

DOI: 10.3969/j.issn.1003-0972.2019.01.011

文章编号: 1003-0972(2019)01-0062-07

# 环境因子对滇西北地区植物多样性 分布格局的影响

冯建孟\*, 胡小康

(大理大学 农学与生物科学学院, 云南 大理 671003)

**摘要:** 利用一元回归分析和偏回归分析, 探讨了滇西北地区温、热带植物的分布格局及其控制因素。结果表明, 温带植物多样性的高值主要出现在研究区域北部, 而热带植物多样性则未呈现明显的纬度趋势。热带植物比重高值主要出现在研究区域南部, 而温带植物比重高值主要出现在北部。生境异质性对温带植物多样性的解释率明显高于对热带植物多样性的解释率。这意味着, 生境异质性对多样性格局的影响力可能在一定程度上取决于植物的生物地理分布区性质。气候因子对温、热带植物比重的解释率明显高于对温、热带植物多样性的解释率。相比气候因子与温、热带植物多样性的关系, 气候因子与温、热带植物比重之间关系可能更能反映滇西北地区温、热带植物的生态位保守性。

**关键词:** 生物地理分布区性质; 气候因子; 生境异质性; 滇西北; 植物多样性

中图分类号: Q948.1

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



## Effects of Environmental Factors on Spatial Patterns of Plant Diversity in Northwest Yunnan

FENG Jianmeng\*, HU Xiaokang

(Department of Agronomy and Life Science, Dali University, Dali 671003, China)

**Abstract:** Univariate and partial regressions were used to investigate the influences of predictors. Higher temperate species diversity was mostly observed in the northern parts of the study area, whereas, no any obvious latitudinal trends were observed on tropical species diversity. Higher proportions of tropical species were observed in the southern parts, whereas those of temperate species were observed in the northern parts. Habitat heterogeneity explained higher percentage of the spatial variation of temperate species diversity than for that of tropical species diversity. It may imply that the influence of habitat heterogeneity on plant diversity may be modified by the taxa's biogeographic affinities. Higher percentages of variation in the proportions of tropical and temperate species than those of tropical and temperate species diversities were explained by climate predictors. It suggested that niche conservatism of tropical and temperate plants in the study area was more accurately reflected by the associations between species diversity with tropical and temperate affinities and climatic conditions than those between the proportions of tropical and temperate plants and climatic conditions.

**Key words:** biogeographical affinities; climate predictors; habitat heterogeneity; Northwest Yunnan; seed plant diversity

### 0 引言

理解物种多样性分布格局的决定因素是生态学和生物地理学的基础课题<sup>[1]</sup>。数十年来, 大量环境因子用于解释大尺度多样性的分布格局。其中,

很多表征热量、水分和气候季节性的气候因子<sup>[2,3]</sup>和生境异质性因子<sup>[4]</sup>被认为与不同地区、不同尺度的多样性格局密切相关。例如, 热量因子强烈影响物种多样性的纬度格局, 导致低纬度地区或热带地区物种多样性的高值<sup>[2,3]</sup>。同时, 表征生境异质性的

收稿日期: 2018-09-21; 修订日期: 2018-11-02; \* 通信联系人, E-mail: fjm@pku.org.cn

基金项目: 国家自然科学基金项目(31560178); 云南省高校滇西北植物保护生物学科技创新团队平台

作者简介: 冯建孟(1971—), 男, 浙江慈溪人, 教授, 博士, 主要从事中国西南地区植物多样性的空间分布格局研究。

海拔高差、年均温空间差值和年降水空间差值被经常用来解释山区植物多样性的分布格局<sup>[4-7]</sup>.但是截至目前,有关气候与生境异质性和多样性格局的相对解释力还存在着一定的争议<sup>[3-8]</sup>.有研究表明,气候因子是影响中国种子植物多样性大尺度格局的主导因子<sup>[7,8]</sup>,但同时,也有研究表明,生境异质性在物种多样性格局中扮演着主要角色<sup>[4,5,9,10]</sup>.因此,相关研究有待进一步深入.

生物地理分布区性质主要反映特定生物类群的起源、迁移、进化历史和分布中心<sup>[11-13]</sup>.不同生物地理分布区性质的物种可表现出不同的生理、生态特性<sup>[14-17]</sup>.例如,热带生物地理分布区性质的物种可能对低温的耐受力较低,而温带生物地理分布区性质的物种则相反<sup>[15-17]</sup>.不同生物地理分布区性质的植物对环境因子可能表现出不同的生态适应特点,并出现不同的多样性地理分布格局.由于不同生物地理分布区性质的植物具有不同的生理、生态特性,因而,可能具有不同的生态位,进而可能影响其对生境的利用.所以,生物地理分布区性质可能在一定程度上修饰生境异质性和多样性格局的影响.

生态位保守假说也经常用于解释物种多样性的地理分布格局<sup>[18-20]</sup>.这一假说认为,随着与起源地生态位的远离,该生物类群的多样性呈递减趋势<sup>[19]</sup>.这一假说在一定程度上得到了物种多样性纬度格局的支持<sup>[21,22]</sup>.例如,有研究发现,美国热带蝴蝶多样性的纬度递减格局可能受制于冬季低温<sup>[23]</sup>.但是,BOUCHER-LALONDE 等 (2015)<sup>[24]</sup>发现具有热带生态位的鸟类和哺乳动物科的多样性并不符合生态位保守性假说的预测.因此,相关研究有待进一步深入.笔者认为,不同于温、热带植物的多样性,温、热带植物的比重可能更能反映植物的生态位保守性,或许更符合生态位保守性假说的预测.但截至目前,相关研究还未见报道.因此,本研究利用滇西北地区的大尺度植物分布数据,探讨研究区域内的温、热带植物多样性分布格局,探索决定该格局的决定性因素,并验证生境异质性和气候的相对解释力与生物地理分布区性质之间的联系,以此为基础,比较温、热带植物物种多样性格局及其比重格局对生态位保守假说的支持度.

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域概况

研究区域位于中国西南地区云南省西北部,介于北纬 24°09'—29°12'和东经 98°05'—102°24',包

括 38 个县,土地面积 138 146 km<sup>2</sup>(图 1).研究区域属于三江并流地区,金沙江、澜沧江和怒江由南往北流经区域全境.与此相一致,区域内地形切割剧烈,海拔高差巨大.研究区域内由南到北表现出不同的气候类型,同时,随着海拔的升高,也表现出明显的垂直气候.总体上,滇西北地区的气候随着纬度和海拔的升高,气候类型依次为热带雨林气候、亚热带气候、暖温带气候、温带气候以及高寒气候.与气候梯度相一致,滇西北地区分布着热带季雨林、亚热带常绿阔叶林、暖温性针叶林、寒温性针叶林和高寒草甸等<sup>[21]</sup>.

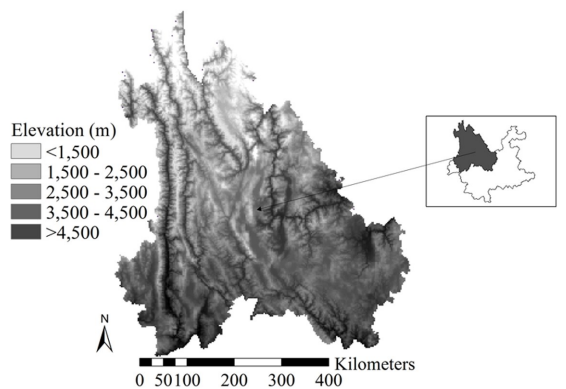


图 1 研究区域的地理位置和地形

Fig. 1 Location and topography of the studied area

### 1.2 物种数据

本研究中的植物物种数据主要来自《云南植物志》<sup>[26]</sup>.此外,参考了研究区域内地方性植物志和自然保护区的植物数据.在此基础上,删除了物种名录中的外来物种和栽培物种.并利用吴征镒先生编纂的中国种子植物属的区系分类系统<sup>[27,28]</sup>,界定种子植物的生物地理分布区性质.根据这一区系分类系统,将研究区域内的种子植物划分为世界性分布、热带分布和温带分布等三大类.参照 WANG et al. (2011)<sup>[7]</sup>的方法,将植物属的生物地理分布区性质赋予该对应属之下的植物物种.一共获得 8494 种种子植物,其中,热带种子植物 2637 种 (31.1%),温带种子植物 4589 种 (54.0%)和世界性分布种子植物 1268 种 (14.9%).考虑到世界性分布物种占比较小及温、热带植物相对明确的生理、生态特性,本研究参照过去的相关研究<sup>[29]</sup>,仅考虑了温、热带植物的物种丰富度.根据各物种的分布信息,获得了研究区域内各县域内的总物种丰

富度、对应的属区系性质及温、热带植物物种的丰富度。以此为基础,估算了各县域内温、热带植物所占的比重。考虑到面积的影响,利用单位面积的物种多样性代表植物多样性,用公式(1)进行估算。

$$D = S / \ln A, \quad (1)$$

式中:  $D$  为物种密度,  $S$  为物种丰富度,  $A$  为各县域的面积。

### 1.3 环境因子

环境因子分为气候因子和生境异质性因子两大类。气候因子包括热量因子组、降水因子组和季节性因子组等三组。热量因子组包括年均温、冬季均温、潜在蒸散量、温暖指数和暖季均温;降水因子组主要包括年降水量、干燥指数、降雨量、干季降水、实际蒸散量和水分匮乏指数等;季节性因子组主要包括温度季节性、温度年较差和降水季节性。生境异质性因子主要包括年降水空间差值(研究单元内年降水量最高值-年降水量最低值,下同)、年均温空间差值、潜在蒸散量空间差值、实际蒸散量空间差值、冬季均温空间差值、暖季均温空间差值和干季降水空间差值。年降水量、冬季均温、暖季均温、年降水量、温度季节性、降水季节性、温度年较差以及用于计算温暖指数的月均温均来自 World Clim-Global Climate Data (<http://www.worldclim.org/>)<sup>[30]</sup>。潜在蒸散量、实际蒸散量和干旱指数均来自于空间信息联合组织(the Consortium for Spatial Information)<sup>[31]</sup>。所有环境因子数据的精度为 30 s (约等于 1 km×1 km)。

### 1.4 分析方法

首先,利用一元回归分析探讨各环境因子对温、热带植物多样性及其比重的影响。其次,进行了偏回归分析,获得气候因子和生境异质性因子对温、热带植物多样性和比重格局的相对解释率。考虑到环境因子之间,尤其是气候因子之间和生境异质性因子之间,可能存在着明显的相关性,在参与偏回归分析的因子选择上,遵循以下三点:1) 在一元回归分析中,未达到显著性水平的因子不参与偏回归分析;2) 气候因子组和生境异质性因子组中,各自最多只有一个因子参与偏回归分析;3) 气候因子组和生境异质性因子组中,各自最佳的且达到显著性水平的因子必须参与偏回归分析——通过偏回归分析,获得气候因子和生境异质性因子对温、热带植物多样性及其比重的各自总解释率和独立解释率。

## 2 研究结果

### 2.1 温、热带植物多样性及其比重的地理分布格局

总体植物多样性的高值主要出现在研究区域的北部地区(图 2a)。温带植物多样性亦呈现出相似的格局,即随着纬度的升高,温带植物的多样性呈显著递增趋势( $R^2 > 0.43, P < 0.01$ ) (图 2b)。热带植物多样性则未表现出明显的纬度趋势( $R^2 = 0.06, P > 0.05$ ) (图 2c)。热带植物比重的高值主要出现在研究区域南部地区,而温带植物的比重则相反。而且,两者在纬度梯度上均表现出显著的线性变化趋势,即随着纬度的升高,热带植物比重显著降低,而温带植物所占比重则显著增加( $R^2$ 均大于 0.67,  $P$ 均小于 0.001) (图 2d, 图 2e)。

### 2.2 环境因子对温、热带植物多样性及其比重的解释率

一元回归分析表明,来自生境异质性因子组的年均温空间差值、暖季均温空间差值、冬季均温空间差值和潜在蒸散量空间差值以及来自热量因子组的年均温、暖季均温、冬季均温、温暖指数、潜在蒸散量和最冷月潜在蒸散量解释率均超过 50% 的总体植物多样性的空间分异(表 1)。气候因子组中最有影响力的因子是最冷月潜在蒸散量(59.0%),生境异质性因子中,解释率最高的因子的冬季均温的空间差值(70.7%)。对热带植物多样性而言,所有的环境因子的解释率均比较低(均低于 25.0%),其中解释率最高的是来自生境异质性因子组的暖季均温空间差值,解释率为 25.0%;气候因子组中,对热带植物多样性地理格局解释率最高的为干燥指数,解释率为 18.6% (表 1)。对温带植物多样性而言,最重要的影响因子是来自生境异质性因子组的冬季均温空间差值,解释了温带植物多样性地理分异的 73.8%。对温带植物多样性格局解释率最高的气候因子为最冷月潜在蒸散量(67.7%) (表 1)。对热带植物的比重格局而言,气候因子组和生境异质性因子组中解释率最高因子分别为最冷月潜在蒸散量和冬季均温空间差值,其解释率分别为 77.3% 和 73.0% (表 1)。对温带植物比重格局而言,来自气候因子组和生境异质性因子组解释率最高的因子亦分别为最冷月潜在蒸散量和冬季均温空间差值,解释率分别为 78.9% 和 71.4% (表 1)。

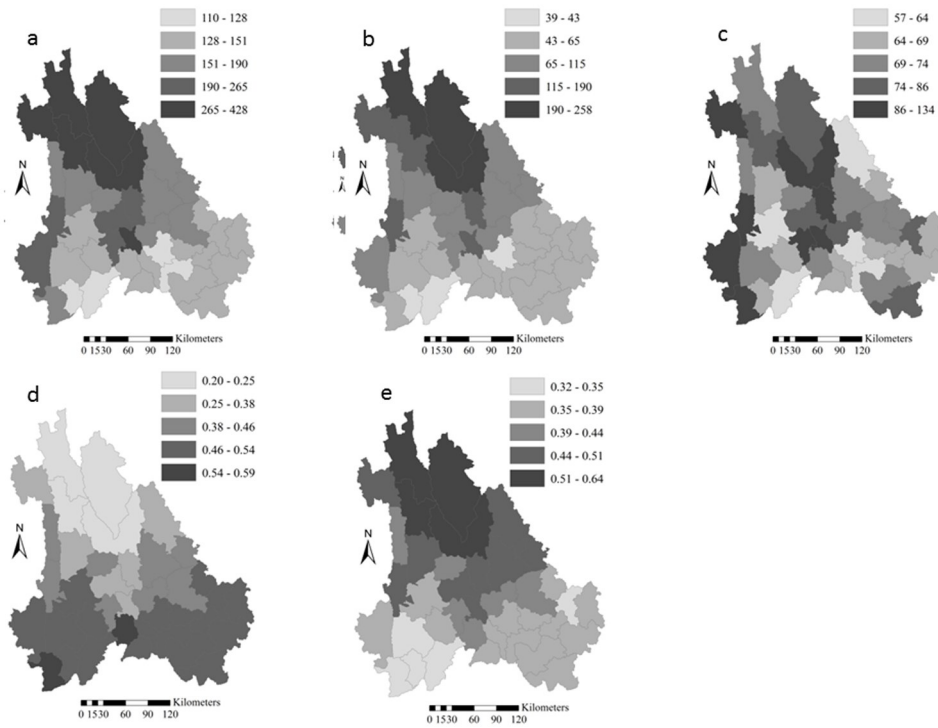


图 2 滇西北温、热带植物的多样性及其比重的分布格局

Fig. 2 Geographical patterns of diversity and proportions of temperate and tropical plants in Northwest Yunnan

注:a.总体植物多样性 (种/km<sup>2</sup>),b.温带植物多样性 (种/km<sup>2</sup>),c.热带植物多样性 (种/km<sup>2</sup>),d.热带植物比重,e.温带植物比重.

表 1 基于一元回归的环境因子对植物多样性及其比重的解释力

Tab. 1 Explanatory power of predictors on diversity and proportions of plants based on univariate regressions

环境因子组别	环境因子	解释率/%				
		总体植物多样性	热带植物多样性	温带植物多样性	热带植物比重	温带植物比重
气候因子组	年均温	-56.3	-6.9	-65.5	73.0	-75.1
	暖季均温	-54.5	-6.9	-63.2	70.2	-72.3
	冬季均温	-57.0	-6.9	-66.4	73.6	-75.9
	温暖指数	-56.4	-7.1	-65.3	72.9	-74.9
	潜在蒸散量	-53.1	-9.3	-59.7	65.2	-66.8
	最冷月潜在蒸散量	-59.0	-8.1	-67.7	77.3	-78.9
	干季降水	-4.3	3.7	-8.5	16.2	-15.8
	干燥指数	11.4	18.6	-8.2	-6.7	6.3
	年降雨量	-2.3	8.6	-6.3	9.9	-10.8
	年降水量	-1.8	8.8	-5.4	8.9	-9.6
	水分匮乏指数	-27.1	-13.1	-26.5	26.1	-26.8
	实际蒸散量	-15.4	1.1	-23.5	31.1	-31.7
	温度季节性	50.7	-4.6	60.5	-65.9	68.4
	降水季节性	1.0	-4.1	2.9	-8.9	8.0
	温度年较差	8.8	-1.2	14.4	-16.7	18.3
生境异质性因子组	年均温空间差值	67.6	24.8	69.0	-66.6	64.5
	年降水空间差值	12.7	14.5	10.2	-5.8	5.5
	潜在蒸散量空间差值	62.8	22.6	64.7	-56.9	55.8
	实际蒸散量空间差值	34.6	16.2	34.4	-30.2	28.7
	暖季均温空间差值	62.6	25.0	62.9	-57.1	54.8
	冬季均温差值	70.7	22.2	73.8	-73.0	71.4
干季降水空间差值	15.3	13.1	13.1	-19.3	17.5	

### 2.3 环境因子对温、热带植物多样性及其比重的相对解释率

偏回归分析表明,代表气候因子组的干燥度指数对热带植物多样性的解释率为 18.6%,代表生境异质性组的暖季均温空间差值的解释率为 25.0%;偏回归分析进一步表明,干燥度指数的独立解释率为 7.9%,暖季均温空间差值的独立解释率为 14.2%(图 3a).对温带植物多样性而言,代表生境异质性的冬季均温空间差值的总解释率(73.8%)和独立解释率(10.9%)均高于代表气候因子的最

冷月潜在蒸散量(67.7%和 4.8%)(图 3b).有关热带植物比重的偏回归分析表明,代表气候因子的最冷月潜在蒸散量的总解释率(77.3%)和独立解释率(10.3%)均高于代表生境异质性的冬季均温空间差值(73.0%和 6.0%)(图 3c).与此类似,表征气候因子的最冷月潜在蒸散量对温带比重的总解释率(78.9%)和独立解释率(12.2%)均高于代表生境异质性的冬季均温空间差值(71.4%和 4.7%)(图 3d).

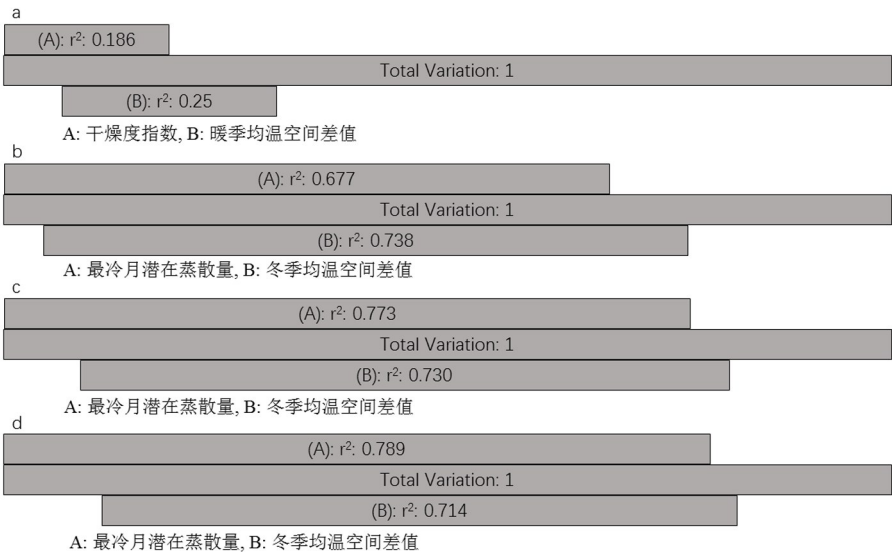


Fig. 3 Relative effects of predictors based on partial regressions

注:a.热带植物多样性, b.温带植物多样性, c.热带植物比重, d.温带植物比重.

## 3 讨论

气候与生境异质性对多样性格局的相对解释率一直存在争议.有研究发现,气候因子扮演着更重要的角色<sup>[3,7,8]</sup>,但也有研究认为,相对气候因子,生境异质性对多样性格局的影响更加重要<sup>[4,5]</sup>.本研究发现,无论是对总体多样性的塑造、还是对温、热带植物多样性地理格局的塑造,生境异质性的解释率均高于气候因子.因此,本研究结果支持了其中一类结论.但是,本研究仅仅是提供了一个相关研究案例,有关气候和生境异质性对多样性格局的相对解释率的研究还有待进一步深入.

温带植物多样性与热量因子之间存在着负相关关系.这在一定程度上符合生态位保守假说.温带植物可能适宜分布在温凉的气候环境,因此有可能被温暖的气候环境所限制.但是,过去的研究表明,温带植物的多样性与热量因子之间存在着单峰关系<sup>[29,32]</sup>.这一矛盾可能与过去相关研究与本研究之

间的不同热量梯度有关.例如,LI 和 FENG (2015)<sup>[29]</sup>的研究中冬季均温的气候梯度是 $-13.8^{\circ}\text{C} \sim 17.1^{\circ}\text{C}$ ,而本研究的相应梯度是 $-1.6^{\circ}\text{C}$ 到 $12.8^{\circ}\text{C}$ .尽管温带植物类群适宜分布在温凉的气候环境,但是,这一特性不一定能够适应极低的环境条件.所以,热量因子与温带植物多样性之间的关系,在一定程度上可能与当地的热量梯度的范围有关.

生境异质性因子对温带植物多样性格局的解释率明显高于对热带植物多样性格局的解释率.相关分析表明,随着表征生境异质性的冬季均温空间差值的增加,表征热量水平的最冷月潜在蒸散量呈递减趋势.这可能意味着,高度的生境异质性主要出现在高海拔的温凉气候环境中.这进一步意味着,研究区域内生境异质性的增加,实际上是低温或温凉生境的增加,这可能对温带植物而言是有意義的,而对热带植物而言则可能无法利用此类增加的生境.这一假设,在一定程度上与热带植物所占

比重随最冷月潜在蒸散量的增加而增加是一致的,即环境中的低温可能限制热带植物对生境的利用.所以,在滇西北地区,生境异质性对温、热带植物多样性的影响,在一定程度上可能与植物的生物地理分布区性质有关.

相对多样性分布格局的研究而言,温、热带植物的比重格局及其解释的研究较为少见.本研究结果表明,温、热带植物的比重在纬度梯度上呈现出相反的线性变化趋势,即喜温的热带植物所占比重随纬度和热量因子的减小呈递减趋势,而喜温凉的温带植物所占比重则呈递增趋势,这与温、热带植物的生态位保守性是一致的.研究结果也表明,气候因子,尤其是热量因子对温、热带植物比重格局的解释率明显高于对多样性格局的解释率.这可能意味着,气候因子对温、热带植物的分布起着重要的“过滤作用”,即低温“过滤”喜温的热带植物,高温或温暖的环境因子“过滤”喜温凉环境的温带植物.因此,上述结果证实了温、热带植物比重与气候因子之间的关系符合生态位保守性假说,即由于温、热带植物的生态位保守性,随着气候因子,尤其是热量水平的提高,热带植物所占比重增加,而温

带植物所占比重降低.研究结果也表明,热量因子对热带植物多样性格局的解释率明显低于对热带植物比重格局的解释率,这意味着,热量因子对热带植物多样性的“过滤”能力相对较弱.因此,相对气候因子与热带植物多样性之间的关系,气候因子与热带植物比重之间的关系更符合生态位保守性假说的预测.

#### 4 结论

温带植物多样性的空间分布与纬度呈正比,而热带植物多样性则未呈现明显的纬度趋势.温、热带植物的比重与纬度分别呈正比和反比关系.生境异质性对温带植物多样性的解释率明显高于对热带植物多样性的解释率.因此,生境异质性对多样性格局的影响力在一定程度上取决于植物的生物地理分布区性质.气候因子对温、热带植物比重的解释率高于对温、热带植物多样性的解释率.所以,相比气候因子与多样性的关系,气候因子与温、热带植物比重之间关系可能更能反映滇西北地区温、热带植物的生态位保守性.

#### 参考文献:

- [1] 杨光澍,冯建孟. 西藏地区种子植物多样性分布格局和多样性分化特点[J]. 信阳师范学院学报(自然科学版), 2016, 29(3): 405-411.  
YANG G S, FENG J M. The spatial patterns of species diversity of seed plants and its differentiation in Tibet[J]. Journal of Xinyang Normal University(Natural Science Edition), 2016, 29(3): 405-411.
- [2] CURRIE D J, PAQUIN V. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees[J]. Nature, 1987, 329(9): 326-327.
- [3] CURRIE D J, MITTELBAACH G G, CORNELL H V, et al. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness[J]. Ecology Letters, 2004, 7(1): 1121-1134.
- [4] KERR J T, PACKER L. Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions [J]. Nature, 1997, 385(1): 252-254.
- [5] QIAN H, RICKLEFS R E. Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants[J]. Nature, 2000, 407(9): 180-182.
- [6] RUGGIERO A, HAWKINS B A. Why do mountains support so many species of birds? [J]. Ecography, 2008, 31(3): 306-315.
- [7] WANG Z H, FANG J Y, TANG Z Y, et al. Patterns, determinants and models of woody plant diversity in China[J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2011, 278(10): 2122-2132.
- [8] QIAN H. Environmental determinants of woody plant diversity at a regional scale in China[J]. PLoS One, 2013, 8(9): 1-6.
- [9] DOUDA J, BOUBLIK K, DOUDOVA J, et al. Plant species coexistence at local scale in temperate swamp forest: test of habitat heterogeneity hypothesis[J]. Oecologia, 2012, 169(1): 523-534.
- [10] CERVELLI E W, LUNDHOLM J T, DU X. Spontaneous urban vegetation and habitat heterogeneity in Xi'an, China[J]. Landscape and Urban Planning, 2013, 120(3): 25-33.
- [11] MORRONE J J. On biotas and their names[J]. Systematics & Biodiversity, 2014, 12(1): 386-392.

- [12] PASSALACQUA N. On the definition of element, chorotype and component in biogeography[J]. *Journal of Biogeography*, 2015, 42(4): 611-618.
- [13] FERRO I, NAVARRO-SIGÜENZA A G, MORRONE J J. Biogeographical transitions in the Sierra Madre Oriental, Mexico, shown by chorological and evolutionary biogeographical affinities of passerine birds (Aves, Passeriformes) [J]. *Journal of Biogeography*, 2017, 44(1): 2145-2160.
- [14] SAKAI A. Freezing tolerance of evergreen and deciduous broad-leaved trees in Japan with reference to tree regions [J]. *Low Temperature Science Ser B Biological Sciences*, 1979, 36(3): 1-19.
- [15] WOODWARD F I. *Climate and plant distribution*[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1987.
- [16] WIENS J J, DONOGHUE M J. Historical biogeography, ecology, and species richness[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2004, 19(12): 639-644.
- [17] 赖云云, 冯建孟, 袁媛媛. 气候变化对尼泊尔地区热带植物海拔分布格局的影响[J]. *信阳师范学院学报(自然科学版)*, 2018, 31(2): 233-239.
- LAI Y Y, FENG J M, YUAN Y Y. The influences of climate change on the elevational patterns of tropical plants in Nepal[J]. *Journal of Xinyang Normal University(Natural Science Edition)*, 2018, 31(2): 233-239.
- [18] HAWKINS B A, DINIZ-FILHO J A F, JARAMILLO C A, et al. Climate, niche conservatism, and the global bird diversity gradient[J]. *American Naturalist*, 2007, 170(1): 16-27.
- [19] WIENS J J, ACKERLY D D, ALLEN A P, et al. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology[J]. *Ecology Letters*, 2010, 13(2): 1310-1324.
- [20] ROMDAL T S, ARAUJO M B, RAHBEK C. Life on a tropical planet, niche conservatism and the global diversity gradient[J]. *Global Ecology & Biogeography*, 2013, 22(3): 344-350.
- [21] SMITH S A, STEPHENS P R, WIENS J J. Replicate patterns of species richness, historical biogeography, and phylogeny in holarctic treefrogs[J]. *Evolution*, 2005, 59(1): 2433-2450.
- [22] PYRON R A, BURBRINK F T. Can the tropical conservatism hypothesis explain temperate species richness patterns? An inverse latitudinal biodiversity gradient in the New World snake tribe Lampropeltini[J]. *Global Ecology & Biogeography*, 2009, 18(2): 406-415.
- [23] HAWKINS B A, DEVRIES P J. Tropical niche conservatism and the species richness gradient of North American butterflies[J]. *Journal of Biogeography*, 2009, 36(5): 1698-1711.
- [24] BOUCHER-LALONDE V, DE CAMARGO R X, FORTIN J M, et al. The weakness of evidence supporting tropical niche conservatism as a main driver of current richness-temperature gradients[J]. *Global Ecology & Biogeography*, 2015, 24(1): 795-803.
- [25] 吴征镒. *云南植被*[M]. 北京: 科学出版社, 1987.
- WU Z Y. *Vegetation of Yunnan*[M]. Beijing: Science Press, 1987.
- [26] 吴征镒. *云南植物志*[M]. 北京: 科学出版社, 2006.
- WU Z Y. *Flora Yunnanica*[M]. Beijing: Science Press, 2006.
- [27] 吴征镒. 中国种子植物属的分布区类型[J]. *云南植物研究*, 1991, 13(S4): 1-139.
- WU Z Y. The areal-types of Chinese genera of seed plants[J]. *Acta Botanical Yunnanica*, 1991, 13(S4): 1-139.
- [28] 吴征镒, 周浙昆, 孙航, 等. *中国种子植物区系的起源与演化*[M]. 昆明: 云南科技出版社, 2006.
- WU Z Y, ZHOU Z K, SUN H, et al. The areal-types of the world families of seed plants[M]. Kunming: Press of Science and Technology in Yunnan, 2003.
- [29] LI M, FENG J M. Biogeographical interpretation of elevational patterns of genus diversity of seed plants in nepal[J]. *PLoS ONE*, 2015, 10(10): 1-7.
- [30] HIJMANS R J, CAMERON S E, PARRA J L, et al. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas[J]. *International Journal of Climatology*, 2005, 25(3): 1965-1978.
- [31] ZOMER R J, BOSSIO D A, TRABUCCO A, et al. Trees and water, smallholder agroforestry on irrigated lands in Northern India[M]. Colombo: International Water Management Institute, 2007.
- [32] OOMMEN M A, SHANKER K. Elevational species richness patterns emerge from multiple local mechanisms in himalayan woody plants[J]. *Ecology*, 2005, 86(11): 3039-3047.

责任编辑:任长江