北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

现代气候、古气候和生境异质性对新疆不同生长型种子植物多样性的影响

许玥 王文栋 姚杰 黄继红 臧润国

Effects of current climate, paleoclimate and habitat heterogeneity on diversity of seed plants with different growth forms in Xinjiang of northwestern China

Xu Yue, Wang Wendong, Yao Jie, Huang Jihong, Zang Runguo

引用本文:
许玥, 王文栋, 姚杰, 黄继红, 臧润国. 现代气候、古气候和生境异质性对新疆不同生长型种子植物多样性的影响[J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(10):1–10. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250231
Xu Yue, Wang Wendong, Yao Jie, Huang Jihong, Zang Runguo. Effects of current climate, paleoclimate and habitat heterogeneity on diversity of seed plants with different growth forms in Xinjiang of northwestern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(10):1–10. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250231

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250231

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

小陇山锐齿栎林木本植物物种丰富度与生产力关系研究

Relationship between tree species richness and productivity of *Quercus aliena* var. *acutiserrata* forest in Xiaolongshan Mountain, Gansu Province of northwestern China

北京林业大学学报, 2021, 43(11): 11–19. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200192

坝上地区退化小叶杨树干液流特征及对环境因子的响应

Characteristics of sap flow of degraded *Populus simonii* in Bashang Area, Hebei Province of northern China and its response to environmental factors

北京林业大学学报, 2024, 46(7): 36–43. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230332

科尔沁沙地植物群落物种多样性及其主要影响因素

Species diversity of plant communities and its main influencing factors in Horqin Sandy Land, Inner Mongolia of northern China

北京林业大学学报, 2020, 42(5): 106–114. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190284

环境因子对长白山自然保护区森林群落分布的影响

Effects of environmental factors on forest community distribution in Changbai Mountain Nature Reserve of northeastern China

北京林业大学学报, 2023, 45(8): 57–64. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220086

中国不同草本功能群叶片钾含量的空间格局及控制因素

Spatial patterns and impacting factors of leaf potassium content among different functional groups of herbaceous plants across China

北京林业大学学报, 2021, 43(8): 83–89. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200324

北京温榆河生态廊道春季鸟类物种构成与多尺度环境因子的关系

Correlation between bird species composition and multi–scale environmental factors in spring in Wenyu River ecological corridor of Beijing

北京林业大学学报, 2022, 44(6): 115–127. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210160

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250231

现代气候、古气候和生境异质性对新疆不同生长型种子植物多样性的影响

许 玥[1] 王文栋[2] 姚 杰[1] 黄继红[1] 臧润国[1]
（1. 中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所，国家林业和草原局森林生态环境重点实验室，北京 100091；
2. 新疆维吾尔自治区林业科学院森林生态与园林绿化研究所，新疆 乌鲁木齐 830063）

摘要:【目的】干旱地区对全球气候变化非常敏感，而植物对于维持干旱生态系统的稳定性具有重要作用，开展干旱区不同生长型（乔木、灌木和草本）植物分布格局和影响因素的研究有助于全球变化背景下干旱区植物多样性和植被保护策略的制定。**【方法】**以新疆维吾尔自治区为研究区域，基于 3 716 种种子植物的 50 km × 50 km 网格地理分布数据，结合广义线性模型和等级方差分离等方法，分析不同生长型种子植物多样性的地理分布格局。同时，评估现代气候（年均温、年降水量、最冷季均温、最干季降水量、温度季节性和降水季节性）、古气候（末次盛冰期以来年均温偏离值、年降水偏离值、年均温变化速率和年降水量变化速率）和生境异质性（海拔、年均温和年降水变化范围）对物种丰富度格局的影响。**【结果】**（1）新疆种子植物及不同生长型植物（乔木、灌木和草本）物种丰富度较高的地区多集中在北部山区；（2）不同生长型植物多样性主要受现代气候的影响（尤以降水相关因子最为显著），其次为生境异质性，而古气候的作用最弱；（3）环境因子对草本、灌木和乔木植物物种多样性空间格局的影响程度依次减弱，对乔木、灌木和草本物种多样性解释力最高的因子分别是降水季节性、最干季降水量和最干季降水量。**【结论】**不同生长型植物对环境因子的响应存在显著差异，应将其纳入生物多样性研究框架。结果进一步凸显了降水对干旱地区植物多样性的关键作用，为脆弱生态系统的保护与管理提供了理论支持。

关键词：干旱区；环境因子；空间格局；物种丰富度
中图分类号：S717；P935.1 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2025)10−0001−10
引文格式：许玥，王文栋，姚杰，等. 现代气候、古气候和生境异质性对新疆不同生长型种子植物多样性的影响［J］. 北京林业大学学报，2025，47(10)：1−10. Xu Yue, Wang Wendong, Yao Jie, et al. Effects of current climate, paleoclimate and habitat heterogeneity on diversity of seed plants with different growth forms in Xinjiang of northwestern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(10): 1−10.

Effects of current climate, paleoclimate and habitat heterogeneity on diversity of seed plants with different growth forms in Xinjiang of northwestern China

Xu Yue[1] Wang Wendong[2] Yao Jie[1] Huang Jihong[1] Zang Runguo[1]
(1. Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of National Forestry and Grassland Administration, Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China;
2. Institute of Forest Ecology and landscaping, Xinjiang Academy of Forestry, Urumqi 830063, Xinjiang, China)

Abstract: ［**Objective**］Arid areas are highly vulnerable to global climate change. Plant species play an important role in maintaining the stability of dryland ecosystems. Research on species distribution patterns

收稿日期: 2025−06−19 **修回日期:** 2025−07−14
基金项目: 国家自然科学基金项目（42271069），国家重点研发计划课题（2023YFE0112801）。
第一作者: 许玥，副研究员。主要研究方向：生物地理学。Email：xuyue@caf.ac.cn 地址：100091 北京市海淀区香山路东小府 2 号。
责任作者: 黄继红，副研究员。主要研究方向：植被生态学。Email：northalluvion@caf.ac.cn 地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn；http://journal.bjfu.edu.cn

of different growth forms in arid regions, as well as their influencing factors is crucial for formulating effective strategies for biodiversity and vegetation conservation. [**Method**] Here, we took Xinjiang in northwestern China as a case to investigate the diversity patterns of different growth forms of seed plant species and their relationship with environmental factors. We established the geographic distribution database with the resolution of 50 km by 50 km of 3 716 native seed plants in Xinjiang. By integrating generalized linear model and hierarchical variation partitioning, we identified the relative importance of current climate (mean annual temperature (MAT), mean annual precipitation (MAP), mean temperature of the coldest quarter, precipitation of the driest quarter, temperature seasonality, and precipitation seasonality), paleoclimate (MAT anomaly, MAP anomaly, MAT changing rate, MAP changing rate) and habitat heterogeneity (elevation range, MAT range, MAP range) in shaping the species diversity of different growth forms (trees, shrubs, and herbs) among seed plants. [**Result**] (1) The results revealed that areas of higher richness of seed plant diversity, as well as the diversity of trees, shrubs, and herbs were predominantly concentrated in mountainous regions in northern Xinjiang. (2) The diversity of species across different growth forms (trees, shrubs, and herbs) was primarily influenced by contemporary climate variables, particularly those related to precipitation, followed by habitat heterogeneity, whereas the effect of paleoclimate was the least significant. (3) The relative importance of environmental factors in shaping the spatial pattern of plant species diversity was most evident in the order of herbaceous plants, shrubs and trees. Among these, the factors explaining the highest proportion of diversity variation were precipitation seasonality for trees, and the precipitation of the driest quarter for shrubs and herbs. [**Conclusion**] These findings demonstrate that plants of different growth forms have significant differences in their responses to environmental factors, which should be integrated into the framework of biodiversity research. Furthermore, the results underscore the critical influence of precipitation on plant diversity in arid regions, offering theoretical support for the conservation and management of fragile arid ecosystems.

Key words: arid areas; environmental factors; spatial patterns; species richness

人类活动显著加剧了全球环境变化和生物栖息地丧失，导致物种灭绝速率急剧上升[1]。在这一背景下，生物多样性保护受到前所未有的重视，如何在有限资源条件下高效保护生物多样性已成为全世界面临的紧迫问题。研究生物多样性的地理分布格局及其成因，不仅可以为保护热点（hotspot）的确定提供数据支持[2]，也能够为预测全球变化对生物多样性的影响提供参考[3]，因此仍是生态学和生物地理学的核心问题之一[4−5]。维管植物作为地球上最为多样化的类群之一，全球约有 34 万种[6]，在人类文明赖以生存的生态系统服务中发挥着关键作用。准确掌握维管植物的地理分布格局，是减轻物种及其功能损失的重要前提[7]。

植物多样性的分布格局受到多方面因素影响，其中现代气候、古气候和生境异质性已得到广泛关注[4,8]。大量研究表明，植物丰富度格局普遍与气候条件的空间差异密切相关[9−11]，尤其与温度和水分关系最为密切[12]。同时，古气候在塑造当前生物多样性格局方面的重要作用也得到证实[13−14]。例如，欧洲植物当前的物种分布和丰富度格局同时受到现代气候和第四纪冰期–间冰期气候变化的强烈影响[15]。生境异质性则通过提供更多生态位空间和物种分化机会，显著影响植物生长和物种共存[16−18]。研究发现，海拔范围解释了全球维管束植物丰富度变异的 24.8%[19]。然而，尽管既有研究已揭示了这些因素的作用[9,13,15]，但不同生长型植物如何响应现代气候、古气候和生境异质性，仍缺乏系统性评估[8]。

植物生长型表征了植物与生境相关的关键生态策略，相同生长型的物种通常具有相似的表型和环境适应能力[20]。不同生长型植物在形态与生理特征，如高度、寿命、扩散能力、养分循环、生理调节、进化速率及环境耐受性等方面存在显著差异[21]。研究表明，不同生长型植物的多样性分布格局并不一致[4,22]，即使其空间格局相似，潜在的驱动机制也可能存在本质区别[23]。例如，木本和草本植物在形态特征与世代时间上差异显著，这导致两者的物种丰富度格局及其对气候变化的潜在响应上也表现出显著差异[24]。目前，关于大尺度物种丰富度格局及其影响因素的研究多集中于木本植物[11,25]，而对草本植物的探讨则多在群落尺度上开展[10,26]。因此，针对不同生长型物种丰富度空间格局及影响因素的多元评价仍较为匮乏[27]，尤其是在植被稀疏、环境极端

的干旱地区[28]。鉴于此，亟需检验基于木本植物建立的多样性–环境关系是否具有普适性，并开展面向不同生长型植物多样性格局及驱动因子的系统研究[25]。

干旱地区占据全球陆地面积的 38%～41%，相比其他区域生态系统，干旱生态系统更加脆弱，对气候变化和人类活动高度敏感[29]。近几十年来，气候变化和不合理的土地利用加速了荒漠化进程[30]。然而，大尺度生物多样性格局研究主要集中在热带山地和雨林等物种丰富地区[8]，而干旱区长期被误解为物种稀少、缺乏研究价值，导致其多样性格局研究不足[8,31]。目前干旱生态系统多样性格局的驱动机制仍不清楚[32]，这在一定程度上制约了区域保护策略的制定[33]。有研究指出，水资源可用性是干旱地区植物分布的主要限制因子[32,34]，也有研究表明气候变异性驱动了干旱生态系统中植物物种组成的空间变异[35]。因此，迫切需要深入探讨干旱地区物种丰富度的关键决定因素。尤其是在综合考虑现代气候、古气候和生境异质性的情况下，这 3 类因子的相对重要性仍缺乏明确结论，从而限制了我们对干旱区生物多样性形成机制的深入理解[36]。

新疆维吾尔自治区（下面统一称为新疆）地处欧亚大陆腹地，总面积 1.64 × 10^6 km^2，占我国国土面积的 1/6。该地区地质构造复杂，海拔范围为−156～8 611 m，涵盖了从极地到暖温带的各种自然景观带及生态系统。丰富的生态地理环境孕育了众多的珍稀动植物，新疆共有野生高等植物 4 081 种，隶属于 161 科、877 属。其中特有种 1 773 种，占新疆植物种类的 43.4%[37]。天山和阿尔泰山被认为是中国生物多样性保护关键区[38]、优先区[39]和中国特有种子植物中心区之一[40]，并被列入国家优先保护生态系统名录[41]。

当前，亚洲内陆干旱地区正在经历不断加剧的气候变化[42]和强烈的人类活动造成的山地森林的破碎化[43]。在全球变化背景下，厘清干旱区植物丰富度的格局及其影响机制，有助于该地区植物多样性和植被的保护。研究新疆地区种子植物的多样性格局和形成机制，能够预测其对未来全球气候变化及人类活动的响应，并为该区域生物多样性管理和保护策略的制定提供理论依据。本研究基于已建立的新疆种子植物 50 km × 50 km 网格的地理分布数据库，拟探讨以下两个科学问题：（1）新疆不同生长型种子植物（乔木、灌木和草本）的物种组成以及多样性的地理分布格局；（2）现代气候、古气候和生境异质性对新疆不同生长型种子植物多样性地理分布格局的相对影响。

1　研究区概况与研究方法

1.1　研究区概况

新疆位于欧亚大陆腹地，是典型的干旱半干旱地区。地形复杂，高山、高原、盆地相间，形成了典型的“三山夹两盆”地貌格局，由北到南依次为阿尔泰山、准噶尔盆地、天山、塔里木盆地和昆仑山。新疆属于温带大陆性气候，表现出气温变化剧烈、温差大、干燥少雨、日照时间充足等气候特点，该地区的年均温为 4～14 ℃，年降水量不足 150 mm。复杂的地形地势和多变的气候条件，造就了新疆物种组成、植物区系以及植被景观类型的丰富性，为研究生物多样性组成及空间变化提供了理想场所。

1.2　数据来源

1.2.1　物种分布数据

新疆种子植物的分布数据和生长型数据来源于中国植物志（http://www.efloras.org/），标本数据库（http://www.cvh.org.cn/）以及大量文献资源，主要包括《新疆植物志》[44]、《新疆树木志》[45]、《中国荒漠植物图鉴》[46]和《新疆珍稀濒危特有高等植物》[47]等。基于 145 781 个标本记录，最终获取了新疆 3 716 个物种的分布数据，并利用“中国生物物种名录”（2016 年光盘版）对物种名进行了校正。物种分布数据以县域为基本空间单元，并记录每个标本的地理坐标。为提高数据的分布精度，将每个物种的县域分布与其海拔分布范围叠加，对县域分布范围进行校正。为排除县域面积不同对统计分析的影响，使用 ArcGIS 10.2 将县域分布数据转化为 50 km × 50 km 等面积网格系统。由于国界线的影响，部分网格不完整，我们将面积不足一半的网格剔除[48]。在每个网格内，以 0/1 值标记物种在该网格内是否出现，并叠加种子植物的分布数据，从而获得各网格内种子植物、乔木、灌木和草本的丰富度值。

1.2.2　气候和地形数据

气候因子是很多植物和动物类群多样性格局的首要影响因子，这一结论已为多数生态学家及生物地理学家达成的共识，例如气候模型解释了全球被子植物科丰富度变异的 80% 以上[12]，气候对中国木本植物分布的影响远大于生境异质性和人类活动[9]。具体而言，气候对多样性格局的影响机制探讨集中在以下几个假说：（1）环境能量假说认为能量通过调控生命个体的生理活动影响物种多样性格局[49]；（2）寒冷忍耐假说认为许多物种无法忍受冬季低温，因此物种多样性随着冬季温度的降低而逐渐减少[50]；（3）水分–能量动态假说强调水分和能量共同决定着大尺度上的物种多样性格局[51]；（4）气候稳定性假说

则认为不适宜或不稳定的气候会显著限制物种地理分布[52]。这些假说都在实际研究中得到了观测数据的支持，但不同假说所提出机制的影响大小尚未形成定论。基于以上假说，本研究选取了 6 个变量表征现代气候：年均温(mean annual temperature，MAT)、年降水量(mean annual precipitation，MAP)、最冷季均温(mean temperature of coldest quarter，MTCQ)、最干季降水量(precipitation of driest quarter，PDQ)、温度季节性(temperature seasonality，TSN)和降水量季节性(precipitation seasonality，PSN)。选用 4 个变量表征历史气候：末次盛冰期(last glacial maximum，LGM，约 22 000 年前)以来的年均温偏离值(MAT anomaly，MATA)、年降水偏离值(MAP anomaly，MAPA)、年均温变化速率(the velocity of MAT，MATV)和年降水量变化速率(the velocity of MAP，MAPV)[36,53]。

新疆地域辽阔，地形复杂，包括山脉、盆地和荒漠等多种地貌。为分析地形起伏对新疆种子植物多样性格局的影响，我们计算了 3 个表征生境异质性的指标。(1)对高程(digital elevation model，DEM)数据进行重采样得到 50 km × 50 km 网格内的海拔变化范围(elevation range，ELER)；(2)将年均温(MAT)与 50 km × 50 km 网格进行叠加，得到网格内年均温变化范围(range of mean annual temperature，MATR)；(3)将年降水量(MAP)与网格叠加，得到年降水变化范围(range of mean annual precipitation，MAPR)[54]。

本研究采用的现代气候数据(1970—2000 年)和末次盛冰期气候数据来自于全球气候数据集 WorldClim (http://www.worldclim.org/)，数据分辨率均重采样为 0.008 3° × 0.008 3°(进行 Alberz 等积割圆锥投影后得到数据的空间分辨率为 1 km × 1 km)。地形数据来自美国国家航空航天局(National Aeronautics and Space Administration，NASA)发布的全球数字高程模型(shuttle radar topography mission，SRTM)，其精度为 3′，插值生成中国地区分辨率为 100 m × 100 m 的数字高程(DEM)数据。

1.3 研究方法

首先分析全部物种和不同生长型物种丰富度之间的 Pearson 相关系数，并利用模型拟合纬度与全部物种丰富度及不同生长型物种丰富度的关系，拟合结果显示二次多项式回归的 Akaike Information Criterion(AIC)值较低，拟合优度最高。其次，分别将乔木、灌木和草本植物的物种丰富度作为因变量，以 13 个环境因子作为自变量，构建广义线性模型(generalized linear model，GLM)，分析现代气候、古气候和生境异质性因子对不同生长型植物空间分布的影响。由于物种丰富度是计数数据，一般认为其符合 Poisson 分布而不是正态分布[55]，因此在拟合广义线性模型时使用 Poisson 分布(log link)[56]。

对于一个生态学现象的解释，例如物种丰富度，结果往往是多个变量均能解释一部分方差，但是哪些变量对于物种丰富度的变化更为重要并不清楚。鉴于表征现代气候、历史气候和生境异质性的 3 组环境变量之间具有较高的相关性(表 1)，本研究采用方差分离方法(variation partitioning)排除因子之间的多重共线性，确定每类解释因子的相对重要性和独立贡献量，此分析通过 R 软件的“vegan”程序包完成。方差分离法能够量化特定自变量在包含该变量的所有模型中贡献度的平均值，有效解决多重共线性问题[57]。

所有数据采用 R 3.5.0 进行分析(R Core Team, 2018; http://www.r-project.org/)。

2 结果与分析

2.1 新疆种子植物概况及多样性随纬度梯度的变化

新疆总计分布有 3 716 种种子植物，属于 767 属、113 科，占中国所有种子植物总数的 12.7%。其中绝大多数物种为草本，共 3 144 种，占新疆全部种子植物的 84.6%，属于 667 属、90 科；乔木共 155 种，占种子植物总数的 4.2%，属于 44 属、24 科；灌木共 399 种，占种子植物总数的 10.7%，属于 96 属、43 科；木质藤本共 18 种，占种子植物总数的 0.5%，属于 4 属、4 科(表 2)。其中，物种数最多的前 5 个科分别是菊科(Asteraceae，461 种)、禾本科(Gramineae，364 种)、豆科(Fabaceae，314 种)、毛茛科(Ranunculaceae，188 种)、蔷薇科(Rosaceae，187 种)，占总种数的 40.7%；物种数分布最多的前 5 个属分别是黄耆属(*Astragalus*，117 种)、蒿属(*Artemisia*，73 种)、薹草属(*Carex*，68 种)、葱属(*Allium*，62 种)、风毛菊属(*Saussurea*，55 种)，占总种数的 10.1%。由于木质藤本的数量较少，在下文的分析中不作考虑。

总体而言，新疆不同生长型种子植物的多样性表现出较为一致的分布规律(表 3，$r \geq 0.777$)，即随纬度先降低后增加的凹面形曲线(图 1)。所有物种、乔木、灌木和草本的物种多样性分别在 36.5°N、35.9°N、36.6°N、34.8°N 达到最低值，然后呈现出随纬度升高而递增的梯度格局。各生长型的物种均在 42° ~ 44°N 以及 47° ~ 49°N 之间表现出明显的高值区，乔木和灌木物种在 40°N 以南的地区物种数基本在 20 种以内，而草本植物在 40°N 以南的地区物种数基本不超过 300 种。

表 1　13 个环境因子间的 Spearman 相关系数矩阵

Tab. 1　Matrix of Spearman's correlation coefficients among 13 environmental factors

指标	MAT	TSN	MTCQ	MAP	PSN	PDQ	MATA	MAPA	MATV	MAPV	ELER	MATR	MAPR
MAT	1.000	0.366	**0.964**	−0.669	−0.137	−0.413	−0.070	−0.528	0.612	0.577	−0.728	−0.746	−0.700
TSN	0.366	1.000	0.169	0.040	−0.496	0.328	**0.643**	−0.051	0.501	0.149	−0.370	−0.372	−0.077
MTCQ	**0.964**	0.169	1.000	−0.717	−0.027	−0.511	−0.209	−0.536	0.528	0.569	−0.655	−0.676	−0.702
MAP	−0.669	0.040	−0.717	1.000	−0.392	**0.856**	0.362	**0.824**	−0.151	−0.372	0.533	0.553	0.821
PSN	−0.137	−0.496	−0.027	−0.392	1.000	−0.737	−0.415	−0.120	−0.354	−0.077	−0.005	0.000	−0.200
PDQ	−0.413	0.328	−0.511	**0.856**	**−0.737**	1.000	0.517	0.567	0.009	−0.263	0.358	0.376	0.655
MATA	−0.070	**0.643**	−0.209	0.362	−0.415	0.517	1.000	0.104	0.248	−0.125	−0.067	−0.049	0.269
MAPA	−0.528	−0.051	−0.536	0.824	−0.120	0.567	0.104	1.000	−0.084	−0.251	0.400	0.428	0.652
MATV	0.612	0.501	0.528	−0.151	−0.354	0.009	0.248	−0.084	1.000	**0.662**	−0.683	−0.698	−0.420
MAPV	0.577	0.149	0.569	−0.372	−0.077	−0.263	−0.125	−0.251	0.662	1.000	−0.622	−0.639	−0.600
ELER	−0.728	−0.370	−0.655	0.533	−0.005	0.358	−0.067	0.400	−0.683	−0.622	1.000	**0.973**	0.794
MATR	−0.746	−0.372	−0.676	0.553	0.000	0.376	−0.049	0.428	**−0.698**	−0.639	**0.973**	1.000	**0.830**
MAPR	−0.700	−0.077	−0.702	0.821	−0.200	0.655	0.269	0.652	−0.420	−0.600	0.794	0.830	1.000

注：每列中相关系数最高值以粗体标记。MAT.年均温；TSN.温度季节性；MTCQ.最冷季均温；MAP.年降水量；PSN.降水季节性；PDQ.最干季降水量；MATA.末次盛冰期以来年均温偏离值；MAPA.末次盛冰期以来年降水偏离值；MATV.末次盛冰期以来年均温变化速率；MAPV.末次盛冰期以来年降水变化速率；ELER.海拔变化范围；MATR.年均温变化范围；MAPR.年降水变化范围。下同。

表 2　不同生长型种子植物的科属种组成

Tab. 2　Family, genera and species composition of seed plants with different growth forms

生长型	科数(占比)	属数(占比)	物种数(占比)
乔木	24(21.24%)	44(5.74%)	155(4.17%)
灌木	43(38.05%)	96(12.52%)	399(10.74%)
藤本	4(3.54%)	4(0.52%)	18(0.48%)
草本	90(79.65%)	667(86.96%)	3 144(84.61%)
所有物种	113(100%)	767(100%)	3 716(100%)

表 3　所有物种及不同生长型植物物种丰富度之间的相关性

Tab. 3　Correlations of richness between total species and plant species with different growth forms

生长型	所有物种	乔木	灌木
乔木	0.827***		
灌木	0.917***	0.777***	
草本	0.999***	0.813***	0.901***

注：***表示在$p < 0.001$水平上显著相关。

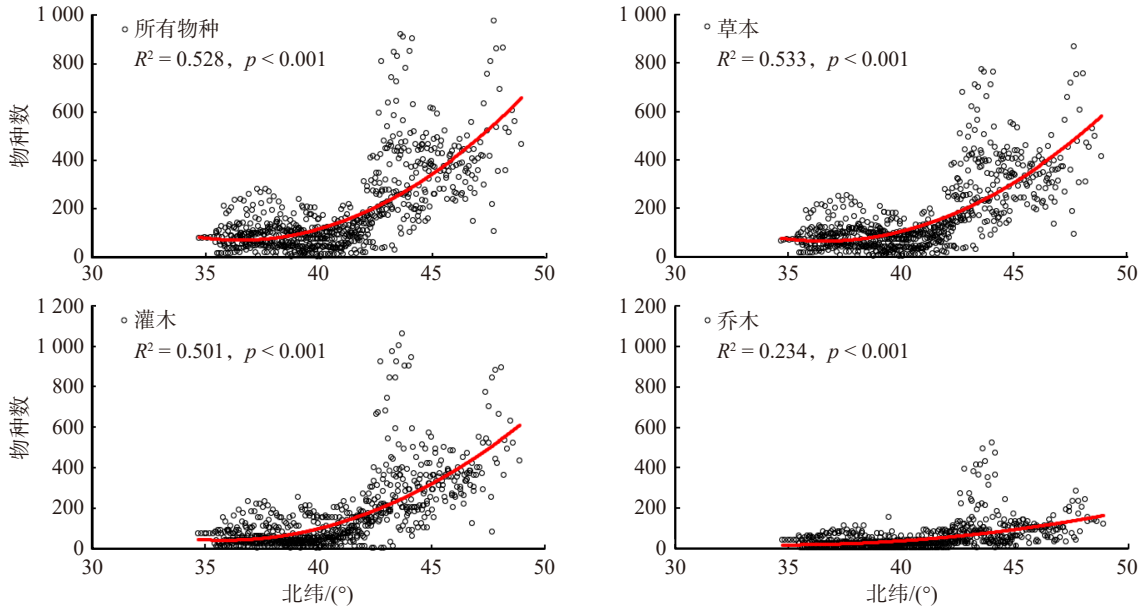


图 1　新疆种子植物不同生长型物种丰富度随纬度梯度的分布

Fig. 1　Distribution of species richness of different growth forms of seed plants in Xinjiang with latitude gradients

2.2 新疆种子植物多样性分布格局的影响因子

不同环境因子对新疆种子植物多样性格局的相对贡献不同，3 类环境因子对草本植物的解释力均高于木本植物(表 4)。现代气候对新疆乔木物种丰富度的解释力最高，古气候和生境异质性对乔木物种多样性变异的解释力均不显著。环境变量对灌木和草本物种丰富度变异的解释力比乔木物种更高(除年均温变化速率外)，解释力最高的同样是现代气候因子，生境异质性因子中年降水范围对灌木和草本物种多样性的解释力也较高，而古气候中仅有年降水变化速率表现出较高的解释力。对新疆乔木、灌木和草本物种多样性解释力最高的因子分别是降水季节性(PSN)、最干季降水量(PDQ)、最干季降水量(PDQ)，分别解释了 3 类生长型物种丰富度变异的 24.5%、41.7% 和 47.5%。

每类环境因子对新疆不同生长型种子植物丰富度的单独解释力显示，现代气候对新疆乔木、灌木和草本植物多样性的独立解释力均最高，分别达到了物种多样性变异的 25.6%、39.9% 和 45.0%；其次为生境异质性，对乔木、灌木和草本植物多样性的独立解释力分别为 4.21%、9.64% 和 10.17%；而古气候对多样性的独立解释力均低于 5%。3 类环境因子对不同生长型植物多样性变异的解释力大小均为草本 > 灌木 > 乔木(图 2a)。通过比较 3 类环境因子对不同生长型植物多样性的独立解释力占比，发现现代气候对乔木多样性的解释力百分比最高，生境异质性对灌木多样性的解释力百分比最高，而古气候对 3 种生长型植物多样性的解释力百分比基本相同(图 2b)。

表 4 环境因子对物种丰富度单变量广义线性回归分析

Tab. 4 Univariate generalized linear regression analysis of environmental factors on species richness

环境因子	变量	乔木	灌木	草本
现代气候	MAT	−0.044	−0.158	−0.205
	TSN	0.348	0.436	0.440
	MTCQ	−0.162	−0.326*	−0.381*
	MAP	0.370*	0.577*	0.618**
	PSN	−0.495*	−0.549*	−0.557
	PDQ	0.493*	0.646**	0.689**
古气候	MATA	0.042	0.069	0.070
	MAPA	0.047	0.079	0.082
	MATV	0.077	0.067	0.032
	MAPV	−0.131	−0.219*	−0.231*
生境异质性	ELER	0.110	0.156*	0.173**
	MATR	0.126	0.195*	0.219**
	MAPR	0.278	0.444**	0.462**

注：*表示在$p < 0.05$水平上显著相关；**表示在$p < 0.01$水平上显著相关。

3 讨 论

3.1 新疆种子植物的多样性格局

新疆不同生长型种子植物的物种丰富度之间存在高度相关性，表明不同生长型植物多样性的分布格局一致性较高(表 3)。总体而言，种子植物在新疆的空间分布并不均匀，其多样性在北部显著高于南部(图 1)，在 42° ~ 44°N 之间的高值区对应于天山西部伊犁河谷，在 47° ~ 49°N 之间的高值区对应于阿尔泰山西部。这一研究结果与以往研究发现山区植物多样性较高的结论高度一致。Li 等[32]研究结果表明，新疆维管植物、哺乳类动物和鸟类的物种丰富度均表现为北部高于南部，山区高于盆地。其中，植物物种丰富度最高的区域集中在阿尔泰山西部以及天山山脉的西部和中部。Zhang 等[58]通过物种分布模型模拟了新疆 232 种木本植物的分布，确定多样性热点区域主要位于山区，如伊犁河谷周围的天山中部山脉、准噶尔西部山脉和阿尔泰山西部。这些区域通常是降雨较多、冰期时作为物种避难所的重要区域。将研究范围扩大到亚洲内陆干旱地区时，同样发现天山、阿尔泰山脉以及帕米尔高原等山区的物种多样性达到最高水平[8]。

山地的高多样性是多样化的地形、地质历史和现代环境等共同作用的结果[33]。首先，干旱地区的

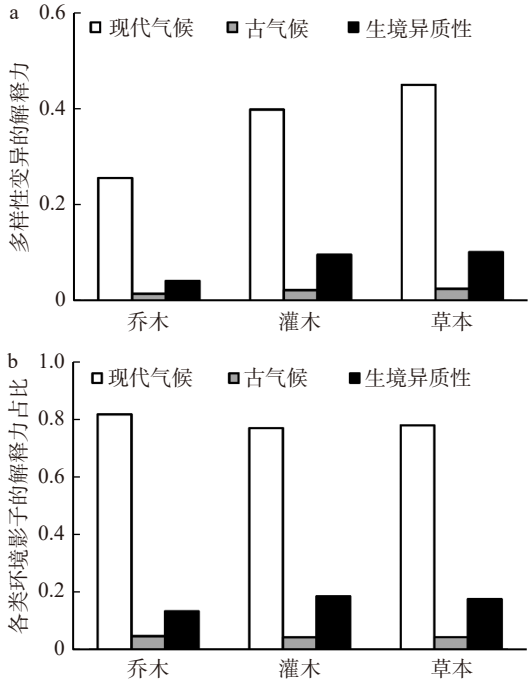


图 2 基于方差分离的 3 类环境因子对新疆不同生长型种子植物的影响

Fig. 2 Effects of three types of environmental factors on seed plants with different growth forms in Xinjiang based on hierarchical variation partitioning

山地由于较高的海拔，能够比低地获得更多的降水[58]。新疆的山地具有稳定的水分来源，比如冰雪融水和河流源头水，降雪量也比平原地区更高[43]。天山和阿尔泰山具有较高的降水和适宜的温度[32]，为乔木、灌木和草本种子植物的生长提供了有利环境。其次，山地环境梯度集中、异质性较高、人类干扰较少，并因地形复杂在地质历史上常成为物种避难所和分化中心，从而保存了较高的多样性[2]。例如，在第四纪冰期期间，天山中部、准噶尔西部山地以及阿尔泰山西部因特殊地形，避免了冰川大规模覆盖，间冰期和冰后期的干旱气候影响也相对较弱，因此成为大量喜湿阔叶树种的重要避难所[58−59]。最后，山地的复杂地形能够缓冲气候变化对物种的影响。当气温变化 1 ℃ 时，分布在平原地区的物种需要移动数公里来追踪适宜气候条件，而山地物种仅需向上或向下移动数百米即可[53]。天山和阿尔泰山脉的地形、局域小气候、水热条件以及土壤成分存在显著的空间异质性，为多种植被类型的发育和维持提供了适宜条件[60−61]，从而孕育了丰富的物种多样性。

3.2　现代气候和古气候对新疆种子植物的影响

在 3 类环境因子中，降水相关指标对植物多样性的解释力远高于温度相关指标。这表明在新疆的干旱生境中，水分是限制植物生长和扩散的关键因子，这一结果与已有研究[8,32,34,61]一致。由于降水少且蒸发量大，水分成为物种丰富度变化的最强环境驱动因子。例如，年均降水量解释了天山北麓荒漠区植物丰富度总体变化的 36.8%[62]。水分有效性通过直接影响植物的生物学过程（如光合作用）而显著限制植物生长。值得注意的是，降水季节性与年降水量（$r = -0.392$，$p = 0.17$）、最干季降水量（$r = -0.737$，$p < 0.001$）均表现出负相关关系（表 1），即降水量越低的地区降水季节性越高。这意味着干旱区植物往往在雨季获得大部分水分，而在干季则需忍受极端干旱[63]。与此同时，温度上升可能通过增加蒸发量，加剧土壤干燥，从而导致年均温和最冷季均温与物种丰富度的负相关关系[64]。这些结果表明，在人类活动（如城市化和农业用水）加速干旱化以及气候变暖的双重作用下，干旱地区植物面临更高的灭绝风险[34]。

关于现代气候与古气候对物种多样性格局影响的相对重要性，学界一直存在争议。一方观点认为，现代气候是大尺度多样性地理格局的主导因子[9,12,49]；另一方观点强调进化历史和区域过程的重要性[65]。尽管有研究发现，古气候与大尺度物种多样性密切相关。例如，基于全球尺度的研究发现，第四纪冰期–间冰期的气候变化速率与全球鸟类、哺乳动物和两栖动物的特有性显著相关[53]；在马达加斯加，古气候显著影响了棕榈科（Arecaceae）植物的丰富度[13]。然而，东亚的大多数研究发现，区域历史气候对物种多样性的影响显著小于现代气候，或者被现代气候因子的作用所掩盖[9,66]。这与本研究的结论一致，即古气候对于新疆种子植物多样性的影响远远低于现代气候。这可能与第四纪冰期对东亚的影响较小有关。欧洲和北美在末次盛冰期被大规模冰盖覆盖，而中国的冰川主要分布于青藏高原及周边区域[67]。同时，中国复杂的地形在主要的冰期避难所周围还形成了大量小型避难所，进一步削弱了古气候对物种分布的影响。例如，物种分布模型的结果显示，天山中部、准噶尔山西部和阿尔泰山西部地区均为新疆森林植物的主要冰期避难所[58]。

3.3　生境异质性因子对新疆种子植物的影响

高度的生境异质性增加了生态位数量，提供了避难所，使物种在气候波动中得以生存[68]。本研究发现，3 个生境异质性因子对乔木物种多样性的解释力较低，但对灌木和草本物种多样性的独立解释力分别达到了 9.64% 和 10.17%，显示其作用不可忽视。以往研究也发现相似的结果，如大型木本植物的生态位以气候为主导，而草本植物的生态位则更多受土壤和微生境控制[69]。

尽管生境异质性被认为是多样性格局的重要影响因子[30,70]，本研究发现生境异质性因子对新疆地区物种丰富度的影响显著低于现代气候因子（图 2、表 4）。该结论与海拔范围仅解释了中国省域尺度上木本植物多样性变异的 3%[71]这一结果一致。生境异质性对多样性变化的解释力一般低于气候因子，且其作用可能受到气候因子的影响。例如，在温度较低的北美洲北部地区，能量因子对脊椎动物多样性的作用较大；而在热量较高的南部地区，生境异质性因子的作用更大[70]。需要明确的是，这些结果并不说明生境异质性对区域尺度物种多样性的作用不重要，解释力较小可能与研究采用的空间分辨率较粗有关。新疆地形复杂，但大尺度网格会平滑微地形差异，从而弱化了生境异质性的作用。已有研究表明[72−73]，气候因子对物种丰富度的解释力随着空间分辨率的增大显著上升，而生境异质性和人类活动因子对物种丰富度的解释力则呈现相反的格局。因此，尽管本研究选择了 50 km × 50 km 的网格尺度，仍发现生境异质性对新疆地区种子植物多样性存在显著影响，但未来结合更精细的物种分布、微气候和微生境数据，将有助于提升预测精度[74]。

3.4　不同生长型植物对环境因子的响应

环境因子对不同生长型植物多样性格局的影响

程度不同，3 类环境因子对植物物种多样性空间格局的解释力基本表现为草本植物 > 灌木植物 > 乔木植物（表 4）。Liu 等[8]对中亚干旱区植物丰富度格局的研究也发现，环境变量对草本植物物种丰富度的解释能力通常高于木本植物。这与不同生长型的分布格局密切相关。乔木和灌木主要分布在新疆北部山地，而草本植物则广泛分布于新疆全省。山区有雪山融水等稳定的水源，降雪量也比平原地区多[43]。因此，与沙漠和草原等其他地区相比，山区降水对乔木和灌木的直接限制作用相对较小。此外，不同生长型植物在资源利用效率上存在差异[4]。草本植物根系较浅，高度依赖浅层土壤水[75]，导致其对降水的响应更为敏感。生长型还决定了植物的竞争或迁移能力，影响其应对环境变化的能力[76]。研究发现，干旱生境下，草本植物比灌木和乔木表现出更高的种内性状变异，增强了其对恶劣条件的适应能力[77]，这与本研究中环境因子对草本植物的解释力高于木本植物的研究结果一致。针对全球 326 个干旱区样方内 301 种多年生植物的研究发现，干旱地区展现出植物形态与功能的高度多样性[78]。因此，在干旱区特殊生境条件下，考虑不同生长型植物在生态适应策略上的差异[79]，不仅有助于理解物种多样性在干旱区的分布格局，也为制定针对性的生物多样性保护策略提供了重要参考。

4 结　　论

新疆种子植物物种丰富度在大尺度上的空间格局表明，其高值区主要位于北部山地，尤其是天山北脉和阿尔泰山西部。现代气候、古气候和生境异质性对新疆种子植物多样性格局的相对贡献存在差异，3 类环境因子对草本植物的解释力均高于木本植物。这些结果表明，在研究生物多样性的格局与成因时，应谨慎将基于一种生长型的研究结果应用于其他生长型。不同生长型植物对环境因子的响应差异应被纳入生物多样性研究框架。同时，本研究发现降水相关指标的解释率远高于温度和气候变异性指标，体现出在新疆干旱生境下植物对水分的高度依赖。这提示未来在人类活动和全球变暖加剧水分亏缺的背景下，干旱区物种的灭绝风险可能进一步上升。总体而言，本研究强调了水分在干旱区植物多样性维持中的关键作用，并为脆弱生态系统中不同生长型植物的保护与管理提供了理论依据。

参 考 文 献

[1] Marchese C. Biodiversity hotspots: a shortcut for a more complicated concept[J]. Global Ecology & Conservation, 2015, 3: 297−309.

[2] Myers N, Mittermeier R A, Mittermeier C G, et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities[J]. Nature, 2000, 403: 853−858.

[3] Hu J L, Ci X Q, Zhang X Y, et al. Assessment of multidimensional diversity and conservation of threatened timber trees in China under climate change[J]. Biological Conservation, 2024, 300: 110871.

[4] Xu Y, Shen Z H, Zhang J L, et al. The effects of multi-scale climate variability on biodiversity patterns of Chinese evergreen broad–leaved woody plants: growth form matters[J]. Frontiers in Ecology and Evolution, 2021, 8: 540948.

[5] Song S, Zhou Y. Anthropogenic and climatic variables jointly shape the global geographical pattern of hybrid plant diversity[J]. Ecology and Evolution, 2025, 15: e71512.

[6] Govaerts R, Lughadha E N, Black N, et al. The world checklist of vascular plants, a continuously updated resource for exploring global plant diversity[J]. Scientific Data, 2021, 8: 215.

[7] Antonelli A, Govaerts R, Lughadha E N, et al. Why plant diversity and distribution matter[J]. New Phytologist, 2023, 240: 1331−1336.

[8] Liu Y, Su X, Shrestha N, et al. Effects of contemporary environment and quaternary climate change on drylands plant diversity differ between growth forms[J]. Ecography, 2019, 42: 334−345.

[9] Wang Z, Fang J, Tang Z, et al. Patterns, determinants and models of woody plant diversity in China[J]. Proceedings of the Royal Society of London. Biological Sciences, 2011, 278: 2122−2132.

[10] Šímová I, Violle C, Svenning J C, et al. Spatial patterns and climate relationships of major plant traits in the new world differ between woody and herbaceous species[J]. Journal of Biogeography, 2018, 45(4): 895−916.

[11] Ringelberg J J, Koenen E J M, Sauter B, et al. Precipitation is the main axis of tropical plant phylogenetic turnover across space and time[J]. Science Advances, 2023, 9: eade4954.

[12] Francis A P, Currie D J. A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms[J]. American Naturalist, 2003, 161: 523−536.

[13] Rakotoarinivo M, Blach-Overgaard A, Baker W J, et al. Palaeo-precipitation is a major determinant of palm species richness patterns across madagascar: a tropical biodiversity hotspot[J]. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 2013, 280: 20123048.

[14] Xu J, Wang T, Wang X, et al. Late quaternary fluctuation in upper range limit of trees shapes endemic flora diversity on the tibetan plateau[J]. Nature Communications, 2025, 16: 1819.

[15] Svenning J C, Skov F. Ice age legacies in the geographical distribution of tree species richness in europe[J]. Global Ecology and Biogeography, 2007, 16: 234−245.

[16] Liu Y, Li G, Wang M, et al. Effects of three–dimensional soil heterogeneity and species composition on plant biomass and biomass allocation of grass–mixtures[J]. AoB Plants, 2021, 13: plab033.

[17] Olagoke A, Jeltsch F, Maa R S. Small-scale heterogeneity shapes grassland diversity in low-to-intermediate resource environments[J]. Journal of Vegetation Science, 2023, 34: e13196.

[18] Stein A, Beck J, Meyer C, et al. Differential effects of environmental heterogeneity on global mammal species richness[J]. Global Ecology & Biogeography, 2015, 24: 1072−1083.

[19] Kreft H, Jetz W. Global patterns and determinants of vascular plant diversity[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104: 5925−5930.

[20] Taylor A, Weigelt P, Denelle P, et al. The contribution of plant life and growth forms to global gradients of vascular plant diversity[J]. New Phytologist, 2023, 240: 1548−1560.

[21] Beckman N G, Bullock J M, Salguero-Gomez R. High dispersal ability is related to fast life-history strategies[J]. Journal of Ecology, 2018, 106: 1349−1362.

[22] Desalegn W, Beierkuhnlein C. Plant species and growth form richness along altitudinal gradients in the southwest ethiopian highlands[J]. Journal of Vegetation Science, 2010, 21: 617−626.

[23] Mao L F, Chen S B, Zhang J L, et al. Vascular plant diversity on the roof of the world: spatial patterns and environmental determinants[J]. Journal of Systematics and Evolution, 2013, 51: 371−381.

[24] Smith S A, Donoghue M J. Rates of molecular evolution are linked to life history in flowering plants[J]. Science, 2008, 322: 86−89.

[25] Wang Y, Lyu T, Shrestha N, et al. Drivers of large–scale geographical variation in sexual systems of woody plants[J]. Global Ecology and Biogeography, 2020, 29: 546−557.

[26] Albuquerque F S, Olallatárraga M Á, Montoya D, et al. Environmental determinants of woody and herb plant species richness patterns in Great Britain[J]. Ecoscience, 2011, 18: 394−401.

[27] Heijden G M F V D, Phillips O L. Environmental effects on neotropical liana species richness[J]. Journal of Biogeography, 2010, 36: 1561−1572.

[28] Wang Y C, Zhang X N, Yang J F, et al. Spatial heterogeneity of soil factors enhances intraspecific variation in plant functional traits in a desert ecosystem[J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1504238.

[29] Maestre F T, Delgado-Baquerizo M, Jeffries T C, et al. Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2015, 112: 15684−15689.

[30] Wei L M, Zhong L F, Yue Y F, et al. Divergent drivers of temporal stability for gravel and sandy desert ecosystems around mobile deserts: implications for ecosystem conservation and desertification management[J]. Catena, 2025, 256: 109088.

[31] Fei C, Dong Y Q, An S Z. Factors driving the biomass and species richness of desert plants in northern Xinjiang, China[J]. PLoS One, 2022, 17: e0271575.

[32] Li L, Wang Z, Zerbe S, et al. Species richness patterns and water-energy dynamics in the drylands of northwest China[J]. PLoS One, 2013, 8: e66450.

[33] Huang J H, Liu C R, Guo Z J, et al. Seed plant features, distribution patterns, diversity hotspots, and conservation gaps in Xinjiang, China[J]. Nature Conservation, 2018, 27: 1−15.

[34] Tietjen B, Jeltsch F, Zehe E, et al. Effects of climate change on the coupled dynamics of water and vegetation in drylands[J]. Ecohydrology, 2010, 3: 226−237.

[35] Ulrich W, Soliveres S, Maestre F T, et al. Climate and soil attributes determine plant species turnover in global drylands[J]. Journal of Biogeography, 2014, 41: 2307−2319.

[36] 李敏菲, 马煜成, 刘耘华, 等. 新疆草地群落谱系多样性变化特征及影响因素 [J]. 生态学报, 2020, 40: 2285–2299.
Li M F, Ma Y C, Liu Y H, et al. Pattern and drivers of phylogenetic diversity in Xinjiang grassland[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(7): 2285–2299.

[37] 李学禹, 马淼, 崔大方, 等. 新疆植物物种多样性的特点分析 [J]. 石河子大学学报 (自然科学版), 1998, 4: 289–303.
Li X Y, Ma M, Cui D F, et al. Analyses on the characteristics of botanical species diversity in Xinjiang[J]. Journal of Shihezi University (Natural Science), 1998, 4: 289–303.

[38] 陈灵芝. 中国的生物多样性现状及其保护对策 [M]. 科学出版社, 1993.
Chen L Z. Biodiversity in China: status and conservation strategy[M]. Beijing: Science Press, 1993.

[39] 环境保护部.《中国生物多样性保护战略与行动计划》(2011—2030 年)[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 2011.
Ministry of Environmental Protection. China national biodiversity conservation strategy and action plan (2011–2030)[M]. Beijing: China Environmental Science Press, 2011.

[40] Huang J, Huang J H, Liu C, et al. Diversity hotspots and conservation gaps for the chinese endemic seed flora[J]. Biological Conservation, 2016, 198: 104−112.

[41] 徐卫华, 欧阳志云, 黄璜, 等. 中国陆地优先保护生态系统分析 [J]. 生态学报, 2006, 26: 271–280.
Xu W H, Ouyang Z Y, Huang H, et al. Priority analysis on conserving China's terrestrial ecosystems[J]. Acta Ecological Sinica, 2006, 26: 271–280.

[42] Wang X, Chen F, Hasi E, et al. Desertification in China: an assessment[J]. Earth Science Reviews, 2008, 88: 188−206.

[43] Miehe G, Schlütz F, Miehe S, et al. Mountain forest islands and Holocene environmental changes in central Asia: a case study from the southern gobi altay, Mongolia[J]. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 2007, 250: 150−166.

[44]《新疆植物志》编辑委员会. 新疆植物志(1~6 卷)[M]. 乌鲁木齐: 新疆科学技术出版社, 2011.
Editorial Committee of Flora Xinjiangensis. Flora Xinjiangensis (volume 1–6)[M] . Urumqi: Xinjiang Science & Technology & Hygiene Publishing House, 2011.

[45] 杨昌友. 新疆树木志 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2012.
Yang C Y. Sylva Xinjiangensis[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2012.

[46] 卢琦, 王继和, 褚建民. 中国荒漠植物图鉴 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2012.
Lu Q, Wang J H, Chu J M. Desert plants in China[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2012.

[47] 尹林克, 谭丽霞, 王兵. 新疆珍稀濒危特有高等植物 [M]. 乌鲁木齐: 新疆科学技术出版社, 2006.
Yin L K, Tan L X, Wang B. Rare endangered endemic higher plants in Xinjiang of China[M]. Urumqi: Xinjiang Science & Technology Publishing House, 2006.

[48] Hawkins B A, Diniz-Filho J A F, Soeller S A. Water links the historical and contemporary components of the Australian bird diversity gradient[J]. Journal of Biogeography, 2005, 32: 1035−1042.
[49] Currie D J. Energy and large-scale patterns of animal- and plan-species richness[J]. American Naturalist, 1991, 137: 27−49.
[50] Hawkins B A. Ecology's oldest pattern?[J] Trends in Ecology and Evolution, 2001, 25: 133−134.
[51] Currie D J, Francis A P. Regional versus climatic effect on taxon richness in angiosperms: reply to Qian and Ricklefs[J]. The American Naturalist, 2004, 163: 780−785.
[52] O'Brien E M. Climatic gradients in woody plant species richness: Towards an explanation based on an analysis of Southern Africa's woody flora[J]. Journal of Biogeography, 1993, 20: 181−198.
[53] Sandel B, Arge L, Dalsgaard B, et al. The influence of late quaternary climate-change velocity on species endemism[J]. Science, 2011, 334: 660−664.
[54] Wang H, Xu X, Cheng X, et al. Spatial patterns and determinants of Moraceae richness in China[J]. Journal of Plant Ecology, 2022, 15(6): 1142−1153.
[55] Shrestha N, Su X, Xu X, et al. The drivers of high rhododendron diversity in south-west China: does seasonality matter?[J]. Journal of Biogeography, 2017, 45: 438−447.
[56] ver Hoef J M, Boveng P L. Quasi-poisson vs. negative binomial regression: how should we model overdispersed count data?[J]. Ecology, 2007, 88: 2766−2772.
[57] Oksanen J, Simpson G, Blanchet F, et al. Vegan: community ecology package[Z/OL]. R package version 2.5-1, 2018 [2025−04−14]. https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html.
[58] Zhang H X, Zhang M L. Insight into distribution patterns and conservation planning in relation to woody species diversity in Xinjiang, arid northwestern China [J]. Biological Conservation, 2014, 177: 165–173.
[59] 刘会良, 张玲卫, 张宏祥, 等. 基于物种分布模型的新疆野生果树物种丰富度分布格局 [J]. 林业科学, 2015, 51(12): 1–8.
Liu H L, Zhang L W, Zhang H X, et al. Distribution pattern of species richness for wild fruit trees in Xinjiang based on species distribution modeling[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2015, 51(12): 1–8.
[60] Chytrý M, Ermakov N, Danihelka J, et al. High species richness in hemiboreal forests of the northern Russian Altai, southern Siberia[J]. Journal of Vegetation Science, 2012, 23: 605–616.
[61] Cao Q, Wei Y, Li W J, et al. The distribution characteristics of vegetation in the subrange of the Altai Mountains, Xinjiang[J]. Sustainability, 2023, 12: 3915.
[62] Zhou S, Dong Y, Julihaiti A, et al. Spatial variation in desert spring vegetation biomass, richness and their environmental controls in the arid region of central Asia[J]. Sustainability, 2022, 14: 12152.
[63] Morgan J W. Drought-related dieback in four subalpine shrub species, Bogong High Plains, Victoria[J]. Cunninghamia, 2004, 8: 326−330.
[64] Epstein H E, Lauenroth W K, Burke I C. Effects of temperature and soil texture on ANPP in the U. S. Great Plains[J]. Ecology, 1997, 78: 2628−2631.
[65] Ricklefs R E, Latham R E, Qian H. Global patterns of tree species richness in moist forests: distinguishing ecological influences and historical contingency[J]. Oikos, 1999, 86: 369−373.
[66] Montoya D, Rodríguez M A, Zavala M A, et al. Contemporary richness of holarctic trees and the historical pattern of glacial retreat[J]. Ecography, 2007, 30: 173−182.
[67] Lehmkuhl F, Owen L A. Late quaternary glaciation of Tibet and the bordering mountains: a review[J]. Boreas, 2005, 34: 87−100.
[68] Fjeldså J, Bowie R C K, Rahbek C. The role of mountain ranges in the diversification of birds[J]. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics, 2012, 43: 249−265.
[69] Qian H, Jin Y, Ricklefs R E. Phylogenetic diversity anomaly in angiosperms between eastern Asia and eastern North America[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2017, 114: 11452−11457.
[70] Kerr J T, Packer L. Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions[J]. Nature, 1997, 385: 252−254.
[71] Qian H, White E P. Environmental determinants of woody plant diversity at a regional scale in China[J]. PLoS One, 2013, 8: e75832.
[72] Belmaker J, Jetz W. Cross-scale variation in species richness-environment associations[J]. Global Ecology & Biogeography, 2011, 20: 464−474.
[73] Wang Z, Rahbek C, Fang J. Effects of geographical extent on the determinants of woody plant diversity[J]. Ecography, 2013, 35: 1160−1167.
[74] Cohen J M, Jetz W. Geographic redistributions are insufficient to mitigate exposure to climate change in North American birds[J]. Nature Ecology & Evolution, 2025, 9: 1234−1244.
[75] Gries D, Zeng F, Foetzki A, et al. Growth and water relations of *Tamarix ramosissima* and *Populus euphratica* on Taklamakan Desert dunes in relation to depth to a permanent water table[J]. Plant, Cell & Environment, 2003, 26: 725−736.
[76] Engemann K, Sandel B, Enquist B J, et al. Patterns and drivers of plant functional group dominance across the western Hemisphere: a macroecological re-assessment based on a massive botanical dataset[J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 2016, 180: 141−160.
[77] Niu K, Zhang S, Lechowicz M J. Harsh environmental regimes increase the functional significance of intraspecific variation in plant communities[J]. Functional Ecology, 2020, 34: 1666−1677.
[78] Gross N, Maestre F T, Liancourt P, et al. Unforeseen plant phenotypic diversity in a dry and grazed world[J]. Nature, 2024, 632: 808−814.
[79] Chevin L M, Lande R, Mace G M. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory[J]. PLoS Biology, 2010, 8: e1000357.

（责任编辑 范 娟
责任编委 赵秀海）