•研究报告•

西双版纳种子植物物种多样性的垂直格局及机制

徐 翔 张化永* 谢 婷 孙青青 田永兰

(华北电力大学工程生态学与非线性科学研究中心, 北京 102206)

摘要: 物种多样性海拔分布格局及其形成机制的研究是生物地理学和宏观生态学的重要议题之一。本文利用西双版纳植物专著资料, 结合高分辨率的地形和气候等数据, 探讨了面积、边界限制和现代气候对西双版纳野生种子植物物种丰富度及物种密度海拔分布格局的影响。结果表明: (1) 物种丰富度呈单峰分布格局, 面积(81.9%)、边界限制(17.5%)和气候(60.0–69.3%)都不同程度地解释了物种丰富度的单峰格局; (2) 利用幂函数种–面积关系计算的物种密度海拔大致呈减小的分布趋势, 气候的解释率降低为32.6–40.6%, 与边界限制无显著相关关系; (3) 利用等面积高度带划分得到的物种密度海拔呈单峰变化趋势, 物种密度与边界限制无显著相关性, 但气候对物种密度的解释率为81.6–89.9%。研究结果有助于准确全面地理解物种多样性的海拔分布格局及其成因机制, 为西双版纳生物多样性保护提供理论支撑和实践指导。

关键词: 物种丰富度; 物种密度; 种–面积关系; 中域效应; 海拔

Elevational pattern of seed plant diversity in Xishuangbanna and its mechanisms

Xiang Xu, Huayong Zhang*, Ting Xie, Qingqing Sun, Yonglan Tian

Research Center for Engineering Ecology and Nonlinear Science, North China Electric Power University, Beijing 102206

Abstract: The mechanisms underlying elevational patterns of species diversity remain one of the most important questions in biogeography and macroecology. We studied the effects of area, mid-domain effect (MDE) and contemporary climate on elevational patterns in species richness and species density for native seed plants in Xishuangbanna, for which we used plant monograph, digital elevation model, and large-scale climatic data. We found that: (1) area, MDE, and climate explained 81.9%, 17.5%, and 60.0–69.3% of the unimodal pattern in species richness; (2) when species richness calculated using the species–area hypothesis showed a decreasing pattern along the elevational gradient. Moreover, richness was not correlated to MDE and the explanatory power of climate decreased to 32.6–40.6%; (3) species richness calculated using equal-area elevational bands showed a hump-shaped pattern but was not correlated to MDE; the explanatory power of climate was 81.6–89.9%. Our results provides comprehensive insights into the theoretical mechanisms underlying elevational patterns in species diversity and also provide practical guidance for the biodiversity conservation in Xishuangbanna.

Key words: species richness; species density; species–area relationship; mid-domain effect; elevation

近年来, 物种丰富度海拔梯度的分布格局受到越来越多的关注(郑智等, 2014; Xu et al, 2017)。物种丰富度随海拔的上升呈4种变化趋势, 其中单峰分布格局最为普遍(Rahbek, 1997, 2005)。研究人员

从面积、中域效应和现代气候等多个角度对物种丰富度的海拔梯度格局进行了解释(Currie & Paquin, 1987; Colwell & Hurtt, 1994; Karger et al, 2011; 刘开明等, 2017)。其中, 物种丰富度随栖息地面积的

收稿日期: 2018-03-08; 接受日期: 2018-05-26

基金项目: 国家水体污染控制与治理科技重大专项(2017ZX07101001-01; 2015ZX07203-011; 2015ZX07204-007; 2009ZX07210-009)和中央高校基本科研业务费专项资金(2017MS065)。

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: bjecology@gmail.com

增加而增加的现象,被认为是“生态学中少有的几个真正的定理之一”(Lomolino, 2001; 李巧燕和王襄平, 2013),被描述为种-面积关系理论(species-area relationship) (Arrhenius, 1921)。中域效应(mid-domain effect, MDE)模型认为区域的边界会对物种的分布造成限制,即物种的分布不能超出区域的边界,这就造成区域中心物种的分布区重叠程度较大而边界附近重叠程度较小,在没有环境梯度和物种随机分布的情况下,会形成物种丰富度的单峰分布格局(Colwell & Lees, 2000)。已有很多研究表明MDE模型能很好地解释物种丰富度的海拔分布格局(Colwell & Hurltt, 1994; Sanders, 2002; Grytnes et al, 2010),但关于MDE的作用目前仍存在较多争议(Colwell et al, 2004)。

气候对物种丰富度空间分布格局的重要影响已得到广泛认可,其中以气候为基础的能量假说受到的关注最多(O'Brien, 1998; 王志恒等, 2009a)。常见的能量假说有生态学代谢假说(metabolic theory of ecology, MTE)、环境能量假说(ambient energy hypothesis)、水分-能量动态假说(water-energy dynamic hypothesis)、寒冷忍耐假说(freezing tolerance hypothesis)和生产力假说(productivity hypothesis) (王志恒等, 2009a)。基于个体新陈代谢速率与体形大小及绝对温度关系提出的生态学代谢假说预测物种丰富度的对数与绝对温度的倒数呈线性关系,且斜率介于-0.70至-0.60之间(Gillooly et al, 2001; Allen et al, 2002; Brown et al, 2004; 王志恒等, 2009b)。该假说通常采用年均温(mean annual temperature)和潜在蒸散量(potential evapotranspiration, PET)等指标来衡量某地区热量动能的多少(Currie, 1991)。基于水分对生物体能量利用过程的影响提出的水分-能量动态假说认为物种多样性的大尺度格局由热量动能和液态水分共同决定,通常用年均温或PET来衡量热量动能,用年降水量(mean annual precipitation)来衡量液态水分(O'Brien, 1993; Hawkins et al, 2003; 王志恒等, 2009a)。寒冷忍耐假说认为冬季低温限制物种生存,从而减少物种多样性(Hawkins, 2001),通常用最冷月最低温(minimum temperature of coldest month)来衡量。生产力假说认为能量在不同营养级之间的流动影响物种多样性的分布(Clarke & Gaston, 2006; Evans et al, 2006),通常用净初级生产

力(net primary productivity, NPP)或实际蒸散量(actual evapotranspiration, AET)来衡量一个地区的能量(Currie & Paquin, 1987; Adams & Woodward, 1989; Nogués-Bravo et al, 2008; 刘庆福等, 2015)。

面积和气候因素都随着海拔的变化而变化,中域效应主要制约山脚和山顶物种的分布范围,因此植物物种丰富度的垂直梯度格局受面积、中域效应和现代气候的共同制约(池秀莲和唐志尧, 2011),而且面积对植物物种丰富度的显著影响可能会掩盖中域效应和现代气候对植物物种丰富度的重要影响。因此,有必要剔除面积的影响探索植物物种多样性(消除面积影响后的物种丰富度,即物种密度)的垂直分布格局及其形成机制(Wang et al, 2007; Pouteau et al, 2015)。

目前,计算物种密度的方法有多种,其中应用最广泛的归纳为两种:(1)种-面积关系理论(王志恒等, 2004b; 冯建孟等, 2006);(2)将海拔梯度划分为数个等面积的高度带,每个高度带上的物种个数被视作去除了面积影响的物种丰富度,即物种密度(Bachman et al, 2004)。越来越多的研究采用上述两种方法探索物种密度的垂直梯度格局及其形成机制(朱源等, 2007; 和霞等, 2011),但是缺少在同一个区域同时采用上述两种方法揭示物种密度的海拔梯度格局并探索物种密度的不同计算方法对其格局影响的研究。

西双版纳是国际上生物多样性保护的关键和热点地区之一(Myers, 1988; 朱华等, 2015),拥有我国热带地区保存面积最大的热带森林(即我国生物多样性最丰富的生态系统之一)(朱华, 2007)。目前对西双版纳植物的研究主要集中在植物群落组成、群落特征和森林植被分类(李冬等, 2006; 朱华, 2006; 兰国玉等, 2008)等方面,而对物种丰富度和物种密度的海拔梯度格局及其形成机制的研究较少(刘洋等, 2007)。鉴于此,本文通过收集《云南西双版纳野生种子植物》(朱华和闫丽春, 2012)提供的物种分布信息,结合数字高程模型(DEM)、全球气候数据库(WorldClim)和统计分析方法,研究了西双版纳野生种子植物的物种丰富度和物种密度的垂直分布格局,从面积、中域效应和现代气候的角度探索了其形成机制,并系统比较了不同计算方法对物种密度的垂直分布格局及其形成机制解释的影响。

1 材料与方法

1.1 研究地点

西双版纳(21°09′–22°36′ N, 99°58′–101°50′ E)位于云南南部,其西、北、东三面与滇西南山原、山地相连,属于横断山系南端无量山脉和怒山山脉的余脉山原、山地地区(图1)。西双版纳占地面积19,690 km²,其四周为山地,中部主要为山原,也分布着许多盆地、低山和低丘,呈四周高中部低的地形,平均海拔约1,100 m。南腊河和澜沧江交汇处海拔最低,为414 m,澜沧江西岸的桦竹梁子海拔最高,为2,428 m。由于受印度洋季风的影响,西双版纳属于西部型热带季风气候,气候随地形和海拔的变化十分明显(朱华和闫丽春, 2012)。年均温为13.6–23.7℃,年降水存在干、湿季节分明和东湿西干的特点,年均降水量1,214–1,817 mm,其中80%以上集中在雨季(5–10月)。西双版纳的水平地带性植被为热带季节性雨林和季雨林,垂直地带性植被为热带山地常绿阔叶林(又称季常绿阔叶林)、热带山地雨林和热带季节性湿润林(朱华和闫丽春, 2012)。与气候和地带性植被类型相关的土壤类型包括海拔600–1,000 m的热带雨林、季雨林砖红壤,1,000–1,600 m的季风常绿阔叶林赤红壤,1,600 m以上的山地红壤和在某些地方间隔分布的岩性土(朱华和闫丽春, 2012)。

1.2 物种的海拔分布信息

植物物种的海拔分布信息来源于《云南西双版纳

野生种子植物》(朱华和闫丽春, 2012)。经统计,该专著提供了173科1,152属3,543种野生种子植物的海拔分布范围。对其中只有单一海拔记录的1,205个物种,在该记录的基础上加减50 m估计该物种的海拔分布上下限(Tang et al, 2014)。假设物种在其海拔上下限范围之内连续分布(Acharya et al, 2011)。

1.3 DEM、土地利用和气候数据

DEM (<http://gdex.cr.usgs.gov/gdex/>)和土地利用数据(Chen et al, 2014; 陈军等, 2017; <http://glc30.tianditu.com/>)的空间分辨率均为30 m × 30 m。西双版纳包含森林、灌木地、草地、耕地、湿地、水体和人造地表7种土地利用类型,其中适宜野生种子植物生长的栖息地为森林、灌木地和草地(图2)。因此,为准确计算西双版纳野生种子植物栖息地的面积,去除耕地、湿地、水体和人造地表覆盖的土地,只保留森林、灌木地和草地覆盖的像元(共13,210 km²)参与后续计算。采用WorldClim全球气候数据集(Hijmans et al, 2005)提供的年平均气温、年降水量和最冷月最低温数据。

1.4 划分等海拔间隔的高度带

我们以100 m为间隔将西双版纳划分为20个高度带(例如, 414–499 m, 500–599 m, ……, 2,200–2,299 m, 2,300–2,428 m)。统计每个高度带内野生种子植物的物种个数,记作物种丰富度。运用ArcGIS 10.3提取20个高度带的年平均气温、年降水量、最冷月最低温和AET值。

图1 西双版纳的地形分布图

Fig. 1 Topography distribution of Xishuangbanna

图2 西双版纳的土地利用类型分布图

Fig. 2 Land use distribution of Xishuangbanna

1.5 利用种-面积关系理论计算物种密度

取样面积会显著影响该地区的物种丰富度(Arrhenius, 1921), 为了消除面积的影响, 许多研究采用种-面积关系理论计算物种密度(王志恒等, 2004b)。虽然种-面积关系理论已经得到生态学家的广泛认同, 但是该理论共有4种模型: S/A 、 $S/\log(A)$ 、 $\log(S)/A$ 和 $\log(S)/\log(A)$, 其中 S 和 A 分别是每100 m高度带的物种丰富度和面积, 不同地区的最优模型并不相同(Qian, 1998; McCain, 2007)。为了确定西双版纳地区的最优种-面积关系模型, 对这4种模型分别进行最小二乘法回归拟合分析, F 检验显著($P < 0.05$)且校正后赤池信息准则(adjusted Akaike information criterion, AIC_c)最小的模型为最优模型。拟合结果表明, 最优模型(附录1)是 $\log(S)/\log(A)$, 即双对数坐标系统的幂函数 $S = cA^z$, 其中 z 是斜率, c 是物种密度, 它可解释西双版纳物种丰富度81.0%的变化。为了使物种密度与物种丰富度的数值大小具有相同的数量级, 我们计算每100 m高度带的物种密度 $I = 100 \times S/A^z$ 。

1.6 划分等面积的高度带

根据Bachman等(2004)提出的方法, 利用ArcGIS产生-0.5到0.5的随机数, 并与DEM的每个像元相加, 从而使DEM的每个像元值成为拥有1位小数的十进制数。对西双版纳参与计算的DEM像元进行等面积高度带的划分, 即所有高度带的像元数大致相等。本文将西双版纳划分为20个等面积的高度带, 每个高度带的面积约为660 km² (附录2)。统计每个高度带上出现的物种个数, 记作物种密度 I_{20} 。运用ArcGIS提取每个等面积高度带的年平均气温、年降水量、最冷月最低温和AET值。

1.7 中域效应

利用RangeModel模拟空间边界对物种分布限制所引起的物种丰富度格局效应(Colwell, 2008)。根据RangeModel提供的经验分布宽度模型, 将物种的实际分布区在具有“硬边界”的区域中随机摆放, 物种中心点根据分布宽度和几何限制在可能的范围内随机生成。在不同高度带内统计落入物种的个数, 即为RangeModel模拟的物种丰富度。该模拟值主要取决于高度带数量、参与计算的物种总数、物种的实际分布宽度和物种的实际分布中心点。高度带的数目越多, 每个高度带内的物种丰富度相对越小。随机采样运算1,000次后计算平均值作为中域效应

的模拟值。

1.8 统计分析

首先, 运用一次和二次拟合, 分析因变量(物种丰富度和物种密度 I 、 I_{20})和解释因子(中域效应模拟值、年均温、年降水量、最冷月最低温和实际蒸散量)之间的二元关系, F 检验显著($P < 0.05$)且样本大小矫正过的赤池信息量准则最小的模型为各解释因子的最优拟合模型。其次, 考虑到物种分布数据和气候数据普遍存在显著的空间自相关, 而这通常会降低样本的独立性, 从而增加显著性检验时犯第一类错误的概率, 倾向于得到更显著的结果(Diniz-Filho et al, 2003)。因此, 本文采用Moran's I 指数比较因变量和模型残差在不同距离上的空间自相关, 评估空间自相关对本文回归分析结果的影响。Moran's I 的取值范围在-1到1之间, 正值表示正相关, 负值表示负相关, 0则表示空间格局是随机的。最后, 为了解决各解释因子之间的共线性问题, 本文采用方差分离(variation partitioning)方法把因变量全部能够被解释的方差分离为各解释因子的共同作用部分和独立作用部分, 其中独立作用部分度量了某个解释因子的相对重要性(Borcard et al, 1992)。本文的统计分析在R软件中(程序包AICcmodavg、MuMIn和lncf)完成。

1.9 空缺分析

空缺分析(GAP analysis)是指将多样性保护的热点地区与现有的生物多样性保护网络的空间信息进行叠加, 找出那些没有被保护网络覆盖的多样性热点地区, 从而在日后的管理实践中通过新建保护区等方式来填补(李迪强和宋延龄, 2000)。本文基于西双版纳野生种子植物的物种丰富度数据, 采用筛选算法(Dobson, 1997; 张殷波等, 2015)确定西双版纳植物多样性保护的热点地区, 其原理是找出包含所有物种的最少个数的等间隔海拔段: 首先选取物种丰富度最高的海拔段, 然后将该海拔段中包含的物种从总名录中剔除, 再选取剩余物种丰富度排序最高的海拔段, 重复以上过程直至选择的诸海拔段中包含西双版纳的所有野生种子植物。本文将包含90%以上物种的海拔段定位为西双版纳植物多样性的热点地区(Kati et al, 2004; Zhang et al, 2015)。随后, 本文搜集了西双版纳现有自然保护区的图层数据, 包括2个国家级自然保护区(西双版纳国家级自然保护区和纳板河流域国家级自然保护区, 其中,

西双版纳国家级自然保护区包括曼稿、勐养、勐仑、勐腊和尚勇5个子保护区)和2个州级自然保护区(布龙州级自然保护区和易武州级自然保护区)。最后,本文将西双版纳的多样性热点地区和现有的自然保护区数据进行空间叠加,识别保护空白地区(闻丞等, 2015)。

2 结果

2.1 物种丰富度及其解释因子的海拔梯度格局

物种丰富度随海拔的上升呈先增后减的单峰格局, 在海拔800–900 m范围内达到最高, 有1,876个物种, 占西双版纳野生种子植物的52.9% (图3)。在低海拔区即900 m以下, 物种丰富度随海拔的平均垂直递增率约为452种/100 m ($n = 5$, $R^2 = 0.945$, $P < 0.01$)。在高海拔区900–2,100 m范围内, 物种丰富度随海拔的平均垂直递减率约为172种/100 m ($n = 12$, $R^2 = 0.988$, $P < 0.001$)。

随着海拔的升高, 每100 m高度带的面积先增后减, 峰值出现在海拔1,100–1,200 m (附录3)。海拔梯度上, 中域效应模拟的物种丰富度随海拔上升呈现先增后减的单峰格局, 在海拔1,400–1,500 m内达到最高, 有1,153个物种, 占西双版纳野生种子植物的32.5%。年均温和最冷月最低温随海拔的升高呈单调递减格局, 垂直递减率分别约为 $0.5^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$ ($n = 20$, $R^2 = 0.998$, $P < 0.001$)和 $0.6^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$ ($n = 20$, $R^2 = 0.997$, $P < 0.001$)。年降水量在600 m以下随海拔升高而减少, 之后随海拔升高而增大, 在1,800–2,000 m范围内又随海拔升高而减小, 之后随海拔升高而增大。实际蒸散量随海拔的升高整体上

呈现单调递减格局。

2.2 物种多样性与解释因子的关系

中域效应模拟值的一次方程可解释物种丰富度17.5%的变化, 年均温、年降水量、最冷月最低温和实际蒸散量的二次方程可分别解释物种丰富度66.3%、64.5%、69.3%和60.0%的变化(图4, 附录4–5)。在适宜温度(年均温 21.5°C , 最冷月最低温 8.8°C)和适宜降水(年降水量1,489 mm, 实际蒸散量1,015 mm)情况下, 野生种子植物的物种个数最多。利用种–面积关系计算的物种密度随海拔的上升大致呈现减小的趋势, 中间伴随多次波动(附录6)。中域效应模拟值与物种密度 I 无显著相关关系, 年降水量的一次方程以及年均温、最冷月最低温和实际蒸散量的二次方程可分别解释物种密度 I 变化的32.6%、39.5%、40.6%和36.7% (附录7)。物种密度 I_{20} 随海拔的上升呈现先增后减的单峰分布格局, 在海拔848.6–907.6 m内达到最高, 有1,934个物种, 占西双版纳野生种子植物的54.6% (附录8)。中域效应模拟值与物种密度 I_{20} 无显著相关关系, 年均温、年降水量、最冷月最低温和实际蒸散量的二次方程可分别解释物种密度87.3%、89.9%、88.3%和81.6%的变化(附录9)。

2.3 空间自相关

物种丰富度和物种密度 I 、 I_{20} 的Moran's I 指数在较短的距离上呈显著正相关, 而模型残差的空间自相关显著减弱(附录10–12)。这表明所构建的模型可靠, 能够很好地解释西双版纳野生种子植物物种丰富度和物种密度的垂直分布格局, 模型的残差主要是一些随机变化和取样误差。

2.4 空缺分析

采用Dobson筛除算法鉴别得到西双版纳的7个等间隔海拔段为种子植物多样性保护的热点地区, 按筛选次序依次为800–900 m、1,300–1,400 m、600–700 m、1,000–1,100 m、1,500–1,600 m、1,700–1,800 m和1,100–1,200 m (图5a)。这些热点地区累计包含3,262个物种, 占西双版纳野生种子植物的92.07%; 累计包含面积7,386.79 km^2 , 占西双版纳总面积的56.20% (图5b)。

将这7个热点海拔段和西双版纳现有的自然保护区图层叠加, 各海拔段均被自然保护区不同程度地覆盖, 其中海拔段1,000–1,100 m和1,100–1,200 m被自然保护区覆盖的面积比例最大, 分别为36.20%

图3 西双版纳种子植物物种丰富度的垂直分布格局

Fig. 3 Elevational pattern of species richness for seed plants in Xishuangbanna

图4 西双版纳种子植物物种丰富度与面积、中域效应(MDE)模拟值、年均温、年降水量、最冷月最低温和实际蒸散量的关系
Fig. 4 Relationship between species richness of seed plants and area, species richness predicted by mid-domain effect (MDE), mean annual temperature, mean annual precipitation, minimum temperature of coldest month and actual evapotranspiration in Xishuangbanna

图5 基于筛除算法鉴别得到的西双版纳植物多样性热点地区累积物种数目的比例与累积海拔段数(a)和累积面积(b)的关系
Fig. 5 Relationship between cumulative species richness and cumulative number of bands (a), cumulative area (b) in plant diversity hotspots identified using the complementary algorithm in Xishuangbanna

图6 基于筛除算法鉴别得到的西双版纳植物多样性热点地区和自然保护区的空间关系

Fig. 6 Spatial relationship between plant diversity hotspots identified using the complementary algorithm and nature reserves in Xishuangbanna.

表1 西双版纳植物多样性热点地区和自然保护区的空间关系

Table 1 Spatial regression between plant diversity hotspots and nature reserves in Xishuangbanna

热点地区海拔段 Hotspot elevational band (m)	保护区覆盖的热点地区 面积 Hotspot area covered by nature reserves (km ²)	保护区覆盖的热点地区 比例 Percentage of hotspot area covered by nature reserves (%)
800–900	312.63	28.90
1,300–1,400	303.45	25.70
600–700	57.16	6.58
1,000–1,100	585.83	36.20
1,500–1,600	129.96	21.53
1,700–1,800	61.78	18.76
1,100–1,200	529.49	31.08
合计 Total	1,980.30	26.81

和31.08%；海拔段600–700 m被覆盖的面积比例最小，为6.58%（图6，表1）。总体来说，涵盖西双版纳92.07%野生种子植物的热点海拔段，共有26.81%的面积被现有的自然保护区覆盖，其余73.19%的面积与自然保护区没有重叠，为保护空白地区。这些保护空白地区在西双版纳野生种子植物的保护工作中需要引起更多的重视。

3 讨论

3.1 西双版纳物种丰富度单峰格局的解释

将西双版纳划分为等海拔间隔的高度带，每

100 m高度带上的野生种子植物物种丰富度随海拔的上升呈现先增后减的单峰格局，且峰值出现在中低海拔(800–900 m)处，这与国内外的许多研究结果一致(王志恒等, 2004b; Rahbek, 2005; 冯建孟等, 2006; 刘洋等, 2007)。物种丰富度的海拔梯度格局往往是由不同解释因子的共同影响形成的(池秀莲和唐志尧, 2011)，而西双版纳野生种子植物在海拔800–900 m范围内最丰富，也反映了面积、边界限制和现代气候的共同影响。

首先，植物群落的生态过渡带往往会导致物种丰富度最大值的出现(Lomolino, 2001; 冯晨光等, 2017)，而西双版纳海拔900 m附近正是热带季节雨林和热带季雨林与热带山地常绿阔叶林或季风常绿阔叶林的过渡地带(朱华和闫丽春, 2012)。另外，幂函数种–面积关系 $S = cA^z$ 对西双版纳野生种子植物物种丰富度海拔分布格局的解释率为81.9%，表明面积对物种丰富度的重要作用，这一结果与其他山地研究相似(Bachman et al, 2004; Wang et al, 2007; 池秀莲和唐志尧, 2011)。但本研究还发现，物种丰富度最大值出现的海拔范围与面积最大值所处的海拔区间(1,100–1,200 m)并不吻合，这说明物种丰富度并不只受面积的影响，其他因素也影响物种丰富度的大小。

其次，我们的研究结果显示，边界限制解释了西双版纳野生种子植物物种丰富度17.5%的垂直变化，表明边界限制促进了该地区物种丰富度单峰格局的形成。但是，本文还发现边界限制的解釋率相对较小，这是由于边界限制对物种丰富度分布的作用主要受到物种分布宽度的影响，对广域物种的影响大于对狭域物种的影响(Jetz & Rahbek, 2002)。而在西双版纳近90%的物种(3,176种)其海拔分布宽度小于整个海拔梯度的一半(即1,000 m)。这与池秀莲和唐志尧(2011)在秦岭太白山的研究结果相同。

最后，本研究发现年均温、年降水量、最冷月最低温和实际蒸散量可分别解释西双版纳物种丰富度海拔梯度格局66.3%、64.5%、69.3%和60.0%的变化。这表明气候对物种丰富度有显著影响，也与以往的研究结果一致(Woodward et al, 2004)。水分和热量的共同作用影响着植物物种分布的格局(Allen, 2002)。高温能加快物种的新陈代谢速率，从而提高一个地区的物种形成速率，进而维持该地区较高的物种丰富度水平(王志恒等, 2009b)。通常表

现为年降水量的液态水分在植物的生理活动中发挥着至关重要的作用,一方面是生物化学过程的重要溶剂,另一方面是光合和呼吸等许多生化反应的重要反应物或产物;同时,液态水分的运动可为植物吸收和运输营养物质提供动力,显著影响植物的能量利用过程(Hawkins & DeVries, 2009)。中海拔是水热组合最佳的区域,提高了土壤的矿化速率,为更多物种的生存提供了更多的养分,因而是物种最丰富的区域。低海拔物种丰富度较低主要是人为干扰形成的,而在高海拔物种丰富度较低是因为温度较低降低了养分的矿化速率。寒冷忍耐假说认为许多物种由于不能忍受冬季的低温而无法生存(Hawkins et al, 2003)。在高海拔区,种子植物的物种丰富度随着最冷月最低温的降低而显著减少,支持寒冷忍耐假说。西双版纳位于中国热带区域,绝大多数种子植物的祖先是来自热带地区或是一些湿热地区进化而来的,因此并不具备抵御寒冷的机制,其分布受到环境低温的限制。

西双版纳山地种子植物的海拔分布数据库中包含1,205个具有单一海拔分布记录的物种(例如多年生草本狭叶沿阶草*Ophiopogon stenophyllus*分布记录800 m等)。为了探索插值方法对西双版纳山地植物物种丰富度沿海拔梯度呈现单峰格局造成的影响是否显著,我们对不做插值处理的1,205个物种的物种丰富度海拔分布格局进行了研究,发现物种丰富度随海拔的上升呈先增后减的单峰格局(附录13),在海拔800–900 m范围内达到最高,有145个物种,占西双版纳山地单一海拔记录物种的12.0%。二次拟合曲线($y = -3.93 \times 10^{-5}x^2 + 0.06x + 72.84$, $n = 20$, $P < 0.001$)可解释物种丰富度51.2%的变化,说明插值法对西双版纳山地植物物种丰富度沿海拔梯度呈现单峰格局的影响并不显著。

3.2 物种丰富度和物种密度的对比

在等海拔间隔的梯度上,每100 m高度带上的面积可解释物种丰富度81.9%的变化。因此,面积对物种丰富度的影响不容小觑,在探索物种丰富度的海拔格局及其成因机制时,同时分析物种密度的海拔格局及其潜在机制非常重要。本文发现幂函数种–面积关系为西双版纳野生种子植物的最优拟合模型,这与以往的一些研究结果一致(McCain, 2007; 池秀莲和唐志尧, 2011)。但种–面积关系具有许多模型,并且不同区域不同类群的最优模型存在差异

(Vetaas & Grytnes, 2002; 王志恒等, 2004a; 冯建孟等, 2006; 刘洋等, 2007)。因此,采用某个种–面积关系模型计算多个山地植物群落的物种密度显然不合理。假如采用每个山地每个植物类群的种–面积关系最优模型独自计算物种密度,那么又存在不同模型的生物学意义难以统一的问题。采用等面积高度带计算物种密度较种–面积关系计算物种密度更具优势,可在实现物种密度计算体系标准化和一致的前提下,对关于物种密度的不同来源的研究进行对比分析和归纳综述。

Bachman等(2004)研究了世界最大的热带岛屿New Guinea岛上棕榈科植物物种丰富度的垂直分布格局,发现在等海拔间隔梯度上,物种丰富度呈现单调递减的变化趋势,然而在等面积海拔梯度上呈现单峰格局。本文采用Bachman等(2004)将海拔梯度划分为等面积高度带的方法,去除面积对物种丰富度的影响。研究结果表明,无论沿等海拔间隔梯度,还是沿等面积海拔梯度,西双版纳每个高度带上的野生种子植物的物种个数都呈现单峰分布格局,且都在900 m附近达到峰值。这与Bachman等(2004)的研究结果不同,这可能与New Guinea岛和西双版纳的地形地貌特点不同有关。该岛每100 m高度带的面积随海拔的上升呈单调递减,而西双版纳每100 m高度带的面积呈现随海拔上升先增加后减少的单峰分布格局。本研究与朱源等(2007)对中国贺兰山(海拔梯度从1,300 m到3,600 m)维管束植物的研究结果类似。

3.3 空缺分析

空缺分析表明,西双版纳现有的自然保护区在覆盖面积上远远不足以对全地区的种子植物进行足够的保护。因此,在西双版纳建立更多以野生种子植物为保护对象的自然保护区或其他类型有效保护地的需求非常迫切;或者开展退耕还林、植被恢复等生态补偿措施加强对保护空白地区的动植物保护。本文保护空缺的分析可为西双版纳野生种子植物资源和与植物密切相关的动物资源的保护规划提供重要的理论依据。

致谢: 感谢中国科学院西双版纳热带植物园的朱华老师提出的宝贵意见。感谢三位匿名审稿人和责任编辑对本文初稿提出宝贵意见和建议。

参考文献

- Acharya BK, Chettri B, Vijayan L (2011) Distribution pattern of trees along an elevation gradient of Eastern Himalaya, India. *Acta Oecologica*, 37, 329–336.
- Adams JM, Woodward FI (1989) Patterns in tree species richness as a test of the glacial extinction hypothesis. *Nature*, 339, 699–701.
- Allen AP, Brown JH, Gillooly JF (2002) Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science*, 297, 1545–1548.
- Arrhenius O (1921) Species and area. *Journal of Ecology*, 9, 95–99.
- Bachman S, Baker WJ, Brummitt N, Dransfield J, Moat J (2004) Elevational gradients, area and tropical island diversity: An example from the palms of New Guinea. *Ecography*, 27, 299–310.
- Borcard D, Legendre P, Drapeau P (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73, 1045–1055.
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771–1789.
- Chen J, Ban YF, Li SN (2014) China: Open access to earth land-cover map. *Nature*, 514, 434.
- Chen J, Liao AP, Chen J, Peng S, Chen LJ, Zhang HW (2017) 30-meter global land cover data product—GlobeLand30. *Geomatics World*, 24, 1–8. (in Chinese with English abstract) [陈军, 廖安平, 陈晋, 彭舒, 陈利军, 张宏伟 (2017) 全球30 m地表覆盖遥感数据产品—GlobeLand30. 地理信息世界, 24, 1–8.]
- Chi XL, Tang ZY (2011) Effects of area, temperature and geometric constraints on elevational patterns of species richness: A case study in the Mountain Taibai, Qinling Mountains, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 362–370. (in Chinese with English abstract) [池秀莲, 唐志尧 (2011) 面积、温度及分布区限制对物种丰富度海拔格局的影响: 以秦岭太白山为例. 植物生态学报, 35, 362–370.]
- Clarke A, Gaston KJ (2006) Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 2257–2266.
- Colwell RK (2008) RangeModel: Tools for exploring and assessing geometric constraints on species richness (the mid-domain effect) along transects. *Ecography*, 31, 4–7.
- Colwell RK, Hurtt GC (1994) Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *The American Naturalist*, 144, 570–595.
- Colwell RK, Lees DC (2000) The mid-domain effect: Geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 70–76.
- Colwell RK, Rahbek C, Gotelli NJ (2004) The mid-domain effect and species richness patterns: What have we learned so far? *The American Naturalist*, 163, E1–E23.
- Currie DJ (1991) Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *The American Naturalist*, 137, 27–49.
- Currie DJ, Paquin V (1987) Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature*, 329, 326–327.
- Diniz-Filho JAF, Bini LM, Hawkins BA (2003) Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography*, 12, 53–64.
- Dobson AP (1997) Geographic distribution of endangered species in the United States. *Science*, 275, 550–553.
- Evans KL, James NA, Gaston KJ (2006) Abundance, species richness and energy availability in the North American avifauna. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 372–385.
- Feng CG, Tong C, Zhang RY, Li GG, Wang HKY, Tang YT, Zhang CF, Zhao K (2017) Biodiversity and distribution patterns of *Triplophysa* species in the northeastern margin of the Tibetan Plateau. *Biodiversity Science*, 25, 53–61. (in Chinese with English abstract) [冯晨光, 童超, 张仁意, 李国刚, 王贺崑元, 汤永涛, 张存芳, 赵凯 (2017) 青藏高原东北部边缘高原鳅属鱼类的多样性与分布格局. 生物多样性, 25, 53–61.]
- Feng JM, Wang XP, Li J, Fang JY (2006) Effects of area and mid-domain effect on altitudinal pattern of seed plants richness in Lijiang, Yunnan, China. *Biodiversity Science*, 14, 107–113. (in Chinese with English abstract) [冯建孟, 王襄平, 李晶, 方精云 (2006) 面积和中间膨胀效应对丽江地区种子植物物种丰富度垂直分布格局的影响. 生物多样性, 14, 107–113.]
- Gillooly JF, Brown JH, West GB, Savage VM, Charnov EL (2001) Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, 293, 2248–2251.
- Grytnes JA, Beaman JH, Romdal TS, Rahbek C (2010) The mid-domain effect matters: Simulation analyses of range-size distribution data from Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Biogeography*, 35, 2138–2147.
- Hawkins BA (2001) Ecology's oldest pattern? *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 470.
- Hawkins BA, DeVries PJ (2009) Tropical niche conservatism and the species richness gradient of North American butterflies. *Journal of Biogeography*, 36, 1698–1711.
- Hawkins BA, Field R, Cornell HV, Currie DJ, Guegan JF, Kaufman DM, Kerr JT, Mittelbach GG, Oberdorff T, O'Brien EM, Porter EE, Turner JRG (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84, 3105–3117.
- He X, Du F, Yang YM, Yin WY, Zhuang CZ, Yan XS, Zhao MX (2011) Pattern of species richness along altitudinal gradient in Tongbiguan Nature Reserve, Southwest China and with a discussion on calculation methods of species density. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 19, 543–548. (in Chinese with English abstract) [和霞, 杜凡, 杨宇明, 尹伍元, 庄翠珍, 岩香甩, 赵明旭 (2011) 铜壁关自然保

- 护区种子植物物种丰富度的海拔梯度格局——兼论物种密度的计算方法. 热带亚热带植物学报, 19, 543–548.]
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Jetz W, Rahbek C (2002) Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science*, 297, 1548–1551.
- Karger DN, Kluge J, Krömer T, Hemp A, Lehnert M, Kessler M (2011) The effect of area on local and regional elevational patterns of species richness. *Journal of Biogeography*, 38, 1177–1185.
- Kati V, Devillers P, Dufr M, Vokou D, Lebrun P (2004) Hotspots, complementarity or representativeness? Designing optimal small-scale reserves for biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 120, 471–480.
- Lan GY, Hu YH, Cao M, Zhu H, Wang H, Zhou SX, Deng XB, Cui JY, Huang JG, Liu LY (2008) Establishment of Xishuangbanna tropical forest dynamics plot: Species compositions and spatial distribution patterns. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 287–298. (in Chinese with English abstract) [兰国玉, 胡跃华, 曹敏, 朱华, 王洪, 周仕顺, 邓晓保, 崔景云, 黄建国, 刘林云 (2008) 西双版纳热带森林动态监测样地——树种组成与空间分布格局. 植物生态学报, 32, 287–298.]
- Li D, Tang JW, Luo CK, Li JS, Liu ZA (2006) Analysis on the coenological characteristics of monsoonal evergreen broad-leaved forest communities in Xishuangbanna. *Journal of Mountain Science*, 24, 257–267. (in Chinese with English abstract) [李冬, 唐建维, 罗成坤, 李俊松, 刘正安 (2006) 西双版纳季风常绿阔叶林的群落学特征. 山地学报, 24, 257–267.]
- Li DQ, Song YL (2000) Review on hot spot and GAP analysis. *Chinese Biodiversity*, 8, 208–214. (in Chinese with English abstract) [李迪强, 宋延龄 (2000) 热点地区与GAP分析研究进展. 生物多样性, 8, 208–214.]
- Li QY, Wang XP (2013) Elevational pattern of species richness in the Three Gorges region of the Yangtze River: Effect of climate, geometric constraints, area and topographical heterogeneity. *Biodiversity Science*, 21, 141–152. (in Chinese with English abstract) [李巧燕, 王襄平 (2013) 长江三峡库区物种多样性的垂直分布格局: 气候、几何限制、面积及地形异质性的影响. 生物多样性, 21, 141–152.]
- Liu KM, Zheng Z, Gong DJ (2017) Elevational patterns of species richness and their underlying mechanism. *Chinese Journal of Ecology*, 36, 541–554. (in Chinese with English abstract) [刘开明, 郑智, 龚大洁 (2017) 物种丰富度的垂直分布格局及其形成机制. 生态学杂志, 36, 541–554.]
- Liu QF, Liu Y, Sun XL, Zhang XF, Kang SRL, Ding Y, Zhang Q, Niu JM (2015) The explanation of climatic hypotheses to community species diversity patterns in Inner Mongolia grasslands. *Biodiversity Science*, 23, 463–470. (in Chinese with English abstract) [刘庆福, 刘洋, 孙小丽, 张雪峰, 康萨如拉, 丁勇, 张庆, 牛建明 (2015) 气候假说对内蒙古草原群落物种多样性格局的解释. 生物多样性, 23, 463–470.]
- Liu Y, Zhang YP, He DM, Cao M, Zhu H (2007) Elevational patterns of species richness and climate interpretation of longitudinal range-gorge region. *Chinese Science Bulletin*, 52, 43–50. (in Chinese) [刘洋, 张一平, 何大明, 曹敏, 朱华 (2007) 纵向岭谷区山地植物物种丰富度垂直分布格局及气候解释. 科学通报, 52, 43–50.]
- Lomolino MV (2001) Elevation gradients of species-density: Historical and prospective views. *Global Ecology & Biogeography*, 10, 3–13.
- McCain CM (2007) Area and mammalian elevational diversity. *Ecology*, 88, 76–86.
- Myers N (1988) Threatened biotas: “Hot spots” in tropical forests. *Environmentalist*, 8, 187–208.
- Nogués-Bravo D, Araújo MB, Romdal T, Rahbek C (2008) Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature*, 453, 216–219.
- O’Brien EM (1993) Climatic gradients in woody plant species richness: Towards an explanation based on an analysis of southern Africa’s woody flora. *Journal of Biogeography*, 20, 181–198.
- O’Brien EM (1998) Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: An interim general model. *Journal of Biogeography*, 25, 379–398.
- Pouteau R, Bayle É, Blanchard É, Birnbaum P, Cassan J, Hequet V, Ibanez T, Vandrot H (2015) Accounting for the indirect area effect in stacked species distribution models to map species richness in a montane biodiversity hotspot. *Diversity & Distributions*, 21, 1329–1338.
- Qian H (1998) Large-scale biogeographic patterns of vascular plant richness in North America: An analysis at the generic level. *Journal of Biogeography*, 25, 829–836.
- Rahbek C (1997) The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *The American Naturalist*, 149, 875–902.
- Rahbek C (2005) The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8, 224–239.
- Sanders NJ (2002) Elevational gradients in ant species richness: Area, geometry, and Rapoport’s rule. *Ecography*, 25, 25–32.
- Tang LL, Li TB, Li DW, Meng XX (2014) Elevational patterns of plant richness in the Taibai Mountain, China. *The Scientific World Journal*, 2014, 309053.
- Vetaas OR, Grytnes JA (2002) Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal. *Global Ecology & Biogeography*, 11, 291–301.
- Wang ZH, Chen AP, Fang JY (2004a) Richness of seed plants in relation with topography in Hunan Province. *Acta Geographica Sinica*, 59, 889–894. (in Chinese with English ab-

stract) [王志恒, 陈安平, 方精云 (2004a) 湖南省种子植物物种丰富度与地形的关系. 地理学报, 59, 889–894.]

Wang ZH, Chen AP, Piao SL, Fang JY (2004b) Pattern of species richness along an altitudinal gradient on Gaoligong Mountains, Southwest China. *Biodiversity Science*, 12, 82–88. (in Chinese with English abstract) [王志恒, 陈安平, 朴世龙, 方精云 (2004b) 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, 12, 82–88.]

Wang ZH, Tang ZY, Fang JY (2007) Altitudinal patterns of seed plant richness in the Gaoligong Mountains, south-east Tibet, China. *Diversity & Distributions*, 13, 845–854.

Wang ZH, Tang ZY, Fang JY (2009a) The species–energy hypothesis as a mechanism for species richness patterns. *Biodiversity Science*, 17, 613–624. (in Chinese with English abstract) [王志恒, 唐志尧, 方精云 (2009a) 物种多样性地理格局的能量假说. 生物多样性, 17, 613–624.]

Wang ZH, Tang ZY, Fang JY (2009b) Metabolic theory of ecology: An explanation for species richness patterns based on the metabolic processes of organisms. *Biodiversity Science*, 17, 625–634. (in Chinese with English abstract) [王志恒, 唐志尧, 方精云 (2009b) 生态学代谢理论: 基于个体新陈代谢过程解释物种多样性的地理格局. 生物多样性, 17, 625–634.]

Wen C, Gu L, Wang H, Lü Z, Hu RC, Zhong J (2015) GAP analysis on national nature reserves in China based on the distribution of endangered species. *Biodiversity Science*, 23, 591–600. (in Chinese with English abstract) [闻丞, 顾垒, 王昊, 吕植, 胡若成, 钟嘉 (2015) 基于最受关注濒危物种分布的国家级自然保护区空缺分析. 生物多样性, 23, 591–600.]

Woodward FI, Lomas MR, Kelly CK (2004) Global climate and the distribution of plant biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359, 1465–1476.

Xu X, Zhang HY, Luo J, Zhang DJ, Ma A (2017) Area-corrected species richness patterns of vascular plants along a tropical elevational gradient. *Journal of Mountain Science*, 14, 694–704.

Zhang YB, Du HD, Jin XH, Ma KP (2015) Species diversity and geographic distribution of wild Orchidaceae in China. *Chinese Science Bulletin*, 60, 179–188. (in Chinese) [张殷

波, 杜昊东, 金效华, 马克平 (2015) 中国野生兰科植物物种多样性与地理分布. 科学通报, 60, 179–188.]

Zhang ZJ, Yan YJ, Tian Y, Li JS, He JS, Tang ZY (2015) Distribution and conservation of orchid species richness in China. *Biological Conservation*, 181, 64–72.

Zheng Z, Gong DJ, Zhang Q, Zhao HB (2014) Vertical patterns of plant species diversity in the Baishuijiang Nature Reserve: Explanation of area, climate and boundary constraint. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 3390–3398. (in Chinese with English abstract) [郑智, 龚大洁, 张乾, 赵海斌 (2014) 白水江自然保护区植物物种多样性的垂直格局: 面积、气候、边界限制的解釋. 应用生态学报, 25, 3390–3398.]

Zhu H (2007) On the classification of forest vegetation in Xishuangbanna, southern Yunnan. *Acta Botanica Yunnanica*, 29, 377–387. (in Chinese with English abstract) [朱华 (2007) 论滇南西双版纳的森林植被分类. 云南植物研究, 29, 377–387.]

Zhu H (2006) A discussion on plant diversity of tropical montane rain forests in Xishuangbanna, Yunnan. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 184–186. (in Chinese with English abstract) [朱华 (2006) 西双版纳热带山地雨林的植物多样性研究的一些问题讨论. 植物生态学报, 30, 184–186.]

Zhu H, Wang H, Li BG, Zhou SX, Zhang JH (2015) Studies on the forest vegetation of Xishuangbanna. *Plant Science Journal*, 33, 641–726. (in Chinese with English abstract) [朱华, 王洪, 李保贵, 周仕顺, 张建侯 (2015) 西双版纳森林植被研究. 植物科学学报, 33, 641–726.]

Zhu H, Yan LC (2012) Native Seed Plants in Xishuangbanna of Yunnan. Science Press, Beijing. (in Chinese) [朱华, 闫丽春 (2012) 云南西双版纳野生种子植物. 科学出版社, 北京.]

Zhu Y, Jiang Y, Liu QR, Xiong M, Kang MY (2007) Altitudinal pattern of vascular plant species richness based on equal-area belts in Mt. Helan. *Biodiversity Science*, 15, 408–418. (in Chinese with English abstract) [朱源, 江源, 刘全儒, 熊敏, 康慕谊 (2007) 基于等面积高度带划分的贺兰山维管植物物种丰富度的海拔分布格局. 生物多样性, 15, 408–418.]

(责任编辑: 王志恒 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 西双版纳种子植物种–面积关系4种模型的回归分析

Appendix 1 Four regression models of species–area relationships for seed plants in Xishuangbanna
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017132-1.pdf>

附录2 基于等面积划分的高度带海拔起止范围(m)

Appendix 2 Maximum and minimum elevation values of equal-area elevational bands (m)
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017132-2.pdf>

附录3 西双版纳面积、中域效应模拟值、年均温、年降水量、最冷月最低温和实际蒸散量的垂直分布格局

Appendix 3 Elevational patterns of area, species richness predicted by mid-domain effect, mean annual temperature, mean annual precipitation, minimum temperature of coldest month and actual evapotranspiration in Xishuangbanna

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017132-3.pdf>

附录4 西双版纳种子植物物种丰富度与解释因子的回归分析结果

Appendix 4 Regression analyses between species richness and explanatory variables for seed plants in Xishuangbanna

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017132-4.pdf>

附录5 面积、中域效应和水热气候对西双版纳种子植物物种丰富度海拔格局的相对解释量(%)

Appendix 5 Relative explanatory power (%) of area, mid-domain effect and climatic factors for the elevational pattern of seed plant species richness in Xishuangbanna

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017132-5.pdf>

附录6 西双版纳种子植物物种密度 I 与海拔、中域效应模拟值、年均温、年降水量、最冷月最低温和实际蒸散量的关系

Appendix 6 Relationship between species density I of seed plants and elevation, species density predicted by mid-domain effect, mean annual temperature, mean annual precipitation, minimum temperature of coldest month and actual evapotranspiration in Xishuangbanna

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017132-6.pdf>

附录7 西双版纳种子植物物种密度 I 与解释因子的回归分析结果

Appendix 7 Regression analyses between species density and explanatory variables for seed plants in Xishuangbanna

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017132-7.pdf>

附录8 西双版纳种子植物物种密度 I_{20} 与海拔、中域效应模拟值、年均温、年降水量、最冷月最低温和实际蒸散量的关系

Appendix 8 Relationship between species density I_{20} of seed plants and elevation, species density predicted by mid-domain effect, mean annual temperature, mean annual precipitation, minimum temperature of coldest month and actual evapotranspiration in Xishuangbanna

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017132-8.pdf>

附录9 西双版纳种子植物物种密度 I_{20} 与解释因子的回归分析结果

Appendix 9 Regression analyses between species density I_{20} and explanatory variables for seed plants in Xishuangbanna

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017132-9.pdf>

附录10 不同空间距离上物种丰富度和模型残差的Moran's I 指数

Appendix 10 Moran's I of species richness and model residuals at different distances

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017132-10.pdf>

附录11 不同空间距离上物种密度 I 和模型残差的Moran's I 指数

Appendix 11 Moran's I of species density I and model residuals at different distances

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017132-11.pdf>

附录12 不同空间距离上物种密度 I_{20} 和模型残差的Moran's I 指数

Appendix 12 Moran's I of species density I_{20} and model residuals at different distances

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017132-12.pdf>

附录13 西双版纳山地单一海拔记录物种的物种丰富度沿海拔梯度的分布格局

Appendix 13 The elevational pattern of species richness for a seed plant species set (species with only a single elevation record) in Xishuangbanna

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017132-13.pdf>

徐翔, 张化永, 谢婷, 孙青青, 田永兰. 西双版纳种子植物物种多样性的垂直格局及机制. 生物多样性, 2018, 26 (7): 678–689.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2017132>

附录 1 西双版纳种子植物物种–面积关系 4 种模型的回归分析

Appendix 1 Four regression models of species–area relationships for seed plants in Xishuangbanna

因变量 Response variable	自变量 Explanatory variable	斜率 Slope	截距 Intercept	r^2	赤池信息量 准则 AIC_c
物种丰富度 Species richness	面积 Area	1.06**	167.10 ^{ns}	0.848**	286.21
物种丰富度 Species richness	log(面积) log(Area)	258.49**	−516.44*	0.702**	299.67
log(物种丰富度) log(species richness)	面积 Area	0.002**	4.25**	0.614**	68.242
log(物种丰富度) log(species richness)	log(面积) log(Area)	0.75**	1.87**	0.819**	53.127

* $P < 0.05$; ** $P < 0.001$; ns, 不显著 non-significant.

徐翔, 张化永, 谢婷, 孙青青, 田永兰. 西双版纳种子植物物种多样性的垂直格局及机制. 生物多样性, 2018, 26 (7): 678–689.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2017132>

18 **附录2 基于等面积划分的高度带海拔起止范围(m)**

Appendix 2 Maximual and minimual elevation values of equal-area elevational bands (m)			
序号	20 等分	序号	20 等分
No. of bands	20 elevational bands	No. of bands	20 elevational bands
1	414.0–658.2	11	1,124.4–1,163.4
2	658.2–723.3	12	1,163.4–1,201.7
3	723.3–786.0	13	1,201.7–1,241.5
4	786.0–848.6	14	1,241.5–1,284.8
5	848.6–907.6	15	1,284.8–1,334.3
6	907.6–958.4	16	1,334.3–1,392.8
7	958.4–1,003.3	17	1,392.8–1,468.2
8	1,003.3–1,045.1	18	1,468.2–1,569.4
9	1,045.1–1,085.3	19	1,569.4–1,707.1
10	1,085.3–1,124.4	20	1,707.1–2,428.0

附录 3 西双版纳面积、中域效应模拟值、年均温、年降水量、最冷月最低温和实际蒸散量的垂直分布格局
Appendix 3 Elevational patterns of area, species richness predicted by mid-domain effect, mean annual temperature, mean annual precipitation, minimum temperature of coldest month and actual evapotranspiration in Xishuangbanna

徐翔, 张化永, 谢婷, 孙青青, 田永兰. 西双版纳种子植物物种多样性的垂直格局及机制. 生物多样性, 2018, 26 (7): 678–689.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2017132>

附录 4 西双版纳种子植物物种丰富度与解释因子的回归分析结果

Appendix 4 Regression analyses between species richness and explanatory variables for seed plants in Xishuangbanna

	一次拟合		二次拟合	
	First-order regression		Second-order regression	
	r^2	AIC _C	r^2	AIC _C
中域效应模拟值 Species richness predicted by mid-domain effect	0.175 [*]	320.0	0.146 ^{ns}	322.7
年均温 Mean annual temperature	0.409 ^{**}	313.4	0.663 ^{***}	304.2
年降水量 Mean annual precipitation	0.090 ^{ns}	322.0	0.645 ^{***}	305.2
最冷月最低温 Minimum temperature of coldest month	0.399 ^{**}	313.7	0.693 ^{***}	302.3
实际蒸散量 Actual evapotranspiration	0.501 ^{***}	310.0	0.600 ^{***}	307.6

^{*} $P < 0.05$; ^{**} $P < 0.01$; ^{***} $P < 0.001$; ns, 不显著 non-significant.

徐翔, 张化永, 谢婷, 孙青青, 田永兰. 西双版纳种子植物物种多样性的垂直格局及机制. 生物多样性, 2018, 26 (7): 678–689.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2017132>

附录 5 面积、中域效应和水热气候对西双版纳种子植物物种丰富度海拔格局的相对解释量(%)
Appendix 5 Relative explanatory power (%) of area, mid-domain effect and climatic factors for the elevational pattern of seed plant species richness in Xishuangbanna

附录 6 西双版纳种子植物物种密度 I 与海拔、中域效应模拟值、年均温、年降水量、最冷月最低温
和实际蒸散量的关系
Appendix 6 Relationship between species density I of seed plants and elevation, species density predicted
by mid-domain effect, mean annual temperature, mean annual precipitation, minimum temperature of
coldest month and actual evapotranspiration in Xishuangbanna

徐翔, 张化永, 谢婷, 孙青青, 田永兰. 西双版纳种子植物物种多样性的垂直格局及机制. 生物多样性, 2018, 26 (7): 678–689.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2017132>

附录 7 西双版纳种子植物物种密度 *I* 与解释因子的回归分析结果

Appendix 7 Regression analyses between species density and explanatory variables for seed plants in Xishuangbanna

	一次拟合		二次拟合	
	First-order regression		Second-order regression	
	<i>r</i> ²	AIC _c	<i>r</i> ²	AIC _c
中域效应模拟值 Species density predicted by mid-domain effect	0 ^{ns}	333.5	0 ^{ns}	336.0
年均温 Mean annual temperature	0.277 ^{**}	326.2	0.395 ^{**}	324.7
年降水量 Mean annual precipitation	0.326 ^{**}	324.8	0.290 [*]	327.9
最冷月最低温 Minimum temperature of coldest month	0.286 ^{**}	326.0	0.406 ^{**}	324.3
实际蒸散量 Actual evapotranspiration	0.232 [*]	327.4	0.367 ^{**}	325.6

^{*} *P* < 0.05; ^{**} *P* < 0.01; ^{***} *P* < 0.001; ns, 不显著 non-significant.

附录 8 西双版纳种子植物物种密度 I_{20} 与海拔、中域效应模拟值、年均温、年降水量、最冷月最低温
和实际蒸散量的关系
Appendix 8 Relationship between species density I_{20} of seed plants and elevation, species density
predicted by mid-domain effect, mean annual temperature, mean annual precipitation, minimum
temperature of coldest month and actual evapotranspiration in Xishuangbanna

徐翔, 张化永, 谢婷, 孙青青, 田永兰. 西双版纳种子植物物种多样性的垂直格局及机制. 生物多样性, 2018, 26 (7): 678–689.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2017132>

附录 9 西双版纳种子植物物种密度 I_{20} 与解释因子的回归分析结果
Appendix 9 Regression analyses between species density I_{20} and explanatory variables for seed plants in Xishuangbanna

	一次拟合		二次拟合	
	First-order regression		Second-order regression	
	r^2	AIC _C	r^2	AIC _C
中域效应模拟值 Species density predicted by mid-domain effect	0 ^{ns}	296.3	0.103 ^{ns}	295.4
年均温 Mean annual temperature	0.539 ^{***}	280.0	0.873 ^{***}	256.3
年降水量 Mean annual precipitation	0.198 [*]	291.1	0.899 ^{***}	251.7
最冷月最低温 Minimum temperature of coldest month	0.543 ^{***}	279.8	0.883 ^{***}	254.6
实际蒸散量 Actual evapotranspiration	0.684 ^{***}	272.5	0.816 ^{***}	263.7

^{*} $P < 0.05$; ^{***} $P < 0.001$; ns, 不显著 non-significant.

88

- 物种丰富度 Species richness
- 物种丰富度与中域效应回归模型的残差 Residual for the relationship between species richness and mid-domain effect
- △ 物种丰富度与年均温回归模型的残差 Residual for the relationship between species richness and mean annual temperature
- ▽ 物种丰富度与年降水量回归模型的残差 Residual for the relationship between species richness and mean annual precipitation
- ◇ 物种丰富度与最冷月最低温回归模型的残差 Residual for the relationship between species richness and minimum temperature of coldest month
- ☆ 物种丰富度与实际蒸散量回归模型的残差 Residual for the relationship between species richness and actual evapotranspiration

附录 10 不同空间距离上物种丰富度和模型残差的 Moran's *I* 指数
Appendix 10 Moran's *I* of species richness and model residuals at different distances

90

92

94

96

98

100

102

104

106

徐翔, 张化永, 谢婷, 孙青青, 田永兰. 西双版纳种子植物物种多样性的垂直格局及机制. 生物多样性, 2018, 26 (7): 678–689.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2017132>

- 物种密度 Species density
- △ 物种密度与年均温回归模型的残差 Residual for the relationship between species density and mean annual temperature
- ▽ 物种密度与年降水量回归模型的残差 Residual for the relationship between species density and mean annual precipitation
- ◇ 物种密度与最冷月最低温回归模型的残差 Residual for the relationship between species density and minimum temperature of coldest month
- ☆ 物种密度与实际蒸散量回归模型的残差 Residual for the relationship between species density and actual evapotranspiration

附录 11 不同空间距离上物种密度 I 和模型残差的 Moran's I 指数
Appendix 11 Moran's I of species density I and model residuals at different distances

徐翔, 张化永, 谢婷, 孙青青, 田永兰. 西双版纳种子植物物种多样性的垂直格局及机制. 生物多样性, 2018, 26 (7): 678–689.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2017132>

- 物种密度 Species density
- △ 物种密度与年均温回归模型的残差 Residual for the relationship between species density and mean annual temperature
- ▽ 物种密度与年降水量回归模型的残差 Residual for the relationship between species density and mean annual precipitation
- ◇ 物种密度与最冷月最低温回归模型的残差 Residual for the relationship between species density and minimum temperature of coldest month
- ☆ 物种密度与实际蒸散量回归模型的残差 Residual for the relationship between species density and actual evapotranspiration

附录 12 不同空间距离上物种密度 I_{20} 和模型残差的 Moran's I 指数
Appendix 12 Moran's I of species density I_{20} and model residuals at different distances

徐翔, 张化永, 谢婷, 孙青青, 田永兰. 西双版纳种子植物物种多样性的垂直格局及机制. 生物多样性, 2018, 26 (7): 678–689.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2017132>

142 **附录 13** 西双版纳山地单一海拔记录物种的物种丰富度沿海拔梯度的分布格局
144 Appendix 13 The elevational pattern of species richness for a seed plant species set (species with only a
single elevation record) in Xishuangbanna