

西双版纳热带森林动态监测样地 ——树种组成与空间分布格局^①

兰国玉^{1,2} 胡跃华^{1,2} 曹 敏^{1*} 朱 华¹ 王 洪¹ 周仕顺¹ 邓晓保¹
崔景云¹ 黄建国³ 刘林云³ 许海龙³ 宋军平³ 何有才³

(1 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223) (2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

(3 西双版纳州国家级自然保护区管理局, 云南景洪 666100)

摘 要 西双版纳热带雨林是中国生物多样性最丰富的生态系统之一, 西双版纳也被公认为国际上重要的生物多样性保护的热点地区之一。2007 年, 在中国科学院生物多样性委员会、加拿大 Alberta 大学和中国台湾东海大学等相关单位的支持下, 由中国科学院西双版纳热带植物园和西双版纳州自然保护区管理局在西双版纳勐腊县补蚌村的望天树(*Shorea wantianshuae*)林中建立了一块面积为 20 hm² 的热带森林动态监测样地, 该样地是中国森林生物多样性动态监测网络建设的重要组成部分之一, 其建设技术是按照美国史密森热带研究所的热带森林研究中心(Center for Tropical Forest Science, CTFS) 1980 年在巴拿马 Barro Colorado Island 建立 50 hm² 样地的技术规范进行的。我们逐一测量并记录了样地中所有树干胸径大于 1 cm 树木的胸围, 并对其挂牌标记、鉴定种名和确定坐标位置。并应用 Ripley's L-Function 分析了样地内 4 种上层优势种和 12 个稀有种的空间分布格局。研究结果表明: 样地内共含有胸径 ≥ 1 cm 的乔木 95 834 株, 其中已经鉴定的有 95 498 株, 占总个体数的 99.65%; 有乔木种类 468 种, 隶属于 213 个属和 70 个科; 另外有 336 个个体没有鉴定出来, 仅占总个体数的 0.35%。上层乔木中的望天树重要值排名第 2, 但具有最大的胸高断面面积; 中、下层的假海桐(*Pittosporopsis kerrii*) 个体数最多, 占样地内已鉴定乔木个体总数的 21.90%。样地内 4 个上层优势种的小径阶个体数量较多, 而大径阶个体数量较少, 径阶分布呈倒“J”型, 因此这 4 个种群可以维持自我更新。在分布格局上, 样地内的 4 个上层优势树种的幼树和中龄树以聚集分布为主, 而成年树则以随机分布为主。另外, 大多数稀有物种也表现出聚集分布的格局。

关键词 西双版纳 热带雨林 森林动态监测样地

ESTABLISHMENT OF XISHUANGBANNA TROPICAL FOREST DYNAMICS PLOT: SPECIES COMPOSITIONS AND SPATIAL DISTRIBUTION PATTERNS

LAN Guo-Yu^{1,2}, HU Yue-Hua^{1,2}, CAO Min^{1*}, ZHU Hua¹, WANG Hong¹, ZHOU Shi-Shun¹, DENG Xiao-Bao¹,
CUI Jing-Yun¹, HUANG Jian-Guo³, LIU Lin-Yun³, XU Hai-Long³, SONG Jun-Ping³, and HE You-Cai³

¹Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China, ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China, and ³Xishuangbanna Administration of Nature Reserves, Jinghong, Yunnan 666100, China

Abstract *Aims* Tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna is one of the most species-rich forest ecosystems in China. This area is also one of the biodiversity hotspots for conservation priorities of the world. For the purpose of monitoring long-term dynamics of tree populations, a 20-hm² plot was established in a dipterocarp forest in Mengla Nature Reserve in 2007 by Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences and Xishuangbanna Administration of Nature Reserves, in collaboration with Alberta University, Canada and Tunghai University (Taiwan, China).

Methods The construction technology and field protocol followed those applied in the establishment of the 50 hm² plot in the tropical forest of Barro Colorado Island in Panama, developed by Center for Tropical Forest Science, Smithsonian Tropical Research Institute in 1980. All free-standing trees with diameter at breast height (DBH) ≥ 1 cm were tagged, mapped, measured (girth) and identified to species in the plot. Spatial distribution patterns of four dominant canopy tree species (among different tree size classes) and 12 rare species were analyzed by using a point pattern analysis Ripley's L-function.

Important findings A total of 95 834 free-standing individuals with DBH ≥ 1 cm were recorded in the 20

① 收稿日期: 2007-12-18 接受日期: 2008-04-12

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-YW-430-03)

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: caom@xtbg.ac.cn

hm² plot. Of which, 95 498 individuals were identified to species level. This plot included 468 species belonging to 213 genera and 70 families, except for another 336 individuals that could not be identified yet. The flora of plot was mainly composed of species in tropical families. *Shorea wantianshuae* that dominates the forest canopy was ranked the second in terms of importance value, although it had the largest basal area. *Pittosporopsis kerrii*, an understory tree species showed the highest abundance (20 918 individuals). The four canopy species had a large number of juveniles and exhibited size structures with reverse-J shape associated with continuously regenerating populations. Young trees (saplings and poles) revealed a clumped spatial distribution, but adults tended to have a random distribution. Most of the 12 rare tree species in the plot also showed aggregated distribution pattern.

Key words Xishuangbanna, tropical rain forest, forest dynamics plot (FDP)

DOI: 10.3773/j.issn.1005-264x.2008.02.006

自 Hubell 于 1980 年 (Condit, 1995) 在巴拿马的 Barro Colorado Island (BCI) 建立第一个 50 hm² 的森林动态监测样地以来, 美国史密森热带研究所的热带森林科学研究中心 (CTFS) 就联合世界各国的科学家和科研机构, 在全球范围内建立了热带森林动态样地 (Tropical Forest Dynamics Plot) 的研究网络, 开展热带森林生态系统动态的科学研究。为揭示中国森林生物多样性的形成和维持机制, 以及研究森林生物多样性对全球变化的响应, 中国科学院生物多样性委员会于 2004 年组织并启动了“中国森林生物多样性监测网络”建设, 在我国吉林长白山的温带阔叶红松林、浙江古田山和天童山的中亚热带常绿阔叶林、广东鼎湖山的亚热带季风常绿阔叶林和云南西双版纳的热带季节雨林中, 选择典型的地带性森林植被, 分别建立了 5 个 20~25 hm² 的森林群落定位监测样地。中国森林生物多样性监测网络是继美国史密森热带森林中心热带雨林生物多样性监测网络以后又一大型生物多样性监测的地区性网络体系。

西双版纳热带雨林生物多样性动态监测样地是中国森林生物多样性动态研究网络的重要成员之一。在植物区系组成上, 西双版纳热带雨林属于热带亚洲或印度-马来西亚热带雨林群系 (朱华和周虹霞, 2002), 其植物区系属于热带亚洲植物区系的一部分, 它处于亚洲热带雨林带的北缘, 在群落外貌上有一定的季节变化, 在水分、热量条件和海拔分布上都处于极限条件 (朱华等, 1998), 因此, 此类森林具有其过渡性和不可替代性。另外, 西双版纳热带季节雨林也是 CTFS 计划所涵盖的重要生态区之一。在西双版纳热带地区建立大尺度的永久性森林动态样地, 进行长期的森林动态监测和科学研究, 对于验证和发展热带雨林树种多样性维持机制的诸多理论和假说, 如 Janzen and Connell 假说 (Janzen, 1970; Connell, 1971), 更新限制假说 (Recruitment limitation

hypothesis) (Jones *et al.*, 2005; Svenning & Wright, 2005) 等具有非常重要的科学意义。

1 自然地理概况

1.1 研究区域概况

西双版纳傣族自治州位于云南省西南部 (21°08′~22°36′ N, 99°56′~101°50′ E), 总面积为 19 120 km², 其东部和南部与老挝接壤, 西部与缅甸毗邻, 北部与滇西南山原、山地相连, 属于横断山系南端无量山脉和怒山山脉的余脉。该区以山原为主, 其中又分布着许多宽谷盆地、低山和低丘。海拔范围从澜沧江河谷的最低点 491 m 至最高峰 2 429 m。

西双版纳气候类型属热带季风气候 (Cao *et al.*, 2006; Zhu *et al.*, 2006), 雨季和旱季交替明显 (朱华等, 2001)。以勐腊县勐仑地区为例 (21°54′ N, 101°46′ E, 海拔 580 m), 年平均气温为 21.8 °C, 年平均降雨量为 1 493 mm, 每年 5 月到 10 月为雨季, 降雨量占全年降雨量的 84%, 11 月到次年 4 月为旱季, 降雨稀少 (Cao *et al.*, 2006)。由于特殊的地形地貌, 气候的立体分异相当大, 其东、北、西三面高, 在一定程度上阻挡了西北方来的冷气流, 使得最冷月平均温度并不低, 弥补了积温的不足。低山沟谷及低丘上在冬季有浓雾, 又弥补了降水的不足。因而在该地区的低山沟谷及低丘上, 形成了热带湿润气候, 具有热带雨林发育的条件。海拔 1 000 m 以下的河谷地区为砖红壤 (Cao *et al.*, 2006)。主要的森林类型为热带季节雨林、热带季雨林和热带山地常绿阔叶林等 (Zhu, 2006)。

1.2 样地概况

西双版纳热带雨林动态监测样地位于西双版纳傣族自治州勐腊县补蚌村南贡山东部斑马山脚 (图 1), 东距勐腊-瑶区公路约 500 m, 北面翻越次生林的几个山脊之后到达北沙河。样地的地理位置为

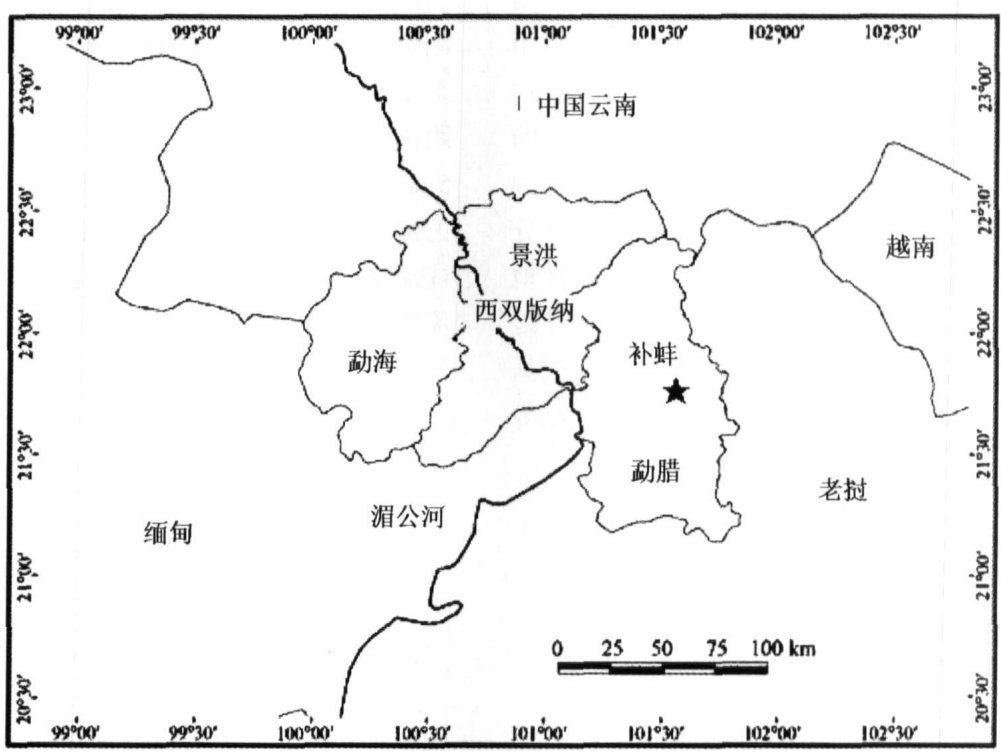


图 1 西双版纳热带季节雨林动态监测样地的位置示意图
Fig. 1 Location of Xishuangbanna forest dynamics plot (Marked with “★”)

101°34′ 26″ ~ 47″ E, 21°36′ 42″ ~ 58″ N, 样地面积为 20 hm²(400 m × 500 m), 东西长 500 m, 南北长 400 m, 整个样地向西偏斜 19°。样地内的海拔变幅较大, 最低点海拔为 709. 27 m, 最高点海拔为 869. 14 m。样地的土壤类型为砖红壤(薛敬意等, 2003)。样地包含 3 条沟谷, 各条沟谷的底部坡度平缓, 但两侧山坡的坡度较陡(图 3), 沟谷底部以及两侧坡面是望天树(*Shorea wantianshuae*) 占优势的热带季节雨林(Zhu, 2006)。林冠上层高达 50~ 60 m, 中下层乔木主要有毛猴欢喜(*Sloanea tomentosa*)、绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)、假海桐(*Pittosporopsis kerrii*)、云树(*Garcinia cava*)、蚁花(*Mezzettipsis creaghii*)、染木树(*Saprosma ternata*)和密花火筒树(*Leea compactiflora*)等。而在样地的山脊部分则是约 30~ 40 年前被破坏之后发展起来的次生林, 主要树种为壳斗科植物, 如短刺锥(*Castanopsis echidnocarpa*)等, 乔木上层高度约 20 m, 树木胸径为 25~ 50 cm。

2 样地建设及研究方法

2.1 样地建设

样地建设从 2006 年 4 月中旬开始, 到 2007 年 7 月中旬结束, 样地建设的主要内容包括以下几个方面:

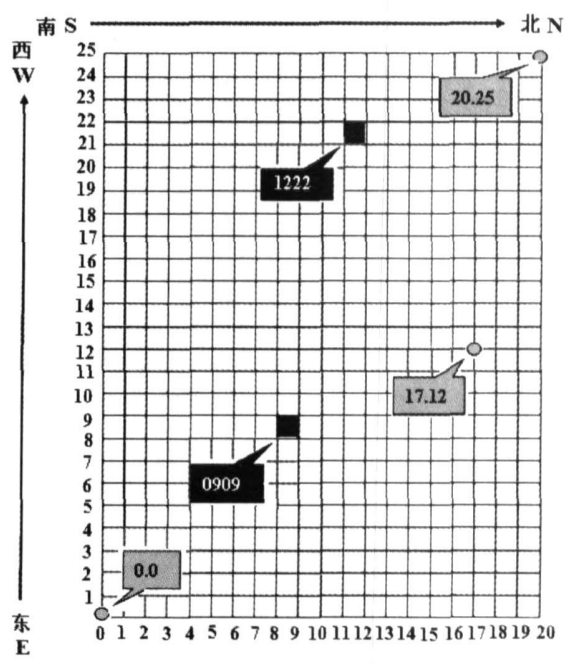


图 2 样地角桩编号及样方编号示意图
Fig. 2 Sequence numbers of the corner posts and 400 m² quadrates in the plot

2.1.1 样地测量

整个固定样地的投影面积为 20 hm², 呈长方形, 水平方向 400 m, 垂直方向 500 m, 采用全站仪将整个 20 hm² 样地划分为 500 个 20 m × 20 m 的样方

(图 2)。测量时,每隔 20 m 设一角桩,插上 PVC(聚氯乙烯)管作标记,并记录两点之间的相对高差、测量方向和斜面距离等指标,并于中间 10 m 处也用 PVC 管进行标记。整个固定样地地形测量完成后,将每个基点的 PVC 管用 10 cm × 8 cm × 70 cm 的水泥角桩替换,并对水泥角桩挂铝牌(规格为 10 cm × 8 cm)和编号,因此,水泥角桩将 20 hm² 样地划分为 500 个 400 m² 的样方,样方的编号由样方在样地中的行号和列号组成,编号方案见图 2。根据样地建立时所测资料,采用 GPS 测量其经纬度和海拔高度,计算样地内每个基点的相对海拔高度,并绘制等高线地形图(图 3)。

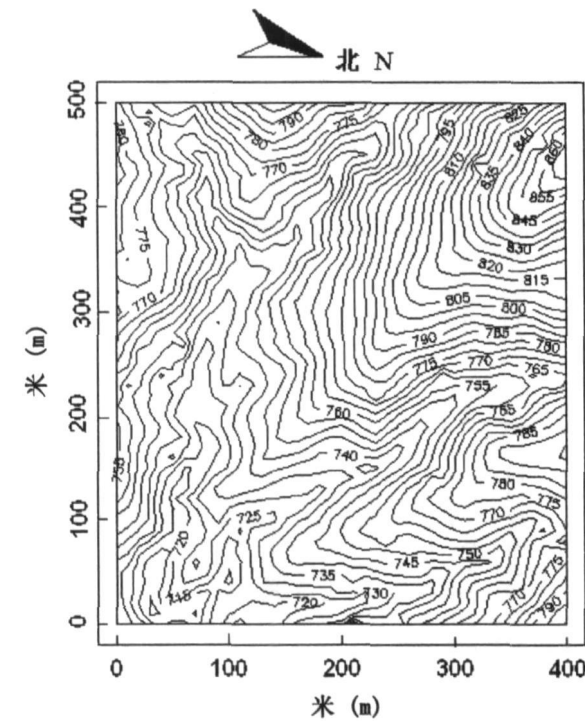


图 3 西双版纳热带雨林动态监测样地等高线图(等高线间距为 5 m)
Fig. 3 The topography map of the Xishuangbanna forest dynamics plot (with 5 m contour intervals)

2.1.2 挂铝牌

上述工作完成后,再将每个 20 m × 20 m 的样方划分成 16 个 5 m × 5 m 的小样方,整个样地被划分为 8 000 个 5 m × 5 m 的小样方。树木挂牌以 20 m × 20 m 样方为基本单位,从样方的左下角 5 m × 5 m 的小样方开始按顺时针依次进行挂牌(图 4),有分枝的树木也要挂分枝牌。铝牌编号规则为“BB”(BB 表示样地地点“补蚌 Bubeng”) + “样方号” + “-” + “0” + “树木的序列号”(001, 002, 003 …)。

2.1.3 物种清查及野外数据采集

用游标卡尺测量胸径小于 5 cm 的树木的胸径

用钢卷尺测量胸径大于 5 cm 的树木的周长。如果树木 1.3 m 以下有分枝,且分枝胸径大于 1 cm,也要测量其胸围。有板根的树木胸径测量位置在树木恢复正常主干形态的位置,测量周长,并记录测量位置距离地面的高度。同时用钢卷尺测量树木在 5 m × 5 m 小样方中 x、y 轴的坐标值。另外还需记录树木的编号、种名、小样方编号以及树木的生长状况(Condit, 1998),并绘制样方示意简图,示意图含河流等信息。

2.1.4 树种定名

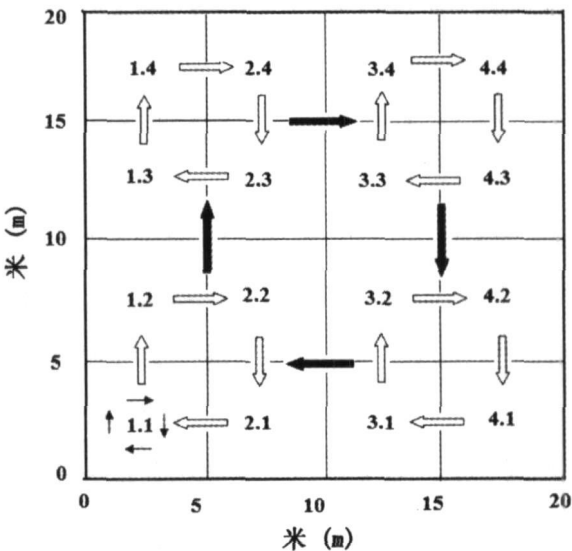


图 4 小样方编号及工作顺序
Fig. 4 Numbering the 5 m × 5 m subquadrates and the working sequence in the 400 m² quadrat

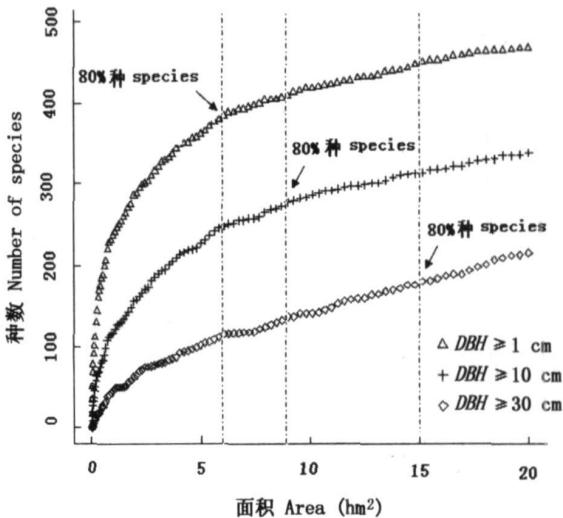


图 5 西双版纳热带雨林动态监测样地的物种-面积曲线图
Fig. 5 Species-area curves in Xishuangbanna forest dynamics plot

对样地中的每一株乔木都尽量鉴定到种。鉴定不到种的个体力求鉴定到属(科),用小写字母将同一属(科)的几个种区分开来,如蒲桃属 a 种,蒲桃属 b 种等等。对野外无法鉴定的树木则采集标本,原则上每个树种都保留 1 份凭证标本。野外工作结束后,将采集到的标本带回西双版纳热带植物园标本馆,通过查阅相关资料后进行定名。并根据英文版的 *Flora of China* 等确定整个样地内乔木的拉丁名。

2.1.5 数据录入及标准化

为减少数据在录入过程中出现的错误,采取同一数据不同人员输入两次的方法。利用小型软件 Excel compare 对两份不同的数据进行比较,如果两份数据有不同之处,就会显示不同的颜色,然后和原始数据进行核对,将错误的数据改正过来。核对后的数据库需按照 CTFs 标准数据库的要求(Condit, 1998)将数据库标准化,标准化的数据库为 txt 文本文件,含树木编号(tag)、种名(sp)、x 坐标(gx)、y 坐标(gy)和胸径(dbh)等字段。

2.2 空间分布格局研究方法

点格局分析的统计学理论是 Ripley 首先提出来

的,然后经 Diggle 等人发展。详细的数学原理可参考文献 Diggle(1983)。本文应用 Ripley's L-Function 的单点格局分析法分析样地内上层优势树种和稀有种的空间分布格局。并用 Monte-Carlo 拟合检验用于计算上下包迹线(Envelopes)(即置信区间),拟合次数为 99 次,得到置信水平则为 99%。Ripley's L 点格局分析方法报道较多,这里不再赘述,可参考张金屯(1998)文献。

3 结果与讨论

3.1 乔木树种多样性

到目前为止,样地内共计含有胸径 ≥ 1 cm 的活体乔木个体 95 834 株(没有鉴定的有 336 个个体,占总个体数的 0.35%),鉴定到科和属的有 2 088 个个体,占总个体数的 2.18%,鉴定到种的个体有 93 410 个,占总个体数的 97.47%。样地内含有胸径 ≥ 1 cm 的乔木种类 468 种,隶属于 213 个属和 70 个科。其中包括胸径大于 10 cm 的乔木 339 种,隶属于 171 个属和 63 个科;胸径大于 30 cm 的乔木 215 种,隶属于 119 个属和 51 个科(表 1)。

表 1 西双版纳热带雨林动态监测样地基本情况表
Table 1 Summary of the inventories in Xishuangbanna forest dynamics plot

	胸径 DBH ≥ 1 cm	胸径 DBH ≥ 10 cm	胸径 DBH ≥ 30 cm
科数 No. of families	70	63	51
每公顷科数 No. of families*hm ⁻²	53.75 (2.84)	43.50 (2.40)	23.65 (4.48)
属数 No. of genera	213	171	119
每公顷属数 No. of genera*hm ⁻²	131.80 (7.80)	84.75 (5.67)	35.0(7.98)
种数 No. of species	468	339	215
每公顷种数 No. of species*hm ⁻²	216.50 (15.35)	123.50 (9.83)	42.65 (8.73)
个体数 No. of individuals	95 834	12 331	2 232
每公顷个体数 No. of individuals*hm ⁻²	4 791.70 (659.12)	616.60 (83.97)	111.60 (26.24)
胸高断面积 Basal area	846.86	733.36	496.41
每公顷胸高断面积 Basal area*hm ⁻²	42.34 (8.91)	36.66 (8.92)	24.82 (8.40)

在统计科属种时未包含 336 个未鉴定的个体 336 unidentified individuals were excluded in counting the numbers of species, genera and families 在统计个体数量和胸高断面积时则包含 336 个个体 336 unidentified individuals were included in counting the number of individuals and basal area 括弧内显示的为标准差(SD) Standard deviations were showed in parenthesis

由于西双版纳样地海拔落差大,样地内沟谷和山脊交错,因此形成复杂的生境,使得样地内的树种和个体密度及胸高面积呈不均匀分布。样地内平均每公顷含胸径 ≥ 1 cm 的树种 216.5 种、平均每公顷含 4 791.7 个个体(表 1),实测的树种数最少的 1 hm² 样方仅含 187 种,最多的可达 239 种,两者相差达 52 种。样地内平均 1 公顷样方的胸高断面积为 42.34 m²,实测的 1 hm² 样方内最大的胸高断面积为 55.16 m²,最小的仅为 29.0 m²。

西双版纳热带雨林样地的树种多样性相对丰富,胸径 ≥ 1 cm 的树种数量远远高于巴拿马 BCI 50 hm² 样地(仅有 301 个树种),尽管 BCI 样地远大于西双版纳样地。与相近尺度的样地相比,西双版纳样地物种总数少于厄瓜多尔的 Yasuni 样地(25 hm², 1 104 种),但多于哥伦比亚 La Palanan 样地(16 hm², 219 种),斯里兰卡的 Sinharaja 样地(25 hm², 205 种)和波多黎各的 Luquillo 样地(16 hm², 140 种)。西双版纳样地 1 hm² 样方内胸径 ≥ 1 cm 的平均树种数

量(216.5种·hm⁻²)与喀麦隆 Korup 样地(235.1种·hm⁻²)的相近,但明显低于马来西亚的 Pasoh 样地(496.5种·hm⁻²)和 Lambir 样地(618.1种·hm⁻²)的树种数量(Condit *et al.*, 2005)。

3.2 物种 面积曲线

样地内乔木胸径 ≥1 cm、胸径 ≥10 cm 和胸径 ≥30 cm 的物种 面积曲线显示出 3 条曲线表现出基本一致的上升趋势,在面积 0~ 5 hm² 时,树种数随样地面积的增大而快速增加,在 5~ 10 hm² 的范围内,树种数量增加的速度降低。在取样面积为 6、9 和 15 hm² 时,分别可包含胸径 ≥1 cm、胸径 ≥10 cm 和胸径 ≥30 cm 的 80% 的树种。

3.3 树种丰富度

样地内个体数量大于 1 000 个个体的树种有 13 种,占已经鉴定出的树种总数的 2.78%,却占个体总数的 56.34%。个体数量最多的是假海桐,随后

依次为望天树、云树、蚁花和木奶果(*Baccaurea ramiflora*)等(表 2)。

样地内个体数量仅为 1 株的树种共有 69 个(图 6),占树种总数的 14.74%,仅占个体总数的 0.07%。按照 Hubbell 和 Foster 关于稀有种的定义(Hubbell & Foster, 1986),平均每公顷个体数少于 1 的种被认为是稀有种。按此定义,西双版纳样地内有 230 个稀有种,占总树种数的 49.14%,稀有种几乎占到样地内树种总数的一半,但却只占个体总数的 1.24%。西双版纳样地内稀有树种的比例略高于喀麦隆的 Korup 样地(50 hm² 样地内有 221 种,占总树种数的 45%)(Kenfack *et al.*, 2007),但与刚果的 Ituri 样地相比,稀有物种的比例较低。Ituri 样地 1 公顷样方内个体数量大于 0.3 的稀有物种的比例为 48.4%,而这一比例在西双版纳样地则只有为 35.90%(Condit *et al.*, 2005)。

表 2 样地内个体数量大于 1 000 的树种的丰富度及胸面积
Table 2 Abundance and basal area of tree species with individuals > 1 000 in Xishuangbanna forest dynamics plot

序号 Rank	种名 Species name	代码 Species code	个体数 Abundance	胸高断面面积 Basal area (m ²)
1	假海桐 <i>Pittosporopsis kerrii</i>	PITTKKE	20 918	28.472 5
2	望天树 <i>Shorea wantianshuea</i>	SHORWA	7 919	113.518 8
3	云树 <i>Garcinia cowa</i>	GARCCO	4 333	19.237 6
4	蚁花 <i>Mezettiopsis creaghii</i>	MEZZCR	3 300	25.277
5	木奶果 <i>Baccaurea ramiflora</i>	BACCRA	3 212	14.010 5
6	红光树 <i>Knema fufuracea</i>	KNEMFU	3 160	11.240 5
7	染木树 <i>Saprosma ternata</i>	SAPRTE	2 698	1.007 2
8	披针叶楠 <i>Phoebe lanceolata</i>	PHOELA	2 409	4.425 9
9	钝叶桂 <i>Cinnamomum bejolghota</i>	CINNBE	1 337	8.757 4
10	青藤公 <i>Ficus langkokensis</i>	FICULA	1 337	7.636 6
11	滇毒鼠子 <i>Dichapetalum gelonioides</i>	DICHGE	1 222	2.490 2
12	韶子 <i>Nephelium chryseum</i>	NEPHCH	1 098	12.968 8
13	密花火筒树 <i>Leea compactiflora</i>	LEEACO	1 051	0.343 3
	合计 Total		53 994	249.386 3

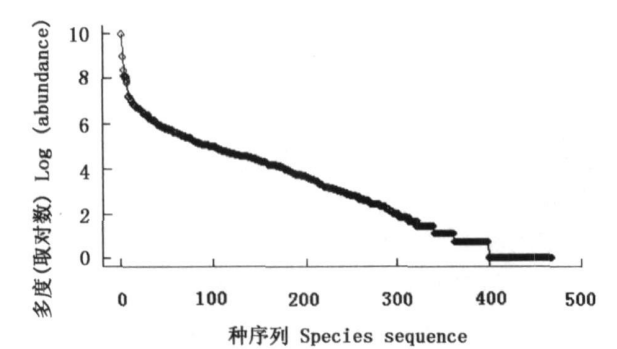


图 6 西双版纳热带雨林森林动态监测样地树种的种序图
Fig. 6 Species sequence of the tree species in Xishuangbanna forest dynamics plot

3.4 样地内优势科和优势种

根据科的重要值计算公式:科重要值(*FIV*) = 相对多样性(*RΔ*) + 相对优势度(*RB*) + 相对密度(*RD*),其中相对多样性(*RΔ*)是指一个科的树种数占总树种数的百分比(Linares-Palomino & Alvarez, 2005)。通过计算可以看出,样地内重要值最大的科为茶茱萸科含有 6 个种,4 个属,共含 21 769 个个体。樟科是样地内树种最丰富的科,有 52 个种,11 个属,其重要值仅在茶茱萸科之后。大戟科,含 38 个种,19 个属,重要值排名第 3;龙脑香科虽然只有 1 个种,但重要值排名第 4。重要值排名前 10 的科包

含了样地内近 69. 45% 的个体数和 48. 29% 的树种数(表 3)。这 10 个科大多数为热带科, 反映了样地的热带性质。

根据物种重要值 (IV) 的计算公式: 种重要值 (IV)= 相对频度 (RF)+ 相对优势度 (RD)+ 相对密度 (RA) (Greig Smith, 1983)。通过统计发现, 样地内假海桐的重要值最大(表 4), 有 20 918 个个体, 胸高断面积为 28. 472 5 m²(表 2)。望天树的重要值排名第 2, 有个体 7 919 个, 但其胸高断面积为 113. 518 0 m², 占样地所有个体总胸高断面积的

13. 603 2%, 远大于假海桐, 是样地内胸高断面积最大的树种。因此, 虽然假海桐的重要值大于望天树的重要值, 但由于假海桐处于群落林冠的下层, 多为中、小乔木, 数量多但径级小, 而望天树处于群落林冠的上层, 形体高大, 其对群落环境的影响远远大于假海桐。云树的重要值排名第 3, 随后是短刺锥(南亚热带常绿阔叶林的优势树种之一), 但它仅在 14 个 1 hm² 的样方中出现。总体看来, 整个群落的建群种为望天树, 群落类型仍然是以望天树为代表的热带季节雨林。

表 3 西双版纳热带雨林动态监测样地重要值排名前 10 位的科
Table 3 Top ten families with the highest importance values in Xishuangbanna forest dynamics plot

序号 Rank	科名 Family	树种数 No. of species	属数 No. of genusra	个体数 No. of individuals	胸高断面积 Basal area (m ²)	相对多样性 性 ($R\Delta$)	相对密度 度 (RD)	相对优势 度 (RA)	科重要值 (FIV)
1	茶茱萸科 Icacinaceae	6	4	21 769	31. 753 5	1. 282 1	22. 795 2	3. 805 1	27. 882 4
2	樟科 Lauraceae	52	11	7 302	72. 364 1	11. 111 1	7. 646 2	8. 671 5	27. 428 9
3	大戟科 Euphorbiaceae	38	19	9 827	59. 273 5	8. 119 7	10. 290 3	7. 102 9	25. 512 8
4	龙脑香科 Dipterocarpaceae	1	1	7 919	113. 518 0	0. 213 7	8. 292 3	13. 603 2	22. 109 2
5	壳斗科 Fagaceae	14	2	2 068	106. 329 2	2. 991 5	2. 165 5	12. 741 7	17. 898 6
6	桑科 Moraceae	30	5	3 315	45. 700 5	6. 410 3	3. 471 3	5. 476 4	15. 358 0
7	茜草科 Rubiaceae	28	19	4 869	22. 195 7	5. 982 9	5. 098 5	2. 659 8	13. 741 2
8	番荔枝科 Annonaceae	15	7	5 010	34. 790 9	3. 205 1	5. 246 2	4. 169 1	12. 620 3
9	楝科 Meliaceae	17	2	1 259	56. 997 0	3. 632 5	1. 318 4	6. 830 1	11. 780 9
10	杜英科 Elaeocarpaceae	25	11	2 990	27. 594 2	5. 341 9	3. 131 0	3. 306 7	11. 779 5
合计 Total		226	81	66 328	570. 517 518	48. 290 8	69. 454 86	68. 366 32	186. 112

$R\Delta$: Relative diversity RD : Relative density RA : Relative as cendency FIV : Family important value

表 4 西双版纳热带雨林动态监测样地重要值排名前 10 位的树种
Table 4 Top ten tree species with the highest important values in Xishuangbanna forest dynamics plot

序号 Rank	种名 Species	物种代码 Code	科名 Family	相对密度 度 (RD)	相对频度 度 (RF)	相对优势 势度 (RA)	重要值 (IV)
1	假海桐 <i>Pittosporopsis kernii</i>	PITTKE	Icacinaceae	21. 904 1	0. 459 9	3. 411 9	25. 775 9
2	望天树 <i>Shorea wantianshuai</i>	SHORWA	Dipterocarpaceae	8. 292 3	0. 459 9	13. 603 2	22. 355 4
3	云树 <i>Garcinia owa</i>	GARCCO	Guttiferae	4. 537 3	0. 459 9	2. 305 3	7. 302 4
4	短刺锥 <i>Castanopsis edidnocarpa</i>	CASTEC	Fagaceae	0. 922 5	0. 321 9	5. 823 3	7. 067 7
5	蚊花 <i>Mezzettopsis craghi</i>	MEZZCR	Annonaceae	3. 455 6	0. 436 9	3. 029	6. 921 5
6	毛猴欢喜 <i>Sloanea tomentosa</i>	SLOATO	Elaeocarpaceae	0. 525 7	0. 413 9	4. 957 2	5. 896 8
7	木奶果 <i>Baccaurea ramiflora</i>	BACCRA	Euphorbiaceae	3. 363 4	0. 459 9	1. 678 9	5. 502 2
8	红光树 <i>Knema fufuracea</i>	KNEMFU	Myristicaceae	3. 309	0. 459 9	1. 347	5. 115 8
9	绒毛番龙眼 <i>Pometia tomentosa</i>	POMETO	Sapindaceae	0. 502 6	0. 459 9	2. 826 2	3. 788 7
10	披针叶楠 <i>Phoebe lanceolata</i>	PHOELA	Lauraceae	2. 522 6	0. 459 9	0. 530 4	3. 512 8
总计 Total				49. 335 1	4. 392 0	39. 512 4	93. 239 5

RF : Relative frequency IV : Important value RD 、 RA : 同表 3 See Table 3

3. 5 科的分布区类型

根据吴征镒先生的论著《世界种子植物科的分布区类型系统》及其修订(吴征镒, 2003; 吴征镒等, 2003), 分析了版纳样地内已知 70 个科的分布区类

型。由表 5 可以看出, 样地内含泛热带分布 38 个科(54. 29%), 东亚(热带亚洲至热带大洋洲)及热带南美间断分布 6 个科(8. 57%), 旧世界热带 3 个科(4. 29%), 热带亚洲至热带大洋洲分布 1 个

表 5 西双版纳热带雨林动态监测样地科的分布区类型统计
Table 5 Distribution patterns of family of seed plants in Xishuangbanna forest dynamics plot

分布区类型 Areal-types	科数 No. of families	百分比 Percent age
世界广布 Widespread	13	18.57
泛热带 Pantropic	38	54.29
东亚(热带亚洲至热带大洋洲)及热带南美间断 Tropical and Subtropical East Asia and (South) Tropical America disjuncted	6	8.57
旧世界热带 Old World Tropics	3	4.29
热带亚洲至热带大洋洲 Tropical Asia to Tropical Australasia Oceania	1	1.43
热带亚洲(即热带东南亚至印度-马来,太平洋诸岛) Tropical Asia= Tropical South-east Asia+ Indo-Malaya + Tropical South and Southwest Pacific Island	3	4.29
北温带 North Temperature	3	4.29
东亚及北美间断 East Asia and North America disjuncted	2	2.86
东亚 East Asia	1	1.43
合计 Total	70	100.00

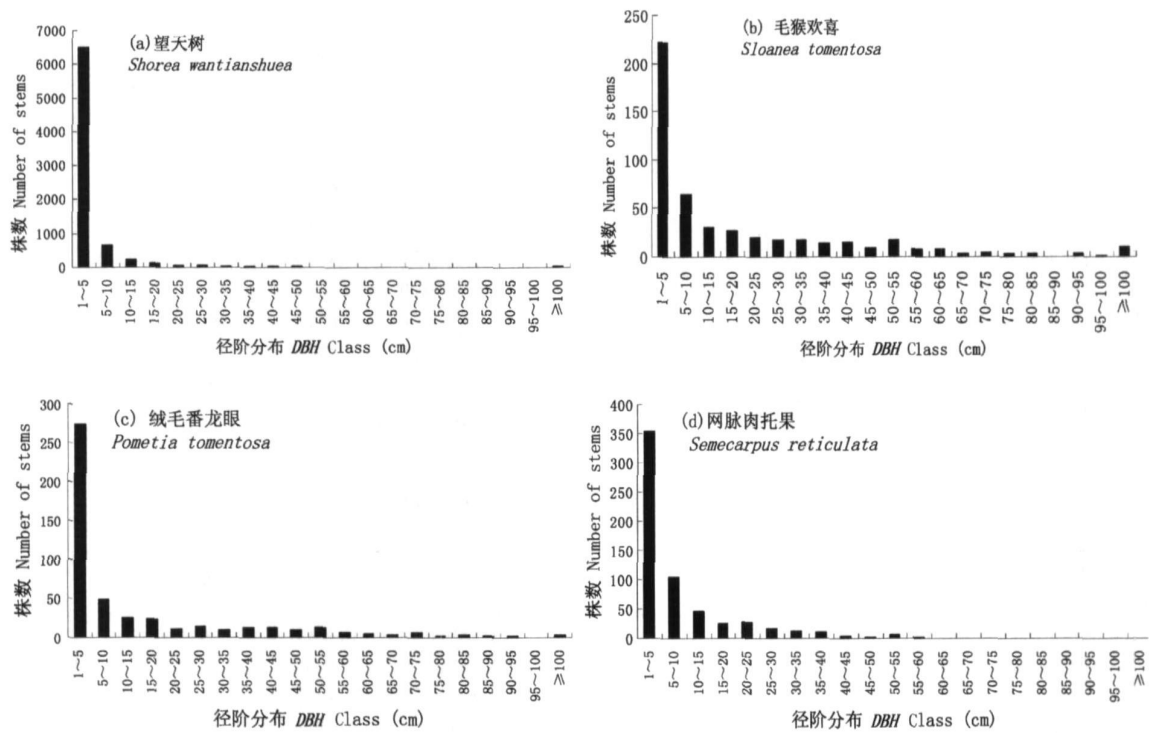


图 7 4 个上层优势种的径阶分布
Fig. 7 DBH distribution of 4 dominant canopy species in Xishuangbanna forest dynamics plot

(1.43%), 热带亚洲分布 3 个科(4.29%)。样地内热带分布科共计有 51 个, 占总科数的 72.86%, 表明了群落的热带性质。另外样地内还含有北温带分布的 3 个科, 反映出样地植物区系的热带边缘性质。

3.6 上层优势种的径阶分布

林冠上层具有最大重要值的物种依次为望天树, 毛猴欢喜, 绒毛番龙眼和网脉肉托果(*Semecarpus reticulata*), 分别有个体数 7919、502、480、619 个。由图 7 可以看出, 这 4 个物种的中小径阶个体数量较

多, 而大径阶的个体数量较少, 特别是望天树, 胸径为 1~5 cm 的个体就有 6 492 株, 而胸径大于 30 cm 的仅有 246 株。

其它 3 个物种胸径大于 30 cm 的分别为: 毛猴欢喜 120 株, 绒毛番龙眼 83 株, 网脉肉托果 44 株。4 个物种的径阶分布都表现出倒“J”型(图 7), 表明 4 个物种有足够数量的幼树和幼苗, 能够实现种群的自我更新。

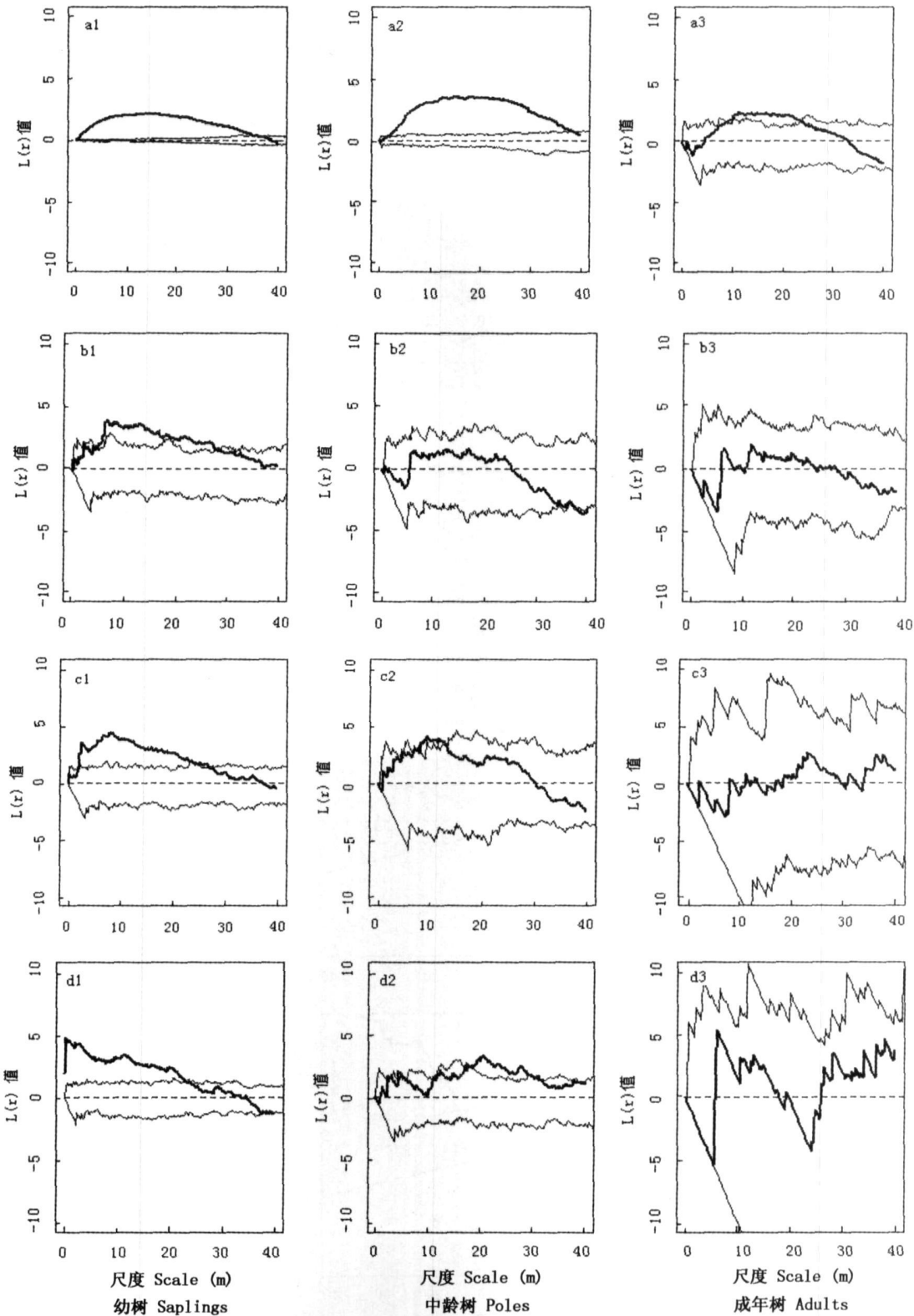


图 8
4 个优势种不同生长时期的空间分布格局

Fig.8
Spatial distribution patterns of 4 dominant canopy species (among different growth stages) in Xishuangbanna forest dynamics plot

实线表示 $L(r)$ 值 Bold line indicates $L(r)$, 灰色线表示置信区间 Grey lines present upper and lower envelopes

a1、a2、a3: 望天树 *Shorea wantianshuae* b1、b2、b3: 毛猴欢喜 *Sloanea tomentosa* c1、c2、c3: 绒毛番龙眼 *Pomelia tomentosa* d1、d2、d3: 网脉肉托果 *Somearpus raiulata*

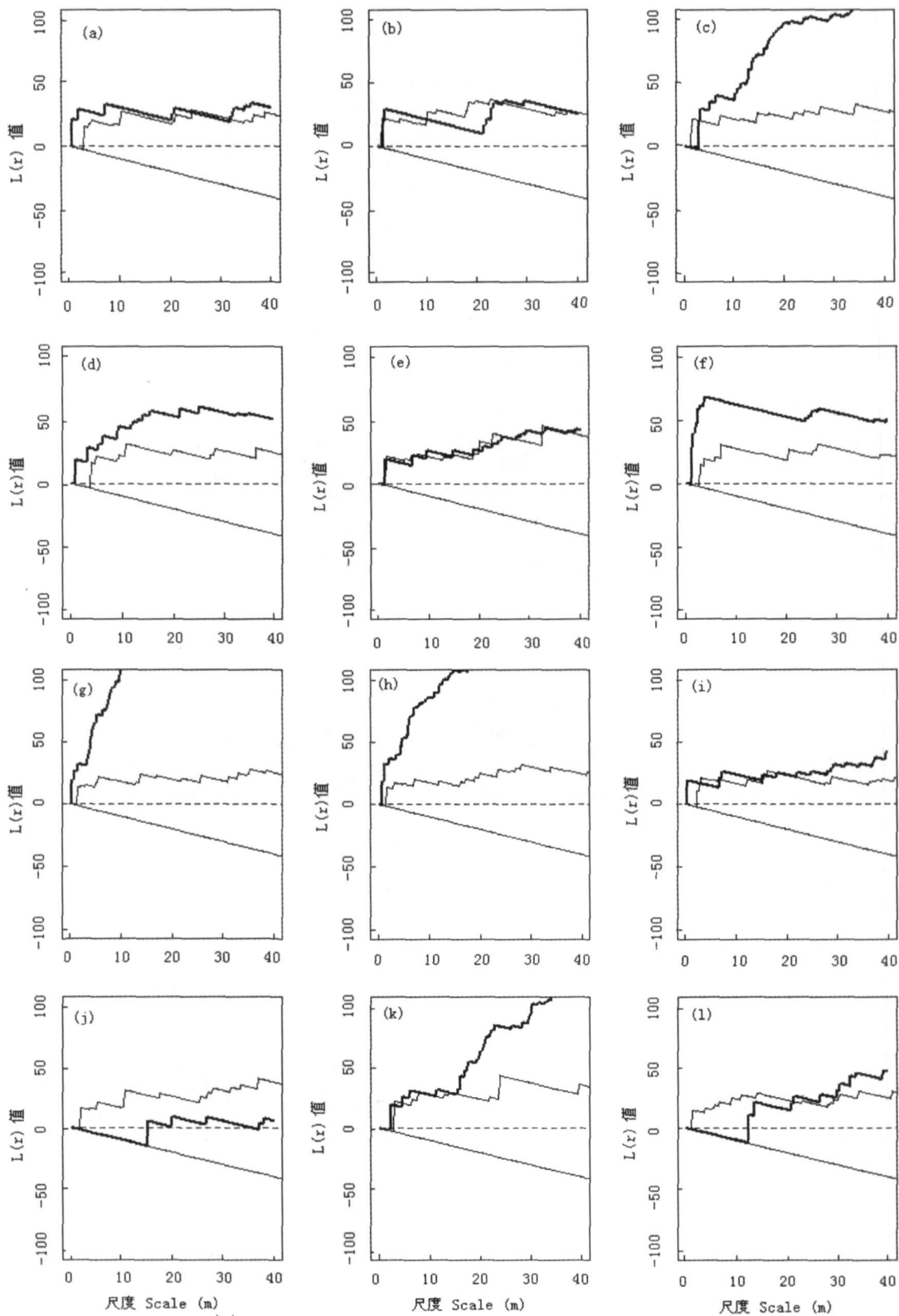


图9 12个稀有种空间分布格局

Fig.9 Spatial distribution patterns of 12 rare species in Xishuangbanna forest dynamics plot
a: 山黄麻 *Trena orientalis* b: 文山鹅掌柴 *Schfflerafengüi* c: 蒲桃属 b 种 *Syzygium* sp. d: 野桐属 a 种 *Mallotus* sp. e: 大果刺篱木 *Flacourtia ramontchi* f: 滇米造叶树 *Aphananthe cuspidata* g: 黄叶树属 b 种 *Xanthophyllum* sp. h: 厚壳桔属 b 种 *Cryptocarya* sp. i: 酸脚杆 *Medinilla lanceata* j: 绵毛柴珠 *Callicarpa erioclona* k: 假柿木姜子 *Litsea monopetala* l: 滇南胡桐 *Calophyllum polyanthum*

3.7 上层优势种分布格局

根据上层优势种在群落林冠层所处的位置(林冠层、中间层和林冠下层), 将优势种划分为 3 个生长时期: 1) 幼树(Saplings) $1\text{ cm} \leq DBH < 5\text{ cm}$; 2) 中龄树(Poles) $5\text{ cm} \leq DBH < 30\text{ cm}$; 3) 成年树(Adults) $DBH \geq 30\text{ cm}$ 。用点格局的 L-Function 分析了上层优势树种在不同生长时期的分布格局的变化规律(图 8)。结果表明, 望天树的幼树和中龄树都表现出明显的聚集分布, 成年望天树虽在中尺度上(10~22 m)表现出一定的聚集分布, 但聚集度不大。其余 3 个物种毛猴欢喜、绒毛番龙眼和网脉肉托果的幼龄树和中龄树都在一定尺度上表现出聚集分布(毛猴欢喜中龄树的分布格局为随机分布); 而这 3 个物种的成年树的分布格局均为随机分布。导致这种格局变化的主要原因是: 由于竞争导致的死亡率, 使得随着树龄的增大, 树木的分布格局表现由聚集分布向均匀分布过渡(Getzin *et al.*, 2006)。种群空间聚集度随树龄的增大而降低, 这也是 Janzen-Cornell 空间效应的间接证据之一。

3.2.2 稀有种在样地中的分布

稀有种是指样地内平均每公顷个体数量小于 1 的树种(Hubbell & Foster, 1986), 稀有种虽然占样地个体数总数的百分比不大(0.07%), 但对群落树种多样性的贡献较大。已有的研究表明, 稀有树种的聚集度大于常见种(Condit *et al.*, 2000)。同样应用点格局的 L-Function 分析了 12 个个体数量在 15~19 的稀有种的空间分布格局(图 9)。结果表明: 大果刺篱木(*Flacourtia ramontchi*) 在尺度为 0~40 m 都表现出随机分布的格局; 在较大尺度表现为聚集分布, 而在小尺度为随机分布的有 3 个物种, 滇糙叶树(*Aphananthe cuspidata*)、酸脚杆(*Medinilla lanceata*)和绵毛紫珠(*Callicarpa eriodona*)。其余 8 个物种几乎在所有研究尺度上都表现为聚集分布, 这 8 个物种分别为野桐属 a 种(*Mallotus* sp.)、蒲桃属 b 种(*Syzygium* sp.)、山黄麻(*Trema orientalis*)、厚壳桂属 b 种(*Cryptocarya* sp.)、假柿木姜子(*Litsea monpetala*)、文山鹅掌柴(*Schfflera fengü*)、黄叶树属 b 种(*Xanthophyllum* sp.) 和滇南胡桐(*Calophyllum polyanthum*)。由此可以得出结论: 大多数稀有物种的分布格局为聚集分布。稀有物种表现出聚集分布的原因很多, 如种子散布的局限性, 仅在母树的周围; 另外, 一些物种表现出特殊小生境的喜好, 也使得这些稀有物种的分布格局表现为聚集分布。

4 小 结

通过对西双版纳热带雨林动态监测样地野外调查资料的初步分析, 得出如下结论: 1) 在物种组成与群落性质上, 样地中大多数的科为热带分布科及龙脑香科有较大重要值, 体现了该森林的热带性质和雨林特征, 该样地所在群落是西双版纳热带雨林的代。2) 在物种多样性上, 由于西双版纳所处地理位置的过渡性, 西双版纳样地具有相对较高的树种多样性, 但由于受到热量和水分因子的限制, 其树种多样性低于典型的赤道热带雨林。3) 在群落结构上, 龙脑香科的望天树在林冠层占绝对优势, 而茶茱萸科的假海桐则是群落中下层个体数量最丰富的乔木树种。4) 在树种多度分布格局上, 样地中存在个体数量较多的树种(如假海桐和望天树), 同时也具有大量的稀有种。5) 上层优势种的径阶分布呈现倒“J”型, 表明群落中小径阶的个体数量较多, 而大径阶个体数量较少, 这些优势种能够维持自我更新, 因此群落处于稳定状态。6) 在树种的空间分布格局上, 上层优势种的幼树和中龄树的分布格局以聚集分布为主, 而成年树的聚集程度降低, 最终形成随机分布; 而在稀有树种中, 多数也表现出聚集分布的格局。

参 考 文 献

- Cao M, Zou XM, Warren M, Zhu H (2006). Tropical forests of Xishuangbanna, South China. *Botropica*, 38, 306–309.
- Condit R (1995). Research in large, long-term tropical forest plot. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 18–22.
- Condit R (1998). Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plot. Springer-Verlag and RG Landes Company, Berlin.
- Condit R, Ashton P, Balslev H, Brokaw N, Bunyavejchewin S, Chuyong G, Co L, Dattaraja HS, Davies S, Esufali S, Ewango CEN, Foster R, Gunatilleke N, Gunatilleke S, Hernandez C, Hubbell S, John R, Kenfack D, Kiratiprayoon S, Pamela, Hart T, Itoh A, Lafrankie JV, Liengola I, Lagunzad D, Lao S, Losos E, Magard E, Makana J, Manokaran N, Navarrete H, Nur SM, Okhubo T, P rez R, Samper C, Seng LH, Sukumar R, Svenning JC, Tan S, Thomas D, Thompson J, Vallejo MI, Munoz GV, Valencia R, Yamakura T, Zimmelman JK (2005). Tropical tree-diversity: results from worldwide network of large plots. *Biologische Skrifter*, 55, 565–582.
- Condit R, Ashton PS, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell SP, Foster RB, Itoh A, LaFrankie JV, Lee SL, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T (2000). Spatial patterns in the distribution of tropical tree

- species. *Science*, 288, 1114– 1118.
- Connell JH (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: den Boer PJ, Gradwell GR eds. *Dynamics of Populations. Center for Agricultural Publication and Documentation*. Wageningen, The Netherlands, 298– 312.
- Diggle PJ (1983). Statistical analysis of spatial point patterns. Academic Press, London, UK.
- Getzin S, Dean C, He F, Trofymow JA, Wiegand K, Wiegand T (2006). Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver Island. *Ecography*, 29, 671– 682.
- Greig-Smith P (1983). *Quantitative Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, London.
- Hubbell SP, Foster RB (1986). Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. In: Soul M ed. *Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Press, Sunderland, UK, 205– 231.
- Janzen DH (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104, 501– 528.
- Jones EA, Chen J, Weng GJ, Hubbell SP (2005). A genetic evaluation of seed dispersal in the neotropical tree *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae). *American Naturalist*, 166, 543– 555.
- Kerfack D, Thomas DW, Chuyong G, Condit R (2007). Rarity and abundance in a diverse African forest. *Biodiversity and Conservation*, 16, 2045– 2074.
- Linares-Palomino R, Alvarez SIP (2005). Tree community patterns in seasonally dry tropical forests in the Cerros de Amotape Cordillera, Tumbes, Peru. *Forest Ecology and Management*, 209, 261– 272.
- Svenning JC, Wright SJ (2005). Seed limitation in Panamanian forest. *Journal of Ecology*, 93, 853– 862.
- Wu ZY (吴征镒) (2003). Revision of area-types of the world families of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 25, 535– 538. (in Chinese with English abstract)
- Wu ZY (吴征镒), Zhou ZK (周浙昆), Li DZ (李德铎), Peng H (彭华), Sun H (孙航) (2003). The area-types of the world families of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 25, 245– 257. (in Chinese with English abstract)
- Xue JY (薛敬意), Tang JW (唐建维), Sha LQ (沙丽清), Meng Y (孟盈) (2003). Soil nutrient contents and their characteristic of seasonal change under *Shorea chinensis* forest in Xishuangbanna. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 27, 373– 379. (in Chinese with English abstract)
- Zhang JT (张金屯) (1998). Analysis of spatial point pattern for plant species. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 22, 344– 349. (in Chinese with English abstract)
- Zhu H (2006). Forest vegetation of Xishuangbanna, South China. *Forestry Studies in China*, 8(2), 1– 27.
- Zhu H, Cao M, Hu HB (2006). Geological history, flora, and vegetation of Xishuangbanna, southern Yunnan, China. *Biotropica*, 38, 310– 317.
- Zhu H (朱华), Li YH (李延辉), Xu ZF (许再富), Wang H (王洪), Li BG (李宝贵) (2001). Characteristics and affinity of the flora of Xishuangbanna, SW China. *Guihaia* (广西植物), 21, 127– 136. (in Chinese with English abstract)
- Zhu H (朱华), Wang H (王洪), Li BG (李宝贵), Xu ZF (许再富) (1998). Research on the tropical seasonal rainforest of Xishuangbanna, South Yunnan. *Guihaia* (广西植物), 18, 371– 384. (in Chinese with English abstract)
- Zhu H (朱华), Zhou HX (周虹霞) (2002). A comparative study on the tropical rain forests in Xishuangbanna and Hainan. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 24, 1– 13. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 马克平 责任编辑: 姜联合