拔梯度的响应是全球气候变化背景下生态研究的热点。为探究钱江源-百山祖国家公园百山祖园区(以下简称百山祖国家公园)内的植物群落物种多样性沿海拔梯度的变化规律,采用样带法在百山祖国家公园设置一组三条连续海拔梯度样带,连续海拔垂直样带相较于非连续海拔分布的样地具有更多的优势,它具有更精确的检测能力和更灵敏的检测手段,能够更好的对任意海拔位置上物种、群落和生物多样性的变化及其机制进行研究。所建设样带宽 30 m,总长 3210 m,海拔范围为 636.3—1928.04 m,总面积为 9.63 hm²,在样带中进行植物群落每木调查。调查样带内所有胸径 ≥ 1 cm 的木本植物个体,记录种名、胸径等,分析植物群落 α 和 β 多样性对海拔梯度的响应。结果表明:在三条样带上,共记录木本植物 260 种、69914 个个体,隶属于 55 科 109 属。物种丰富度、Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、Pielou 指数与海拔梯度均呈显著负相关关系。地形因子中海拔对物种 α 多样性影响最大,坡度次之,坡向对 α 多样性影响较小。随着样地间海拔距离的增大,样地间 β 多样性指数(Jaccard 相似性指数)都与样地间海拔距离呈显著的负相关关系,即群落的 Jaccard 相似性指数随着样地间海拔距离的增大而减小,植物群落 β 多样性与海拔、坡度、坡向均呈显著的相关关系,其中海拔的影响最大,坡度次之,坡向的影响较小。在海拔梯度上物种 β 多样性的周转组分占主导地位,各植物群落物种组成差异由物种更替控制。研究结果为今后百山祖国家公园及其他亚热带山地生物多样性保护、山地生态系统多样性和稳定性维持政策制定提供了科学依据。

关键词:百山祖国家公园;木本植物;物种多样性;海拔梯度; α 多样性; β 多样性

α and β diversity patterns of woody plant communities along an elevation gradient in Baishanzu National Park

LIN Yang^{1,2}, LI Shixuan³, ZHOU Weilong⁴, LONG Dan⁵, YANG Zhongjie^{2,6}, MAO Zhibin², XIONG Yanyun⁷, LIU Shenglong⁸, PAN Xinhe⁹, LIU Jinliang⁵, SHEN Guochun³, DING Bingyang⁵, YU Mingjian^{1,2,*}

基金项目:百山祖国家公园科学基金项目(2021ZDZX01,2023JBGS01,2021KFLY10);浙江省领雁计划(2023C03137)

收稿日期:2024-01-09; **网络出版日期:**2024-06-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fishmj@zju.edu.cn

1 College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China

2 College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China

3 College of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China

4 Baishanzu Scientific Research and Monitoring Center, Qianjiangyuan-Baishanzu National Park, Lishui 323000, China

5 College of Life and Environmental Science, Wenzhou University, Wenzhou 325035, China

6 College of Life Sciences, China Jiliang University, Hangzhou 310018, China

7 Qingyuan Conservation Center, Qianjiangyuan-Baishanzu National Park, Qingyuan 323800, China

8 Longquan Conservation Center, Qianjiangyuan-Baishanzu National Park, Longquan 323700, China

9 Research and Management Center of East China Medicinal Botanical Garden, Lishui 323000, China

Abstract: The response of species diversity to elevation gradients is a hot topic in ecological research under global climate change. The objective of this study is to investigate the variation of plant community species diversity along the elevation gradient in the Baishanzu Park Area of Qianjiangyuan-Baishanzu National Park (hereinafter referred to as Baishanzu National Park). The study adopted the transect method and set up a group of three continuous elevation gradient transects in Baishanzu National Park. Continuous vertical transects had more advantages than discontinuous elevation distribution. With more accurate detection capabilities and more sensitive detection methods, we could better study the changes and mechanisms of species, community and biodiversity at any altitude. The three transect-zones covered typical ecosystem types at various elevations in the park, while avoiding areas with frequent human and animal activities and areas with unstable soil matrix. In order to facilitate long-term monitoring in the future, the transhipment was constructed in accordance with domestic and foreign norms of forest dynamic monitoring sampling survey. The bandwidth of the constructed sample was 30 m, the total length was 3210 m, the elevation was 636.3 m to 1928.04 m, and the total area was 9.63 hm². The responses of α and β diversity of plant communities to the elevation gradient were analyzed through the species names and diameter at breast height (DBH) of all woody plants ≥ 1 cm in the transect. The results showed that a total of 69914 individuals of woody plants belonging to 260 species, 109 genera, and 55 families were recorded in the three transects. Species richness, Shannon-Wiener diversity index, Simpson dominance index and Pielou evenness index were negatively correlated with elevation. Among topographic factors, elevation had the greatest effect on α diversity, followed by slope, and aspect had little effect on α diversity. The Jaccard similarity index was significantly negatively correlated with the elevation distance between sample plots, that is, the Jaccard similarity index of the community decreased with the increase in the elevation distance between sample plots, while β diversity was significantly correlated with elevation, slope and aspect, in which elevation had the greatest effect, followed by slope, and aspect had little effect. The turnover component of species β diversity (Jaccard dissimilarity index) was larger than the nested component on the elevation gradient, that is, the turnover component was dominant on the elevation gradient, and the differences in species composition among plant communities were controlled by species replacement. The results provide a scientific basis for the future policy formulation of biodiversity conservation and stability maintenance of mountain ecosystems in Baishanzu National Park and other subtropical mountainous areas.

Key Words: Baishanzu National Park; woody plants; species diversity; elevation gradient; α diversity; β diversity

物种多样性是生物多样性在物种水平上的表现形式^[1],是研究植物群落结构与功能的物质基础^[2-3]。群落物种多样性的变化,不仅能够反映植物群落对环境变化的响应,影响群落结构、功能和演替动态,而且可以有效评价生态系统的稳定性和健康状况^[4-7]。物种多样性研究一直是群落生态学乃至生物地理学领域关注的热点问题,国内外学者对植物群落的物种多样性(α 多样性、 β 多样性)对环境梯度的响应进行了大量的研究^[8-11]。

山地具有极其丰富的生物多样性,是保护生物多样性的关键区域^[12-13]。因人类干扰相对较低,山区为陆

地生物物种提供了很好的栖息地和庇护所^[14]。海拔梯度是研究植物群落和生态过程的理想场所,随着海拔梯度的变化,区域内环境气候因子发生缓慢而明显的变化,如水分、热量等^[15-17]。崎岖的地形可能导致当地温度和湿度在空间尺度上发生明显的变化,或大或小地影响植物群落的物种多样性^[18-19]。山地植物群落物种多样性的海拔格局研究对于理解植被沿海拔梯度的地带性变化至关重要^[20]。植物多样性随海拔梯度而变化^[21],会呈现出多种海拔格局^[22-23],如偏峰格局、中锋格局等^[24]。在山地植物多样性的海拔格局研究中, α 多样性、 β 多样性和 γ 多样性指数被广泛使用^[22-23, 25]。 β 多样性指数最能反映环境梯度下的群落组成和更替^[25-26],对生物多样性保护至关重要^[27-28]。目前有关山地植物物种多样性沿海拔梯度变化的研究多集中在海拔上不连续分布的样地中^[29-30],在连续海拔梯度上植物物种多样性变化的研究较少,而连续海拔垂直样带相较非连续海拔分布的样地具有更多的优势,它具有更精确的检测能力和更灵敏的检测手段,能够更好的对任意海拔位置上物种、群落和生物多样性的变化及其机制进行研究。

为此,本研究以钱江源-百山祖国家公园百山祖园区(以下简称百山祖国家公园)内的植物群落为研究对象,区别于在海拔上设置不连续分布样地的研究方法,通过设置海拔上连续分布的垂直样带,研究植物群落 α 、 β 多样性沿连续海拔梯度的变化规律,分析物种多样性与海拔之间的关系,为更好理解百山祖国家公园中生物多样性的垂直变化规律,更有效地保护生物多样性,以及维持该区域山地生态系统稳定提供科学参考。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

钱江源-百山祖国家公园地处浙江省西南部,涉及浙江省开化县、龙泉市、庆元县、景宁畲族自治县等4县市,总面积75376.79 hm²,分为钱江源和百山祖2个园区。保存有长三角最为完整的山地生态系统垂直带谱,是我国东部典型常绿阔叶林的主要分布区之一,森林覆盖率达到90%以上。研究地点百山祖园区-百山祖国家公园地处浙江省丽水市,是以浙江凤阳山-百山祖国家级自然保护区为基础建立的,位于浙闽低中山武夷山系余脉洞宫山脉,范围涉及龙泉、庆元、景宁三县(市),拥有长三角地区最大的千米海拔山峰群,囊括了浙江省1800 m以上的所有山峰,坐拥长三角第一高峰黄茅尖(海拔1929 m)和浙江省第二高峰百山祖(海拔1856.7 m)。公园总面积50351.27 hm²,海拔从237 m到1929 m,植被类型依次分布着常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、针阔叶混交林、针叶林、山地矮曲林、灌丛和灌草丛等。在空间尺度上涵盖了中亚热带东部山地生态系统完整的垂直带谱,也是长三角地区最完整的山地生态系统垂直带谱,并孕育了不同海拔梯度上丰富的物种多样性、体现了显著的物种替代分布现象。公园属中亚热带海洋性季风气候,年平均日照1578.9—1699.8 h,年平均气温18.2—18.3℃,年平均降水量1667.8—1804.6 mm,多年平均年陆地蒸发量为669.1 mm。该区域土壤类型主要是红壤和黄壤,其中在低海拔处以地带性红壤为主,高海拔处则多分布着黄壤^[31]。

1.2 样带建设与群落调查

本研究采用样带法在百山祖国家公园建设一组三条连续海拔梯度样带(图1),三条样带分区域覆盖园区内所有海拔位置上典型的生态系统类型,同时避开人畜频繁活动区和土壤基质不稳定的地段。为方便后长期监测,样带依据国内外森林动态监测样地调查规范建设。分别为:在丽水庆元县五岭坑地区设置一条样带,海拔636—991 m(五岭坑样带),在丽水龙泉市凤阳山地区设置两条样带,海拔分别为990—1388 m(凤阳山1号样带)、1377—1928 m(凤阳山2号样带),整体海拔为636.3—1928.04 m,样带宽30 m,总长3210 m,高差1291.74 m。样带建设采用RTK测量仪器进行样带的打点、记录海拔、坡度、坡向等信息。三条样带都为连续的样带,在连续海拔梯度的样带中进行植物群落每木调查。三条样带总面积为9.63 hm²。植物群落每木调查方法:对样带内胸径(DBH)≥1 cm木本植物(乔木、灌木),通过将30 m×30 m样地分成36个5 m×5 m的样方,以5 m×5 m的样方为单位,记录种名、胸径、坐标、生长状态等。最终共调查107个30 m×30 m的样地。样带建设和群落调查时间为2022年1—11月。

1.3 数据统计分析

参考马克平等^[32]和方精云等^[33]的生物多样性测度方法,本文从 α 多样性和 β 多样性两个方面分析海拔

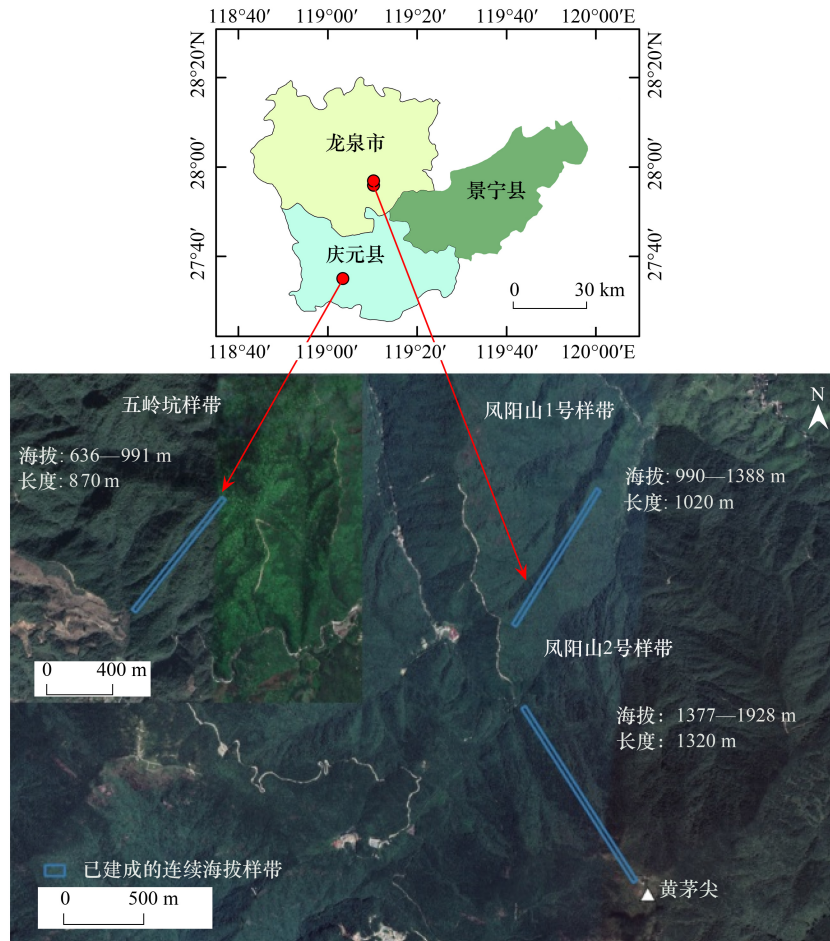


图1 百山祖国家公园垂直样带示意图

Fig.1 Vertical transect of Baishanzu National Park

梯度对物种多样性的影响。重要值(IV)是一个重要的群落定量指标,它的计算式为:

$$IV = (\text{相对多度} + \text{相对频度} + \text{相对显著度}) / 3 \quad (1)$$

式中,相对多度=某个种的株数/所有种的总株数;相对频度=某个种在统计样方中出现的次数/所有种出现的总次数;相对显著度=某个种的胸高断面积/所有种的胸高断面积之和。

(1) α 多样性指数。本研究采用物种丰富度指数(R)、Shannon-Wiener 多样性指数(H)、Simpson 优势度指数(D)、Pielou 均匀度指数(J)进行表征。

$$R = S \quad (2)$$

$$H = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (3)$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2 \quad (4)$$

$$J = H / \ln S \quad (5)$$

式中, P_i 为植物种 i 的重要值; S 为样地内出现的物种数。

(2) β 多样性指数。本研究采用 Jaccard 物种相似性指数(β_{JSI})、Jaccard 物种相异性指数(β_{JDI})及其周转组分(β_{jtu})和嵌套组分(β_{jne})、Cody 物种替代指数(β_c)进行表征。

$$\beta_{JSI} = \frac{c}{a + b + c} \quad (6)$$

$$\beta_{JDI} = \frac{a+b}{a+b+c} \quad (7)$$

$$\beta_{ju} = \frac{2\min(a,b)}{2\min(a,b)+c} \quad (8)$$

$$\beta_{jne} = \frac{|a-b|}{a+b+c} \times \frac{c}{c+2\min(a,b)} \quad (9)$$

$$\beta_c = \frac{g(H)+l(H)}{2} = \frac{a+b-2c}{2} \quad (10)$$

式中, a 和 b 分别为两群落的物种数, c 为两群落的共有物种数, $g(H)$ 为沿生境梯度 H 增加的物种数, $l(H)$ 为沿生境梯度 H 失去的物种数。

上述指数中, Jaccard 相似性指数和相异性指数分别反映两个群落或样方间物种组成的相似性和相异性, Cody 指数反映物种沿环境梯度的更替率。

基于百山祖国家公园垂直样带每木调查数据, 以 30 m×30 m 的样地为单位, 运用 R 4.2.3 进行 α 多样性以及 β 多样性及其分解的分析; 同时运用 ArcGIS 10.5 进行海拔、坡度、坡向等地形因子的提取, 坡向设置 0° 为正北方向, 90° 为正东方向, 180° 为正南方向, 270° 为正西方向, 坡向按照顺时针方向进行测量, 角度范围介于 0° (正北) 到 360° (仍是正北) 之间, 即完整的圆; 坡度范围为 0° 到 90°, 度数越大坡度越陡; 为了研究调查区植物多样性的分布模式, 采用主成分分析法 (PCA) 对海拔梯度进行了分析^[34]; 通过 Mantel 检验 (基于 Spearman 相关系数) 得出样带之间的 β 多样性与地形因子之间的相关性^[35]。

2 结果与分析

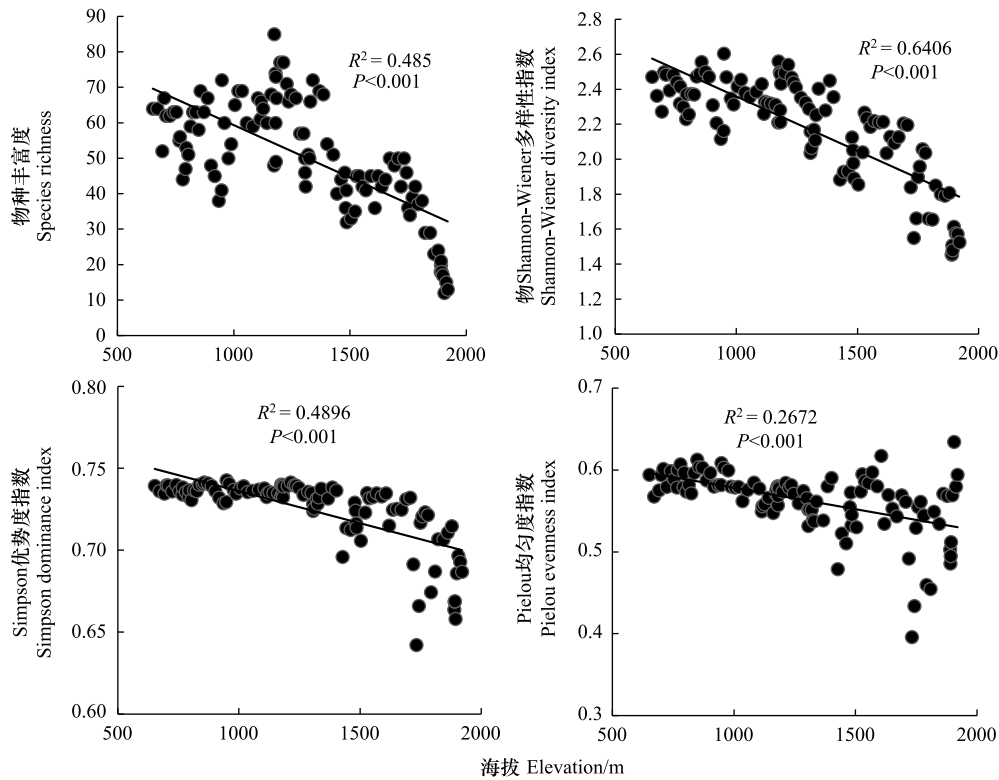
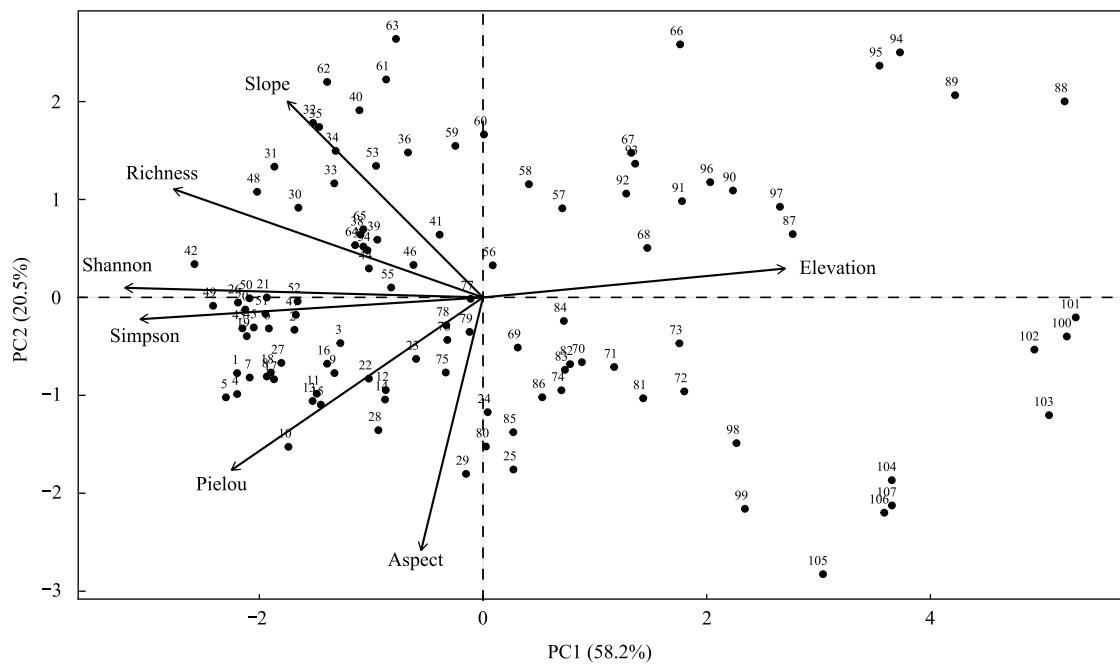
2.1 植物群落 α 多样性沿海拔梯度的变化

本次调查, 样带中共记录木本植物 260 种, 69914 个个体, 隶属于 55 科 109 属。其中常绿阔叶树种 145 种, 隶属于 28 科 53 属; 落叶阔叶树种 105 种, 隶属于 37 科 60 属; 针叶树种 10 种, 隶属于 5 科 9 属。从百山祖国家公园植物群落 α 多样性的海拔梯度变化趋势图 (图 2) 可以看出, 物种丰富度指数在较低海拔时呈波动变化趋势, 波动幅度较大, 下降趋势不明显, 而在较高海拔时下降趋势明显, 总体上与海拔梯度呈显著的负相关关系 ($R^2 = 0.485$, $P < 0.001$)。Shannon-Wiener 指数 ($R^2 = 0.6406$, $P < 0.001$)、Simpson 指数 ($R^2 = 0.4896$, $P < 0.001$)、Pielou 指数 ($R^2 = 0.2672$, $P < 0.001$) 和海拔梯度均呈显著负相关关系, 但 Pielou 指数沿海拔梯度的数值变化幅度较平缓, 这与物种丰富度指数随海拔的变化趋势是相似的。

PCA 分析结果表明, 植物群落 α 多样性主要集中在中低海拔地区 (1—107 海拔依次升高), 物种丰富度、Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、Pielou 指数均以中低海拔地区最高, 即中低海拔地区植物群落 α 多样性最高; 四种 α 多样性指数与坡度之间都呈正相关关系, 即坡度越大物种 α 多样性越高, 并与物种丰富度相关性最高; Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、Pielou 指数与坡向呈正相关关系, 但物种丰富度与坡向呈负相关关系, 且坡度对物种 α 多样性的影响大于坡向对物种 α 多样性的影响, 海拔对植物群落 α 多样性的影响最大 (图 3)。

2.2 植物群落 β 多样性沿海拔梯度的变化

图 4 为相邻海拔梯度间的 Jaccard 相似性指数和 Cody 指数的变化趋势, 结果表明, 随着海拔的增加, 植物群落的 Jaccard 相似性指数呈现出多谷曲线, 分别在 1000 m、1200 m、1400 m、1500 m、1850 m 处出现多个谷值。Cody 指数代表了群落之间的物种更替率, 由图 4 中可知 Cody 指数与 Jaccard 相似性指数在海拔梯度上的变化趋势相反, 随着海拔升高呈现多峰曲线, 在 1000 m、1200 m、1400 m、1500 m 处出现多个峰值。

图 2 α 多样性指数随海拔的变化Fig.2 Changes of α diversity with the elevation gradient图 3 百山祖国家公园海拔梯度上物种 α 多样性的主成分分析排序Fig.3 Principal component analysis ranking of species α diversity on elevation gradient in Baishanzu National Park

Richness: 物种丰富度; Shannon: Shannon-Wiener 多样性指数; Simpson: Simpson 优势度指数; Pielou: Pielou 均匀度指数; Elevation: 海拔; Slope: 坡度; Aspect: 坡向; 1—107 为样方编号 (海拔从低到高)

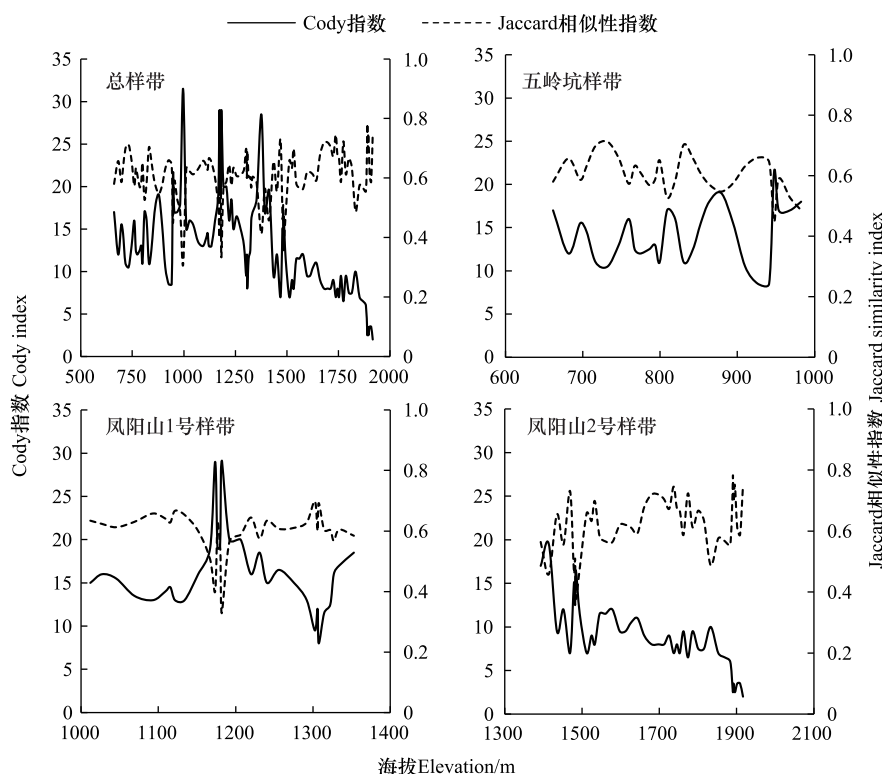


图 4 相邻海拔梯度上植物群落间的 Jaccard 相似性指数和 Cody 指数

Fig.4 Jaccard similarity index and Cody index between plant communities at adjacent elevation gradients

为了确定海拔距离梯度与 β 多样性之间的关系,采用 Jaccard 相似性指数作为不同海拔间群落相似性的度量标准,并加以分析。结果显示无论在整体水平上还是在各个子样带的水平上,随着样地间海拔距离的增大,群落的 Jaccard 相似性指数都有逐渐变小的趋势,但下降趋势不同(图 5)。在总样带水平上,样地间 Jaccard 相似性指数与海拔距离呈显著的负相关关系($R^2 = 0.7156, P < 0.001$),且下降幅度最大。而五岭坑样带和风阳山 1 号样带样地间的 Jaccard 相似性指数与海拔距离也呈显著的负相关关系(五岭坑样带: $R^2 = 0.4032, P < 0.001$; 风阳山 1 号样带: $R^2 = 0.325, P < 0.001$),但相比之下数值变化幅度较为平缓。风阳山 2 号样带样地间的 Jaccard 相似性指数与海拔距离间也呈显著的负相关关系($R^2 = 0.6814, P < 0.001$),且相比五岭坑样带和风阳山 1 号样带数值变化幅度更大。不同海拔梯度样地间 Jaccard 相似性指数与地形因子的 Mantel 检验结果表明,植物 β 多样性与海拔、坡度、坡向均呈显著的相关关系(图 6),其中海拔与 β 多样性的相关系数最高,坡度次之,坡向与 β 多样性的相关系数较低,相关性不强。

图 7 为不同海拔梯度样地间木本植物的物种 β 多样性(Jaccard 相异性指数)、物种周转和嵌套格局。结果表明在总样带水平上,随着样地间海拔距离的增加,物种 β 多样性(Total dissimilarity)的周转组分(Replacement)与嵌套组分(Nestedness)都和样地间海拔距离呈正相关关系(周转组分: $R^2 = 0.1387, P < 0.001$; 嵌套组分: $R^2 = 0.1489, P < 0.001$),即周转组分和嵌套组分随着样地间海拔距离的增加而上升,但嵌套组分所占比例小于周转组分,因此总体上不同海拔梯度样地间的物种 β 多样性主要受其周转组分主导。在五岭坑样带与风阳山 1 号样带上,随着样地间海拔距离的增加,物种 β 多样性的周转组分随之上升,周转组分与样地间海拔距离呈正相关关系(五岭坑样带: $R^2 = 0.1609, P < 0.001$; 风阳山 1 号样带: $R^2 = 0.2315, P < 0.001$),嵌套组分与样地间海拔距离相关性较低(五岭坑样带: $R^2 = 0.0029, P < 0.001$; 风阳山 1 号样带: $R^2 = 0.0017, P < 0.001$),嵌套组分所占比例小于周转组分,并且随着样地间海拔距离的增大,周转组分与嵌套组分的差距也越来越大,因此在这两条样带上物种 β 多样性也主要受其周转组分主导。在风阳山 2 号样带上,样地间海拔距

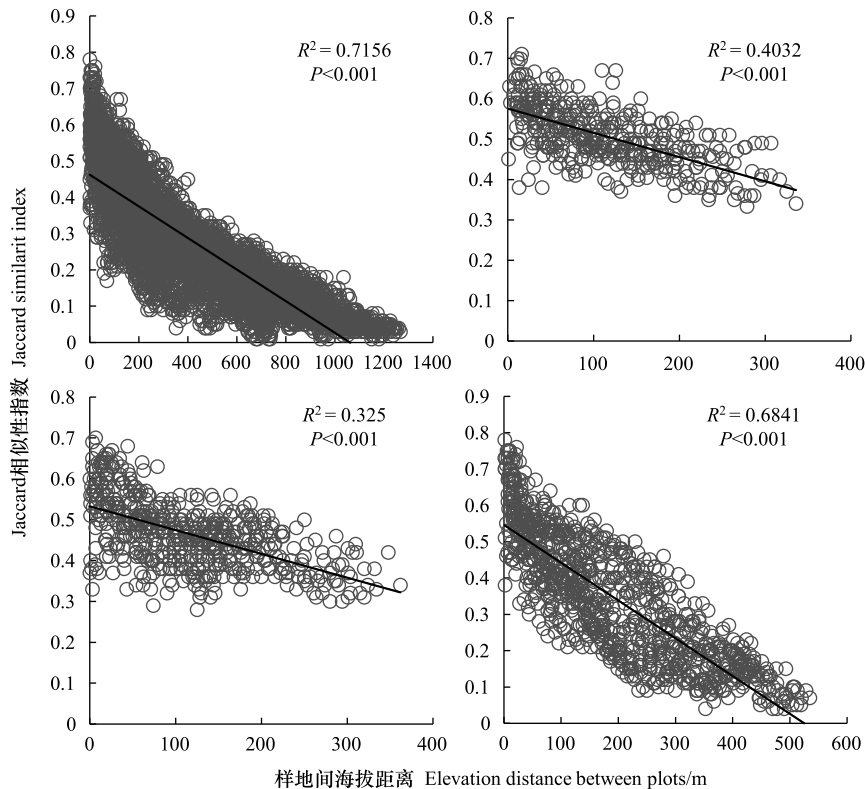


图5 不同海拔梯度样地间 Jaccard 相似性指数

Fig.5 Jaccard similarity index among plots with different elevation gradients

离处于 0—500 m 范围内时,物种 β 多样性的周转组分 ($R^2 = 0.1801$, $P < 0.001$) 和嵌套组分 ($R^2 = 0.1421$, $P < 0.001$) 都与样地间海拔距离呈正相关关系,周转组分略大于嵌套组分占主导地位,而当样地间海拔距离超过 500m 时,周转组分开始逐渐下降,嵌套组分所占比例开始超过周转组分并占据主导地位。

3 讨论

3.1 海拔梯度对物种 α 多样性的影响

生物群落是在一定地理区域内,生活在同一环境下的不同种群的集合体,其内部存在着极为复杂的相互联系^[32]。本研究聚焦于百山祖国家公园山地植物群落沿着连续的海拔梯度的变化特征。物种多样性是生物多样性的本质内容,其分布格局主要与海拔、气候、群落生产力和其他因子(如区域地理历史演化、群落演替等)相关^[36]。在众多生态因子中,海拔是山地环境中最为重要的因素之一,它可以通过影响太阳辐射、温度、水分和土壤等资源的分配进而影响生态系统的生态水文过程,导致植物群落空间分布格局的不同^[37—39]。有研究表明,物种多样性最大值出现在中海拔山区^[40—41],即物种多样性随着海拔升高先增加后降低,呈现出一种“单峰型分布格局”,称为中间高度膨胀;也有研究表明物种丰富度随海拔升高变化表现出先降低后升高^[42]、

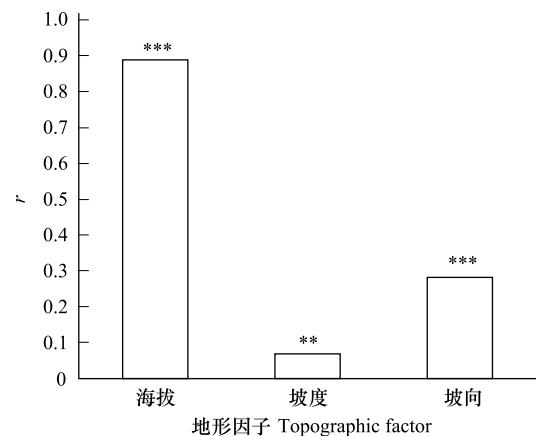


图6 不同海拔梯度样地间 Jaccard 相似性指数与地形因子的 Mantel 检验结果

Fig.6 Mantel test results of Jaccard similarity index and topographic factor among plots with different elevation gradients

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

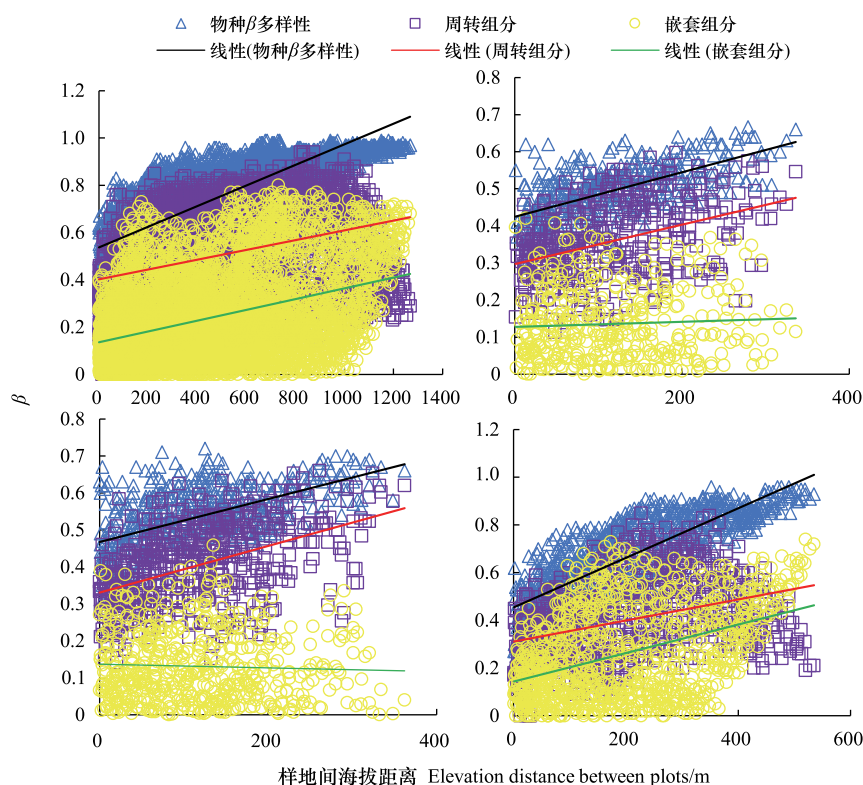


图7 不同海拔梯度样地间木本植物的 β 多样性、物种周转和嵌套格局

Fig.7 β diversity, species turnover and nesting patterns of woody plants in different altitudinal plots

正相关^[43]、负相关^[44–45]或者保持恒定^[46]的变化趋势。本研究中植物群落物种丰富度在较低海拔时呈波动变化趋势,下降趋势不明显,而在较高海拔时下降趋势明显,但整体上与海拔梯度呈显著负相关关系,总体上呈波动下降趋势;Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、Pielou 指数与海拔梯度均呈显著负相关关系,呈现波动下降趋势,即总体上植物群落 α 多样性随着海拔升高而降低。这与唐志尧等^[47]、王秀云等^[48]对物种多样性海拔分布格局的研究结果类似。PCA 分析结果也表明植物物种 α 多样性主要集中在百山祖国家公园的中低海拔地区,且四种指数都与海拔呈负相关关系。四种 α 多样性指数与坡度之间都呈正相关关系,即坡度越大物种 α 多样性指数越高,这可能是由于虽然较大的坡度使得植物的生存条件相比平坦的地形更加恶劣,但是是一些可以适应陡坡环境的植物可以生长于此,坡度大的地方小环境的变化也多,地势也更加不平坦,增加了生境的丰富度,为不同生态需求的种类生长提供了条件,因此提高了物种 α 多样性,这与 Odgaard 等^[49]和 Ouyang 等^[50]的研究结果相似,即处于陡峭地形的森林具有较高生物多样性。Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、Pielou 指数与坡向呈正相关关系,物种丰富度与之呈负相关关系,但通过分析发现坡向对物种 α 多样性的影响较小,相关性不强。因此海拔是影响植物群落 α 多样性的主要地形因子,这与大多数研究结果相一致^[51–52]。这可能是由于以下原因造成的:百山祖国家公园位于中亚热带东部地区,属亚热带海洋性季风气候,夏季高温多雨,冬季温和少雨,且公园内人为干扰较少,气候、土壤条件适宜常绿阔叶树生长,因此在低海拔上广泛分布着典型常绿阔叶林,其中大部分为在低海拔分布的常绿阔叶树种;随着海拔的上升,温度等环境因子的下降,在中等海拔高度出现了更多的在中山地带分布的常绿阔叶树种以及少量的落叶阔叶树种,且该地区同样分布着大量的低山典型常绿阔叶树种,而常绿阔叶林间群落组成相似,因此在中低海拔上的 α 多样性指数相较平稳,变化不大;随着海拔的继续上升,在高山地带温度等环境因子下降到了不适宜常绿阔叶树种生存的水平,该地区的常绿阔叶树种大幅减少,针叶树种及落叶阔叶树种比例上升,总体物种数大幅减少,因此高海拔地区物种 α 多样性随着海拔高度的上升逐渐下降;在接近山顶的地带,由于大风、低温和强紫外线

等因素对植物生长的影响,物种只剩下能在恶劣环境下生存的小灌木及零星分布的低矮黄山松,该地带的物种 α 多样性也下降到了最低水平,这与 Begon 等^[53]认为随海拔升高热量降低,物种多样性随之降低的结论相似。

3.2 海拔梯度对物种 β 多样性的影响

β 多样性指数用于分析不同群落之间物种组成的差异性,可以反映出不同生境间的梯度变化,即环境梯度变化越大,群落间或生境间 β 多样性越大^[54]。在 β 多样性研究中,已经提出了许多测量方法。结合 β 多样性、梯度分析和生态位建模,对生物多样性模式有了重要而新颖的见解^[55]。其中,相似性和相异性指数被广泛使用。在本研究中,主要关注 Jaccard 相似性、相异性指数和 Cody 指数,它们可以深入了解植物群落结构沿海拔梯度的变化和物种更替率。在海拔梯度上,相邻海拔梯度间植物群落的 Jaccard 相似性指数呈现出多谷曲线,分别在 1000 m、1200 m、1400 m、1500 m、1850 m 处出现多个谷值,表明在这几处海拔梯度上的植物群落之间的物种相似度比较低,植被类型发生变化,物种组成变化较大。除此之外 Jaccard 相似性指数呈波动变化趋势,但变化幅度较小,表明相同群落类型之间物种相似度较高,物种组成变化不大。物种更替模式对生物多样性的地理分布至关重要^[56]。 β 多样性低会导致物种更替率低^[57]。Cody 指数随着海拔升高呈现多峰曲线,在 1000 m、1200 m、1400 m、1500 m 处出现多个峰值,表明这几处海拔梯度上的植物群落之间的物种更替率较高,与 Jaccard 相似性指数的变化趋势正好相反,表明这几处区域具有明显的过渡性质;海拔 1880 m 以上的 Cody 指数急剧下降,表明植物群落的更替率下降到相对较低的程度。研究表明,物种丰富度较低的地区更容易受到干扰^[58]。根据这一假设,图 4 中的结果表明,百山祖国家公园植物多样性丰富度较低的高海拔地区的群落结构抗干扰能力差。

野外调查结果也证实了上述观点:海拔 1000 m 处为五岭坑样带和凤阳山 1 号样带的交界处;海拔 1200 m 处为典型常绿阔叶林与山地常绿阔叶林之间的过渡地带,许多中山地带常绿阔叶树种开始出现;1400 m 处为凤阳山 1 号样带和凤阳山 2 号样带的交界区域;1500 m 以上常绿树种比例逐渐减少,针叶树种与落叶树种的比例开始逐渐上升;1640 m 为常绿阔叶林和针阔叶混交林的过渡区;1800 m 以上的常绿树种比例大幅减少,针叶树种开始占据优势地位。海拔 1880 m 以上的区域为亚热带与热带灌草丛,优势种为低矮的黄山松,且黄山松零星的分布在样地中,物种种类少且分布十分稀疏,易受大风、低温、强紫外线等因素的影响,群落结构不稳定,抗干扰能力弱。在丰富度较高的海拔梯度上, β 多样性的特征表明,植物群落具有更活跃的演替能力和更高的物种周转率。

以 Jaccard 相似性指数作为不同海拔梯度样地间群落相似性的度量标准,发现无论在整体水平上还是在各个子样带的水平上,随着样地间海拔距离的增大,群落的 Jaccard 相似性指数都有逐渐变小的趋势,这与叶荣欢等^[59]的研究结果类似。在总样带水平上,样地间 Jaccard 相似性指数与海拔距离呈显著的负相关关系,且下降幅度最大。而五岭坑样带和凤阳山 1 号样带样地间的 Jaccard 相似性指数与海拔距离也呈显著的负相关关系,但相比之下数值变化幅度较为平缓,这可能是因为这两条样带内的植物群落类型都为常绿阔叶林,彼此之间的物种组成变化较小,但随着海拔的升高部分物种会因为对环境的不适应而消失,一些新的物种会出现,因此随着样地间海拔距离的增加 Jaccard 相似性指数会呈现较平缓的下降趋势。凤阳山 2 号样带样地间的 Jaccard 相似性指数与海拔距离间也呈显著的负相关关系,且相比五岭坑样带和凤阳山 1 号样带数值变化幅度更大,这可能是因为随着海拔的升高,凤阳山 2 号样带内分布着不同的群落类型,群落类型发生了常绿阔叶林-针阔叶混交林-针叶林-灌草丛的转变,不同群落类型彼此之间的物种组成差距极大,因此凤阳山 2 号样带样地间的 Jaccard 相似性指数会随着海拔距离的增加呈现较大幅度的下降趋势。种群扩散与种群定居均受海拔高度的影响,植物群落的物种组成随着海拔的变化而发生变化,海拔梯度间生境及群落结构差异性越大,物种多样性变化越明显,海拔高度接近的群落间相似性指数较高^[60]。本次研究区域内 β 多样性与地形因子的 Mantel 检验结果显示百山祖国家公园海拔梯度上植物群落 β 多样性与海拔、坡度、坡向均呈显著的相关关系,其中海拔与 β 多样性的相关系数最高,表明海拔梯度变化对植物群落 β 多样性的影响最大;坡度和坡向

也和 β 多样性呈显著相关关系,其中坡度的相关系数为 0.28,表明坡度也对植物群落的 β 多样性有一定的影响,坡向对 β 多样性的影响较小,相关性不强。这表明海拔是影响百山祖国家公园海拔梯度上植物群落更替的主要地形因子,这可能是因为随着海拔梯度的变化,水热条件也会随之发生变化^[61-62],海拔变化所带动的这些水热条件的变化对植物群落的影响要大于坡度坡向等地形因子单独对植物群落的影响,因此海拔成为了影响植物群落更替的主要地形因子。

物种 β 多样性的分解是将物种周转(或物种替换)和嵌套(或丰富度差异)两种过程对总体 β 多样性的作用进行拆分,有助于进一步探究群落物种组成差异的驱动机制^[63]。通过对 Jaccard 相异性指数进行分解,结果显示总体上物种周转组分要大于嵌套组分,即在海拔梯度上物种周转组分占主导地位,各植物群落物种组成差异由物种更替控制,这与梁红柱等^[64]对太行山东坡中段植物多样性垂直分布格局的研究结论相似,可能是因为海拔梯度带来水热条件的变化加剧了环境异质性,为植物提供了更多样的生存环境^[61]。虽然物种数在不同海拔梯度上存在一定程度的波动,但通过 β 多样性的分解可知物种丧失或增加对物种组成的贡献明显不及物种周转或替换。本研究中 β 多样性分解结果显示物种周转占主要地位,反映了百山祖国家公园不同海拔梯度植物群落中独有的物种较多,但因单物种的重要值在不同层次中较低,物种在竞争中处于劣势,所以在生物多样性的监测中尤其需要关注独有物种和重要值低的物种数量的动态变化。

4 结论

(1) 百山祖国家公园植物群落的物种丰富度指数、Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、Pielou 指数与海拔梯度均呈显著负相关关系,物种 α 多样性在百山祖国家公园的中低海拔地区较高。地形因子中海拔对物种 α 多样性影响最大,坡度次之,坡向与 α 多样性相关性不强,影响较小。

(2) 百山祖国家公园植物群落的 β 多样性较好地反映出植物群落随海拔的梯度变化。在海拔梯度上,海拔 1000 m 处正好处在五岭坑样带和凤阳山 1 号样带的交界处;1200 m 处为典型常绿阔叶林与山地常绿阔叶林之间的过渡地带;1400 m 处为凤阳山 1 号样带和凤阳山 2 号样带的交界区域;1500 m 以上落叶树种和针叶树种的比例开始逐渐上升;1800 m 以上的常绿树种比例大幅减少,针叶树种开始占据优势地位;海拔 1880 m 以上的区域为亚热带与热带灌草丛。无论在整体水平上还是在各个子样带水平上,随着样地间海拔距离的增大,样地间 Jaccard 相似性指数都与海拔距离呈显著的负相关关系,即群落的 Jaccard 相似性指数随着海拔距离的增大而减小。植物群落 β 多样性与海拔、坡度、坡向均呈显著的相关关系,其中海拔的影响最大,坡度次之,坡向的影响较小。在海拔梯度上物种 β 多样性的周转组分占主导地位,各植物群落物种组成差异由物种更替控制。

本研究暂未对样地中个体胸径小于 1 cm 的植物物种(草本植物、木本植物幼苗等)进行调查,这有可能低估群落中的物种多样性,因此关于这方面的工作会在后续研究中进行补充完善,以求更好的为百山祖国家公园海拔梯度上生物多样性的维持与保护提供科学参考。

致谢: 浙江大学王震、尤镁、张煜涵,中国计量大学张涵雨等参与百山祖国家公园垂直样带野外调查、数据录入等工作,赖正标、赖正林、姜淦冰、赖林福、姜兴福及五岭坑、凤阳山当地师傅在野外调查中提供帮助,特此致谢。

参考文献(References):

- [1] 汪殿蓓,暨淑仪,陈飞鹏. 植物群落物种多样性研究综述. 生态学报, 2001, 20(4): 55-60.
- [2] Curtis J T, McIntosh R P. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. Ecology, 1951, 32(3): 476-496.
- [3] 张晓龙,周继华,蔡文涛,管天玉,高楠楠,杜会,姜联合,来利明,杨大文,丛振涛,郑元润. 水分梯度下黑河流域荒漠植物群落多样性特征. 生态学报, 2017, 37(14): 4627-4635.
- [4] 刘维璋,王杰,王勇,杨帆. 三峡水库消落区不同海拔高度的植物群落多样性差异. 生态学报, 2012, 32(17): 5454-5466.
- [5] Lortie C J, Brooker R W, Choler P, Kikvidze Z, Michalet R, Pugnaire F I, Callaway R M. Rethinking plant community theory. Oikos, 2004, 107

- (2): 433-438.
- [6] Rad J E, Manthey M, Mataji A. Comparison of plant species diversity with different plant communities in deciduous forests. *International Journal of Environmental Science & Technology*, 2009, 6(3): 389-394.
- [7] 郑元润. 大青沟森林植物群落物种多样性研究. *生物多样性*, 1998, 6(3): 31-36.
- [8] Ding J Y, Zhao W W, Daryanto S, Wang L X, Fan H, Feng Q, Wang Y P. The spatial distribution and temporal variation of desert riparian forests and their influencing factors in the downstream Heihe River Basin, China. *Hydrology and Earth System Sciences*, 2017, 21(5): 2405-2419.
- [9] 靳朝, 雷霆. 水分梯度下洞庭湖洲滩植物群落多样性特征. *湿地科学*, 2015, 13(2): 177-183.
- [10] 李新荣, 何明珠, 贾荣亮. 黑河中下游荒漠区植物多样性分布对土壤水分变化的响应. *地球科学进展*, 2008, 23(7): 685-691.
- [11] Marks C O, Muller-Landau H C, Tilman D. Tree diversity, tree height and environmental harshness in eastern and western North America. *Ecology Letters*, 2016, 19(7): 743-751.
- [12] Beniston M. Climatic change in mountain regions: a review of possible impacts. *Advances in Global Change Research*. Dordrecht: Springer Netherlands, 2003: 5-31.
- [13] Engler R, Randin C, Thuiller W, Dullinger S, Zimmermann N E, Araújo M B, Pearman P B, Le Lay G, Piedallu C, Albert C H, Choler P, Coldea G, de Lamo X, Dirnbek T, Gégout J, Gómez-García D, Grytnes J, Heegaard E, Hístad F, Nogués-Bravo D, Normand S, Puca M, Sebastià M T, Stanisci A, Theurillat J, Trivedi M, Vittoz P, Guisan A. 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology*, 2011, 17(7): 2330-2341.
- [14] Liang H Z, Fu T G, Gao H, Li M, Liu J T. Climatic and non-climatic drivers of plant diversity along an altitudinal gradient in the Taihang Mountains of northern China. *Diversity*, 2023, 15(1): 66.
- [15] Chapin F S, Bloom A J, Field C B, Waring R H. Plant Responses to Multiple Environmental Factors: Physiological ecology provides tools for studying how interacting environmental resources control plant growth. *BioScience*, 1987, 37(1): 49-57.
- [16] Körner C. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22(11): 569-574.
- [17] 唐志尧, 方精云. 植物物种多样性的垂直分布格局. *生物多样性*, 2004, 12(1): 20-28.
- [18] Greenberg J A, Dobrowski S Z, Vanderbilt V C. Limitations on maximum tree density using hyperspatial remote sensing and environmental gradient analysis. *Remote Sensing of Environment*, 2009, 113(1): 94-101.
- [19] Lenoir J, Graae B J, Aarrestad P A, Alsos I G, Armbruster W S, Austrheim G, Bergendorff C, Birks H J, Brøthen K A, Brunet J, Bruun H H, Dahlberg C J, Decocq G, Diekmann M, Dynesius M, Ejrnaes R, Grytnes J A, Hylander K, Klanderud K, Luoto M, Milbau A, Moora M, Nygaard B, Odland A, Ravolainen V T, Reinhardt S, Sandvik S M, Schei F H, Speed J D, Tveraaabak L U, Vandvik V, Velle L G, Virtanen R, Zobel M, Svenning J C. Local temperatures inferred from plant communities suggest strong spatial buffering of climate warming across Northern Europe. *Global Change Biology*, 2013, 19(5): 1470-1481.
- [20] Zimmermann P, Tasser E, Leitinger G, Tappeiner U. Effects of land-use and land-cover pattern on landscape-scale biodiversity in the European Alps. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2010, 139(1/2): 13-22.
- [21] Linder H P, de Klerk H M, Born J, Burgess N D, Fjeldsø J, Rahbek C. The partitioning of Africa: statistically defined biogeographical regions in sub-Saharan Africa. *Journal of Biogeography*, 2012, 39(7): 1189-1205.
- [22] Guo Q F, Kelt D A, Sun Z Y, Liu H X, Hu L J, Ren H, Wen J. Global variation in elevational diversity patterns. *Scientific Reports*, 2013, 3: 3007.
- [23] Sanders N J, Rahbek C. The patterns and causes of elevational diversity gradients. *Ecography*, 2012, 35(1): 1-3.
- [24] 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. *生态学杂志*, 2017, 36(2): 541-554.
- [25] Whittaker R H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 1960, 30(3): 279-338.
- [26] De Frenne P, Rodríguez-Sánchez F, Coomes D A, Baeten L, Verstraeten G, Vellend M, Bernhardt-Römermann M, Brown C D, Brunet J, Cornelis J, Decocq G M, Dierschke H, Eriksson O, Gilliam F S, Hédél R, Heinken T, Hermy M, Hommel P, Jenkins M A, Kelly D L, Kirby K J, Mitchell F J, Naaf T, Newman M, Peterken G, Petrík P, Schultz J, Sonnier G, Van Calster H, Waller D M, Walther G R, White P S, Woods K D, Wulf M, Graae B J, Verheyen K. Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2013, 110(46): 18561-18565.
- [27] Chun J H, Lee C B. Partitioning the regional and local drivers of phylogenetic and functional diversity along temperate elevational gradients on an East Asian peninsula. *Scientific Reports*, 2018, 8: 2853.
- [28] Horák J, Materna J, Halda J P, Mladenović S, Bogusch P, Pech P. Biodiversity in remnants of natural mountain forests under conservation-oriented management. *Scientific Reports*, 2019, 9: 89.
- [29] 何斌, 李青, 陈群利, 李望军, 游萍. 黔西北黄杉群落物种多样性的海拔梯度格局. *生态环境学报*, 2021, 30(6): 1111-1120.
- [30] 赵亮, 杨治春, 周卷华, 王国强, 尹秋龙, 赵锦, 齐光, 原作强. 秦岭北麓典型栓皮栎天然次生林群落结构与物种组成. *应用生态学报*, 2023, 34(12): 3214-3222.
- [31] 金孝锋, 丁炳扬, 郑朝宗, 叶珍林, 陈小荣. 浙江百山祖自然保护区种子植物区系分析. *云南植物研究*, 2004, 26(6): 605-618.
- [32] 马克平, 黄建辉, 于顺利, 陈灵芝. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 II 丰富度、均匀度和物种多样性指数. *生态学报*, 1995, 15(3): 268-277.
- [33] 方精云, 沈泽昊, 唐志尧, 王志恒. "中国山地植物物种多样性调查计划" 及若干技术规范. *生物多样性*, 2004, 12(1): 5-9.

- [34] Wolf J H D. Diversity patterns and biomass of epiphytic bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the northern *Andes*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1993, 80(4): 928.
- [35] 覃光莲, 谭劲英. Mantel 方法在生态学中的应用. *生物数学学报*, 2014, 29(3): 507-512.
- [36] Odland A, Birks H J B. The altitudinal gradient of vascular plant richness in Aurland, western Norway. *Ecography*, 1999, 22(5): 548-566.
- [37] Gaston K J. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 2000, 405: 220-227.
- [38] 张树斌, 王襄平, 吴鹏, 孙晗, 李巧燕, 吴玉莲, 韩威, 武炯. 吉林灌木群落物种多样性与气候和局域环境因子的关系. *生态学报*, 2018, 38(22): 7990-8000.
- [39] 朱珣之, 张金屯. 中国山地植物多样性的垂直变化格局. *西北植物学报*, 2005, 25(7): 1480-1486.
- [40] 王志恒, 陈安平, 朴世龙, 方精云. 高黎贡山种子植物物种丰富度沿海拔梯度的变化. *生物多样性*, 2004, 12(1): 82-88.
- [41] Zhang W X, Huang D Z, Wang R Q, Liu J, Du N. Altitudinal patterns of species diversity and phylogenetic diversity across temperate mountain forests of northern China. *PLoS One*, 2016, 11(7): e0159995.
- [42] Kessler M. Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in the central Bolivian *Andes*. *Plant Ecology*, 2000, 149(2): 181-193.
- [43] Naniwadekar R, Vasudevan K. Patterns in diversity of anurans along an elevational gradient in the Western Ghats, South India. *Journal of Biogeography*, 2007, 34(5): 842-853.
- [44] Fosaa A M. Biodiversity patterns of vascular plant species in mountain vegetation in the Faroe Islands. *Diversity and Distributions*, 2004, 10(3): 217-223.
- [45] Grytnes J A. Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography*, 2003, 26(3): 291-300.
- [46] Lovett J C, Marshall A R, Carr J. Changes in tropical forest vegetation along an altitudinal gradient in the Udzungwa Mountains National Park, Tanzania. *African Journal of Ecology*, 2006, 44(4): 478-490.
- [47] 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. *生物多样性*, 2004, 12(1): 115-122.
- [48] 王秀云, 张晓红, 庞春梅. 天目山不同海拔毛竹伐除区群落结构变化. *应用生态学报*, 2022, 33(11): 2889-2896.
- [49] Odgaard M V, Bøcher P K, Dalgaard T, Moeslund J E, Svenning J C. Human-driven topographic effects on the distribution of forest in a flat, lowland agricultural region. *Journal of Geographical Sciences*, 2014, 24(1): 76-92.
- [50] Ouyang S, Xiang W H, Gou M M, Chen L, Lei P F, Xiao W F, Deng X W, Zeng L X, Li J R, Zhang T, Peng C H, Forrester D I. Stability in subtropical forests: the role of tree species diversity, stand structure, environmental and socio-economic conditions. *Global Ecology and Biogeography*, 2021, 30(2): 500-513.
- [51] 李军玲, 张金屯. 太行山中段植物群落物种多样性与环境的关系. *应用与环境生物学报*, 2006, 12(6): 766-771.
- [52] 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. *应用与环境生物学报*, 2022, 28(2): 331-338.
- [53] Begon M, Harper L, Townsend C R. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1987.
- [54] Whittaker R H. Evolution and measurement of species diversity. *TAXON*, 1972, 21(2/3): 213-251.
- [55] Graham C H, Fine P V A. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters*, 2008, 11(12): 1265-1277.
- [56] Buckley L B, Jetz W. Linking global turnover of species and environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(46): 17836-17841.
- [57] Jankowski J E, Ciecka A L, Meyer N Y, Rabenold K N. Beta diversity along environmental gradients: implications of habitat specialization in tropical montane landscapes. *Journal of Animal Ecology*, 2009, 78(2): 315-327.
- [58] Stohlgren T J, Binkley D, Chong G W, Kalkhan M A, Schell L D, Bull K A, Otsuki Y, Newman G, Bashkin M, Son Y. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs*, 1999, 69(1): 25-46.
- [59] 叶荣欢, 李登江, 余德会, 郑德谋, 谢镇国, 吴必锋, 古定豪. 雷公山保护区甜槠群落乔木层物种多样性及其相关性研究. *湖南林业科技*, 2022, 49(6): 66-71.
- [60] 金慧, 赵莹, 赵伟, 尹航, 秦立武, 崔凯峰, 李晓杰, 黄祥童. 长白山牛皮杜鹃群落物种多样性的海拔梯度变化及相似性. *生态学报*, 2015, 35(1): 125-133.
- [61] Heino J, Nokela T, Soininen J, Tolkkinen M, Virtanen L, Virtanen R. Elements of metacommunity structure and community-environment relationships in stream organisms. *Freshwater Biology*, 2015, 60(5): 973-988.
- [62] 祖奎玲, 王志恒. 山地物种海拔分布对气候变化响应的研究进展. *生物多样性*, 2022, 30(5): 123-137.
- [63] Harrison S, Ross S J, Lawton J H. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *The Journal of Animal Ecology*, 1992, 61(1): 151.
- [64] 梁红柱, 刘丽丽, 高会, 付同刚, 朱建佳, 苏杨, 刘金铜. 太行山东坡中段植物多样性垂直分布格局及其驱动因素. *中国生态农业学报: 中英文*, 2022, 30(7): 1091-1100.