

西藏杜鹃花属植物空间分布格局解析

罗大庆 刘昌胜 薛 矗 马智远 李子卓 宋 玉

(西藏农牧大学 高原生态研究所, 西藏林芝高山森林生态系统国家野外科学观测研究站, 西藏高原森林生态教育部重点实验室, 西藏林芝 860000)

摘要 为阐明西藏杜鹃花属植物的空间集聚、垂直分布及分类单元组成分化格局, 本文基于杜鹃花属植物的外业标本采集信息及中国数字植物标本馆中记录数据, 从分布区各山脉区段的丰富度、水平分布幅度、海拔谱及 β 多样性组分等方面, 系统解析其多尺度分布格局。对 2 175 条有效标本记录进行分类学标准和地理信息整理, 划为 7 个山脉区段, 构建山脉分布区段和海拔带尺度的物种矩阵, 采用丰富度统计、县域分布幅度、海拔中点、海拔幅宽、空间分布特征、Jaccard 相异度、Sørensen β 多样性分解、PCoA 排序和 UPGMA 聚类等方法进行分析。结果表明, 西藏杜鹃花属植物共涉及 222 个分类单元, 包括 183 种、25 变种、14 亚种。东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段、横断山脉段(昌都、察隅境内)和念青唐古拉西中段的分类单元丰富度最高, 分别记录了 140、125 和 80 个分类单元。横断山脉段和东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段是种下级别和单一山脉区段记录分类单元的主要集中区。水平分布上, 窄域类和狭域类合计占 68.47%; 垂直分布上, 丰富度在 3 700 ~ 3 900 m 达到峰值, 3 000 ~ 4 500 m 是各分类单元海拔中点的主要集中区。山脉区段之间和相邻海拔带之间 β 多样性总体以周转组分为主, 藏北高原东部山地与高海拔带因分类单元数极低, 与物种丰富单元比较时以嵌套(丰富度差异)组分为主, 表现为组成上的贫化。结果表明, 西藏杜鹃花属植物呈现以东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段和横断山脉段为核心、中高海拔带为垂直分布中心的多尺度分异格局。种的丰富度峰值与变种、亚种峰值的错位表明, 中高海拔可能是杜鹃花属分类单元分化的重要区带。两核心山脉区段共享同一中海拔核心物种库, 其专有成分分别向低海拔温暖与高海拔湿冷两端分异, 这是山脉区段间及海拔带间组成差异以替代作用(周转)为主的重要原因; 而藏北高原东部山地等分布边缘及高海拔带则受到强烈环境过滤, 分类单元数大幅降低, 其与物种丰富单元间的组成差异主要表现为丰富度差异导致的嵌套贫化。总体上, 分类单元的替代与边缘生境的环境过滤共同塑造了西藏杜鹃花属植物的现代分布格局, 其中替代作用是维持其空间与垂直组成分异的主要过程。

关键词 杜鹃花属; 喜马拉雅山脉; 横断山脉; 海拔梯度; 水平分布幅度; β 多样性

中图分类号: Q948.15

文献标志码: A

文章编号: 2096-4781 (2026) 04-0421-17

DOI: 10.19707/j.cnki.jpa.2026.04.001

Unraveling the Spatial Distribution Patterns of *Rhododendron* Species in Xizang

LUO Daqing, LIU Changsheng, XUE Chu, Ma Zhiyuan, LI Zizhuo, SONG Yu

(Animal Science College, Xizang Agricultural & Animal Husbandry University; Linzhi National Forest Ecosystem Observation & Research Station of Xizang; Key Laboratory of Forest Ecology in Xizang Plateau, Ministry of Education, Linzhi, Xizang 860000, China)

Abstract: This study aimed to elucidate the patterns of spatial aggregation, elevational

收稿日期: 2026-07-13

作者简介: 罗大庆 (1969-), 男, 重庆人, 硕士, 研究员。研究方向: 主要从事森林生态方面的研究。

基金项目: 西藏杜鹃花属野生植物资源评价与利用 (XZ202502JD0009)。

distribution, and taxonomic compositional differentiation of *Rhododendron* in Xizang. Field-collected specimen information and records obtained from the Chinese *Virtual Herbarium* were used to analyze taxon richness, horizontal range size, elevational spectra, and β -diversity components across mountain segments. The taxonomic nomenclature and geographical information of 2,175 valid specimen records were standardized, and the records were assigned to seven mountain segments. Taxon incidence matrices were then constructed at the mountain-segment and elevational-band scales. Analyses included taxon-richness statistics, county-level horizontal range size, elevational midpoint and range breadth, spatial distribution patterns, Jaccard dissimilarity, Sørensen β -diversity partitioning, principal coordinates analysis (PCoA), and unweighted pair-group method with arithmetic mean (UPGMA) clustering. A total of 222 *Rhododendron* taxa were documented in Xizang, comprising 183 species, 25 varieties, and 14 subspecies. The Eastern Himalayas-Yarlung Zangbo Grand Canyon segment, Hengduan Mountains segment within Qamdo and Zayu, and west-central Nyainqêntanglha Mountains segment had the highest taxon richness, with 140, 125, and 80 taxa, respectively. The Hengduan Mountains and Eastern Himalayas-Yarlung Zangbo Grand Canyon segments harbored the greatest concentrations of infraspecific taxa and taxa restricted to a single mountain segment. In terms of horizontal distribution, taxa in the narrow-range and restricted-range categories collectively accounted for 68.47% of all the taxa. Elevational richness peaked at 3,700 – 3,900 m, while the elevational midpoints of most taxa were concentrated between 3,000 and 4,500 m. β -diversity among mountain segments and between adjacent elevational bands was generally dominated by the turnover component. However, the eastern mountainous region of the Northern Xizang Plateau and high-elevation bands had extremely low taxon richness; when compared with those of taxon-rich units, their compositional differences were dominated by the nestedness-resultant component associated with richness differences, indicating compositional impoverishment. The conclusion shows *Rhododendron* in Xizang exhibits a multiscale differentiation pattern, with the Eastern Himalayas-Yarlung Zangbo Grand Canyon and Hengduan Mountains segments serving as its principal geographical centers and the middle- to high-elevation belts forming its elevational center. The displacement between the richness peak of species and those of varieties and subspecies suggests that middle- to high-elevation belts may represent an important zone of taxonomic differentiation within the genus. The two core mountain segments share a common mid-elevation species pool, whereas their segment-specific elements diverge toward the warm, humid low-elevation end and the cold, humid high-elevation end. This pattern is an important reason why compositional differences among mountain segments and elevational bands are dominated by species replacement (turnover). By contrast, peripheral areas such as the eastern mountainous region of the Northern Xizang Plateau and high-elevation bands are subject to strong environmental filtering, resulting in sharply reduced taxon richness. Their compositional differences from taxon-rich units are therefore expressed primarily as nested impoverishment driven by richness differences. Overall, taxon replacement and environmental filtering in marginal habitats jointly shape the contemporary distribution patterns of *Rhododendron* in Xizang, with turnover constituting the principal process maintaining spatial and elevational compositional differentiation.

Key words: *Rhododendron*; Himalayas; Hengduan Mountains; elevational gradient; horizontal range size; β -diversity

山地生态系统具有强烈的地形异质性和环境梯度，是陆地生物多样性和特有性的重要集聚区。全球生物多样性热点概念强调，特有物种高度集中且受威胁严重的区域应作为保护优先区^[1]；山地系统则因复杂地形、环境隔离和生境多样化，常成为物种保存、分化和区域特有性形成的重要场所^[2]。青藏高原及其毗邻的喜马拉雅—横断山区经历了复杂的隆升和气候演化过程，为植物多样化和区域物种组成分异提供了重要地理背景^[3-5]。

物种丰富度沿海拔梯度的变化是山地生态学和生物地理学中的经典问题。已有研究表明，物种丰富度沿海拔梯度并不存在统一模式，中海拔峰值、单调递减及其他类型的格局均可能出现，其形成受空间尺度、面积效应、水热条件和历史过程共同影响^[6-9]。除丰富度变化外，物种组成沿海拔或地理梯度的替代过程同样是理解山地植物分布格局的重要内容。 β 多样性分解方法可将总体组成差异划分为周转组分和嵌套组分，从而区分物种替代与物种子集化对群落差异的相对贡献^[10,11]。青藏高原高寒草地的大范围样地研究表明，植物物种丰富度与环境因子和生物量之间存在密切关系，说明高原植物多样性格局受环境梯度显著影响^[12]。

杜鹃花属 (*Rhododendron* L.) 是杜鹃花科中物种最丰富的属之一，全球约有千种，主要分布于东亚、喜马拉雅及东南亚山地^[13,14]。中国是杜鹃花属的重要现代分布中心和分化中心之一，《中国植物志》对我国杜鹃花属植物进行了系统分类处理，并记录了大量分布于西南山地和青藏高原东南缘的物种^[15,16]。近年来国内的研究也指出，中国杜鹃花属植物已超过600种，横断山区、藏东南、滇西北和川西是该属资源高度集中的区域，同时仍存在资源本底不清、受威胁状况评估不足等问题^[17,18]。西藏地处青藏高原主体区域，兼具喜马拉雅山系、念青唐古拉山系及横断山脉段边缘的地理特征，是分析杜鹃花属山地分异和垂直分布格局的关键区域。藏东南地区种子植物区系研究表明，杜鹃花属是该区域重要属之一，物种数量和区系代表性较高^[19]。已有关于川西与藏东南杜鹃花属植物分布的比较研究，亦表明藏东南是青藏高原东南缘杜鹃花属多样性的重要组成部分^[20]。

本文系统分析了西藏杜鹃花属的空间集聚格局与特有性中心；分类单元丰富度沿海拔梯度的垂直分布格局；分类单元海拔中点分布与海拔幅宽结构；海拔带间与山脉区段间 β 多样性的周转—嵌套分解特征及其比较。旨在揭示青藏高原杜鹃花属多样性分布的空间分异规律和垂直格局机制，为该区域植物多样性的科学评估与保护规划提供定量基础。

1 研究区域与方法

1.1 研究区域与山脉区段划分

本研究区域为西藏自治区（北纬26°50′-36°53′，东经78°25′-99°06′）。西藏位于青藏高原主体部分，南部为喜马拉雅山系，东南部与横断山脉段相邻，经历复杂的隆升与地貌演化^[3,4]，内部发育高原面、山地、峡谷、河谷及高寒湖盆等多种地貌类型。复杂的山地结构、强烈的海拔梯度和区域水热差异为杜鹃花属植物的空间分化和垂直分布提供了重要环境背景^[2,21]。

根据地理位置、山系归属和地貌连续性，本研究将西藏杜鹃花属植物分布区划为7个山脉区段：Mts01为喜马拉雅中段（亚东—定日—聂拉木—吉隆），Mts02为喜马拉雅东段（山南南缘），Mts03为东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段（米林—墨脱—波密南缘），Mts04为念青唐古拉西中段（拉萨—工布江达—

林芝—色季拉), Mts05为念青唐古拉东段(波密—易贡), Mts06为横断山脉段(昌都、察隅境内), Mts07为藏北高原东部山地。山脉区段用于分析杜鹃花属植物的空间集聚、山地分异、水平分布幅度和山脉区段间 β 多样性。

1.2 数据来源与分类学处理

本研究以西藏杜鹃花属植物标本采集和记录为基础数据,记录数据来源于中国数字植物标本馆(CVH)(<https://www.cvh.ac.cn/>),检索关键词为属“*Rhododendron*”,采集省份“西藏”。原始数据经分类学名称标准化、重复记录检查、地理信息整理和海拔信息筛选后,形成用于分析的数据集。分类学处理主要参考《中国植物志》和《Flora of China》中杜鹃花属的分类系统^[15,16],并结合当前接受名对异名、拼写差异和变种、亚种名称进行统一。

本研究共纳入2 175条有效标本记录,涉及杜鹃花属植物222个分类单元,其中183种、25变种、14亚种。为保证空间分析和垂直分析的一致性,记录须至少具备标准化分类单元名称和明确行政区或地理位置;山脉区段分析进一步要求记录能够归入相应山脉区段;海拔梯度分析仅保留具有有效海拔信息的记录。对于记录为单一海拔值的标本,直接采用该数值作为代表海拔;对于记录为海拔区间的标本,取上下限均值作为代表海拔。明显超出西藏自然海拔范围或疑似日期、编号误填的异常值予以剔除。最终共有2 035条记录具有有效海拔信息,海拔范围为850~5 400 m。

本文将种、变种和亚种统一作为“分类单元”参与统计分析;当仅分析种时,在文中另行说明。

1.3 山脉区段丰富度与水平分布幅度

以山脉区段为行、分类单元为列,构建山脉区段—分类单元二元出现矩阵。若某分类单元在某一山脉区段中有至少1条记录,则记为1;否则记为0。各山脉区段的分类单元丰富度定义为该区段内出现的分类单元数。进一步分别统计各山脉区段中的种数、变种数、亚种数和仅见于单一山脉区段的分类单元数。

分类单元在山脉区段中的出现频次用于衡量其山地覆盖范围。若某分类单元仅出现在1个山脉区段中,则定义为单一山脉区段记录分类单元。单一山脉区段记录分类单元并不等同于严格意义上的地方特有种,而是表示该分类单元在现有标本数据中仅记录于西藏自治区某一山脉区段。

为分析分类单元的水平分布幅度,参考关于用地理分布范围表征物种稀有性的相关研究,结合本研究分类单元县域覆盖数量的实际频数分布^[22],统计每个分类单元出现的县域数,并据此划分为4类:县域数 ≥ 8 的定义为广域类,县域数为4~7的定义为中域类,县域数为2~3的定义为窄域类,仅记录于1个县域的定义为狭域类。分别统计各类型的分类单元数、占比、平均县域数和最大县域数,用于揭示西藏杜鹃花属植物水平分布的广狭结构。

1.4 海拔梯度丰富度、海拔中点与海拔幅宽

基于有效海拔记录,采用200 m为1个海拔带统计杜鹃花属植物沿海拔梯度的分布格局,海拔带按左闭右开区间划分,例如,3 900 m归入3 900~4 100 m海拔带。每条记录按代表海拔归入相应海拔带,并分别统计各海拔带分类单元的标本记录数、总数、种数以及变种、亚种数。通过比较不同海拔带的分类单元丰富度变化,分析杜鹃花属植物的垂直丰富度格局^[6,7]。

对每个具有有效海拔记录的分类单元,分别提取其最低海拔和最高海拔,并计算海拔中点和海拔幅

宽。参照物种海拔分布范围及中域效应研究中的范围中点表征方法^[8],海拔中点按最低海拔和最高海拔的平均值计算,海拔幅宽按最高海拔与最低海拔之差计算。为降低少量标本记录造成的海拔幅宽偏差,海拔幅宽结构、宽幅种、窄幅种及空间分布特征分析仅纳入有效海拔记录数不少于3条的分类单元。

参照物种海拔分布幅度的度量方法^[23],根据本研究海拔幅宽的频数分布,将分类单元划分为窄幅种、中幅种和宽幅种。其中,海拔幅宽 ≤ 500 m定义为窄幅种,501~2 000 m定义为中幅种,为展示幅宽结构,将中幅种进一步划分为501~1 500 m和1 501~2 000 m两组;海拔幅宽 $> 2 000$ m定义为宽幅种。

1.5 空间分布类型划分

为同时刻画分类单元在水平空间和垂直海拔两个维度上的分布特征,借鉴从地理分布范围刻画物种稀有性的思路,结合本研究山脉区段覆盖数和海拔幅宽的实际分布^[22],构建水平—垂直二维空间分布类型。水平维度以山脉区段数作为衡量指标,垂直维度以海拔幅宽作为衡量指标。仅纳入有效海拔记录数不少于3条的分类单元。

具体划分标准为:山脉区段数 ≥ 3 的分类单元定义为跨区型,山脉区段数 ≤ 2 的定义为局限型;海拔幅宽 $\geq 1 000$ m的分类单元定义为宽幅种,海拔幅宽 $< 1 000$ m的定义为窄幅种。由此形成4种空间分布类型:跨区宽幅型、跨区窄幅型、局限宽幅型和局限窄幅型。分别统计各类型的分类单元数、占比、平均县域数、平均山脉区段数和平均海拔幅宽,用于分析杜鹃花属植物水平扩展能力与垂直适应幅度之间的组合关系。

1.6 山脉区段间分类单元组成相异性、排序与聚类

基于山脉区段—分类单元二元出现矩阵,计算不同山脉区段之间的Jaccard相异度。设两个山脉区段共有分类单元数为 a ,仅出现在第一个山脉区段中的分类单元数为 b ,仅出现在第二个山脉区段中的分类单元数为 c ,则Jaccard相异度计算公式为:

$$\text{Jaccard} = \frac{b+c}{a+b+c} \quad (1)$$

Jaccard相异度用于衡量不同山脉区段之间分类单元组成的差异程度,数值越高表示组成差异越大。基于Jaccard相异度矩阵,进一步开展主坐标分析(principal coordinates analysis, PCoA)和平均连接聚类分析(UPGMA)^[24]。PCoA用于在低维排序空间中展示不同山脉区段之间的组成关系,UPGMA用于识别分类单元组成相近的山脉区段组合。PCoA排序轴解释率用于判断前几个排序轴对山脉区段组成差异的解释能力。

1.7 β 多样性分解

为进一步区分不同山脉区段和不同海拔带之间组成差异的来源,本研究采用Sørensen相异度进行 β 多样性分解。总体 β 多样性分解为周转组分和嵌套组分,其中周转组分反映不同单元之间的分类单元替代,嵌套组分反映分类单元丰富度差异造成的组成子集化关系。

设两个单元共有分类单元数为 a ,仅出现在第一个单元中的分类单元数为 b ,仅出现在第二个单元中的分类单元数为 c ,则Sørensen总体 β 多样性计算公式为^[10,11]:

$$B_{\text{sor}} = \frac{b+c}{2a+b+c} \quad (2)$$

周转组分计算公式为:

$$B_{\text{sim}} = \frac{\min(b, c)}{[a + \min(b, c)]} \quad (3)$$

嵌套组分计算公式为:

$$B_{\text{sne}} = \beta_{\text{sor}} - \beta_{\text{sim}} \quad (4)$$

山脉区段间 β 多样性基于7个山脉区段分类单元存在一缺失矩阵计算。海拔带间 β 多样性基于200 m海拔带的分类单元存在一缺失矩阵计算;相邻海拔带 β 多样性分析仅比较相邻海拔带之间的分类单元组成差异,并以相邻海拔带中点作为海拔梯度变量。为降低边缘海拔带样本量较低对趋势判断的影响,趋势分析主要聚焦于分类单元相对连续分布的1 900~4 900 m海拔范围。采用线性回归检验相邻海拔带间Jaccard相异度、Sørensen总体 β 、周转组分和嵌套组分随海拔升高的变化趋势。

为比较不同海拔梯度之间的组成差异,本研究进一步将海拔带归并为低海拔、中海拔和高海拔3个分组。其中,低海拔: $h < 3\,000\text{ m}$;中海拔: $3\,000 \leq h < 4\,100\text{ m}$;高海拔: $h \geq 4\,100\text{ m}$ 。分别计算低海拔—中海拔、低海拔—高海拔和中海拔—高海拔之间的Sørensen总体 β 、周转组分和嵌套组分。

1.8 数据处理与软件

数据整理、矩阵构建、统计分析和图件绘制均在Python环境中完成。数据清洗、分类单元统计和矩阵构建主要使用pandas^[25]和NumPy^[26];Jaccard相异度、 β 多样性分解、线性回归、PCoA排序和UPGMA聚类分析通过Python自编脚本并结合SciPy^[27]、scikit-learn^[28]和scikit-bio完成;图件绘制使用Matplotlib^[29]。所有图件统一输出为PDF和TIFF格式。

1.9 局限性说明

本研究基于杜鹃花属植物外业调查采集标本及中国数字植物标本馆记录数据,受标本可达性与采样强度不均的影响,具有一定局限性。此外需要说明,Baselga框架下的嵌套组分并不独立于物种丰富度差异:当参与比较的单元物种数悬殊时(如藏北高原东部山地仅记录9个分类单元),其与物种丰富单元之间的嵌套组分会被数学性地抬高^[30,31]。因此,本文对以嵌套组分为主的组合(尤其涉及藏北高原东部山地与高海拔带者),仅作为丰富度差异主导的组成格局进行描述,而不据此单独推断生态嵌套过程;关于分类单元替代的核心结论则主要建立在不受丰富度差异干扰的周转组分(β_{sim})之上。

2 结果与分析

2.1 杜鹃花属植物的空间集聚性与山脉区段丰富度

2.1.1 数据基础与总体空间分布

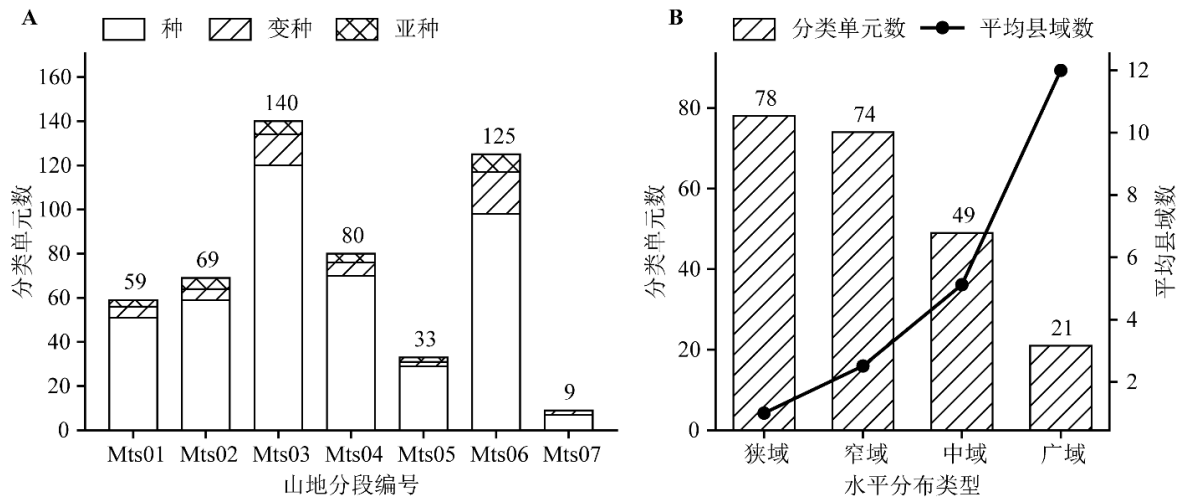
分析共纳入2 175条有效标本记录,涉及杜鹃花属植物222个分类单元,其中183种、25变种、14亚种,39个变种和亚种共占全部分类单元的17.57%。标本采集时间跨度为1917年至2022年。有效标本中,具有有效海拔记录的标本共2 035条,海拔分布范围为850~5 400 m,平均海拔为3 536.9 m。

基于分类单元丰富度和空间分布范围,将西藏杜鹃花属植物分布区山脉划为7个区段(表1、图1)。总体来看,杜鹃花属植物在西藏呈明显的空间集聚格局,主要集中于东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段、横断山脉段及念青唐古拉西中段,在高原内部和藏北东部山地快速递减。

表 1 西藏杜鹃花属植物在不同山脉区段分类单元丰富度

Tab.1 Species richness of *Rhododendron* taxa across mountain-range sections in Xizang

编号	山脉区段	记录数	分类单元数	种级	变种/亚种	单一山脉区段记录分类单元
Mts01	喜马拉雅中段(亚东-定日-聂拉木-吉隆)	450	59	51	5/3	10
Mts02	喜马拉雅东段(山南南缘)	216	69	59	5/5	3
Mts03	东喜马拉雅-雅鲁藏布峡谷段(米林-墨脱-波密南缘)	566	140	120	14/6	36
Mts04	念青唐古拉西中段(拉萨-工布江达-林芝-色季拉)	390	80	70	6/4	9
Mts05	念青唐古拉东段(波密-易贡)	98	33	29	2/2	0
Mts06	横断山脉段(昌都-察隅)	438	125	98	19/8	32
Mts07	藏北高原东部山地(那曲东部)	17	9	7	2/0	0



注：A 为不同山脉区段分类单元丰富度图；B 为分类单元水平分布图。

图 1 山地区段丰富度与水平分布幅度

Fig. 1 Species richness and horizontal range breadth of *Rhododendron* taxa across mountain-range sections in Xizang

2.1.2 山脉区段丰富度与种下阶元分布

不同山脉区段之间，杜鹃花属植物分类单元丰富度差异明显。分类单元最为丰富的3个区段为东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段、横断山脉段、念青唐古拉西中段，分别为140、125和80个。相比而言，念青唐古拉东段和藏北高原东部山地分类单元数较低，分别为33个和9个，即杜鹃花属植物在西藏东南部山地明显集聚，继而向北部高原山地急剧减少。从山脉区段覆盖范围来看，雪层杜鹃（*R. nivale*）和毛喉杜鹃（*R. cephalanthum*）覆盖7个山脉区段，鳞腺杜鹃（*R. lepidotum*）、藏南杜鹃（*R. principis*）和白背杜鹃（*R. leucaspis*）覆盖6个山脉区段，表明这些种类在西藏呈广域分布。

中下级别呈现出明显的空间集中性。全区共记录39个种下阶元，其中25变种、14亚种。横断山脉段种下阶元最为丰富，共27种，包括19变种、8亚种；东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段次之，共20种，包括14变种、6亚种；藏北高原东部山地仅记录2个种下阶元，且均为变种。单一山地分段记录分类单元主要集中于东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段和横断山脉段，分别为36个和32个；其中种下阶元分别为5个和10个，说明两区段不仅具有较高的总体丰富度和种下阶元丰富度，也保存了较多局地分布的分类单元。

2.1.3 水平分布幅度与分布类群划分

基于各分类单元占据的县域数，西藏杜鹃花属植物可划分为广域类（县域数 ≥ 8 ）、中域类（4~7）、窄域类（2~3）和狭域类（1）4类（表2、图1）。结果显示，西藏杜鹃花属植物以窄域和狭域类为主，二者合计152个，占全部分类单元的68.47%。其中狭域类78个（35.14%），仅在单一县域有记录；窄域类74个（33.33%），平均县域数为2.51。相比之下，广域类仅21个，占9.46%，但平均县域数达12个，最多可覆盖32个县域；中域类49个，占22.07%，平均县域数为5.12。广域类主要由雪层杜鹃（32县）、鳞腺杜鹃（16县）、藏南杜鹃（15县）、樱草杜鹃（*R. primuliflorum*）（14县）、雪山杜鹃（*R. aganniphum*）与栎叶杜鹃（*R. phaeochrysum*）（各13县）等构成。上述结果表明，西藏杜鹃花属植物的水平分布总体呈现“少数广布、多数狭域”的格局，大量分类单元仅局限于个别县域，空间分布高度破碎化。

表2 西藏杜鹃花属植物水平分布类群划分

Tab 2 Classification of *Rhododendron* taxa by horizontal range breadth in Xizang

水平分布类型	分类单元数	占比/%	平均县域数	最大县域数
广域类	21	9.46	12.00	32
中域类	49	22.07	5.12	7
窄域类	74	33.33	2.51	3
狭域类	78	35.14	1.00	1

2.2 西藏杜鹃花属植物的垂直分布格局

2.2.1 海拔梯度丰富度格局

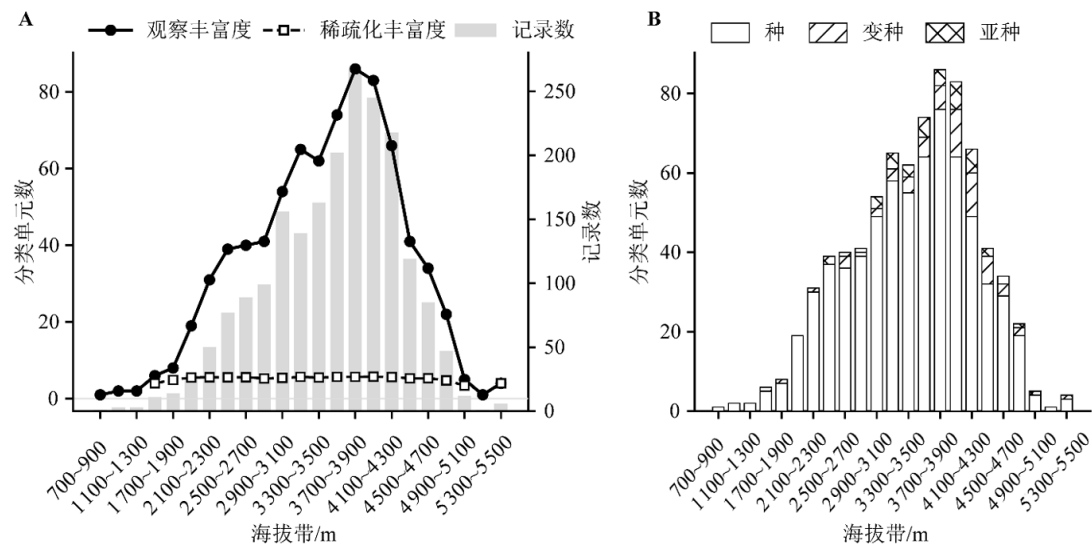
根据对2 035条有效海拔记录的数据分析，涉及217个分类单元，包括179种、24变种和14亚种。总体上，杜鹃花属植物分类单元丰富度沿海拔梯度呈明显的中海拔峰值格局，随海拔升高先增加后降低（图2）。在3 700~3 900 m海拔带达到峰值，包含86个分类单元；3 900~4 100 m海拔带次之，共83个分类单元。低海拔区域分类单元数较少，1 900 m以下各海拔带的分类单元数均不超过10个；4 700 m以上分类单元数明显下降，4 900~5 100 m、5 100~5 300 m和5 300~5 500 m海拔带仅记录到5个、1个和4个分类单元。

种级分布的海拔梯度变化趋势与总体格局基本一致，在3 700~3 900 m达到峰值，共包含了76种；3 500~3 700 m和3 900~4 100 m海拔带均记录64种，即3 500~4 100 m是西藏杜鹃花属种及分类单元分布最集中的海拔范围。相比之下，变种和亚种丰富度峰值略偏向高海拔，在3 900~4 100 m达到最高值，共包括19个种下阶元；4 100~4 300 m次之，共17个种下阶元。

2.2.2 海拔中点与幅宽分布特征

基于各分类单元的最低海拔和最高海拔进一步计算海拔中点和海拔幅宽。结果显示，西藏杜鹃花属植物海拔中点主要集中在3 000~4 500 m之间，共有159个分类单元，占全部海拔分类单元的73.27%。其中，海拔3 500~4 000 m为最集中的范围，共66个分类单元，占30.41%；3 000~3 500 m次之，有56个分类单元，占25.81%。低海拔和极高海拔中点分类单元较少，海拔中点低于2 000 m仅有5个，为华木兰杜鹃（*R. sinonuttallii*）、西藏杜鹃（*R. megalanthum*）、墨脱马银花（*R. medoense*）、白面杜鹃（*R. zaleucum*）、不丹杜鹃（*R. griffithianum*）。高于4 500 m的分类单元仅有4个，蜜腺杜鹃（*R. populare*）、南方雪层杜鹃（*R. nivale* subsp. *australe*）、高尚大白杜鹃（*R. decorum* subsp. *diaprepes*）、单色杜鹃（*R.*

tapetiforme)。不同分类单元的海拔中点分布还存在一定差异, 种级别的海拔中点主要集中在 3 000 ~ 4 000 m, 变种和亚种的海拔中点则相对偏高, 主要集中在 3 500 ~ 4 500 m, 种下阶元在较高海拔带具有更高的聚集性。



注: A: 不同海拔带分类单元丰富度变化图; B: 不同海拔带种级与种下阶元丰富度对比图。

图2 海拔梯度丰富度谱

Fig. 2 Elevational richness pattern of *Rhododendron* taxa in Xizang

在记录数不少于3条的分类单元中, 以 501 ~ 1 500 m 的中幅种居多, 共 84 个, 占 61.31%; 1 501 ~ 2 000 m 幅宽分类单元共 18 个, 占 13.14%。窄幅种 (海拔幅宽 ≤ 500 m) 共有 19 个, 占 13.87%; 宽幅种 (海拔幅宽 $> 2\,000$ m) 共有 16 个, 占 11.68%。宽幅种中, 光柱杜鹃、白背杜鹃、树形杜鹃、白毛杜鹃和鳞腺杜鹃的海拔幅宽最大; 窄幅种中, 密枝杜鹃、白钟杜鹃、圆头杜鹃、长粗毛杜鹃和华丽杜鹃在现有记录中表现出较窄的海拔分布幅度 (表 3)。

表3 幅宽分布代表类群

Tab 3 Representative *Rhododendron* taxa in different range-breadth categories

排名	幅宽	中文名	拉丁名	记录数	海拔范围/m	海拔幅宽/m	海拔中点/m
1	宽幅种	光柱杜鹃	<i>R. tanastylum</i>	12	900 ~ 3 900	3 000	2 400
1		白背杜鹃	<i>R. leucaspis</i>	97	1 800 ~ 4 800	3 000	3 300
3		树形杜鹃	<i>R. arboreum</i>	68	850 ~ 3 680	2 830	2 265
4		白毛杜鹃	<i>R. vellereum</i>	23	2 134 ~ 4 870	2 736	3 502
5		鳞腺杜鹃	<i>R. lepidotum</i>	139	1 900 ~ 4 600	2 700	3 250
1	窄幅种	密枝杜鹃	<i>R. fastigiatum</i>	4	3 965 ~ 4 100	135	4 032.5
2		白钟杜鹃	<i>R. tsariense</i>	5	3 750 ~ 3 900	150	3 825
3		圆头杜鹃	<i>R. semnoides</i>	3	3 100 ~ 3 300	200	3 200
4		长粗毛杜鹃	<i>R. crinigerum</i>	3	3 200 ~ 3 470	270	3 335
5		华丽杜鹃	<i>R. eudoxum</i>	3	3 650 ~ 3 940	290	3 795

2.2.3 空间分布特征

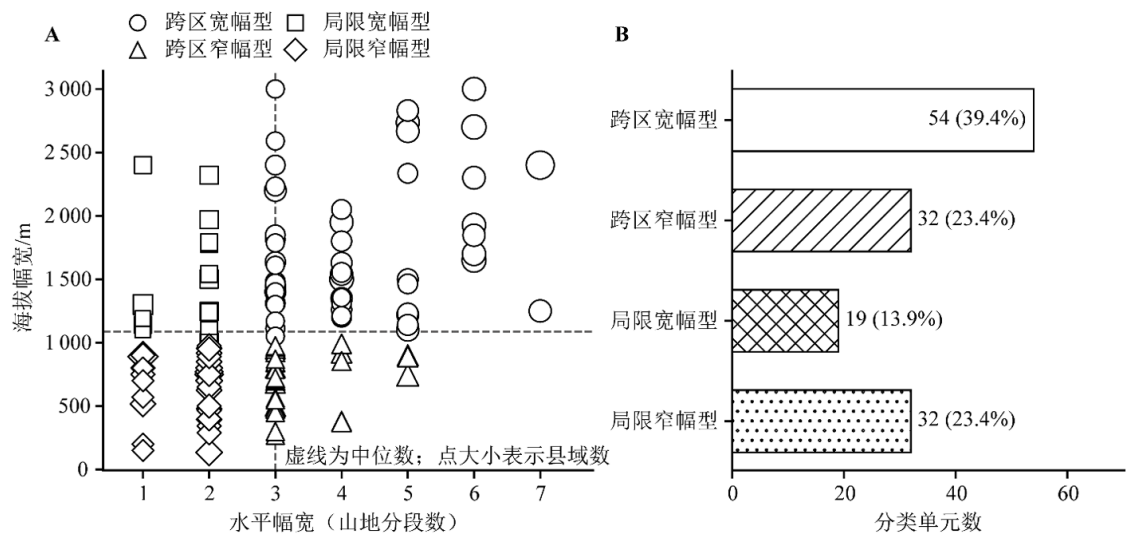
描述西藏杜鹃花属植物在水平与垂直两个维度上的分布特征, 以山脉区段数 (≥ 3 为跨区、 ≤ 2 为局

限)和海拔幅宽($\geq 1\,000\text{ m}$ 为宽幅、 $< 1\,000\text{ m}$ 为窄幅)为标准,对有效海拔记录不少于3条的137个分类单元进行二维划分,得到跨区宽幅型、跨区窄幅型、局限宽幅型和局限窄幅型四种生态地理类型(见表4,图3)。

表 4 西藏杜鹃花属植物空间生态类型

Tab.4 Spatial ecological types of *Rhododendron* taxa in Xizang

二维生态类型	分类单元数	占比/%	平均县域数	平均山脉区段数	平均海拔幅宽/m
跨区宽幅型	54	39.42	7.41	4.17	1 726
跨区窄幅型	32	23.36	4.25	3.34	708
局限宽幅型	19	13.87	2.32	1.74	1 423
局限窄幅型	32	23.36	2.66	1.69	650



注: A: 水平分布范围与海拔幅宽的关系,虚线表示海拔幅宽划分阈值,点的大小表示占据县域数; B: 4种空间分布类型的分类单元数量。

图3 水平幅宽与海拔幅宽生态类型

Fig.3 Ecological types of *Rhododendron* taxa based on horizontal and elevational range breadths in Xizang

其中,跨区宽幅型最多,共54个(39.42%),其平均山脉区段数为4.17、平均海拔幅宽为1 726 m,兼具跨区域分布与较大垂直幅度,代表适应范围最广的核心广布类群。跨区窄幅型与局限窄幅型各32个(各占23.36%):前者可跨多个山脉区段分布,但海拔幅宽较小(平均708 m),对特定海拔带依赖较强;后者山脉区段数与海拔幅宽均较小,多为潜在局限分布或采样不足类群。局限宽幅型最少,共19个(13.87%),其山脉区段数少(平均1.74)但海拔幅宽较大(平均1 423 m),表明其在局部山地内具有较大的垂直迁移幅度。总体来看,西藏杜鹃花属植物既包含少数适应范围广的核心类群,也包含较多对特定海拔带或局部生境依赖较强的类群。

2.3 山脉区段与海拔带间的β多样性分解

进一步解析西藏杜鹃花属植物组成差异的来源,分别从山脉区段间的水平分异和海拔带之间的垂直分异两个方面进行β多样性分解。Sørensen总体β用于分类单元组成的总体差异,周转组分反映不同单元间由分类单元替代造成的组成差异;嵌套组分反映较贫乏山脉区段的组成趋于成为较丰富山脉区段子集所产生的差异。

2.3.1 山脉区段间的水平 β 多样性分解

不同山脉区段之间的杜鹃花属植物组成存在明显差异。各山脉(区段)组合的 Jaccard 相异度介于 0.5455 ~ 0.9538 之间, Sørensen 总体 β 介于 0.3750 ~ 0.9118 之间。其中, 喜马拉雅东段与喜马拉雅中段之间的相异度最低, Jaccard 相异度和 Sørensen 总体 β 分别为 0.5455 和 0.3750, 说明喜马拉雅内部相邻山段之间的分类单元组成最为接近。跨区段比较中, 东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段与横断山脉段之间的相异度较低, Jaccard 相异度和 Sørensen 总体 β 分别为 0.6198 和 0.4491, 二者共有分类单元数达到 73 个, 是所有山脉组合中共有分类单元数最高的组合。

横断山脉段与其他山脉区段之间的相异度存在差异。横断山脉段与东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段、念青唐古拉西中段和喜马拉雅东段之间的 Sørensen 总体 β 分别为 0.4491、0.5415 和 0.5567, 表现为中等程度的组成差异; 而横断山脉段与藏北高原东部山地之间的相异度较高, Jaccard 相异度和 Sørensen 总体 β 分别达到 0.9449 和 0.8955, 二者仅共享 7 个分类单元。藏北高原东部山地与其他山脉区段之间普遍表现出较高相异度, 其与喜马拉雅中段、横断山脉段和东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段之间的 Sørensen 总体 β 分别为 0.9118、0.8955 和 0.8926。藏北高原东部山地仅记录 9 个分类单元, 与其余物种丰富山段之间存在悬殊的丰富度差异, 这一差异本身即会抬高相异度(尤其是嵌套组分), 故其高相异度更多反映丰富度落差而非独立的组成替代。

β 多样性分解结果显示, 山脉区段间的组成差异总体以周转组分为主。21 个山地组合中, 有 15 个组合的周转组分高于嵌套组分。其中, 东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段与横断山脉段之间的周转组分为 0.4160, 嵌套组分仅为 0.0331, 周转组分占总体 β 的 92.64%; 喜马拉雅东段与念青唐古拉西中段之间的周转组分占比为 92.14%; 喜马拉雅中段与念青唐古拉西中段之间的周转组分占比为 87.26%。这些组合均表现出较强的分类单元替代特征。

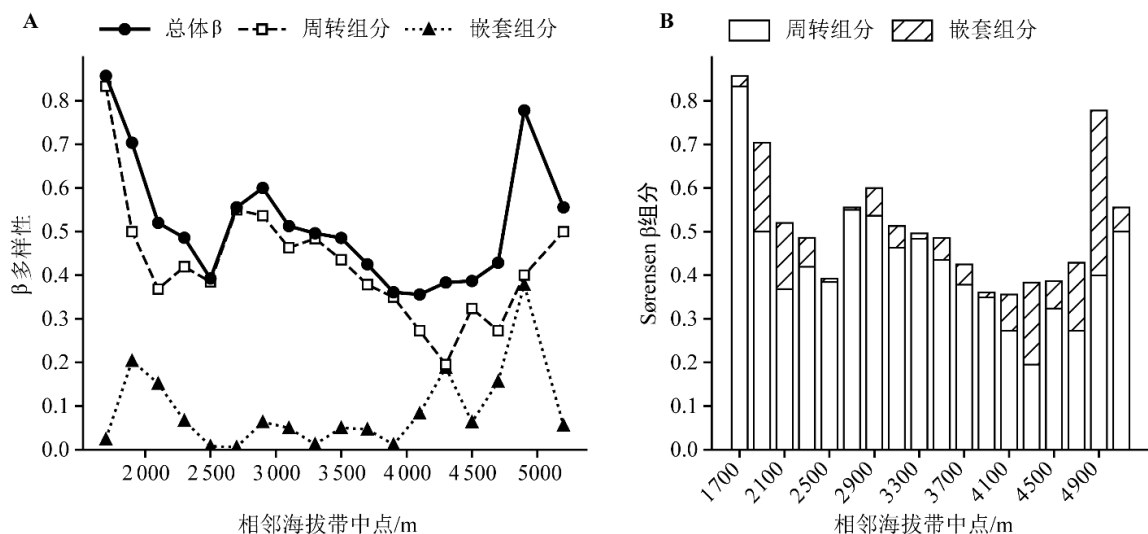
少数山地组合则以嵌套组分为主, 且均出现在分类单元数悬殊的配对中。东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段(140 个分类单元)与念青唐古拉东段(33 个)之间的周转组分仅为 0.0303, 而嵌套组分达到 0.5998; 藏北高原东部山地(9 个)与东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段、横断山脉段、念青唐古拉西中段和喜马拉雅东段之间的嵌套组分分别为 0.7815、0.6733、0.6205 和 0.5983, 均高于对应的周转组分。嵌套组分并不独立于物种丰富度差异, 上述以嵌套组分为主的格局在很大程度上是这些山段(尤其是藏北高原东部山地)极低分类单元数的直接反映, 为丰富度差异主导的组成差异, 而非独立于丰富度的生态嵌套过程。

2.3.2 海拔带间的垂直 β 多样性分解

基于有效海拔记录, 进一步分析相邻海拔带间的 β 多样性分解(图 4)。总体上, 相邻海拔带之间的 Jaccard 相异度平均值为 0.6809, Sørensen 总体 β 平均值为 0.5570, 表明相邻海拔带之间仍存在较明显的分类单元组成差异。低海拔和极高海拔由于记录分类单元数较少, 相邻海拔带之间的相异度波动较大。为降低边缘海拔带样本量不足对趋势判断的影响, 进一步聚焦分类单元相对连续分布的 1 900 ~ 4 900 m 海拔范围。

在海拔 1 900 ~ 4 900 m 范围内, 相邻海拔间的 Jaccard 相异度平均值为 0.6231, Sørensen 总体 β 平均值为 0.4563。沿海拔梯度升高, Jaccard 相异度和 Sørensen 总体 β 呈显著下降趋势($p=0.016$)。相邻海拔带之

间的分类单元组成差异总体随海拔升高而降低,低—中海拔过渡阶段的组成变化相对较强,而中高海拔连续带内相邻海拔带之间的组成相对更接近。



注: A: 相邻海拔带之间 β 多样性变化图; B: 相邻海拔带之间 β 多样性组分分解图。

图4 相邻海拔带 β 多样性趋势与组分分解

Fig.4 Trends and component partitioning of β -diversity between adjacent elevational bands

β 多样性分解结果显示, 1 900 ~ 4 900 m 范围内相邻海拔带之间的分类单元组成差异主要由周转组分贡献。14组相邻海拔带组合中, 周转组分均高于嵌套组分, 其均值分别为0.3881、0.0682, 周转组分平均占总体 β 的84.43%。沿海拔梯度升高, 周转组分呈显著下降趋势 ($p=0.013$), 即相邻海拔带之间的分类单元替代强度随海拔升高总体减弱。相比之下, 嵌套组分未表现出显著线性变化趋势 ($p=0.285$), 表明嵌套组分的变化与海拔关系较小, 仅表现在高海拔段局部增强。

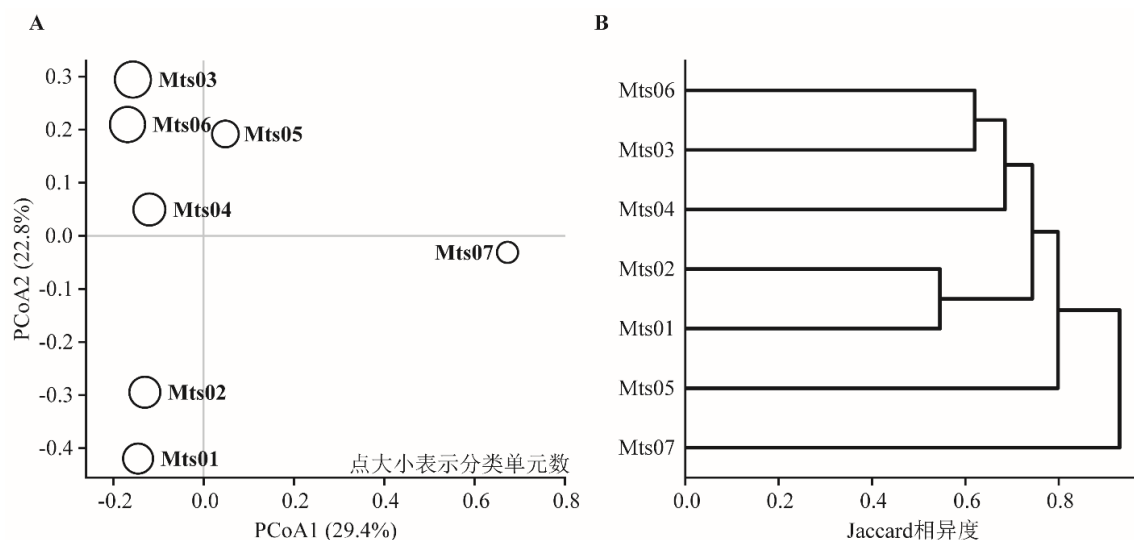
将海拔带并为低海拔 ($h < 3\,000\text{ m}$)、中海拔 ($3\,000 \leq h < 4\,100\text{ m}$)、高海拔 ($h \geq 4\,100\text{ m}$) 3个梯度, 不同海拔分组间的 β 多样性分解表现出明显差异。低海拔与中海拔之间的Sørensen总体 β 为0.4801, 周转组分为0.2727, 嵌套组分为0.2074, 周转组分略高于嵌套组分; 低海拔与高海拔之间的Sørensen总体 β 最高, 为0.7829, 且周转组分达到0.7500, 说明两者之间主要表现为强烈的分类单元替代; 中海拔与高海拔之间的Sørensen总体 β 为0.5039, 其中嵌套组分为0.3329, 高于周转组分的0.1711。总体来看, 相邻海拔带间的垂直 β 多样性主要表现为连续的替代作用; 中海拔向高海拔的分组比较中嵌套组分增强, 与高海拔带分类单元数明显减少相一致, 即该嵌套信号主要反映高海拔环境筛选下的分类单元贫化, 而非独立于丰富度的组成子集化过程。

2.4 山脉区段间组成关系的排序与聚类

为整体刻画各山脉区段在分类单元组成上的相互关系, 基于山脉区段 $\times$ 分类单元的存在/缺失矩阵, 采用Jaccard相异度进行主坐标分析(PCoA)与平均连接聚类(UPGMA)。PCoA前三轴的解释率分别为29.43%、22.78%和18.55%, 累计达70.76%(图5A)。

第一主坐标轴主要区分藏北高原东部山地与其余山体分段: 藏北高原东部山地在PCoA1上取值为0.6728, 明显偏离其他山体分段。该分段仅记录9个分类单元, 其在排序空间中的偏离主要源于极低的分

类单元数（组成趋于其他富集山段的贫化子集），而非拥有大量特有或独具的成分；其余6个山体分段PCoA1取值相近（-0.169~0.048），其中念青唐古拉东段（0.0481）略大于0。第二主坐标轴进一步区分喜马拉雅与横断—峡谷区：喜马拉雅中段与喜马拉雅东段在PCoA2上取负值（-0.4196、-0.2946）且彼此接近，东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段与横断山脉段取正值（0.2944、0.2097）且相互靠近，念青唐古拉西中段居于二者之间（0.0496）。念青唐古拉东段则在第三主坐标轴上表现突出（PCoA3 = 0.5102），与其余山体分段明显分离，指示其组成的特殊性。



注：A：PCoA排序图；B：UPGMA聚类图。

图5 PCoA排序与UPGMA聚类

Fig.5 PCoA ordination and UPGMA clustering of *Rhododendron* assemblages across mountain-range sections

UPGMA 聚类结果与PCoA基本一致（图5B）。喜马拉雅中段与喜马拉雅东段首先聚为一支（相异度0.5455），东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段与横断山脉段聚为另一支（0.6198），念青唐古拉西中段随后并入后者（0.6846），两大支在相异度0.7431处合并，构成藏东南—喜马拉雅主体类群；念青唐古拉东段在较高相异度（0.7983）处才并入主体，藏北高原东部山地则在最高相异度（0.9302）处最后并入，在聚类上最为孤立；这一孤立同样主要由其极低的分类单元数所致。

排序与聚类共同表明，西藏杜鹃花属植物的山脉区段可大致分为3个层次：以东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段和横断山脉段为核心、念青唐古拉西中段与喜马拉雅各段为主体的藏东南—喜马拉雅类群；组成关系特殊、居于过渡位置的念青唐古拉东段；以及因分类单元数极低而组成高度贫化、在排序与聚类上明显偏离的藏北高原东部山地。

3 讨论

综合西藏杜鹃花属植物的分布格局与区域对照，种下阶元偏向较高海拔并集中于核心分布区，提示中高海拔山地可能是横断—喜马拉雅地区杜鹃花属种下分化的重要区带，但仍需系统发育和群体遗传学证据进一步验证。

全区种级丰富度峰值位于3 700~3 900 m，而变种、亚种的峰值上移至3 900~4 100 m，海拔中点亦

相应偏高。种下分化的产生与留存可能由高山环境中的隔离、选择与生态机会共同调控。山地环境梯度及不同海拔带之间的气候差异可能限制物种跨海拔扩散^[32,33],并可能促进局地分布和分类单元替代。在横断—喜马拉雅,高山垫状植物垫柳(*Salix brachista*)的种内分化^[34],正是由天空岛式(sky island)的隔离生境、沿海拔梯度的强烈环境异质性以及高、低海拔居群间不同强度的自然选择共同塑造,并自晚中新世以来持续发生^[35]。部分变种和亚种可能代表具有一定地理或形态分化、但尚未被处理为独立物种的种内谱系,就杜鹃花属而言,在这种“隔离+分化性选择”的高山格局下更易形成。

种下阶元更多留存并聚集于中高海拔,或与生态机会及分化的时序有关。分类单元共存最密集、具有较高程度生态位占据的中海拔带,新生的早期分化居群更难获得独立的生态空间,建立与存续受到更强制约,这与生态位饱和条件下分化速率趋于下降^[36-40]以及密集群落中更强的竞争性排斥^[41]相符。分类单元数下降的中高海拔带竞争相对松弛,依据生态机会假说,相对空缺的生态位为早期分化产物的定殖、存续及生殖隔离的积累提供了机会^[42-45],叠加天空岛式隔离带来的弱基因流,更有利于早期分化产物的定殖与维持^[35]。从分化时序而言,青藏—喜马拉雅—横断的高山植物区系虽为地球上现存最古老、持续时间最长的高山区系^[46],但其原地分化在晚新生代造山与季风增强期持续的作用下,加速并延续至第四纪^[4],叠加冰期—间冰期的反复隔离与融合,不断产出处于早期分化阶段的年轻谱系^[34],喜马拉雅—横断山区部分高多样性类群具有相对近期的分化历史^[47]。此外,占据中高海拔的主体正是近期在该区快速辐射的常绿杜鹃亚属^[48,49],种下级别偏向于中高海拔区域,也部分反映了承载分化的谱系恰好分布于高海拔这一背景。

东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段与横断山脉段共有中海拔核心物种库,其专有成分分别向低海拔温暖与高海拔湿冷(凉润)两端分异。

东喜马拉雅山脉—雅鲁藏布峡谷段与横断山脉段的杜鹃花属植物分类单元,在所有跨山系组成中相异度最低、共有种最多(73个),二者在UPGMA中最先合并(Jaccard = 0.620),在PCoA排序中彼此邻近,同为全区分类单元丰富度最高的两个分段,共同构成西藏杜鹃花属的核心分布区^[14,49,50]。其组成差异几乎全部来自周转组分(92.64%),表明其分异以替代作用为主。这表明二者共享同一中海拔核心分类单元库,并在环境筛选作用下分别保留不同的边缘成分^[21,48,51],最终形成现有的分布格局。两段各自的专有分类单元(分别为67种、52种)沿海拔梯度呈现明显的两端分异,其分布区域在东喜马拉雅段集中于中低海拔(海拔中点约3 200 m,分布下限可达1 000 m),横断山脉段则偏向高海拔区域(海拔中点约3 770 m),其种下阶元(变种、亚种)所占比例更高(21.6%/14.3%)。两段山脉的峰谷纵横交错且深切割,导致的地理隔离和扩散障碍,引发种群分化,分类单元呈现出狭域分布^[21,48,49,51],山地岛屿效应和生境异质性共同作用于多样性及组成分异^[52]。

4 结论

(1) 基于2 175条西藏杜鹃花属植物标本采集与记录,共整理得到222个分类单元(含183种、25变种、14亚种)。西藏杜鹃花属植物在水平空间上呈明显集聚格局,主要集中于东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段、横断山脉段(昌都、察隅境内)和念青唐古拉西中段(分别记录140、125、80个分类单元),并向藏北高原东部山地快速递减。其中,东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段和横断山脉段同时具有最高的分类单元

丰富度、最多的种下阶元与单一山脉区段记录分类单元,是西藏杜鹃花属分布的核心区域。

(2) 水平分布以窄域和狭域类居多,二者共占68.47%,总体呈“少数广布、多数狭域”的镶嵌性格局。空间分布类型分析表明,跨区宽幅型占比最高(39.42%),跨区窄幅型与局限窄幅型合计占46.72%,反映该属兼具少数适应幅度宽的核心广布类群与大量对特定海拔带或局地生境依赖较强的类群。

(3) 沿海拔梯度分类单元丰富度呈现明显的中海拔峰值格局,总丰富度在3 700~3 900 m达到最高,3 000~4 500 m是分类单元海拔中点的主要集中区,3 500~4 100 m为种级分类单元集中分布带。变种、亚种的丰富度峰值(3 900~4 100 m)及海拔中点均较种级偏向高海拔上移,这一错位指示中高海拔可能是该属种下分化的重要区域,即中高海拔山地是西藏杜鹃花属垂直分布与种下分化的关键区域,该推论尚需结合系统发育与群体遗传学数据进一步验证。

(4) β 多样性分解与排序聚类结果表明,山脉区段间与相邻海拔带间的分类单元组成差异总体以周转组分为主,替代作用是维持西藏杜鹃花属植物空间与垂直分异的主要过程。核心的东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段与横断山脉段共享同一中海拔核心物种库,其专有成分分别向低海拔湿暖与高海拔湿冷(凉润)两端分异,是二者组成差异主要源自周转组分的重要原因。与此相对,藏北高原东部山地受强烈环境过滤,仅记录9个分类单元,在排序空间中明显偏离其他分段,其与物种丰富山段之间的组成差异以嵌套(丰富度差异)组分为主,这一嵌套格局在很大程度上是其极低分类单元数的数学反映,为环境过滤导致的组成贫化,而非独立于丰富度的生态嵌套过程;念青唐古拉东段分类单元数亦较低(33个),其与东喜马拉雅—雅鲁藏布峡谷段之间的差异同样以嵌套组分为主。垂直方向上,高海拔带分类单元数随海拔递减,其相对于中海拔组的嵌套贫化亦主要反映这一丰富度落差。综合而言,替代作用主导了西藏杜鹃花属的多尺度组成分异;边缘山地与高海拔环境的强烈过滤则通过压低分类单元丰富度,叠加影响其现代分布格局。

参考文献:

- [1] Myers N, Mittermeier R A, Mittermeier C G, et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities[J]. *Nature*, 2000, 403: 853-858.
- [2] Körner C. Mountain biodiversity, its causes and function[J]. *Ambio*, 2004, 33(Suppl 13): 11-17.
- [3] Favre A, Päckert M, Pauls S U, et al. The role of the uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau for the evolution of Tibetan biotas[J]. *Biological Reviews*, 2015, 90(1): 236-253.
- [4] Xing Y W, Ree R H. Uplift-driven diversification in the Hengduan Mountains, a temperate biodiversity hotspot[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(17): E3444-E3451.
- [5] 丁文娜,星耀武.泛青藏高原高寒植物多样性的形成与演化[J]. *植物科学学报*, 2023, 41(6): 729-740.
- [6] Rahbek C. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern?[J]. *Ecography*, 1995, 18(2): 200-205.
- [7] Rahbek C. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns[J]. *Ecology Letters*, 2005, 8(2): 224-239.
- [8] Colwell R K, Rahbek C, Gotelli N J. The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far?[J]. *The American Naturalist*, 2004, 163(3): E1-E23.
- [9] 贺金生,陈伟烈.陆地植物群落物种多样性的梯度变化特征[J]. *生态学报*, 1997, 17(1): 91-99.
- [10] Baselga A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(1): 134-143.

- [11] Baselga A, Orme C D L. betapart: an R package for the study of beta diversity[J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2012, 3(5): 808-812.
- [12] 杨元合,饶胜,胡会峰,等. 青藏高原高寒草地植物物种丰富度及其与环境因子和生物量的关系[J]. 生物多样性, 2004, 12(1): 200-205.
- [13] Chamberlain D F, Hyam R, Argent G, et al. The Genus *Rhododendron*: Its Classification and Synonymy[M]. *Edinburgh: Royal Botanic Garden Edinburgh*, 1996.
- [14] Shrestha N, Wang Z H, Su X Y, et al. Global patterns of *Rhododendron* diversity: the role of evolutionary time and diversification rates[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2018, 27(8): 913-924.
- [15] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志:第57卷第2分册:杜鹃花科[M]. 北京:科学出版社, 1994.
- [16] Fang M Y, Fang R Z, He M Y, et al. Ericaceae[M]//Wu Z Y, Raven P H, Hong D Y, eds. *Flora of China*: Vol. 14. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2005: 242-517.
- [17] 刘德团,常宇航,马永鹏. 本底资源不清严重制约我国杜鹃花属植物的生物多样性保护[J]. 植物科学学报, 2020, 38(4): 517-524. DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2020.40517.
- [18] 吴荭,杨雪梅,邵慧敏,等. 杜鹃花产业的种质资源基础: 现状,问题与对策[J]. 生物多样性, 2013, 21(5):628-634. DOI: 10.3724/SPJ.1003.2013.07251.
- [19] 游金娥,冯建孟. 藏东南地区种子植物的区系组成和物种多样性[J]. 生态环境学报, 2013, 22(2): 207-212.
- [20] 庄平,王飞,邵慧敏. 川西与藏东南地区杜鹃花属植物及其分布的比较研究[J]. 广西植物, 2013, 33(6): 791-797.
- [21] Rahbek C, Borregaard M K, Antonelli A, et al. Building mountain biodiversity: geological and evolutionary processes[J]. *Science*, 2019, 365(6458): 1114-1119.
- [22] Rabinowitz D. Seven forms of rarity[M]//Synge H, ed. *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. Chichester: John Wiley & Sons, 1981: 205-217.
- [23] Stevens G C. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude[J]. *The American Naturalist*, 1992, 140(6): 893-911.
- [24] Legendre P, Legendre L. Numerical Ecology[M]. 3rd ed. Amsterdam: Elsevier, 2012.
- [25] McKinney W. Data structures for statistical computing in Python[C]//van der Walt S, Millman J, eds. *Proceedings of the 9th Python in Science Conference*. Austin, TX, 2010: 56-61.
- [26] Harris C R, Millman K J, van der Walt S J, et al. Array programming with NumPy[J]. *Nature*, 2020, 585(7825): 357-362.
- [27] Virtanen P, Gommers R, Oliphant T E, et al. SciPy 1.0: fundamental algorithms for scientific computing in Python[J]. *Nature Methods*, 2020, 17(3): 261-272.
- [28] Pedregosa F, Varoquaux G, Gramfort A, et al. Scikit-learn: machine learning in Python[J]. *Journal of Machine Learning Research*, 2011, 12: 2825-2830.
- [29] Hunter J D. Matplotlib: a 2D graphics environment[J]. *Computing in Science & Engineering*, 2007, 9(3): 90-95.
- [30] Baselga A. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, 21(12): 1223-1232.
- [31] Legendre P. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23(11): 1324-1334.
- [32] Janzen D H. Why mountain passes are higher in the tropics[J]. *The American Naturalist*, 1967, 101(919): 233-249.
- [33] Ghalambor C K, Huey R B, Martin P R, et al. Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited[J]. *Integrative and Comparative Biology*, 2006, 46(1): 5-17.
- [34] Chen J H, Huang Y, Brachi B, et al. Genome-wide analysis of cushion willow provides insights into alpine plant divergence in a biodiversity hotspot[J]. *Nature Communications*, 2019, 10: 5230.
- [35] Zhang D, Hao G Q, Guo X Y, et al. Genomic insight into 'sky island' species diversification in a mountainous biodiversity hotspot[J]. *Journal of Systematics and Evolution*, 2019, 57(6): 633-645.

- [36] Phillimore A B, Price T D. Density-dependent cladogenesis in birds[J]. *PLoS Biology*, 2008, 6(3): e71.
- [37] Rabosky D L. Ecological limits and diversification rate: alternative paradigms to explain the variation in species richness among clades and regions[J]. *Ecology Letters*, 2009, 12(8): 735-743.
- [38] Rabosky D L. Diversity-dependence, ecological speciation, and the role of competition in macroevolution[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2013, 44: 481-502.
- [39] Schluter D. Speciation, ecological opportunity, and latitude[J]. *The American Naturalist*, 2016, 187(1): 1-18.
- [40] Ricklefs R E. Evolutionary diversification, coevolution between populations and their antagonists, and the filling of niche space [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(4): 1265-1272.
- [41] MacArthur R, Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species[J]. *The American Naturalist*, 1967, 101(921): 377-385.
- [42] Simpson G G. The Major Features of Evolution[M]. *New York: Columbia University Press*, 1953.
- [43] Schluter D. The Ecology of Adaptive Radiation[M]. *Oxford: Oxford University Press*, 2000.
- [44] Yoder J B, Clancey E, Des Roches S, et al. Ecological opportunity and the origin of adaptive radiations[J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2010, 23(8): 1581-1596.
- [45] Stroud J T, Losos J B. Ecological opportunity and adaptive radiation[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2016, 47: 507-532.
- [46] Ding W N, Ree R H, Spicer R A, Xing Y W. Ancient orogenic and monsoon-driven assembly of the world's richest temperate alpine flora[J]. *Science*, 2020, 369(6503): 578-581.
- [47] Xia X M, Yang M Q, Li C L, et al. Spatiotemporal evolution of the global species diversity of *Rhododendron*[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2022, 39(1): msab314.
- [48] Ma Y Z, Mao X X, Wang J, et al. Pervasive hybridization during evolutionary radiation of *Rhododendron* subgenus *Hymenanthes* in mountains of southwest China[J]. *National Science Review*, 2022, 9(12): nwac276.
- [49] Zhu M S, Mo Z Q, Luo Y Y, et al. *Rhododendron* diversity patterns provide new insights for conserving China's montane flora [J/OL]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2026: 1-19[2026-08-01].
- [50] Yan L J, Liu J, Möller M, et al. DNA barcoding of *Rhododendron*(Ericaceae), the largest Chinese plant genus in biodiversity hotspots of the Himalaya-Hengduan Mountains[J]. *Molecular Ecology Resources*, 2015, 15(4): 932-944.
- [51] Wang K L, Zhou X H, Liu D T, et al. The uplift of the Hengduan Mountains contributed to the speciation of three *Rhododendron* species[J]. *Global Ecology and Conservation*, 2022, 35: e02085.
- [52] Guan Y W, Wu Y R, Cao Z, et al. Island biogeography theory and the habitat heterogeneity jointly explain global patterns of *Rhododendron* diversity[J]. *Plant Diversity*, 2024, 46(5): 565-574.