

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202311051

## 元江干热河谷海拔梯度植物群落组成及多样性格局

李振学<sup>1</sup>, 刀志刚<sup>1</sup>, 赵高卷<sup>2,3\*</sup>, 陈超<sup>4</sup>, 张树斌<sup>2,3</sup>, 张春早<sup>1</sup>, 李寿琪<sup>1</sup>,  
温韩东<sup>4</sup>, 李天良<sup>4</sup>, 陈亚军<sup>2,3,4</sup>

(1. 云南元江国家级自然保护区管护局, 云南 玉溪, 653300; 2. 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态重点实验室, 云南 勐腊, 666303; 3. T-STAR 核心团队, 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 勐腊, 666303; 4. 中国科学院西双版纳热带植物园元江干热河谷生态系统研究站, 云南 玉溪, 653300)

**摘要:** 尽管中国西南干热河谷塑造了植被外貌与非洲稀树草原相似的景观, 但与其不同的是, 该区域河谷的深切以及山脉对气流的阻挡形成的垂直地貌和气候类型, 更容易引起土地退化、物种流失和植物群落异质性。然而, 先前研究较少关注该区域植物群落物种组成及多样性的垂直分布格局及主要调控因子。该研究以元江干热河谷国家自然保护区为对象, 通过调查 450 m (低海拔 low elevation, LE)、850 m (中海拔 middle elevation, ME)、1 250 m (中高海拔 middle-high elevation, M-HE) 和 1 650 m (高海拔 high elevation, HE) 的土壤性质、气象因子和物种组成, 计算物种重要值、 $\alpha$ -多样性和 $\beta$ -多样性, 探索其随海拔梯度的变化规律。结果表明: (1) 低海拔土壤有机碳和硝态氮显著大于其他海拔。(2) 不同海拔物种组成和物种重要值差异显著, 高海拔的物种多样性高, 而低海拔的物种多度高。(3)  $\alpha$ -多样性中, Shannon-Wiener 多样性指数和 Pielou 均匀度指数随海拔升高而增加, 而乔木物种的 Simpson 优势度指数在低海拔达到最大;  $\beta$ -多样性中, 处于相邻海拔群落的 Jaccard 和 Sorenson 相似性指数随着海拔升高呈上升趋势, 而非相邻海拔梯度群落的 Jaccard 和 Sorenson 相似性指数较相邻海拔梯度又呈下降趋势。(4) CCA 表明土壤含水量、温度、土壤有机质、铵态氮和硝态氮是影响海拔梯度物种组成差异的主要因子。该研究证实了干热河谷植物群落的多样性、相似性和稳定性随海拔升高而增加, 未来区域植物群落恢复及其对干旱的响应和适应研究需考虑群落在空间上异质性, 并针对性地制定不同的保护和恢复措施。

**关键词:** 萨王纳植被, 干热河谷,  $\alpha$ -多样性,  $\beta$ -多样性, 海拔梯度, 植被恢复

## Composition and diversity pattern of plant community with elevational gradient in Yuanjiang dry-hot valley

LI Zhenxue<sup>1</sup>, DAO Zhigang<sup>1</sup>, ZHAO Gaojuan<sup>2,3\*</sup>, CHEN Chao<sup>4</sup>, ZHANG Shubin<sup>2,3</sup>,  
ZHANG Chunzao<sup>1</sup>, LI Shouqi<sup>1</sup>, WEN Handong<sup>4</sup>, LI Tianliang<sup>4</sup>, CHEN Yajun<sup>2,3,4</sup>

(1. *Yunnan Yuanjiang National Nature Reserve Management and Conservation Bureau, Yuxi, Yunnan 653300, China*; 2. *Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China*; 3. *T-STAR Core Team, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China*; 4. *Yuanjiang Savanna Ecosystem Research Station, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Yuxi, Yunnan 653300, China*)

**Abstract:** Although dry-hot valleys in southwest China have shaped a landscape with a vegetation appearance similar to that of African savannas, they are different from the African savannas

**基金项目:** 云南省基础研究-面上项目 (202401AT070223); 国家自然科学基金项目 (32071735, 32371576, 41861144016, 31570406); 中国科学院西双版纳热带植物园“十四五”规划 (E3ZKFF1K, E3ZKFF2B); 云南省振兴人才支持计划 (YNWR-QNBJ-2019177)。

**第一作者:** 李振学(1969—), 工程师, 主要从事生物多样性保护和监测, (E-mail) 2149865406@qq.com。

**\*通信作者:** 赵高卷, 博士, 主要从事干热河谷树种适应性及生态恢复研究, (E-mail) zhaogaojuan@xtbg.ac.cn。

because of the vertical geomorphology and climate type formed by the depth of river valley and the blocking of air flow by mountains in this region, which are more prone to land degradation, species loss and plant community heterogeneity. However, previous studies have paid little attention to the vertical distribution pattern and main regulatory factors of plant community species composition and diversity. In this study, the soil nutrients, meteorological factors and species composition of 450 m (low elevation, LE), 850 m (middle elevation, ME), 1 250 m (middle-high elevation, M-HE) and 1 650 m (high elevation, HE) were investigated in the Yuanjiang Dry-Hot Valley National Nature Reserve, and the species important values,  $\alpha$ -diversity and  $\beta$ -diversity were calculated to explore their changes with the elevation gradients. Results showed that (1) soil organic matter (SOM) and nitrous nitrogen ( $\text{NO}_3^-$ -N) at LE were significantly higher than those at other elevations. (2) The species composition and species importance value of different elevations were significantly different. (3) The species diversity of HE was high, while the species abundance of LE was high. In  $\alpha$ -diversity, Shannon-Wiener diversity index and Pielou evenness index increased with elevation, while Simpson dominance index of tree species reached its maximum at LE. The  $\beta$ -diversity showed that the similarity of communities in adjacent elevations increased with the elevations, but the similarity of communities in non-adjacent elevations decreased with the elevations to compare with adjacent elevations. (4) CCA showed that SWC, SOM,  $\text{NO}_3^-$ -N and  $\text{NH}_4^+$ -N were the main factors affecting species differences at different elevations. It is concluded that the diversity, similarity and stability of plant communities in the hot-dry valley increased with the increasing of elevation, and the future research on the restoration of plant communities and their response and adaptation to drought should consider the spatial heterogeneity of the community, and different protection and restoration measures also should be formulated accordingly in this region.

**Key words:** savanna vegetation, dry-hot valley,  $\alpha$ -diversity,  $\beta$ -diversity, elevational gradient, vegetation restoration

植物群落由不同生活史的物种组成，占据不同的生态位，随立地条件和环境因子的变化而表现出显著的异质性 (Nettesheim et al., 2018; Bagaria et al., 2019)。研究表明随着时间和空间的推移，经历正向演替的植物群落通常会变得物种更丰富、结构更复杂 (Hou & Fu, 2014)。当植物之间以及植物与其环境之间的相互作用保持平衡并适应周围环境时，植物群落就处于自然稳定阶段 (Wang et al., 2021; Macheroum et al., 2021; Schwartz et al., 2022)。Clements 提出的群落演替顶极理论认为，在相对稳定的环境条件下，植物必须从先锋群落阶段过渡到相对稳定的群落阶段 (Yildis et al., 2022)。植物群落物种丰富度理论认为物种丰富度随着演替而增加，并在演替后期达到最大值 (Baniya et al., 2009)。相反，中期物种丰富度理论则认为物种丰富度随演替过程呈先增加后下降的单峰模式 (Isermann, 2011; Alvarez-Molina et al., 2012)。然而，直接对比群落随时间变化需要较长的时间，通过空间替代时间的方法，可以更好对比同一地区相邻演替阶段的群落，或者不同海拔梯度的群落变化。

尽管中国西南干热河谷塑造了群落外貌与非洲热带稀树草原相似的景观，但与其不同的是，由于河谷的深切和山脉对气流的阻挡所形成的特殊地貌和气候类型，更容易引起干热河谷区土地的退化、物种的流失和群落的异质性 (欧晓昆和金振洲, 2000; 朱华和杜凡, 2022)。海拔梯度是影响山地生态系统植物群落光、热、水、气的主要因子之一，研究发现海拔的变化改变了微气候，进一步影响了植物群落的组成结构、演替和生态功能 (黄建辉, 1994; 黄建辉等, 2001)。先前研究主要集中在干热河谷不同海拔梯度土壤理化性质 (何其华等, 2004;

Li et al., 2021)、土壤酶活性(李鹏等, 2011)、土壤微生物、土壤碳氮磷化学计量(阮长明等, 2023)、反硝化细菌以及树种适应性等方面(崔永忠等, 2006; 赵友清等, 2016; 雷善钰等, 2022)。然而, 该区域植物群落物种组成、多样性特征随海拔变化规律以及其主要调控因子的探索研究相对较少, 限制了我们对该区域植物群落垂直分布格局、保护措施和生态恢复的认识。

因此, 该研究以元江干热河谷国家自然保护区为对象, 分别调查了海拔约为 450 m(低海拔 low elevation, LE)、850 m(中海拔 middle elevation, ME)、1 250 m(中高海拔 middle-high elevation, M-HE)和 1 650 m(高海拔 high elevation, HE)的物种多样性和多度, 分析物种组成和多样性特征, 探索植物群落随海拔梯度的演变规律。我们假设(1)随着海拔升高, 温度下降, 降水增加, 可能导致植物群落多样性增加;(2)随着海拔增加, 环境条件和植物群落相对稳定, 可能导致相邻海拔群落的相似性和稳定性增加。研究旨在探索干热河谷植物群落的垂直分布格局及主要调控因子, 为该区域的生物多样性保护、树种适应性及植被恢复提供理论基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地概况

研究地位于云南省元江县干热河谷国家自然保护区(101°21'24"E—102°21'12"E, 23°19'12"N—23°46'12"N)(图1)。保护区1989年建成省级保护区, 2012年建成国家级保护区, 该区域保存有最典型的河谷型萨王纳植被和较完整的山地常绿阔叶林。发现国家重点保护植物红花木莲(*Manglietia insignis*)、野生喜树(*Camptotheca acuminata*)、火焰兰(*Renanthera coccinea*)等, 珍稀动物蜂猴、穿山甲和绿孔雀。此外, 该区域也是横断山脉区重要的生态屏障, 对保护区外的物种保护和植被恢复具有重要的指导意义和参考价值(马焕成等, 2020)。

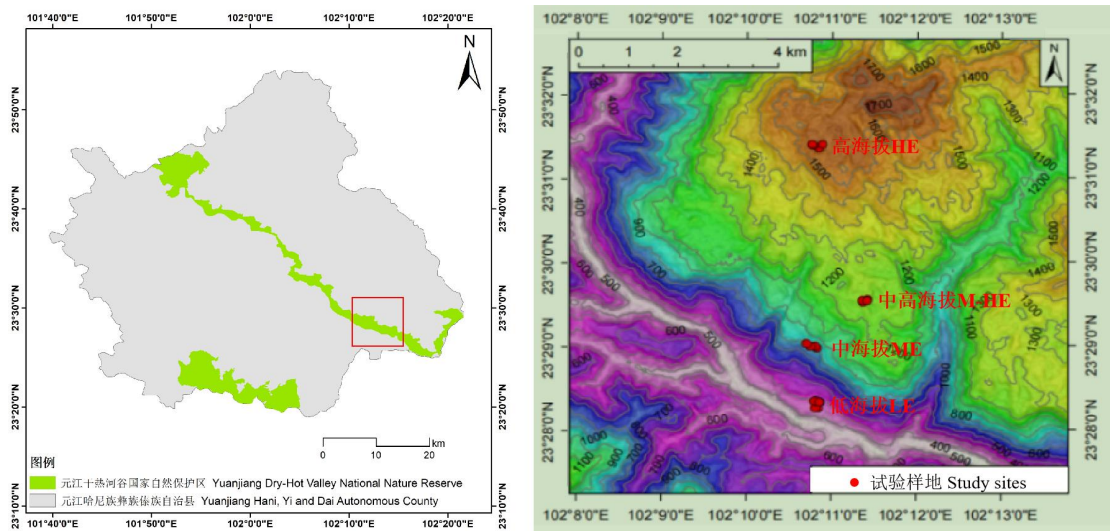


图 1. 元江干热河谷自然保护区和不同海拔样地位置图

Fig. 1. Location map of natural reserve and research sites at different elevations in Yuanjiang dry-hot valley

## 1.2 不同海拔样地的构建以及土壤气象数据的收集

在保护区内，按照海拔梯度在低海拔（415.8~460.9 m）（low elevation, LE）、中海拔（868.2~877.1 m）（middle elevation, ME）、中高海拔（1 223.7~1 238.1 m）（middle-high elevation, M-HE）和高海拔（1 627.5~1 644.1 m）（high elevation, HE）设置 4 个海拔梯度样地。2021 年 12 月，在每个海拔梯度选取人为干扰少的区域，随机设置 4 块 20 m×20 m 的样方。记录样方的基本信息，同时对样方内的地径大于 1 cm 所有木本植物（乔木+灌木）进行标记、挂牌和测量，记录物种名、物种数量、高度、地径和冠幅等指标，于 2022 年 12 月完成标准样地的建成。其中，胸径采用游标卡尺测量，树高和冠幅（南北冠幅和东西冠幅的平均值）用测高尺测量。此外，记录样地的经纬度、海拔及气象数据（表 1），其中部分气象数据由中国科学院西双版纳热带植物园元江干热河谷生态系统研究站提供，部分数据由当地林业局提供，部分气象数据参考（Tewodros, 2021；王正洪, 2021）。

表 1 干热河谷不同海拔样地的地理坐标和气象因子

Table 1 Geographical coordinates and meteorology factors of different sites in dry-hot valley

样地 Sites	纬度 Latitude (N)	经度 Longitude (E)	平均海拔 Average elevation (m)	气温 T (°C)	降雨量 Rainfall (mm)	土壤含水量 Soil water content (%)
低海拔 LE	23°28'12— 23°28'18	102°10'47— 102°10'51	444.8	23.7	780	7.22±1.6b
中海拔 ME	23°28'55— 23°28'58	102°10'41— 102°10'49	877.9	21.9	840	17.87±2.29a
中高海拔 M-HE	23°29'28— 23°29'31	102°11'19— 102°11'24	1 231.6	20.2	914	19.01±1.40a
高海拔 HE	23°31'18— 23°31'21	102°10'41— 102°10'49	1 637.4	18.1	1 160	21.84±2.2a

注：LE、ME、M-HE 和 HE 分别表示低海拔、中海拔、中高海拔和高海拔，相同列不同小写字母代表不同海拔之间差异显著。下同。

Note: LE, ME, M-HE and HE represent respectively low elevation, middle elevation, middle-high elevation and high elevation, and different lowercase letters at the same column represent significant differences between different elevations. The same below.

此外，我们还采集了每个海拔样地的表层土壤进行土壤营养物质的检测，采集每个样方 4 角和中间土壤混合作为一个样本，每个海拔 4 个样本。检测指标包括：全氮（total nitrogen, TN）、全磷（total phosphorus, TP）、土壤有机碳（soil organic carbon, SOC）、pH、土壤含水量（soil water content, SWC）、铵态氮（ammonium nitrogen, NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N）和硝态氮（nitrate nitrogen, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N），每个指标设 4 个重复。

## 1.3 植物群落特征

将不同海拔样地的植物群落调查数据进行统计和分析，分别统计木本物种（木本=乔木+灌木）、乔木物种和灌木物种的丰富度和密度。此外，为了评估物种的重要性和优势度，我们还计算了物种的重要值，计算公式如下：

$$\text{重要值(乔木)} = (\text{相对密度} + \text{相对频度} + \text{相对显著度})/3 \quad (1)$$

$$\text{重要值(灌木)} = (\text{相对密度} + \text{相对频度} + \text{相对盖度})/3 \quad (2)$$

式中：相对密度=（某种植物的密度/全部植物种的总密度）×100%；相对频度=（某种植物的频度/全部植物种的总频度）×100%；相对显著度=（某种植物的胸高断面面积和/样方中全部植物个体胸高断面面积之和）×100%；相对盖度=（某种植物盖度/所有植物种的盖度之

和) ×100 %。

#### 1.4 α-多样性和β-多样性

该研究选取的α-多样性指标为 Margalef 多度指数(R)、Shannon-Wiener 多样性指数(H')、Simpson 优势度指数(D)和 Pielou 均匀度指数(E) (Yahyapour et al., 2022), 计算公式如下:

$$\text{Margalef 丰富度指数(R): } R = \frac{S-1}{\ln N} \quad (3)$$

$$\text{Shannon - Wiener 多样性指数(H'): } H' = - \sum_{i=1}^S (P_i \ln P_i) \quad (4)$$

$$\text{Simpson 优势度指数(D): } D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2 \quad (5)$$

$$\text{Pielou 均匀度指数(E): } E = \frac{H'}{\ln S} \quad (6)$$

式中:  $S$  为样方中存在的物种数;  $N$  为所有物种的个体数之和;  $P_i$  为物种的相对丰度,  $P_i = N_i/N$ ;  $N_i$  为特定物种的个体数。

该研究选取的β-多样性指数为相似性系数 Jaccard 指数 ( $C_j$ ) 和 Sorenson 指数 ( $CS$ ); 差异性指数 Whittaker 指数 ( $\beta_w$ ) 和 Cody 指数 ( $\beta_c$ ) (Lu et al., 2018), 表达式如下:

$$\text{Jaccard 指数 (Cj): } C_j = \frac{j}{(a+b-j)} \quad (7)$$

$$\text{Sorenson 指数(CS): } CS = \frac{2j}{(a+b)} \quad (8)$$

$$\text{Whittaker 指数(βw): } \beta_w = \frac{S}{Ma} - 1 \quad (9)$$

$$\text{Cody 指数(βc): } \beta_c = \frac{[g(H) + I(H)]}{2} \quad (10)$$

式中:  $S$  为研究系统中记录到的物种总数;  $Ma$  为每个样方的平均物种数;  $g(H)$  为海拔梯度  $H$  获得的物种数;  $I(H)$  为海拔梯度  $H$  消失的物种数;  $j$  为两个海拔共有的物种数;  $a$  和  $b$  分别为  $a$  海拔和  $b$  海拔的物种数。

#### 1.5 数据分析

采用 SPSS 25.0 和 R 进行数据处理和分析, 不同海拔营养物质、气象因子、生活型的物种密度和α-多样性指数等通过单因素方差分析 (ANOVA) 并采用 LSD-t 法进行多重比较。Tukey 检验在  $P < 0.05$  水平上差异显著。所有图形均采用 SigmaPlot12.5 软件绘制。

## 2 结果与分析

### 2.1 土壤营养和气候因子

不同海拔之间的全氮和全磷均没有显著差异, 而低海拔的土壤有机碳和硝态氮显著大于其他海拔, 中海拔的 pH 显著大于低海拔, 随海拔升高铵态氮呈上升趋势, 高海拔显著高于低海拔 (表 2)。此外, 随海拔的升高, 降雨量和土壤含水率呈显著上升趋势, 而温度呈下降趋势 (表 1)。

表 2 元江干热河谷不同海拔样地的土壤营养特征

Table 2 Soil nutrients characteristics of different elevations plots in Yuanjinag dry-hot valley

样地 Sites	全磷 TP (g·kg <sup>-1</sup> )	全氮 TN (g·kg <sup>-1</sup> )	有机碳 SOC (g·kg <sup>-1</sup> )	pH	铵态氮 NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N (g·kg <sup>-1</sup> )	硝态氮 NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N (g·kg <sup>-1</sup> )
低海拔 LE	0.10±0.03a	0.80±0.01a	82.36±18.18a	6.71±0.16b	4.48±0.83b	0.20±0.02a

中海拔 ME	0.10±0.02a	0.87±0.12a	32.84±3.08b	7.29±0.45a	10.94±2.24ab	0.04±0.03b
中高海拔 M-HE	0.06±0.02a	0.69±0.09a	29.01±3.57b	6.97±0.03ab	9.78±3.53ab	0.03±0.02b
高海拔 HE	0.07±0.01a	0.93±0.31a	40.56±6.39b	7.02±0.02ab	14.26±8.26a	0.02±0.01b

## 2.2 群落物种组成及特征

从物种数来看，总木本物种数和乔木物种数均体现为高海拔显著大于其他海拔，不同海拔的灌木物种数没有显著差异。然而，从物种密度来看，低海拔木本和乔木物种密度分别达到 3 237.5 和 1 837.5 株/公顷，显著高于中海拔。不同海拔的灌木物种密度也没有显著性差异（图 2）。

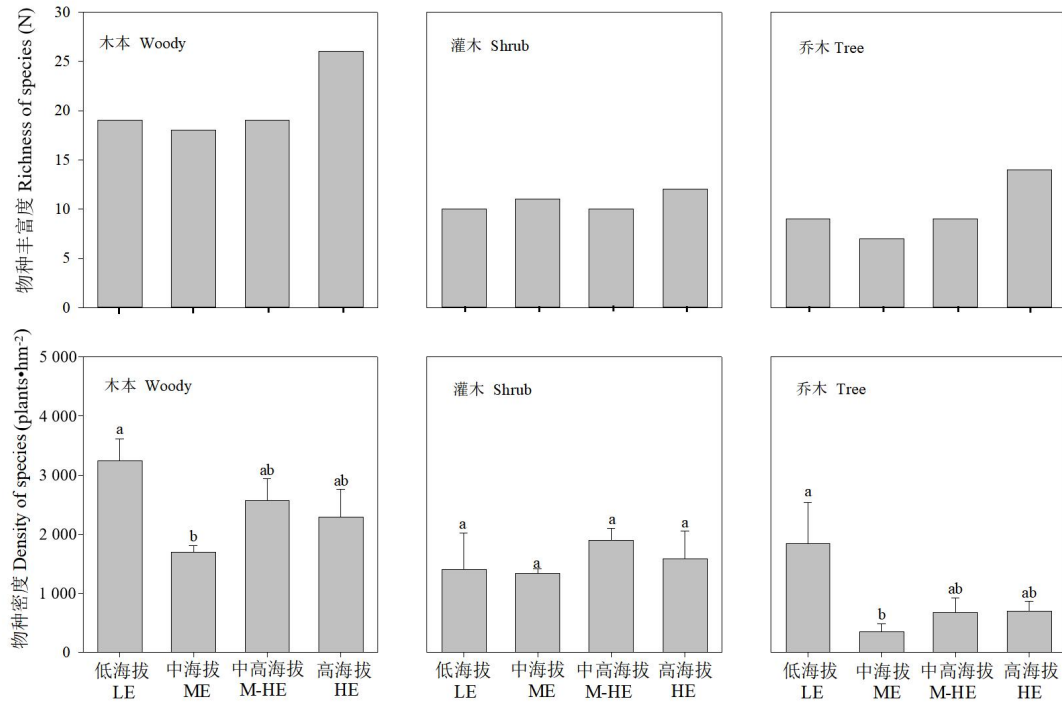


图 2. 不同海拔木本、乔木和灌木物种的丰富度和密度（不同小写字母代表不同海拔之间差异显著）

Fig. 2. The richness and density of woody, tree and shrub species at different elevations (Different lowercase letters represent significant differences between different elevations)

从物种重要值来看，不同海拔物种的重要值差异显著。低海拔优势灌木为白皮乌口树 (*Tarenna depauperata*)、疏序黄荆 (*Vitex negundo*) 和九里香 (*Murraya exotica*)，优势乔木为厚皮树 (*Lannea coromandelica*)、老人皮 (*Polyalthia cerasoides*) 和心叶木 (*Haldina cordifolia*)；中海拔优势灌木为余甘子 (*Phyllanthus emblica*)、鞍叶羊蹄甲 (*Bauhinia brachycarpa*) 和元江杭子梢 (*Campylotropis latifolia*)，优势乔木为清香木 (*Pistacia weinmanniifolia*)、老人皮 (*Polyalthia cerasoides*) 和三叶漆 (*Searsia paniculata*)；中高海拔优势灌木为元江杭子梢 (*Campylotropis latifolia*)、华西小石积 (*Osteomeles schwerinae*)、沙针 (*Osyris lanceolata*) 和余甘子 (*Phyllanthus emblica*)，优势乔木为铁橡栎 (*Quercus cocciferoides*)、清香木 (*Pistacia weinmanniifolia*) 和栓皮栎 (*Quercus variabilis*)；高海拔优势灌木为华西小石积 (*Osteomeles schwerinae*)、沙针 (*Osyris lanceolata*) 和假虎刺 (*Carissa spinarum*)，优势乔木为锥连栎 (*Quercus franchetii*)、栓皮栎 (*Quercus variabilis*)、薄叶鼠李 (*Rhamnus leptophylla*) 和清香木 (*Pistacia weinmanniifolia*)（表 3）。

表3 不同海拔样地木本物种(乔木+灌木)的重要值

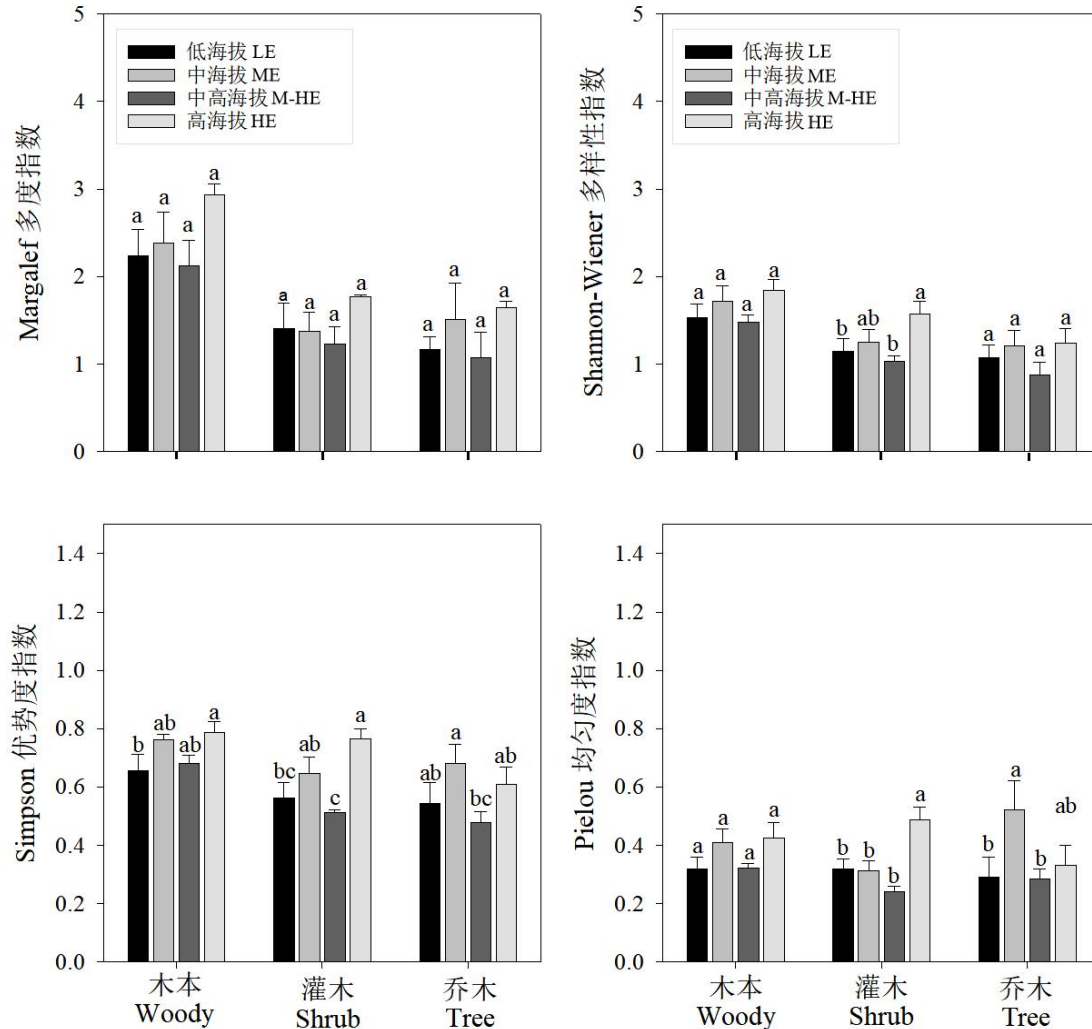
Table 3 The important value (IV) of woody species (Tree+Shrub) at different elevations

样地 Sites	低海拔 LE		中海拔 ME		中高海 M-HE		高海拔 HE	
Life forms	物种拉丁名 Latin name of species	重要值 IV	物种拉丁名 Latin name of species	重要值 IV	物种拉丁名 Latin name of species	重要值 IV	物种拉丁名 Latin name of species	重要值 IV
灌木	白皮乌口树		余甘子		元江杭子梢		华西小石积	
Shrub	<i>Tarenna depauperata</i>	9.85	<i>Phyllanthus emblica</i>	38.87	<i>Campylotropis latifolia</i>	39.17	<i>Osteomeles schwerinae</i>	5.35
灌木	疏序黄荆		鞍叶羊蹄甲		华西小石积		沙针	
Shrub	<i>Vitex negundo</i>	5.83	<i>Bauhinia brachycarpa</i>	12.98	<i>Osteomeles schwerinae</i>	9.91	<i>Osyris lanceolata</i>	4.58
灌木	九里香		元江杭子梢		余甘子		假虎刺	
Shrub	<i>Murraya exotica</i>	4.13	<i>Campylotropis latifolia</i>	7.38	<i>Phyllanthus emblica</i>	3.63	<i>Carissa spinarum</i>	4.27
灌木	调料九里香		山合欢		沙针		蒙自木蓝	
Shrub	<i>Murraya koenigii</i>	3.99	<i>Albizia kalkora</i>	5.90	<i>Osyris lanceolata</i>	3.58	<i>Indigofera mengtzeana</i>	2.55
灌木	土蜜藤		天干果		假虎刺		余甘子	
Shrub	<i>Bridelia stipularis</i>	3.44	<i>Buchanania latifolia</i>	3.61	<i>Carissa spinarum</i>	2.56	<i>Phyllanthus emblica</i>	1.82
灌木	心叶宿萼木		华西小石积		虾子花		女贞	
Shrub	<i>Strophoblachia glandulosa</i>	1.94	<i>Osteomeles schwerinae</i>	2.13	<i>Woodfordia fruticosa</i>	2.34	<i>Ligustrum lucidum</i>	1.82
灌木	广州山柑		假虎刺		帚枝鼠李		元江杭子梢	
Shrub	<i>Capparis cantoniensis</i>	1.68	<i>Carissa spinarum</i>	1.87	<i>Rhamnus virgata</i>	2.09	<i>Campylotropis latifolia</i>	1.03
灌木	虾子花		椭圆叶木蓝		黑面神		山合欢	
Shrub	<i>Woodfordia fruticosa</i>	0.84	<i>Indigofera cassioides</i>	1.23	<i>Breynia fruticosa</i>	0.90	<i>Albizia kalkora</i>	0.95
灌木	小檗美登木		皱枣		天干果		铁仔	
Shrub	<i>Maytenus berberoides</i>	0.77	<i>Ziziphus rugosa</i>	1.16	<i>Buchanania latifolia</i>	0.84	<i>Myrsine africana</i>	0.94
灌木	元江素馨		小檗美登木		山合欢		火绳树	
Shrub	<i>Jasminum yuanjiangense</i>	0.77	<i>Maytenus berberoides</i>	0.87	<i>Albizia kalkora</i>	0.82	<i>Eriolaena spectabilis</i>	0.85
灌木			坡柳				密花莢蒾	
Shrub	—		<i>Dodonaea viscosa</i>	0.87	—		<i>Viburnum congestum</i>	0.85
灌木							盐肤木	
Shrub	—		—		—		<i>Rhus chinensis</i>	0.67

乔木	厚皮树		清香木		铁橡栎		锥连栎	
Tree	<i>Lannea coromandelica</i>	26.47	<i>Pistacia weinmanniifolia</i>	5.96	<i>Quercus cocciferoides</i>	14.62	<i>Quercus franchetii</i>	31.33
乔木	老人皮		老人皮		清香木		栓皮栎	
Tree	<i>Huberantha cerasoides</i>	26.36	<i>Huberantha cerasoides</i>	5.22	<i>Pistacia weinmanniifolia</i>	4.68	<i>Quercus variabilis</i>	21.63
乔木	心叶木		三叶漆		栓皮栎		薄叶鼠李	
Tree	<i>Haldina cordifolia</i>	4.48	<i>Searsia paniculata</i>	3.33	<i>Quercus variabilis</i>	4.27	<i>Rhamnus leptophylla</i>	5.55
乔木	清香木		厚皮树		下龙榕		清香木	
Tree	<i>Pistacia weinmanniifolia</i>	2.95	<i>Lannea coromandelica</i>	2.63	<i>Ficus alongensis</i>	2.53	<i>Pistacia weinmanniifolia</i>	3.20
乔木	瘤果三宝木		滇榄仁		云南柿		榭栎	
Tree	<i>Trigonostemon tuberculatus</i>	1.74	<i>Terminalia franchetii</i>	1.88	<i>Diospyros yunnanensis</i>	1.73	<i>Quercus aliena</i>	2.84
乔木	异序乌柏		云南柿		厚皮树		铁橡栎	
Tree	<i>Falconeria insignis</i>	1.57	<i>Diospyros yunnanensis</i>	1.75	<i>Lannea coromandelica</i>	1.65	<i>Quercus cocciferoides</i>	1.94
乔木	云南柿		下龙榕		三叶漆		云南松	
Tree	<i>Diospyros yunnanensis</i>	1.55	<i>Ficus alongensis</i>	1.45	<i>Searsia paniculata</i>	1.64	<i>Pinus yunnanensis</i>	1.62
乔木	麻风树				栎叶枇杷		云南柿	
Tree	<i>Jatropha curcas</i>	0.77	—	—	<i>Eriobotrya prinoides</i>	1.56	<i>Diospyros yunnanensis</i>	1.34
乔木	紫弹树				羊脆木		滇油杉	
Tree	<i>Celtis biondii</i>	0.77	—	—	<i>Pittosporum kerrii</i>	1.47	<i>Keteleeria evelyniana</i>	0.88
乔木							槐	
Tree	—	—	—	—	—	—	<i>Styphnolobium japonicum</i>	0.85
乔木							青皮木	
Tree	—	—	—	—	—	—	<i>Schoepfia jasminodora</i>	0.76
乔木							栎叶枇杷	
Tree	—	—	—	—	—	—	<i>Eriobotrya prinoides</i>	0.67
乔木							野漆	
Tree	—	—	—	—	—	—	<i>Toxicodendron succedaneum</i>	0.67
乔木							下龙榕	
Tree	—	—	—	—	—	—	<i>Ficus alongensis</i>	0.67

### 2.3 $\alpha$ -多样性分析

从 $\alpha$ -多样性看出，不同海拔之间的木本、乔木和灌木物种 Margalef 多度指数差异均不显著；高海拔灌木物种的 Shannon-Wiener 多样性指数显著高于低海拔和中高海拔；高海拔木本和灌木物种的 Simpson 优势度指数分别显著低海拔和中高海拔，而乔木物种的 Simpson 优势度指数中海拔显著大于中高海拔；高海拔灌木物种的 Pielou 均匀度指数显著高于其它海拔，而中海拔乔木物种的 Pielou 均匀度指数显著大于其他海拔（图 3）。



不同小写字母代表相同生活型不同海拔之间差异显著。

Different lowercase letters represent the significant differences during different elevations in same life form.

图 3. 不同海拔木本、灌木和乔木物种的 Margalef 多度、Shannon-Wiener 多样性、Simpson 优势度和 Pielou 均匀度指数

Fig. 3. Margalef richness, Shannon-Wiener diversity, Simpson dominance and Pielou evenness index of woody species, shrub species and tree species at different elevations

### 2.4 $\beta$ -多样性分析

如图 4 所示，相邻海拔梯度的 Whittaker 差异指数 ( $\beta_w$ ) 和 Cody 差异指数 ( $\beta_c$ ) 随海拔升高均呈下降趋势，表明低海拔和中海拔的共有物种最少，群落相似性最低，而中高海拔和高海拔共有物种多，群落相似性最高（图 4）。因此，随着海拔梯度升高和环境条件的变好，这些群落变异性系数降低，过渡种在种间竞争中逐渐失去优势地位。

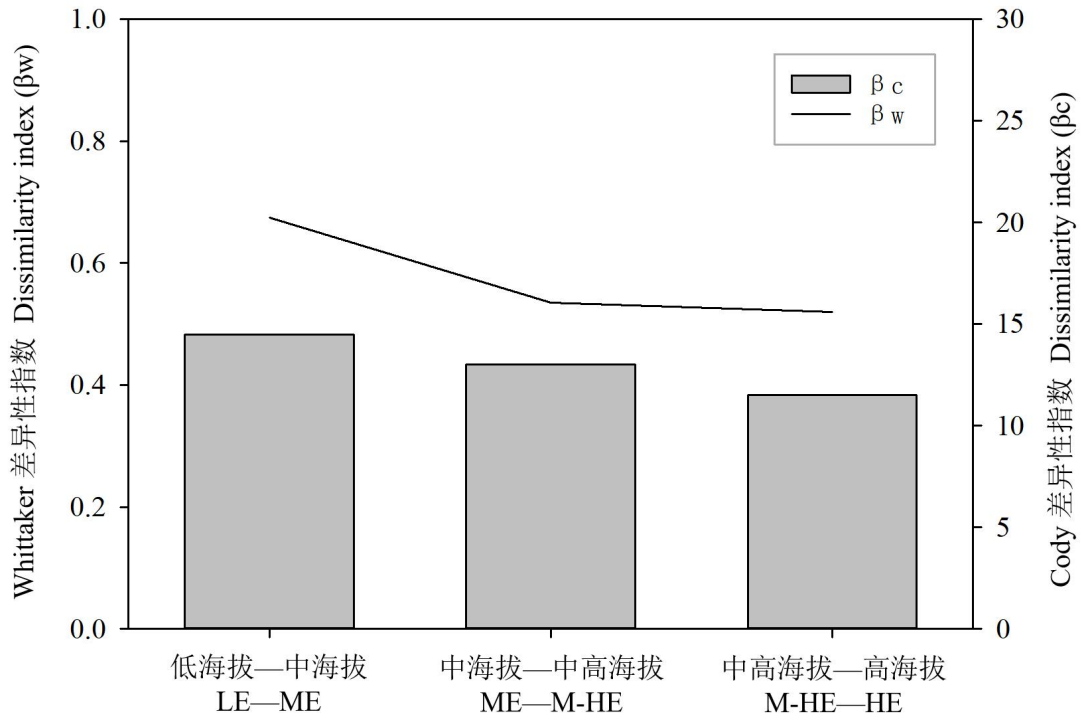


图 4. 不同海拔梯度相邻植物群落的 Whittaker 差异指数 ( $\beta_w$ ) 和 Cody 差异指数 ( $\beta_c$ )  
 Fig. 4. The Whittaker ( $\beta_w$ ) and Cody dissimilarity index ( $\beta_c$ ) between adjacent communities at different elevation gradients

Jaccard 指数和 Sorenson 指数反映群落间的相似程度，两者的变化趋势相似，整体呈现先减小后增大的双谷趋势。从相邻海拔梯度来看，随海拔升高相似性增加趋势，即低海拔-中海拔相似性<中海拔-中高海拔相似性<中高海拔-高海拔。从非相邻海拔梯度来看，随着海拔梯度跨度增加，群落相似性呈显著下降趋势。表现出相邻海拔梯度的相似性大于非相邻海拔梯度的相似性（图 5）。

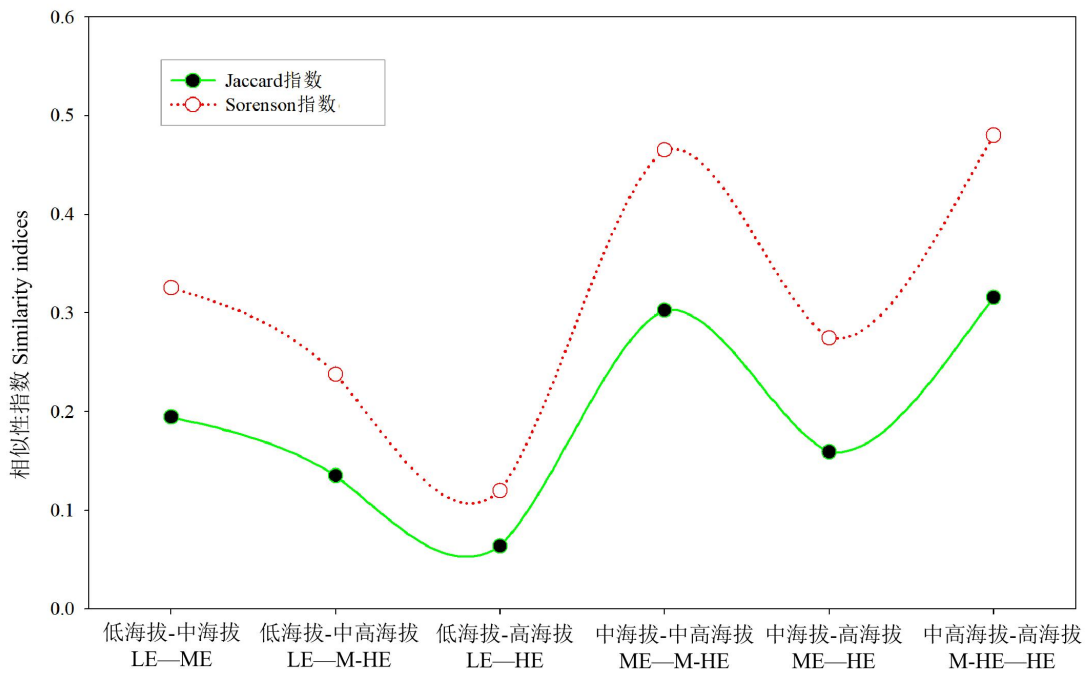


图 5. 不同海拔相邻和非相邻群落的 Jaccard 和 Sorenson 相似性指数

Fig. 5. Jaccard and Sorenson similarity indices between adjacent communities and non-adjacent communities at different elevations

### 2.5 气候和土壤营养对不同海拔物种分布的影响

从 CCA 的分析结果来看，低海拔的物种组成与其他海拔存在显著差异，低海拔和高海拔特有物种较多，中海拔和中海拔为物种过渡带。此外，气候和环境因子对不同海拔物种的影响存在显著性差异，其中，土壤有机质（soil organic matter, SOC）、年平均温度（mean annual temperature, MAT）、硝态氮（nitrate nitrogen,  $\text{NO}_3^-$ -N）和全磷（total phosphorus, TP）对低海拔影响较大。年平均降雨量（mean annual precipitation, MAP）、土壤含水量（soil water content, SWC）、pH、铵态氮（ammonium nitrogen,  $\text{NH}_4^+$ -N）和全氮（total nitrogen, TN）对中海拔和高海拔的影响较大（图 6）。此外，物种拉丁名全称见表 3。

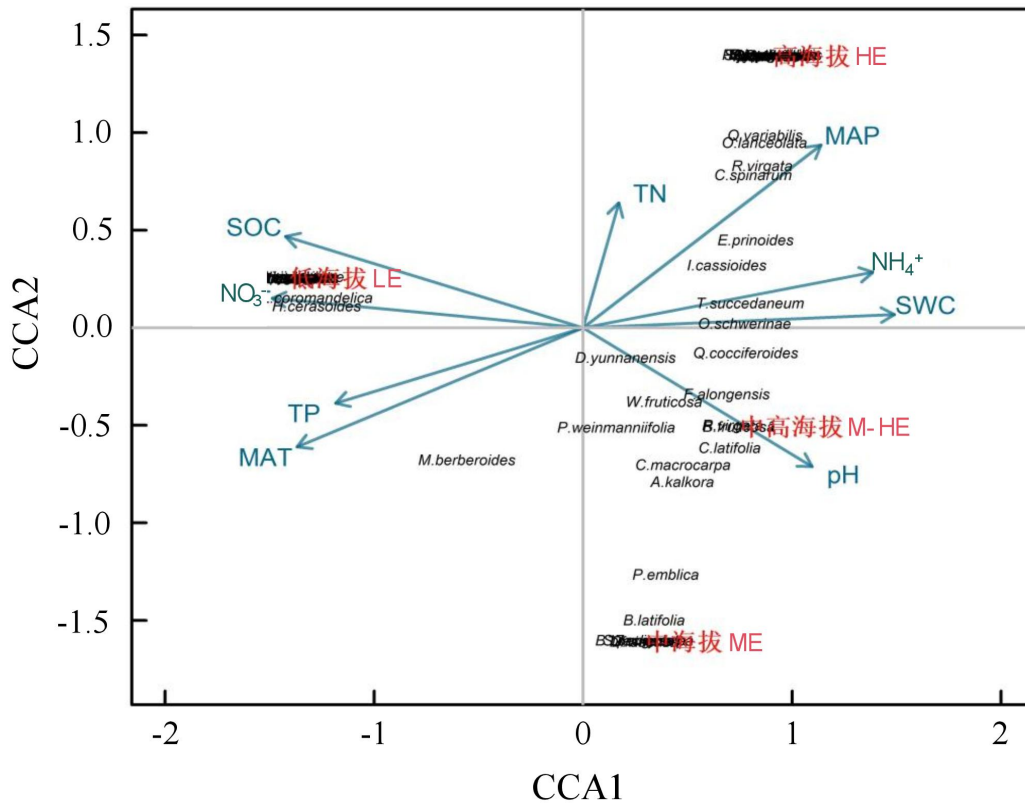


图 6. 气候因子和土壤营养对不同海拔物种分布的 CCA 分析

Fig. 6. CCA analysis of climatic factors and soil nutrients for species at different elevations

### 3 讨论与结论

植物群落不是由任意物种随机组合而成的，物种之间具有相互制约，互利共生或偏利共生的关系，且具有特有的外貌、水平和垂直特征（Geng et al., 2022）。干热河谷植物群落外貌为稀树灌木草丛，即以禾本科草丛为背景构成大片草地植被，草丛之上散生稀疏的乔木和灌木，属于“半萨王纳植被（Semi-Savanna vegetation）”，群落结构多为乔灌草三层或灌草二层（Bourliere & Hadley, 1983）。研究发现河谷的深切和山脉对气流的阻挡导致了该区域地形陡峭，沿河谷向上随海拔梯度温度降低、降雨增加，导致植物群落结构发生显著变化（马焕成等，2020）。该研究发现低海拔、中海拔、中海拔和高海拔的木本物种丰富度分别为 21、22、21 和 29 种，密度分别达到 3 237.5、1 693.8、2 575.0 和 2 287.5 株/公顷，物种组成和结构差异很大。其他研究也证实了不同海拔梯度的物种组成和生活型差异显著（林

珊, 2011; Geng et al., 2022)。相反, 有研究发现干热河谷高温和干旱气候制约了植物生长和生存, 加之人为的破坏, 导致该区域的植被覆盖率很低, 许多区域甚至是裸露的山坡(马焕成等, 2020), 如元谋干热河谷的森林覆盖率仅为 5.2%, 巧家县海拔 1 200 m 以下植被覆盖率仅有 5.04% (欧晓昆和金振洲, 2000)。造成这些差异的主要原因是我们的研究在自然保护区内完成, 群落保存较好, 物种丰富度和多度较高, 这也充分证实了保护区的重要性, 同时说明了人为干扰严重破坏了该区域植被的存活和更新。朱华和杜凡(2022)最新调查也建议在金沙江干热河谷设立萨王纳植被自然保护区的建议, 认为该地区植物区系特殊, 生物多样性丰富, 生态系统完整, 在科学研究和自然保护上具有重要价值。此外, 该研究还发现干热河谷不同海拔树种的重要值差异显著, 即不同海拔有不同的优势树种(表 2), 这个发现将为该区域不同海拔恢复树种的筛选、配置以及适应性研究提供理论基础, 相关研究证实了马鹿花在干热河谷的最宜适生区海拔为 738~1 050 m, 长角豆为 800~1 100 m, 印楝 1 000~1 200 m (崔永忠等, 2006; 赵友清等, 2016)。

群落生态学、植被恢复与管理是植物群落动态和生物多样性变化的研究热点(Twerd et al., 2021)。群落中物种的多样性、丰度和均匀度是反映特定区域生物资源丰富度的客观指标。 $\alpha$ -多样性衡量了群落功能和结构的复杂性, 反映了群落组成和结构的变化; $\beta$ -多样性定义了不同群落的相似性或者相异性水平(Anderson et al., 2011; Mori et al., 2018)。该研究发现, 在 $\alpha$ -多样性中, Shannon-Wiener 多样性和 Pielou 均匀度指数在高海拔达到顶点, 而木本和灌木的 Simpson 优势度指数分别在低海拔和中高海拔达到最大。相关研究也表明海拔变化导致了气候条件(特别是温度和降雨)的变化, 直接或间接地影响植被物种组成和多样性(秦海龙等, 2019)。相反, 相关研究则表明 Shannon-Wiener 多样性和 Margalef 多度在演替中期达到顶峰。该研究还发现: 随海拔升高, 处于相邻海拔梯度的群落相似性呈上升趋势, 而非相邻海拔梯度群落的相似性较相邻海拔梯度呈下降趋势。其他研究也表明:  $\beta$ 多样性在群落演替过程中会发生物种的更替过程, 位于相邻演替阶段的群落在物种组成上具有高度相似性, 不相邻演替阶段群落相似性逐渐降低(Geng et al., 2022)。此外, 由于地理位置、微地形和干扰程度等的差异, 不同干热河谷的群落多样性存在差异, 同一干热河谷不同立地和坡向群落异质性也很大(崔永忠等, 2006; 赵琳等, 2006), 该研究也证明了该区域水土流失导致低海拔土壤有机质(SOC)、硝态氮( $\text{NO}_3^-$ )和全磷(TP)高于其他海拔, 加上低海拔温度最高, 共同影响了低海拔物种的形成。相反, 高海拔较高的年平均降雨量(MAP)和土壤含水量(SWC)引起区域物种丰富, 水土流失不严重, 导致该区域铵态氮( $\text{NH}_4^+$ )和全氮(TN)较高。

综上所述, 按照国家规划 2035 年森林覆盖率从 2020 年的 23.0% 增加到 26.0%, 新增的森林面积一部分将通过改善现有林地的林分质量提高覆盖率来实现, 另一个重要的部分将在造林困难地段实现造林, 其中干热河谷的森林重建将是未来提高森林覆盖率的一部分(马焕成等, 2020)。该研究发现: 元江干热河谷自然保护区内的物种多样性丰富, 物种密度适中, 区域特有种多, 充分证实了建设保护区的重要功能和意义, 也说明了保护区外退化区域的植被恢复是可行的。从不同海拔树种重要值和适应性来看, 我们建议: 低海拔区域可以尝试采用厚皮树、老人皮、心叶木、白皮乌口树、疏序黄荆和九里香进行恢复; 中海拔以清香木、老人皮、三叶漆、余甘子、鞍叶羊蹄甲、元江杭子梢和天干果为主要树种; 中高海拔可以选择铁橡栎、清香木、栓皮栎、元江杭子梢、华西小石积、沙针和余甘子; 高海拔可以用锥连栎、栓皮栎、薄叶鼠李、清香木、华西小石积、沙针和假虎刺。此外, 急需在自然保护区内部和外部分别建立固定样地, 探索人为干扰对群落组成和多样性的影响, 植物群落构建与环境因子的相关性, 以及植物群落对极端干旱的响应和适应等研究。

## 参考文献

- ANDERSON MJ, CRIST TO, CHASE JM, et al., 2011. Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist [J]. *Ecology Letters*, 14: 19-28.
- ALVAREZ-MOLINA LL, MARTINER ML, PEREZ-MAQUEO O, et al., 2012. Richness, diversity, and rate of primary succession over 20 years in tropical coastal dunes [J]. *Plant Ecology*, 213: 1597-1608.
- BANIYA CB, SOLHOY T, VETAAS OR, 2009. Temporal changes in species diversity and composition in abandoned fields in a trans-Himalayan landscape, Nepal [J]. *Plant Ecology*, 201: 383-399.
- BAGARIA G, RODA F, PINO J, 2019. Extinction and colonisation of habitat specialists drive plant species replacement along a Mediterranean grassland-forest succession [J]. *Journal of Vegetation Science*, 30: 331-340.
- BOURLIERE F, HADLEY M, 1983. Present-day savannas: an overview [J]. *Ecosystems of the World*, 13: 1-17.
- CUI YZ, LI K, LI CF, et al., 2006. Growth adaptability study of *Azadirachta indica* at different elevations of the dry hot valley of Yuanmou county of Jinsha River basin [J]. *Chinese forest side product*, 3: 4-7. [崔永忠, 李昆, 李从富, 等, 2006. 元谋县金沙江干热河谷不同海拔印楝适应性研究[J]. *中国林副特产*, 3: 4-7.]
- GENG QW, MUHAMMAD A, YUAN ZX, et al., 2022. Plant species composition and diversity along successional gradients in arid and semi-arid regions of China [J]. *Forest Ecology and Management*, 524 (2022) 120542.
- HE QH, HE YH, BAO WK, 2004. Dynamics of soil water contents on south-facing slope of arid valley area in the upper Minjiang River [J]. *Journal of Applied and Environmental Biology*, 10(1): 68-74. [何其华, 何永华, 包维楷, 2004. 岷江上游干旱河谷典型阳坡海拔梯度上土壤水分动态[J]. *应用与环境生物学报*, 10(1): 68-74.]
- HOU J, FU B, 2014. Vegetation dynamics during different abandoned year spans in the land of the Loess Plateau of China [J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 186: 1133-1141.
- HUANG JH, 1994. The spatial pattern of species diversity and its formation mechanism [J]. *Biodiversity Science*, 2(2): 103-107. [黄建辉, 1994. 物种多样性的空间格局及其形成机制初探[J]. *生物多样性*, 2(2): 103-107.]
- HUANG JH, BAI YF, HAN XG, 2001. Effects of species diversity on ecosystem functioning: mechanisms and hypotheses [J]. *Biodiversity Science*, 9(1): 1-7. [黄建辉, 白永飞, 韩兴国, 2001. 物种多样性与生态系统功能:影响机制及有关假说[J]. *生物多样性*, 9(1): 1-7.]
- ISERMANN M, 2011. Patterns in species diversity during succession of coastal dunes [J]. *Journal of Coastal Research*, 27: 661-671.
- LEI SY, GU YF, ZHANG YJ, et al., 2022. Community structure analysis of nirS denitrifying bacteria in farmland soil at different elevations in the Dry-hot Valley of Panzhuhua [J]. *Journal of Soil Science*, 53(6): 1368-1375. [雷善钰, 辜运富, 张亚洁, 等, 2022. 攀枝花干热河谷区不同海拔高度农田土壤 nirS 型反硝化细菌的群落结构分析[J]. *土壤通报*, 53(6): 1368-1375.]
- LI P, LI ZB, XUE J, et al., 2011. Effects of altitudinal gradient on soil enzyme activity in hot-dry valley [J]. *Journal of Basic Science and Engineering*, 19(2): 140-149. [李鹏, 李占斌, 薛蕙, 等, 2011. 不同海拔对干热河谷地区土壤酶活性的影响[J]. *应用基础与工程科学学报*,

19(2): 140-149.]

- LI YW, DUAN XW, LI Y, et al., 2021. Interactive effects of land use and soil erosion on soil organic carbon in the dry-hot valley region of southern China [J]. *Catena*, 201: 105187.
- LIN S, 2015. Study on plant community characteristics of different elevation gradients on the north slope of the main peak of Daiyun Mountain [D]. Fujian Agriculture and Forestry University. [林珊, 2015. 戴云山主峰北坡不同海拔梯度植物群落特征的研究[D]. 福建农林大学.]
- LU W, YU J, REN H, et al., 2018. Spatial variations in species diversity of mid-subtropical evergreen broad-leaved forest community in Gutianshan National Nature Reserve [J]. *Biodiversity Science*, 26: 1023-1028.
- MA HC, WU JR, ZHENG YL, 2020. Discussion on the formation characteristics of Dry-Hot valley and related problems of revegetation [J]. *Journal of Southwest Forestry University (Natural Science)*, 40(3): 1-8. [马焕成, 伍建榕, 郑艳玲, 2020. 干热河谷的形成特征与植被恢复相关问题探析[J]. *西南林业大学学报 (自然科学)*, 40(3): 1-8.]
- MACHEROUM A, KADIK L, NEFFAR S, et al., 2021. Environmental drivers of taxonomic and phylogenetic diversity patterns of plant communities in semi-arid steppe rangelands of North Africa [J]. *Ecological Indicators*, 132: 108279.
- NETTESHEIM FC, GARBIN ML, RAJAO PHM, et al., 2018. Environment is more relevant than spatial structure as a driver of regional variation in tropical tree community richness and composition [J]. *Plant Ecology & Diversity*, 11: 27-40.
- MORI AS, ISBELL F, SEIDL R, 2018.  $\beta$ -Diversity, community assembly, and ecosystem functioning [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 33: 549-564.
- OU XK, JIN ZZ, 2000. Protection and development of vegetation in hot and dry valley [C]// CHEN YY. Biodiversity conservation and regional sustainable development: proceedings of the 4th national symposium on biodiversity conservation and sustainable use. Wuhan: Biodiversity Commission, Chinese Academy of Sciences, 2000: 324-331. [欧晓昆, 金振洲, 2000. 干热河谷植被的保护与发展[C]// 陈宜瑜. 生物多样性保护与区域可持续发展: 第四届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集. 武汉: 中国科学院生物多样性委员会, 2000: 324-331.]
- QIN HL, FU XX, LU Y, et al., 2019. Soil C: N: P stoichiometry at different elevations in Mao'er Mountain, Guangxi, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 30(3): 711-717. [秦海龙, 付旋旋, 卢瑛, 等, 2019. 广西猫儿山不同海拔土壤碳氮磷生态化学计量特征[J]. *应用生态学报*, 30(3): 711-717.]
- RUAN CM, TANG GY, DU SK, et al., 2023. Stoichiometry of soil carbon, nitrogen, and phosphorus, and enzyme activities at various elevations in the Dry-Hot Valley of the Jinsha River [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 36(11): 2464-2472. [阮长明, 唐国勇, 杜寿康, 等, 2023. 金沙江干热河谷不同海拔土壤碳氮磷化学计量和酶活性研究[J]. *西南农业学报*, 36(11): 2464-2472.]
- SCHWARTZ NB, MEDVIGY D, TIJERIN J, et al., 2022. Intra-annual variation in microclimatic conditions in relation to vegetation type and structure in two tropical dry forests undergoing secondary succession [J]. *Forest Ecology and Management*, 511, 120132.
- TEWODROS TESFAYE WUBSHET, 2021. Eco-Physiological responses of major Mango (*Mangifera Indica* L.) cultivars to elevation in Honghe dry hot valley [D]. The Dissertation of Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences.

- TWERD L, SZEFER P, SOBIERAJ-BETLINSKA A, et al., 2021. The conservation value of Aculeata communities in sand quarries changes during ecological succession [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 28, e01693.
- WANG S, JIMENEZ-ALFARO B, PAN S, et al., 2021. Differential responses of forest strata species richness to paleoclimate and forest structure [J]. *Forest Ecology and Management*, 499, 119605.
- WANG ZH, 2021. Temporal and spatial changes and mechanisms of soil carbon emissions under land use change in Honghe dry-hot Red Valley [D]. The Dissertation of Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences. [王正洪, 2021. 红河干热河谷土地利用变化下土壤碳排放时空变化及机制研究 [D]. 中国科学院昆明植物研究所博士学位论文.]
- YAHYAPOUR E, SHAYANMEHR M, MIRI B, et al., 2022. A study on the relative abundance and biodiversity indicators of Springtails (Hexapoda: Collembola) in two ecosystems in Mazandaran province (Iran) [J]. *Journal of the Institute of Brewing*, 81: 131-144.
- YILDILS O, ESEN D, SARGINCI M, et al., 2022. Restoration success in afforestation sites established at different times in arid lands of Central Anatolia [J]. *Forest Ecology and Management*, 503, 119808.
- ZHAO L, LANG LJ, ZHENG K, et al., 2006. A Study on Eco-environmental Characteristics of Dry and Hot Valley of Yunnan Province [J]. *Forest Inventory and Planning*, 31(3): 114-117. [赵琳, 郎南军, 郑科, 等, 2006. 云南干热河谷生态环境特性研究[J]. 林业调查规划, 31(3): 114-117.]
- ZHAO YQ, WU HY, ZHAO YF, et al., 2016. A preliminary study on the performance of *Ceratonia siliqua* L. at different elevations in the dry and hot valley of Jinsha River [J]. *Journal of Green Science and Technology*, 15: 24-26. [赵友清, 伍洪营, 赵友福, 等, 2016. 长角豆在金沙江干热河谷不同海拔的表现初步研究[J]. 绿色科技, 15: 24-26.]
- ZHU H, DU F, 2022. Suggestion to establish a nature reserve for protecting native savanna vegetation in hot dry valley of Jinshajiang, Yunnan [J]. *Biodiversity Science*, 30(3): 186-190. [朱华, 杜凡, 2022. 设立云南金沙江干热河谷萨王纳植被自然保护地的建议[J]. 生物多样性, 30(3): 186-190.]