

• 研究报告 •

# 金沙江干旱河谷植物群落的数量分类及其结构分异的环境解释

刘 晔<sup>1</sup> 许 玥<sup>2</sup> 石松林<sup>3</sup> 彭培好<sup>4</sup> 沈泽昊<sup>2\*</sup>

1 (北京大学深圳研究生院城市规划与设计学院, 深圳 518055)

2 (北京大学城市与环境学院生态学系, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871)

3 (中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085)

4 (成都理工大学旅游与城乡规划学院, 成都 610058)

**摘要:** 植物群落的空间分异格局是异质生境条件下物种性状、种间相互作用等生态学过程共同作用的结果, 对其分析有助于深入理解群落构建进程。本文基于金沙江流域干旱河谷116个样点562个样方的植物群落调查数据, 采用自适应仿射传播聚类的方法进行群落数量分类, 运用莫兰特征向量地图, 和方差分解的方法对影响群落结构的空间和环境因子进行分析。结果表明: (1) 自适应仿射传播聚类将金沙江干旱河谷的植物群落分为30组, 可归为7个植被型, 23个群系, 以稀树草原(30.0%)、暖性落叶阔叶灌丛(55.7%)为最主要的植被类型。(2) 年均温和干燥指数是限制金沙江干旱河谷植物群落分布的主要环境因子。稀树草原、肉质灌丛、常绿阔叶灌丛是典型的干热河谷植被类型; 暖性落叶阔叶灌丛、常绿硬叶林是干暖河谷植被的优势类型; 暖性针叶林、落叶阔叶林则主要在干温河谷环境占优势。(3) 纯环境因子可以解释群落物种组成变化的5.5%, 纯空间因子可以解释的物种组成变化为22.5%, 有空间结构的环境因子部分为6.6%, 未解释的部分为65.4%。在诸多环境因子中, 年均温及干燥指数的不同显示了不同群落生境的重要差异, 并显著影响到群落的分布格局。大尺度的空间因子则主要通过地理隔离对群落结构的差异产生影响。

**关键词:** 群落结构; 数量分类; 空间分异; 环境因子; 自适应仿射传播聚类; 莫兰特征向量地图; 方差分解

## Quantitative classification and environmental interpretations for the structural differentiation of the plant communities in the dry valley of Jinshajiang River

Ye Liu<sup>1</sup>, Yue Xu<sup>2</sup>, Songlin Shi<sup>3</sup>, Peihao Peng<sup>4</sup>, Zehao Shen<sup>2\*</sup>

1 School of Urban Planning and Design, Shenzhen Graduate School, Peking University, Shenzhen 518055

2 Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, the Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871

3 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085

4 College of Tourism and Urban-rural Planning, Chengdu University of Technology, Chengdu 610058

**Abstract:** The structural differentiation of plant communities are associated with species traits, and inter-specific interactions in heterogeneous environment. The comprehensive analysis of spatial variation in species assemblages may help infer processes shaping ecological communities. Based on field investigation of 116 sites and 562 sampling points in the dry valley of Jinshajiang River, combined with vegetation classification by adaptive-affinity propagation, we used Moran's Eigenvector Maps and variation partitioning to quantify the effects of spatial and environmental factors on the community structure. The results showed that: (1) the plant communities were divided into 30 groups by Adaptive-AP, and classified into 7 vegetation types, 23 formations. Savanna (30.0%) and warm deciduous broadleaved thicket (55.7%) were the main vegetation

收稿日期: 2015-12-14; 接受日期: 2016-03-12

基金项目: 国家自然科学基金(41371190)和交通运输部西部计划项目(2008 318 799 17)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: shzh@urban.pku.edu.cn

types. (2) Mean annual temperature (MAT) and aridity index ( $k$ ) are two dominant climate factors limiting the distribution of plant community types in the dry valley of Jinshajiang River. Savanna, succulent thicket and evergreen broadleaved thicket are dominant vegetation types in typical dry-hot valley. Warm deciduous broadleaved thicket and evergreen sclerophyllous forest are dominant in dry-warm valley. Warm needle-leaved forest and deciduous broadleaved forest are more adaptive to lower temperature. (3) The pure environmental fraction can explain 5.5% of the species composition variation, the pure broad-scale spatial fraction can explain 22.5% of the species composition variation, 6.6% can be explained by the fraction corresponding to broad-scale structured environment and the unexplainable part was 65.4%. Among all the factors, MAT and  $k$  indicated the critical difference among the community habitats, which has prominent impact on the change of community composition. The broad-scale spatial factors played an important role in shaping the community structure by geographic isolation.

**Key words:** community structure; vegetation classification; structural differentiation; environmental factor; adaptive-affinity propagation; Moran's eigenvector maps; variation partitioning

金沙江发源于青海通天河, 经滇西北南下到丽江石鼓折向东北, 切穿虎跳峡后进入四川, 到宜宾与岷江合并为止, 沿途汇入雅砻江等大小支流, 全长2,291 km。在我国云南、四川境内的金沙江流域, 河谷低地主要受隐域性的干热-干暖局地气候控制, 即为金沙江干旱河谷, 河谷中广泛发育着以灌丛草地为主的非地带植被类型(金振洲和欧晓昆, 2000)。

对于金沙江干旱河谷植被的研究, 以往关注最多的是植物物种组成和区系成分等问题(朱华, 1990; 曹永恒和金振洲, 1993; 欧晓昆和金振洲, 1996; 金振洲和欧晓昆, 2000)。金振洲和欧晓昆(2000)、刘方炎和朱华(2005)利用群落中的优势种、建群种对金沙江流域的滇、川干热河谷与干暖河谷植物群落进行了结构、组成描述和分类研究。张建利等(2010)研究了金沙江流域干热河谷植物群落的多样性分布特征, 发现植物物种丰富度从上段到下段逐渐减小。而关于金沙江干旱河谷植物群落的空间分异格局及其与环境因子的关系却很少研究, 尤其未见基于物种组成变化的群落构建及其环境影响的探讨。

数量分析方法是研究植物群落生态关系的重要方法(张金屯, 2004), 在群落分类中起着非常重要的作用(terBraak, 1986; Mabry et al, 2000)。自适应仿射传播聚类(adaptive-affinity propagation, adaptive-AP)是一种新的数量分类方法(Frey & Dueck, 2007, 2008; 王开军等, 2007), 它广泛应用于生物信息学和天体物理学研究(Zhang et al, 2008), 在生态学中的应用刚刚起步(Cardille & Lambois, 2009; Rueda et al, 2013)。

群落物种构成的空间变化是生态学研究的核心问题(Legendre, 1993), 也是研究群落构建过程的重要途径(Dray et al, 2012)。群落空间格局的成因主要从两种生态过程的角度理解(Legendre et al, 2009), 积累了大量的经验研究(Pyron & Burbrink, 2009; Knörr et al, 2012)。一方面, 基于生态位理论可以推断有空间结构的环境条件, 即诱导性空间依赖(induced spatial dependence), 影响群落的构建过程和物种分布格局(Fortin & Dale, 2005; Fraser et al, 2008); 另一方面, 中性理论认为群落的空间自相关格局主要是扩散限制对群落组成结构的影响(Karst et al, 2005)。但不同生物类群的生活史特征、环境因子的组合以及群落概念的空间尺度等因素交互作用, 使得验证结果呈现出高度的复杂性(Ernest et al, 2008; Liu et al, 2012; Shipley, 2014)。采用空间变量模型和变异分解的方法, 可以区分空间自相关和扩散限制的存在及其对群落构成变化的影响大小(Borcard & Legendre, 2002)。

本文研究区域属于金沙江中、下游的河谷段, 其隐域性亚热带干旱-半干旱气候和廊道型的地貌格局为河谷植物群落构建提供了独特的条件, 也为检验群落构建理论提供了一个不同于地带性植被的环境背景。在对这一区段植物群落的大量野外样方调查基础上, 本文采用自适应仿射传播聚类和莫兰特征向量地图(Moran's eigenvector maps, MEM)等方法分析了以下3个问题: (1)金沙江干旱河谷植物群落的分类; (2)不同植物群落物种构成的空间分异格局及环境解释; (3)金沙江干旱河谷植物群落组成分化与环境及空间因子的关系及主导因素。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

金沙江干旱河谷包括干热河谷和干暖河谷两类(张荣祖, 1992; 金振洲, 2002; 张建利等, 2010)。其中干热河谷主要分布在海拔650–1,600 m处, 从西到东经云南巧家、普渡河、元谋龙江、永仁、华坪至永胜; 干暖河谷主要分布在干热河谷段上游海拔1,600–2,500 m处, 经云南德钦、中甸、丽江、永胜、永仁至巧家, 在四川境内经攀枝花、米易、会东、会理、金阳、雷波和宁南等地(金振洲, 1998)。干热河谷和干暖河谷气候条件分别以元谋和奔子栏最为典型(金振洲, 2002) (表1)。

由于地形封闭和焚风效应等的作用, 干旱河谷气候条件与同纬度水平地带性气候或河谷上部各垂直带的气候特征不同, 突出表现在河谷有显著的季节性干旱。年均温20–23℃, 年降水量600–800 mm (张荣祖, 1992), 年蒸发量为年降水量的3–6倍(张建利和毕玉芬, 2009), 干湿季分明, 每年11月至次年5月为干季(张金盈等, 2005)。土壤类型以燥红土为主, 还有褐红壤、赤红壤和紫色土等(罗辉和王克勤, 2006)。

1.2 样地设置与调查

2010年7月至2011年8月, 从云南德钦县奔子栏开始至四川宜宾为止, 对金沙江干流的河谷低地进行植物群落的样方调查, 主要顺沿江公路设置调查采样点, 样点间距10 km左右, 系统选择植被人为干扰不明显的生境, 也对不同的人工林群落和外来入侵植物占优势的群落进行代表性采样。共设置采样点98个, 并根据生境条件, 在每个调查样点垂直道路方向设置2–6个10 m × 10 m的植物群落调查样方, 共275个。

清查样方中全部乔木、灌木、草本植物种类, 测

量每株乔木的胸径、株高, 计数并目估每种灌木、草本植物的多度、盖度。用GPS记录样点经度、纬度和海拔, 并用经纬仪和罗盘测量坡度、坡向等地形因子。

除此之外, 本研究还搜集整理了金振洲和欧晓昆(2000)在该流域的调查数据。合计得到116个样点的562个植物群落样方(图1)。

1.3 数据处理

1.3.1 重要值

考虑到金沙江干旱河谷范围较大, 且包含干热、干暖两种气候类型, 各样点间既有环境差异, 又有空间隔离, 因此本文仅考虑某一物种在其所在样方中的相对重要性, 对经典重要值(importance value)计算公式(Curtis & McIntosh, 1951)做了调整, 仅统计某一物种在样方中的多度和优势度(盖度), 分别计算乔木、灌木和草本的重要值, 建立重要值的样方–物种数据矩阵。计算公式同刘晔等(2016)。

1.3.2 气候数据

数据来源及计算方法同刘晔等(2016)。

利用校正后的气候数据, 提取金沙江流域各样点相应经纬度坐标上的气温、降水数据, 参考已有植物多样性和气候关系的研究结果(方精云等, 2002; Hawkins et al, 2003), 从能量和水分2个方面计算相关的气候指标。能量指标包括: 年均温(mean annual temperature, MAT); 最冷月均温(mean temperature of the coldest month, MTCM), 采用1月的均温值; 气温季节性(temperature seasonality, TSN), 年内各月均温值的标准差。水分指标: 年降水量(mean annual precipitation, MAP), 年内各月降水量之和; 干燥指数(aridity index,  $k$ ), 由日均温10℃以上时期的温度与降水量计算得到, 即:  $k = 0.16 \times (\text{全年} \geq 10^\circ\text{C} \text{的积温} / \text{全年} \geq 10^\circ\text{C} \text{的降水量})$  (中国科

表1 元谋干热河谷与奔子栏干暖河谷气候指标的比较(据金振洲, 2002)  
Table 1 Comparison of climatic features between dry-hot valley at Yuanmou and dry-warm valley at Benzilan in Yunnan. Following Jin (2002)

	年均温 Mean annual tem- perature (℃)	最热月均温 Mean temperature of the warmest month (℃)	最冷月均温 Mean temperature of the coldest month (℃)	年降水量 Mean annual precipita- tion (mm)	干燥指数 Aridity index
元谋 Yuanmou	21.8	27.0	15.0	614	3.30
奔子栏 Benzilan	16.7	24.3	7.7	286	4.75

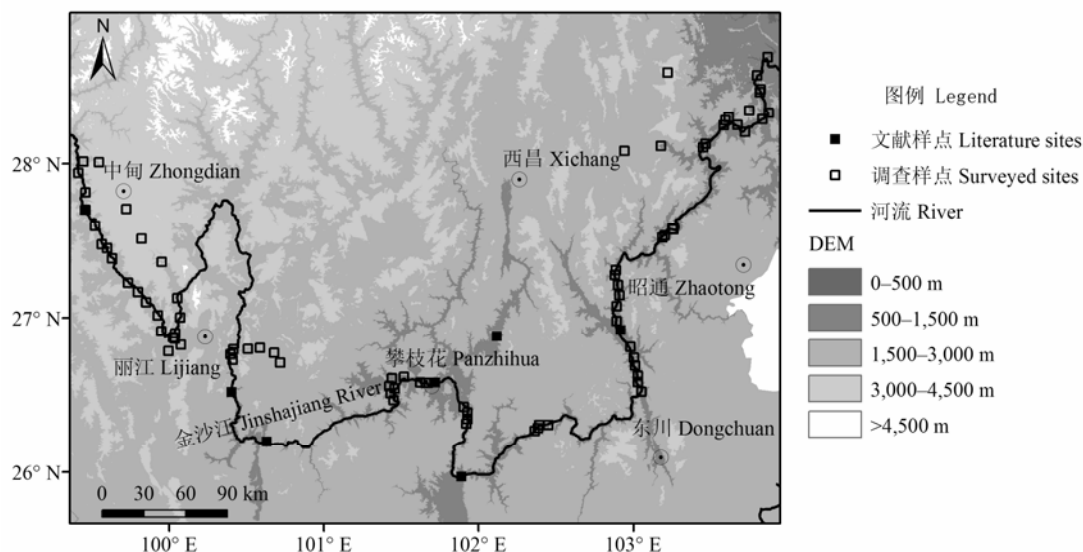


图1 研究区域及采样点分布

Fig. 1 Study area and distribution of sampling sites

学院自然区划工作委员会, 1959); 降水季节性 (precipitation seasonality, PSN), 年内各月平均降水量的变异系数(coefficient of variation)。

### 1.3.3 地形数据

海拔: 手持GPS测量, 单位米(m);

坡度: 经纬仪实测, 单位度(°), 范围0°–90°;

坡向: 由手持式罗盘测量, 由北向南顺时针方向旋转, 范围从0°–360°, 取正弦值(sin)计算(Mardia & Jupp, 2009)。分为N (0–22.5°, 337.5°–360°)、NE (22.5°–67.5°)、E (67.5°–112.5°)、SE (112.5°–157.5°)、S (157.5°–202.5°)、SW (202.5°–247.5°)、W (247.5°–292.5°)、NW (292.5°–337.5°)。

## 1.4 数据分析

### 1.4.1 群落分类和排序

自适应仿射传播聚类的计算原理和过程同刘晔等(2016)。

依据adaptive-AP的聚类结果, 选择重要值最高的物种作为优势种, 归类并命名群系, 依据中国植被分类系统(宋永昌, 2001)划分植被型。

采用典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)和偏分析法(partial methods)(张金屯, 2004), 分析气候因子(年均温、最冷月均温、气温季节性、年降水量、干燥指数、降水季节性)和地形因子(海拔、坡度、坡向)对金沙江干旱河谷植被差异

的解释, 用环境因子与排序轴夹角的余弦值表示各环境因子与排序轴的相关性, 用决定系数(squared correlation coefficient,  $r^2$ )来表征各环境因子对群落物种分布的影响, 运用置换检验(permutation test) (置换次数999次)检验各环境因子的显著性, 选择显著影响群落物种分布的主要因子作为环境因子, 分析其对植物群落物种组成及分布的影响。

### 1.4.2 环境和空间因素对群落物种组成及分布的影响

考虑到同一样点内的各样方空间距离接近 (一般<100 m), 气候因子基本一致, 且各样方的海拔信息以样点为单位来记录, 因此本研究选择样点尺度分析群落物种组成、分布与环境因子的关系。

群落的物种组成可以很好地反映人类活动对生态系统的影响, 物种组成在空间上的变化并不是随机的, 由于诱导性空间自相关和群落动态的作用, 群落存在一定的空间结构。空间特征函数分析 (spatial eigenfunction analysis) 可以估计空间变异, 分析不同空间尺度下空间结构与环境的关系, 结合方差分解的方法, 有助于了解群落构建的机制 (Blanchet et al, 2008; Mahecha & Schmidtlein, 2008)。莫兰特征向量图之前称为PCNM (principal coordinates of neighbour matrices) (Borcard & Legendre, 2002), 通过定义样点间的联接矩阵

(connectivity matrix), 控制空间自相关来实现上述目的, 它基于每个样点的空间坐标, 模拟一系列空间尺度的变异, 产生 $n-1$ 个带特征根(正或负)的空间向量, 作为解释群落变异的空间因子(Borcard et al, 2011; Legendre & Legendre, 2012)。

(1)对样方群落的物种组成数据进行Hellinger标准化, 以强调常见种的作用(Legendre & Gallagher, 2001), 采用主成分分析(principal component analysis, PCA)确定群落物种组成的主要分异格局; 然后进行冗余度分析(redundancy analysis, RDA), 确定环境变量所解释的群落物种组成格局的主要变异性; 基于偏残差分析(partial residual analysis, PRA), 确定去除环境变量影响后的群落物种组成格局的变异性。环境因子包括海拔(altitude)、年均温(MAT)、最冷月均温(MTCM)、年降水量(MAP)、干燥指数( $k$ )、气温季节性(TSN)、降水季节性(PSN)等7个环境变量。

(2)采用莫兰特征向量地图(MEM)方法计算和选择空间因子。首先利用经纬度信息, 计算任意两点间的平面距离( $d_{ij}$ ), 得到基于各样点的GG平面图(Gabriel graph), 构建距离矩阵, 运用公式 $S_{ij} = 1 - (d_{ij}/\max(d_{ij}))^3$ 计算空间权重, 其中 $\max(d_{ij})$ 为所有距离间的最大值, 对距离矩阵进行权重赋值, 得到空间权重矩阵, 即MEMs空间向量(Gabriel & Sokal, 1969; Bivand, 2008), 并将其划分成8组空间尺度(1-7组15个向量, 第8组11个向量), 采用平滑曲线分析以避免取样效应的影响(Munoz, 2009), 并使用Monte-Carlo置换过程(999次重复)检验是否最大观测 $R^2$  ( $R^2_{\max}$ )明显大于在空间结构缺失的情况下得到的值(Ollier et al, 2006)。再对116个MEMs向量进行正向选择(forward selection), 选择显著的向量作为空间因子, 依据Moran统计值划分尺度(Blanchet et al, 2008)。

(3)将空间因子计算结果, 结合环境因子组成多元回归模型, 进行方差分解, 区分空间因子、环境因子以及空间尺度对植物群落物种组成差异的解释(Borcard & Legendre, 2002)。

自适应仿射传播聚类采用matlab 10.0编程(王开军等, 2007); 其余统计分析均在R软件中完成, 其中莫兰特征向量地图采用spdep (Bivand, 2008)、spacemakeR (Dray, 2010)包, 典范对应分析、主成分分析、冗余度分析、偏残差分析、方差分解采用vegan

(Oksanen et al, 2007)、ade4 (Dray & Dufour, 2007)包, 正向选择采用packfor包(Dray, 2009)。

## 2 结果

### 2.1 群落分类与分布

562个样方中有38个为人工林或入侵植物占优势的灌草丛, 其中人工林包含20个样方, 包括桉(*Eucalyptus robusta*)、柳叶桉(*E. saligna*)、合欢(*Albizia julibrissin*)、胡桃(*Juglans regia*)、喜树(*Camptotheca acuminata*)和油桐(*Vernicia fordii*)等人工种植树种。入侵植物灌草丛包含18个样方, 主要入侵植物为紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)。

用adaptive-AP加指示种的方法将其余的524个样方划分为30组, 最终归类为7个植被型, 23个群系(图2)。其中, 稀树草原和暖性落叶阔叶灌丛为金沙江干旱河谷两种主要的植被类型, 分别占总样方数的30.0%和55.7%。7个植被型的结构和主要种类组成如下:

(1)稀树草原。本植被类型分为9个群系, 含157个样方, 占样本总量的30.0%。

黄茅灌草丛(Form. *Heteropogon contortus*), 分布在金沙江下游丽江-昭通段, 海拔709-1,590 m, 坡度0°-60°, 坡向0°-350°, 占总样方的12.8%, 包含灌木层和草本层。灌木层优势种为戟叶酸模(*Rumex hastatus*), 重要值为10.5%; 草本层优势种为黄茅, 重要值为47.9%。

孔颖草灌草丛(Form. *Bothriochloa pertusa*), 分布在金沙江下游丽江-昭通段, 海拔1,000-1,550 m, 坡度10°-40°, 坡向30°-330°, 占总样方的6.3%, 包含灌木层和草本层。灌木层优势种为车桑子(*Dodonaea viscosa*), 重要值为4.8%; 草本层优势种为孔颖草、黄茅, 重要值分别为67.1%、10.1%。

从毛羊胡子草灌草丛(Form. *Eriophorum comosum*), 分布在金沙江下游攀枝花-昭通段, 海拔1,100-1,300 m, 坡度5°-30°, 坡向195°-330°, 占总样方的2.3%, 包含灌木层和草本层。灌木层优势种为车桑子, 重要值为6.2%; 草本层优势种为从毛羊胡子草、拟金茅(*Eulaliopsis binata*), 重要值分别为38.3%、36.5%。

金合欢灌草丛(Form. *Acacia farnesiana*), 分布在金沙江下游东川-昭通段, 海拔536-792 m, 坡度0°-50°, 坡向70°-275°, 占总样方的2.3%, 包含灌木

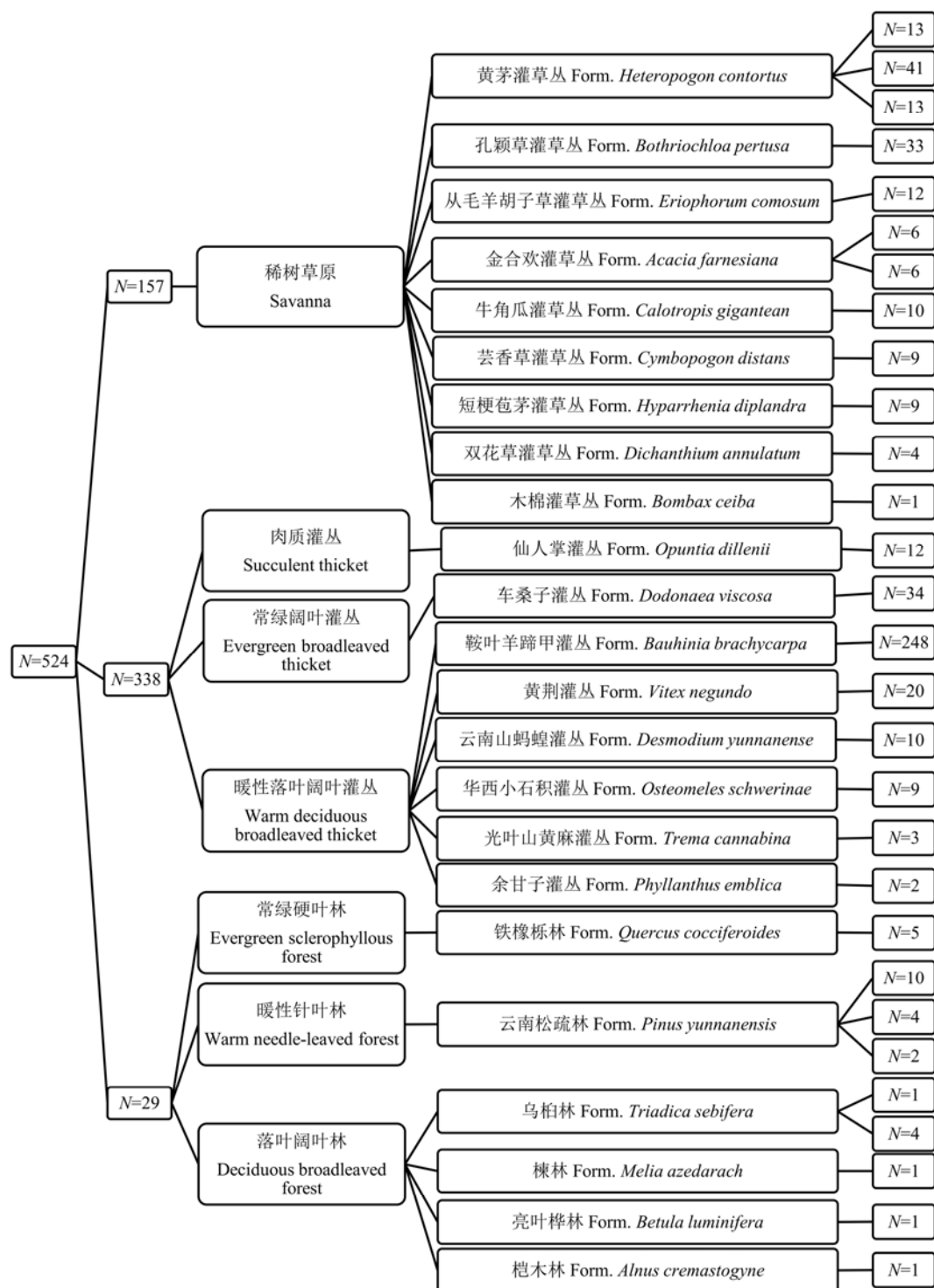


Fig. 2 Dendrogram of the plant community classification for 524 plots in the dry valley of Jinshajiang River. *N* indicates the number of plots.

层和草本层。灌木层优势种为金合欢、麻风树(*Jatropha curcas*), 重要值分别为46.6%、12.0%; 草本层优势种为西南菅草(*Themeda hookeri*), 重要值

为10.8%。

牛角瓜灌草丛(Form. *Calotropis gigantea*), 分布金沙江下游东川-昭通段, 海拔770-930 m, 坡

度17°–40°, 坡向99°–313°, 占总样方的1.9%, 包含灌木层和草本层, 灌木层优势种为牛角瓜, 重要值为59.8%; 草本层优势种为孔颖草, 重要值为17.0%。

**芸香草灌草丛(Form. *Cymbopogon distans*)**, 分布在金沙江下游东川–昭通段, 海拔1,070–1,140 m, 坡度20°–40°, 坡向25°–260°, 占总样方的1.7%, 包含灌木层和草本层。灌木层优势种为假杜鹃(*Barleria cristata*)和茺花(*Laplacea canescens*), 重要值分别为7.8%、6.3%; 草本层优势种为芸香草、黄茅, 重要值分别为50.6%、14.8%。

**短梗苞茅灌草丛(Form. *Hyparrhenia diplandra*)**, 分布在金沙江下游攀枝花附近, 海拔1,520–1,630 m, 坡度0°–20°, 坡向145°–260°, 占总样方的1.7%, 包含灌木层和草本层。灌木层优势种为车桑子, 重要值为17.7%; 草本层优势种为短梗苞茅, 重要值为64.7%。

**双花草灌草丛(Form. *Dichanthium annulatum*)**, 分布在金沙江下游昭通–宜宾段, 海拔800–830 m, 坡度18°–35°, 坡向62°–330°, 占总样方的0.8%, 包含灌木层和草本层。灌木层优势种为车桑子, 重要值为11.7%; 草本层优势种为双花草、叶下珠(*Phyllanthus urinaria*), 重要值分别为43.0%、18.2%。

**木棉灌草丛(Form. *Bombax ceiba*)**, 分布在金沙江下游, 丽江附近, 海拔1,336 m, 坡度40°, 坡向10°, 仅含1个样方, 包含乔木、灌木和草本3层。乔木层优势种为木棉, 重要值为54.6%; 灌木层优势种为光叶山黄麻(*Trema cannabina*), 重要值为45.5%; 草本层优势种为荞麦(*Fagopyrum esculentum*), 重要值为34.4%。

**(2)肉质灌丛**。本植被类型在结构上分为灌木层和草本层, 仅包括**仙人掌灌丛(Form. *Opuntia dillenii*)** 1个群落类型, 分布在金沙江下游丽江–昭通段, 海拔718–1,050 m, 坡度25°–80°, 坡向10°–352°, 占总样方的2.3%, 仙人掌为绝对优势种, 重要值为50.8%, 伴生有百日菊(*Zinnia elegans*)、黑果黄茅(*Heteropogon melanocarpus*)、蛛丝毛蓝耳草(*Cyanotis arachnoidea*)等, 重要值分别为1.5%、2.2%、0.9%。

**(3)常绿阔叶灌丛**。本植被类型在结构上分为灌木层和草本层, 仅包括**车桑子灌丛(Form. *Do-***

***donaea viscosa*)** 1个群落类型, 分布在金沙江下游攀枝花–昭通段, 海拔1,030–1,630 m, 坡度15°–60°, 坡向10°–345°, 占总样方的6.5%, 灌木层优势种为车桑子, 重要值为37.8%; 草本层优势种为黄茅, 重要值为32.0%。

**(4)暖性落叶阔叶灌丛**。本植被类型包括6个群系, 含326个样方, 占总样本量的55.7%。

**鞍叶羊蹄甲灌丛(Form. *Bauhinia brachycarpa*)**, 广泛分布在金沙江流域, 海拔398–3,298 m, 坡度0°–80°, 坡向0°–355°, 占总样方的47.3%, 包含灌木和草本层, 优势种为鞍叶羊蹄甲, 重要值为3.3–46.5%, 常见的伴生种有西南莴草、黄茅、野艾蒿(*Artemisia lavandulaefolia*)、猪毛菜(*Salsola collina*)等, 平均重要值分别为3.3%、2.6%、1.8%、1.4%。

**黄荆灌丛(Form. *Vitex negundo*)**, 分布在金沙江下游攀枝花–宜宾段, 海拔672–1,160 m, 坡度0°–70°, 坡向5°–355°, 占总样方的3.8%, 包含灌木层和草本层, 灌木层优势种为黄荆和滇榄仁(*Terminalia franchetii*), 重要值分别为42.3%和15.2%; 草本层优势种为孔颖草, 重要值为4.3%。

**云南山蚂蝗灌丛(Form. *Desmodium yunnanense*)**, 分布在金沙江下游攀枝花–东川段, 海拔1,500–1,600 m, 坡度22°–40°, 坡向15°–335°, 占总样方的1.9%, 包含灌木层和草本层。云南山蚂蝗为绝对优势种, 重要值为55.2%; 伴生有毛叶黄杞(*Engelhardia spicata* var. *colebrookeana*)、香茶菜(*Isodon amethystoides*)、辽东蒿(*Artemisia verbenacea*)和云南兔儿风(*Ainsliaea yunnanensis*)等, 重要值分别为1.7%、0.5%、3.1%和0.7%。

**华西小石积灌丛(Form. *Osteomeles schwerinae*)**, 分布在金沙江下游丽江–攀枝花段, 海拔1,550–1,620 m, 坡度25°–45°, 坡向195°–250°, 占总样方的1.7%, 包含灌木层和草本层。灌木层优势种为华西小石积, 重要值为38.5%; 草本层优势种为黄茅、橘草(*Cymbopogon goeringii*), 重要值分别为22.5%、10.5%。

**光叶山黄麻灌丛(Form. *Trema cannabina*)**, 分布在金沙江下游攀枝花附近, 海拔752–1,470 m, 坡度30°–85°, 坡向15°–60°, 占总样方的0.6%, 包含灌木层和草本层。灌木层优势种为光叶山黄麻、假杜鹃(*Barleria cristata*), 重要值分别为28.5%、11.6%;

草本层优势种为风龙(*Sinomenium acutum*)、野艾蒿, 重要值分别为6.2%、3.2%。

**余甘子灌丛(Form. *Phyllanthus emblica*)**, 分布在金沙江下游攀枝花附近, 海拔1,051–1,065 m, 坡度35°–50°, 坡向120°–245°, 仅有2个样方, 包含乔木、灌木和草本层, 乔木层优势种为余甘子, 重要值为100%; 灌木层优势种为黄荆, 重要值为9.4%; 草本层优势种为西南菅草、黄茅, 重要值分别为14.2%、13.1%。

**(5)常绿硬叶林。**本植被类型仅包括**铁橡栎林(Form. *Quercus cocciferoides*)** 1个群落类型, 分布在金沙江下游攀枝花–东川段, 海拔1,690–1,890 m, 坡度26°–32°, 坡向225°–310°, 占总样方的1%, 结构分乔木、灌木和草本层。乔木层优势种为铁橡栎, 重要值为66.2%; 伴生有铁仔(*Myrsine africana*)、密花菜荑(*Viburnum congestum*)、辽东蒿等, 重要值分别为4.6%、4.2%和1.3%。

**(6)暖性针叶林。**本植被类型仅包括**云南松疏林(Form. *Pinus yunnanensis*)** 1个群落类型, 自金沙江上游的中甸到下游的攀枝花都有分布, 海拔1,250–2,590 m, 坡度10°–45°, 坡向20°–345°, 占总样方的3.0%, 结构分乔木、灌木和草本3层。乔木层优势种为云南松, 重要值为83.0%; 伴生有地蕊(*Melastoma dodecandrum*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、白茅(*Imperata cylindrica*)、野艾蒿等, 重要值分别为3.3%、3.3%、6.3%和4.6%。

**(7)落叶阔叶林。**本植被类型包括4个群落类型, 总共出现在8个样方, 占总样本量的1.5%。

**乌柏林(Form. *Triadica sebifera*)**, 分布在金沙江下游昭通–宜宾段, 海拔358–507 m, 坡度5°–25°, 坡向68°–192°, 占总样方的1%, 结构上分乔木层、灌木层和草本层。乔木层优势种为乌柏, 重要值为55.2%; 灌木层优势种为光叶山黄麻, 重要值为14.3%; 草本层优势种为有芒鸭嘴草(*Ischaemum aristatum*), 重要值为14.6%。

**楝林(Form. *Melia azedarach*)**, 分布在金沙江下游昭通–宜宾段, 海拔599 m, 坡度20°, 坡向230°, 含1个样方, 结构上分乔木、灌木、草本三层。乔木层优势种为楝, 重要值为100%; 灌木层优势种为细枝叶下珠(*Phyllanthus leptoclados*), 重要值为4.5%; 草本层优势种为爵床(*Justicia procumbens*)和黄茅, 重要值分别为37.8%和15.8%。

**亮叶桦林(Form. *Betula luminifera*)**, 分布在金沙江下游昭通–宜宾段, 海拔1,423 m, 坡度30°, 坡向175°, 含1个样方, 包含乔木、灌木和草本3层。乔木层优势种为亮叶桦, 重要值为76.5%; 伴生有黄毛櫟木(*Aralia chinensis*)、马桑(*Coriaria nepalensis*)、五节芒(*Miscanthus floridulus*)等, 重要值分别为7.6%、4.1%和8.8%。

**桤木林(Form. *Alnus cremastogyne*)**, 分布在金沙江下游昭通–宜宾段, 海拔1,329 m, 坡度30°, 坡向300°, 含1个样方, 包含乔木、灌木和草本三层。乔木层优势种为桤木, 重要值为58.1%; 灌木层优势种为地蕊, 重要值为4.0%; 草本层优势种为芒(*Miscanthus sinensis*)、糯米团(*Hyrtanandra hirta*)和蛛丝毛蓝耳草, 重要值均为11.0%。

## 2.2 群落分布与环境因子的关系

### 2.2.1 群落类型与环境的关系

依据植被型分类结果进行CCA排序, 分析环境梯度上植被类型的变化(图3)。以9个环境因子为预测变量的CCA分析结果表明, 环境因子对植物群落的物种组成存在显著影响。其中海拔、坡向、气温季节性、年降水量与第一轴负相关, 坡度、最冷月均温、年均温、干燥指数、降水季节性与第一轴正相关, 相关性由大到小依次为降水季节性( $R = 0.99$ )、干燥指数( $R = 0.98$ )、年均温( $R = 0.86$ )、年降水量和海拔( $R = -0.79$ )、坡向( $R = -0.72$ )、坡度( $R = 0.35$ )、最冷月均温( $R = 0.12$ )、气温季节性( $R = -0.07$ ); 海拔、坡向与第二轴负相关, 其余7个环境因子均与第二轴正相关, 相关性由大到小依次为气温季节性和最冷月均温( $R = 0.99$ )、坡度( $R = 0.93$ )、坡向( $R = -0.69$ )、年降水量( $R = 0.61$ )和海拔( $R = -0.61$ )、年均温( $R = 0.52$ )、干燥指数( $R = 0.17$ )、降水季节性( $R = 0.13$ )。

地形因子单独的解释量为0.78%, 占总解释量的25.0%; 气候因子单独的解释量为2.20%, 占总解释量的70.5%; 气候和地形因子的共同解释量为0.14%, 占总解释量的4.5%。9个环境因子中, 海拔、最冷月均温、年均温、气温季节性、年降水量、降水季节性、干燥指数等7个因子对群落物种分布有显著影响, 决定系数由大到小依次为年均温( $r^2 = 0.63$ )、干燥指数( $r^2 = 0.58$ )、海拔( $r^2 = 0.35$ )、年降水量( $r^2 = 0.22$ )、最冷月均温( $r^2 = 0.13$ )、降水季节性( $r^2 = 0.08$ )、气温季节性( $r^2 = 0.03$ )。结果表明年均温



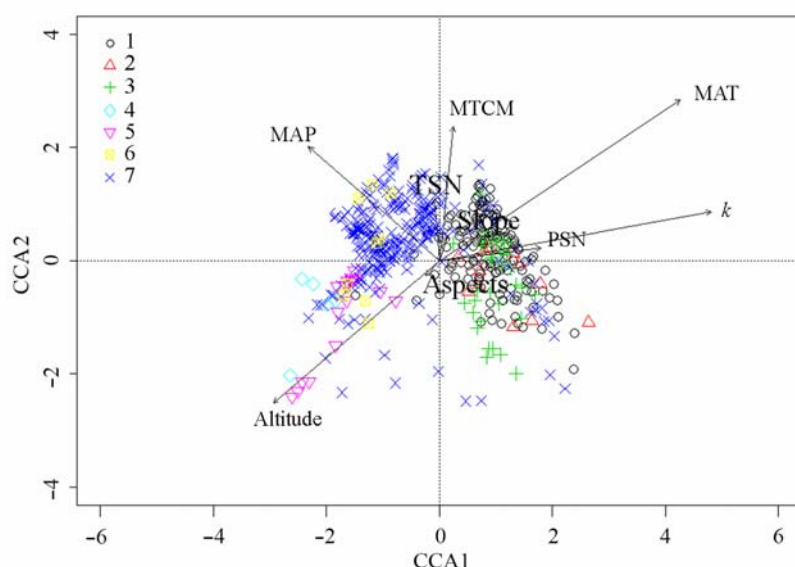


图3 不同植被类型的典范对应分析排序结果。1, 稀树草原; 2, 肉质灌丛; 3, 常绿阔叶灌丛; 4, 暖性落叶阔叶灌丛; 5, 常绿硬叶林; 6, 暖性针叶林; 7, 落叶阔叶林。Altitude: 海拔; slope: 坡度; aspect: 坡向; MAT: 年均温; MTCM: 最冷月均温; TSN: 气温季节性; MAP: 年降水量;  $k$ : 干燥指数; PSN: 降水季节性。

Fig. 3 Result of canonical correspondence analysis of different vegetation types. 1, Savanna; 2, Succulent thicket; 3, Evergreen broadleaved thicket; 4, Warm deciduous broadleaved thicket; 5, Evergreen sclerophyllous forest; 6, Warm needle-leaved forest; 7, Deciduous broadleaved forest. MAT, mean annual temperature; MTCM, mean temperature of the coldest month; TSN, temperature seasonality; MAP, mean annual precipitation;  $k$ , aridity index; PSN, precipitation seasonality.

和干燥指数是影响植被分布的主要环境因子。

不同植被类型中, 年均温均值由高到低( $19.98\text{--}14.56^{\circ}\text{C}$ )依次为肉质灌丛>稀树草原>常绿阔叶灌丛>常绿硬叶林>暖性落叶阔叶灌丛>落叶阔叶林>暖性针叶林, 标准偏差由高到低( $3.63\text{--}1.34^{\circ}\text{C}$ )依次为暖性落叶阔叶灌丛>暖性针叶林>落叶阔叶林>稀树草原>常绿阔叶灌丛>肉质灌丛>常绿硬叶林; 干燥指数均值由高到低( $1.57\text{--}0.91$ )依次为肉质灌丛>常绿阔叶灌丛>稀树草原>暖性落叶阔叶灌丛>常绿硬叶林>暖性针叶林>落叶阔叶林, 标准偏差由高到低( $0.32\text{--}0.09$ )依次为暖性落叶阔叶灌丛>肉质灌丛>稀树草原>常绿阔叶灌丛>暖性针叶林>落叶阔叶林>常绿硬叶林。其中, 稀树草原、暖性落叶阔叶灌丛这两个主要植被类型, 年均温范围分别为 $19.58 \pm 1.44^{\circ}\text{C}$ 、 $16.92 \pm 3.58^{\circ}\text{C}$ , 干燥指数( $k$ )范围分别为 $1.49 \pm 0.28$ 、 $1.19 \pm 0.32$ 。

依据这一结果, 可将肉质灌丛、稀树草原、常绿阔叶灌丛划分为干热河谷植被类型, 常绿硬叶林、暖性落叶阔叶灌丛划分为干暖河谷植被类型, 落叶阔叶林、暖性针叶林划分为干温河谷植被类

型。

## 2.2.2 环境和空间因素对群落物种组成的影响

空间因子影响的分析结果显示, 群落物种组成在大尺度的方差累积远多于小尺度的值(图4a, b)。群落物种组成主成分的前两轴有显著的非随机大尺度空间格局(轴1、轴2分别为 $R^2_{\text{Max}} = 0.59$ ,  $P = 0.001$ ;  $R^2_{\text{Max}} = 0.17$ ,  $P = 0.011$ ), 表明群落物种构成的空间格局主要反映在大尺度上。

环境因子对群落分布的影响也有显著的大尺度格局(轴1、轴2分别为 $R^2_{\text{Max}} = 0.71$ ,  $P = 0.001$ ;  $R^2_{\text{Max}} = 0.42$ ,  $P = 0.001$ ) (图4c, d), 表明环境变量解释的部分有大尺度空间结构。

以环境变量为协变量的偏残差分析, 前两轴也有显著的非随机大尺度空间格局(轴1、轴2分别为 $R^2_{\text{Max}} = 0.14$ ,  $P = 0.045$ ;  $R^2_{\text{Max}} = 0.23$ ,  $P = 0.001$ ), 这意味着排除环境因子的作用后, 群落中仍存在大尺度的空间格局(图4e, f)。

代表空间因子的20个统计显著的MEMs向量的莫兰统计值均大于0, 即代表正的空间自相关关系, 均划分为大尺度。

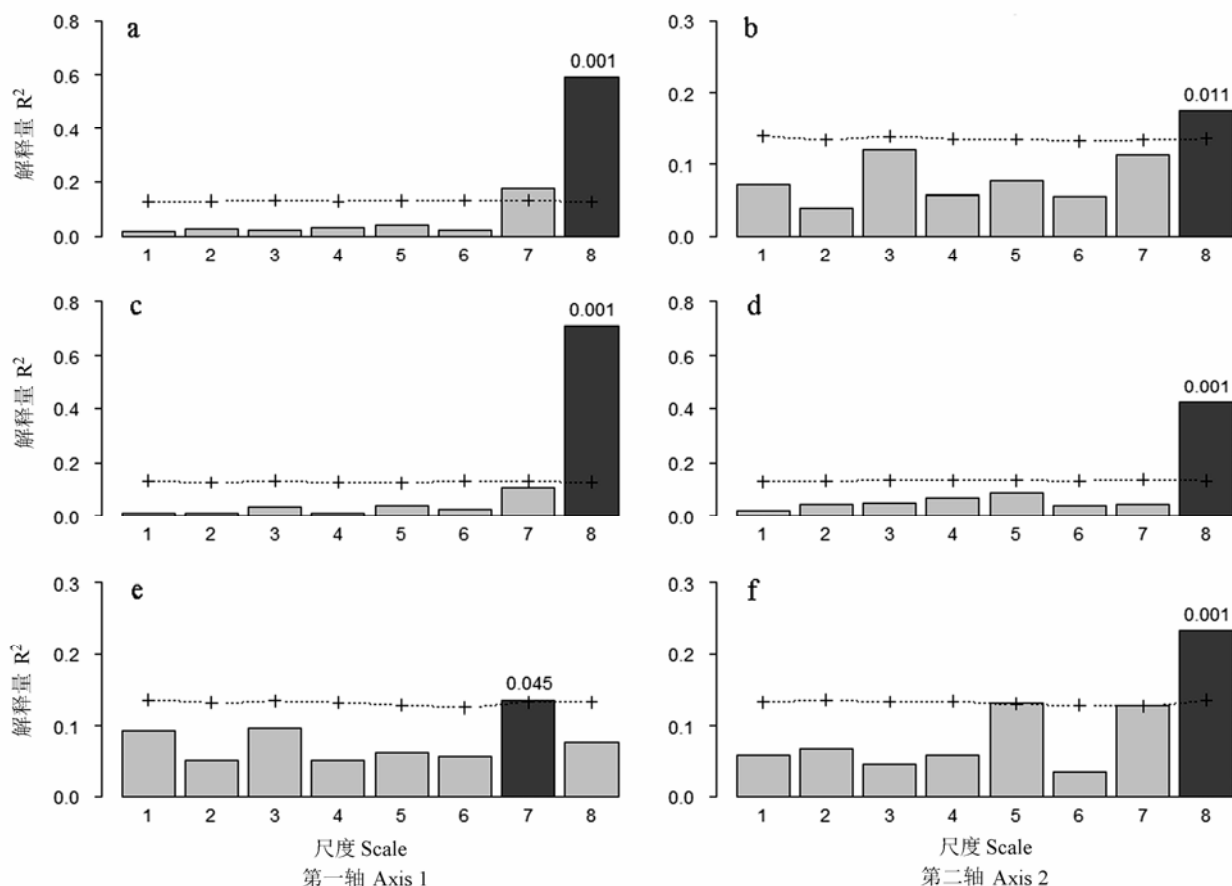


图4 金沙江群落样方的排序分析。a, b: 原始数据的主成分分析; c, d: 以环境变量为预测变量的冗余分析; e, f: 以环境变量为协变量的偏残差分析。柱状图表示每一个空间尺度的解释量 $R^2$ , 深灰色表示 $R^2$ 最大值, 标记 $P$ 值, “+”代表95%的置信区间。  
Fig. 4 Vegetation ordination for the plots in Jinshajiang River. a, b, principal component analysis of original table; c, d, redundancy analysis with E as predictors; e, f, partial residual with E as covariables. The smoothed scalogram indicates the portion of variance  $R^2$  explained by each spatial scale. The dark gray is the highest  $R^2$ .  $P$  values are given. The 95% confidence limit is also represented by the line of “+”.

对环境因子和空间因子进行方差分解, 确定了一个显著的纯大尺度空间部分( $R^2 = 0.225$ ), 一个显著的纯环境部分( $R^2 = 0.055$ ), 一个不显著的环境+空间部分( $R^2 = 0.066$ ), 和不显著的残差部分( $R^2 = 0.654$ )。结果表明大尺度空间因子在群落构建中有重要作用。

### 3 结论与讨论

本文尝试采用自适应仿射传播聚类方法对金沙江干旱河谷的样方数据进行分析, 最终将该流域的植物群落划分为7个植被型(稀树草原、肉质灌木、常绿阔叶灌木、暖性落叶阔叶灌木、常绿硬叶林、落叶阔叶林、暖性针叶林), 以暖性落叶阔叶灌木(55.7%)和稀树草原(30.0%)为最主要的植被类型,

其中鞍叶羊蹄甲灌木(47.3%)、黄茅灌木(12.8%)为最常见的群系。根据干燥指数和年均温, 将7种植被型划分为干热、干暖、干温3种类型, 其中肉质灌木、稀树草原、常绿阔叶灌木属于干热河谷植被类型; 常绿硬叶林、暖性落叶阔叶灌木属于干暖河谷植被类型; 落叶阔叶林、暖性针叶林属于干温河谷植被类型。这与根据地理分区划分的干热、干暖河谷植被(杨勤业和郑度, 1989; 金振洲和欧晓昆, 2000)的特征基本一致, 其中干热河谷植被以旱生的稀树草原为主, 并散生有肉质灌木和常绿阔叶灌木; 干暖河谷植被以暖性落叶阔叶灌木为主, 并散生有常绿硬叶林; 干温河谷植被以暖性针叶林和落叶阔叶林为主。

基于本文的研究结果, 我们认为自适应仿射传

播聚类方法既很好地避免了以群落自身特征(物种组成)为分类基础进行数量分类时,对于群落边界界定的人为性;分类结果又与植被地理分区基本吻合,结果可靠。

自适应仿射传播聚类方法进行植被分类的结果可靠性在其他研究中有证明。如,Cardill和Lambois(2009)使用该方法分析了北美的土地利用和覆盖变化分类,清晰地划分了真实世界的景观;Rueda等(2013)采用该方法分析了世界哺乳动物的分布格局,并与Wallace划分的动物地理区做了比较,得到了非常一致的结果。

自适应仿射传播聚类方法不仅划分结果可靠,且相较于K-means聚类(MacQueen, 1967)、谱聚类(Spectral clustering) (Donath & Hoffman, 1973)等传统的聚类方法有3大优点:(1)适于处理大数据(Cardille & Lambois, 2009),运算速度快(Kelly, 2007),很好地解决了传统聚类算法在处理大数据时的时间复杂度(time complexity)问题;(2)无需预先指定分类数目(Frey & Dueck, 2007),且将所有的数据点都作为潜在的聚类中心(exemplar)(Sun et al, 2009),计算吸引度(responsibility)和归属度(availability)两种相似度信息,扫描偏向参数空间,搜索聚类数目空间(王开军等, 2007),自动生成最优的聚类结果(Jing et al, 2010);(3)具有灵活性,可基于度量(metric)或非度量(non metric)距离进行聚类(Yang et al, 2010)。

本文采用CCA排序的方法,分析了金沙江流域干旱河谷的植被分布与气候、地形因子的关系,结果显示,本区环境梯度上植被型的变化主要受干燥指数和年均温的影响,气候因子是影响金沙江流域干旱河谷植被分布的主要因子,地形因子中仅海拔与植被分布显著相关。这与已有对地中海气候区稀树草原植被与环境因子关系的研究结果基本一致,温度和降水与植被分布显著相关(Spano et al, 1999; Ludwig et al, 2004)。说明了金沙江流域干旱河谷植被与稀树草原植被在环境因子响应上的相似性。

本文采用莫兰特征向量地图方法,分析影响植物群落物种组成的空间和环境因子,结果显示,大尺度空间结构解释群落物种构成空间变异性的0.225(统计显著),反映了地理隔离对群落间物种更替的影响(Hubbell, 2001);纯环境因子解释了0.055(统计显著);“空间+环境”部分解释了0.066,反映了

环境效应的空间异质属性(主要在大尺度上) (Smith & Lundholm, 2010)。未能解释的数据残差部分有65.4%,但这并不能说明金沙江干旱河谷的群落结构不存在强的环境或空间控制。实际上,对于植物群落物种组成较低的环境解释度在植物群落分析中比较常见(Okland, 1999; 沈泽昊和张新时, 2001),这主要受制于研究所采用的样方气候指标空间精度较低,与未能测定的环境因子(包括土壤理化属性、群落所受干扰) (Griffith, 1992; Fortin & Dale, 2005; Wagner & Fortin, 2005; McIntire & Fajardo, 2009; Leibold et al, 2010)、数据样本的随机噪音(Svenning et al, 2004; Slik et al, 2009)、群落和环境的随机过程等因素(terBraak & Smilauer, 2002),或其群落构成与环境因子的空间尺度不匹配等未知的空间因素(Bell et al, 2006)有关。而干燥指数和年均温从大量的数据随机误差中突显出来,也正反映了其对植物群落空间分异的主导作用。

另外,尽管在野外植物群落调查取样时尽量回避受人为活动干扰比较明显的地点,但由于金沙江流域人为活动比较强烈(金振洲, 1999),本地原生植被破坏和外来物种入侵的历史久远(徐成东和陆树刚, 2006),这些因素仍在不同程度上影响气候因子和空间因子对植物群落分异格局的解释力。

**致谢:** 感谢北京大学生态学系沈利峰、王韬、杨健、褚延梅等同学参与野外植物群落调查。感谢赵子恩先生帮助鉴定样方植物标本!

## 参考文献

- Bell G, Lechowicz MJ, Waterway MJ (2006) The comparative evidence relating to functional and neutral interpretations of biological communities. *Ecology*, 87, 1378–1386.
- Bivand R (2008) Spdep: Spatial Dependence: Weighting Schemes. Statistics and Models. R package version 0.4-17.
- Blanchet FG, Legendre P, Borcard D (2008) Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, 89, 2623–2632.
- Borcard D, Gillet F, Legendre P (2011) Numerical Ecology with R. Springer, Berlin.
- Borcard D, Legendre P (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, 153, 51–68.
- Cardille JA, Lambois M (2009) From the redwood forest to the gulf stream waters: human signature nearly ubiquitous in representative US landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8, 130–134.
- Cao YH, Jin ZZ (1993) A research on the vegetation of Nuji-

- ang dry-hot river valley in Lujiangba of Yunnan. *Guihaia*, 15, 132–138. (in Chinese with English abstract) [曹永恒, 金振洲 (1993) 云南潞江坝怒江干热河谷植被研究. *广西植物*, 15, 132–138.]
- Curtis JT, McIntosh RP (1951) An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology*, 476–496.
- Donath WE, Hoffman AJ (1973) Lower bounds for the partitioning of graphs. *IBM Journal of Research & Development*, 17, 420–425.
- Dray S (2009) Packfor: Forward Selection with Permutation (Canoco p. 46). R package version 0.0-7/r58.
- Dray S (2010) Spacemaker: Spatial Modelling. R package version 0.0-5/r101.
- Dray S, Dufour AB (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4), 1–20.
- Dray S, Péliissier R, Couteron P, Fortin MJ, Legendre P, Peres-Neto PR, Bellier E, Bivand R, Blanchet FG, de Cáceres M, Dufour A, Heegard E, Jombart T, Munoz F, Oksanen J, Thioulouse J, Wagner HH (2012) Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs*, 82, 257–275.
- Ernest SKM, Brown JH, Thibault KM, White EP, Goheen JR (2008) Zero sum, the niche, and metacommunities: long-term dynamics of community assembly. *The American Naturalist*, 172, 257–269.
- Fang JY, Song YC, Liu HY, Piao SL (2002) Vegetation–climate relationship and its application in the division of vegetation zone in China. *Acta Botanica Sinica*, 44, 1105–1122. (in Chinese with English abstract) [方精云, 宋永昌, 刘鸿雁, 朴世龙 (2002) 植被气候关系与我国的植被分区. *植物学报*, 44, 1105–1122.]
- Fortin MJ, Dale MRT (2005) *Spatial Analysis: A Guide for Ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fraser SEM, Dytham C, Mayhew PJ, Mouillot D, Anderson BJ (2008) Community structure in ichneumonid parasitoids at different spatial scales. *Oecologia*, 157, 521–530.
- Frey BJ, Dueck D (2007) Clustering by passing messages between data points. *Science*, 315, 972–976.
- Frey BJ, Dueck D (2008) Response to comment on “Clustering by passing messages between data points”. *Science*, 319, 726.
- Gabriel KR, Sokal RR (1969) A new statistical approach to geographic variation analysis. *Systematic Zoology*, 18, 259–270.
- Griffith DA (1992) What is spatial autocorrelation? Reflection on the past 25 years of spatial statistics. *Espace Géographique*, 3, 265–280.
- Hawkins BA, Field R, Cornell HV, Currie DJ, Guegan JF, Kaufman DM, Kerr JT, Mittelbach GG, Oberdorff T, O’Brien EM, Porter EE, Turner JRG (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84, 3105–3117.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Jin ZZ (1998) Study on the floristic elements of seed plants in the dry-warm valleys of Yunnan and Sichuan. *Guihaia*, 18, 313–321. (in Chinese with English abstract) [金振洲 (1998) 滇川干热河谷种子植物区系成分研究. *广西植物*, 18, 313–321.]
- Jin ZZ (1999) Study on the floristic elements of seed plants in the dry-hot valleys of Yunnan and Sichuan. *Guihaia*, 19, 1–14. (in Chinese with English abstract) [金振洲 (1999) 滇川干热河谷种子植物区系成分研究. *广西植物*, 19, 1–14.]
- Jin ZZ (2002) Floristic Features of Dry-hot and Dry-warm Valleys, Yunnan and Sichuan. Yunnan Science & Technology Press, Kunming. (in Chinese) [金振洲 (2002) 滇川干热河谷与干热河谷植物区系特征. 云南科技出版社, 昆明.]
- Jin ZZ, Ou XK (2000) Yuanjiang, Nujiang, Jinshajiang, Lancangjiang Vegetation of Dry-Hot Valley. Yunnan University Press, Yunnan Science & Technology Press, Kunming. (in Chinese) [金振洲, 欧晓昆 (2000) 元江、怒江、金沙江、澜沧江干热河谷植被. 云南大学出版社, 云南科技出版社, 昆明.]
- Jing Y, Covell M, Rowley HA (2010) Comparison of clustering approaches for summarizing large populations of images. In: *IEEE International Conference on Multimedia & Expo* (eds Chau LP, Yan SC), pp. 1523–1527. Singapore.
- Karst J, Gilbert B, Lechowicz MJ (2005) Fern community assembly: the roles of chance and the environment at local and intermediate scales. *Ecology*, 86, 2473–2486.
- Kelly K (2007) Affinity program slashes computing times. <http://www.news.utoronto.ca/bin6/070215-2952>. (accessed 2007-02-15)
- Knörr UC, Kovar-Eder J, Mazouch P, Roth-Nebelsick A (2012) Fruit dispersal ecology of woody taxa in temperate to tropical forests of China and Japan. *Palaios*, 27, 523–540.
- Legendre P (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm. *Ecology*, 74, 1659–1673.
- Legendre P, Gallagher E (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129, 271–280.
- Legendre P, Legendre LFJ (2012) *Numerical Ecology*. Elsevier, North Holland.
- Legendre P, Mi XC, Ren HB, Ma KP, Yu MJ, Sun IF, He FL (2009) Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, 90, 663–674.
- Leibold MA, Economo EP, Peres-Neto P (2010) Metacommunity phylogenetics: separating the roles of environmental filters and historical biogeography. *Ecology Letters*, 13, 1290–1299.
- Liu FY, Zhu H (2005) Numerical classification and diversity analysis for the vegetation in the dry-hot valley of Yuanjiang, Yunnan Province. *Guihaia*, 25, 22–25. (in Chinese with English abstract) [刘方炎, 朱华 (2005) 元江干热河谷植

- 被数量分类及其多样性分析. 广西植物, 25, 22–25.]
- Liu XJ, Swenson NG, Zhang JL, Ma KP (2012) The environment and space, not phylogeny, determine trait dispersion in a subtropical forest. *Functional Ecology*, 27, 264–272.
- Liu Y, Li P, Xu Y, Shi SL, Ying LX, Zhang WJ, Peng PH, Shen ZH (2016) Quantitative classification and ordination for plant communities in dry valleys of Southwest China. *Biodiversity Science*, 24, 378–388. (in Chinese with English abstract) [刘晔, 李鹏, 许玥, 石松林, 应凌霄, 张婉君, 彭培好, 沈泽昊 (2016) 中国西南干旱河谷植物群落的数量分类和排序分析. 生物多样性, 24, 378–388.]
- Ludwig F, deKroon H, Berendse F, Prins HHT (2004) The influence of savanna trees on nutrient, water and light availability and the understorey vegetation. *Plant Ecology*, 170, 93–105.
- Luo H, Wang KQ (2006) Soil seed bank of vegetation restoration region in mountainous area of Yuanmou dry-hot valley. *Science of Soil and Water Conservation*, 4, 87–91. (in Chinese with English abstract) [罗辉, 王克勤 (2006) 元谋干热河谷山地植被修复区土壤种子库研究. 中国水土保持科学, 4, 87–91.]
- Mabry C, Ackerly D, Gerhardt F (2000) Landscape and species level distribution of morphological and life history traits in a temperate woodland flora. *Journal of Vegetation Science*, 11, 213–224.
- MacQueen J (1967) Some methods for classification and analysis of multivariate observations. *Proceedings of the Fifth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability*, 1, 281–297.
- Mahecha MD, Schmidtlein S (2008) Revealing biogeographical patterns by nonlinear ordinations and derived anisotropic spatial filters. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 284–296.
- Mardia KV, Jupp PE (2009) *Directional Statistics*. John Wiley & Sons, New York.
- McIntire EJB, Fajardo A (2009) Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology*, 90, 46–56.
- Munoz F (2009) Distance-based eigenvector maps (DBEM) to analyse metapopulation structure with irregular sampling. *Ecological Modelling*, 220, 2683–2689.
- Natural Divisions Working Committee of Chinese Academy of Sciences (1959) *Comprehensive Physical Regionalization of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国科学院自然区划工作委员会 (1959) 中国综合自然区划. 科学出版社, 北京.]
- Okland RH (1999) On the variation explained by ordination and constrained ordination axes. *Journal of Vegetation Science*, 10, 131–136.
- Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O'Hara B, Stevens MHH, Oksanen MJ, Suggests MASS (2007) *The Vegan Package*. *Community Ecology Package*, 10, 631–637.
- Ollier S, Couteron P, Chessel D (2006) Orthonormal transform to decompose the variance of a life-history trait across a phylogenetic tree. *Biometrics*, 62, 471–477.
- Ou XK, Jin ZZ (1996) A preliminary study on the flora and ecological diversity in Jinsha River dry-hot valley. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 14, 318–322. (in Chinese with English abstract) [欧晓昆, 金振洲 (1996) 金沙江干热河谷植物区系和生态多样性的初步研究. 武汉植物学研究, 14, 318–322.]
- Pyrón RA, Burbrink FT (2009) Can the tropical conservatism hypothesis explain temperate species richness patterns? An inverse latitudinal biodiversity gradient in the New World snake tribe Lamprodelphini. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 406–415.
- Rueda M, Rodríguez MÁ, Hawkins BA (2013) Identifying global zoogeographical regions: lessons from Wallace. *Journal of Biogeography*, 40, 2215–2225.
- Shen ZH, Zhang XS (2001) The spatial pattern and topographic interpretation of the forest vegetation at Dalaoling region in the Three Gorges. *Acta Botanica Sinica*, 42, 1089–1095. (in Chinese with English abstract) [沈泽昊, 张新时 (2001) 三峡大老岭地区森林植被的空间格局分析及其地形解释. 植物学报, 42, 1089–1095.]
- Shipley B (2014) Measuring and interpreting trait-based selection versus meta-community effects during local community assembly. *Journal of Vegetation Science*, 25, 55–65.
- Slik JWF, Raes N, Aiba SI, Brearley FQ, Cannon CH, Meijaard E, Nagamasu H, Nilus R, Paoli G, Poulsen AD, Sheil D, Suzuki E, van Valkenburg JLCH, Webb CO, Wilkie P, Wulffraat S (2009) Environmental correlates for tropical tree diversity and distribution patterns in Borneo. *Diversity and Distributions*, 19, 523–532.
- Smith TW, Lundholm JT (2010) Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral process. *Ecography*, 33, 648–655.
- Song YC (2001) *Vegetation Ecology*. East China Normal University Press, Shanghai. (in Chinese) [宋永昌 (2001) 植被生态学. 华东师范大学出版社, 上海.]
- Spano D, Cesaraccio C, Duce P, Snyder RL (1999) Phenological stages of natural species and their use as climate indicators. *International Journal of Biometeorology*, 42, 124–133.
- Sun CY, Wang CH, Song S, Wang YF (2009) A local approach of adaptive affinity propagation clustering for large scale data. In: *International Joint Conference on Neural Networks* (ed. Kozma R), pp. 2998–3002. Atlanta, USA.
- Svenning JC, Kinner DA, Stallard RF, Engelbrecht B, Wright AJ (2004) Ecological determinism in plant community structure across a tropical forest landscape. *Ecology*, 85, 2526–2538.
- terBraak CJF (1986) Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67, 1167–1179.
- terBraak CJF, Smilauer P (2002) *Canoco Reference Manual and Canodraw for Windows User's Guide: Software for*

- Canonical Community Ordination (version 4.5). Micro-computer Power, New York.
- Wagner HH, Fortin MJ (2005) Spatial analysis of landscapes: concepts and statistics. *Ecology*, 86, 1975–1987.
- Wang KJ, Zhang JY, Li D, Zhang XN, Guo T (2007) Adaptive affinity propagation clustering. *Acta Automatica Sinica*, 33, 1242–1246. (in Chinese with English abstract) [王开军, 张军英, 李丹, 张新娜, 郭涛 (2007) 自适应仿射传播聚类. *自动化学报*, 33, 1242–1246.]
- Xu CD, Lu SG (2006) The invasive plants in Yunnan. *Guihaia*, 26, 227–234. (in Chinese with English abstract) [徐成东, 陆树刚 (2006) 云南的外来入侵物种. *广西植物*, 26, 227–234.]
- Yang J, Wang Y, Sowmya A, Zhang B, Xu J, Li Z (2010) Affinity propagation feature clustering with application to vehicle detection and tracking in road traffic surveillance. In: *IEEE International Conference on Advanced Video and Signal Based Surveillance* (ed. Sengupta K), pp. 414–419. Boston, USA.
- Yang QY, Zheng D (1989) An outline of physic-geographic regionalization of the Hengduan Mountainous Region. *Mountain Research*, 7, 56–64. (in Chinese with English abstract) [杨勤业, 郑度 (1989) 横断山区综合自然区划纲要. *山地研究*, 7, 56–64.]
- Zhang JL, Bi YF (2009) The soil seed bank's temporal and spatial characteristics in the enclosed process of the mountain-grassland. *Ecology and Environmental Sciences*, 18, 1427–1432. (in Chinese with English abstract) [张建利, 毕玉芬 (2009) 金沙江干热河谷山地草地封育过程中土壤种子库时空特征. *生态环境学报*, 18, 1427–1432.]
- Zhang JL, Liu XK, Shen R, Shi W, Zhang ZM, Zhou R, Ou XK (2010) The species quantitative and diversity characteristic of grassland community in hot-dry valley of Jinsha River. *Ecology and Environmental Sciences*, 19, 1519–1524. (in Chinese with English abstract) [张建利, 柳小康, 沈蕊, 施雯, 张志明, 周睿, 欧晓昆 (2010) 金沙江流域干热河谷草地群落物种数量及多样性特征. *生态环境学报*, 19, 1519–1524.]
- Zhang JT (2004) *Quantitative Ecology*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张金屯 (2004) 数量生态学. 科学出版社, 北京.]
- Zhang JY, Xu Y, Su CJ, Liu XL (2005) Research progress on vegetation restoration in the dry-hot valleys of the Jinsha River. *Research of Soil and Water Conservation*, 12(6), 101–104. (in Chinese with English abstract) [张金盈, 徐云, 苏春江, 刘兴亮 (2005) 金沙江干热河谷植被恢复研究进展. *水土保持研究*, 12(6), 101–104.]
- Zhang RZ (1992) *The Dry Valleys of the Hengduan Mountains Region*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张荣祖 (1992) 横断山区干旱河谷. 科学出版社, 北京.]
- Zhang X, Gao J, Lu P, Yan Y (2008) A novel speaker clustering algorithm via supervised affinity propagation. In: *IEEE International Conference on Acoustics, Speech and Signal Processing* (eds Adali T, Rao B), pp. 4369–4372. Las Vegas, USA.
- Zhu H (1990) A study on the thorny succulent shrubs in dry-hot valley of Yuanjiang County. *Acta Botanica Yunnanica*, 12, 301–310. (in Chinese with English abstract) [朱华 (1990) 元江干热河谷肉质多刺灌丛的研究. *云南植物研究*, 12, 301–310.]

(责任编辑: 王国宏 责任编辑: 闫文杰)