

DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2021.005.019

云南德宏州西南桦天然林物种组成及多样性研究

骆丹¹, 王春胜^{1*}, 刀保辉², 赵志刚¹, 郭俊杰¹, 曾杰¹

(1. 中国林业科学研究院热带林业研究所, 广东广州 510520; 2. 德宏州林业科学研究所, 云南瑞丽 678600)

摘要: [目的] 研究西南桦天然林物种组成和多样性特征, 为西南桦天然林生物多样性保护及西南桦人工林近自然经营提供科学依据。[方法] 在云南省德宏州瑞丽派罗山 1958 年皆伐后形成的天然次生林 (PLS) 和芒市桦桃岭刀耕火种 1967 年丢荒地形成的天然次生林 (HTL) 内分别设置总面积为 10 000 m² 和 5 000 m² 的样地开展物种多样性调查。运用 Simpson 优势度指数、Shannon-Wiener 多样性指数和 Pielou 均匀度指数, 分析乔木层、灌木层和草本层物种组成和多样性, 并对林分整体及重要值 > 5.00% 的乔木层主要树种绘制径级分布图。[结果] PLS 林分内无绝对优势种, 树种润楠的重要值最大 (14.76%), 其次为西南桦 (9.55%); HTL 林分, 树种西南桦的重要值最大 (26.47%), 在林分内占据绝对优势。PLS 林分各林层物种丰富度 (草本层除外)、Simpson 优势度指数、Shannon-Wiener 多样性指数和 Pielou 均匀度指数均高于 HTL, 但物种优势度低于 HTL, 物种分布更均匀。不同林层间 Simpson 优势度指数、Shannon-Wiener 多样性指数和 Pielou 均匀度指数均以灌木层最高, 而物种丰富度则乔木层最高。2 种林分的径级结构均呈倒 J 形分布, 重要值 > 5.00% 的主要树种除西南桦分布在中大径级外, 均集中分布在中小径级。[结论] PLS 林分较 HTL 更接近演替后期, 二者均属于稳定的群落类型。研究结果为西南桦天然林保护以及人工纯林近自然化改造和经营提供理论依据和技术参考。

关键词: 西南桦; 天然林; 树种组成; 植被多样性; 径级结构

中图分类号: S792.15

文献标志码: A

文章编号: 1001-1498(2021)05-0159-09

物种多样性反映生态系统中各生物种类的丰富程度和物种分布的均匀度, 是评估生态系统功能与结构关系的重要指标, 亦是所有生命个体与非生命环境间各种复杂关系的体现^[1-2]。物种多样性研究有助于了解植物群落或生态系统中物种种类、数量及其空间分布, 也有助于揭示物种发展趋势及其对环境的适应能力, 从而预测生态系统的功能演化和群落演替趋势^[3-5]。林业上, 研究森林群落物种多样性, 对实现森林可持续经营具有重要意义。结果显示, 物种多样性越丰富的森林群落, 其生产力越高^[6], 稳定性也越强^[7]。

西南桦 (*Betula alnoides* Buch.-Ham. ex D. Don)

为桦木科 (Betulaceae) 桦木属 (*Betula* L.) 高大乔木, 是热带和南亚热带地区的一个珍贵阔叶树种, 天然分布于我国云南、广西、贵州等省区^[8]。西南桦属先锋树种, 在其天然林区森林采伐迹地、刀耕火种弃荒地以及新开林道旁等立地上易天然更新成林。以往有关西南桦林分的物种多样性研究, 学者们主要比较分析西南桦人工纯林、混交林及其与天然次生林和山地雨林在植物区系成分、物种组成和多样性等方面差异^[9-13]。本研究以原始林皆伐和刀耕火种弃荒后天然恢复形成的二类典型西南桦天然林为对象, 研究其物种组成及多样性特征, 为西南桦人工林近自然经营提供科学指导, 亦为该类森

林群落物种多样性保护提供科学依据。

1 研究区概况

研究区分别位于云南省德宏州瑞丽市派罗山(24°7' N, 97°52' E)和芒市桦桃岭(24°31' N, 98°41' E), 均属南亚热带季风气候, 具有温暖湿润的气候特征。年平均气温18~21°C, ≥10°C年活动积温5 500~7 500°C, 年均降水量约1 400 mm, 主要集中在7—10月。瑞丽派罗山林分是1958年大炼钢铁时期原始林被近乎皆伐后经自然恢复形成的, 林分面积约120 hm²; 芒市桦桃岭林分是刀耕火种后于1967年丢荒, 经封山育林自然恢复形成的, 林分面积约200 hm²。

2 研究方法

2.1 样地设置与调查

于2020年8月在派罗山(PLS)西南桦典型分布地段布设1个100 m×100 m样地, 在桦桃岭(HTL)西南桦典型分布地段布设2个50 m×50 m

样地(HTL-A和HTL-B)。由于桦桃岭地形较破碎, 难以布设100 m×100 m的样地, 故仅布设2个50 m×50 m的样地。为便于与HTL样地进行比较, 数据分析时将PLS样地拆分为4个50 m×50 m样地, 使之与HTL样地面积相同。用网格法将各样地划分为若干个10 m×10 m的样方, 调查样方内所有胸径≥3 cm的乔木, 识别物种并测定其树高、胸径、冠幅和枝下高等。沿样地两条对角线方向等距离设置5 m×5 m的小样方, 其中, PLS样地内设置20个小样方, HTL-A和HTL-B样地内各设置10个小样方, 调查小样方内的所有灌木和草本植物。具体而言, 将灌木以及胸径<3 cm且高度≥0.3 m的乔木幼树划分至灌木层, 识别物种并测定其高、基径和冠幅等; 将草本植物以及高度<0.3 m的乔木和灌木幼苗划入草本层, 识别其物种, 测定其高度和盖度等, 藤本植物由于较难测定其高度和盖度, 仅识别其物种, 不参与重要值和多样性的计算。样地基本概况见表1。

表1 云南德宏西南桦天然林样地的基本概况

Table 1 Information of each plot in natural forests of *Betula alnoides* at Dehong, Yunnan Province

样地 Plot	样地数 Number	样地面积 Area/m ²	海拔 Elevation/m	坡向 Aspect	坡度 Slope / (°)	坡位 Position	土壤类型 Soil type
PLS	1	10 000	1 300	北坡	23±3	中下	砖红壤性红壤
HTL-A	1	2 500	1 371	西北坡	9±2	中上	砖红壤性红壤
HTL-B	1	2 500	1 288	南坡	13±2	中上	砖红壤性红壤

2.2 数据分析

2.2.1 重要值 乔木和灌木层物种重要值(IV)的计算公式为:

$$IV = (RA + RF + RD) / 3$$

草本层物种重要值计算公式^[14]为:

$$IV = (RCo + RA + RF) / 3$$

式中: RA表示某一物种在群落中的相对多度, 为该物种总株数占林分内个体总数的百分比; RF为某一物种在群落中的相对频度, 即该物种在林分内出现频度占所有物种总频度的百分比; RD为某一物种在群落中的相对优势度, 即该物种胸高断面积占林分总胸高断面积的百分比, 对于灌木种, 采用基径代替胸径以计算其相对优势度^[15]; RCo表示某一物种在群落中的相对盖度, 即该物种盖度占所有物种盖度之和的百分比。

2.2.2 物种多样性 采用物种丰富度、多样性指数和均匀度指数等指标表征林分物种多样性^[16], 其中, 各林层物种丰富度用物种数表示, 多样性采用Simpson优势度指数和Shannon-Wiener多样性指数表示, 并基于Shannon-Wiener指数计算物种均匀度指数。

2.2.3 径级结构 以5 cm为1个径阶对乔木种胸径(DBH)进行径级划分, 将3 cm≤DBH<8 cm的林木记为第I级, 8 cm≤DBH<13 cm记为第II级, ……, 53 cm≤DBH<58 cm记为第XI级, 将DBH≥58 cm的林木记为第XII级, 共划分12个等级。统计各样地内主要树种(重要值≥5.00%)和林分整体各径级的株数, 并以径级为横坐标, 株数为纵坐标, 绘制径级分布图。

3 结果与分析

3.1 物种组成

由PLS和HTL每 2 500 m^2 样地内的平均物种组成(表2)看出: PLS样地内有乔木23.8科36.8属49.0种, 其中, 物种数最多的科为樟科(Lauraceae), 共9.0种, 其次是壳斗科(Fagaceae), 7.5个种; 灌木13.8科16.5属18.3种, 其中, 分布最丰富的科为茜草科(Rubiaceae), 共2.3个种, 其次是紫金牛科(Myrsinaceae), 2.0个种; 草本植物10.8科12.0属15.0种, 其中, 分布最多的是姜科(Zingiberaceae)3.5种, 其次是凤尾蕨科

(Pteridaceae)2.0种; 层间植物4.8科5.0属5.0种, 其中, 分布最多的是葡萄科(Vitaceae)。仅有1个物种的科和属分别有24.8和53.5个, 占物种总数的28.43%和61.69%。HTL样地内有乔木20.0科27.5属33.0种, 檫科亦分布最多(6.0种), 其次为桑科(Moraceae)(2.5种); 灌木6.5科7.0属7.5种, 紫金牛科物种数最多(2.0种); 草本植物9.0科10.0属13.0种, 凤尾蕨科最多(3.0种), 其次为姜科(2.5种); 层间植物5.5科6.0属6.0种, 萝藦科(Asclepiadaceae)物种数最多(1.5种)。仅有1个物种的科和属分别有18.5和38.0个, 占物种总数的35.93%和70.73%。

表2 云南德宏西南桦天然林内物种的科属分布

Table 2 Family and genus distributions of plant species in natural forests of *Betula alnoides* at Dehong, Yunnan Province

生活型 Life form	PLS			HTL		
	科 Family	属 Genus	种 Species	科 Family	属 Genus	种 Species
乔木 Tree	23.8±3.0	36.8±3.3	49.0±7.1	20.0±4.2	27.5±6.4	33.0±8.5
灌木 Shrub	13.8±0.5	16.5±1.3	18.3±1.0	6.5±2.1	7.0±2.8	7.5±2.1
草本 Herb	10.8±1.5	12.0±1.4	15.0±1.6	9.0±0.0	10.0±1.4	13.0±1.4
层间植物 Inter-stratum plant	4.8±3.1	5.0±3.2	5.0±3.2	5.5±0.7	6.0±1.4	6.0±1.4

注: 表中数据为分布频率(%)的平均值±标准差。

Note: Data in the table are distribution frequencies (%) described as mean±standard deviation.

3.2 物种重要值

2种林分乔木层、灌木层和草本层内重要值>5%的物种见表3~5。由于各物种分布格局因其生物生态学特性、林分结构、演替历史等而异, 一些物种在样地间的分布数量、频度等差异较大, 使其重要值的标准差较高。由表3可知: PLS样地乔木层内, 西南桦的重要值仅为9.55%, 且密度较低, 在 2 500 m^2 样地内仅有7.8株; 由于其胸高断面积占比最大, 其重要值仍排在第二。润楠(*Machilus pingii* Cheng ex Yang)的密度和胸高断面积均较高, 其重要值最大(14.76%)。红锥(*Castanopsis hystrix* Miq.)、柴桂(*Cinnamomum tamala* (Bauch.-Ham.) Nees et Eberm)和山鸡椒(*Litsea cubeba* (Lour.) Pers.)的数量较多但均为小径级, 而红木荷(*Schima wallichii* (DC.) Choisy)和旱冬瓜(*Alnus nepalensis* D. Don)的数量虽少但多为中大径级, 均为乔木层主要伴生树种。表4表明: PLS样地灌木层优势种为纽子果(*Meliosma cuneifolia* Franch.), 次优势种为蒟子(*Piper yunnanense* Tseng), 其重要值分别为6.77%和

6.04%; 排在前5的灌木种之间重要值差距较小; 灌木层内无显著优势乔木种, 重要值排名前10的树种中仅有臀果木(*Pygeum topengii* Merr.)和红锥2种乔木的幼树, 重要值均较低, 分别为3.06%和2.66%; 调查到的所有乔木幼树株数总占比为38.79%, 重要值之和为38.48%。表5表明: PLS样地草本层以草本植物广西豆蔻(*Amomum kwangsiense* D. Fang et X. X. Chen)为优势种, 其重要值为7.98%, 伴生种为金发草(*Pogonatherum paniceum* (Lam.) Hack.)、竹叶草(*Oplismenus compositus* (L.) Beauv.)和卷柏(*Selaginella tamariscina* (P. Beauv.) Spring)。草本层未观察到乔木幼苗分布, 而灌木幼苗重要值之和仅为2.76%。

表3表明: HTL样地乔木层内西南桦为优势种, 在面积 2 500 m^2 的样地内有68.5株, 胸高断面积占比为56.12%, 重要值最高(26.47%); 木荷(*Schima superba* Gardn. et Champ.)虽数量最多, 达167.5株, 但由于其多为中小径级, 重要值稍低于西南桦, 为次优势种; 香面叶、润楠及红锥等树

表3 云南德宏西南桦天然林乔木种的重要值

Table 3 Important values of tree species in natural forests of *Betula alnoides* at Dehong, Yunnan Province

样地 Plot	树种 Species	数量/株 Individual number	相对多度/% Relative abundance	相对优势度/% Relative dominance)	相对频度/% Relative frequency	重要值/% Important value
PLS	润楠 <i>Machilus pingii</i>	54.0±7.6	18.05±5.38	14.61±7.81	11.62±2.15	14.76±4.96
	西南桦 <i>Betula alnoides</i>	7.8±4.0	2.53±1.50	22.86±13.90	3.27±2.11	9.55±5.46
	红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	39.5±22.2	12.18±4.56	7.13±2.87	6.97±1.65	8.76±2.73
	柴桂 <i>Cinnamomum tamala</i>	30.0±9.8	9.63±2.91	2.67±1.79	8.85±2.10	7.05±2.11
	其他树种 Others	181.5±160.5	57.61±48.71	52.75±49.91	69.29±55.83	58.89±49.91
HTL	西南桦 <i>Betula alnoides</i>	68.5±14.8	12.50±4.72	56.12±19.86	10.77±0.40	26.47±8.05
	木荷 <i>Schima superba</i>	167.5±136.5	27.97±19.43	23.20±12.14	11.82±1.90	21.00±11.15
	香面叶 <i>Lindera caudata</i>	95.0±2.8	17.07±3.36	3.42±0.67	12.53±0.89	11.01±0.60
	红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	51.0±53.7	9.95±11.17	2.12±2.77	5.65±2.79	5.91±5.56
	润楠 <i>Machilus pingii</i>	39.0±11.3	6.82±0.86	0.78±0.08	9.74±0.37	5.78±0.19
	其他树种 Others	145.0±114.6	25.71±19.95	14.37±14.69	49.50±37.22	29.85±23.44

注：表中数值为平均值±标准差。下同。

Note: Data in the table are mean±standard deviation. The same below

表4 云南德宏西南桦天然林灌木层植物种的重要值

Table 4 Important values of plant species within shrub layer in natural forests of *Betula alnoides* at Dehong, Yunnan Province

样地 Plot	树种 Species	数量/株 Individual number	相对多度/% Relative abundance	相对优势度/% Relative dominance	相对频度/% Relative frequency	重要值/% Important value
PLS	纽子果 <i>Meliosma cuneifolia</i>	4.0 ± 2.2	5.71 ± 2.49	9.72 ± 5.34	4.88 ± 1.77	6.77 ± 2.92
	蒟蒻 <i>Piper yunnanense</i>	4.3 ± 0.5	6.58 ± 2.39	5.53 ± 1.66	5.99 ± 2.39	6.04 ± 1.74
	罗伞 <i>Brassaiopsis glomerulata</i>	3.5 ± 1.3	5.46 ± 2.35	6.62 ± 1.54	3.54 ± 1.51	5.20 ± 1.01
	其他树种 Others	60.2 ± 70.7	82.26 ± 94.54	78.16 ± 114.87	85.59 ± 97.39	82.00 ± 97.56
HTL	红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	17.0 ± 21.2	15.55 ± 18.41	15.19 ± 21.44	7.86 ± 3.03	12.87 ± 14.29
	纽子果 <i>Meliosma cuneifolia</i>	8.5 ± 7.8	10.20 ± 10.63	14.90 ± 14.55	7.72 ± 5.25	10.94 ± 10.15
	香面叶 <i>Lindera caudata</i>	12.0 ± 2.8	13.33 ± 6.22	8.59 ± 0.14	9.72 ± 2.43	10.54 ± 2.93
	素馨花 <i>Jasminum grandiflorum</i>	14.5 ± 0.7	15.56 ± 3.06	2.54 ± 1.20	7.29 ± 1.82	8.46 ± 2.02
	润楠 <i>Machilus pingii</i>	4.5 ± 4.9	5.51 ± 6.53	5.00 ± 4.65	6.72 ± 6.67	5.74 ± 5.95
	普文楠 <i>Phoebe puwenensis</i>	6.5 ± 7.8	5.99 ± 6.68	3.71 ± 1.00	6.43 ± 5.05	5.37 ± 4.24
	其他树种 Others	32.5 ± 41.7	33.87 ± 43.58	50.08 ± 58.77	54.28 ± 67.08	46.09 ± 56.30

种数量虽较多，但其胸高断面积占比较低，为乔木层主要伴生树种。表明4表明：HTL样地灌木层内，红锥数量和基部断面积均最大，重要值为12.87%，属优势种；纽子果重要值次之，为次优势种。重要值前10的树种中仅有纽子果、素馨花 (*Jasminum grandiflorum* L.) 和西垂茉莉 (*Clerodendrum griffithianum* C. B. Clarke) 3种灌木，重要值之和为21.65%；所有乔木幼树的重要值之和为71.63%。表明5表明：HTL样地草本层以素馨花 (*Jasminum grandiflorum* L.) 为优势种，其

重要值为28.80%。草本层乔木幼苗重要值之和为2.00%，灌木幼苗重要值之和为35.78%。HTL样地内天然更新比PLS更好。

稀有树种为仅在一个样方内调查到的物种，1个以上样方内调查到的种为常见种^[17]。PLS林分乔木层内有25.5个常见种，占总数的56.09%，重要值之和为91.45%；稀有树种有20.3种，以壳斗科数量最多，2.5种，仅有1株的树种有18.0种，如重阳木 (*Bischofia polycarpa* (Levl.) Airy Shaw)、羊蹄甲 (*Bauhinia purpurea* L.)、山牡荆 (*Vitex quinata*

(Lour.) Wall.) 等。HTL 林分乔木层内常见种有 18.0 个, 占总数的 58.97%, 重要值之和为 96.61%; 稀有种有 13.5 个, 多为单科单种, 仅有 1 株的树种有 12.5 个, 如藤黄 (*Garcinia hanburyi* Hook.f.)、四

角蒲桃 (*Syzygium tetragonum* Wall.)、三桠苦 (*Evodia lepta* (Spreng.) Merr.) 等。由此可见, PLS 和 HTL 林分内稀有种所占比例均较低, 且多以小径级林木存在; 以常见种为主, 并占据绝对优势。

表 5 云南德宏西南桦天然林草本层植物种的重要值

Table 5 Important values of plant species within herb layer in natural forests of *Betula alnoides* at Dehong, Yunnan Province

样地 Plot	物种 Species	数量/株 Individuals	相对多度/% Relative abundance	相对盖度/% Relative cover rate	相对频度/% Relative frequency	重要值/% Important value
PLS	广西豆蔻 <i>Amomum kwangsiense</i>	25.3±35.4	8.22±11.08	10.78±16.02	4.95±5.89	7.98±10.86
	金发草 <i>Pogonatherum paniceum</i>	26.5±53.0	9.60±19.21	11.34±22.68	2.04±4.08	7.66±15.32
	竹叶草 <i>Oplismenus compositus</i>	12.8±17.9	8.77±12.03	9.18±13.07	5.00±5.77	7.65±10.02
	卷柏 <i>Selaginella tamariscina</i>	5.8±11.5	4.23±8.46	13.39±26.78	2.50±5.00	6.71±13.41
	疣果冷水花 <i>Pilea verrucosa</i>	10.8±13.8	7.44±9.37	6.70±9.11	4.38±5.91	6.17±8.11
	楼梯草 <i>Elatostema involucratum</i>	20.0±29.8	6.46±9.28	7.57±9.98	3.35±4.41	5.79±7.88
HTL	其他树种 Others	121.5±166.1	55.29±75.00	41.04±58.05	77.79±96.20	58.04±74.58
	素馨花 <i>Jasminum grandiflorum</i>	73.0±56.6	43.30±32.77	29.46±10.91	13.65±0.20	28.80±14.50
	傅氏凤尾蕨 <i>Pteris fauriei</i>	11.5±14.8	7.00±9.07	11.98±14.99	6.52±5.40	8.50±9.81
	阴地蕨 <i>Botrychium ternatum</i>	15.0±7.1	9.04±4.47	4.37±2.09	9.23±1.58	7.55±2.71
	斜羽凤尾蕨 <i>Pteris oshimensis</i>	12.0±15.6	7.31±9.50	8.43±11.72	6.52±5.40	7.42±8.88
	凤尾蕨 <i>Pteris cretica</i> var. <i>nervosa</i>	9.0±12.7	5.49±7.76	6.69±9.46	6.90±9.75	6.36±8.99
	姜 <i>Zingiber officinale</i>	8.0±0.0	4.80±0.12	4.99±1.22	7.88±3.49	5.89±1.61
	其他树种 Others	38.5±53.0	23.07±31.81	34.08±48.09	49.31±65.89	35.48±48.37

3.3 物种多样性

林分草本层物种丰富度表现为 HTL>PLS, 其余各林层物种丰富度、Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数和 Pielou 指数均为 PLS>HTL。PLS 和

HTL 林分的物种丰富度表现为乔木层>灌木层>草本层, Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数均为灌木层>乔木层>草木层, 而 Pielou 指数为灌木层>草本层>乔木层 (表 6)。

表 6 云南德宏西南桦天然林物种多样性特征

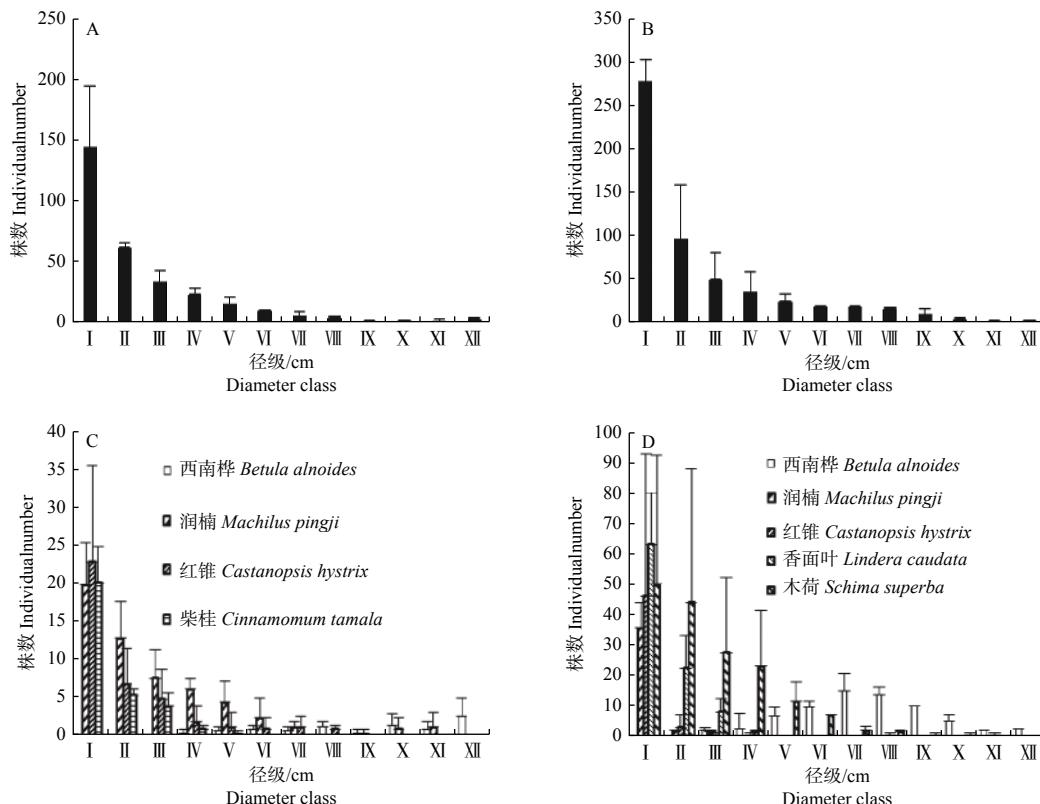
Table 6 Species diversity in natural forests of *Betula alnoides* at Dehong, Yunnan Province

林层 layer	样地 plot	物种丰富度 species richness	Simpson指数 Simpson index	Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index	Pielou指数 Pielou index
乔木层	PLS	45.7±6.4	0.9169±0.0122	4.3186±0.1848	0.7846±0.0189
	HTL	31.5±10.6	0.8284±0.0672	3.2770±0.4461	0.6626±0.0280
灌木层	PLS	35.3±6.3	0.9582±0.0034	4.8113±0.1819	0.9396±0.0166
	HTL	22.5±4.9	0.8739±0.0063	3.5555±0.1351	0.7956±0.0267
草本层	PLS	18.3±2.7	0.8598±0.0318	3.3688±0.0983	0.8090±0.0651
	HTL	18.5±6.4	0.7127±0.2326	2.7434±0.7263	0.6742±0.2563

3.4 林分径级结构

从图 1A、B 可看出: 2 种类型林分的径级结构整体上均随径级增大林木数量急剧减小的趋势,

即倒 J 形。PLS 和 HTL 林分内 DBH<18 cm 的林木分别占总株数的 77.01% 和 75.22%, 33 cm≤DBH<48 cm 的林木分别占总株数的 4.33% 和 8.62%; 而



注：A 和 B 分别为 PLS 和 HTL 林分径级结构，C 和 D 分别为 PLS 和 HTL 重要值 $\geq 5.00\%$ 的乔木种的径级结构。I, $3 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 8 \text{ cm}$; II, $8 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 13 \text{ cm}$; III, $13 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 18 \text{ cm}$; IV, $18 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 23 \text{ cm}$; V, $23 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 28 \text{ cm}$; VI, $28 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 33 \text{ cm}$; VII, $33 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 38 \text{ cm}$; VIII, $38 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 43 \text{ cm}$; IX, $43 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 48 \text{ cm}$; X, $48 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 53 \text{ cm}$; XI, $53 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 58 \text{ cm}$; XII, $\text{DBH} \geq 58 \text{ cm}$ 。

Notes: A and B refer to the diameter classes of trees in plots PLS and HTL, respectively; C and D refer to the diameter classes of the tree with importance value index not less than 5.00% in plots PLS and HTL, respectively.

图 1 云南德宏西南桦天然林乔木层的径级结构

Fig. 1 Diameter distribution within tree layer in natural *Betula alnoides* forests at Dehong, Yunnan Province

DBH $\geq 48 \text{ cm}$ 的林木占比分别为 2.30% 和 1.96%，林分均以西南桦为主，除此外 PLS 林分或伴有少量旱冬瓜、翅果麻和润楠等 6 个树种，而 HTL 仅有红锥和木荷 2 个树种，且均只有 1 株。

由图 1C、D 可知：西南桦在 PLS 林分内无小径级分布，主要集中在大径级；DBH $\geq 48 \text{ cm}$ 的株数占比为 47.39%， $18 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 33 \text{ cm}$ 和 $33 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 48 \text{ cm}$ 株数占比相差不大，分别为 27.67% 和 24.94%。西南桦在 HTL 林分内主要在 VII 至 IX 径级 ($33 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 48 \text{ cm}$)，株数占比为 56.53%；中小径级 ($\text{DBH} < 18 \text{ cm}$) 平均仅有 2 株，占比为 3.22%；DBH $\geq 48 \text{ cm}$ 的林木株数占比为 13.40%。PLS 和 HTL 林分内胸径的最大树种均为西南桦，最大胸径分别为 117.8、61.0 cm，其余树种均以小径级分布为主。PLS 林分内柴桂 DBH $< 18 \text{ cm}$ 的株数占比达 97.26%，润楠的占比为 73.22%；DBH $\geq 33 \text{ cm}$ 的树种仅有润楠和红锥，株数占比分别为

4.91% 和 5.00%；HTL 林分内润楠全部分布在 $\text{DBH} < 18 \text{ cm}$ ， $\text{DBH} < 18 \text{ cm}$ 的木荷占比为 68.16%；而 $\text{DBH} \geq 33 \text{ cm}$ 的林木仅有木荷和红锥，株数占比均较小，分别为 3.76% 和 1.12%。西南桦在 PLS 林分内径级结构呈不规则分布，而 HTL 林分内则呈非典型单峰状分布；其余树种在各林分内的径级分布均呈倒 J 形。

4 讨论

PLS 和 HTL 2 种林分均为人为干扰后在自然因素的驱动下演替形成的天然次生林，其恢复时间分别为 52、43 a。PLS 比 HTL 林分约早 10 a，PLS 林分内物种比 HTL 更丰富。相对于 HTL 而言，PLS 林分存在更多的偶见种和稀有种，其各项多样性指数均高于 HTL，但 2 个林分物种多样性指数均较高，说明林分内物种丰富。林分整体径级结构均表现为倒 J 形，林分更新良好。

从物种组成及其重要值看, PLS 林分主要以润楠、红锥等演替后期树种在乔木层占据主要地位, 但多以小径级木存在; 西南桦、旱冬瓜等先锋树种数量较少, 但均以大径级木存在, 亦占据比较重要的地位; 林下更新则多以演替中后期较耐荫树种为主。HTL 林分内演替早期种数量更多, 但大多仅有 1 株; 西南桦、香面叶等先锋树种在乔木层中占据主要地位; 西南桦以中大径级分布为主, 而香面叶以小径级分布为主; 木荷、泡花树等过渡种在乔木层的重要值亦较大, 润楠、红锥等演替后期种在乔木层亦占据重要地位; 林下更新主要以演替中后期树种为主, 但演替早期种香面叶更新幼苗重要值亦较高。彭少麟等^[18]对鼎湖山厚壳桂群落的动态演替过程研究表明, 林分演替早期以阳性树种为主, 当演替后期种与早期种在林分中共同占据主导地位时, 林分处于演替中期; 当林分以演替后期种为主, 演替早期种处于衰退阶段, 林分处于演替中后期; 演替后期树种占据上层木主要地位时, 林分越趋顶级群落。由此推断, PLS 林分处于演替中后期, 而 HTL 林分处于演替中期。重要值分析亦有助于制定天然林经营和保护策略, 依据树种重要值分布, 对林内润楠、西南桦、红锥等用材树种的大径级林木可适当进行采伐利用, 改善林分内的光照条件, 释放空间促进林冠下物种更迭; 而对重要值和出现频率较低的稀有树种则需加强保护, 以提高生态系统稳定性。

通常认为, 多样性较高的群落其稳定性亦较高, 物种组成越丰富, 林分结构越复杂, 演替阶段越趋顶级^[19-20]。PLS 和 HTL 林分各项多样性指数均比较高, 但 PLS 林分各林层物种组成更加丰富, 多样性也更高, 且综合 Shannon-Wiener 和 Pielou 指标看, PLS 林分不仅物种丰富, 各物种数量占比亦较平均。2 种类型的林分其各林层的多样性指数多以灌木层最高, 草本层最低, 这与胡正华等^[21]对浙江古田山针叶林、针阔混交异龄林和甜槠常绿阔叶林以及程红梅等^[22]对大蜀山马尾松天然林、针阔混交天然林和短毛櫟林的研究结果相似。草本层多样性最低, 最主要的原因是乔木和灌木层的遮挡, 林分密集程度偏高, 林下光照不足, 而灌木层多样性较高或与光照条件稍优、乔木种因更新良好幼树较多有关。

径级结构分析不仅能了解某一树种的生存状况

和生长趋向, 还能揭示林分竞争和多样性, 并有助于解释林分演替途径, 预测未来发展趋势^[23-24]。本研究中, 2 种林分的径级结构均呈倒 J 形, 说明其天然更新状况良好且具有较高的稳定性。西南桦为强阳性先锋树种, 于林分演替早期占据优势地位, 其在 PLS 样地内均为大径级木, 主要分布在Ⅺ径级且在Ⅹ径级出现小高峰; 在 HTL 林分内多为中径级木, 且呈现单峰状, 在Ⅶ 和Ⅷ 径级出现高峰。主要由于 2 种林分在演替初期由于光照充足, 附近西南桦在天然下种更新速度快, 因此, 在早期出现小高峰, 后期由于其它树种的种群逐渐壮大, 西南桦更新受阻, 其径级差异可能与演替时间长短有关。PLS 样地内西南桦群体处在衰退阶段, 而 HTL 西南桦群体正居于稳定的生长阶段。

林分自然恢复前所经历的干扰方式是导致林分存在上述差异的主要原因, PLS 林分为皆伐后自然恢复成林, 而 HTL 林分为刀耕火种弃耕后自然恢复成林。皆伐通过一次性伐尽林木, 但采伐后仍留有幼苗幼树, 且土壤种子库未受破坏; 而刀耕火种虽然能在短时间增加土壤养分含量, 消除病虫害减少杂草萌生, 但严重破坏土壤种子库, 改变种子库结构和成分, 使耐高温耐火烧物种种类增加^[25], 这也是本研究中 HTL 林分木荷重要值较高的原因所在。因此, 相对于森林采伐和飓风等大型自然灾害干扰模式, 刀耕火种对林分造成的影响更深远, 危害程度更高^[26]。刀耕火种弃荒后通常需要更久的时间才能恢复到干扰前的水平, 而由于种子库的缺乏, 有的林分甚至难以恢复^[27-28]。如冯广等^[29]比较刀耕火种和皆伐常绿落叶阔叶混交林自然恢复成林过程, 发现刀耕火种后次生林自然恢复所需时间明显比皆伐林地长; 又如丁易等^[30]研究海南岛霸王岭热带雨林恢复过程中的植被动态, 发现刀耕火种弃耕地自然恢复成林过程中存在明显的停滞期。此外, 林分起始时间亦可能导致林分物种多样性差异^[31]。

5 结论

派罗山和桦桃岭的西南桦天然林分别为原始林皆伐和刀耕火种撂荒后经自然恢复形成的林分, 派罗山林分的物种组成较桦桃岭更复杂, 且多样性更高, 派罗山林分所处的演替阶段较桦桃岭林分更后期, 与其林分自然形成前所受干扰有关。研究结果对于西南桦人工林经营具有指导意义, 如通过适当

间伐西南桦人工纯林，并引入红锥、木荷和润楠等演替中后期乡土树种，通过近自然化改造，加速林分自然演替进程，增强林分的稳定性。本研究仅调查西南桦天然林物种组成及多样性，今后将通过长期样地监测，分析林分物种组成及多样性变化规律，揭示其演替规律，并结合植物功能性状、区系特征、微环境和空间结构等因素，深入探究森林群落树种间关系以及经营管理。

参考文献：

- [1] 张宋智, 刘文桢, 郭小龙, 等. 秦岭西段锐齿栎群落林木个体大小分布特征及物种多样性[J]. 林业科学, 2010, 23 (1): 65-70.
- [2] Duffy J E, Godwin C M, Cardinale B J. Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity[J]. Nature, 2017, 549(7671): 261-264.
- [3] 封 磊, 洪 伟, 吴承祯, 等. 武夷山黄山松群落物种多样性与种群空间格局的研究[J]. 中国生态农业学报, 2004, 12 (3): 16-18.
- [4] 贾小容, 苏志尧. 广东省山茶科物种丰富度水平地带性格局分析[J]. 林业科学, 2008, 21 (4): 469-474.
- [5] 潘婷婷, 陈 林, 杨国栋, 等. 南京北部郊野森林群落物种多样性及其环境解释[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2020, 44 (6): 48-54.
- [6] Loreau M, Hector A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments[J]. Nature, 2001, 412(6842): 72-76.
- [7] 徐 炜, 马志远, 井 新, 等. 生物多样性与生态系统多功能性: 进展与展望[J]. 生物多样性, 2016, 24 (1): 55-71.
- [8] 曾 杰, 郭文福, 赵志刚, 等. 我国西南桦研究的回顾与展望[J]. 林业科学, 2006, 19 (3): 379-384.
- [9] 陈宏伟, 李 江, 周 彬, 等. 西南桦人工林与山地雨林的群落学特征比较[J]. 植物学通报, 2006, 23 (2): 169-176.
- [10] 李莲芳, 刘永刚, 孟 梦, 等. 热带山桂花、西南桦人工幼林植物区系成分分析[J]. 广西植物, 2007, 27 (3): 414-419.
- [11] 李品荣, 曾觉民, 陈 强, 等. 西南桦人工纯林与混交林群落学特征比较[J]. 东北林业大学学报, 2007, 35 (5): 14-16.
- [12] 王卫斌, 杨德军, 曹建新. 西南桦人工林植物多样性与相似性比较[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2009, 33 (5): 32-36.
- [13] 庞圣江, 张 培, 杨保国, 等. 广西大青山西南桦人工林林下植物多样性与稳定性[J]. 中南林业科技大学学报, 2018, 38 (2): 103-107.
- [14] 张维伟, 薛文艳, 杨 斌, 等. 桥山栎林群落结构特征与物种多样性相关关系分析[J]. 生态学报, 2019, 39 (11): 3991-4001.
- [15] 宋永昌. 植被生态学[M]. 上海: 华东师范大学出版社, 2001.
- [16] 王伯荪, 余世孝, 彭少麟, 等. 植物群落学实验手册[M]. 广州: 广东高等教育出版社, 1996.
- [17] 赵丽娟, 项文化, 李家湘, 等. 中亚热带石栎-青冈群落物种组成、结构及区系特征[J]. 林业科学, 2013, 49 (12): 10-17.
- [18] 彭少麟, 方 炜, 任 海, 等. 鼎湖山厚壳桂群落演替过程的组成和结构动态[J]. 植物生态学报, 1998, 22 (3): 245-249.
- [19] 闫东峰, 朱 漾, 杨喜田. 宝天曼栎类天然林物种多样性与稳定性[J]. 浙江农林大学学报, 2011, 28 (4): 628-633.
- [20] 高润梅, 石晓东, 郭跃东. 山西西峪河上游河岸林群落稳定性评价[J]. 植物生态学报, 2012, 36 (6): 491-503.
- [21] 胡正华, 于明坚. 浙江古田山常绿阔叶林演替序列研究: 群落物种多样性[J]. 生态学杂志, 2006, 25 (6): 603-606.
- [22] 程红梅, 田 锯, 田兴军. 大蜀山孤岛状山体植被演替阶段物种多样性变化规律[J]. 生态学杂志, 2015, 34 (7): 1830-1837.
- [23] 王健敏, 刘 娟, 陈晓鸣, 等. 云南松天然林及人工林群落结构和物种多样性比较[J]. 林业科学, 2010, 23 (4): 515-522.
- [24] 周泽宇, 杨绕华, 张玉珍, 等. 华北落叶松人工林直径分布预测模型构建[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2020, 44 (2): 117-124.
- [25] 唐 勇, 曹 敏, 张建侯, 等. 刀耕火种对山黄麻林土壤种子库的影响[J]. 植物分类与资源学报, 1997, 19 (4): 423-428.
- [26] Ding Y, Zang R G, Liu S R, et al. Recovery of woody plant diversity in tropical rain forests in southern China after logging and shifting cultivation[J]. Biological Conservation, 2012, 145: 225-233.
- [27] Lawrence D. Biomass accumulation after 10–200 years of shifting cultivation in Bornean rain forest[J]. Ecology, 2005, 86: 26-33.
- [28] Chazdon R L. Chance and determinism in tropical forest succession[M]//Carson W P, Schnitzer S A. Tropical Forest Community Ecology. Wiley-Blackwell, Oxford, 2008: 384-408.
- [29] 冯 广, 李俊清, 臧润国, 等. 皆伐与刀耕火种后常绿-落叶阔叶混交林的动态恢复机制[J]. 北京林业大学学报, 2019, 41 (10): 1-10.
- [30] 丁 易, 臧润国. 海南岛霸王岭热带低地雨林植被恢复动态[J]. 植物生态学报, 2011, 35 (5): 577-586.
- [31] Kallimanis A S, Halley J M, Vokou D, et al. The scale of analysis determines the spatial pattern of woody species diversity in the Mediterranean environment[J]. Plant Ecology, 2008, 196(1): 143-151.

Species Composition and Diversity of *Betula alnoides* Natural Forests at Dehong Prefecture, Yunnan Province

LUO Dan¹, WANG Chun-sheng¹, DAO Bao-hui², ZHAO Zhi-gang¹, GUO Jun-jie¹, ZENG Jie¹

(1. Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520, Guangdong, China;

2. Forest Institute of Dehong Prefecture, Ruili 678600, Yunnan, China)

Abstract: [Objective] Species composition and diversity characteristics of *Betula alnoides* natural forests were investigated to provide evidences for biodiversity conservation of *B. alnoides* natural forests as well as close-to-nature management of *B. alnoides* plantation. [Method] Plots with total areas of 10,000 m² and 5,000 m² were set up to investigate the species diversity in the forests at Pailuo Mountain, Ruili (PLS) and Huatao Ridge, Mangshi (HTL), Dehong Prefecture, Yunnan Province, respectively. The former stand was naturally regenerated after clear-cutting in 1958, while the other was naturally regenerated on abandoned land after slash-and burn cultivation in 1967. The Simpson index, Shannon-Wiener index and Pielou evenness index were used to analyze the species composition and diversity of tree, shrub and herb layers. The diameter class distributions were analyzed for the whole stand and the main tree species with importance value above 5.00%. [Result] There was no absolute dominant species in PLS stand, and the most important species in PLS was *Machilus pingii* (14.76%) and *B. alnoides* (9.55%). The species with the largest important value in HTL stands was *B. alnoides* (26.47%), which was absolutely dominant in the stand. The species richness (except herb layer), Simpson dominance index, Shannon-Wiener diversity index and Pielou evenness index in each layer of PLS stand were higher than those of HTL stands, but the species dominance was lower in PLS stands. The species distribution was more evenly distributed in PLS stand. Simpson dominance index, Shannon-Wiener diversity index and Pielou evenness index were the highest in shrub layer, while the highest species richness was observed in tree layer. The diameter-class structures of both the stands were inverted J-shaped, and the main tree species with important value above 5.00% were concentrated in the middle and small sized classes except *B. alnoides* which was in large and middle-sized classes. [Conclusion] The PLS stand is much closer to late succession stage than HTL stand, and they all belong to stable coenotypes. These findings could provide evidences and technical support for conservation of *B. alnoides* natural forest and close-to-nature transformation and management of *B. alnoides* pure plantation.

Keywords: *Betula alnoides*; natural forest; tree species composition; vegetation diversity; diameter class

(责任编辑: 徐玉秀)