

云南哀牢山栎类次生林树种多样性特征研究

何永涛^{1,3} 李贵才^{2,3*} 曹 敏³ 唐 勇³

(1. 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; 2. 中国科学院遥感应用研究所遥感信息科学开放实验室, 北京 100101; 3. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 昆明 650223)

摘要: 在哀牢山徐家坝地区, 采用样方调查的方法对中山湿性常绿阔叶林受到人为破坏后形成的栎类次生林的树种多样性特征进行了研究。结果表明, 恢复约 40 a 的栎类次生林的乔木树种组成主要以云南越桔(*Vaccinium duclouxii*) 为主。树种的萌生现象非常突出, 超过 2/3 的树种具有萌生现象, 在 $DBH \geq 3$ cm 的植株中有 72.7% 是由无性系萌株产生的。栎类次生林乔木的密度随高度级、径级的增加而递减, 但树种丰富度却不随树木的密度增加而增加。以 Shannon-Wiener 指数 H' 、Simpson 指数 D' 和 Fisher 指数 α 计算了栎类次生林的树种多样性 ($H'=1.42 \pm 0.27$; $D'=0.65 \pm 0.09$; $\alpha=2.59 \pm 1.16$), 并与中山湿性常绿阔叶林的树种多样性进行了比较, 结果显示处于演替顶级阶段的中山湿性常绿阔叶林具有更高的树种多样性。

关键词: 树种多样性; 省次生林; 哀牢山; 云南

中图分类号: S718.542

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395 (2003) 02-0104-05

Tree Species Diversity of a Secondary Broadleaved Forest on Ailao Mountain in Yunnan

HE Yong-tao^{1,3} LI Gui-cai^{2,3*} CAO Min³ TANG Yong³

(1. Institute of Geographical Science and Natural Resource Research, CAS, Beijing 100101, China;

2. Laboratory of Remote Sensing Information Science, Institute of Remote Sensing Application, CAS, Beijing 100101, China;

3. Xishuangbanna Tropical Botanic Garden, CAS, Kunming 650223, China)

Abstract: Tree species diversity of a 40-yr-old secondary broadleaved forest which was destroyed by human cutting was investigated for 18 sample plots (each 100 m²) in Ailaoshan Nature Reserve, Yunnan Province. Measurements included species composition, tree height, diameter at breast height, and sprouting. The results revealed that the dominant species was *Vaccinium duclouxii*, and more than 2/3 of tree species and 72.7% of the total individuals ($DBH \geq 3$ cm) were regenerated by sprouting. Tree density in the forest decreased with the increases of height class and diameter class, whereas species abundance did not increase. Tree species diversity in the secondary forest was significantly lower than that in montane moist evergreen broadleaved forest at climax stage as compared by Shannon-wiener index, Simpson's diversity index, and Fisher's index.

Key words: Tree species diversity; Secondary broadleaved forest; Ailao Mountain; Yunnan

我国分布着世界上面积最大且最为典型的常绿阔叶林, 但这些常绿阔叶林受到了过多的人为干扰, 目前能保持原始状态的已经不多, 现大面积存在的则是人为破坏后形成的各类次生林。1998 年,

我国政府开始实施大规模的天然林保护工程^[1], 这不仅使珍贵的天然林资源得到了保护, 而且也为次生林的恢复演替提供了必要的条件。物种多样性作为森林群落演替进程中的一个重要指标, 反映了群落的组成和结构特征^[2]。对次生林的物种多样性进行研究, 如探讨物种多样性的维持机制以及退化生态系统的恢复机理等, 不仅具有重要的理论意义, 同时还可为此类森林的管理保护和抚育更新提供

收稿日期 2002-07-15 接受日期 2002-11-18

基金项目: 中国科学院“九五”重大项目 (KZ951-A1-104); 中国科学院地理科学与资源研究所知识创新工程所所长基金项目 (SJI0G-C00-01); 中国科学院重大项目 (KZCX1-SW-01-02) 资助。

* 通讯作者 Corresponding author

依据。近年来,对常绿阔叶林恢复过程中物种多样性特征的研究已引起了广泛的重视^[3-7]。

中山湿性常绿阔叶林是目前云南省保存面积最大的一类常绿阔叶林,它是山地垂直带上分布的代表性植被类型^[8]。广泛分布于徐家坝地区的以木果柯(*Lithocarpus xylocarpus*)、硬壳柯(*L. hancei*)、变色锥 (*Castanopsis rufescens*)、翅柄紫茎(*Stewartia pteropetiolata*)、南洋木荷(*Schima noronhae*)为优势种的常绿阔叶林是这类森林的典型代表^[9]。栎类次生林就是中山湿性常绿阔叶林受到人为砍伐、皆伐后,土壤表层仅受到轻微或局部的破坏但其伐桩根系未受到破坏而仍有较强的萌生能力,并通过萌生植株恢复生机而形成的^[10,11]。Young 等曾在徐家坝地区对恢复时间约 80–100 a 的栎类次生林的群落结构进行了研究,并与中山湿性常绿阔叶林作了比较,结果发现二者之间存在着较大的差异^[4]。本文选择恢复时间约 40 a 的栎类次生林,通过样方调查并与当地原生林的树种组成进行比较,以探讨这一阶段次生林的树种多样性特征。

1 研究地区概况

以徐家坝地区为中心的哀牢山自然保护区位于北纬 24° 32', 东经 101° 01', 海拔 2 400–2 600 m。年平均温度 11.3℃, 月平均最高温 15.6℃ (7月), 月平均最低温 5.4℃ (1 月), ≥10℃ 的活动积温在 3 420℃ 左右。年平均降雨量为 1 931.1 mm, 85% 以上的降雨集中分布在雨季 (5–10 月)。年蒸发量小于降雨量, 仅为 1 845.9 mm, 气候温凉而潮湿。森林分布区的土壤主要为山地黄棕壤。以木果柯为标志的中山湿性常绿阔叶林普遍分布于徐家坝地区海

拔 2 400–2 600 m 之间广阔的平缓坡地和山脊上, 面积约 29.2 km², 占全区总面积的 77.5%, 而且连接成大片, 是本区分布最广、面积最大的森林群落。栎类次生林则分布在林缘和个别山地丘陵空地上。

2 研究方法

据了解, 50 年代末、60 年代初由于修建徐家坝水库的需要, 陆陆续续地在水库周围砍伐了一些树木, 这些砍伐迹地受到保护后逐渐恢复成为目前的栎类次生林, 我们的调查样地即选定于此。进行树种多样性调查时, 以 100 m² (10 m×10 m) 为单位取样面积, 随机设置样方 18 个, 记录样方内 DBH≥3 cm 的所有乔木的种名、高度和胸径。无性系萌生分株当作独立的单株^[7,12]。

采用以下 4 类多样性指数^[13]测定树种多样性

- (1) 丰富度 S : 指样地内记录的物种数量
- (2) Shannon-Wiener 指数: $H = - \sum p_i \ln p_i$
- (3) Simpson 指数: $D = 1 - \sum p_i^2$
- (4) α 指数: $S = \alpha \ln (1+N/\alpha)$

式中 p_i 是第 i 种的个体数占该样方内总个体数的比例, N 为样方中所有树种的总个体数, S 为所计算样方内的物种数目。

3 结果

3.1 优势树种组成

调查结果表明, 恢复时间约 40 a 的栎类次生林群落高约 12–16 m, 无明显分层, 地表几乎无草本层, 仅有零星的细梗苔草 (*Carex teinogyna*)。在 18 个样方内, 共记录到胸径在 3 cm 以上的乔木树种 23 个 (表 1 列出了其中的前 10 个)。

表 1 哀牢山栎类次生林优势乔木树种 (DBH≥3 cm) 的数量特征
Table 1 Quantitative characteristics of major tree species (DBH≥3 cm) in secondary broadleaved forest

植物 Species	相对密度 Relative density (%)	相对显著度 Relative dominance (%)	相对频度 Relative frequency (%)	重要值 Importance value
云南越桔 <i>Vaccinium duclouxii</i>	54.39	22.09	12.95	89.43
硬壳柯 <i>Lithocarpus hancei</i>	14.80	30.71	12.95	58.45
厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	8.16	11.46	10.79	30.41
小叶冬青 <i>Ilex micrococca</i>	6.33	5.62	11.51	23.46
珍珠花 <i>Lyonia ovalifolia</i>	3.57	6.45	9.35	19.37
滇山杨 <i>Populus bonatii</i>	2.35	3.84	6.47	12.66
木果柯 <i>Lithocarpus xylocarpus</i>	1.84	5.45	3.60	10.88
顺宁厚叶柯 <i>L. pachyphyllus</i> var. <i>fruticosus</i>	0.92	3.18	2.88	6.98
变色锥 <i>Castanopsis rufescens</i>	0.82	1.27	4.32	6.41
歪叶柃 <i>Eurya obliquifolia</i>	1.33	0.40	4.32	6.04

从重要值来看,主要以云南越桔、硬壳柯、厚皮香、小叶冬青和珍珠花占优势。其中,云南越桔的优势地位最为明显,其数量达到了 533 株,占总调查树木株数的 1/2 以上,重要值也远远高于其它树种。而从相对显著度来看,则硬壳柯的优势最为明显。

3.2 萌生情况

哀牢山的中山湿性常绿阔叶林被破坏后,萌生已经成了当地主要树种进行自我更新的主要方式^[4],而在栎类次生林中树种的萌生现象更为突出。在调查到的 23 个乔木树种中有萌生现象的树种达到了 16 个,超过了 2/3;且有 72.7%的植株是通过无性系萌株产生的,单丛萌生植株数量最多达到了 9 株(云南越桔),但超过 1/2 的单丛萌生植株都为 2 株。由表 2 可见,在次生林优势树种中,由萌生产生的无性系分株均占到了调查株数的 50%以上。在次生林中重要值最高的云南越桔,其无性系分株所占的比例也最高,达到了 86.5%,可见萌生在此类次生林的恢复、更新中有着重要的作用。

3.3 植株密度与物种多样性

根据调查统计,栎类次生林乔木密度为 4 100–

8 200 株 hm^{-2} ,平均 5 400 株 hm^{-2} ,远远高于原生林的乔木平均密度 1 631 株 hm^{-2} ,但其树种多样性却远远低于原生林(表 3)。这很大程度上是由于栎类次生林由数量众多的萌生植株组成,造成了其乔木密度大但种类多样性低的格局。

3.4 径级变化与物种多样性

从图 1 可以看出,在栎类次生林中,随着径级的增加乔木的数量迅速减少,同时树种的丰富度也相应降低。但树种丰富度的最高点不在乔木数量最多的 3–8cm 径级内,而是出现在 8–13cm 的径级内。大多数的植株都以小径级存在,胸径在 18 cm 以下的植株数量占总数的 91%,其中 8 cm 以下的植株数量就超过了 50%。这可能是由于砍伐时间的同步性造成了次生林中树木径级分布趋于均一。而在中山湿性常绿阔叶林内,其径级分布表现为一个连续的金字塔状,树种数也随乔木数量的增加而增加^[15]。

3.5 植株高度与物种多样性

以 3 m 为一个高度级(上限外排法),统计出哀牢山栎类次生林不同高度级内树木的种数,即树

表 2 栎类次生林树种萌生情况			
Table 2 Sprouting of dominant trees in secondary broadleaved forest			
树种名称 Species	总调查株数 Total number of sampled trees	萌生株数 Number of Sprouts	萌生株数比例 % of sprouts
云南越桔 <i>Vaccinium duclouxii</i>	533	461	86.5
硬壳柯 <i>Lithocarpus hancei</i>	145	96	66.2
厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	80	45	56.3
小叶冬青 <i>Ilex micrococca</i>	62	34	54.8
珍珠花 <i>Lyonia ovalifolia</i>	35	20	57.1

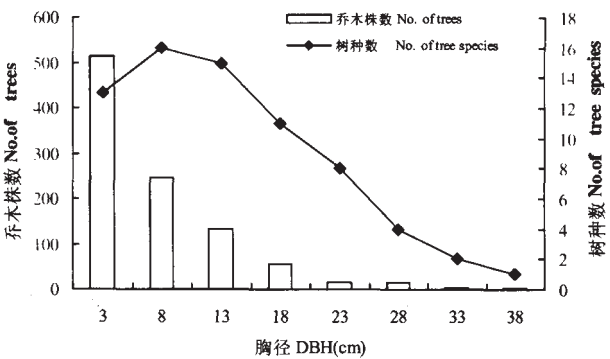


图 1 哀牢山栎类次生林树种数随径级的变化
Fig. 1 Distribution of the numbers of tree species and individuals in different DBH classes in secondary broadleaved forest

表 3 栎类次生林树种多样性					
Table 3 Tree species diversity in secondary broadleaved forest					
类型 Forest type	N	S	H	D	α
栎类次生林 Secondary montane moist evergreen broadleaved forest	18× (10m×10m)	7.72 ± 2.40	1.42 ± 0.27	0.65±0.09	2.59± 1.16
中山湿性常绿阔叶林 ^[15] Montane moist evergreen broadleaved forest	18× (20m×20m)	17.56± 2.31	2.53 ± 0.14	11.76 ±2.85	8.12 ± 1.72

N 为样方数; S, H, D, α 分别为样方内树种的数量、Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数和 α 指数。
N, Number of sample plots; S, Number of tree species; H, Shannon-Wiener index; D, Simpson's index; α , Fisher's index.

种丰富度(图2)。结果表明,大多数植株的高度都在9 m以下,占总数的70.3%。随着高度的增加乔木的数量逐渐减少,但树种丰富度却呈现出了先增加后下降的趋势,其最高值出现在9–12 m的高度中。

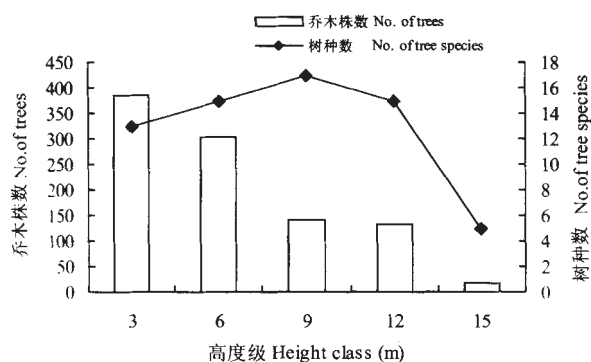


图2 哀牢山栎类次生林不同高度级内的树种数

Fig. 2 Distribution of the numbers of tree species and individuals in different plant height classes in secondary broadleaved forest

4 讨论

树种组成特征 与中山湿性常绿阔叶林相比,受人为干扰后恢复约40 a的栎类次生林在群落结构和树种组成上存在着明显的差异。首先,从群落结构上看,原生常绿阔叶林明显地分为4层,即乔木层、乔木亚层、灌木层和草本层,其中灌木层以大量的箭竹占优势,群落高度一般都在25 m左右。栎类次生林的群落结构则简单得多,无明显的分层,林下几乎无箭竹的存在,地上草本稀少,群落高度只有12–16m。其次,在优势树种组成上,原生常绿阔叶林主要以木果柯、变色锥、硬壳柯为主,云南越桔只出现在其乔木亚层^[5],而在栎类次生林内,云南越桔则占据了绝对的优势地位,占调查植株的54.4%,重要值也远远高于其它树种,这在很大程度上是由于云南越桔存在大量的萌生植株所造成的。

树种组成的变化趋势 从树种的相对频度和相对优势度看,这一阶段的栎类次生林主要以硬壳柯占优势。而从树木的径级分布来看,在胸径超过18 cm的乔木中硬壳柯占了43.2%,其次是南洋木荷和木果石栎,而云南越桔只有2株。高度分布上,在高度超过12 m的乔木中,硬壳柯占了40%。这表明木果柯、硬壳柯和南洋木荷等原生林中的优势乔木树种已经逐渐在栎类次生林的上层乔木组成中占据优势地位,这将使栎类次生林逐渐向中山湿性常绿阔叶林过渡。而作为栎类次生林中优势树

种的云南越桔,则是依靠其萌生特性强的优势,有73.5%的植株都以小径级($DBH \leq 8$ cm)存在,占同一径级所有乔木数量的76.3%;在高度不超过6 m的乔木中,云南越桔的数量也占到了77.7%。因此在逐渐演替的过程中,云南越桔必然会处于劣势地位,很难进入乔木上层空间,只能作为乔木亚层树种存在,而硬壳柯、木果柯、南洋木荷等树种将逐渐取代其优势地位。Young等^[4]的研究结果也证明了这一点,恢复时间约为80–100 a次生林的群落虽然仍然具有明显的萌生现象和径级分布不完整等特点,但其乔木层已经明显地分为两层,即乔木上层和乔木亚层,地表也有明显的箭竹层和草本层覆被,群落高度平均达到了20.5m,其中乔木上层以硬壳柯占优势,相对显著度达42%,其它的优势树种(按相对显著度)依次是变色锥、木果柯、南洋木荷,萌生现象比较突出的树种是硬壳柯和变色锥;在乔木亚层,则仍以云南越桔占优势,其相对显著度达42%,其余的优势树种还有硬壳柯、变色锥和小花山茶等。以上处于不同演替阶段的群落结构和优势树种组成上的变化反映了群落的演替动态方向,即栎类次生林正向着以硬壳柯、木果柯等树种占优势的演替顶极阶段发展。

次生林演替过程中的树种多样性变化 根据温远光等在广西大明山的研究结果,在常绿阔叶林受到破坏以后的恢复过程中,乔木层的物种多样性呈前期(2–20 a)迅速增加、中期(50–60 a)减少、后期(150 a以上)又增加的趋势^[6]。朱锦懋等在闽北的研究结果也表明,长期封禁保护的森林群落乔木层的Shannon-Wiener指数(平均2.55)比人为干扰后的退化森林群落(平均2.30)高^[5]。而本研究所选择的栎类次生林,其恢复时间约在40 a左右,其树种多样性远远低于中山湿性常绿阔叶林,这也正符合这一多样性变化趋势。

此外,根据Young等对恢复时间约80–100 a的栎类次生林木本植物的统计,在4 000 m²的调查样地中,有木本植物84种,而对应的原生林中只有91种^[4],尽管其多样性明显高于恢复约40 a的栎类次生林,但仍然低于原生常绿阔叶林。Young等还对哀牢山原生常绿阔叶林被破坏后形成的另一类次生林—云南松(*Pinus yunnanensis*)林进行了比较研究,结果表明其木本植物的多样性也远远低于原生林^[3]。

由此可见,人为活动的过渡干扰会导致常绿阔

叶林高等木本植物多样性的减少, 随着演替的进展, 其多样性虽然会逐渐得到恢复, 但相对于破坏的速度来说, 恢复是一个相当漫长的过程。因此我们在加强对现有原生林保护的基础之上, 还应该重视对人为破坏后形成的一系列次生林的管理和抚育, 以促进其恢复。

致谢:中国科学院西双版纳热带植物园哀牢山森林生态系统定位站的杨国平参与了本文的野外调查工作, 李达文、杨文铮、罗成昌等给予了大力协助, 谨此一并致谢。

参考文献

- [1] Zhang P C, Shao G F, Zhao G, et al. China's forest policy for the 21st century [J]. Science, 2000, 288: 2135–2136.
- [2] Chen L Z (陈灵芝). Biodiversity in China: Current Status and Protective Strategies [M]. Beijing: Science Press, 1993, 112–156 (in Chinese).
- [3] Young S, Wang Z J. Comparison of secondary and primary forests in the Ailao Shan region of Yunnan, China [J]. For Ecol Manag, 1989, 28: 281–300.
- [4] Young S, Carpenter C, Wang Z J. A study of the structure and composition of old growth and secondary broad-leaved forest in the Ailao Mountains of Yunnan, China [J]. Mount Res Dev, 1992, 12 (3): 269–284.
- [5] Zhu J M (朱锦懋), Jiang Z L (姜志林), Jiang W (蒋伟), et al. The effects of human caused disturbance on species diversity of forest community in northern Fujian Province [J]. Chin Biodiv (生物多样性), 1997, 5(4): 263–270 (in Chinese).
- [6] Wen Y G (温远光), Yuan C G (元昌安), Li X X (李信贤), et al. Development of species diversity in vegetation restoration process in mid-mountain region of Damingshan, Guangxi [J]. Acta Phytoecol Sin (植物生态学报), 1998, 22(1): 33–40 (in Chinese).
- [7] Zhang G F (张光富). Species diversity of a shrub community in Tiantong region of Zhejiang Province and its implication for succession [J]. Chin Biodiv (生物多样性), 2000, 8(3): 271–276 (in Chinese).
- [8] Jiang H Q (姜汉桥). Distributional features and zonal regularity of vegetation in Yunnan [J]. Acta Bot Yunnan (云南植物研究), 1980, 2(1): 22–31; 2(2): 142–151 (in Chinese).
- [9] Jin Z Z (金振洲). On the characteristics and the nature of evergreen broad-leaved forest on Ailao Mts in Xujiaba region [A]. In: Research of Forest Ecosystems on Ailao Mountains, Yunnan [C]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press, 1983. 204–214 (in Chinese).
- [10] Wang B R (王宝荣). Dynamic analysis of evergreen broad-leaf forest in Xujiaba region, Ailao Mts [A]. In: Research of Forest Ecosystems on Ailao Mountains, Yunnan [C]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press, , 1983, 151–182 (in Chinese).
- [11] Qiu X Z (邱学忠). Studies on the Forest Ecosystem on Ailao Mountains, Yunnan, China [M]. Yunnan Science and Technology Press, Kunming, 1998, 119–126 (in Chinese).
- [12] Chen X Y (陈小勇), Zhang Q F (张庆费), Wu H Q (吴化前), et al. A study on the structure and spatial patterns of *Cyclobalanopsis glauca* populations in western Huangshan [J]. Acta Ecol Sin (生态学报), 1996, 16(3): 325–327 (in Chinese).
- [13] Magurran A. Ecological Diversity and Its Measurement [M]. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1988.
- [14] He Y T (何永涛), Cao M (曹敏), Tang Y (唐勇), et al. A preliminary study on sprouting of canopy trees in middle mountain moist evergreen broad-leaved forest of Ailao mountain, Yunnan [J]. J Wuhan Bot Res (武汉植物学研究), 2000, 18(6): 523–527 (in Chinese).
- [15] He Y T (何永涛), Cao M (曹敏), Tang Y (唐勇), et al. A comparative study on tree species diversity of evergreen broad-leaved forest, central Yunnan [J]. J Mount Sci (山地学报), 2000, 18(4): 322–328 (in Chinese).