

DOI: 10.13287/j.1001-9332.201611.017

云南哀牢山和玉龙雪山森林树种幼苗对海拔梯度的响应及其季节性差异

李洁琼^{1,2*} 宋晓阳^{1,2} 曹 敏¹

(¹中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303; ² 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘 要 林下树种幼苗是森林生态系统的一个重要组成部分,在森林的自然更新过程中发挥着重要作用。为了解树种幼苗的海拔分布格局以及森林群落林下幼苗对季节性气候的响应,本研究调查了云南省哀牢山(亚热带)和玉龙雪山(亚高山)两个地区的林下树种幼苗物种组成及个体数量的海拔分布格局及其季节动态。结果表明:随着海拔的升高,两个山体的树种幼苗物种丰富度均先增加后下降,优势种也呈现明显的变化;雨季末期的幼苗物种丰富度明显大于旱季末期,其中,占据优势地位的物种具有较明显的季节性差异;不同海拔带树种幼苗优势种也具有显著差异。

关键词 树种幼苗; 海拔梯度; 季节差异

Response of tree seedlings to altitudinal gradient and its seasonal variation in Ailao Mountain and Yulong Mountain, Yunnan Province, China. LI Jie-qiong^{1,2*}, SONG Xiao-yang^{1,2}, CAO Min¹ (¹Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, Yunnan, China; ²University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Tree seedlings under forests serve as an important part of forest ecosystem and play a role in the natural regeneration of forests. To understand the altitudinal distribution patterns of tree seedlings and the response to seasonal variation, we investigated the species composition and individual numbers of tree seedlings, and their seasonal dynamics in Ailao Mountain (subtropical region) and Yulong Mountain (subalpine region) in Yunnan Province. The results showed that the species richness of tree seedling increased with altitude, peaked in the middle of the mountains, and followed a decline at higher altitudes, and the dominant species also changed significantly. Species richness of tree seedlings was significantly higher at the end of rainy season than that at the end of dry season, and the dominant species had obvious seasonal difference.

Key words: tree seedlings; altitudinal gradient; seasonal variation.

植物与环境之间的相互关系一直是生态学研究的核心问题。近年来,全球气候变化对生态系统的影响已经受到越来越多的关注,其中,温度和降水的改变将会直接影响森林的生长节律与分布范围^[1],进而影响物种间的相互作用,导致群落结构和生态系统过程发生变化。在山地条件下,植物多样性对山地海拔升高所导致的环境变化也同样敏感。因此,了解山地植物群落的分布、物种组成对海拔梯度变化的响应,对于认识森林生态系统对未来气候变化的响应具有重要的科学价值。

林下的树种幼苗是森林生态系统的一个重要组成部分,在森林的自然更新过程中发挥着重要作用^[2-4]。对于大多数种子植物而言,幼苗阶段是对环境变化最为敏感的时期^[5],因为在幼苗的发育初期,其子叶中贮藏的碳水化合物和矿物质较少,并且其光合作用能力尚未健

本文由国家重大科学研究计划项目(2014CB954100)、云南省应用基础研究计划项目(2014GA003)和中国科学院对外合作重点项目(GJHZ201317)资助 This work was supported by the National Major Scientific Research Project (2014CB954100), the Applied Fundamental Research Foundation of Yunnan Province (2014GA003), Key Project of International Cooperation of Chinese Academy of Sciences (GJHZ201317).
2016-04-05Received, 2016-08-19 Accepted.

*通讯作者 Corresponding author. E-mail: lijieqiong@xtbg.ac.cn

全,不能持续满足幼苗生长的需要,所以,轻微的环境胁迫往往就可能导致幼苗的死亡^[6]。而林下幼苗的动态和生长对森林的更新及群落生产力的形成和稳定具有重要作用,同时还能够维持森林的树种多样性。因此,了解森林幼苗对环境变化的响应,可以预测森林群落对于未来气候变化的适应性策略,并可为森林管理提供科学指导。

在自然条件下,海拔梯度的变化包含温度、水分和光照条件等环境因子的协同变化^[7]。一般认为,物种多样性的海拔梯度格局与纬度格局相似,即随着海拔的上升物种多样性降低^[8],但也有研究表明,随着海拔的升高,物种多样性呈现先增加、后减少的趋势,即所谓的中域效应(mid-domain effect)^[9-11],即单峰分布格局。因此,物种多样性沿海拔的垂直分布在不同的山体可能有不同表现。

季节性干旱也会导致森林生态系统结构和物种组成的变化^[12]。Wang等^[13]对亚马逊森林植被的研究表明,在极端干旱季节,水分再分配使土壤含水率在旱季早期就达到萎蔫点,从而危害常绿乔木的生长。受厄尔尼诺-南方涛动周期性干旱的影响,亚马逊流域正在经历着快速的森林流失和破碎化^[14],树木的死亡率升高,凋落物增加。这将进一步加剧亚马逊森林的破碎化程度,最终可能会给森林带来毁灭性的灾难。部分研究表明,树种幼苗对环境变化异常敏感,干旱环境会影响幼苗的存活率,导致林下某些幼苗大量死亡,从而影响物种分布和群落组成^[15-18]。与雨季相比,热带森林中的旱季幼苗生长率低、死亡率高。与湿润生境相比,干旱生境的幼苗也具有相同特点^[19]。

云南属于低纬高原山地环境,拥有从热带(西双版纳)、亚热带(哀牢山、滇中地区)到亚高山(丽江、香格里拉)等不同的气候带和生态系统类型。亚热带和亚高山区域占总面积的80%以上,该类区域受到西南季风的深刻影响,具有明显的雨季(5—10月)和旱季(11月至翌年4月)的交替过程,大约80%的年平均降水量发生在雨季,降水量分配极不均匀,其中,云南地区近年来的干旱情况也趋于加剧^[20-21]。雨季与旱季的降水量差异巨大,会导致土壤水分含量的季节性变化,进而影响到林下幼苗的分布和生长过程。而这些过程必然对各类生态系统的结构和功能产生影响。因此,该区具备研究海拔效应和季节性干旱效应对幼苗影响的天然条件。

You等^[22]对云南中部哀牢山气候的研究发现,沿着海拔的升高,蒸散量升高而土壤含水量降低,加上山顶苔藓矮林土壤酸性较强,导致植物在高海拔可能承受更强的干旱胁迫,尤其是干旱程度对幼苗更新的限制可能成为森林群落类型沿海拔发生变化的主要原因之一。巩合德等^[23]发现,哀牢山常绿阔叶林(海拔2450 m)中的树种幼苗在旱季的物种数量和个体数量均比雨季大幅减少。杞金华等^[24]对比研究了哀牢山亚热带常绿阔叶林2010年(强烈干旱的年份)和一般年份的凋落物特征,结果显示,2009—2010年的旱季总凋落物量和旱季叶凋落量都达到了有观测以来的最高值;在2010年旱季,相对湿度和土壤平均质量含水量及降水量都达到了历史新低,树木水分状态和往年相比较差而导致落叶较多;并且旱季凋落物总量与旱季降水量具有线性负相关关系,说明在旱季相对较多的降水可使枝叶维持较好的水分状况,并使旱季凋落物量减少。因此,旱季水分亏缺可能是影响植物生长和产生生理生化响应的主要因子和限制植物生长的关键因素之一^[25]。

在西双版纳地区,闫兴富等^[26]研究发现,望天树(*Parashorea chinensis*)幼苗在旱季的死亡率随着地形从谷底到坡顶而增加。4种雨林树种的幼苗(绒毛番龙眼 *Pometia tomentosa*、云南玉蕊 *Barringtonia macrostachya*、云南肉豆蔻 *Myristica yunnanensis* 和小叶红光树 *Knema globularia*)生物量随海拔上升而减少^[27],另外,它们的生长和存活对于海拔变化的反应也不尽相同^[28]。李晓亮等研究^[29]发现,西双版纳季节雨林内的幼苗种群在旱季的死亡比例明显增加。但是,以往的研究大都局限在物种水平或者单一海拔范围,无法揭示树木幼苗在群落水平上对海拔梯度和季节性干旱的响应。

本研究通过设置海拔梯度样带,在群落水平上调查森林树种幼苗在哀牢山、丽江玉龙雪

山不同海拔上的分布格局，了解树种幼苗的存活对季节性干旱的响应，进而分析幼苗物种组成的海拔分布格局及其季节变化。

1 研究地区与研究方法

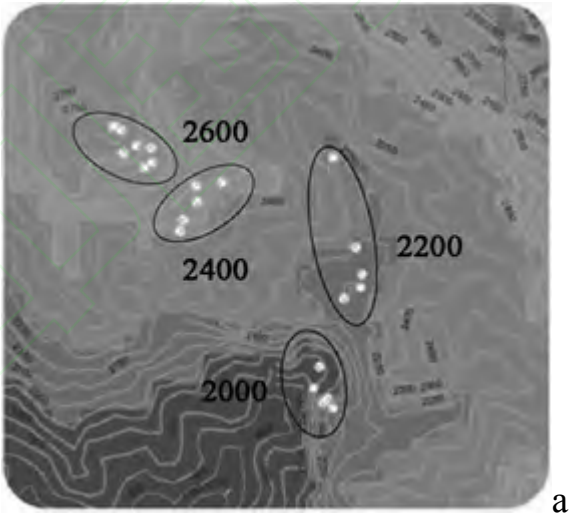
1.1 研究区概况

哀牢山镇沅千家寨位于云南中部地区（24°7' N, 101°14' E, 海拔2147 m），是哀牢山国家级自然保护区的重要组成部分。根据中国科学院哀牢山亚热带森林生态系统研究站（距千家寨直线距离约48.9 km）观测的资料，该地年平均降雨量1931.1 mm, 相对湿度86%，年平均气温11 ℃，最冷月平均气温(1月) 4.8 ℃，最热月平均气温(7月) 16.5 ℃，低温极值- 8.0 ℃，高温极值24 ℃ 年日照时数1239 h。本区有明显的干、湿季之分，雨季（6—10月）的降雨量占全年的72%，无霜期190 d。具有终年温凉潮湿的气候特点^[30-31]。该区的基带植被为半湿润常绿阔叶林，海拔2000~2700 m即为中山湿性常绿阔叶林。

玉龙雪山位于滇西北丽江市玉龙县境内（27°10'—27°40' N, 100°10'—100°20' E），南北长约35 km，东西宽约12 km。该区域年降水量935 mm，6—10月为雨季，期间降水量为年降水量的90%以上，11月至翌年5月为旱季，降水量少。年平均温度为12.79 ℃，最热月（7月）均温为17.9 ℃，最冷月（1月）均温为5.9 ℃^[32]。该地区植被在中国植被区划上属于滇中西北部高中山高原云南松(*Pinus yunnanensis*) 林、丽江云杉(*Picea likiangensis*) 林、长苞冷杉(*Abies georgei*) 林。森林由下而上主要为云南松林、丽江云杉林、大果红杉(*Larix potaninii*) 林和冷杉(*Abies fabri*) 林^[33-34]。玉龙雪山从低海拔至高海拔，土壤类型依次为棕壤(2800~3200 m)、棕色针叶林土(3200~3600 m)、高山草甸土(3600~4200 m)^[35]。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置 哀牢山样点的海拔样带设置为 2000、2200、2400、2600 m，玉龙雪山样点的海拔样带设置为 3200、3400、3600、3800 m（图 1、表 1）。每个海拔样带设置 5 个 20 m×20 m 的样地，调查各样地中胸径≥ 5 cm 的树种，并测量记录胸径。



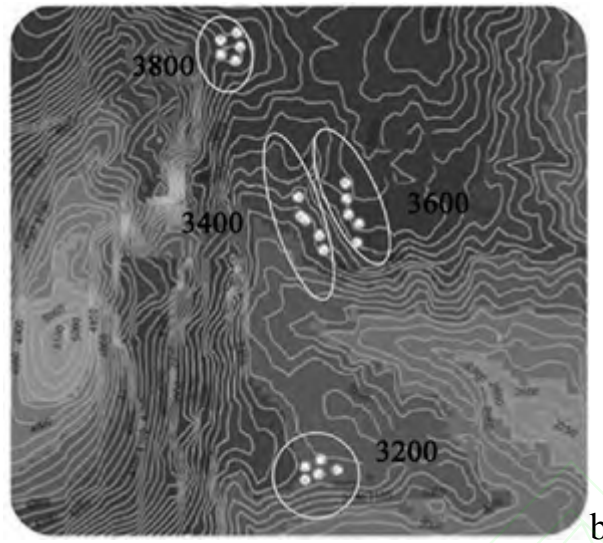


图 1 哀牢山 (a) 和玉龙雪山 (b) 样地设置示意图

Fig.1 Sketch map of the plot setting of Mt. Ailao (a) and Mt. Yulong (b).

表 1 各样带的森林群落类型

Table 1 Forest community type of transect

地点 Plot	海拔 Elevation(m)	森林类型 Type of forest	物种数 量 Species richness	个体数量 Species abundance	优势树种 Dominant species
哀牢山 Ailao Mountain	2000	中山湿性常绿阔叶林 Middle mountain moist evergreen broad-leaved forest	52	197	变色锥、硬斗柯 <i>Castanopsis wattii</i> , <i>Lithocarpus hancei</i>
	2200	中山湿性常绿阔叶林 Middle mountain moist evergreen broad-leaved forest	34	262	木果柯 <i>Lithocarpus xylocarpus</i>
	2400	中山湿性常绿阔叶林 Middle mountain moist evergreen broad-leaved forest	30	317	硬斗柯、截果柯 <i>Lithocarpus hancei</i> , <i>Lithocarpus truncatus</i>
	2600	中山湿性常绿阔叶林 Middle mountain moist evergreen broad-leaved forest	24	190	变色锥 <i>Castanopsis wattii</i>
玉龙雪山 Yulong	3200	亚高山针叶林 Subalpine	15	154	川滇冷杉 <i>Abies forrestii</i>

Mountain	coniferous forest			
	亚高山针叶林			长苞冷杉、川滇冷杉 <i>Abies georgei</i> , <i>Abies forrestii</i>
3400	Subalpine	16	173	
	coniferous forest			
	亚高山针叶林			
3600	Subalpine	11	165	长苞冷杉 <i>Abies georgei</i>
	coniferous forest			
	亚高山针叶林			
3800	Subalpine	4	129	长苞冷杉 <i>Abies georgei</i>
	coniferous forest			

在每个样地的 4 个角和中心位置布置 5 个 1 m×1 m 的小样方（图 2）。幼苗小样方的 4 个角用 PVC 管固定，并用样方绳圈围。对每个幼苗小样方中的所有树种幼苗进行标记，并测量每株幼苗的高度并鉴定种类。

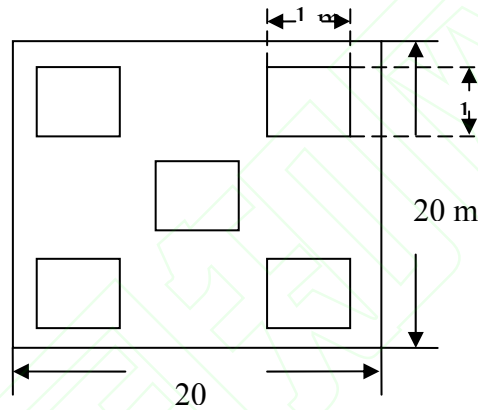


图 2 小样方设置图

Fig.2 Setting map of quadrats.

1.2.2 调查内容 幼苗调查：树种幼苗的调查标准指胸径小于 1 cm 的乔木植株，若某幼苗的成年个体兼有乔木和灌木的生活型，也倾向于将其当成树种幼苗。2014 年 11 月底，对每个幼苗小样方中所有树种幼苗用编好号的塑封牌标记，并测量每一幼苗的高度和鉴定种类。对野外不能确定是否为树种幼苗，则先挂牌标记，待物种鉴定后再确定幼苗的生活型。2015 年 4 月（旱季末期）和 10 月（雨季末期）分别对所有样方中幼苗个体的存活和株高等进行复查。

样地土壤水分：利用便携式土壤水分测定仪（TDR），在每次幼苗调查的同时测定土壤含水率。在每个 1 m×1 m 的小样方内随机取 5 个点进行测量，然后取平均值以减小误差。

1.3 数据分析

1.3.1 幼苗种类的重要值 分别统计每个幼苗样方中的树种幼苗个体数和物种数，按照下列公式计算幼苗的重要值：

$$\text{相对多度} = (\text{某种的多度} / \text{所有种的多度和}) \times 100^{[36]} \quad (1)$$

$$\text{相对频度} = (\text{某种的频度} / \text{所有种的频度和}) \times 100^{[36]} \quad (2)$$

$$\text{幼苗的重要值} = (\text{相对多度} + \text{相对频度}) / 2^{[37]} \quad (3)$$

$$\text{幼苗死亡率} = (\text{旱季数量} - \text{雨季数量}) \times 100 / \text{旱季数量}^{[38]} \quad (4)$$

$$\text{幼苗增补率} = (\text{雨季末期新增幼苗数量} / \text{旱季幼苗数量}) \times 100 \quad (5)$$

式中： N_0 是旱季初始调查的幼苗多度； N_t 是最后一次调查即雨季末期调查的幼苗多度； t 是两次调查间隔的月数，本文中幼苗调查是从 4 月（旱季末期）到 10 月（雨季末期）， $t=5$ 。

1.3.2 树种幼苗的 α 多样性

1) 物种丰富度指数:

$$S=N \quad (6)$$

2) Simpson 指数^[39]:

$$D=1-\sum_{i=1}^N p_i^2 \quad (7)$$

3) Shannon指数^[40]:

$$H=-\sum_{i=1}^N p_i \ln(p_i) \quad (8)$$

4) Pielou均匀度指数^[41]:

$$J=H / \ln N \quad (9)$$

式中: N 为物种数; P_i 为第 i 种的个体数占全部物种个体总数的比例。

1.3.3 不同海拔样地树种幼苗的相似性 Jaccard指数^[42-43]的计算公式如下:

$$C_j=j / (a+b-j) \quad (10)$$

式中: j 为两个海拔样地群落共有的物种数; a 、 b 分别为两个群落各自的物种数。

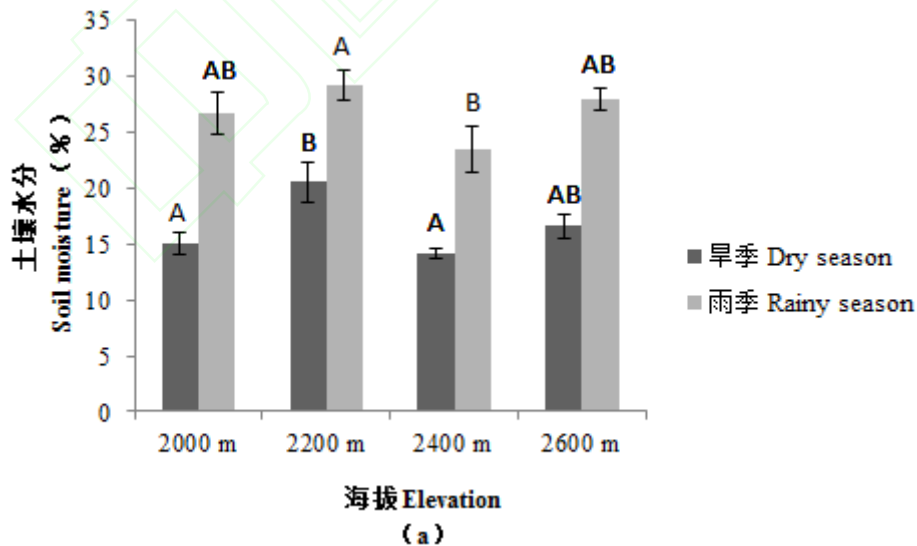
1.4 数据处理

本文通过SPSS 16.0软件,采用单因素方差分析对土壤水分数据进行处理,从而表明其不同海拔上的差异及其季节性差异;通过R数据处理软件计算幼苗的 α 多样性和Jaccard相似性指数。

2 结果与分析

2.1 土壤水分

哀牢山样地的土壤水分在海拔之间的差异不明显;玉龙雪山样地的土壤水分则趋于随海拔上升而增大。两个样地的土壤水分都存在明显的季节性差异,雨季末期的土壤水分明显大于旱季末期(图3),这种差异可能是造成幼苗物种丰富度发生季节变化的原因之一。



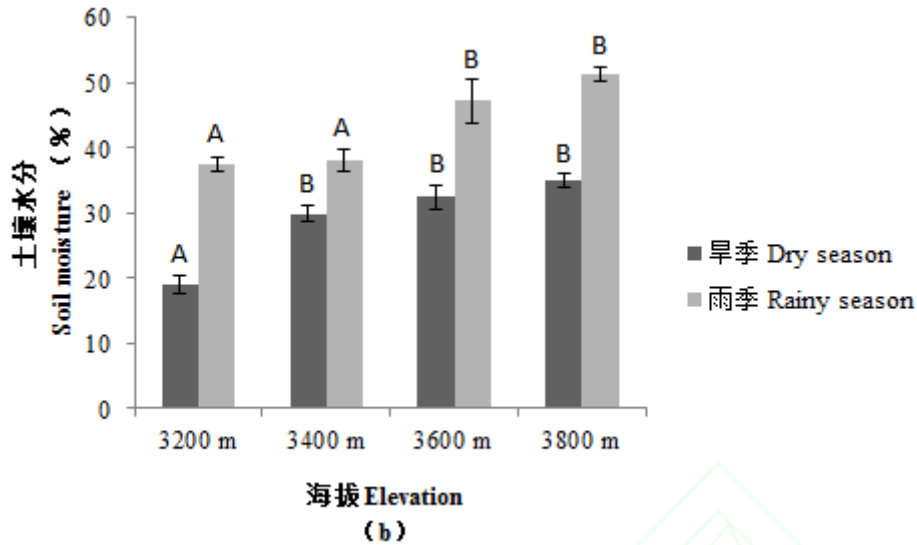


图 3 样地土壤水分

Fig.3 Soil moisture of plots.

a) 哀牢山 Mt. Ailao; b) 玉龙雪山 Mt. Yulong. 不同大写字母表示不同海拔间差异显著 ($P < 0.05$) Different capital letters indicated significant differences among elevations at 0.05 level.

2.2 树种幼苗的海拔分布及其季节变化

在哀牢山 2015 年 4 月 (旱季末期) 的幼苗调查中, 100 个幼苗小样方里记录到 446 株幼苗, 除 7 株幼苗 (1.6%) 未鉴定, 其他 439 株幼苗隶属于 22 个科 35 个属 58 个种。从表 2 可以看出, 哀牢山样地的幼苗物种丰富度随海拔的升高呈现先增加后减少的趋势, 在海拔 2400 m 达到最大值; 不同海拔的幼苗 Simpson 指数的变化趋势与物种丰富度基本一致。在物种多样性研究中, Shannon 多样性指数是反映群落类型、物种个体密度和生境差异等的指标^[44], 理论上群落物种数量多, 就会加大 Shannon 指数, 表 2 不同海拔样地中群落的 Shannon 指数符合这一规律。幼苗群落的均匀度指数在海拔 2400 和 2600 m 处达到最大。4 个海拔梯度 (2000、2200、2400、2600 m) 上, 重要值最大的物种分别是长梗润楠 (*Machilus longipedicellata*, 55.00)、野茶树 (*Camellia assamica*, 45.34)、多果新木姜子 (*Neolitsea polycarpa*, 59.51) 和黄丹木姜子 (*Litsea elongate*, 62.50), 同时这 4 个物种也依次是 4 个海拔梯度上相对频度最大的物种。

在哀牢山的幼苗样方中, 2015 年 10 月 (雨季末期) 记录到 600 株幼苗, 与旱季末期相比, 新增 156 株幼苗, 死亡 1 株幼苗, 增补率为 35.0%, 死亡率为 0.2%。由表 3 可以看出, 各海拔之间的幼苗增补率存在较大差异, 海拔 2200 m 的幼苗增补率最大。所有物种中, 尖叶桂樱 (*Laurocerasus undulata*) 的增长率最大, 其次是针齿铁仔 (*Myrsine semiserrata*)。海拔 2000 m 的样地消失 1 个物种, 新增 3 个物种, 海拔 2400 m 的样地新增 1 个物种。

表 2 哀牢山样地林下树种幼苗的 α 多样性

Table 2 α -diversity indices of tree seedlings in Mt. Ailao

海拔 Elevation (m)	Shannon 指数 Shannon index		Simpson 指数 Simpson index		Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index		物种丰富度指数 Species richness index	
	旱季 Dry season	雨季 Rainy seson	旱季 Dry season	雨季 Rainy season	旱季 Dry season	雨季 Rainy season	旱季 Dry season	雨季 Rainy season
2000	0.23	0.25	0.07	0.07	0.09	0.08	21.00	23.00

2200	0.31	0.45	0.09	0.16	0.12	0.14	28.00	28.00
2400	0.36	0.43	0.11	0.14	0.15	0.13	29.00	30.00
2600	0.30	0.30	0.09	0.09	0.15	0.10	21.00	21.00

表 3 哀牢山样地林下树种幼苗的新增和死亡数量

Table 3 Numbers of recruitment and death of tree seedlings in Mt. Ailao plots

海拔 Elevation (m)	旱季数量 No. in dry season	雨季数量 No. in rainy season	死亡数量 No. of death	死亡率 Mortality rate (%)	新增数量 No. of recruitment	增补率 Recruitment rate (%)
2000	77	82	1	1.3	6	7.8
2200	103	201	0	0	98	95.2
2400	142	193	0	0	51	35.9
2600	124	124	0	0	0	0
合计 Total	446	600	1	0.2	155	34.8

Jaccard 相似性指数反映各个海拔梯度之间物种的共有程度。随着海拔的增大，哀牢山海拔梯度之间的环境异质性增大，在不同环境中生长的植物种类也在逐渐发生变化，从而导致不同海拔之间的共有种越来越少，物种的组成相似性越来越小（表 4）。

表 4 哀牢山各样带幼苗物种 Jaccard 相似性指数

Table 4 Jaccard similarity index of seedling species in Mt. Ailao plots

季节 Season	海拔 Elevation (m)	海拔 Elevation (m)		
		2000	2200	2400
旱季 Dry season	2200	0.17		
	2400	0.16	0.36	
	2600	0.14	0.26	0.43
雨季 Rainy season	2200	0.16		
	2400	0.15	0.35	
	2600	0.13	0.26	0.46

在玉龙雪山样地，2015 年 4 月（旱季末期）100 个幼苗小样方里记录到 322 株幼苗，其中，4 株幼苗（1.2%）未鉴定，其他 318 株幼苗隶属于 12 个科 14 个属 21 个种。从表 5 可以看出，玉龙雪山样地的幼苗物种丰富度随海拔的升高呈现先增加后减少的趋势，在海拔 3400 m 达到最大值；不同海拔样地的 Simpson 指数和 Shannon 指数的变化趋势与物种丰富度基本一致。4 个海拔梯度（3200、3400、3600、3800 m）上重要值最大的树种幼苗分别是帽斗栎(*Quercus guyavaefolia*, 57.14)、川滇冷杉(*Abies forrestii*, 68.07)、长苞冷杉(85.45)和长苞冷杉(78.92)，这 4 个树种也是 4 个海拔梯度上相对频度最大的树种。

2015 年 10 月（雨季末期），在相同的幼苗样方中调查记录到 774 株幼苗，与旱季末期相比，新增幼苗 456 株，死亡 4 株，增补率为 141.6%，死亡率为 1.2%（表 6）。各海拔的幼苗多度都存在增补，幼苗的增补主要体现在海拔 3600 和 3800 m。幼苗多度的变化主要体现在长苞冷杉、川滇冷杉和丽江云杉的增长上。海拔 3200 m 的样地增加 1 个新种，海拔 3600 m 的样地消失 1 个种。

表 5 玉龙雪山样地林下树种幼苗的 α 多样性指数

Table 5 α -diversity indices of tree seedlings in Mt. Yulong plots

海拔 Elevation	Shannon 指数 Shannon index	Simpson 指数 Simpson index	Pielou 均匀度指数 Pielou evenness	物种丰富度指数 Species richness
-----------------	-----------------------------	-----------------------------	---------------------------------	-----------------------------

(m)	index				index			
	旱季	雨季	旱季	雨季	旱季	雨季	旱季	雨季
	Dry	Rainy	Dry	Rainy	Dry	Rainy	Dry	Rainy
	season	season	season	season	season	season	season	season
3200	0.11	0.15	0.03	0.04	0.05	0.06	12.00	13.00
3400	0.11	0.17	0.03	0.06	0.04	0.07	13.00	13.00
3600	0.17	0.34	0.06	0.16	0.07	0.15	11.00	10.00
3800	0.15	0.27	0.05	0.11	0.08	0.14	7.00	7.00

表 6 玉龙雪山样地林下树种幼苗的新增和死亡数量

Table 6 Numbers of recruitment and death of tree seedlings in Mt. Yulong plots

海拔 Elevation (m)	旱季数量 No. in dry season	雨季数量 No. in rainy season	死亡数量 No. of death	死亡率 Mortality rate (%)	新增数量 No. of recruitment	增补率 Recruitment rate (%)
3200	49	73	1	2.0	25	51.0
3400	60	109	0	0	49	76.3
3600	111	355	2	1.8	246	81.7
3800	102	237	1	2.0	136	133.3
合计 Total	322	774	4	1.2	456	141.6

玉龙雪山不同海拔幼苗的 Jaccard 相似性指数同哀牢山样地的结果一致。随着海拔差距的增大，不同海拔之间的共有种越来越少，物种的组成相似性越来越小。

表 7 玉龙雪山样地林下树种幼苗的 Jaccard 相似性指数

Table 7 Jaccard similarity index of seedling species in Mt. Yulong plots

季节 Season	海拔 Elevation (m)	海拔 Elevation (m)		
		3200	3400	3600
旱季 Dry season	3400	0.57		
	3600	0.28	0.33	
	3800	0.19	0.11	0.62
雨季 Rainy season	3400	0.53		
	3600	0.28	0.28	
	3800	0.18	0.11	0.42

3 讨 论

3.1 幼苗的海拔分布格局

本研究发现，哀牢山样地和玉龙雪山样地的幼苗物种丰富度随海拔的升高都呈现出先增加后减少的分布格局。黄雯敏^[45]对宝山毛林林下植被群落结构特征的垂直变化的研究结果也表明，林下植物的物种数、个体数及物种丰富度随海拔梯度升高表现出先增后减的规律，并且不同海拔段的群落优势种有明显差异。冯建孟等^[33]在对玉龙雪山地上植被植物物种多样性和群落结构沿海拔梯度的分布格局的研究中也得出了类似结果。对于物种丰富度的海拔分布格局的研究有利于探索影响物种丰富度的机制。

玉龙雪山样地的幼苗物种数量随海拔的升高逐渐减少，群落的建群种组成由复杂趋于简单，这与姜萍等^[46]对长白山北坡森林群落沿海拔变化的研究结果一致。

哀牢山和玉龙雪山样地的幼苗在不同海拔段的群落优势种具有明显不同（表8）。

表 8 哀牢山和玉龙雪山样地各海拔梯度重要值排名前 5 位的树种幼苗（旱季）

Table 8 Top five seedling species (dry season) with the highest importance values in Mt. Ailao and Yulong plots

研究区 Study area	海拔 Elevation (m)	物种名 Species name	相对多度 Relative abundance	相对频度 Relative frequency	重要值 Important value
哀牢山 Mt. Ailao	2000	长梗润楠 <i>Machilus longipedicellata</i>	30.00	80.00	55.00
		截果柯 <i>Lithocarpus runcates</i>	7.14	60.00	33.57
		朱砂根 <i>Ardisia crenata</i>	5.71	40.00	22.86
		红花木莲 <i>Manglietia insignis</i>	4.29	40.00	22.14
		滇常山 <i>Clerodendrum yunnanense</i>	2.86	40.00	21.43
	2200	野茶树 <i>Camellia assamica</i>	10.68	80.00	45.34
		黄心树 <i>Machilus bombycina</i>	10.68	60.00	35.34
		粗壮琼楠 <i>Beilschmiedia robusta</i>	6.80	60.00	33.40
		红花木犀榄 <i>Olea rosea</i>	4.85	60.00	32.43
		硬斗柯 <i>Lithocarpus hancei</i>	4.85	60.00	32.43
	2400	多果新木姜子 <i>Neolitsea polycarpa</i>	19.01	100.00	59.51
		针齿铁仔 <i>Myrsine semiserrata</i>	17.61	100.00	58.80
		多花山矾 <i>Symplocos ramosissima</i>	19.72	80.00	49.86
		小花山茶 <i>Camellia japonica</i>	8.45	80.00	44.23
		白瑞香 <i>Daphne papyracea</i>	4.93	80.00	42.46
	2600	黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>	25.00	100.00	62.50
		乔木茵芋 <i>Skimmia arborescens</i>	11.29	80.00	45.65
		多果新木姜子 <i>Neolitsea polycarpa</i>	10.48	80.00	45.24
		多花山矾 <i>Symplocos ramosissima</i>	7.26	80.00	43.63
		柳叶润楠 <i>Machilus salicina</i>	6.45	80.00	43.23
	3200	帽斗栎 <i>Quercus guyavaefolia</i>	14.29	100.00	57.14
		陷脉冬青 <i>Ilex delavayi</i>	16.33	60.00	38.16
		茶藨子 <i>Ribes formosanum</i>	10.20	60.00	35.10
		丽江云杉 <i>Picea likiangensis</i>	10.20	60.00	35.10
		凹叶瑞香 <i>Daphne retusa</i>	14.29	40.00	27.14
玉龙雪山 Mt. Yulong	3400	川滇冷杉 <i>Abies forrestii</i>	56.14	80.00	68.07
		柳叶忍冬 <i>Lonicera lanceolata</i>	8.77	80.00	44.39
		凹叶瑞香 <i>Daphne retusa</i>	7.02	40.00	23.51
		帽斗栎 <i>Quercus guyavaefolia</i>	5.26	40.00	22.63
		茶藨子 <i>Ribes formosanum</i>	3.51	40.00	21.75
	3600	长苞冷杉 <i>Abies georgei</i>	70.91	100.00	85.45
		凹叶瑞香 <i>Daphne retusa</i>	10.00	60.00	35.00
		蔷薇 <i>Rosa</i> sp.	6.36	60.00	33.18
		丽江绣线菊 <i>Spiraea lichiangensis</i>	2.73	40.00	21.36
		唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	3.64	20.00	11.82
	3800	长苞冷杉 <i>Abies georgei</i>	57.84	100.00	78.92

柳叶忍冬 <i>Lonicera lanceolata</i>	10.78	100.00	55.39
丽江绣线菊 <i>Slichiangensis</i>	14.71	60.00	37.35
蔷薇 <i>Rosa</i> sp.	6.86	60.00	33.43
川滇杜鹃 <i>Rhododendron traillianum</i>	8.82	20.00	14.41

3.2 幼苗的季节变化

本研究发现,干旱是影响幼苗存活的环境因素之一。哀牢山样地和玉龙雪山样地雨季末期的幼苗物种丰富度均大于旱季末期(表3,表6)。巩合德等^[23]对哀牢山常绿阔叶林乔木树种幼苗组成及时空分布特征的研究结果发现,从雨季末期到旱季末期,幼苗的数量和种类都大量减少。旱季幼苗的死亡率高于雨季,幼苗数量也低于雨季。新增幼苗数量最多的时期是在雨季末期,最少是在旱季末期,说明旱季末期是幼苗死亡最多的时期。在西双版纳热带雨林中,旱季末期新增的幼苗数量最少,而死亡的幼苗数量最多,也证明了季节性的干旱胁迫对幼苗的分布和存活具有重要作用^[26,29]。在马来西亚热带雨林中,林冠树种幼苗大量死亡的主要原因也是干旱^[47]。持续的干旱还会影响种子的萌发,从而限制种群的更新和发展^[48]。干旱也严重影响地中海灌木林幼苗的增补^[49]。哀牢山样地雨季末期的幼苗比旱季末期的幼苗新增3个物种,幼苗的多度整体增加了66.4%;玉龙雪山样地雨季末期的幼苗比旱季末期新增加1个物种,幼苗多度增加82.4%。雨季的集中降水使得幼苗的物种数和个体数大于旱季,也说明了足够的水分供应对于幼苗存活和生长的重要性。成树死亡和幼苗定居是影响森林群落动态的重要因素^[50],同时幼苗的组成和动态也会反映气候的变化^[51-52]。

本研究还发现,占据优势地位的幼苗物种具有较明显的季节性差异。在哀牢山样地,雨季末期新增的156株幼苗中,尖叶桂樱新增97株,针齿铁仔新增51株,红花木犀榄(*Olea rosea*)、黄心树(*Machilus gamblei*)、山鸡椒(*Litsea cubeba*)、香面叶(*Lindera caudata*)和山青木(*Meliosma kirkii*)5个物种分别新增1~2株幼苗,该样地有54个物种幼苗的幼苗个体没有发生变化。在玉龙雪山样地,雨季末期新增456株幼苗,其中,长苞冷杉新增382株,川滇冷杉新增46株,丽江云杉新增12株,凹叶瑞香、茶藨子(*Ribes formosanum*)、陷脉冬青(*Ilex delavayi*)和丽江槭(*Acer forrestii*)4个物种均新增2~6株幼苗,该样地有12个物种的幼苗个体没有发生变化。此外,川滇杜鹃(*Rhododendron traillianum*)、红棕杜鹃(*Rhododendron rubiginosum*)和丽江绣线菊(*Spiraea lichiangensis*)等物种的幼苗个体有所减少,可能是由丽江10月初的大雪天气所致。以上研究结果表明,在不同的季节,物种的幼苗存活存在很大差异,这些差异可能会影响物种的分布和森林群落的结构组成。

4 结 论

哀牢山样地和玉龙雪山样地的幼苗物种丰富度随海拔的分布均呈现先增大后减小的趋势,哀牢山样地的幼苗物种丰富度在海拔2400 m达到最大,玉龙雪山样地的幼苗物种丰富度在海拔3400 m达到最大值。Jaccard相似性指数显示,随着海拔的增加,两个带之间的幼苗物种组成相似性均呈减小趋势。雨季末期的幼苗物种丰富度明显大于旱季末期,其中,占据优势地位的物种具有较为明显的季节性差异。树种幼苗在不同海拔带的优势种具有很大差异。

致谢 感谢哀牢山无量山国家级自然保护区镇沅管理局、中国科学院昆明植物研究所丽江生态站对野外工作给予的大力支持和协助。在数据处理和分析过程中,乌俊杰、张彩彩给予了很大的帮助。中国科学院西双版纳热带植物园哀牢山生态站纪金华老师在物种鉴定方面给予了重要的帮助。另外,马郎、罗夏琴等也参加了部分野外工作,在此一并感谢。

参考文献

[1] Hilgert DW, Ostendorf B, Hopkins MS. Sensitivity of tropical forest to climate change in the

- humid tropics of north Queensland. *Austral Ecology*, 2001, **26**: 590-603
- [2]Teketay D. Seedling populations and regeneration of woody species in dry Afromontane forests of Ethiopia. *Forest Ecology and Management*, 1997, **98**: 149-165
- [3]Li XS, Liu WY, Tang CQ. The role of the soil seed and seedling bank in the regeneration of diverse plant communities in the subtropical Ailao Mountains, Southwest China. *Ecological Research*, 2010, **25**: 1171-1182
- [4]Bace R, Svoboda M, Pouska V, *et al.* Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment? *Forest Ecology and Management*, 2012, **266**: 254-262
- [5]Yoshiko S, Kudo G. Intraspecific variations in seedling emergence and survival of *Potentilla matsumurae* (Rosaceae) between alpine fell field and snow bed habitats. *Annals of Botany*, 2003, **91**: 21-29
- [6]Kozłowski TT. Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. *Forest Ecology and Management*, 2002, **158**: 195-221
- [7]Gaston KJ. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 2000, **405**: 220-227
- [8]Tang Z-Y (唐志尧), Ke J-H (柯金虎). Altitudinal patterns of plant species diversity in Mt. Niubeiliang, Qinling Mountains. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2004, **12**(1): 108-114 (in Chinese)
- [9]Arita HT. Range size in mid-domain models of species diversity. *Journal of Theoretical Biology*, 2005, **232**: 119-126
- [10]Rangel TFLVB, Diniz-Filho JAF. Neutral community dynamics, the mid-domain effect and spatial patterns in species richness. *Ecology Letters*, 2005, **8**: 783-790
- [11]Zapata F, Gaston K, Chown S. The mid-domain effect revisited. *American Naturalist*, 2005, **166**: E144-8
- [12]Wullschleger SD, Hanson PJ. Sensitivity of canopy transpiration to altered precipitation in an upland oak forest: Evidence from a long-term field manipulation study. *Global Change Biology*, 2006, **12**: 97-109
- [13]Wang GL, Alo C, Mei R, *et al.* Droughts, hydraulic redistribution, and their impact on vegetation composition in the Amazon forest. *Plant Ecology*, 2011, **212**: 663-673
- [14]Laurance WF, Williamson GB. Positive feedbacks among forest fragmentation, drought, and climate change in the Amazon. *Conservation Biology*, 2001, **15**: 1529-1535
- [15]Khurana E, Singh JS. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: A review. *Environmental Conservation*, 2001, **28**: 39-52
- [16]Easterling DR, Meehl GA, Parmesan C, *et al.* Climate extremes: observations, modeling and impacts. *Science*, 2002, **289**: 2068-2074
- [17]Engelbrecht BMJ, Kursar TA. Comparative drought resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia*, 2003, **136**: 383-393
- [18]Engelbrecht BMJ, Kursar TA, Tyree MT. Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees*, 2005, **19**: 312-321
- [19]Comita LS, Engelbrecht BMJ. Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest. *Ecology*, 2009, **90**: 2755-2765
- [20]Peng G-F (彭贵芬), Liu Y (刘瑜), Zhang Y-P (张一平). Research on characteristics of drought and climatic trend in Yunnan Province. *Journal of Catastrophology* (灾害学), 2009, **24**(4): 40-44 (in Chinese)

- [21]Zhang MJ, He JY, Wang BL. Extreme drought changes in southwest China from 1960 to 2009. *Journal of Geographical Sciences*, 2013, **23**: 3-16
- [22]You GY, Zhang YP, Liu YH, *et al.* Investigation of temperature and aridity at different elevations of Mt. Ailao, SW China. *International Journal of Biometeorology*, 2013, **57**: 487-492
- [23]Gong H-D (巩合德), Yang G-P (杨国平), Lu Z-Y (鲁志云). Composition and spatio-temporal distribution of tree seedlings in an evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains, Yunnan. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2011, **19**(2): 151-157 (in Chinese)
- [24]Qi J-H (杞金华), Zhang Y-J (章永江), Zhang Y-P (张一平), *et al.* The impacts of the Southwest China drought on the litterfall and leaf area index of an evergreen broadleaf forest on Ailao Mountain. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2013, **33**(9): 2877-2885 (in Chinese)
- [25]Peng S-L (彭少麟), Liu Q (刘 强). The dynamics of forest litter and its responses to global warming. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2002, **22**(9): 1534-1543 (in Chinese)
- [26]Yan X-F (闫兴富), Cao M (曹 敏). Seedling growth and survival of the endangered tree species *Shorea wantianshuea* after a mast-fruited event. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2008, **32**(1): 55-64 (in Chinese)
- [27]Su Z-F (栗忠飞), Zheng Z (郑 征). Photosynthetic characteristic and biomass of four species Seedlings of rain forest at different altitudinal gradients in Xishuangbanna, China. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), 2010, **17**(6): 519-527 (in Chinese)
- [28] Su Z-F(栗忠飞), Zheng Z (郑 征), Duan W-P (段文平), *et al.* Responses of growth and mortality of seedlings of four tree species of tropical seasonal rain forest to increasing altitude in Xishuangbanna, China. *Journal of Mountain Science* (山地学报), 2005, **23**(4): 476-487 (in Chinese)
- [29]Li X-L (李晓亮), Wang H (王 洪), Zheng Z (郑 征), *et al.* Composition, spatial distribution and survival during the dry season of tree seedlings in a tropical forest in Xishuangbanna, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2009, **33**(4): 658-671 (in Chinese)
- [30]Yang G-P(杨国平), Zheng Z(郑 征), Zhang Y-P(张一平), *et al.* Community characteristics of middle-mountain moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), 2010, **38**(9): 16-19(in Chinese)
- [31]Liu WY, Fox JED, Xu ZF, *et al.* Leaf litter decomposition of canopy trees, bamboo and moss in a montane moist evergreen broad-leaved forest on Ailao Mountain, Yunnan, south-west China. *Ecological Research*, 2000, **15**: 435- 447
- [32] Xue R-G (薛润光), Yang S-H (杨少华). Preliminary study on rare & endangered plant resources of Yulong Snow Mountain Nature Reserve in Lijiang. *Forest Inventory & Planning* (林业调查规划), 2006, **31**(1): 50-53 (in Chinese)
- [33] Feng JM, Wang XP, Xu CD, *et al.* Altitudinal patterns of plant species diversity and community structure on Yulong Mountains, Yunnan, China. *Journal of Mountain Science*, 2006, **24**: 110-116(in Chinese)
- [34]Wu Z-Y (吴征镒), Zhu Y-C (朱彦承). Vegetation in Yunnan. Beijing: Science Press, 1987 (in Chinese)
- [35]Wang W-F (王文富). Soil in Yunnan. Kunming: Yunnan Science and Technology Press, 1996 (in Chinese)
- [36]Curtis JT, McIntosh RP. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology*, 1951, **32**: 476-496
- [37]Chen ZH, Zhang DM, Lin FP. Floristic and ecological studies of natural seedlings in the lower

subtropical forest in Heishiding, Guangdong Province. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1996, **20**: 568-579

[38]Liu X-Z (刘宪钊), Lu Y-C (陆元昌), Liu G (刘刚), *et al.* Regeneration of secondary *Liquidambar formosana* forest and dynamic change of seedlings. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology* (浙江林业科技), 2008, **28**(5): 14-19 (in Chinese)

[39]Simpson EH. Measurement of diversity. *Nature*, 1949, **163**: 688

[40]Shannon CE, Weaver W. The Mathematical Theory of Communication. Champaign, IL: The University of Illinois Press, 1971

[41]Pielou EC. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 1967, **15**: 131-144

[42]Lamb EG, Bayne E, Holloway G, *et al.* Indices for monitoring biodiversity change: Are some more effective than others? *Ecological Indicators*, 2009, **9**: 432-444

[43]Magurran AE. Ecological Diversity and Its Measurement. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1988

[44]Deng L-P (邓莉萍), Bai X-J (白雪娇), Qin S-J (秦胜金), *et al.* Spatial distribution and scale effect of species diversity of secondary forests in montane region of eastern Liaoning Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2016, **27**(7): 2197-2204 (in Chinese)

[45]Huang W-M (黄雯敏). A Study on the Species Diversity and Distribution Pattern of Understory Plants in *Phyllostachys pubescens* Forest along Altitudinal Gradient. Master Thesis. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2009 (in Chinese)

[46]Jiang P (姜萍), Zhao G (赵光), Ye J (叶吉), *et al.* Structure of forest communities on the northern slope of Changbai Mountain and its variation along elevation gradients. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2003, **22**(6): 28-32 (in Chinese)

[47]Delissio LJ, Primack RB. The impact of drought on the population dynamics of canopy-tree seedlings in an aseasonal Malaysian rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 2003, **19**: 489-500

[48]Gao R-M (高润梅), Shi X-D (石晓东), Fan L-Y (樊兰英), *et al.* Natural distribution and community ecological characteristics of *Taxus chinensis* var. *mairei* in Shanxi Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2016, **27**(6): 1820-1828 (in Chinese)

[49]Lloret F, Penuelas J, Prieto P, *et al.* Plant community changes induced by experimental climate change: Seedling and adult species composition. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 2009, **11**: 53-63

[50]Pedersen BS. The role of stress in the mortality of mid-western oaks as indicated by growth prior to death. *Ecology*, 1998, **79**: 79-93

[51]Jump AS, Hunt JM, Peñuelas J. Climate relationships of growth and establishment across the altitudinal range of *Fagus sylvatica* in the Montseny Mountains, northeast Spain. *Ecoscience*, 2007, **14**: 507-518

[52]Peñuelas J, Ogaya R, Boada MS, *et al.* Migration, invasion and decline: Changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia. *Ecography*, 2007, **30**: 829-837

作者简介 李洁琼, 女, 1989 年生, 硕士研究生。主要从事森林生态研究。E-mail:

lijieqiong@xtbg.ac.cn

责任编辑 杨弘

