

## 中国马蹄荷群落植物多样性及其驱动机制

买凯乐<sup>1</sup> 张象君<sup>1\*</sup> 何振革<sup>1</sup> 梁梅华<sup>1</sup> 劳广杰<sup>1</sup> 陶玉姣<sup>2</sup>

(1. 广西生态工程职业技术学院, 广西珍贵乡土树种良种培育中心, 柳州 545004; 2. 广西壮族自治区国有三门江林场, 柳州 545006)

**摘要** 针对马蹄荷(*Exbucklandia populnea*)群落的多样性格局及驱动机制, 该研究系统分析了云南、广西和贵州等马蹄荷主要分布区不同更新起源(天然林与人工林)、林龄梯度、抚育强度及年降水量等对植物种组成、 $\alpha$ 与 $\beta$ 多样性的影响。通过Simpson和Shannon-Wiener指数比较不同林分的 $\alpha$ 多样性; 以非度量多维尺度分析(NMDS)、UPGMA聚类 and 指示种分析揭示 $\beta$ 多样性格局; 基于冗余分析(RDA)及其方差分解量化各因子对不同群落层次物种丰富度和多样性的驱动作用及其解释率。结果表明: 未抚育的天然老龄林在各类型的丰富度和多样性指数上均显著高于人工林( $P<0.05$ ); NMDS与UPGMA聚类将天然林与人工林清晰区分( $P<0.001$ ), 且指示种分析在3个天然林分中分别筛选出14、4和1种指示种, 而人工林未检出指示种; RDA显示天然林与林龄对物种丰富度及多样性具有明显的正向作用, 抚育强度与年降水量则表现出负向影响。整体上, 地理位置、更新起源、林龄与经营干预共同塑造马蹄荷群落的 $\alpha$ 与 $\beta$ 多样性格局, 该研究为马蹄荷群落的精细化经营和多样性保护提供了实证依据。

**关键词** 马蹄荷;  $\alpha$ 多样性;  $\beta$ 多样性; 指示种; 冗余分析

中图分类号: S718.55+3 文献标志码: A doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2026.01.015

## Plant Diversity and Its Driving Mechanisms in *Exbucklandia populnea* Communities in China

MAI Kaile<sup>1</sup> ZHANG Xiangjun<sup>1\*</sup> HE Zhenge<sup>1</sup> LIANG Meihua<sup>1</sup> LAO Guangjie<sup>1</sup> TAO Yujiao<sup>2</sup>

(1. Guangxi Rare Indigenous Trees Propagation Center, Guangxi Eco-Engineering Vocational and Technical College, Liuzhou 545004; 2. Guangxi Zhuang Autonomous Region State-owned Sanmenjiang Forest Farm, Liuzhou 545006)

**Abstract** This study systematically evaluated the diversity patterns and key drivers of *Exbucklandia populnea*-dominated forest communities across major distribution regions such as Yunnan, Guangxi, and Guizhou, China. Specifically, we assessed the effects of stand origin (natural vs. plantation), stand age, understory tending intensity, and annual precipitation on species composition, as well as on alpha ( $\alpha$ ) and beta ( $\beta$ ) diversity.  $\alpha$ -diversity was evaluated using Simpson's and Shannon-Wiener indices, while  $\beta$ -diversity patterns were analyzed through non-metric multidimensional scaling (NMDS), UPGMA clustering, and indicator species analysis. Redundancy analysis (RDA) with variation partitioning was used to quantify the proportion of explained variation of each factor to species richness and diversity across vegetation strata. The results showed that untended old-growth natural stands exhibited significantly higher richness and diversity than plantations ( $P<0.05$ ). NMDS and UPGMA clearly distinguished natural from plantation stands ( $P<0.001$ ), with 14, 4, and 1 indicator species identified in the three natural stands, respectively, while no indicator species were found in plantations. RDA further revealed strong positive effects of natural origin and stand age, and negative effects of understory tending intensity and precipitation, on species richness and diversity. Overall, geographic location, stand origin, stand age, and management practices jointly shaped the  $\alpha$ - and  $\beta$ -diversity patterns of *E. populnea* communities, providing empirical support for refined forest management and biodiversity conservation.

基金项目: 广西壮族自治区林业局科技项目(桂林科研[2022ZC]第45号); 广西生态工程职业技术学院人才专项(GXSTKYZX 20240601)。

第一作者简介: 买凯乐(1981—), 女, 博士研究生, 副教授, 主要从事森林培育研究。

\* 通信作者: E-mail: zxj-nefu@163.com。

收稿日期: 2025年5月23日。

**Key words** *Exbucklandia populnea*; alpha diversity; beta diversity; indicator species; redundancy analysis

马蹄荷(*Exbucklandia populnea*),又名合掌木、解阳树、白克木,为常绿阔叶乔木、树高可达20 m,隶属于金缕梅科(Hamamelidaceae)马蹄荷属(*Exbucklandia*),为该属现存的三种植物之一<sup>[1-3]</sup>。在中国,该种主要分布于云南、广西和贵州南缘等亚热带山地地区,西藏东南部的墨脱与察隅亦有零星分布;在国外,则见于泰国、越南、缅甸和印度等东南亚及南亚国家<sup>[3-5]</sup>。该树种具有显著的经济价值和生态价值,既可作为优质的建筑、地板和家具用材<sup>[4]</sup>,亦广泛应用于园林绿化、防火林带建设及水源涵养林体系中<sup>[6]</sup>。

中国亚热带常绿阔叶林是全球生物多样性最为丰富的区域之一,其植物群落多样性表现出明显的空间异质性和生活型分化特征<sup>[7]</sup>。已有研究<sup>[8]</sup>表明,该区域群落 $\alpha$ 多样性主要受地形、土壤条件和林冠结构等非生物因子的影响;而 $\beta$ 多样性则沿海拔梯度或地理位置的变化表现出单峰或递减的空间格局,且在不同山地系统中存在显著差异。其中,林下草本植物的多样性对微地形和林分结构更为敏感,常表现出明显的生境偏好<sup>[7]</sup>。然而,长期的采伐与垦殖活动使得该区域常绿阔叶林在很大程度上已被退化林或单一树种的人工林所取代,导致群落的物种组成和结构稳定性发生显著改变<sup>[9]</sup>。马蹄荷作为典型的亚热带山地建群种之一,可在一定程度上反映该区域森林群落的生态特征。当前,人工林在群落稳定性、物种多样性与生态服务功能方面仍存在较多不确定性,亟需针对代表性建群种,在不同林分类型下开展系统的生态响应研究<sup>[10]</sup>。因此,厘清马蹄荷天然林与人工林在物种组成与群落结构上的差异,对于揭示亚热带森林的退化机制与恢复路径具有重要意义。已有研究主要聚焦于马蹄荷的木材性能<sup>[3]</sup>、苗木培育<sup>[11-12]</sup>、防火林带建设<sup>[13-15]</sup>等林业利用方面,但关于其群落层级的生态结构、物种构成格局与多样性维持机制的系统研究仍十分有限。

尽管国内已有关于大果马蹄荷(*Exbucklandia tonkinensis*)天然群落的研究,揭示其物种组成与群落结构受海拔、温度和降水等多种环境因子的综合影响<sup>[16]</sup>,但马蹄荷在地理分布及生态适应性等方面与该种存在差异。大果马蹄荷主要分布于中国海南、广东、广西、福建、江西、湖南南部和云南东南部,以及越南北部,通常作为顶极群落的建

群种<sup>[16-17]</sup>;而马蹄荷则分布更广,可在中国西南山地及中南半岛多个国家的多样环境中稳定生长,表现出更大的生态幅和更强的环境适应能力<sup>[18]</sup>。由于二者在生态特性、分布范围及对环境因子响应能力等方面的差异,大果马蹄荷的群落生态研究结论难以直接用于马蹄荷,尤其是对后者在不同林分类型(如天然林与人工林)下的群落结构差异尚缺乏系统认知,因此亟需深入探讨。此外,基于马来西亚金马仑高原的调查发现,马蹄荷作为林下更新种,具有较高的出现频率,其分布受坡度与光照等因子影响明显,表现出一定的生境敏感性和区域适应性<sup>[19]</sup>,这为本研究提供了一定的参考。整体来看,马蹄荷群落在环境因子与人为干扰的共同作用下,其物种组成与结构变异仍亟待系统研究。

本研究选取的云南、广西和贵州是马蹄荷在中国自然分布的核心区域,涵盖天然林、人工林及多种林下干扰强度,具有较好的区域代表性 with 样本覆盖性。研究聚焦上述典型分布区的马蹄荷优势群落,调查其在不同林分更新起源(天然与人工)、林龄梯度、抚育强度及气候因子综合作用下的植物群落 $\alpha$ 多样性与 $\beta$ 多样性变化格局,并探讨其主要驱动机制。为此,研究选取6个马蹄荷林分,涵盖两类更新起源类型和多级抚育强度。通过群落分层调查、重要值计算、多样性指数评估、非度量多维尺度分析(non-metric multidimensional scaling, NMDS)及冗余分析(redundancy analysis, RDA),系统评估各因子对马蹄荷群落多样性格局的影响。本研究旨在:(1)描述马蹄荷群落的物种组成与优势种格局;(2)比较不同更新起源与抚育强度林分的物种丰富度与 $\alpha$ 多样性差异;(3)定量解析更新起源、林龄、抚育强度与环境因子对群落多样性与空间结构的驱动作用。研究结果有助于揭示马蹄荷群落 $\alpha$ 与 $\beta$ 多样性格局的形成机制,并为其可持续经营与结构优化提供一定的参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

在马蹄荷典型分布区云南、广西和贵州3个省区6个地点进行马蹄荷植物多样性调查。具体地点分别位于云南屏边县大围山国家级自然保护区(简称云南大围山)、云南腾冲市高黎贡山国家级

自然保护区附近(简称云南高黎贡山)、广西凤山县凤山林场(简称广西凤山林场)、广西那坡县那坡林场(简称广西那坡林场),广西河池市金城江区大山塘林场(简称广西大山塘林场)和贵州惠水县新然村(简称贵州新然村)。使用林分经纬度信

息(表1),在WorldClim 2.1数据集(<https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html>)中提取年均温度和年降水量(MAP),分辨率30 arc-seconds、约1 km<sup>2</sup>。6个林分概况信息详见表1。

表1 研究林分概况

Table 1 General characteristics of the studied forest stands

地点 Location	经纬度 Latitude and longitude	海拔 Elevation /m	年均温度 Mean annual temperature/°C	年降水量 Annual precipitation /mm	林龄 Stand age /a	更新起源 Regeneration origin (Natural/plantation)	抚育强度 Tending intensity	郁闭度 Canopy cover	平均胸径 Mean diameter at breast height/cm	平均高 Mean height/m
云南大围山 Dawei Mountains, Yunnan	22°55'52.84"N 103°45'38.12"E	1 868	15.1	1 750	27	天然林	林下未抚育	0.73±0.02	17.0±1.9	15.3±0.8
云南高黎贡山 Gaoligong Mountains, Yunnan	24°48'56.03"N 98°34'2.99"E	1 863	14.1	1 450	24	天然林	林下进行中等强度抚育,并种植杉木	0.73±0.02	17.1±2.6	17.3±3.1
广西凤山林场 Fengshan Forest Farm, Guangxi	24°33'24.80"N 107°11'21.03"E	710	18.4	1 367	20	人工林	林下强度抚育,灌木草本极少	0.73±0.02	20.4±0.8	18.0±0.6
广西那坡林场 Napo Forest Farm, Guangxi	23°27'48.86"N 105°47'3.81"E	1 023	18.6	1 358	40	人工林	林下强度抚育,灌木草本极少	0.77±0.02	24.9±1.4	25.5±4.4
广西大山塘林场 Dashantang Forest Farm, Guangxi	24°43'11.23"N 107°45'20.15"E	761	17.8	1 432	32	人工林	林下轻度抚育	0.80±0.01	27.6±1.4	18.7±1.3
贵州新然村 Xinran Village, Guizhou	25°46'47.64"N 106°26'38.40"E	949	16.1	1 204	60	天然林	林下未抚育	0.88±0.02	29.3±4.6	20.9±1.8

注:表中数据为“平均值±标准差”。

Note: The data in the table were “mean±standard deviation”.

## 1.2 调查方法

于2024年7—8月,在每个调查林分设置3个乔木样方,共计18个,每个乔木样方的面积为20 m×20 m。测量乔木样方内胸径≥5 cm的树种的胸径,根据平均胸径选取3~5株标准木测量树高,其他乔木树种选测1~2株树高。在每个乔木样方对角线设置8个5 m×5 m的灌木样方,在每个灌木样方中心设1个1 m×1 m的草本样方。对每个灌木样方中的灌木和乔木幼树,包括藤本进行种类、植株数量、盖度和高度的调查。对每个草本样方中的草本植物进行种类、植株数量、盖度和高度的调查。林龄和抚育强度等信息获取自森林资源档案。

## 1.3 数据统计

### 1.3.1 多样性分析

首先,对每个林分(3个乔木样方)内的植物科、属、种数量分别进行统计,同时统计乔木、灌木、藤本和草本的种类数量,并计算每个林分植物

种的重要值。然后,针对每个林分的乔木样方(每个样方包含8个灌木样方和8个草本样方),分别统计植物科、属、种的数量,以及乔木、灌木、藤本和草本的种类数量,作为不同类别的Richness指数;此外,对每个乔木样方内植物的重要值进行计算,并根据此数据计算乔木层、灌木层和草本层的Simpson指数和Shannon-Wiener指数。对于乔木层,重要值为胸高断面面积占比<sup>[20]</sup>。对于灌木层(包含藤本植物和乔木幼树,计算方法按灌木计算)和草本层植物种重要值( $P_i$ )的计算公式为

$$P_i = (R_d + R_{de} + R_f)/3 \quad (1)$$

式中: $R_d$ 为相对密度; $R_{de}$ 为相对优势度; $R_f$ 为相对频度。

Simpson指数( $D$ )的计算公式为

$$D = 1 - \sum P_i^2 \quad (2)$$

Shannon-Wiener指数( $H$ )的计算公式为

$$H = -\sum P_i \ln P_i \quad (3)$$

为评估各研究地点间的上述指标的差异显著性,使用R 4.1.3软件中aov函数进行单因素方差分析,并采用Tukey HSD函数进行Tukey HSD事后检验。

### 1.3.2 $\beta$ 多样性分析

采用非度量排序对马蹄荷群落差异性进行分析。具体基于物种丰度,利用R软件vegan包计算Bray-Curtis距离矩阵,以量化样地间群落组成的相异性;采用NMDS对距离矩阵进行降维,通过二维坐标展现样地间的群落差异结构<sup>[21]</sup>。为检验不同更新起源(天然与人工),以及6个地点的马蹄荷群落间的整体结构差异,使用置换多元方差分析(permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA)方法,利用R vegan包中的adonis2函数,通过9 999次置换进行显著性检验<sup>[21]</sup>。为识别在不同更新起源(天然与人工)及不同地点之间表现出指示意义的植物种,采用指示种分析(indicator species analysis),使用R indicpecies包中的multipatt函数进行计算<sup>[22]</sup>。物种指示值的显著性通过9 999次置换检验获得。基于Bray-Curtis距离矩阵,使用算术平均非加权配对法(unweighted pair group method with arithmetic mean, UPGMA)进行层次聚类分析,聚类树的绘制使用R vegan包的hclust函数实现<sup>[21]</sup>。

### 1.3.3 冗余分析

以不同更新起源(天然与人工)、林龄、抚育强

度、海拔,以及年均温度和年降水量为解释变量,分别以不同类别的Richness指数、不同层次的Simpson指数和Shannon-Wiener指数为因变量,使用R vegan包进行RDA分析<sup>[21]</sup>。根据野外调查结果,将抚育强度分为4个等级:(1)未抚育;(2)轻度抚育;(3)中度抚育,伴随杉木(*Cunninghamia lanceolata*)种植;(4)强度抚育,灌木草本极少。在冗余分析中,将其转换为1至4的有序数值变量用于定量分析。通过RsquareAdj函数对 $R^2$ 进行调整,使用anova.cca函数进行置换检验。残差轴的选择依据Kaiser-Guttman准则。利用vif.cca函数评估变量间的多重共线性,并采用vegan包中的正向与反向选择程序筛选最优简约模型。对于Richness指数,RDA最优模型包括更新起源、林龄、抚育强度和年降水量;对于不同层次的多样性指数,最优模型包括更新起源、林龄和抚育强度。使用rdacca.hp包基于分层划分理论对典范分析中各预测变量的解释变异进行分解<sup>[23]</sup>。使用R ggplot2包绘制研究图,所有统计分析均在R 4.1.3软件中进行。

## 2 结果与分析

### 2.1 马蹄荷群落物种组成

在本研究的全部研究区域中,共调查到127个物种,分属60科99属,其中,乔木30种,灌木44种,藤本14种,草本39种。每个研究地的马蹄荷群落物种组成统计信息见表2,详细物种信息见附表1(见本刊网站辅助材料)。

表2 各研究地马蹄荷群落物种组成统计

Table 2 Species composition statistics of *Exbucklandia populnea* communities at different locations

地点 Location	物种 Species	科 Family	属 Genus	乔木 Tree	灌 Shrub	藤本 Liana	草本 Herb
云南大围山 Dawei Mountains, Yunnan	27	22	27	7	9	2	9
云南高黎贡山 Gaoligong Mountains, Yunnan	34	26	31	14	7	3	10
广西凤山林场 Fengshan Forest Farm, Guangxi	8	8	8	2	3	0	3
广西那坡林场 Napo Forest Farm, Guangxi	11	10	11	3	3	0	5
广西大山塘林场 Dashantang Forest Farm, Guangxi	23	19	22	7	6	1	9
贵州新然村 Xinran Village, Guizhou	56	30	43	12	20	11	13

马蹄荷在所有林分的乔木层中均为优势物种,其重要值均大于0.6,最高为1(广西那坡林场),表明其在所调查群落中具有广泛且稳定的主导地位。对于灌木层,优势种显示出较强的地方

异质性,6个地点的灌木层优势种均不相同。草本层方面,铁芒箕(*Dicranopteris linearis*)在多个地点中均为优势物种,表明其对林下环境的适应能力较强。此外,各地草本层还包含一些局域优势种,

如贵州新然村的狭叶落地梅(*Lysimachia paridiformis* var. *stenophylla*)和广西那坡林场的艳山姜(*Alpinia zerumbet*)等,说明马蹄荷群落的草本层也存在

较强的地方异质性(表3)。仅云南大围山、云南高黎贡山和贵州新然村出现马蹄荷天然更新,在灌木层中更新幼树的重要值分别为0.185、0.050和0.021。

表3 马蹄荷群落优势种的重要值

Table 3 Importance values of dominant species in *Exbucklandia populnea* communities

地点 Location	植被层 Vegetation layer	物种 Species	重要值 Importance value	
云南大围山 Dawei Mountains, Yunnan	乔木层 Tree layer	马蹄荷 <i>Exbucklandia populnea</i>	0.633	
		山樱花 <i>Prunus serrulata</i>	0.228	
		云南波罗栎 <i>Quercus yunnanensis</i>	0.116	
	灌木层 Shrub layer	香樟 <i>Cinnamomum camphora</i>	0.285	
		马蹄荷 <i>Exbucklandia populnea</i>	0.185	
		铺地柏 <i>Juniperus procumbens</i>	0.127	
		枇杷 <i>Eriobotrya japonica</i>	0.118	
	草本层 Herb layer	伏地卷柏 <i>Selaginella nipponica</i>	0.369	
		川西火绒草 <i>Leontopodium wilsonii</i>	0.323	
		铁芒箕 <i>Dicranopteris linearis</i>	0.124	
	云南高黎贡山 Gaoligong Mountains, Yunnan	乔木层 Tree layer	马蹄荷 <i>Exbucklandia populnea</i>	0.780
		灌木层 Shrub layer	鹿角锥 <i>Castanopsis lamontii</i>	0.281
丛林素馨 <i>Jasminum duclouxii</i>			0.109	
凌霄 <i>Campsis grandiflora</i>			0.106	
草本层 Herb layer		铁芒箕 <i>Dicranopteris linearis</i>	0.273	
		长叶肾蕨 <i>Nephrolepis biserrata</i>	0.202	
广西凤山林场 Fengshan Forest Farm, Guangxi	乔木层 Tree layer	马蹄荷 <i>Exbucklandia populnea</i>	0.937	
	灌木层 Shrub layer	杜茎山 <i>Maesa japonica</i>	0.688	
		木蓝 <i>Indigofera tinctoria</i>	0.260	
	草本层 Herb layer	铁芒箕 <i>Dicranopteris linearis</i>	0.593	
		华南毛蕨 <i>Cyclosorus parasiticus</i>	0.316	
	广西那坡林场 Napo Forest Farm, Guangxi	乔木层 Tree layer	马蹄荷 <i>Exbucklandia populnea</i>	1.000
灌木层 Shrub layer		阴香 <i>Cinnamomum burmanni</i>	0.239	
		野牡丹 <i>Paeonia delavayi</i>	0.239	
		乌药 <i>Lindera aggregata</i>	0.197	
		粗叶榕 <i>Ficus hirta</i>	0.170	
		荷木 <i>Schima superba</i>	0.155	
草本层 Herb layer		艳山姜 <i>Alpinia zerumbet</i>	0.351	
草本层 Herb layer		铁芒箕 <i>Dicranopteris linearis</i>	0.314	
	五节芒 <i>Miscanthus floridulus</i>	0.118		
广西大山塘林场 Dashantang Forest Farm, Guangxi	乔木层 Tree layer	马蹄荷 <i>Exbucklandia populnea</i>	0.828	
	灌木层 Shrub layer	水麻 <i>Debregeasia orientalis</i>	0.201	
		矮冬青 <i>Ilex lohfaensis</i>	0.149	
		毛勾藤 <i>Uncaria hirsuta</i>	0.149	
		油桐 <i>Vernicia fordii</i>	0.149	
	草本层 Herb layer	华南楼梯草 <i>Elatostema balansae</i>	0.411	
		华南毛蕨 <i>Cyclosorus parasiticus</i>	0.212	
贵州新然村 Xinran Village, Guizhou	乔木层 Tree layer	马蹄荷 <i>Exbucklandia populnea</i>	0.816	
	灌木层 Shrub layer	红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	0.174	
		三叶地锦 <i>Parthenocissus semicordata</i>	0.159	
	草本层 Herb layer	疏花卫矛 <i>Euonymus laxiflorus</i>	0.154	
		狗脊 <i>Woodwardia japonica</i>	0.326	
		华南毛蕨 <i>Cyclosorus parasiticus</i>	0.122	
			狭叶落地梅 <i>Lysimachia paridiformis</i> var. <i>stenophylla</i>	0.109

注:表3中仅列出重要值>0.1的优势种信息。

Note: There were the information of dominant species with the importance value >0.1 listed in Table 3.

## 2.2 马蹄荷群落 $\alpha$ 多样性

不同研究地和林分类型的马蹄荷群落物种丰富度存在显著差异 ( $P < 0.05$ ) (表4)。贵州新然村的天然林,其科、属、物种数分别为  $25.3 \pm 2.1$ 、 $33.0 \pm 5.6$ 、 $39.3 \pm 8.1$ ,显著高于其他林分;乔木、灌木、藤本和草本物种数分别为  $8.3 \pm 2.1$ 、 $13.7 \pm 1.5$ 、 $7.0 \pm 2.7$ 、 $10.3 \pm 2.1$ ,除乔木与云南大围山、高黎贡山天然林无显著差异外,其余生活型的数值显著高于其他

地点的值 ( $P < 0.05$ )。云南大围山和高黎贡山物种丰富度中等 ( $17.0 \pm 1.0$ 、 $14.3 \pm 2.1$ ),其中大围山的灌木 ( $5.7 \pm 0.6$ ) 和草本 ( $5.7 \pm 0.6$ ) 丰富;而高黎贡山林下物种较少。相比之下,广西凤山林场、那坡林场和大山塘林场的人工林物种丰富度普遍较低,尤其凤山林场与那坡林场的藤本完全缺失,乔木、灌木和草本物种数亦处于最低水平。

表4 马蹄荷群落物种丰富度

Table 4 Species richness of *Exbucklandia populnea* communities

地点 Location	物种丰富度 Species richness						
	科 Family	属 Genus	物种 Species	乔木 Tree	灌木 Shrub	藤本 Liana	草本 Herb
云南大围山 Dawei Mountains, Yunnan	$14.3 \pm 1.5^b$	$17.0 \pm 1.0^b$	$17.0 \pm 1.0^b$	$5.0 \pm 2.0^{abc}$	$5.7 \pm 0.6^b$	$0.7 \pm 1.2^b$	$5.7 \pm 0.6^b$
云南高黎贡山 Gaoligong Mountains, Yunnan	$13.0 \pm 1.0^{bc}$	$14.0 \pm 1.7^b$	$14.3 \pm 2.1^{bc}$	$6.0 \pm 2.0^{ab}$	$2.3 \pm 0.6^c$	$1.7 \pm 0.6^b$	$4.3 \pm 1.5^{bc}$
广西凤山林场 Fengshan Forest Farm, Guangxi	$5.0 \pm 1.7^d$	$5.0 \pm 1.7^c$	$5.0 \pm 1.7^c$	$1.3 \pm 0.6^c$	$1.7 \pm 1.2^c$	$0^b$	$2.0 \pm 0^c$
广西那坡林场 Napo Forest Farm, Guangxi	$5.7 \pm 1.2^d$	$5.7 \pm 1.2^c$	$5.7 \pm 1.2^c$	$2.0 \pm 1.0^{bc}$	$1.3 \pm 0.6^c$	$0^b$	$2.3 \pm 0.6^{bc}$
广西大山塘林场 Dashantang Forest Farm, Guangxi	$9.0 \pm 1.7^{cd}$	$9.7 \pm 2.1^{bc}$	$10.0 \pm 2.7^{bc}$	$3.7 \pm 1.2^{bc}$	$2.3 \pm 1.5^c$	$0.3 \pm 0.6^b$	$3.7 \pm 1.5^{bc}$
贵州新然村 Xinran Village, Guizhou	$25.3 \pm 2.1^a$	$33.0 \pm 5.6^a$	$39.3 \pm 8.1^a$	$8.3 \pm 2.1^a$	$13.7 \pm 1.5^a$	$7.0 \pm 2.7^a$	$10.3 \pm 2.1^a$

注:物种丰富度以样方内记录到的物种数表示;科/属丰富度同理。表中数据为“平均值 $\pm$ 标准差”;同列不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Note: Species richness was expressed as the number of species recorded within each quadrat; the same as family and genus richness. The data in the table were “mean $\pm$ standard deviation”; Different lowercase letters in the same column indicated significant differences ( $P < 0.05$ ).

不同地区马蹄荷群落在乔木层、灌木层和草本层的 Shannon-Wiener 指数与 Simpson 指数均存在显著差异 ( $P < 0.05$ ),其变化趋势与表4所示的物种丰富度基本一致(表5)。其中,贵州新然村林分的群落多样性最高,灌木层和草本层的 Shannon-Wiener 指数分别为  $2.830 \pm 0.254$  和  $1.920 \pm 0.222$ ,均显著高于其他地区(其草本层的值与云南高黎贡山草本层的值差异不显著);Simpson 指数亦呈相似趋势(灌木层的值为  $0.911 \pm 0.019$ ,草本层的值为  $0.807 \pm 0.059$ ),显著高于其他地区(其草本层的值与云南高黎贡山、云南大围山和广西大山塘林场草本层的值差异不显著)。尽管乔木层的 Shannon-Wiener 指数 ( $0.469 \pm 0.236$ ) 和 Simpson 指数 ( $0.293 \pm 0.199$ ) 相对较低,但整体来看,该林分下层多样性显著较高。云南大围山和云南高黎贡山的马蹄荷群落多样性水平位于中等,三层结构均较

为均衡,Shannon-Wiener 指数分别在乔木层达到  $0.933 \pm 0.151$  和  $0.684 \pm 0.101$ ,灌木层为  $1.530 \pm 0.172$  和  $1.360 \pm 0.167$ ,Simpson 指数亦表现出类似趋势。广西凤山林场和广西那坡林场的乔木层多样性最低,尤其那坡地区乔木层 Simpson 指数为 0,Shannon-Wiener 指数也为 0,乔木层结构极度单一;广西凤山林场灌木层和草本层的 Shannon-Wiener 指数 ( $0.315 \pm 0.545$  和  $0.616 \pm 0.062$ ) 和 Simpson 指数 ( $0.193 \pm 0.335$  和  $0.426 \pm 0.060$ ) 也处于最低值。广西大山塘林场表现出中等水平的群落多样性,略低于天然林而高于其他人造林。其多样性指数在大多数层次上差异不显著,仅在灌木层的 2 个多样性指标和草本层的 Shannon-Wiener 指数显著低于贵州新然村,同时乔木层 Shannon-Wiener 指数显著高于广西那坡林场(表5)。

表5 马蹄荷群落物种多样性  
Table 5 Species diversity of *Exbucklandia populnea* communities

地点 Location	Simpson 指数 Simpson's diversity Index			Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener diversity Index		
	乔木层 Tree layer	灌木层 Shrub layer	草本层 Herb layer	乔木层 Tree layer	灌木层 Shrub layer	草本层 Herb layer
云南大围山 Dawei Mountains, Yunnan	0.531±0.088 <sup>a</sup>	0.728±0.063 <sup>bc</sup>	0.542±0.137 <sup>ab</sup>	0.933±0.151 <sup>a</sup>	1.530±0.172 <sup>b</sup>	0.993±0.223 <sup>b</sup>
云南高黎贡山 Gaoligong Mountains, Yunnan	0.370±0.090 <sup>ab</sup>	0.661±0.117 <sup>bc</sup>	0.617±0.169 <sup>ab</sup>	0.684±0.101 <sup>a</sup>	1.360±0.167 <sup>bc</sup>	1.180±0.460 <sup>ab</sup>
广西凤山林场 Fengshan Forest Farm, Guangxi	0.091±0.158 <sup>bc</sup>	0.193±0.335 <sup>c</sup>	0.426±0.060 <sup>b</sup>	0.149±0.258 <sup>bc</sup>	0.315±0.545 <sup>c</sup>	0.616±0.062 <sup>b</sup>
广西那坡林场 Napo Forest Farm, Guangxi	0 <sup>c</sup>	0.545±0.094 <sup>bc</sup>	0.451±0.080 <sup>b</sup>	0 <sup>c</sup>	0.816±0.229 <sup>bc</sup>	0.703±0.187 <sup>b</sup>
广西大山塘林场 Dashantang Forest Farm, Guangxi	0.303±0.100 <sup>abc</sup>	0.479±0.419 <sup>bc</sup>	0.517±0.192 <sup>ab</sup>	0.580±0.220 <sup>ab</sup>	0.879±0.797 <sup>bc</sup>	0.953±0.401 <sup>b</sup>
贵州新然村 Xinran Village, Guizhou	0.293±0.199 <sup>abc</sup>	0.911±0.019 <sup>a</sup>	0.807±0.059 <sup>a</sup>	0.469±0.236 <sup>abc</sup>	2.830±0.254 <sup>a</sup>	1.920±0.222 <sup>a</sup>

注:表中数据为“平均值±标准差”;同列不同小写字母表示差异显著( $P<0.05$ )。

Note: The data in the table were “mean±standard deviation”; different lowercase letters in the same column indicated significant differences ( $P<0.05$ ).

### 2.3 马蹄荷群落 $\beta$ 多样性

基于Bray-Curtis距离矩阵的NMDS排序(图1A)显示,天然林样地(贵州新然村、云南大围山、云南高黎贡山)与人工林样地(广西大山塘林场、广西那坡林场、广西凤山林场)在二维空间上明显分离,分别被各自的95%置信区间(图中粉色与红色椭圆)所包围。置换检验结果进一步证实,不同更新起源(天然林 vs. 人工林)间群落结构差异显著( $P<0.001$ ),6个林分间的群落组成差异亦显著( $P<0.001$ )。聚类结果(图1B)将6个林分分为两大簇。一簇为天然林,包括贵州新然村、云南大围山和云南高黎贡山;另一簇为人工林,包括广西大山塘林场、广西那坡林场和广西凤山林场。该聚类结果与NMDS格局一致。

对于天然林和人工林的指示种分析表明,只有天然林筛选出马蹄荷1种指示种。对于6个林分,只有3个天然林分别筛选相应的指示植物。其中云南高黎贡山筛选出1种,为杉木,该物种为马蹄荷天然群落经过林下抚育后人工种植;云南大围山筛选出4种指示植物种,分别是枇杷(*Eriobotrya japonica*)、山樱花(*Prunus serrulata*)、构树(*Broussonetia papyrifera*)和龙头竹(*Bambusa vulgaris*);而贵州新然村的指示植物种多达14种,华南毛蕨(*Cyclosorus parasiticus*)、酸味子(*Antidesma japonicum*)、莲座紫金牛(*Ardisia primulifolia*)、长尾毛蕊茶(*Camellia caudata*)、红锥(*Castanopsis hys-*

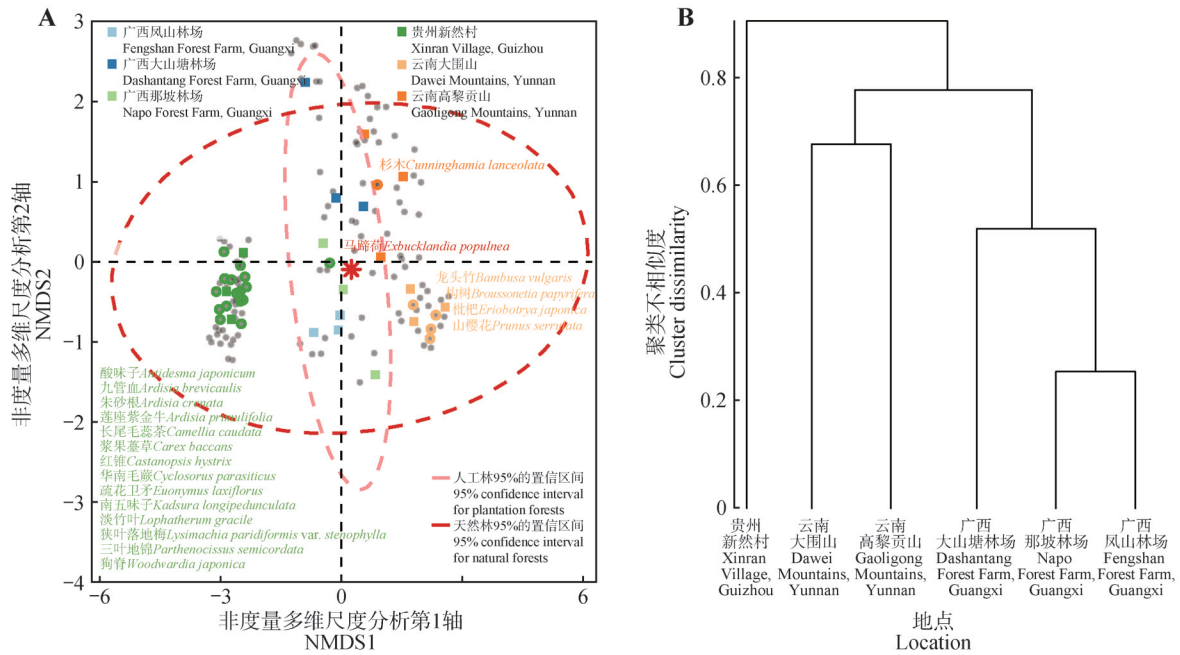
*trix*)等(图1A)。

### 2.4 物种丰富度和多样性的驱动因子

#### 2.4.1 物种丰富度

冗余分析(RDA, scaling=3)中(置换检验 $P<0.01$ ),第1轴(RDA1)解释87.51%的约束性方差,表明主要驱动因子从天然老龄林分到人工抚育经营林分的转换,置换检验显著( $P<0.01$ );第2轴(RDA2)仅解释0.36%的方差,置换检验不显著( $P>0.05$ )。总体来看,物种丰富度的箭头与森林更新起源(天然林)及林龄同向,而与MAP和抚育强度的箭头方向相反。具体而言,天然林与草本植物种数更相关,而林龄与灌木种数更相关。抚育强度与草本植物种数负相关最强,MAP与藤本物种数负相关更强(图2)。

针对不同生活型的物种丰富度,驱动因子对其解释能力存在明显差异:乔木,森林更新起源(54.97%)>抚育强度(29.46%)>林龄(13.52%)>MAP(2.13%);灌木,林龄(34.82%)≈抚育强度(32.65%)>MAP(11.11%)>更新起源(21.41%);藤本,林龄(32.11%)>MAP(26.29%)≈更新起源(25.70%)>抚育强度(15.87%);草本,抚育强度(35.34%)>更新起源(29.94%)>林龄(28.01%)>MAP(6.74%);全部植物种,更新起源(30.62%)、林龄(28.80%)和抚育强度(29.52%)对总丰富度解释率相近,MAP次之(11.10%)(表6)。

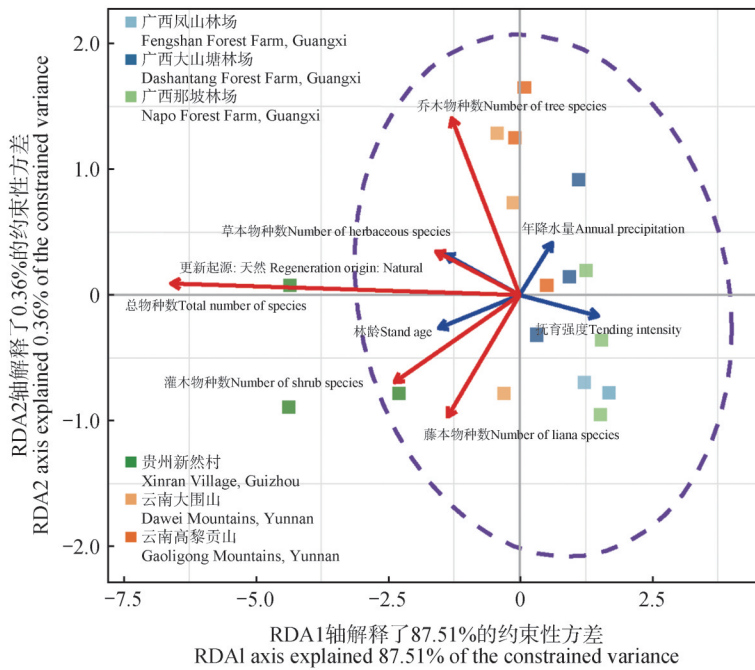


相应颜色的植物点表示对应地理位置林分的指示植物(图1A)。

Plant points in corresponding colors indicated the indicator species of forest stands at their respective geographic locations (Fig.1A).

图1 马蹄荷群落结构的非度量多维尺度分析(A)和聚类分析(B)

Fig.1 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) (A) and cluster analysis (B) of the *Exbucklandia populnea* community structure



红色箭头表示各类群的物种丰富度变量,蓝色箭头表示解释变量。图中方形点表示不同样地,按地理位置着色,虚线椭圆表示所有样地95%置信区间。

Red arrows represented species richness variables of different vegetation layers, while blue arrows indicated explanatory variables. Square points represented different plots, color-coded by geographic location. Dashed ellipses indicated the 95% confidence intervals of all plots.

图2 马蹄荷群落不同类群物种丰富度与驱动因子的冗余分析

Fig.2 Redundancy analysis of species richness of different plant groups in the *Exbucklandia populnea* community and its driving factors

表 6 不同类型植物种丰富度与驱动因子冗余分析的方差分解

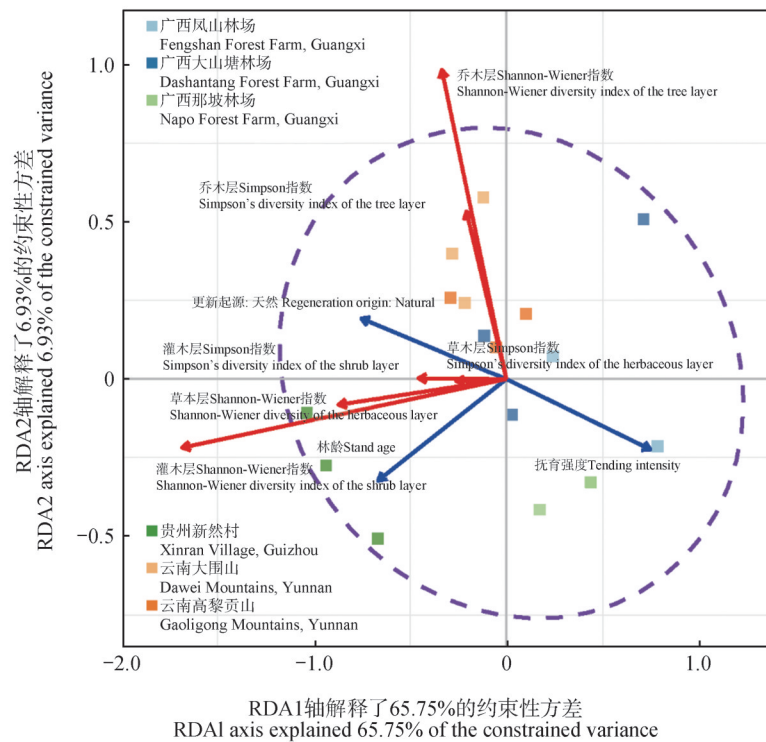
Table 6 Variance partitioning from redundancy analysis of species richness of different plant types and driving factors %

项目 Item	乔木 Tree	灌木 Shrub	藤本 Liana	草本 Herb	全部植物种 Total species
更新起源 Regeneration origin (Natural/plantation)	54.97	21.41	25.70	29.94	30.62
林龄 Stand age	13.52	34.82	32.11	28.01	28.80
抚育强度 Tending intensity	29.46	32.65	15.87	35.34	29.52
年降水量 Annual precipitation	2.13	11.11	26.29	6.74	11.10

2.4.2 物种多样性

图 3 中的 RDA 排序揭示了样地多样性与驱动因子之间的主导关系,置换检验差异显著( $P < 0.01$ )。第 1 轴(RDA1)解释 65.75% 的约束性方差,置换检验差异显著( $P < 0.01$ );乔木层、灌木层和草本层的 Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数

与森林更新起源(天然林)和林龄呈正相关,与林下抚育经营强度负相关,其中草本层和灌木层的 Simpson 指数与驱动因子相关性最强,而乔木层的 Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数与驱动因子相关性较弱。第 2 轴(RDA2)仅解释 6.93% 的方差,置换检验差异显著( $P < 0.01$ )。



红色箭头表示各类群的物种丰富度变量,蓝色箭头表示解释变量。图中方形点表示不同样地,按地理位置着色,虚线椭圆表示所有样地 95% 置信区间。

Red arrows represented species richness variables of different vegetation layers, while blue arrows indicated explanatory variables. Square points represented different plots, color-coded by geographic location. Dashed ellipses indicated the 95% confidence intervals of all plots.

图 3 马蹄荷群落不同类群多样性指数与驱动因子的冗余分析

Fig.3 Redundancy analysis of diversity indices of different plant groups in the *Exbucklandia populnea* community and driving factors

方差分解表明,在乔木层中,抚育强度对 Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数的解释率最高,分别为 53.96% 和 52.64%;森林更新起源次之(34.42% 和 31.13%),林龄最低(11.62% 和 16.22%)。表 7 显示,不同因子对多样性指数的相对解释率在灌木层与草本层中存在一定的差异。在灌木层中, Simpson 指数的主要驱动因子为森林更新起源(46.10%),其次为林龄(28.68%)和抚育强度

(25.13%);Shannon-Wiener 指数方面,林龄解释率最高(38.85%),略高于森林更新起源(35.34%),抚育强度最低(25.82%)。在草本层中, Simpson 指数的解释率依次为森林更新起源(44.41%)>林龄(30.87%)>抚育强度(24.61%);Shannon-Wiener 指数的排序为林龄(37.65%)>森林更新起源(34.79%)>抚育强度(27.51%)。

表 7 不同类群多样性指数与驱动因子冗余分析的方差分解

Table 7 Variance partitioning from redundancy analysis of diversity indices of different plant groups and driving factors %

项目 Item	乔木层 Tree layer		灌木层 Shrub layer		草本层 Herb layer	
	Simpson 指数 Simpson's diversity Index	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener diversity Index	Simpson 指数 Simpson's diversity Index	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener diversity Index	Simpson 指数 Simpson's diversity Index	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener diversity Index
更新起源 Regeneration origin (Natural/plantation)	34.42	31.13	46.10	35.34	44.41	34.79
林龄 Stand age	11.62	16.22	28.68	38.85	30.87	37.65
抚育强度 Tending intensity	53.96	52.64	25.13	25.82	24.61	27.51

### 3 讨论

#### 3.1 森林更新起源类型等因子对物种丰富度及 $\alpha$ 多样性的综合驱动

本研究中,贵州新然村、云南大围山和云南高黎贡山的马蹄荷天然林在物种丰富度上整体高于广西大山塘林场、那坡林场和凤山林场的人工林(表 2),尽管部分差异在统计上未达到显著水平(表 4);天然林各群落层次的 Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数亦在多数情况下显著高于人工林(表 5)。这与已有研究<sup>[24-25]</sup>一致,即人工林相较于天然林往往呈现出较低的物种丰富度和多样性水平。造成这一差异的原因可能在于人工林群落结构单一、人工干预频繁及生态位维度较低,从而限制其对空间异质性、多阶段演替过程及生态系统功能的维持能力,最终导致多样性指数下降<sup>[26]</sup>。

然而,也有研究<sup>[27]</sup>指出,若人工林与天然林在冠层结构上具有较高相似性,其在多样性方面的差异可能会显著缩小,尤其以乡土树种营建的人工林及次生林之间,其物种多样性差异较小。在本研究中,广西大山塘林场轻度抚育的人工林与

云南高黎贡山中度抚育的天然林、云南大围山未抚育的天然林在各类物种丰富度和多样性指数方面差异均不显著( $P>0.05$ ),仅广西大山塘林场的灌木层物种丰富度显著低于云南大围山(表 4~5)。这可能与三者在林龄(分别为 32、24、27 a)及乔木层树种组成方面的高度相似性有关(表 1、表 3),从而减弱更新起源类型对群落多样性的影响。上述现象表明,除更新起源方式外,抚育强度与林龄等多重因子亦在不同区域背景下共同驱动群落多样性的空间变异<sup>[28]</sup>。

未经营林分通常因结构复杂性较高而具有更高的物种丰富度与多样性<sup>[29]</sup>。在本研究中,就物种丰富度而言,林下实行强度抚育的广西凤山林场和那坡林场人工林,其灌木、藤本和草本层的物种数明显低于同为人工林但仅实施轻度抚育的广西大山塘林场,以及中度抚育的云南高黎贡山天然林和未抚育的云南大围山、贵州新然村天然林(表 2)。其中,贵州新然村的物种丰富度显著高于其他地区,云南大围山的灌木物种数也显著高于其余四地( $P<0.05$ ),而云南高黎贡山及广西大山塘林场、凤山林场和那坡林场在灌木、藤本和草本

层之间的物种数差异均不显著( $P>0.05$ ) (表4)。灌木层与草本层的 Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数也呈现出类似趋势(表5)。这些结果表明,抚育干预降低林下植物物种丰富度,并可能对其多样性构成潜在威胁<sup>[30-31]</sup>。

此外,在强度抚育条件下,凤山林场 20 a 人工林与那坡林场 40 a 人工林之间并无显著差异( $P>0.05$ ),表明在高强度抚育下,抚育干预可能成为主导因子,并部分掩盖林龄的正向效应。这与 Hartley<sup>[32]</sup>的研究结果相同,即经营干预可重塑林下群落结构,强度干预甚至可能超过林龄对多样性的正向调节效应。相比之下,贵州新然村 60 a 未抚育的天然林与云南大围山 27 a 天然林之间则差异显著,体现了林龄的独立影响。研究证实,林龄增长促进物种多样性的机制包括环境异质性增强以提供更多生态位<sup>[33]</sup>、林分结构复杂性(如多层冠层、倒木)的积累<sup>[34]</sup>,以及冠层的空间互补效应<sup>[35]</sup>。

RDA 分析进一步验证了更新起源方式、抚育强度和林龄等多重因子对群落物种多样性的综合驱动作用,同时也揭示了年降水量对物种丰富度的负向影响(图2-3)。这一影响可能源于降水过多导致土壤湿涝,进而抑制新物种定植与物种积累,最终限制丰富度提升<sup>[27]</sup>。就物种丰富度而言,更新起源(30.62%)、抚育强度(29.52%)与林龄(28.80%)的解释率相近,而年降水量的解释率仅为 11.10%(表6)。这与 Hu 等<sup>[36]</sup>研究结果相似,其研究中起源方式与管理强度共解释约 70% 的丰富度变异,年降水量虽未进行方差分解,RDA 结果亦显示其与丰富度呈显著负相关。按生活型分析,乔木丰富度主要受更新起源主导(54.97%);灌木则受林龄(34.82%)与抚育强度(32.65%)共同影响;藤本由林龄(32.11%)与年降水量(26.29%)共同驱动;草本对抚育强度最为敏感(35.34%)(表6)。这一结果符合生态过程,即乔木种群在早期更新阶段受起源方式限制,后期变化较小<sup>[37]</sup>;灌木物种则随着林龄积累,而抚育干预(如割灌)会显著抑制其更新,两者在驱动灌木丰富度方面的作用相近;草本植物对干扰最为敏感,其丰富度变异主要受抚育强度控制<sup>[28,38]</sup>;藤本则受年降水量显著限制。有研究<sup>[39-40]</sup>表明,降水增加可抑制藤本幼苗根系与攀援结构发育,降低其定植率与物种数量,本研究结果亦与此一致。Kaçamak 等<sup>[40]</sup>发现,在林

龄较大的热带成熟林中,藤本数量下降主要因树干粗大、空间受限,而本研究中林龄较短(最大 60 a,平均胸径 29.3 cm),林龄增加反映出支撑结构逐步完善,利于藤本定植与积累,两者差异也可能源于指标不同(物种数量 vs. 个体数量)。

RDA 分析还显示,多样性指数的方差分解结果与物种丰富度总体趋势一致。灌木层与草本层的多样性均受更新起源、林龄、抚育强度的共同驱动,解释率为 25.13%~46.10%,与其丰富度的驱动模式相近(表7)。值得注意的是,乔木层多样性主要受更新起源与抚育的共同影响,两者对其多样性指数的解释率均超过 30%。这一结果可能与部分样地存在复合干预背景有关。例如中度抚育+杉木定植的腾冲马蹄荷群落,虽归类为天然林,但乔木层结构已因人工干预而部分重构,体现出“天然+人工”的复合特征,从而增强了更新起源与抚育的叠加效应。此外,未发现年降水量对多样性的显著贡献(图3)。这一差异可能反映了物种丰富度与多样性指数所表达的生态属性不同:丰富度强调物种出现与积累,更易受林龄、种源与降水的驱动;而多样性指数则整合了物种数量与丰度分布,更敏感于主导种比例和群落结构,因而在受干扰主导的林分中主要由结构性因子所控制<sup>[41]</sup>。

### 3.2 物种组成、空间格局、 $\beta$ 多样性及其生态管理启示

NMDS 和 UPGMA 聚类均能有效区分天然林与人工林样地及不同地理位置的林分( $P<0.001$ ),表明更新起源类型与空间位置是影响马蹄荷群落  $\beta$ 多样性的主导因子,指示种分析进一步支持了这一结论(图1)。所谓指示种,系对光照、湿度、土壤养分与干扰历史等环境因子高度敏感的物种,其丰度变化可快速反映微环境变化<sup>[22]</sup>。在人工林与天然林的对比中,仅天然林筛选出了马蹄荷 1 个指示种,人工林未能识别出任何具有统计显著性的指示植物种。对 6 个地理林分的进一步分析显示,指示种主要来自天然林,且筛选数量与林龄和干扰强度密切相关:贵州新然村 60 a、未抚育的天然林筛选出 14 种指示植物,云南大围山 27 a 未抚育天然林筛选出 4 种,而云南高黎贡山中度抚育并引入杉木栽植的天然林仅筛出杉木 1 种(图1A)。这表明随着林龄增长、干扰减弱,指示种数量显著增加,反映出群落稳定性与历史连续性的增强。贵州新然村天然林所筛出的 14 种指示植物涵盖多个

生活型,包括乔木(如红锥)、灌木(如疏花卫矛)、藤本(如三叶地锦)与草本(如淡竹叶(*Lophatherum gracile*))等;而云南大围山天然林筛选的指示种数量较少,显示出林龄较短和演替阶段较早的特征。该趋势与Bátori等<sup>[33]</sup>在喀斯特森林的研究一致,其发现林龄增长至90~120 a后,群落中诊断种数量显著增加,表明老龄林在物种过滤和多样性维持中发挥关键作用。尽管“指示种”(indicator species)与“诊断种”(diagnostic species)在术语上略有差异,但二者均基于物种偏好性识别群落特征物种,生态意义有高度可比性<sup>[42]</sup>。云南高黎贡山天然林因中度抚育和杉木栽植干预,仅筛选出杉木这一人工引入树种,表明干预已显著重塑群落结构,抑制本土优势种的形成<sup>[43]</sup>。人工林样地则普遍缺乏指示种,显示其物种组成高度同质化,生态功能位点重复,缺乏互补性,反映出人工林在结构、功能上的简化特征<sup>[44]</sup>。Slabejová等<sup>[45]</sup>亦指出,天然阔叶林能筛选出多种指示种,而相邻人工林则未能识别出任何指示种。本研究与其一致,这进一步印证了人工林的功能冗余与生态同质化趋势。

国内针对马蹄荷属的另一物种——大果马蹄荷的天然群落研究<sup>[16]</sup>表明,物种组成与群落结构受到海拔、温度和降水等环境因子的综合影响,但本研究中并未检测到海拔和年平均温度对马蹄荷群落 $\beta$ 多样性的显著作用。这一差异可能源于马蹄荷群落本身在生态适应性方面存在种间差异<sup>[18]</sup>,也可能由于本研究样地类型包含天然林与人工林,结构组成差异更大,从而掩盖了部分环境因子的影响。此外,本研究仅包含6个林分、18个样本,样本数量相对有限,也可能降低了统计功效。此外,受样本量限制,尚难纳入更多环境或土壤变量进行联合解释,限制了对多因子协同作用的深入探讨。未来研究可通过增加样地数量与空间异质性,提升模型的解释率与稳健性,从而更全面地识别影响群落结构与 $\beta$ 多样性的关键因子。

综上所述,应优先保护马蹄荷天然老龄林,减少抚育干预,以维持演替过程中积累的微环境异质性,从而更好地发挥马蹄荷群落的生态功能。对于人工林,建议增设“仿天然”斑块,并结合本地天然林中筛选出的优势指示种,特别是灌木层与草本层物种,进行定向补植,以提升物种替代性与功能互补性。此外,在马蹄荷更新方面,三处天然

林均观察到马蹄荷幼树的自然更新现象,但仅云南大围山天然林中其在灌木层的重要值超过0.1(为0.105),云南高黎贡山和贵州新然村天然林分别为0.050和0.021。建议在其他天然林及人工林中加强马蹄荷幼树更新的监测,必要时通过补植或保育等措施,促进其稳定再生。

## 4 结论

本研究表明,马蹄荷群落的物种多样性受更新起源、林龄、抚育强度与年降水量等因子共同驱动,其中未抚育的天然老龄林表现出最高的丰富度与多样性,人工林则趋于同质化。指示种分析表明,人工林未筛选出指示物种;天然林则因地理、演替与干扰差异筛选出各异指示种,其中未抚育老龄林物种特异性最强。基于此,建议加强天然老龄林保护、减少抚育干预,同时在人工林中引入“仿天然”补植策略,提升物种互补性,并强化马蹄荷种群更新监测,实现多样性维持与生态功能提升的协同目标。

## 参 考 文 献

- [1] HUANG J, SHI G L, SU T, et al. Miocene *Exbucklandia* (Hamamelidaceae) from Yunnan, China and its biogeographic and palaeoecologic implications[J]. Review of Palaeobotany and Palynology, 2017, 244: 96-106.
- [2] 张志耘. 马蹄荷属植物(金缕梅科)学名考[J]. 植物分类学报, 1999, 37(1): 110-112.  
ZHANG Z Y. Nomenclatural notes on *Exbucklandia* (Hamamelidaceae) [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 1999, 37(1): 110-112.
- [3] 巫国富, 苏付保, 马朝忠, 等. 马蹄荷木材材性与加工性能研究[J]. 广西农学报, 2018, 33(6): 14-16.  
WU G F, SU F B, MA C Z, et al. Study on wood properties and processing performance of *Exbucklandia populnea* [J]. Journal of Guangxi Agriculture, 2018, 33(6): 14-16.
- [4] 姚福广, 毛俊娥. 大围山自然保护区发现成片的马蹄荷[J]. 云南林业, 2005, 26(5): 26.  
YAO F G, MAO J E. Discovery of extensive stands of *Exbucklandia populnea* in Dawei Nature Reserve [J]. Yunnan Forestry, 2005, 26(5): 26.
- [5] GBIF Secretariat. *Exbucklandia populnea* distribution records [EB/OL]. [2025-05-11]. <https://www.gbif.org/search?q=Exbucklandia%20populnea>.
- [6] 苏彬, 龚映匀, 覃洋恺龙, 等. 马蹄荷优良家系育苗技术试验初报[J]. 林业科技通讯, 2024(12): 107-108.  
SU B, GONG Y Y, QIN Y K L, et al. Preliminary study on

- seedling technology of fine families of *Exbucklandia populnea* [J]. *Forest Science and Technology*, 2024 (12): 107-108.
- [7] TIAN K, CHAI P T, WANG Y Q, *et al.* Species diversity pattern and its drivers of the understory herbaceous plants in a Chinese subtropical forest [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2023, 10: 1113742.
- [8] ZU K L, CHEN F S, HUANG C, *et al.* The elevational distribution patterns of plant diversity and phylogenetic structure vary geographically across eight subtropical mountains [J]. *Ecology and Evolution*, 2024, 14 (12): e70722.
- [9] CHEN L, SWENSON N G, JI N N, *et al.* Differential soil fungus accumulation and density dependence of trees in a subtropical forest [J]. *Science*, 2019, 366 (6461): 124-128.
- [10] REN Y J, LÜ Y H, FU B J, *et al.* Biodiversity and ecosystem functional enhancement by forest restoration: a meta-analysis in China [J]. *Land Degradation & Development*, 2017, 28(7): 2062-2073.
- [11] 苏付保, 苏彬, 马朝忠, 等. 两种基质条件下马蹄荷播种苗施肥效应 [J]. *北方园艺*, 2017(6): 74-77.  
SU F B, SU B, MA C Z, *et al.* Effect of loading fertilizer on *Exbucklandia populnea* seedling in two matrixes [J]. *Northern Horticulture*, 2017(6): 74-77.
- [12] 黎明, 吴光枝, 王群能. 马蹄荷轻基质网袋容器育苗技术 [J]. *广西林业科学*, 2009, 38(1): 66-67.  
LI M, WU G Z, WANG Q N. Container seedling cultivation technology of *Exbucklandia populnea* with light matrix [J]. *Guangxi Forestry Science*, 2009, 38(1): 66-67.
- [13] 韦艳. 马蹄荷防火林带的营造技术 [J]. *广西林业科学*, 2003, 32(2): 99.  
WEI Y. Construction techniques for *Exbucklandia populnea* firebreak forest belts [J]. *Guangxi Forestry Science*, 2003, 32(2): 99.
- [14] 韦凤花. 马蹄荷防火林带营造技术及效益分析 [J]. *现代农业科技*, 2013(11): 202-203.  
WEI F H. Construction techniques and benefit analysis of *Exbucklandia populnea* fire prevention forest belts [J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2013(11): 202-203.
- [15] 罗甫书. 国营坡桃林场试种马蹄荷防火林带成功 [J]. *森林防火*, 1992(4): 26-27.  
LUO F S. Successful trial planting of *Exbucklandia populnea* fire prevention forest belt in Potao State Forest Farm [J]. *Journal of Wildland Fire Science*, 1992(4): 26-27.
- [16] 刘忠成, 朱晓泉, 凡强, 等. 大果马蹄荷 (*Exbucklandia tonkinensis*) 群落的纬度地带性 [J]. *生态学报*, 2017, 37(10): 3445-3458.
- LIU Z C, ZHU X X, FAN Q, *et al.* Latitudinal zonalization characteristics of the *Exbucklandia tonkinensis* communities from Hainan Island to the midsection of the Luoxiao Mountains [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(10): 3445-3458.
- [17] 中国植物志编辑委员会. *Exbucklandia tonkinensis* 物种信息 [EB/OL]. [2025-05-11]. <https://www.plantplus.cn/cn/sp/Exbucklandia%20tonkinensis>.  
Editorial Committee of Flora of China. *Exbucklandia tonkinensis* species information [EB/OL]. [2025-05-11]. <https://www.plantplus.cn/cn/sp/Exbucklandia%20tonkinensis>.
- [18] HUANG C Y, FAN Q, XU K W, *et al.* Multiple dataset-based insights into the phylogeny and phylogeography of the genus *Exbucklandia* (Hamamelidaceae): additional evidence on the evolutionary history of tropical plants [J]. *Plants*, 2025, 14(7): 1061.
- [19] NGALIMAN M P. A phytosociological study of *Exbucklandia populnea* species and its communities at highland forests of Cameron Highland [D]. Serdang: Universiti Putra Malaysia, 2018.
- [20] 田长城, 蒋学龙, 彭华, 等. 云南中部无量山黑长臂猿 (*Nomascus concolor jingdongensis*) 栖息地乔木层物种多样性和结构特征 [J]. *生态学报*, 2007, 27(10): 4002-4010.  
TIAN C C, JIANG X L, PENG H, *et al.* Tree species diversity and community structure characteristics in black crested gibbon (*Nomascus concolor jingdongensis*) habitats at Mt. Wuliang, central Yunnan, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(10): 4002-4010.
- [21] OKSANEN J, SIMPSON G L, BLANCHET F G, *et al.* Vegan: community ecology package [EB/OL]. [2025-08-24]. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>.
- [22] DE CÁCERES M, JANSEN F, Endicott S, *et al.* Indicspecies: relationship between species and groups of sites [EB/OL]. [2025-05-11]. <https://cran.r-project.org/web/packages/indicspecies/index.html>.
- [23] LAI J S, ZOU Y, ZHANG J L, *et al.* Generalizing hierarchical and variation partitioning in multiple regression and canonical analyses using the rdacca.hp R package [J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2022, 13(4): 782-788.
- [24] BROWN H C A, APPIAH M, BERNINGER F A, *et al.* Old timber plantations and secondary forests attain levels of plant diversity and structure similar to primary for-

- ests in the West African humid tropics[J]. *Forest Ecology and Management*, 2022, 518: 120271.
- [25] NICHOL J E, ABBAS S. Evaluating plantation forest vs. natural forest regeneration for biodiversity enhancement in Hong Kong[J]. *Forests*, 2021, 12(5): 593.
- [26] GONG Z L, TANG Y. Impacts of reforestation on woody species composition, species diversity and community structure in dry-hot valley of the Jinsha River, southwestern China[J]. *Journal of Mountain Science*, 2016, 13(12): 2182-2191.
- [27] WANG C, ZHANG W W, LI X N, *et al.* A global meta-analysis of the impacts of tree plantations on biodiversity[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2022, 31(3): 576-587.
- [28] HÄMÄLÄINEN A, RUNNEL K, RANIUS T, *et al.* Diversity of forest structures important for biodiversity is determined by the combined effects of productivity, stand age, and management[J]. *Ambio*, 2024, 53(5): 718-729.
- [29] LANGRIDGE J, DELABYE S, GILG O, *et al.* Biodiversity responses to forest management abandonment in boreal and temperate forest ecosystems: a meta-analysis reveals an interactive effect of time since abandonment and climate [J]. *Biological Conservation*, 2023, 287: 110296.
- [30] NAGAIKE T, KAMITANI T, NAKASHIZUKA T. Effects of different forest management systems on plant species diversity in a *Fagus crenata* forested landscape of central Japan [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2005, 35(12): 2832-2840.
- [31] WU W, HU Y M, LI Y H, *et al.* Plant diversity and vegetation structures in the understory of mixed boreal forests under different management regimes[J]. *Polish Journal of Environmental Studies*, 2016, 25(4): 1749-1757.
- [32] HARTLEY M J. Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests[J]. *Forest Ecology and Management*, 2002, 155(1/2/3): 81-95.
- [33] BÁTORI Z, TÖLGYESI C, LI G, *et al.* Forest age and topographic position jointly shape the species richness and composition of vascular plants in karstic habitats[J]. *Annals of Forest Science*, 2023, 80(1): 16.
- [34] STORCH F, BOCH S, GOSSNER M M, *et al.* Linking structure and species richness to support forest biodiversity monitoring at large scales[J]. *Annals of Forest Science*, 2023, 80(1): 3.
- [35] REICH K F, KUNZ M, BITTER A W, *et al.* Do different indices of forest structural heterogeneity yield consistent results?[J]. *iForest*, 2022, 15(5): 424-432.
- [36] HU Y H, SHENG D Y, XIANG Y Z, *et al.* The environment, not space, dominantly structures the landscape patterns of the richness and composition of the tropical understory vegetation [J]. *PLoS One*, 2013, 8(11): e81308.
- [37] MEJSTRÍK M, SVÁTEK M, POLLASTRINI M, *et al.* Differential roles of seed and sprout regeneration in forest diversity and productivity after disturbance [J]. *Forest Ecosystems*, 2024, 11: 100198.
- [38] LINDGREN P M F, SULLIVAN T P. Influence of alternative vegetation management treatments on conifer plantation attributes: abundance, species diversity, and structural diversity[J]. *Forest Ecology and Management*, 2001, 142(1/2/3): 163-182.
- [39] DEWALT S J, SCHNITZER S A, ALVES L F, *et al.* Biogeographical patterns of liana abundance and diversity[M]// SCHNITZER S A, BONGERS F, BURNHAM R J, *et al.* *Ecology of lianas*. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd, 2015: 131-146.
- [40] KAÇAMAK B, RÉJOU-MÉCHAIN M, ROWE N, *et al.* Local forest structure and host specificity influence liana community composition in a moist Central African forest[J]. *Ecology and Evolution*, 2025, 15(3): e71075.
- [41] ROSWELL M, DUSHOFF J, WINFREE R. A conceptual guide to measuring species diversity [J]. *Oikos*, 2021, 130(3): 321-338.
- [42] CHYTRÝ M, TICHÝ L, HOLT J, *et al.* Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2002, 13(1): 79-90.
- [43] ZHU H L, ZHANG J L, CHEUK M L, *et al.* Monoculture plantations impede forest recovery: evidence from the regeneration of lowland subtropical forest in Hong Kong[J]. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2023, 6: 1098666.
- [44] BARSOUM N, COOTE L, EYCOTT A E, *et al.* Diversity, functional structure and functional redundancy of woodland plant communities: how do mixed tree species plantations compare with monocultures? [J]. *Forest Ecology and Management*, 2016, 382: 244-256.
- [45] SLABEJOVÁ D, BACIGÁL T, HEGEDŮŠOVÁ K, *et al.* Comparison of the understory vegetation of native forests and adjacent *Robinia pseudoacacia* plantations in the Carpathian-Pannonian region[J]. *Forest Ecology and Management*, 2019, 439: 28-40.