



山地植被垂直分布变化格局研究进展与述评

梁红柱, 刘丽丽, 付同刚, 高 会, 李 敏, 刘金铜

Vertical distribution of vegetation in mountain regions: A review based on bibliometrics

LIANG Hongzhu, LIU Lili, FU Tonggang, GAO Hui, LI Min, and LIU Jintong

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.12357/cjea.20210858>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

北方土石山区生态修复与水源涵养研究进展与展望

Practice and prospect of ecological restoration and water conservation for the rocky mountain areas in North China

中国生态农业学报(中英文). 2018, 26(10): 1546–1554

新疆荒漠植被的时空分布变化及其驱动因素

Spatio-temporal variation in and the driving factors of desert vegetation in Xinjiang

中国生态农业学报(中英文). 2021, 29(10): 1668–1678

耦合景观格局与生态系统服务的区域生态承载力评价

Evaluation of regional ecological carrying capacity coupling with landscape pattern and ecosystem services

中国生态农业学报(中英文). 2019, 27(5): 694–704

基于地形梯度的湘西地区生态系统服务价值时空变化

Spatial-temporal changes of ecosystem service values in Xiangxi region based on terrain

中国生态农业学报(中英文). 2019, 27(4): 623–631

太行山区不同植被条件下土壤水分动态变化特征研究

Soil water variation of different vegetation community in Taihang Mountain Area

中国生态农业学报(中英文). 2020, 28(11): 1766–1777

太行山区植被NPP时空变化特征及其驱动力分析

Spatio-temporal variations in vegetation NPP and the driving factors in Taihang Mountain Area

中国生态农业学报(中英文). 2017, 25(4): 498–508



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

DOI: 10.12357/cjea.20210858

梁红柱, 刘丽丽, 付同刚, 高会, 李敏, 刘金铜. 山地植被垂直分布变化格局研究进展与述评[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2022, 30(7): 1077-1090

LIANG H Z, LIU L L, FU T G, GAO H, LI M, LIU J T. Vertical distribution of vegetation in mountain regions: A review based on bibliometrics[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2022, 30(7): 1077-1090

山地植被垂直分布变化格局研究进展与述评*

梁红柱^{1,2,3}, 刘丽丽⁴, 付同刚², 高会², 李敏¹, 刘金铜^{2**}

(1. 河北师范大学生命科学学院 石家庄 050024; 2. 中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源研究中心 石家庄 050022; 3. 中国科学院大学 北京 100049; 4. 河北省国土整治中心 石家庄 050031)

摘要: 山地植被垂直变化和分布历来是山地生态学研究的重点内容。本文从文献计量统计和文献分析两个方面, 对山地植被的垂直分布格局研究进展进行了述评。文献统计分析主要基于 CNKI 和 Web of Science 数据库平台, 检索了该研究领域 1915 年 1 月至 2020 年 12 月的国内外期刊论文, 分析了山地植被垂直格局的研究历程、现状、进展和趋势。结果表明: 国内外研究的文献、作者、国家和机构数量均呈增长趋势, 全球范围的研究主要涵盖了美国、德国、中国、西班牙和法国等 85 个国家, 共计 34.7% 的文献集中在 25 个主要期刊。基于 CiteSpace 进行文献关键词共现聚类, 分析了国内外山地植被垂直分布的热点领域, 并对理论与假说、研究方法和主要研究领域等进行了述评。山地植被垂直格局历经了从单因子描述、多因子分析到机理和假说的求证, 代表性理论包括: 时间学说、空间异质性学说、竞争共存理论、中性理论及生态位理论等; 从传统研究方法、数量分类与环境解释、遥感影像信息技术、模型及数字信息技术等进行了研究方法概述; 并对热点研究领域进行了分析和述评, 主要包括: 山地植被垂直分布与驱动因素、山地植被生产力垂直变化、植物群落的谱系结构、基于生态位理论的植被分布预测等。总之, 在全球气候变化背景下, 山地植被及生态系统响应敏感且变化剧烈, 山地植被对气候变化的响应、植被垂直带谱的数字信息化、水土耦合下的山地生态循环与生态系统服务等领域受到更广泛的重视; 多尺度、多学科融合是本领域研究的发展趋势。

关键词: 山地生态系统; 植被垂直带; 分布格局; 时空变化; 文献计量法; CiteSpace

中图分类号: Q948.15

开放科学码(资源服务)标识码(OSID):



Vertical distribution of vegetation in mountain regions: A review based on bibliometrics*

LIANG Hongzhu^{1,2,3}, LIU Lili⁴, FU Tonggang², GAO Hui², LI Min¹, LIU Jintong^{2**}

(1. College of Life Science, Hebei Normal University, Shijiazhuang 050024, China; 2. Center for Agricultural Resources Research, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Shijiazhuang 050022, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 4. Land Consolidation and Rehabilitation Center of Hebei Province, Shijiazhuang 050031, China)

Abstract: Vertical change and distribution of mountain vegetation have always been the focus of mountain ecology research. This paper reviewed the research progress on the vertical distribution pattern of mountain vegetation using methods of bibliometric statistics and literature analysis. Based on the database platform of CNKI and Web of Science, we searched for papers published in this field

* 国家自然科学基金重点项目(41930651)和河北师范大学博士基金(L2022B18)资助

** 通信作者: 刘金铜, 主要研究方向为生态工程。E-mail: jtliu@sjziam.ac.cn

梁红柱, 主要从事植物群落生态学研究。E-mail: lhzecco@163.com

收稿日期: 2021-12-16 接受日期: 2022-03-10

* The study was supported by the National Natural Science Foundation of China (41930651) and the Doctoral Foundation of Hebei Normal University (L2022B18).

** Corresponding author, E-mail: jtliu@sjziam.ac.cn
Received Dec. 16, 2021; accepted Mar. 10, 2022

from January 1915 to December 2020 and analyzed the research history, present status, progress, and trend of vertical patterns of mountain vegetation. The results showed that the number of studies, authors, countries, and institutions in China and abroad has increased. The main research countries or regions cover 85 countries, including the United States, Germany, China, Spain, and France, with 34.7% of the literature concentrated in 25 major journals. Based on the CiteSpace software, this study analyzed the hot fields of the research on vertical distribution of mountain vegetation in China and abroad, and reviewed the theories, hypotheses, research methods, and main research fields. The vertical pattern of mountain vegetation was verified by using methods from single-factor description and multi-factor analysis to determination of mechanism and hypothesis. Representative theories included time theory, spatial heterogeneity theory, competitive coexistence theory, neutral theory, and niche theory. The research methods were summarized as traditional research methods, quantitative classification and environmental interpretation, remote sensing image information technology, models, and digital information technology. In this study, the research hotspots in China and abroad were also analyzed and reviewed from the aspects of the vertical distribution and driving factors of mountain vegetation, vertical change in mountain vegetation productivity, spectral structure of plant communities, and prediction of vegetation distribution based on niche theory. In short, in the context of global climate change, the response of mountain vegetation and ecosystems is sensitive and dramatic, and the response of mountain vegetation to climate change, digital information of vegetation vertical band spectrum, ecological cycle, and ecosystem services under water-soil coupling has received more attention. Multi-scale and multi-subject integration patterns are trends in the studied vertical distribution of mountain vegetation.

Keywords: Mountain ecosystem; Vegetation vertical belt; Distribution pattern; Temporal and spatial variation; Bibliometrics; CiteSpace

地球上的植被表现为明显的地带性变化,即水平地带性和垂直地带性^[1]。山地代表了具有浓缩的环境梯度、高度异质化的生境,加之较低的人类干扰,使得山地成为生物多样性和景观多样性聚集地^[2]。与水平地带性相比,山地景观的垂直变化表现为水平梯度的近千倍^[3],被认为是水平地带性的“微缩模型”^[4]。而张百平等^[5-6]则认为垂直地带性从属于水平地带性,山地的垂直带,是表征景观垂直变化的经典地学模型,也是地学分异变化研究的重点内容之一,既能表征植被的垂直尺度,也能表征水平尺度的分布特征^[7],在生态学和地理学研究中具有重要地位。国内外对山地植被垂直带变化的研究历史悠久,但与自然地理学其他领域相比仍有较大的差距^[8]。

植物多样性的垂直分布,不同研究尺度具有不同格局^[9-10]。如:植物群落的 α 多样性随海拔升高而降低; β 多样性对不同生活型的物种具有类似格局,随海拔升高而降低; γ 多样性多呈现 2 种分布格局,即显著负相关和偏峰分布格局^[11-13]。物种特有度的垂直变化,常表现为随海拔升高特有度增加,而特有物种数量则降低。随着山地海拔梯度升高,植物物种的遗传多样性主要表现为 4 种模型:中部海拔比低海拔和高海拔地带有更丰富的遗传多样性,意味着地理分布上最主要的物种类群,更倾向于最适合的环境条件,而次要类群则多分布在较适合的环境条件;较高的群体数量有较多的物种多样性;较低的种群数量有较低的物种多样性;群体内物种遗传多样性与海拔梯度无关^[14]。山地森林群落多样性的垂直格局可分为 5 类:物种多样性与海拔呈负相关;物

种多样性与海拔呈正相关;物种多样性在中海拔最大,即“中间高度膨胀”;物种多样性在中海拔最低;物种多样性与海拔无明显规律性。山地森林群落的物种多样性,可综合反映森林群落的结构和功能,揭示物种间及其与环境之间的关系,了解群落动态的内在机制,对阐明物种多样性与海拔梯度的关系具有重要意义。物种多样性在海拔梯度上的分布格局,是生态因素和进化过程相结合的结果,而不是某一方面的单因素起作用^[15]。

对山地植被垂直格局的研究,从最初的单因子描述到多因子分析,从单目标研究到多目标综合,研究深度也从样地的描述与分析,发展到格局分布机理、假说的提出和求证^[16]。对植被垂直格局的研究方法,大致可分为两类:取样方法和测度方法。取样方法主要指选取代表性地段,样方的设置以及范围的大小等根据研究目的不同,取样方法也有所差异,包括连续样带取样法和典型群落随机取样法,其中连续样带取样法也称为梯度格局法;山地植被的测度方法,则是在取样方法的基础上,对不同尺度的物种多样性(包括 α 多样性、 β 多样性和 γ 多样性等)进行排序、数量分类及单元统计分析等^[9,16-17],山地植被垂直格局的测度方法,是在取样基础上的深入分析和探讨。近些年,植被数量分类和排序等方法正在得到广泛应用。

在全球气候变化背景下,山地植被带谱的响应、山地生物多样性的分布格局与变化、水土耦合的山地生态循环与生态系统服务等领域,是现阶段国际上对山地植被格局与过程研究的重点领域。本文通

过文献计量统计分析和文献分析,对山地植被的垂直分布格局研究进展进行了述评,为本领域的国内外研究热点、发展趋势和应用前景提供参考。

1 研究方法

本研究基于 CNKI 数据库和 Thomson Reuters 公司的 Web of Science 的核心数据库 Science Citation Index Expanded 为检索数据源,查询中文主题词为“植被”AND“垂直带、垂直带谱、时空格局、垂直群落演替”,运用检索逻辑语言“或”将各主题词“并包含”联结;英文以“mountain”和“vegetation”AND (“vertical zonation”OR “altitudinal belt” OR “altitudinal spectrum” OR “spatial temporal pattern” OR “vertical community succession”)为检索主题词,检索时间均设为 1900 年至 2020 年。根据检索条件,初步获得中文文献 936 篇,英文文献 1092 篇。然后对学科为生态学、植物学、林学、环境科学、自然地理学和生物多样性保护等学科的“article”进行筛选,最终获得中文文献 542 篇,英文文献 408 篇,共计 950 篇。通过文献计量法对研究文献进行分析,应用 CiteSpace 对中、英文文献进行关键词共现聚类分析,并对山地植被垂直分布格局的不同研究方向和热点内容进行述评。

2 研究文献统计分析

2.1 国内外研究历史

国内对山地植被的研究已超过百年历史,如王启无于 1912 年即出版了专著《云南植物组合之研究》。根据 CNKI 数据库,记载较早的相关研究出现于 1979 年,是由林英等^[18]发表在《南昌大学学报(理科版)》的“江西怀玉山主峰森林植被垂直带谱”,

到 1980 年相关研究发表增加到 2 篇,1981 年增长较快,升至 8 篇。之后直至 2007 年,有关山地植被垂直分布的文献发表数量呈缓慢增长趋势,其中 2004 年相关研究报道为 18 篇,2008 年骤增至 34 篇,之后至今,有关山地植被垂直带分布的研究一直处于较热的状态,文献数量也较高,2008—2020 年年均发文量为 26.2 篇,较 2008 年之前的年均发文量 7.3 篇,增长 2.6 倍(图 1)。

国外对山地植被垂直分布的研究较早,二战前山地植被垂直带的研究主要集中在欧洲的温带地区,特别是阿尔卑斯山脉和斯堪的纳维亚半岛南部^[19]。据记载世界上第一部山地植被研究是由 K. Gessner 于 1555 年对瑞士皮拉图斯山的植被研究,并出版了专著《Mantis Fracti Descriptio》^[20]。根据 Web of Science 平台的检索,记载较早的山地植被垂直分布的文章见于 1932 年,是由美国的 Tate 发表在《Ecology》(ESA)的“Life Zones at Mount Roraima”^[21],研究了美洲罗赖马山地不同植被类群的分布,之后直到 20 世纪 50 年代前后,学者对森林垂直带的研究,逐渐引起科学家对山地森林地带性研究的兴趣^[22-25]。直至 20 世纪 90 年代以后,相关领域的研究持续增加。前期对山地垂直带谱的研究过于关注垂直带谱本身的特征,而忽略了垂直带谱的成因及影响机制^[8]。尤其是 2000 年之后,国外发表该领域的文献共计 263 篇,占 84.6%。

对英文文献发文量最多的前 5 个国家进行影响力分析,发现该领域美国、德国、中国、西班牙和法国最为重视,发文量最多的美国以 82 篇文献居于首位,德国、中国、西班牙、法国分别以 52 篇、

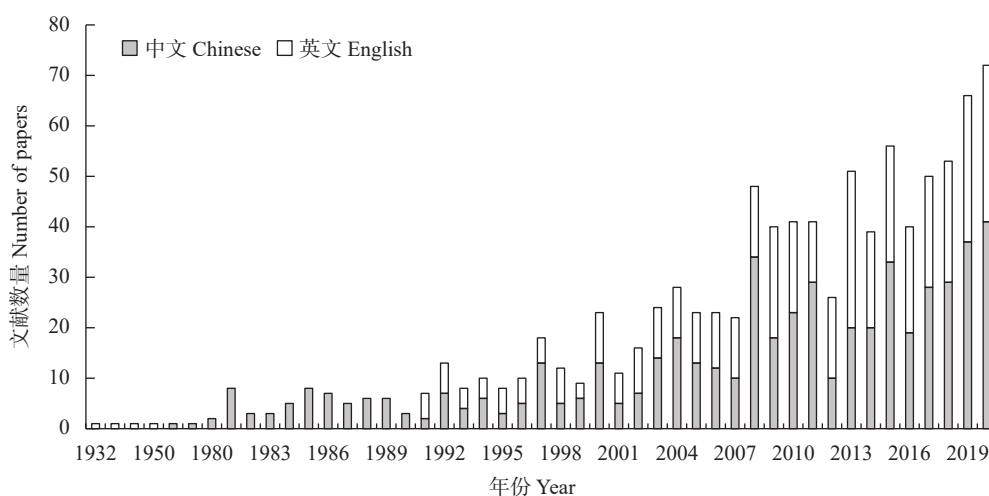


图 1 1915—2020 年山地植被垂直带研究论文发表情况

Fig. 1 Number of published literatures on montane altitudinal zonation of vegetation between 1915 and 2020

49 篇、20 篇、19 篇分列 2~5 位。根据文献质量分析,美国发表文献被引总频次为 2575 次,单篇平均引用频次为 31.4, h-指数为 32, 均高于其他 4 个国家(表 1)。表明美国在该领域的研究在国际上具有重要的影响力。中国在 Web of Science 数据库的发文章

为 49 篇,略低于第 2 名的德国,然而被引频次和 h-指数均较低,尽管加上国内和国外总体在该领域的刊载量(共计 457 篇)较多,该领域的研究起步也较早,但国际影响力总体不高,需要进一步加大研究深度和力度,扩大国际影响力。

表 1 有关山地植被垂直带研究主要文献发表国家的论文数量和影响力比较

Table 1 Comparison of literatures number and characteristic indexes of published papers on montane altitudinal zonation of vegetation of the main countries

国家 Country	文献总数量 Number of literatures	被引总频次 Sum of frequency cited	单篇平均引用频次 Mean frequency of single reference	h-指数 h-index
美国 USA	82	2575	31.40	32
德国 Germany	52	882	16.96	17
中国 China	49	435	8.88	11
西班牙 Spain	20	301	15.05	9
法国 France	19	265	13.95	10

2.2 按研究目的与方向统计

根据研究目的的差异,将山地植被垂直带研究分为 3 大类:山地植被垂直带群落结构与分布特征、影响因素与环境解释、演化过程与形成机制等。结果表明,我国该领域学者更倾向于山地植被垂直带本身的研究,其中研究方向在生物学领域的文献为 276 篇,林学方向文献为 74 篇,自然地理环境科学方向文献为 45 篇。

根据基于 CNKI 文献的 CiteSpace 关键词共现聚类分析(图 2), Q 值为 0.5692 (大于临界值 0.3),表明该聚类是合理的^[26]。图 2 显示,文献样本关键词的聚类分为 10 个类别,分别为:“乔木层”“亚高山草甸”“多样性”“山地垂直带谱”“海拔”“垂直分异”“表土花粉”“长叶松”“长白山”和“林线”。其余节点表示该领域研究的热点关键词,字体越大表示其出现的频次较高。“垂直带谱”“植被垂直带”“物种多样性”“植被类型”“植物区系”“垂直自然带”以及“地学信

息图谱”等为该领域的热点关注领域,从研究区域看,横断山区、青藏高原、长白山及秦岭为热点区域。

国外的研究中, environmental sciences ecology 方向是该领域的主流研究方向,文献数量为 217 篇,占英文文献的 62.2%; plant sciences 方向发表文献为 89 篇,占据文献总量的 25.5%,位列第二; physical geography 方向文献数为 76 篇,占 21.8%,位列第三。其他几个主要研究方向还包括: geology、forestry、biodiversity conservation、remote sensing 等,文献数量分别为 61 篇、58 篇、26 篇和 11 篇。通过分析可知,国外在山地植被垂直带研究的重点关注内容是植被与环境之间的关系,对植被垂直分布的环境影响因素进行评估,可揭示和预测植被垂直分布的变化和趋势^[27]。

根据 Web of Science 文献的 CiteSpace 关键词共现聚类分析(图 3), Q 值为 0.4924,文献样本共分为 9 个类别,分别为“tropical forest”“climate change”“tree-ring width”“beta diversity”“tree size”“leaf phenology”



图 2 山地植被垂直带研究的 CNKI 文献关键词共现聚类图

Fig. 2 Keyword co-occurrence cluster diagram of CNKI literatures on mountain vegetation vertical zone

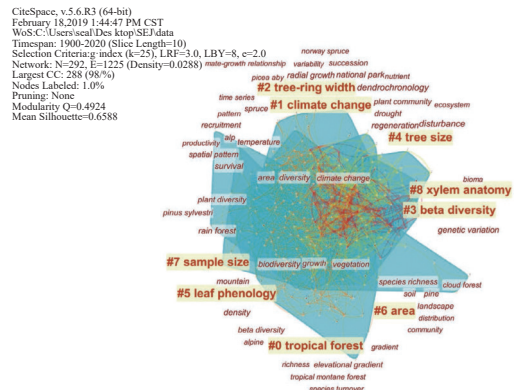


图 3 山地植被垂直带研究的 Web of Science 文献关键词共现聚类图

Fig. 3 Keyword co-occurrence cluster diagram of Web of Science on mountain vegetation vertical zone

3.1 理论与假说

对山地植被垂直格局的研究历程,从单因子描述到多因子分析,由单目标研究到多目标综合,从样地的描述,发展到格局的分布机理、假说和求证^[16]。从 20 世纪 60 年代起,研究人员针对物种多样性沿梯度变化的特征及形成机制,提出了众多模型和假说。研究初期,有关物种多样性空间分布的假说主要包括环境因子和生物因子两种类型^[45]。代表性学说包括:时间学说、空间异质性学说、竞争学说、气候稳定性学说、生产力学说、环境可预测性学说和稀疏作用学说等^[46-47]。

有关山地植被物种共存的解释也有多种理论,比如:种库理论、生态漂变假说、竞争共存理论、生态位理论和异质性假说等^[48-50]。其中,生态位分化理论和负密度制约假说得到了较为广泛的支持。近期的研究又扩展了负密度制约假说,如近缘物种对相似资源的竞争,促使产生负效应,有学者又提出谱系多样性制约假说和异群保护假说等^[51]。

20 世纪 70 年代,“生态位理论”的研究出现空前高潮,群落结构和功能、种群进化、群落聚集等一系列理论,均以生态位理论为基础^[52]。物种共存于群落中,理论基础均基于生态位分化,物种因生态位相似所引起的竞争而不能稳定共存^[53]。然而也有特例,如在热带雨林生态系统中,生态位分化不明显的多个物种依然共存,对生态位理论提出挑战^[54]。在此背景下,“中性理论”适时出现且广受关注,并成为研究热点^[55]。近些年来,更多的学者认为在群落构建中,生态位理论与中性理论的结合,能更好地揭示群落构建的机制^[56-58]。例如,群落构建中新出现的零模型、中性-生态位连续体、随机生态位等新理论,均是以整合生态位理论与中性理论为基础,从而为更好地揭示群落构建的本质提供了新思路。

通过对山地植被分布格局的理论和假说梳理,对山地植被垂直分布的决定因素,从初期广受关注的环境和生物因素决定理论,如:空间异质性学说、气候稳定性学说、竞争学说、稀疏作用理论等,逐渐发展到群落物种共存机制决定分布的阶段,这一过程中如种库理论、生态漂变、竞争共存理论等,主要从环境资源、种间竞争等方向解释了山地植被分布的可能机制。至 20 世纪后期,对植被空间分布的研究出现高峰,学者的关注热点也集中于群落及物种自身的特性,“生态位理论”成为本阶段最为重要的解释机制,在大多数的群落结构中,均能较好地解释植被群落分布的格局;而特殊生境下(如热带雨

林)的群落分布机制,“中性理论”起到了很好的补充作用,而基于“生态位理论”和“中性理论”的群落构建和分布机制,成为当前阶段最为重要的理论。

3.2 研究方法述评

3.2.1 传统研究方法

根据文献分析,对山地植被垂直分布的传统研究手段,主要依赖于实地调查(取样),对植物群落的组成、结构及植被带谱特征进行定性描述;通过山地植物群落的 α 多样性、 β 多样性和 γ 多样性对植被垂直分布进行定量分析(测度)。结合自然地理的分布特点,主要基于山地植被区、土壤地带、植被地带、生态类型和结构类型等垂直带体系,对山地植被垂直带类型进行分析和归类^[1,59]。张新时^[37]论述了我国新疆山地植被垂直带谱的特征,以植被型、气候特征等将新疆山地植被分为 5 个垂直带。刘华训^[1]将中国植被划分为 14 个植被地带,以带谱为例,分析了垂直带的分布和变化模式。马溶之^[38]基于山地土壤地带特征,将山地分成 30 个垂直带谱。张新时^[60]基于植被区特征,将山地垂直带划分为 7 个地理生态类型,并根据剖面特征分析了山地植被垂直带的空间分布和演替规律。彭补拙^[39]基于气候带特征,将我国山地垂直带划分为 7 个结构类型组和 18 个结构类型。

总之,前人对山地植被垂直带的传统研究方法以定性研究为主,划分依据重点依托于植被的外貌、结构与组成特征,并与自然地理分布、土壤类型和气候特征等因素耦合,将山地植被的垂直格局划分为不同等级的植被区、带。具有较长历史的传统领域研究为山地植被垂直分布新技术、新领域的深入开展奠定了坚实的基础。

3.2.2 数量分类与环境解释

陆地生态系统的植被类型,由于受不同气候带影响而呈现不同的分布格局,在众多影响因素中,温度和水分是两个主导因子^[61-62],研究植被对气候变化的响应,有助于更好地预测未来气候变化对陆地生态系统的影响^[63]。而山地生态系统由于复杂的成因和结构,孕育出了丰富植被垂直带,其分布格局则不能单纯以水、热条件来进行解释。近年来,植物群落的排序、数量分类和环境解释成为该领域研究的有利技术手段^[64]。

植物群落学的理论和方法,可由间接梯度进行分析,通过物种及群落自身对环境的反应,从而获得在一定环境梯度上的排序与分类,即群落排序与分类的“环境解释”^[33]。植物群落与环境因子的多元分

析流程, 一般采取如下步骤: 首先, 建立植物群落样方及环境背景值数据库, 包括植物群落样方数据、植物区系数据、群落类型数据、样方地理背景值、气候资料及土壤特征数据等; 其次, 植物群落的多元分析, 采取“康奈尔生态学程序”(Cornell ecological programs), 进行排序和数量分类的分析, 其中样方数据包括物种组成和百分率盖度。环境解释是对排序的继承和深化, 通过群落的排序值, 即群落对环境梯度反应的数值与环境因子进行相关性和多元回归分析, 从而确定排序轴的环境梯度中主导的环境因子。根据排序结果与环境解释的定量指标, 建立植物群落与主导环境因子的空间分布数量模型。

数量分类和排序已被广泛应用于植物生态学的各个领域, 在国内很多山地的植被研究中有广泛应用^[31-32,40,65-67]。主要的研究方法也展现出其强大的生命力, 包括: 双向指示种分析 (TWINSPAN)、主分量分析 (PCA)、除趋势对应分析 (DCA)、典范对应分析 (CCA)、除趋势典范对应分析 (DCCA)、局部典范对应分析 (pCCA) 等。影响山地植被垂直分布格局的环境因子可分为四大类: 地形因子、土壤因子、地表及植被状况和干扰状况^[62]。江洪等^[68]对东灵山植物群落进行了数量分类和环境解释的研究, 表明东灵山植物群落分布与生态梯度密切相关, 其主导因素分别为温度和水分, 水热复合因子的生态梯度决定了植物群落的空间分布格局。对太行山北段的东灵山植物群落进行排序分析, 发现 26 个植物群落的排序结果能很好地阐释群落与环境的关系^[69]。

总之, 植物群落排序、数量分类和环境解释在山地生态学领域已被广泛应用, 多种数量分类和排序方法的综合运用, 将在解释植被空间分布及植被群落之间、植被与环境之间关系等方面提供更客观、更有效的手段。中国是一个多山国家, 研究山地植被及其与环境的关系, 对山地植被的可持续利用、脆弱山地生态系统的恢复重建等领域都有重要的理论意义。

3.2.3 遥感影像信息技术

随着全球变化的深入研究, 以遥感信息为基础推测区域乃至全球的植被成为日益受到关注的领域。遥感技术的快速发展, 为山地高精度植被的信息提取提供了有效途径。“3S”技术是基于遥感 (RS)、地理信息系统 (GIS) 和全球定位系统 (GPS) 的一项新的综合性尖端技术, 利用此技术可以实现高精度和量化的植被动态变化分析^[70]。沿海拔梯度的植被垂直地带性, 形成的主导因素是气候随海拔梯度而

变化, 一般在海拔 500~1000 m 就会呈现较显著的植被类型变化^[71]。植被生长、变化可以通过植被指数来反映^[72], 植被指数是通过不同光谱波段的线性或非线性组合表示植被活性及丰富度辐射量值。可通过高分辨率的遥感数据对植被垂直带类型进行分析, 由于卫星遥感数据覆盖面积大、时空分辨率高以及较低的费用等优势, 应用领域逐渐增加。遥感植被指数的优势在于空间覆盖范围广、时间序列长、数据具有一致可比性^[73], 常见的植被指数有 NOAA/AVHRR-NDVI、MODIS-NDVI、MODIS-EVI 等。

当前利用遥感信息推测山地植被分布的研究热点中, 运用人机交互方式, 将经验参数应用到分类模型, 并参考纹理、地形、海拔等信息解译遥感图像, 以获得更为精确的植被分类结果^[74]。如综合利用光谱、纹理和地形因素提取植被的分类类型^[75-76], 由于分辨率的限制, 对山地植被垂直带的分类尚需更加深入的研究。

3.2.4 模型及数字化信息技术

根据观测数据对山地植被垂直带进行数字化、标准化和完整植被体系的构建, 建立地理区域基础上的地学模型和信息图谱, 是对山地植被研究的新技术和新手段^[5]。对山地植被垂直带谱的研究, 历经基本规律认识, 到拓普模型构建、带谱结构分类、数学模型构建、数字垂直带谱集成等阶段。中国山地垂直带谱的数字集成基础, 源于自然地带、特征垂直带和优势垂直带^[77], 不同于地理信息系统处理点、线、面数据的特点, 山地垂直带谱的数字化处理是对山地垂直环境更为凝练的概括, 实现垂直带信息与带谱图的动态连接。如张百平等^[78]2005 年以山地垂直带谱为基础, 结合 GIS 技术, 研制了中国山地垂直带谱信息系统, 将我国山地垂直带谱划分为 31 个基本数字谱系, 7 种空间变化模型。目前对山地数字带谱的研究主要基于植被区、气候带或植被组成等方面, 如对欧亚大陆、青藏高原、新疆天山等地的山地数字垂直带谱研究。

对山地植被垂直带数字化研究, 除了从植被本身进行, 从综合性山地自然带尺度研究也是一个重要技术手段。无论用哪种技术方法, 揭示的都是基于山地植被不同尺度的垂直变化格局。数字化信息技术的应用为山地植被垂直分布的深入探索提供了助力, 然而当前的研究所依据的标准不尽相同, 研究精细度和分辨率也五花八门, 最终呈现的山地数字带谱也不统一, 基于区域尺度的精细化数字垂直带谱研究有待于更深入的开展。

3.3 主要研究领域及述评

3.3.1 山地植被垂直分布与其驱动因素

生物多样性是一个区域内的植物、动物和微生物,及各物种所涵盖的全部基因,包括生物与环境相互作用而形成的生态系统,一般被认为涵盖了 3 个层次:物种多样性、生态系统多样性和遗传多样性^[9],景观多样性有时也被看作第 4 个层次。对生物多样性研究,本质是对物种多样性的研究,其分布格局由多个生态过程所形成,进化因素、地理差异和环境因子等均能影响其分布格局^[79-80]。植物多样性沿某一梯度(包括经度、纬度、海拔和深度等)的变化,是指物种多样性沿某生态因子梯度的方向有规律的变化,在时间梯度上的变化,则表现为演替^[81]。比如随纬度的增加,物种多样性常随之降低;随水分梯度变化,物种多样性呈现出 6 种模式;随海拔梯度变化,物种多样性呈现 5 种趋势^[82]。山地植物多样性垂直格局的形成有诸多解释: Begon 等^[81]认为,随海拔升高热量降低,物种多样性随之降低,从而形成负相关格局; Whittaker 等^[83]解释为低海拔地区的物种多样性受降水限制、高海拔地区受热量限制、中海拔地区因水热耦合较好而形成最高的物种多样性。

国内在该领域已进行了广泛的研究:马克平等^[9,17]对北京东灵山地区暖温带森林样带植物群落多样性的系列研究,分别从植物群落基本类型、物种多样性指数、种-多度关系、样本大小对多样性测度的影响、临界抽样面积的确定、植物群落组成随海拔梯度的变化、研究尺度对物种多样性的影响、不同尺度群落样带和草甸的 U 多样性等做了一系列的调查分析;叶万辉等^[84]通过在东灵山地区样带调查的方法,研究了不同空间尺度对 α 多样性的影响,结果显示, α 多样性分布具有明显的空间变异,随取样尺度扩大,这种空间变异逐渐减弱;乔木层随海拔升高 α 多样性逐渐下降,灌木层中部海拔最高 β 多样性的 Cody 指数代表了群落间物种替代速率,其分布与 α 多样性分布一致,表明群落演替速率增加利于增加物种多样性。

综上,山地植被的垂直分布格局及带谱特征,与海拔梯度上的水、热条件紧密相关,植被不同层次的多样性随海拔变化呈现出多种垂直分布格局,表现出相应的植被垂直带谱特征。此外,植被生态过程特征也对其垂直分布产生影响,如群落演替、进化、地理差异、竞争因素等。植被垂直分布可通过 α 多样性和 β 多样性指数进行量化分析,可表述植被垂直分布的静态格局及群落演替的动态变化。

3.3.2 山地植被净初级生产力的垂直变化

生物多样性与植被生产力之间的关系,一直是生态学领域的热点问题^[85]。一般物种多样性丰富度高的群落,其蕴含的生产力也越高。植被物种多样性与群落生产力之间的关系大致有 3 种:线性关系、单峰关系和不相关^[86]。物种多样性对生产力具有一定的影响,其作用机制可能有:取样效应,物种多样性高的群落,优势种更容易被取样;生态位互补效应,物种对资源和环境的需求不同,能互补利用资源,而多物种组合往往比单物种具有更高的生产力。当前我国对物种多样性与生产力关系的研究,集中于草原或草地生态系统^[87],而作为全球脆弱生态区的山地,尤其是干旱区域,开展物种多样性与生态系统功能的研究,尤其多样性与生产力关系的研究,具有重要的生态学意义。

植被净初级生产力(NPP)是反映植被生长的重要参数,而 NPP 在生态系统的物质能量循环,是生物圈的功能基础。研究生态系统生产力与生物多样性的关系,尤其是在干旱半干旱山地的脆弱生态系统,具有重要的生态意义。20 世纪以来,随空间技术的发展和 NOAA、MODIS 等遥感数据的应用,大大推动了植被 NPP 的研究和发展,尤其是长时间序列的遥感数据在植被格局变化中的应用^[88]。马文静等^[85]对内蒙古草原的研究表明,物种丰富度及群落生产力与降水量呈正相关,且群落生产力随物种丰富度增加而升高,呈明显的线性关系;江小雷等^[89]研究了植物群落与生态系统生产力的关系,发现群落生产力随物种多样性增加而增加。王占军等^[90]通过对退化草原的研究,发现草地储水量相对较高,因此草产量受季节降水变化的影响较小,草地生产力随时间而增加。群落生产力除受物种多样性的影响,还与环境资源的分布、物种本身的特征有关,环境资源的异质性是形成物种多样性分布格局差异的因素之一^[91]。对植被生产力的测度方法,采取地上生物量代替仍是主要的技术手段,随空间技术的快速发展,基于 3S 方法的遥感数据来评估生态系统生产力,正在广泛应用^[92-93],而群落物种多样性与生产力的关系,作为当代生态学的研究热点,仍需广泛深入的研究。

因此,应用卫星遥感影像分析山地植被的空间分布格局,可从整个山地或区域尺度分析植被的分布及变化。NPP 和植被指数均可反映植被在山地的生长状况,基于不同分辨率的遥感影像可从山地整体尺度探究植被的垂直分布及动态变化,为山地生态保护及植被可持续利用提供理论指导。

3.3.3 山地植物群落的谱系结构研究

山地植物群落构建机制是山地生态学研究的重点内容之一, 群落结构的形成是进化和生态过程共同作用的结果。研究物种间的亲缘关系, 可了解群落的形成过程^[94]。探讨进化和生态过程的群落谱系结构, 有助于了解群落物种组成的形成机制。

群落谱系结构研究基于物种间的亲缘进化关系, 并将之运用到群落生态学研究, 运用物种的系统发育来探讨群落的形成。通过建立群落物种的超级进化树, 获取不同物种的谱系距离, 通过谱系结构来解释群落构建过程^[95]。刘巍等^[96]通过研究长白山植物群落的谱系结构, 及其与环境因素的关系, 探明长白山植物群落构建受生态位机制的调控, 干扰和环境压力对低海拔阔叶林的群落构建具有重要作用。丁洪波等^[97]研究了云南东部山区次生林的谱系结构特征, 以样地调查数据为基础, 采取聚类分析, 探讨了多样性指数和群落谱系结构特征, 结果表明谱系多样性与物种多样性具有很高的相似性, 不同恢复方式的植被类型呈谱系聚集格局, 表明生境过滤起到主导作用。对山西霍山植物群落谱系结构的格局研究表明, 海拔梯度上的植物群落表现出一定的谱系结构, 总体呈现低海拔谱系结构发散, 高海拔谱系结构聚集^[98]。植物群落不同海拔和空间尺度上, 具有较明显的谱系结构, 表明生态位理论在群落构建中起到了主导作用。在国外研究中, Kembel 等^[99]在巴拿马植被研究中发现, 高海拔的植物群落表现为谱系聚集特征, 而沼泽或斜坡群落则多为发散。

群落构建机制的研究中, 谱系结构分析作为一个新方法, 研究尺度和环境因子等均对其产生影响^[100], 同时体现了植被生态过程和进化因素对群落构建的贡献。在全球气候变化背景下, 了解山地植物群落构建规律, 可通过对山地植被的动态变化进行有效预测^[101], 对山地生态保护具有重要价值, 有待于进一步广泛深入探究。

3.3.4 基于生态位理论的山地植被分布预测

生态位是现代生态学的核心概念^[102]。对于生态位的概念和定义, 格林内尔、埃尔顿、哈钦森等都分别提出了其内涵, 当前广为接受的是哈钦森的“超体积生态位”; 近年来, 随着物种和环境维度数据的可用性大幅增加, 科研工作者开发了相关算法, 用以估计物种的生态位和探索其潜在分布区域^[103-108]。这些相关算法所构建的模型被称为物种分布模型、生境模型^[109-110]或生态位模型^[111]。

现代生态位理论框架初期由 Soberón 和 Peterson

在 2005 年提出^[111], Escobar 和 Craft 于 2016 年在此基础上进行了改进^[112], 建立了基于物种生态位概念和分布区域关联的启发式框架。生态位理论框架强调了物种分布的 3 个主要因素: 非生物环境、生物条件, 以及在相关时间段内通过扩散到达分布区域的潜力。这一理论框架以非生物因子 (abiotic)、生物因子 (biotic) 和物种在适宜区域的运动和扩散能力 (movement) 3 部分在理论空间的分布表示生物因子和非生物因子重叠的区域, 理论上都允许物种分布, 而由于扩散能力的限制, 实际上物种只分布于 3 部分的重叠区域。当前, 基于生态位理论的模型构建已超过 20 余种, 各有自己的理论、方法和适用的数据。应用生态位模型进行物种共存和分布预测的领域也越来越受到关注, 生态位模型也成为当下该领域研究的主流方法之一^[113-115]。

基于生态位理论的山地植被空间分布的研究, 呈越来越被关注的趋势。在全球气候变化背景下, 基于生物生态位理论的山地植物群落时空分布及其变化趋势, 在应对气候变化, 建立人为主动保护自然资源的策略和措施方面, 可提供科学的指导建议, 具有重要的生态学意义。

4 研究展望

在全球气候变化的背景下, 对气候变化响应极为敏感的山地植被也在发生着潜移默化的变化, 如林线的偏移等^[116-117]、植被物种组成^[118]等。对山地植被垂直带的研究已有数百年的历史, 通过对山地垂直带谱的分布特征及变化规律进行研究, 可以评估气候变化对生态系统的影响, 预测未来气候的潜在影响, 具有重要的生态学意义^[16]。当前对山地垂直带的研究, 总体而言较为分散, 一般研究工作只涉猎局部少数垂直带或界线, 研究方向多为对生物或环境带谱分布的规律进行探讨, 或进行地学、生态学解释。局部研究 (点、线) 多于整体研究 (面或“谱”)^[2,8], 而山地植被沿垂直梯度的变化, 难以把诸多影响植被分布的生态因素区分开^[16], 全面解释环境因子对山地植被垂直分布有待于深入研究。因此, 对山地植被垂直带的研究, 基于点、线的局部分析, 探讨整体 (谱带) 的垂直带规律将是需要攻克的重点领域。基于数学方法、数量生态学及生态模型等技术手段和分析软件的发展, 对山地植被垂直分布的数字带谱构建^[5,6,28]及水土耦合条件下山地生态循环与生态系统服务的研究等^[119-120], 有望更深入和全面解释山地植被垂直分布的机制和假说。

山地植被垂直带的形成,是一个多因素的综合过程,需要多学科综合来研究^[16],因此,多学科的交叉、融合也将是一大趋势。在对山地垂直带多尺度研究的过程中,以中、小尺度为工作基础,基于遥感等空间技术,对大尺度进行研究,对揭示山地植被垂直格局的变化和规律意义重大^[70]。针对当前对山地植被垂直带研究的现状,未来的研究领域有待于综合多学科的研究优势,进行多学科的融合,进一步推进山地植被垂直分布的理论基础研究^[8],将是揭示山地植被垂直变化规律与机理,应对全球气候变化而进行的山地资源保护的重要途径。

参考文献 References

- [1] 刘华训. 我国山地植被的垂直分布规律[J]. *地理学报*, 1981, 36(3): 267-279
LIU H X. The vertical zonation of mountain vegetation in China[J]. *Acta Geographica Sinica*, 1981, 36(3): 267-279
- [2] 孙然好, 陈利顶, 张百平, 等. 山地景观垂直分异研究进展[J]. *应用生态学报*, 2009, 20(7): 1617-1624
SUN R H, CHEN L D, ZHANG B P, et al. Vertical zonation of mountain landscape: a review[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(7): 1617-1624
- [3] HOLT B. Review: vegetation of the earth in relation to climate and the eco-physiological conditions[J]. *The Quarterly Review of Biology*, 1974, 49(4): 354-355
- [4] KÖRNER C. Why are there global gradients in species richness? mountains might hold the answer[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2000, 15(12): 513-514
- [5] 张百平, 周成虎, 陈述彭. 中国山地垂直带信息图谱的探讨[J]. *地理学报*, 2003, 58(2): 163-171
ZHANG B P, ZHOU C H, CHEN S P. The geo-info-spectrum of montane altitudinal belts in China[J]. *Acta Geographica Sinica*, 2003, 58(2): 163-171
- [6] 张百平, 谭靖, 姚永慧. 山地垂直带信息图谱研究[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 2009
ZHANG B P, TAN J, YAO Y H. Digital Integration and Patterns of Mountain Altitudinal Belts[M]. Beijing: China Environment Science Press, 2009
- [7] KOU Z X, YAO Y H, HU Y F, et al. Discussion on position of China's north-south transitional zone by comparative analysis of mountain altitudinal belts[J]. *Journal of Mountain Science*, 2020, 17(8): 1901-1915
- [8] 孙建, 程根伟. 山地垂直带谱研究评述[J]. *生态环境学报*, 2014, 23(9): 1544-1550
SUN J, CHENG G W. Mountain altitudinal belt: a review[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2014, 23(9): 1544-1550
- [9] 马克平, 叶万辉, 于顺利, 等. 北京东灵山地区植物群落多样性研究Ⅷ. 群落组成随海拔梯度的变化[J]. *生态学报*, 1997, 17(6): 593-600
MA K P, YE W H, YU S L, et al. Studies on plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing, China Ⅷ. Variation of composition along elevational gradient[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, 17(6): 593-600
- [10] 刘秉儒. 生物多样性的海拔分布格局研究及进展[J]. *生态环境学报*, 2021, 30(2): 438-444
LIU B R. Recent advances in altitudinal distribution patterns of biodiversity[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2021, 30(2): 438-444
- [11] 唐志尧, 方精云. 植物物种多样性的垂直分布格局[J]. *生物多样性*, 2004, 12(1): 20-28
TANG Z Y, FANG J Y. A review on the elevational patterns of plant species diversity[J]. *Biodiversity Science*, 2004, 12(1): 20-28
- [12] 唐志尧, 柯金虎. 秦岭牛背梁植物物种多样性垂直分布格局[J]. *生物多样性*, 2004, 12(1): 108-114
TANG Z Y, KE J H. Altitudinal patterns of plant species diversity in Mt. Niubeiliang, Qinling Mountains[J]. *Biodiversity Science*, 2004, 12(1): 108-114
- [13] 唐志尧, 刘鸿雁. 华北地区植物群落的分布格局及构建机制[J]. *植物生态学报*, 2019, 43(9): 729-731
TANG Z Y, LIU H Y. Distribution patterns and assembly mechanisms of plant communities in North China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2019, 43(9): 729-731
- [14] OHSAWA T, IDE Y. Global patterns of genetic variation in plant species along vertical and horizontal gradients on mountains[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2008, 17(2): 152-163
- [15] NEWMARK W D. Tanzanian forest edge microclimatic gradients: dynamic patterns[J]. *Biotropica*, 2001, 33(1): 2-11
- [16] 张璐, 苏志尧, 陈北光. 山地森林群落物种多样性垂直格局研究进展[J]. *山地学报*, 2005, 23(6): 6736-6743
ZHANG L, SU Z Y, CHEN B G. Altitudinal patterns of species diversity in the montane forest communities: a review[J]. *Journal of Mountain Research*, 2005, 23(6): 6736-6743
- [17] 马克平, 黄建辉, 于顺利, 等. 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[J]. *生态学报*, 1995, 15(3): 268-277
MA K P, HUANG J H, YU S L, et al. Plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing, China: II. Species richness, evenness and species diversities[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1995, 15(3): 268-277
- [18] 林英, 杨祥学, 吴文谱. 江西怀玉山主峰森林植被垂直带谱[J]. *江西大学学报: 生物学版*, 1979, 3(1): 75-78
LIN Y, YANG X X, WU W P. The altitudinal zonation of forest vegetation on mountain Wai-zi, eastern Jiangsi[J]. *Journal of Jiangxi University: Biology*, 1979, 3(1): 75-78
- [19] KÖRNER C. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*[M]. Cham: Springer, 2021
- [20] GRABHERR G. The high mountain ecosystems of the Alps[M]//WIELGOLASKI F E. *Ecosystems of the World*. Amsterdam: Elsevier, 1997
- [21] TATE G H H. Life zones at mount Roraima[J]. *Ecology*, 1932, 13(3): 235-257
- [22] DAUBENMIRE R F. Vegetational zonation in the Rocky Mountains[J]. *The Botanical Review*, 1943, 9(6): 325-393
- [23] TISDALE E W. The grasslands of the southern interior of British Columbia[J]. *Ecology*, 1947, 28(4): 346-382
- [24] WATT A S, JONES E W. The ecology of the cairngorms: part 1. the environment and the altitudinal zonation of the

- vegetation[J]. *The Journal of Ecology*, 1948, 36(2): 283
- [25] PITTENDRIGH C S. The ecoclimatic divergence of *Anopheles bellator* and *A. homunculus*[J]. *Evolution*, 1950, 4(1): 43-63
- [26] 陈悦, 陈超美, 胡志刚. 引文空间分析原理与应用: CiteSpace实用指南[M]. 北京: 科学出版社, 2014
- CHEN Y, CHEN C M, HU Z G. Principles and Applications of Analyzing a Citation Space[M]. Beijing: Science Press, 2014
- [27] ENGLER R, RANDIN C F, THUILLER W, et al. 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe[J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(7): 2330-2341
- [28] 张百平, 姚永慧, 莫申国, 等. 数字山地垂直带谱及其体系的探索[J]. *山地学报*, 2002, 20(6): 660-665
- ZHANG B P, YAO Y H, MO S G, et al. Digital spectra of altitudinal belts and their hierarchical system[J]. *Journal of Mountain Research*, 2002, 20(6): 660-665
- [29] 张百平. 山地的自然现象: 垂直带[J]. *森林与人类*, 2015(2): 2-4
- ZHANG B P. Natural phenomenon of mountains: vertical zonation[J]. *Forest & Humankind*, 2015(2): 2-4
- [30] 马克平. 试论生物多样性的概念[J]. *生物多样性*, 1993, 1(1): 20-22
- MA K P. Comment on the concept of biodiversity[J]. *Chinese Biodiversity*, 1993, 1(1): 20-22
- [31] 方精云, 沈泽昊, 唐志尧, 等. “中国山地植物物种多样性调查计划”及若干技术规范[J]. *生物多样性*, 2004, 12(1): 5-9
- FANG J Y, SHEN Z H, TANG Z Y, et al. The protocol for the Survey Plan for Plant Species Diversity of China's Mountains[J]. *Chinese Biodiversity*, 2004, 12(1): 5-9
- [32] 方精云, 沈泽昊, 崔海亭. 试论山地的生态特征及山地生态学的研究内容[J]. *生物多样性*, 2004, 12(1): 10-19
- FANG J Y, SHEN Z H, CUI H T. Ecological characteristics of mountains and research issues of mountain ecology[J]. *Biodiversity Science*, 2004, 12(1): 10-19
- [33] 张新时. 西藏阿里植物群落的间接梯度分析、数量分类与环境解释[J]. *植物生态学与地植物学学报*, 1991, 15(2): 101-113
- ZHANG X S. Indirect gradient analysis, quantitative classification and environmental interpretation of plant communities in Ngari, Xizang (Tibet)[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 1991, 15(2): 101-113
- [34] 张新时. 研究全球变化的植被-气候分类系统[J]. *第四纪研究*, 1993, 13(2): 157-169
- ZHANG X S. A vegetation-climate classification system for global change studies in China[J]. *Quaternary Sciences*, 1993, 13(2): 157-169
- [35] 傅伯杰, 王仰林. 国际景观生态学研究的动态与趋势[J]. *地球科学进展*, 1991, 6(3): 56-61
- FU B J, WANG Y L. The trend and development of international landscape ecology research[J]. *Advance in Earth Sciences*, 1991, 6(3): 56-61
- [36] LIANG E Y, WANG Y F, PIAO S L, et al. Species interactions slow warming-induced upward shifts of treelines on the Tibetan Plateau[J]. *PNAS*, 2016, 113(16): 4380-4385
- [37] 张新时. 新疆山地植被垂直带及其与农业的关系[J]. *新疆农业科学*, 1963(9): 351-358
- ZHANG X S. The vertical belt of mountain vegetation and its relationship with agriculture in Xinjiang[J]. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 1963(9): 351-358
- [38] 马溶之. 中国山地土壤的地理分布规律[J]. *土壤学报*, 1965, 2(1): 1-7
- MA R Z. General principles of geographical distribution of mountain soils in China[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 1965, 2(1): 1-7
- [39] 彭补拙. 南迦巴瓦峰地区垂直自然带的初步研究[J]. *山地研究*, 1984, 2(3): 182-189
- PENG B Z. Preliminary discussion on the vertical zonation in the Mt. Namjagbarwa region[J]. *Journal of Mountain Research*, 1984, 2(3): 182-189
- [40] 沈泽昊, 张新时. 三峡大老岭地区森林植被的空间格局分析及其地形解释[J]. *植物学报*, 2000, 42(10): 1089-1095
- SHEN Z H, ZHANG X S. The spatial pattern and topographic interpretation of the forest vegetation at Dalaoling region in the Three Gorges[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2000, 42(10): 1089-1095
- [41] 王根绪, 邓伟, 杨燕, 等. 山地生态学的研究进展、重点领域与趋势[J]. *山地学报*, 2011, 29(2): 129-140
- WANG G X, DENG W, YANG Y, et al. The advances, priority and developing trend of alpine ecology[J]. *Journal of Mountain Science*, 2011, 29(2): 129-140
- [42] 王根绪, 刘国华, 沈泽昊, 等. 山地景观生态学研究进展[J]. *生态学报*, 2017, 37(12): 3967-3981
- WANG G X, LIU G H, SHEN Z H, et al. Research progress and future perspectives on the landscape ecology of mountainous areas[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(12): 3967-3981
- [43] 石培礼, 李文华, 王金锡, 等. 四川卧龙亚高山林线生态交错带群落的种-多度关系[J]. *生态学报*, 2000, 20(3): 384-389
- SHI P L, LI W H, WANG J X, et al. Species-abundance relation of herb communities in subalpine timber-line ecotone of Wolong Natural Reserve, Sichuan Province, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(3): 384-389
- [44] DIAZ H F, MILLAR C I. Discussing the future of US western mountains, climate change, and ecosystems[J]. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 2004, 85(35): 329
- [45] 黄建辉. 物种多样性的空间格局及其形成机制初探[J]. *生物多样性*, 1994, 2(2): 103-107
- HUANG J H. The spatial pattern of species diversity and its forming mechanism[J]. *Chinese Biodiversity*, 1994, 2(2): 103-107
- [46] PIANKA E R. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts[J]. *The American Naturalist*, 1966, 100(910): 33-46
- [47] PIANKA E R. Niche overlap and diffuse competition[J]. *PNAS*, 1974, 71(5): 2141-2145
- [48] HUBBELL S P, FOSTER R B, O'BRIEN S T, et al. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest[J]. *Science*, 1999, 283(5401): 554-557
- [49] WRIGHT J S. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence[J]. *Oecologia*, 2002, 130(1): 1-14
- [50] 侯继华, 马克平. 植物群落物种共存机制的研究进展[J]. *植物生态学报*, 2002, 26(S1): 1-8

- HOU J H, MA K P. On mechanisms of species coexistence in plant communities[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(S1): 1-8
- [51] 祝燕, 米湘成, 马克平. 植物群落物种共存机制: 负密度制约假说[J]. *生物多样性*, 2009, 17(6): 594-604
- ZHU Y, MI X C, MA K P. A mechanism of plant species coexistence: the negative density-dependent hypothesis[J]. *Biodiversity Science*, 2009, 17(6): 594-604
- [52] 张光明, 谢寿昌. 生态位概念演变与展望[J]. *生态学杂志*, 1997, 16(6): 46-51
- ZHANG G M, XIE S C. Development of niche concept and its perspectives: a review[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 1997, 16(6): 46-51
- [53] VANDERMEER J H. Niche theory[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1972, 3: 107-132
- [54] HUBBELL S P, AHUMADA J A, CONDIT R, et al. Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest[J]. *Ecological Research*, 2001, 16(5): 859-875
- [55] ALONSO D, ETIENNE R S, MCKANE A J. The merits of neutral theory[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(8): 451-457
- [56] TILMAN D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly[J]. *PNAS*, 2004, 101(30): 10854-10861
- [57] CHASE J M. Towards a really unified theory for metacommunities[J]. *Functional Ecology*, 2005, 19(1): 182-186
- [58] LEIBOLD M A, MCPEEK M A. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology[J]. *Ecology*, 2006, 87(6): 1399-1410
- [59] 张百平, 谭娅, 莫申国. 天山数字垂直带谱体系与研究[J]. *山地学报*, 2004, 22(2): 184-192
- ZHANG B P, TAN Y, MO S G. Digital spectrum and analysis of altitudinal belts in the Tianshan Mountains[J]. *Journal of Mountain Research*, 2004, 22(2): 184-192
- [60] 张新时. 中国山地植被垂直带的基本生态地理类型[C]// 植被生态学研究——纪念著名生态学家侯学煜教授. 北京: 科学出版社, 1994: 77-92
- ZHANG X S. The principle eco-geographic types of mountain vegetation belt systems in China[C]// *Research on Vegetation Ecology: a Commemoration of Famous Ecologist Prof. Hou Xueyu*. Beijing: Science Press, 1994: 77-92
- [61] 李斌, 张金屯. 不同植被盖度下的黄土高原土壤侵蚀特征分析[J]. *中国生态农业学报*, 2010, 18(2): 241-244
- LI B, ZHANG J T. Soil erosion characteristics under different vegetation coverage in the Loess Plateau[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2010, 18(2): 241-244
- [62] 王敏, 周才平. 山地植物群落数量分类和排序研究进展[J]. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2011, 35(4): 126-130
- WANG M, ZHOU C P. Research progress on quantitative classification and ordination of mountain plant communities[J]. *Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition*, 2011, 35(4): 126-130
- [63] LI C H, YU S Y, YAO S C, et al. Response of alpine vegetation to climate changes in the Nanling Mountains during the second half of the Holocene[J]. *Quaternary International*, 2019, 522: 12-22
- [64] 曹杨, 上官铁梁, 张金屯, 等. 山西五台山蓝花棘豆群落落的数量分类和排序[J]. *植物资源与环境学报*, 2005, 14(3): 1-6
- CAO Y, SHANGGUAN T L, ZHANG J T, et al. The numerical classification and ordination of *Oxytropis coerulea* community of Wutai Mountain in Shanxi Province[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2005, 14(3): 1-6
- [65] 张峰, 张金屯. 我国植被数量分类和排序研究进展[J]. *山西大学学报: 自然科学版*, 2000, 23(3): 278-282
- ZHANG F, ZHANG J T. Research progress of numerical classification and ordination of vegetation in China[J]. *Journal of Shanxi University: Natural Science Edition*, 2000, 23(3): 278-282
- [66] 李素清, 李斌, 张金屯. 黄土高原植被数量区划研究[J]. *环境科学与技术*, 2005, 28(3): 60-62, 119
- LI S Q, LI B, ZHANG J T. Classification of vegetation individuals and attributes in Loess Plateau[J]. *Environmental Science and Technology*, 2005, 28(3): 60-62, 119
- [67] 刘晔, 朱鑫鑫, 沈泽昊, 等. 中国西南干旱河谷植被的区系地理成分与空间分异[J]. *生物多样性*, 2016, 24(4): 367-377
- LIU Y, ZHU X X, SHEN Z H, et al. Flora compositions and spatial differentiations of vegetation in dry valleys of Southwest China[J]. *Biodiversity Science*, 2016, 24(4): 367-377
- [68] 江洪, 黄建辉, 陈灵芝, 等. 东灵山植物群落的排序、数量分类与环境解释[J]. *植物学报*, 1994, 36(7): 539-551
- JIANG H, HUANG J H, CHEN L Z, et al. DCA ordination, quantitative classification and environmental interpretation of plant communities in Dongling Mountain[J]. *Acta Botanica Sinica*, 1994, 36(7): 539-551
- [69] 陈灵芝. 暖温带山地针叶林排序和数量分类[J]. *植物生态学与地植物学学报*, 1992, 16(4): 301-310
- CHEN L Z. The ordination and numerical classification of montane coniferous forests in warm-temperate region[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 1992, 16(4): 301-310
- [70] 张俊瑶, 姚永慧, 索南东主, 等. 基于垂直带谱的太白山山区山地植被遥感信息提取[J]. *地球信息科学学报*, 2019, 21(8): 1284-1294
- ZHANG J Y, YAO Y H, SUONAN D Z, et al. Mapping of mountain vegetation in Taibai Mountain based on mountain altitudinal belts with remote sensing[J]. *Journal of Geo-Information Science*, 2019, 21(8): 1284-1294
- [71] 吴征镒. 中国植被[M]. 北京: 科学出版社, 1980
- WU Z Y. *Chinese Flora*[M]. Beijing: Science Press, 1980
- [72] 付奔, 金晨曦. 三种干旱指数在2009—2010年云南特大干旱中的应用比较研究[J]. *人民珠江*, 2012, 33(2): 4-6
- FU B, JIN C X. Application of 3 drought indexes in serious drought event of Yunnan in 2009-2010[J]. *Pearl River*, 2012, 33(2): 4-6
- [73] 王正兴, 刘闯, HUETE Alfredo. 植被指数研究进展: 从 AVHRR-NDVI到 MODIS-EVI[J]. *生态学报*, 2003, 23(5): 979-987
- WANG Z X, LIU C, HUETE A. From AVHRR-NDVI to MODIS-EVI: advances in vegetation index research[J]. *Acta*

- Ecologica Sinica*, 2003, 23(5): 979–987
- [74] 张萍, 张军, 李佳玉, 等. 大理苍山东西坡植被的垂直分布格局[J]. *浙江农林大学学报*, 2022, 39(1): 68–75
ZHANG P, ZHANG J, LI J Y, et al. Vertical distribution pattern of vegetation on the east and west slopes of Cangshan Mountain in Dali[J]. *Journal of Zhejiang A & F University*, 2022, 39(1): 68–75
- [75] 陈波, 胡玉福, 喻攀, 等. 基于纹理和地形辅助的山区土地利用信息提取研究[J]. *地理与地理信息科学*, 2017, 33(1): 1–8
CHEN B, HU Y F, YU P, et al. Research on information extraction of land use in mountainous areas based on texture and terrain[J]. *Geography and Geo-Information Science*, 2017, 33(1): 1–8
- [76] 何鸿杰, 穆亚超, 魏宝成, 等. 分层分类和多指标结合的西北农牧交错带植被信息提取[J]. *干旱区地理*, 2019, 42(2): 332–340
HE H J, MU Y C, WEI B C, et al. Vegetation information extraction in farming-pastoral ecotones in Northwest China using hierarchical classification and multiple indices[J]. *Arid Land Geography*, 2019, 42(2): 332–340
- [77] 张百平, 许娟, 武红智, 等. 中国山地垂直带的数字集成与基本规律分析[J]. *山地学报*, 2006, 24(2): 144–149
ZHANG B P, XU J, WU H Z, et al. Digital integration and pattern analysis of mountain altitudinal belts in China[J]. *Journal of Mountain Science*, 2006, 24(2): 144–149
- [78] 张百平, 谭娅, 武红智. 中国山地垂直带信息系统的设计与开发[J]. *地球信息科学*, 2005, 7(1): 20–24
ZHANG B P, TAN Y, WU H Z. Design and development of mountain altitudinal belt information system of China[J]. *Geo-Information Science*, 2005, 7(1): 20–24
- [79] WOIWOD I P, MAGURRAN A E. Ecological diversity and its measurement[J]. *Biometrics*, 1990, 46(2): 547
- [80] WHITTAKER R J, WILLIS K J, FIELD R. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity[J]. *Journal of Biogeography*, 2001, 28(4): 453–470
- [81] BEGON M, HARPER L, TOWNSEND C R. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*[M]. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1987
- [82] 朱珣之, 张金屯. 中国山地植物多样性的垂直变化格局[J]. *西北植物学报*, 2005, 25(7): 1480–1486
ZHU X Z, ZHANG J T. Altitudinal patterns of plant diversity of China mountains[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, 25(7): 1480–1486
- [83] WHITTAKER R H, NIERING W A. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. V. biomass, production, and diversity along the elevation gradient[J]. *Ecology*, 1975, 56(4): 771–790
- [84] 叶万辉, 马克平, 马克明, 等. 北京东灵山地区植物群落多样性研究 IX. 尺度变化对 α 多样性的影响[J]. *生态学报*, 1998, 18(1): 10–14
YE W H, MA K P, MA K M, et al. Studies on plant community diversity in Donglingshan Mountain, Beijing, China IX. The influence of scale on α diversity[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1998, 18(1): 10–14
- [85] 马文静, 张庆, 牛建明, 等. 物种多样性和功能群多样性与生态系统生产力的关系——以内蒙古短花针茅草原为例[J]. *植物生态学报*, 2013, 37(7): 620–630
MA W J, ZHANG Q, NIU J M, et al. Relationship of ecosystem primary productivity to species diversity and functional group diversity: evidence from *Stipa breviflora* grassland in Nei Mongol[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, 37(7): 620–630
- [86] TILMAN D, FARGIONE J, WOLFF B, et al. Forecasting agriculturally driven global environmental change[J]. *Science*, 2001, 292(5515): 281–284
- [87] 白永飞, 张丽霞, 张焱, 等. 内蒙古锡林河流域草原群落植物功能群组成沿水热梯度变化的样带研究[J]. *植物生态学报*, 2002, 26(3): 308–316
BAI Y F, ZHANG L X, ZHANG Y, et al. Changes in plant functional composition along gradients of precipitation and temperature in the Xilin River Basin, Inner Mongolia[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(3): 308–316
- [88] 李晓荣, 高会, 韩立朴, 等. 太行山区植被NPP时空变化特征及其驱动力分析[J]. *中国生态农业学报*, 2017, 25(4): 498–508
LI X R, GAO H, HAN L P, et al. Spatio-temporal variations in vegetation NPP and the driving factors in Taihang Mountain Area[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2017, 25(4): 498–508
- [89] 江小雷, 张卫国, 严林, 等. 植物群落物种多样性对生态系统生产力的影响[J]. *草业学报*, 2004, 13(6): 8–13
JIANG X L, ZHANG W G, YAN L, et al. Effects of plant species diversity on productivity of ecosystem[J]. *Acta Pratacultural Science*, 2004, 13(6): 8–13
- [90] 王占军, 蒋齐, 潘占兵, 等. 宁夏毛乌素沙地退化草原恢复演替过程中物种多样性与生产力的变化[J]. *草业科学*, 2005, 22(4): 5–8
WANG Z J, JIANG Q, PAN Z B, et al. Changes of productivity and species diversity in resume succession on the degraded steppe of Maowusu sands in Ningxia[J]. *Pratacultural Science*, 2005, 22(4): 5–8
- [91] 王长庭, 龙瑞军, 王启基, 等. 高寒草甸不同草地群落物种多样性与生产力关系研究[J]. *生态学杂志*, 2005, 24(5): 483–487
WANG C T, LONG R J, WANG Q J, et al. Relationship between species diversity and productivity in four types of alpine meadow plant communities[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(5): 483–487
- [92] 邱波, 杜国祯. 高寒草甸植物群落物种多样性和生产力关系的光竞争研究[J]. *西北植物学报*, 2004, 24(9): 1646–1650
QIU B, DU G Z. Light competition can cause a decline in diversity with increased productivity in an alpine meadow[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2004, 24(9): 1646–1650
- [93] 左小安, 赵学勇, 赵哈林, 等. 科尔沁沙质草地群落物种多样性、生产力与土壤特性的关系[J]. *环境科学*, 2007, 28(5): 945–951
ZUO X A, ZHAO X Y, ZHAO H L, et al. Changes of species diversity and productivity in relation to soil properties in sandy grassland in Horqin Sand Land[J]. *Environmental Science*, 2007, 28(5): 945–951
- [94] 黄建雄, 郑凤英, 米湘成. 不同尺度上环境因子对常绿阔叶林群落的谱系结构的影响[J]. *植物生态学报*, 2010,

- 34(3): 309–315
 HUANG J X, ZHENG F Y, MI X C. Influence of environmental factors on phylogenetic structure at multiple spatial scales in an evergreen broad-leaved forest of China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(3): 309–315
- [95] 牛红玉, 王峥峰, 练璐愉, 等. 群落构建研究的新进展: 进化和生态相结合的群落谱系结构研究[J]. *生物多样性*, 2011, 19(3): 275–283
 NIU H Y, WANG Z F, LIAN J Y, et al. New progress in community assembly: community phylogenetic structure combining evolution and ecology[J]. *Biodiversity Science*, 2011, 19(3): 275–283
- [96] 刘巍, 曹伟. 长白山植物群落谱系结构及环境因子对其的影响[J]. *干旱区资源与环境*, 2013, 27(5): 63–68
 LIU W, CAO W. Phylogenetic structure and influence of environmental factors on phylogenetic structure of plant community in Changbai Mountains[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2013, 27(5): 63–68
- [97] 丁洪波, 吴兆录, 吕东蓬, 等. 云南东部山区不同类型次生林群落谱系结构特征[J]. *生态学杂志*, 2015, 34(10): 2720–2726
 DING H B, WU Z L, LYU D P, et al. Community phylogenetic structural characteristics of various secondary forests in mountainous eastern Yunnan[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2015, 34(10): 2720–2726
- [98] 姜晓燕, 梁林峰, 毕润成, 等. 山西霍山植物群落谱系结构的格局[J]. *西北植物学报*, 2016, 36(12): 2505–2512
 JIANG X Y, LIANG L F, BI R C, et al. Spatial pattern of phylogenetic structure of plant community in Shanxi Huoshan Mountain[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016, 36(12): 2505–2512
- [99] KEMBEL S W, HUBBELL S P. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community[J]. *Ecology*, 2006, 87(sp7): S86–S99
- [100] PAUSAS J G, VERDÚ M. The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities[J]. *BioScience*, 2010, 60(8): 614–625
- [101] CAVENDER-BARES J, KOZAK K H, FINE P V A, et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology[J]. *Ecology Letters*, 2009, 12(7): 693–715
- [102] HUTCHINSON G E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?[J]. *The American Naturalist*, 1959, 93(870): 145–159
- [103] PETERSON A T, MARTÍNEZ-CAMPOS C, NAKAZAWA Y, et al. Time-specific ecological niche modeling predicts spatial dynamics of vector insects and human dengue cases[J]. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 2005, 99(9): 647–655
- [104] PETERSON A T, SOBERÓN J, PEARSON R G, et al. *Ecological Niches and Geographic Distribution*[M]. Princeton: Princeton University Press, 2011: <https://doi.org/10.1515/9781400840670>
- [105] ELITH J, GRAHAM C H, ANDERSON R P, et al. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data[J]. *Ecography*, 2006, 29(2): 129–151
- [106] ELITH J, LEATHWICK J R. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2009, 40: 677–697
- [107] ELITH J, KEARNEY M, PHILLIPS S. The art of modelling range-shifting species[J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2010, 1(4): 330–342
- [108] ELITH J, PHILLIPS S J, HASTIE T, et al. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists[J]. *Diversity and Distributions*, 2011, 17(1): 43–57
- [109] GUISAN A, ZIMMERMANN N E. Predictive habitat distribution models in ecology[J]. *Ecological Modelling*, 2000, 135(2/3): 147–186
- [110] GUISAN A, THUILLER W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models[J]. *Ecology Letters*, 2005, 8(9): 993–1009
- [111] SOBERÓN J, PETERSON A T. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas[J]. *Biodiversity Informatics*, 2005, 2: 1–10
- [112] ESCOBAR L E, CRAFT M E. Advances and limitations of disease biogeography using ecological niche modeling[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 1174
- [113] ARAÚJO M B, GUISAN A. Five (or so) challenges for species distribution modelling[J]. *Journal of Biogeography*, 2006, 33(10): 1677–1688
- [114] KELLY A E, GOULDEN M L. Rapid shifts in plant distribution with recent climate change[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(33): 11823–11826
- [115] QIAO H J, SOBERÓN J, PETERSON A T. No silver bullets in correlative ecological niche modelling: insights from testing among many potential algorithms for niche estimation[J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2015, 6(10): 1126–1136
- [116] PALOMBO C, MARCHETTI M, TOGNETTI R. Mountain vegetation at risk: current perspectives and research needs[J]. *Plant Biosystems - an International Journal Dealing With All Aspects of Plant Biology*, 2014, 148(1): 35–41
- [117] HE Y L, XIONG Q L, YU L, et al. Impact of climate change on potential distribution patterns of alpine vegetation in the Hengduan Mountains region, China[J]. *Mountain Research and Development*, 2020, 40(3): R48–R54
- [118] HEDENÁS H, CHRISTENSEN P, SVENSSON J. Changes in vegetation cover and composition in the Swedish Mountain region[J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2016, 188(8): 452
- [119] 钱大文, 曹广民, 杜岩功, 等. 2000—2015年祁连山南坡生态系统服务价值时空变化[J]. *生态学报*, 2020, 40(4): 1392–1404
 QIAN D W, CAO G M, DU Y G, et al. Spatio-temporal dynamics of ecosystem service value in the southern slope of Qilian Mountain from 2000 to 2015[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(4): 1392–1404
- [120] CUI F Q, WANG B J, ZHANG Q, et al. Climate change versus land-use change — what affects the ecosystem services more in the forest-steppe ecotone?[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 759: 143525