

王芳, 熊喆, 延晓冬, 等. 2019. 区域气候与中国柳属物种多样性格局的关系研究 [J]. 气候与环境研究, 24 (2): 262–276. Wang Fang, Xiong Zhe, Yan Xiaodong, et al. 2019. Geographical distribution pattern of species diversity of the Genus *Salix* L. and its relationship with climate in China [J]. Climatic and Environmental Research (in Chinese), 24 (2): 262–276, doi:10.3878/j.issn.1006-9585.2018.18122.

区域气候与中国柳属物种多样性格局的关系研究

王芳^{1,2} 熊喆¹ 延晓冬³ 戴新刚¹ 李亚飞³ 王磊斌³

1 中国科学院大气物理研究所中国科学院东亚区域气候—环境重点实验室, 北京 100029

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 北京师范大学地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京 100087

摘要 利用地理信息系统技术与空间统计相结合的方法, 研究了柳属物种多样性在中国区域尺度上的空间分布格局, 并且采用逐步广义线性回归分析方法研究了柳属物种多样性与主要气候因子的关系。结果表明: 1) 柳属物种多样性在中国的分布格局表现为区域广泛, 局部聚集: 聚集区分布在新疆阿勒泰地区、东北地区 and 西南地区, 其中西南分布区的青藏高原与横断山脉毗连处为中国柳属物种多样性分布中心。2) 柳属物种多样性在经度、纬度、气温、降水、蒸散量等气候因子一维格局上的分布随着因子梯度先增加后减小, 均存在一个最适区间。3) 柳属物种多样性与水分因子呈正相关、与能量因子呈负相关关系。水分因子是影响柳属物种多样性的主导因子, 能量与水分间的交互作用对物种多样性影响微弱。4) 结论部分地支持了水—热动态假说和生态位保守假说, 但柳属物种多样性格局成因并非由任何单一假说来完全地解释, 这表明其他因子如历史因素、地形异质性、土壤因素或扰动等也可能是形成柳属物种多样性格局的重要因素。

关键词 分布格局 分布中心 物种多样性 柳属气候

文章编号 1006-9585 (2019) 02-0262-15

中图分类号 P464

文献标识码 A

doi:10.3878/j.issn.1006-9585.2018.18122

Geographical Distribution Pattern of Species Diversity of the Genus *Salix* L. and Its Relationship with Climate in China

WANG Fang^{1,2}, XIONG Zhe¹, YAN Xiaodong³, DAI Xingang¹, LI Yafei³, and WANG Leibin³

1 Key Laboratory of Regional Climate–Environment for Temperate East Asia, Institute of Atmospheric Physics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100029

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

3 State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Beijing Normal University, Beijing 100087

Abstract The geographical distribution of the species diversity of the genus *Salix* L. in China is studied using the geographical information system and spatial statistics. The relationship between the *Salix* L. species diversity pattern and climate is analyzed using (stepwise) generalized linear regression analysis. The results show that: 1) The genus *Salix* L. species is predominantly extensive on the regional scale and clustered on the local scale. The aggregation areas are located in northeastern and southwestern China and some areas of Altay Diqu in Xinjiang. 2) The diversity center of the *Salix* L. species is located in the adjacent area of the southwestern Qinghai-Tibetan Plateau and southern Hengduan Mountains in

收稿日期 2018-09-11; 网络预出版日期 2018-12-05

作者简介 王芳, 女, 1982 年出生, 博士, 主要研究方向为气候变化影响与适应。E-mail: wangfang@tea.ac.cn

通讯作者 熊喆, E-mail: xzh@tea.ac.cn

资助项目 国家自然科学基金项目 91425304、91525101、41475075 和 41675087

Funded by National Natural Science Foundation of China (Grants 91425304, 91525101, 41475075, and 41675087)

the latitudinal and longitudinal bands of (25°N–35°N, 95°E–105°E), with 19 sections including 173 species, accounting for more than 60% of the total in China. 3) The species richness of the *Salix* L. is the greatest, affected by single factor where the amount of energy or moisture is respectively optimized, and decreases as the amount of energy and moisture moves above or below the optimal condition. 4) Given the combined effect of energy and moisture, climate accounted for 44% (adjusted R^2 ; $P < 0.0001$) of the *Salix* L. species diversity variation, and moisture is the dominant factor. Species diversity of *Salix* L. increases as the amount of moisture increases and the regression coefficient of mean annual precipitation is 0.66. The conclusion of this study partly supports the water-energy dynamic hypothesis and niche conservative hypothesis. However, the cause of the species diversity pattern of *Salix* L. species cannot be completely explained by any single hypothesis, which indicates that other factors like historical factors, terrain heterogeneity, soil factors or disturbances etc. are also important factors in shaping the diversity pattern of *Salix* L. species.

Keywords Distribution pattern, Distribution center, Species diversity, Genus *Salix* L.

1 引言

物种多样性的大尺度格局分布特征是物种空间分布最显著的特征之一(王志恒, 2008; Tittensor et al., 2010; Kivlin et al., 2011)。如果不同类群、或不同尺度下物种多样性格局表现出普遍一致性, 则可以推断这可能是由同时影响所有物种的几个主要环境因子作用的结果(Gauch, 1982; Brown, 1998; Dale, 1999; Tittensor et al., 2010)。最普遍和显著的现象便是全球物种多样性的纬度梯度性, 全球物种最丰富的地区集中于赤道附近的热带, 随着纬度升高, 物种丰富度逐渐降低(Rosenzweig, 1992; Gentry, 1992; Groombridge, 1992; Miller, 1994; Gaston, 1996, 2000)。因此, 物种多样性的大尺度地理格局研究既是概括和预测物种在自然界的组成和分布及其普遍发生过程的基础, 也能为理解环境变量对物种分布作用机制和物种本身的进化潜力提供有力证据(Brown and Maurer, 1989; Myklestad, 1993; Hamilton, 2005; Maclaurin and Sterelny, 2008)。在探讨“是什么因素决定物种多样性地理分布格局差异”这个问题的过程中, 前人提出很多假说来解释物种多样性的大尺度格局的成因机制, 其中讨论和研究涉及最多的是气候因子(Shmida and Wilson, 1985; O'Brien, 1993, 1998; Wiens and Donoghue, 2004; 冯建孟, 2008; Wiens et al., 2010)。大量研究表明物种多样性分布格局与气候具有显著相关性(Hawkins et al., 2003; Field et al., 2005; Kreft and Jetz, 2007; Wang et al., 2009, 2011; 2017; Kivlin et al., 2011; 徐晓婷, 2013; Qian, 2013; Becerra, 2016)。其中, 在全球尺度上, 研究发现动植物、维管植物物种丰富度最高的地区并非能量或水分单因子的极值

区, 而往往是在能量和水分配置的最优区, 如全球栎属多样性中心在 25°N 的东南亚地区和墨西哥地区(徐晓婷, 2013)。研究表明水分—能量动态对较大类群物种多样性格局具有主导性作用, 其中水分条件与物种多样性显著相关。但在水分或能量的一维梯度上物种多样性并非表现为简单递增或递减趋势, 而是单峰曲线变化形式(Taylor, 1990; Hawkins et al., 2003; Kreft and Jetz, 2007; 徐晓婷, 2013)。在区域尺度上, 对中国和智利的木本植物和乔木类群的研究发现木本植物物种多样性具有明显的纬度梯度性, 均表现为由南向北物种多样性逐渐降低; 在海拔梯度上, 中国木本植物物种多样性山区高于平原, 后者却相反。但两者同时表明物种多样性与气温因子呈显著正相关, 尤其是冬季低温对物种多样性分布格局具有限制性影响(应俊生, 2001; 王志恒, 2008; Wang et al., 2009, 2011; Qian, 2013; 杨洁, 2013; 刘哲等, 2015; Becerra, 2016)。

关于柳属物种的大尺度格局研究, 方振富和赵士洞(1981)利用文献和化石资料从形态学角度研究了柳属在全球各大洲的分布、原始类群和起源。根据分布和形态推断多雄蕊柳群为最原始的种群, 我国南部、西南部和中南半岛的北部地区可能为柳属物种的发祥地; 全球柳属 4 个分布中心分别为白令海周围地区、中欧、喜马拉雅和中欧以及太平洋区(赵士洞, 1987; Swingland, 2013)。赵士洞(1987)从属、组、种分别在中国各地区和植被区的分布出发, 分析了柳属在中国区域尺度上的地理分布, 发现我国柳属主要分布在西北、东北和西南地区, 分别对应于柳属全球分布区的中亚分布区、东北亚分布区和喜马拉雅分布区。其中, 青藏高原既是中国柳属的一个重要分布中心, 又可能是形成中国柳属总体分布格局的重要原因。从最原始的四子柳和纤序柳的热带亚洲分布来看, 根据生态位保守性假说

推断柳属可能起源于东南亚的热带山区(赵士洞, 1987)。但前人对中国柳属地理分布的研究主要从生态、形态和生物地理学的角度进行, 缺少对柳属物种多样性分布成因的深入探讨, 尤其是气候对其多样性格局的影响。20 世纪 90 年代研究者用双向指示种分析法和去趋势法先后对欧洲和芬诺斯坎底亚(Fennoscandia)柳属区域尺度分布格局及其与气候和地理因子关系进行了研究, 试图从不同的地理尺度上描述柳属在区域尺度上的分布格局并揭示物种多样性分布格局与气候或地理因子的相关性, 结果发现欧洲柳属物种分布并未表现出明显的纬度梯度性, 而是在高纬度地区物种多样性较大, 多样性分布中心位于欧洲中南部。在区域尺度上, 物种分布面积与柳属物种多样性相关性最大, 解释力为 45%; 其次为纬度和最热月平均气温, 解释力分别为 30%和 23%, 最冷月平均气温和平均降水量也是影响柳属物种多样性的重要因子(Mykilestad and Birks, 1993)。对芬诺斯坎底亚柳属物种多样性的研究发现在局地尺度上, 高山和南部地区柳属物种多样性较高, 气候因子对多样性的影响与在欧洲区域尺度上结果一致(Mykilestad, 1993)。上述研究采用数值分析法探索了区域尺度上柳属物种多样性分布格局及其主要影响因子, 对于探索物种多样性大尺度分布格局研究方法具有启发意义, 但研究的出发点是在假定柳属物种多样性与复合环境变量的关系呈高斯面分布, 这意味将生态和生物地理学问题完全数量化分析, 因此不可避免地忽略历史因子在物种分布格局中的作用。此后, 研究者用广义线性模型分别从现代气候、历史气候变化和生境异质性几个方面分析了东亚柳属物种多样性格局成因机制, 表明东亚区域尺度上, 山区柳属物种多样性高于低地, 其中青藏高原东部、横断山脉以及两者毗连地带是柳属物种多样性最高的地区。柳属物种多样性与年平均气温呈负相关关系, 物种组成受气候的强烈影响, 而多样性格局的形成更多地受到生境异质性的影响(Wang et al., 2017)。中国柳属是东亚柳属的重要组成部分, 中国区域尺度上的柳属物种多样性格局与气候的关系有待进一步研究。

柳属(*Salix* L.)是杨柳科(Salicaceae)中最大的属, 广泛分布于欧洲、亚洲和北美洲的广大北温带地区, 又延伸到热带和亚热带的高山及北极地区, 物种数和个体数都很多(Meikle, 1984; 赵士

洞, 1987)。中国也是柳属的重要分布区, 有 280 多种, 约占全球柳属种数的 52%以上; 目前收集到 1900~2008 年间采集于全国各地的标本共 26000 多份。柳属在中国的分布又非常广泛, 几乎遍及所有地区的不同生态条件。同时, 由于其特殊的生理特性如生长迅速、虫媒传播、易于营养繁殖、根系对水分和土壤耐受范围广以及对重金属如镉(Cd)较强的累积能力等, 柳属成为极具潜力的环境修复物种(Kuzovkina and Quigley, 2005; 周晓星, 2012; FAO, 2016)。因此, 中国柳属不仅为研究区域尺度上物种多样性格局提供了充分和必要条件, 而且了解柳属物种多样性现状、演化和适应机制及预测未来物种分布能够为柳属物种的保护、栽培和利用提供数据支持。本文拟在前人研究基础上, 从柳属物种地理分布出发, 结合统计方法分析中国柳属物种多样性分布格局与主要气候因子的关系, 作为对前人研究的补充和进一步探索。

2 数据来源

2.1 柳属物种数据

柳属物种信息主要来自中国植物志(中国科学院中国植物志编辑委员会, 1984)、中国国家标本资源平台(NSII)(<http://www.nsii.org.cn/>[2017-08-08])和中国木本植物图集(*Atlas of Woody Plants in China*)(Fang et al., 2011)。所有标本信息进行校对后(赵能, 1980; 郑万均, 1985; 马毓泉等, 1985; 杨昌友, 1993; Fang et al., 2011, He et al., 2014; 刘丽娟等, 2016)(<http://foc.iplant.cn/content.aspx?TaxonId=10787>[2017-08-05]), 建立柳属物种数据集和分类表。

标本采集于 1900~2008 年间、覆盖中国大陆 1036 个县及港澳台地区, 其中没有标本记录的县存在两种可能: 1) 该县没有柳属物种生长或没有采集到; 2) 采集时没有到过该地。本文利用尽可能多年的标本数据即根据重复采样原理, 在大尺度格地理格局上尽可能减少物种遗漏。

关于柳属物种数量, 据《中国植物志》记载中国有 257 种柳属物种(<http://foc.iplant.cn/content.aspx?TaxonId=10787>[2017-08-05]), 赵士洞统计有 255 种(赵士洞, 1987), 方精云等统计有 331 种(含变种)(Fang et al., 2011)。由于不同研究者按照不同的分类等级统计或者所参考的标本来源不同, 可

能出现物种数量不同的结果。

到目前为止, 本研究统计到的中国柳属物种数量共 287 种 (其中包括栽培种和天然杂交种, 152 种变种和变型均计入原种), 分为 37 组 (表 1) (陈家辉等, 2008)。已知中国本土物种 257 种 (赵士洞, 1987; He et al., 2014), 其中, 190 种为我国特有种 (赵士洞, 1987; 刘丽娟等, 2016)。

表 1 中国柳属物种分组组成

Table 1 The sections of Genus *Salix* L. in China

组号	组别	学名	物种数
1	四子柳组	Sect. Tetraspermae C.K. Schneider	2
2	大白柳组	Sect. Urbanianae (Seemen) C.K. Schneider	1
3	紫柳组	Sect. Wilsonianae K.S. Hao ex C. F. Fang et al. Skvortsov	15
4	五蕊柳组	Pentandrae C.K. Schneider	4
5	三蕊柳组	Sect. Amygdalinae W. Koch	3
6	柳组	Sect. Salix	24
7	褐毛柳组	Sect. Fulvopubescentes C.F. Fang	7
8	大叶柳	Sect. Magnificae C.K. Schneid	9
9	繁柳组	Sect. Denticulatae Schneid	33
10	青藏矮柳组	Sect. Floccosae Hao	11
11	青藏垫柳组	Sect. Lindleyanae Schneid	18
12	硬叶柳组	Sect. Sclerophyllae	22
13	裸柱头柳组	Sect. Psilostigmatae Schneid	22
14	绵毛柳组	Sect. Eriocladae Hao	9
15	紫枝柳组	Sect. Heterochromae	6
16	长白柳组	Sect. Retusae A. Kern	3
17	越桔柳组	Sect. Myrtilloides Koeh	1
18	皱纹柳组	Sect. Chamaetia Dum. Bijdr. Nat. Wetensch	1
19	绿叶柳组	Sect. Glaucae Pax	3
20	北极柳组	Sect. Diplodictyae	1
21	欧越桔柳组	Sect. Myrtosalix	2
22	鹿蹄柳组	Sect. Hastatae	4
23	灌木柳组	Sect. Arbuscellae Ser. Ex Duby	4
24	黄花柳组	Sect. Vetrax Dum. Bijdr. Natuurk. Wetensch	13
25	毛柳组	Sect. Lanatae Koeh. Deutsche Dendro	3
26	粉枝柳组	Sect. Daphnella Ser. Duby	4
27	银柳组	Sect. Argyraceae Ch. Y. Yang	2
28	蒿柳组	Sect. Vimen Dum. Bijdr. Natuurk. Wetensch	8
29	沼柳组	Sect. Incubaceae A. Kern. Werh. Zool. Bot. Ges	2
30	川柳组	Sect. Sieboldianae (Seemen) Schneid.	3
31	细柱柳组	Sect. Subviminales (Seemen) Schneid	7
32	杞柳组	Sect. Caesia A. Kern.	4
33	秋华柳组	Sect. Variegatae Hao	2
34	乌柳组	Sect. Cheilophilae Hao	3
35	郝柳组	Sect. Haoanae C. Wang et Ch. Y. Yang	6
36	筐柳组	Sect. Helix Dum.	21
37	黄柳组	Sect. Flavidae Y.L. Chang et Skv	1
总计			284

2.2 气候数据

文中使用的气候数据主要来自世界气候数据

网的 WorldClim Version2 的生物气候学变量 (<http://worldclim.org/version2> [2018-08-08]), 分辨率为 0.0083° (纬度) $\times 0.0083^{\circ}$ (经度) (赤道附近约为 1 km^2)。该数据使用了 1970~2000 年全球已有的 9000~60000 个气象站点数据进行插值。以往的气候插值通常是在二维地理空间, 即经度和纬度空间进行的, 而忽略了其他因素如海拔对气候, 特别是对温度和降水的影响。该数据集插值时将海拔、与海岸线距离以及 MODIS 卫星数据中陆面温度的极大值和极小值以及云量作为协变量来进行; 同时根据全球气象站点的分布密度, 将全球分为 23 个区域, 分别为每个区域和变量选择最优模型来构建全球数据集, 结果较使用单一模型来对全球气象站点的数据插值略有提高。因此, 该数据集与以往的全气候数据相比, 其精度更高 (Fick and Hijmans, 2017)。其中, 年潜在蒸散量采用 Hargreaves et al. (1985) 的计算方法, 该方法使用参数较少, 能够大大降低气候变量输入误差的敏感性 (Hargreaves and Allen, 2003), 与其他方法计算结果相近 (Allen et al., 1998)。年实际蒸散量是根据潜在蒸散量、植被特征和土壤水分特征参数计算 (<https://cgiarcsi.community> [2017-08-05])。年最大潜在蒸散量 (P_{ET}) 计算公式为

$$P_{ET} = \sum_{i=1}^{12} \left[0.0023 \times R_{A_i} \times (T_{\text{mean}_i} + 17.8) \times T_{D_i}^{0.5} \right], \quad (1)$$

年实际蒸散量 (A_{ET}) 计算公式为

$$A_{ET} = \sum_{i=1}^{12} (P_{ET_i} \times K_{\text{veg}} \times K_{\text{soil}}), \quad (2)$$

其中, R_A 为地外辐射; T_{mean} 为月平均温度; T_D 为平均温度月较差; K_{veg} 为植被系数, 是关于植被特征的参数, 当研究对象为典型农作物和乔木时取值为 1; K_{soil} 为关于土壤容积含水量的换算系数, 取值范围为 0~1。

本文选取了多年平均温度 (Mean annual temperature, M_{AT})、多年平均降水量 (Mean annual precipitation, M_{AP})、最热月 (7 月) 平均气温 (Max temperature of warmest month, T_{max})、最冷月 (1 月) 平均气温 (Min temperature of coldest month, T_{min})、多年平均潜在蒸散量 (Total Potential Evapotranspiration, P_{ET}) 和年平均实际蒸散量 (Annual Evapotranspiration, A_{ET}) 几个被普遍认为对物种多样性格局具有重要影响的气候因子作为分析因子, 并利用 ArcGIS (ESRI Inc.) 软件, 计

算了每个 $100\text{ km} \times 100\text{ km}$ 网格内的平均气候特征。

3 研究方法

3.1 物种分布图的绘制

本文提供了两种不同形式的物种分布数据,以县为分布单元的物种分布区和 $100\text{ km} \times 100\text{ km}$ 的等面积网格为基础的分布区(图1)。按照全国有 2367 个县统计(考虑到面积大小,为方便计算,将港澳台地区计入县级尺度),各县的面积呈极度右偏分布(偏度 $\text{skewness}=9.82$),绝大多数县的面积较小,面积较大的县仅集中在新疆南部塔克拉玛干沙漠周边地区、青藏高原北部高原腹地、内蒙古大部分地区和大兴安岭东北部。其中,最大县的面积大于 $20.7 \times 10^4\text{ km}^2$,最小的仅为 1 km^2 左右,所有县的面积中值为 1867 km^2 。为了减小面积较大的县对物种分布区精度的影响,并考虑物种大尺度格局研究中满足相邻地理单位间存在气候梯度差异(Shmida and Wilson, 1985; O'Brien, 1993),本研究采用了 $100\text{ km} \times 100\text{ km}$ (10000 km^2) 的等面积网格系统,该网格系统的物种分布数据是在县级尺度分布基础上通过转化和校正形成的,等面积网格较经纬网格更严格地控制了面积的影响(Whittaker et al., 2001)。

3.2 物种丰富度统计方法

根据柳属物种数据集中记录的每个物种所在县,计算县级尺度上物种丰富度时,筛选各县所有物种记录,去掉重复物种记录使每个物种在各县具有唯一性,然后计算各县所有物种数量。

在经纬度方向上,分别计算每隔 5° 带内物种丰富度时,首先计算出各县中心经纬度,分别统计哪些县中心经度、纬度落在该经度、纬度带内,取这些县内所有柳属物种的并集,计算物种数量,以此来表示该经度、纬度带内柳属物种丰富度。

计算柳属物种在气候因子一维梯度下的分布时,在县级分布基础上,分别将年均温度(M_{AT})、7月平均最高温($T_{\max}$)、1月平均最低温($T_{\min}$)、最大潜在蒸散量(P_{ET})和年实际蒸散量(A_{ET})按连续相等间隔划分为带状区间,分别对不同因子带内的物种进行不重复计数。其中, M_{AT} 、 $T_{\max}$ 和 $T_{\min}$ 按照每 2°C 划分, M_{ap} 按每 150 mm 划分, P_{ET} 和 A_{ET} 年实际蒸散量均以每隔 100 mm 划分。

3.3 一元广义线性回归和逐步多元广义线性回归

为了评估所选择的主要气候因子对柳属物种

在中国的多样性分布格局中的解释力,并探索其主导因子,分别选择一元广义线性回归和逐步广义线性回归来分析,结果采用 t 检验检验回归系数的显著性。为了消除所选择的气候因子间存在共线性关系的影响,选择逐步回归法来选取“最优”方程(Gauch, 1982)。在 $100\text{ km} \times 100\text{ km}$ 等面积格点物种分布数据基础上,利用逐步广义线性回归,每一步回归用 F 检验所有回归系数的显著性(图2)。

4 结果分析

4.1 柳属物种组成及空间分布特征

4.1.1 物种空间分布特征

柳属是杨柳科中进化水平最高和最大的属,全球约 560 多种。它所具有的特征变异性最大,在生态适应方面比其它两属更宽,因此获得了更大的生存优势,在本科植物中占据了最大的分布区(丁托娅, 1995)。

该属物种广泛分布于中国所有省区,目前统计到 287 种,分布范围遍及 299 个市, 1036 个县。分布最集中区域在 ($25^\circ\text{N} \sim 35^\circ\text{N}$, $95^\circ\text{E} \sim 105^\circ\text{E}$) 之间(图2)。尤其在青藏高原东南部与横断山脉交界处物种丰富度最高。

其中,从行政区域来看,柳属物种数目超过 100 种的地区主要集中于四川、西藏和云南,前者为 173 种,后两者均为 137 种。这 3 个地区的物种总数达 258 种,占全国所有物种数量的 89% 以上。甘肃、陕西和内蒙古地区物种丰富度次之,物种丰富度均在 $80 \sim 100$ 种之间,共计 174 种。物种分布相对稀少的地区在福建、广东、上海、海南和香港等地,丰富度均不到 10 种。

从县级尺度上看,只有旱柳一种分布区超过 200 个县; 6 种分布区在 $100 \sim 200$ 个县之间; 149 种物种分布区在 $10 \sim 100$ 个县,其中 193 个物种分布区小于 10 个县, 125 个物种只分布于一个县内。各物种所占的格点数量呈右偏分布($\text{skewness} = 3.64$) (图略)。这表明柳属中大多数物种分布范围较小, $2/3$ 的柳属物种分布范围不到 33 个格点,中国柳属种内分布除分布中心外,可能呈离散型。

柳属物种多样性在中国区域的分布主要表现如下: 1) 柳属物种在中国区域尺度上分布较广泛,几乎遍及中国所有地区,但在区域尺度上呈离散分布。2) 物种丰富度最高的地方在西南地区,尤其

是从西藏东南部与横断山脉交界处分别向西北和东北延伸至甘肃和陕西，物种数量达 300 多种。根据吴征镒先生在 1984 年在“植物区系地理学”（丁托娅，1995）中阐述的原则：以种类分布最多的地区和（属组）分布最多的地区为物种分布中心，因

此推断上述地区为中国柳属分布中心。3）从局地分布格局来看，分布中心区集中于藏东南与横断山脉交界处，并非均匀分布于西藏所有地区。这表明柳属物种多样性在局地尺度上呈现聚集型分布（图 1），而且从分布中心到其他分布区，物种丰富度并

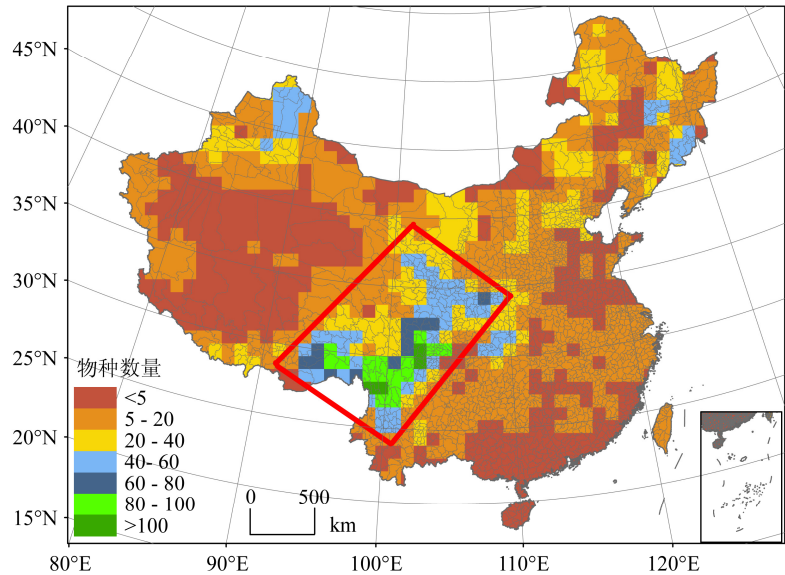


图 1 柳属物种多样性在中国 100 km×100 km 网格尺度的空间分布
Fig. 1 Spatial distribution of genus *Salix* L. species diversity on the scale of equal-area grids of 100 km×100 km in China

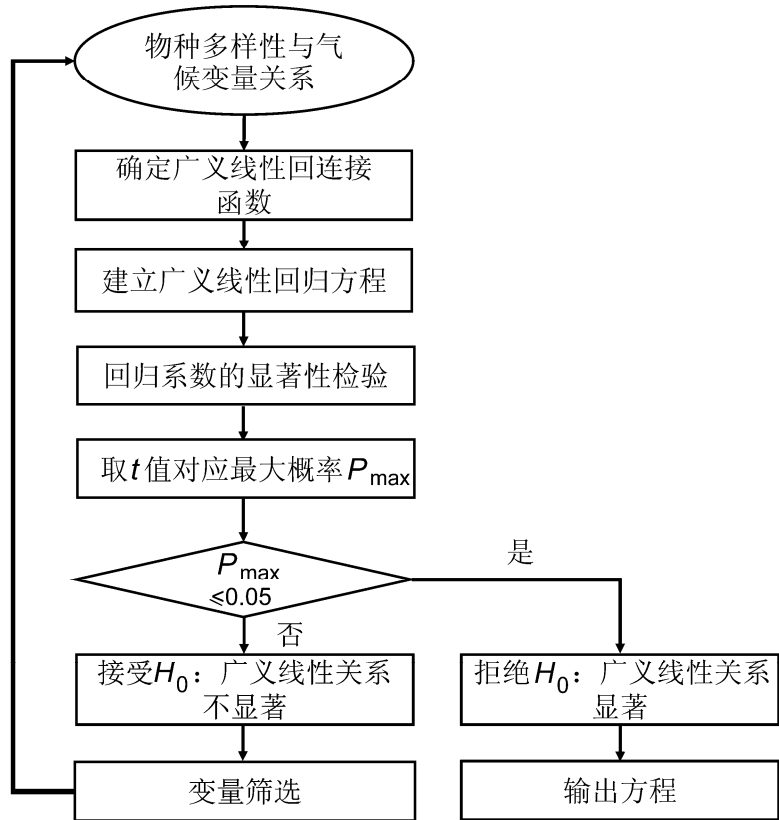


图 2 逐步广义线性回归流程图
Fig. 2 The flowchart of generalized linear regression model by stepwise regression

非缓慢递减,而是急剧下降后在其他分布区逐渐减少。因此推断分布中心区物种与其他地区联系较微弱,物种扩散可能是就地发生。这可能与青藏高原隆起有关。一方面,海拔梯度可能通过温度、湿度和太阳辐射等环境因子影响物种多样性分布规律,另一方面特殊的地形地貌可能对物种扩散具有一定隔离作用。

4.1.2 物种分组分布特征

根据生物系统发生学理论与传统的形态学理论,国际上比较一致的结论将柳属划分为 37 组 (<http://foc.iplant.cn/content.aspx?TaxonId=10787>[2017-08-05]) (陈家辉, 2006)。按照物种从低级到高级的进化历史,如表 1 依次排序。已有研究发现上述 37 组物种在中国均有分布。如图 3 示,柳组物种分布最广,黄花柳组次之。从分组的分布区来看,可以概括为 4 种分布特征:四子柳组、大叶柳组、青藏矮柳组、青藏垫柳组、硬叶柳组、绵毛柳组、毛柳组和细柱柳组主要分布于藏东南与横断山脉交界处,其他地区鲜有分布;大白柳组、三蕊柳组、越桔柳组、和粉枝柳组却只分布于东北地区;黄花柳组、蒿柳组和秋华柳组分布特征与杨属分布特征极其相似,主要分布于黑腾线两侧和新疆西北地区;柳组分布范围最广,几乎遍及全国各地。其中有 19 组出现在西南青藏高原与横断山区附近,占中国所有柳组的一半以上。

4.2 柳属物种多样性在中国区域的分布格局

图 4 已清楚表明,随着经度、纬度的增加,柳属物种数量先增加后减少,均呈单峰曲线分布。在纬度方向上,物种丰富度最高的区间在 $25^{\circ}\text{N}\sim 35^{\circ}\text{N}$,该区间面积覆盖中国土地面积约 $362\times 10^4\text{ km}^2$,物种数量为 214 种,平均约 $1.69\times 10^4\text{ km}^2$ 面积内分布一种柳树。在丰富度最高地区以北物种丰富度高于以南地区。经度方向上丰富度最大的区间集中于 $95^{\circ}\text{E}\sim 110^{\circ}\text{E}$,该区覆盖中国土地面积约 $174\times 10^4\text{ km}^2$,分布 176 种柳属物种,平均约 $1\times 10^4\text{ km}^2$ 面积内分布一种柳树。该区间以东物种丰富度较以西高。可见,在经度方向上柳属物种分布更密集。

气候一维梯度下柳属物种分布结果表明,只考虑气候因子的作用时,柳属物种丰富度与主要气候因子关系均呈单峰曲线,除与年最大潜在蒸散量较近似高斯关系,与其余因子均近似为二次关系,物种丰富度表现为随着气候变量的增大先增加后减小,各因子对物种多样性分布的解释力达 70%~

90%以上 ($P<0.001$) (图 5)。其中潜在蒸散量单因子对柳属物种多样性的解释力最高,达 97%,其次为实际蒸散量,解释力为 96%。7 月平均最高温对柳属物种多样性的解释力最低,为 79%。柳属物种多样性峰值发生在年均温为 $4\sim 6^{\circ}\text{C}$ 和年均降水量为 $600\sim 800\text{ mm}$ 的区间内,潜在蒸散和实际蒸散的柳属物种多样性最适区间分别为 $800\sim 1000\text{ mm}$ 和 $400\sim 800\text{ mm}$ (图 4)。其中,在潜在蒸散量最适区间内,物种多样性高于其在降水和实际蒸散最适区间内。可见,柳属物种多样性不仅对温度和降水的需求各自有一个最适区间,而且可能存在一个不同因子间的最佳配置区间,在此区间内,才是柳属物种多样性实际峰值所在。

4.3 气候对中国柳属物种多样性格局的作用

一元广义线性回归结果表明,在本研究所选择的 6 个主要气候因子中,柳属物种丰富度随着实际蒸散量和 7 月平均最高气温增加而增加,且实际蒸散量影响力最强,方差解释力为 17%; 7 月平均最高气温次之,解释力 11%。年均温和潜在蒸散量对物种多样性均呈正相关,这两个因子解释力分别为 7%和 9%。降水与柳属物种丰富度呈微弱的正相关关系,其解释力 0.18%。柳属物种丰富度随着 1 月平均最低温的升高而降低,后者对前者解释力为 4% (表 2),说明低温可能对柳属物种丰富度具有微弱的限制作用。

根据植物生长和繁殖的基础条件,能量和水分是其关键生态因子,而温度和降水分别作为能量和水分因子的常用表征量在植物繁殖、生长和分化中的作用尤为重要。为了进一步探索气候因子综合作用下对柳属物种多样性格局的影响,并规避不同因子之间的共线性影响,采用逐步广义线性回归,分析不同气候因子独立或交互作用及所有因子的综合作用对柳属物种丰富度的影响。

结果表明在 6 个因子的共同影响下,从影响方向上看,与物种多样性呈正相关的独立因子包括年降水量和实际蒸散量,但后者的解释力并不显著 (见表 3),交互因子包括:年均温分别与 7 月平均最高温、年最大潜在蒸散量和 1 月平均最低温,7 月平均最高温分别与 1 月平均最低温、潜在蒸散量和年实际蒸散量;与多样性呈负相关的独立因子包括年平均温度、7 月平均最高温、1 月平均最低温和潜在蒸散量,交互因子有年均温与年降水量、年降水量分别与 7 月平均最高温和实际蒸散量,以及

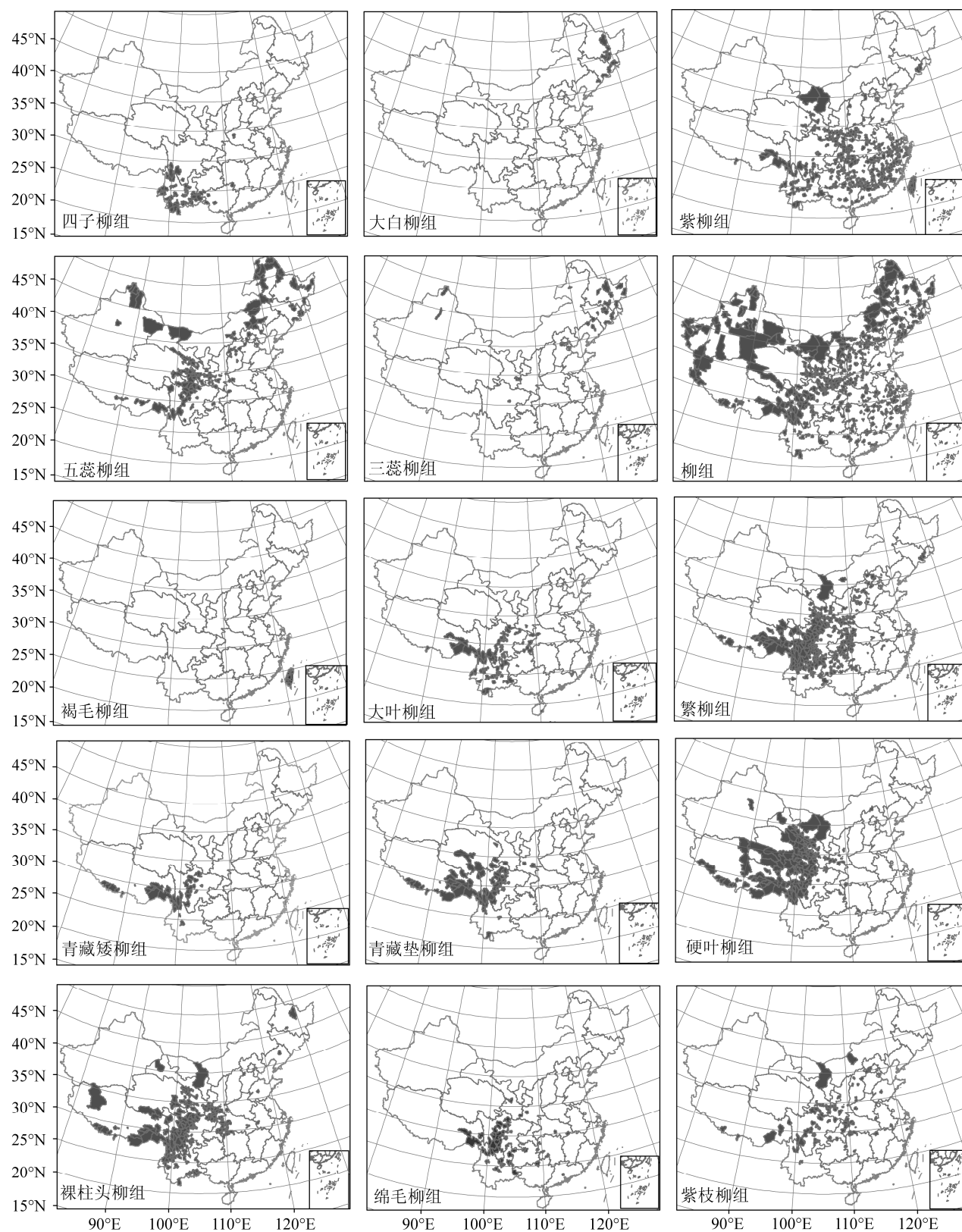


图3 柳属物种在中国的分组空间分布

Fig. 3 Spatial distributions of different sections of genus *Salix* L. in China

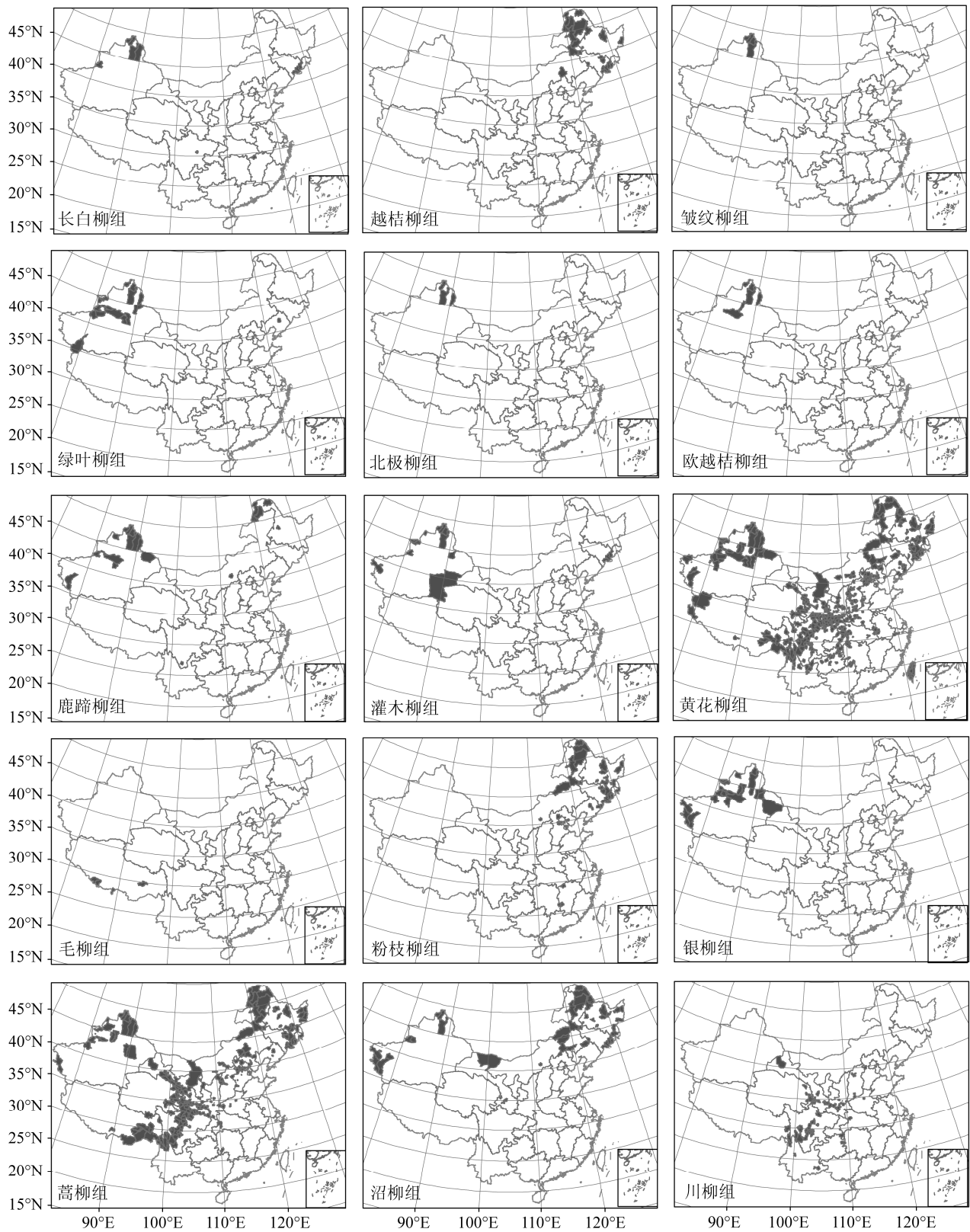


图3 (续)

Fig. 3 (Continued)

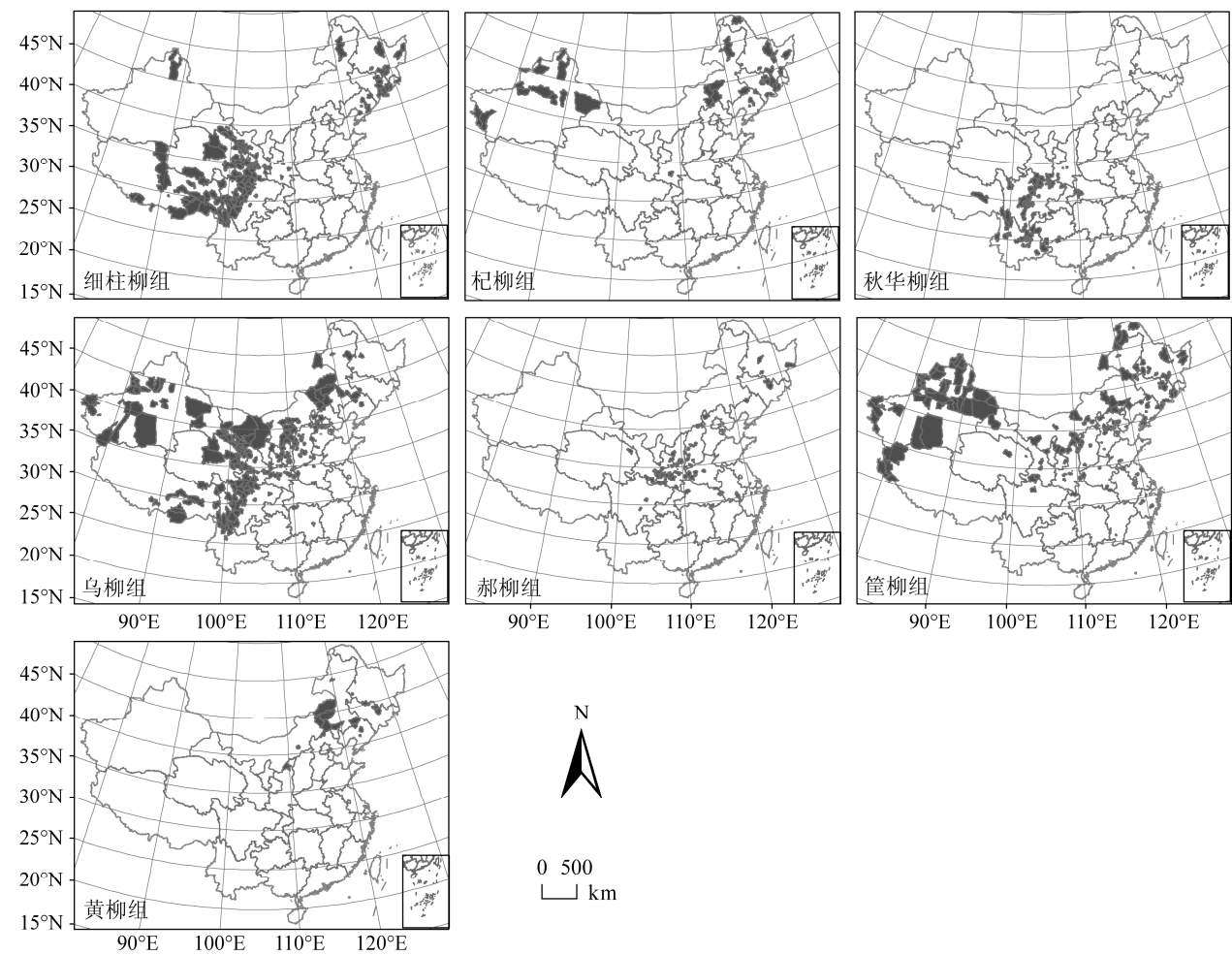


图 3 (续)
Fig. 3 (Continued)

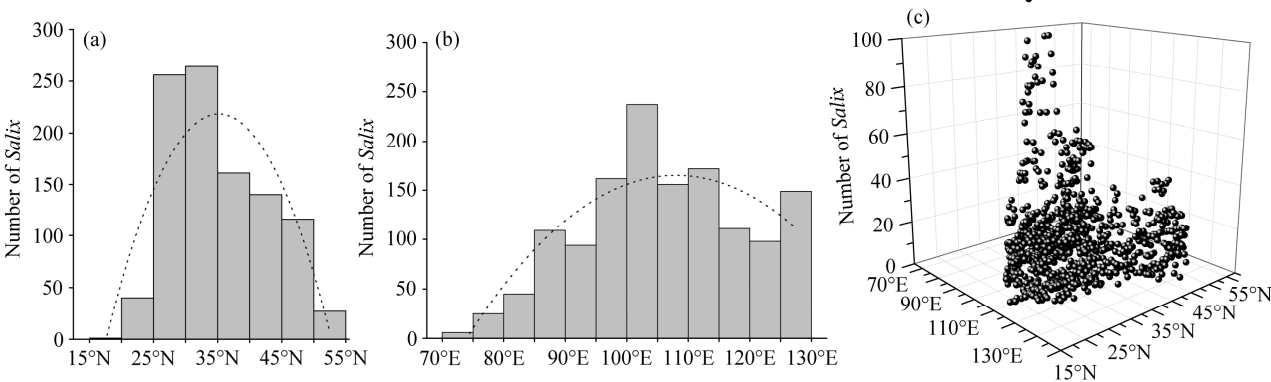


图 4 柳属物种丰富度与经度、纬度关系
Fig. 4 The relationship between genus richness of *Salix* L. and latitude and longitude bands in China

1 月最低温与实际蒸散量。从因子的解释力上看，水分因子的影响力最强，其中，年降水量达 66%，其次为潜在蒸散量和 1 月平均对低温，影响力分别为−22.7%和−20.2%，不同气候因子间的交互作用对丰富度的影响比较微弱，相对而言，温度和降水

的交互作用对多样性的影响最大，达 0.2%左右。柳属物种多样性与气候因子的关系总体表现为：气候因子对柳树物种多样性的独立影响具有显著效应，但随温度相关因子的升高而减少，随水分相关因子的增加而增加。其他因子可能减弱降水对多样性的

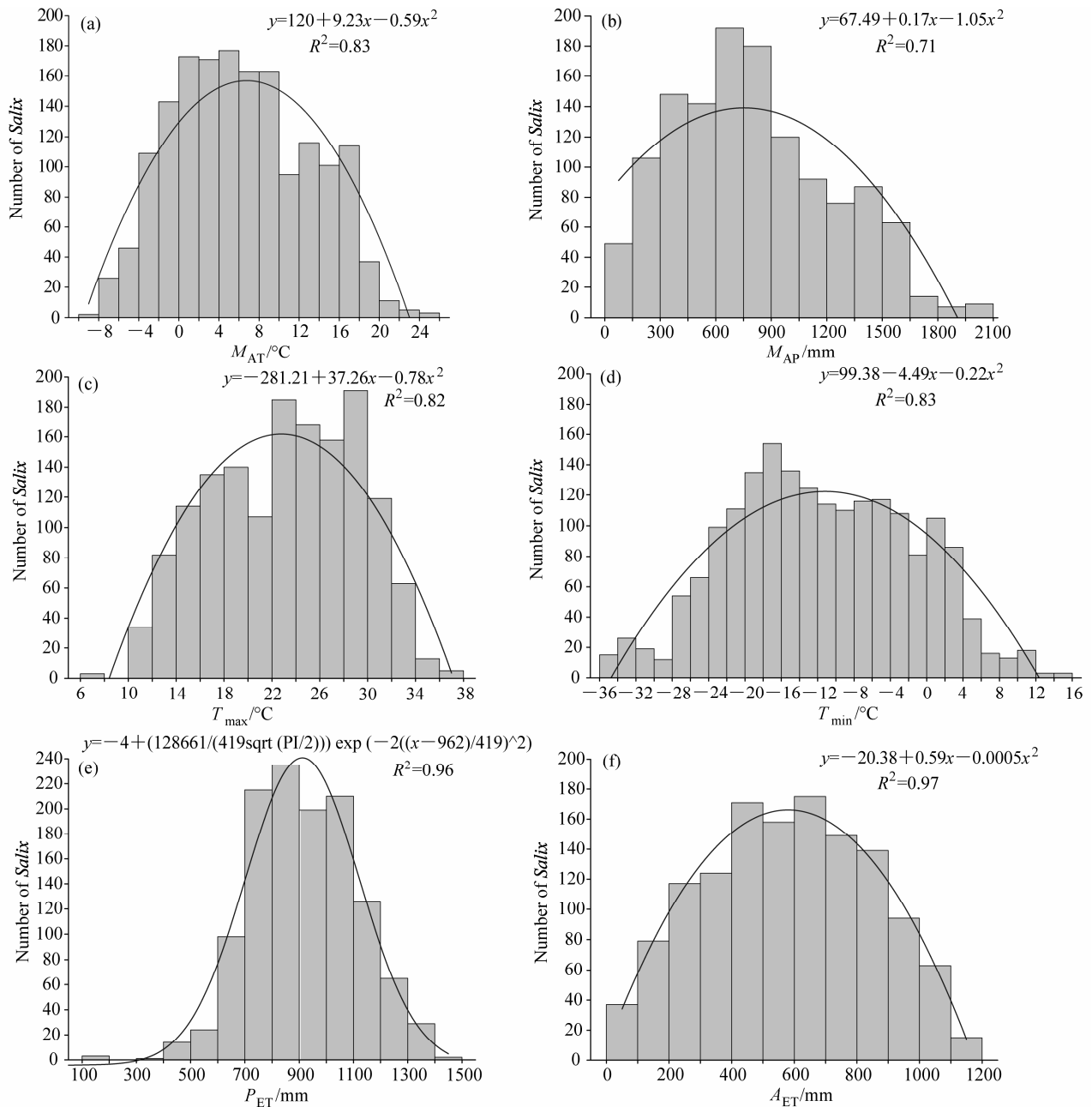


图5 中国柳属物种多样性在主要气候因子带上的分布特征：(a) 年均温度；(b) 年均降水量；(c) 7月平均最高温度；(d) 1月平均最低温；(e) 潜在蒸散量；(f) 实际蒸散量

Fig. 5 Diversity distributions of *Salix* L. in different climatic bands in China: (a) Mean annual temperature (M_{AT}); (b) mean annual precipitation (M_{AP}); (c) max temperature of the warmest month ($T_{\max}$); (d) min temperature of the coldest month ($T_{\min}$); (e) total potential evapotranspiration (P_{ET}); (f) annual evapotranspiration (A_{ET})

影响。本文所研究的6个气候因子解释了柳属物种丰富度总方差的44.44% ($R^2=0.4444$, $P<0.0001$)。

5 结论

本文利用采集于1905~2008年的柳属物种标

本信息，对柳属物种组成和地理分布格局及其与主要气候因子的关系进行了系统研究。主要结论如下：

(1) 柳属物种多样性在中国的分布格局表现为：整体区域分布广泛，局部呈聚集型分布，聚集区主要分布于新疆阿勒泰地区、东北地区 and 西南地

表 2 一元广义线性回归各气候因子对中国 100 km×100 km 格点柳属物种多样性的解释力

Table 2 Explanatory power (R^2) of the predictors for *Salix* L. species diversity with a spatial resolution of 100 km×100 km evaluated by generalized linear regression model

气候变量	R^2	P 值
M_{AT}	7.23% (+)	<0.0001
M_{AP}	0.18% (+)	<0.0001
T_{max}	11.13% (+)	<0.0001
T_{min}	4.73% (—)	<0.0001
P_{ET}	9.59% (+)	<0.0001
A_{ET}	17.02% (+)	<0.0001

注: R^2 表示回归方程的决定系数, “+”、“—” 分别表示系数的正负。

表 3 100 km×100 km 分辨率下柳属物种多样性逐步多元广义线性回归模型参数估计

Table 3 Estimated coefficients of the predictors for *Salix* L. species diversity with a spatial resolution of 100×100 km evaluated by generalized linear regression model by stepwise models

气候变量	系数估计值	标准误差	t 检验值	P 值
常数项	4.68×10^0	4.95×10^{-1}	9.44×10^0	$3.6873 \times 10^{-21} *$
M_{AT}	-8.35×10^{-2}	1.79×10^{-2}	-4.66×10^0	$3.1643 \times 10^{-06} *$
M_{AP}	6.6×10^{-1}	3.25×10^{-2}	2.03×10	$5.3994 \times 10^{-92} *$
T_{max}	-4.77×10^{-3}	3.14×10^{-4}	-1.52×10	$2.9231 \times 10^{-52} *$
T_{min}	-2.27×10^{-1}	1.91×10^{-2}	-1.19×10	$1.1473 \times 10^{-32} *$
P_{ET}	-2.02×10^{-1}	1.33×10^{-2}	-1.52×10	$7.1792 \times 10^{-52} *$
A_{ET}	5.31×10^{-4}	6.86×10^{-4}	7.74×10	4.3888×10^{-1}
$M_{AT} \times M_{AP}$	-2.88×10^{-3}	6.20×10^{-4}	-4.64×10^0	$3.5291 \times 10^{-06} *$
$M_{AT} \times T_{max}$	1.92×10^{-4}	1.11×10^{-5}	1.72×10	$1.235 \times 10^{-66} *$
$M_{AT} \times A_{ET}$	8.89×10^{-5}	2.32×10^{-5}	3.83×10^0	$1.2928 \times 10^{-4} *$
$M_{AP} \times T_{max}$	-4.97×10^{-4}	3.77×10^{-5}	-1.32×10	$9.2026 \times 10^{-40} *$
$M_{AP} \times T_{min}$	5.94×10^{-3}	4.60×10^{-4}	1.29×10	$4.2805 \times 10^{-38} *$
$M_{AP} \times A_{ET}$	-2.33×10^{-4}	2.07×10^{-5}	-1.12×10	$2.7371 \times 10^{-29} *$
$T_{max} \times T_{min}$	7.38×10^{-5}	2.02×10^{-5}	3.65×10	$2.6021 \times 10^{-4} *$
$T_{max} \times P_{ET}$	2.69×10^{-4}	2.07×10^{-5}	1.30×10	$9.6596 \times 10^{-39} *$
$T_{max} \times A_{ET}$	4.18×10^{-6}	2.75×10^{-7}	1.52×10	$6.2208 \times 10^{-52} *$
$T_{min} \times A_{ET}$	-1.17×10^{-4}	1.56×10^{-5}	-7.54×10^0	$4.6528 \times 10^{-14} *$

注: *表示在 0.05 水平上具有显著差异。

区。其中, 西南分布区柳属物种最丰富, 地理范围为 (25°N~35°N, 95°E~105°E), 同时, 集中于青藏高原东南段与横断山脉毗连地带, 有柳属 19 组, 173 种, 其中包括特有种 108 种。根据吴征镒物种分布中心判定条件 (丁托娅, 1995), 确定该区为中国柳属的分布中心。

(2) 柳属物种多样性在经度、纬度、气温、降水、蒸散量等气候因子一维格局上的分布随着因子梯度增加先增加后减小, 并呈单峰关系。

(3) 能量和水分因子共同解释了中国柳属物种丰富度方差的 44%。其中, 水分是关键因子, 随着

水分的增加多样性增多, 影响力达 66%。物种多样性与能量因子成负相关关系, 最冷月平均温度与年潜在蒸散量分别解释了物种丰富度方差的 23% 和 20%。能量和水分因子间的交互作用对物种多样性影响微弱。本文研究结果与水—热动态假说和生态位保守假说基本一致。

6 讨论

从中国区域整体来看, 柳属物种丰富度主要聚集区分别为东北、新疆的阿勒泰地区和西南地区 3 个地区。研究表明: 1) 根据东亚地区是世界杨柳科分化最剧烈地区, 并结合化石、古地理和古气候资料等依据, 推断我国东北可能在杨柳科起源地区范围内 (方振富, 1987; 丁托娅, 1995), 而西南分布区的聚集地——喜马拉雅东段和横断山区南段主要是中国喜马拉雅植物区系中柳属的分布和演化中心, 该地区柳属物种可能是在青藏高原隆起过程中的次生发育中心, 青藏高原的物种主要是由这里迁移并在特殊的高原生境下特化而成的 (方振富和赵士洞, 1981; 赵士洞, 1987)。2) 根据青藏高原及其邻近地区包括横断山脉南段、东北和北部边界山脊外侧中国特有柳属物种最多, 而且是最原始的物种——四子柳和纤序柳的集中分布区, 因此推断柳属可能起源于东南亚热带山区 (赵士洞, 1987)。

柳属物种多样性与气候因子的一维梯度格局, 尤其是与能量因子间的关系——随着环境能量的提高, 多样性逐渐增加, 但在环境能量达到某一个域值后, 物种多样性也会达到一个上限; 此后, 随能量提高, 多样性或变化很小, 或逐渐下降。这种格局与前人对南非乔木多样的研究和全球栎属的研究结果保持一致 (O'Brien, 1993, 1998; Field et al., 2005)。同时, 根据生态位保守假说, 同一演化分支的物种在与起源种气候生态位越近的气候条件下多样性越高, 反之, 多样性降低。前人根据化石资料推断柳属可能起源于温带性湿润环境 (Taylor, 1990; Collinson, 1992), 而柳属的分布格局及其与气候的关系也揭示柳属物种在过分干燥或过分湿润、热带或高寒地区多样性相对较小, 对气候的这种适应特征可能验证了柳属物种的温带起源推断 (Wiens and Donoghue, 2004; Wiens et al., 2010)。

本研究的结果与前人对东亚柳属多样性格局和能量相关因子关系的研究结果保持一致,均表明柳属物种多样性与年均温呈负相关关系(Wang et al., 2017)。从逐步多元广义线性回归结果来看,可以推断气候并不是中国区域尺度上柳属物种多样性格局成因的唯一因素,某个类群物种的多样性分布格局并不是由单一因素决定,因此也并非只能用一种成因假说来解释(孙儒泳等, 2002)。尤其如青藏高原、横断山脉等特殊地形的局地尺度,其他因素如物种类群的生物学特性(李智琦等, 2010; Westgate et al., 2014)、地形异质性、历史因素、土壤因素或人类活动都会对物种的多样性格局产生影响,这些在本研究均没有涉及,也是未来研究的一个重要探索方向。

参考文献 (References)

- Allen R G, Pereira L S, Raes D, et al. 1998. Crop evapotranspiration: Guidelines for computing crop water requirements [R]. Irrigation and Drainage Paper No. 56, FAO, Rome, Italy, 326pp.
- Becerra P I. 2016. Relationship between climate and geographical variation of local woody species richness within the Mediterranean-type region of Chile [J]. *Revista Chilena de Historia Natural*, 89 (1): 12, doi: 10.1186/s40693-016-0062-x.
- Brown J H, Lomolino M V. 1998. Biogeography (2nd ed.) [M]. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 624pp.
- Brown J H, Maurer B A. 1989. Macroecology: The division of food and space among species on continents [J]. *Science*, 243 (4895): 1145–1150, doi:10.1126/science.243.4895.1145.
- 陈家辉. 2006. 柳属的系统学及生物地理学初探—兼论青藏垫柳组及长白柳组的进化及生物地理关系 [D]. 中国科学院昆明植物研究所博士学位论文, 20–25. Chen Jiahui. 2006. Primary study on the systematics and biogeography—With special emphasis on the evolutionary and biogeographical relationships between sections *Lindleyanae* Schineid. And *Retusae* A. Kern [D]. Ph.D. dissertation (in Chinese), Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, 20–25.
- 陈家辉, 孙航, 杨永平. 2008. 柳属的分支系统学分析 [J]. *云南植物研究*, 30 (1): 1–7. Chen Jiahui, Sun Hang, Yang Yongping. 2008. Cladistic analysis of the genus *Salix* (Salicaceae) [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (in Chinese), 30 (1): 1–7, doi:10.3969/j.issn.2095-0845.2008.01.001.
- Collinson M E. 1992. The early fossil history of Salicaceae: A brief review [J]. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 98B: 155–167, doi: 10.1017/S0269727000007521.
- Dale M R T. 1999. Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1–12.
- 丁托娅. 1995. 世界杨柳科植物的起源、分化和地理分布 [J]. *云南植物研究*, 17 (3): 277–290. Ding Tuoya. 1995. Origin, divergence and geographical distribution of Salicaceae [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (in Chinese), 17 (3): 277–290.
- Fang J Y, Wang Z H, Tang Z Y. 2011. Atlas of Woody Plants in China: Distribution and Climate [M]. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 48–63, doi: 10.1007/978-3-642-15017-3.
- 方振富. 1987. 论世界柳属植物的分布和起源 [J]. *植物分类学报*, 25 (4): 307–313. Fang Zhenfu. 1987. On the distribution and origin of *Salix* in the world [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (in Chinese), 25 (4): 307–313.
- 方振富, 赵士洞. 1981. 青藏高原柳属植物的发生和分布 [J]. *植物分类学报*, 19 (3): 313–317. Fang Zhenfu, Zhao Shidong. 1981. On the origin and distribution of the genus *Salix* in Qinghai-Xizang Plateau [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (in Chinese), 19 (3): 313–317.
- FAO. 2016. Poplars and other fast-growing trees—Renewable resources for future green economies [C]//25th Session and 48th Executive Committee Meeting of the International Poplar Commission. Berlin, Germany: FAO, 74–77.
- 冯建孟. 2008. 中国种子植物物种多样性的尺度分布格局及其气候解释 [J]. *生物多样性*, 16 (5): 470–476. Feng Jianmeng. 2008. Spatial patterns of species diversity of seed plants in China and their climatic explanation [J]. *Biodiversity Science* (in Chinese), 16 (5): 470–476, doi:10.3321/j.issn:1005-0094.2008.05.007.
- Fick S E, Hijmans R J. 2017. WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas [J]. *International Journal of Climatology*, 37 (12): 4302–4315, doi:10.1002/joc.5086.
- Field R, O'Brien E M, Whittaker R J. 2005. Global models for predicting woody plant richness from climate: Development and evaluation [J]. *Ecology*, 86 (9): 2263–2277, doi: 10.1890/04-1910.
- Gaston K J. 1996. Biodiversity-latitude gradients [J]. *Progress in Physical Geography*, 20 (4): 466–476, doi: 10.1177/030913339602000406.
- Gaston K J. 2000. Global patterns in biodiversity [J]. *Nature*, 405 (6783): 220–227, doi: 10.1038/35012228.
- Gauch Jr H G. 1982. Noise reduction by eigenvector ordinations [J]. *Ecology*, 63 (6): 1643–1649, doi: 10.2307/1940105.
- Gentry A H. 1992. Tropical forest biodiversity: Distributional patterns and their conservational significance [J]. *Oikos*, 63 (1): 19–28, doi: 10.2307/3545512.
- Groombridge B. 1992. Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources [M]. Dordrecht: Springer, 585pp, doi: 10.1007/978-94-011-2282-5.
- Hamilton A J. 2005. Species diversity or biodiversity? [J]. *Journal of Environmental Management*, 75 (1): 89–92, doi:10.1016/j.jenvman.2004.11.012.
- Hargreaves G H, Allen R G. 2003. History and evaluation of Hargreaves evapotranspiration equation [J]. *Journal of Irrigation and Drainage Engineering*, 129 (1): 53–63, doi: 10.1061/(ASCE)0733-9437(2003)129:1(53).
- Hargreaves G L, Hargreaves G H, Riley J P. 1985. Irrigation water requirements for Senegal River Basin [J]. *Journal of Irrigation and Drainage Engineering*, 111 (3): 265–275, doi:10.1061/(ASCE)0733-9437(1985)111:3(265).
- Hawkins B A, Field R, Cornell H V, et al. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness [J]. *Ecology*, 84 (12): 3105–3117, doi: 10.1890/03-8006.

- He L, Liao S, Zhang Z X. 2014. A new species of *Salix* (*Salicaceae*) from Tibet (Xizang), China [J]. *Phytotaxa*, 167 (3): 289–294, doi:10.11646/phytotaxa.167.3.8.
- Kivlin S N, Hawkes C V, Treseder K K. 2011. Global diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 43 (11): 2294–2303.
- Kreft H, Jetz W. 2007. Global patterns and determinants of vascular plant diversity [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104 (14): 5925–5930, doi:10.1073/pnas.0608361104.
- Kuzovkina Y A, Quigley M F. 2005. Willows beyond wetlands: Uses of *Salix* L. species for environmental projects [J]. *Water, Air, and Soil Pollution*, 162 (1–4): 183–204, doi: 10.1007/s11270-005-6272-5.
- 李智琦, 欧阳志云, 曾慧卿. 2010. 基于物种的大尺度生物多样性热点研究方法 [J]. *生态学报*, 30 (6): 1586–1593. Li Zhiqi, Ouyang Zhiyun, Zeng Huiqing. 2010. Assessment methods for territorial biodiversity hotspot based on species richness at broad scale [J]. *Acta Ecologica Sinica* (in Chinese), 30 (6): 1586–1593.
- 刘丽娟, 何理, 张志翔. 2016. 中国柳属 2 新记录种 [J]. *西北植物学报*, 36 (2): 426–428. Liu Lijuan, He Li, Zhang Zhixiang. 2016. Two new records of *Salix* L. from China [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (in Chinese), 36 (2): 426–428, doi:10.7606/j.issn.1000-4025.2016.02.0426.
- 刘哲, 李奇, 陈懂懂, 等. 2015. 青藏高原高寒草甸物种多样性的海拔梯度分布格局及对地上生物量的影响 [J]. *生物多样性*, 23 (4): 451–462. Liu Zhe, Li Qi, Chen Dongdong, et al. 2015. Patterns of plant species diversity along an altitudinal gradient and its effect on above-ground biomass in alpine meadows in Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Biodiversity Science* (in Chinese), 23 (4): 451–462, doi:10.17520/biods.2015043.
- 马毓泉, 富象乾, 陈山. 1985. 内蒙古植物志(第八卷) [M]. 呼和浩特: 内蒙古人民出版社, 160–177. Ma Yuquan, Fu Xiangqian, Chen Shan. 1985. *Flora Intramongolica* (Tomus VIII) (in Chinese) [M]. Hohhot: Inner Mongolia People's Publishing House, 160–177.
- MacLaurin J, Sterelny K. 2008. What is Biodiversity? [M]. Chicago: University of Chicago Press, 27–41.
- Meikle R D. 1984. Willows and Poplars of Great Britain and Ireland [M]. London: Botanical Society of Britain and Ireland, 98–105.
- Miller R I. 1994. Mapping the Diversity of Nature [M]. Dordrecht: Springer, 8–15, doi: 10.1007/978-94-011-0719-8.
- Myklestad A. 1993. The distribution of *Salix* species in Fennoscandia—A numerical analysis [J]. *Ecography*, 16 (4): 329–344, doi:10.1111/j.1600-0587.1993.tb00222.x.
- Myklestad A, Birks H J B. 1993. A numerical analysis of the distribution patterns of *Salix* L. species in Europe [J]. *Journal of Biogeography*, 20 (1): 1–32, doi: 10.2307/2845736.
- O'Brien E M. 1993. Climatic gradients in woody plant species richness: Towards an explanation based on an analysis of southern Africa's woody flora [J]. *Journal of Biogeography*, 20 (2): 181–198, doi: 10.2307/2845670.
- O'Brien E M. 1998. Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: An interim general model [J]. *Journal of Biogeography*, 25 (2): 379–398, doi:10.1046/j.1365-2699.1998.252166.x.
- Qian H. 2013. Environmental determinants of woody plant diversity at a regional scale in China [J]. *PLoS One*, 8 (9): e75832, doi:10.1371/journal.pone.0075832.
- Rosenzweig M L. 1992. Species diversity gradients: We know more and less than we thought [J]. *Journal of Mammalogy*, 73 (4): 715–730, doi: 10.2307/1382191.
- Shmida A, Wilson M V. 1985. Biological determinants of species diversity [J]. *Journal of Biogeography*, 12 (1): 1–20, doi: 10.2307/2845026.
- 孙儒泳, 李庆芬, 牛翠娟, 等. 2002. 基础生态学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 289–294. Sun Ruyong, Li Qingfen, Niu Cuijuan, et al. 2002. *Foundations in Ecology* (in Chinese) [M]. Beijing: Higher Education Press, 289–294.
- Swingland I R. 2013. Biodiversity, definition of [M]// Levin S A. *Encyclopedia of Biodiversity*. Amsterdam: Academic Press, 377–391.
- Taylor D W. 1990. Paleobiogeographic relationships of angiosperms from the cretaceous and early tertiary of the North American area [J]. *The Botanical Review*, 56 (4): 279–417, doi: 10.1007/BF02995927.
- Tittensor D P, Mora C, Jetz W, et al. 2010. Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa [J]. *Nature*, 466 (7310): 1098–1101, doi: 10.1038/nature09329.
- Wang Q G, Su X Y, Shrestha N, et al. 2017. Historical factors shaped species diversity and composition of *Salix* in eastern Asia [J]. *Scientific Report*, 7: 42038, doi: 10.1038/srep42038.
- Wang Z, Fang J, Tang Z, et al. 2011. Patterns, determinants and models of woody plant diversity in China [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278 (1715): 2122–2132, doi:10.1098/rspb.2010.1897.
- 王志恒. 2008. 中国木本植物物种多样性的地理格局、影响因子及尺度效应 [D]. 北京大学博士学位论文, 215pp. Wang Zhiheng. 2008. Species diversity of woody plants in China: Patterns, determinants and scale effects [D]. Ph.D. dissertation (in Chinese), Peking University, 215pp.
- Wang Z H, Brown J H, Tang Z Y, et al. 2009. Temperature dependence, spatial scale, and tree species diversity in eastern Asia and North America [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106 (32): 13388–13392, doi:10.1073/pnas.0905030106.
- Westgate M J, Barton P S, Lane P W, et al. 2014. Global meta-analysis reveals low consistency of biodiversity congruence relationships [J]. *Nature Communication*, 5: 3899, doi: 10.1038/ncomms4899.
- Whittaker R J, Willis K J, Field R. 2001. Scale and species richness: Towards a general, hierarchical theory of species diversity [J]. *Journal of Biogeography*, 28 (4): 453–470, doi:10.1046/j.1365-2699.2001.00563.x.
- Wiens J J, Ackerly D D, Allen A P, et al. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology [J]. *Ecology Letters*, 13 (10): 1310–1324, doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x.
- Wiens J J, Donoghue M J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 19 (12): 639–644, doi:10.1016/j.tree.2004.09.011.
- 徐晓婷. 2013. 全球栎属的多样性格局及其对气候变化的响应 [D]. 北京大学博士学位论文, 138pp. Xu Xiaoting. 2013. Global diversity patterns of *Quercus* and their responses to climate change [D]. Ph.D. dissertation (in Chinese), Peking University, 138pp.
- 杨昌友. 1993. 新疆植物志 (第一卷) [M]. 乌鲁木齐: 新疆科技卫生出版社, 122–158. Yang Changyou. 1993. *Flora Xinjiangensis* (Tomus I) (in Chinese) [M]. Urumchi: Xinjiang Science, Technology, and Hygiene

- Publishing House, 122–158.
- 杨洁. 2013. 青藏高原东缘亚高寒草甸处于演替阶段的物种多样性模式、物种多度和空间分布 [D]. 兰州大学硕士学位论文, 33pp. Yang Jie. 2013. Species diversity patterns, species abundances and spatial distribution along a succession gradient in sub-alpine meadows of the eastern Qinghai-Tibetan Plateau [D]. M.S. thesis (in Chinese), Lanzhou University, 33pp.
- 应俊生. 2001. 中国种子植物物种多样性及其分布格局 [J]. 生物多样性, 9 (4): 393–398. Ying T S. 2001. Species diversity and distribution pattern of seed plants in China [J]. Biodiversity Science (in Chinese), 9 (4): 393–398, doi:10.3321/j.issn:1005-0094.2001.04.011.
- 赵能. 1980. 中国柳属新植物 (二) [J]. 东北林学院植物研究室会刊, XII (9): 23–28. Zhao Neng. 1980. Plantae Novae SalicumSinicarum (II) [J]. XII (9): 23–28.
- 赵士洞. 1987. 中国柳属植物地理分布的研究 [J]. 植物分类学报, 25 (2): 114–124. Zhao Shidong. 1987. Distribution of willows (*Salix*) in China [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica (in Chinese), 25 (2): 114–124.
- 郑万均. 1985. 中国树木志(第二卷) [M]. 北京: 中国林业出版社, 1954–2108. Zheng Wanjun. 1985. Sylva Sinica (Tomus II)(in Chinese) [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 1954–2108.
- 中国科学院中国植物志编辑委员会. 1984. 中国植物志 [M]. 北京: 科学出版社, 81–403. The editorial committee of Flora of China, Chinese academy of sciences. 1984. Flora of China (in Chinese) [M]. Beijing: Science Press, 81–403.
- 周晓星. 2012. 柳属植物对重金属镉胁迫的生长与生理响应 [D]. 中国林业科学研究院博士学位论文, 96pp. Zhou Xiaoxing. 2012. Growth and physiological responses of *Salix* to cadmium stress [D]. Ph. D. dissertation (in Chinese), Chinese Academy of Forestry, 96pp.