胡源,邓云,王波,等.地形和历史干扰对西双版纳勐仑地区热带森林林冠高度结构的影响.应用生态学报,2023,34(3):597-604

Hu Y, Deng Y, Wang B, et al. Effects of topography and historical disturbance on canopy height structure of tropical forests in Menglun, Xishuangbanna, China. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(3): 597-604

# 地形和历史干扰对西双版纳勐仑地区 热带森林林冠高度结构的影响

胡 源<sup>1</sup> 邓 云<sup>1\*</sup> 王 波<sup>2</sup> 周荣华<sup>2</sup> 袁盛东<sup>1</sup> 李俊松<sup>2</sup> 卢华正<sup>1</sup> 林露湘<sup>1</sup> (<sup>1</sup>中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室/云南西双版纳森林生态系统国家野外科学观测研究站,云南 勐腊 666303; <sup>2</sup>西双版纳国家级自然保护区勐仑管护所,云南勐腊 666303)

摘 要 以机载激光雷达为研究手段 结合 1981 和 2021 年的全色照片 利用多元回归树的方法对云南西双 版纳国家级自然保护区勐仑子保护区的热带森林林冠高度结构及其与环境因子间的关系进行探讨。结果表 明: 勐仑子保护区西片森林可根据林冠高度结构差异而分为 7 类,其中包括热带季节雨林、季风常绿阔叶 林、次生林和河漫滩林;潜在辐射强度、海拔、地形垂直曲率、坡度以及 1981 和 2021 年影像亮度平均值是影 响林冠高度结构聚类的主要因子。以番龙眼为主要优势种的热带季节雨林在沟谷和低地地段占有最大的分 布范围,而山脊和干扰迹地上则以短刺锥为优势种的季风常绿阔叶林为主。次生林地段林冠表面极为平整, 结构上明显区别于天然林,30 多年前的轮歇农业活动至今仍对森林外貌有着明显影响。

关键词 热带季节雨林;林冠高度;轮歇农业;激光雷达;多元回归树

Effects of topography and historical disturbance on canopy height structure of tropical forests in Menglun, Xishuangbanna, China. HU Yuan<sup>1</sup>, DENG Yun<sup>1\*</sup>, WANG Bo<sup>2</sup>, ZHOU Ronghua<sup>2</sup>, YUAN Shengdong<sup>1</sup>, LI Junsong<sup>2</sup>, LU Huazheng<sup>1</sup>, LIN Luxiang<sup>1</sup> (<sup>1</sup>CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences/National Forest Ecosystem Research Station at Xishuangbanna, Mengla 666303, Yunnan, China; <sup>2</sup>Administration Bureau of Menglun, Xishuangbanna National Nature Reserve, Mengla 666303, Yunnan, China).

**Abstract**: With the combination of airborne Lidar and panchromatic images in 1981 and 2021, we investigated the canopy height structure of tropical forests in Menglun sub-reserve in the Xishuangbanna National Nature Reserve of Yunnan Province, and analyzed its relationship with environmental factors by using multiple regression tree (MRT) method. The results showed that forests in the Menglun sub-reserve could be clustered into seven types based on canopy height structures, with tropical rainforest, monsoon evergreen broad-leaved forest, secondary forest, and flood plain forest as the main types. The potential solar radiation, altitude, terrain profile curvature, slope and the brightness value of imageries in 1981 and 2021 were main factors that drove the classification. The tropical seasonal rainforest dominated by *Pometia pinnata* occupied the largest area in valley and low-land. The monsoon evergreen broad-leaved forest dominated by *Castanopsis echinocarpa* mainly distributed in the ridge and disturbed areas. The secondary forests had homogeneous canopy surface, which was significantly different from the primary forests. The activities of swidden agriculture about three decades ago had legacy impacts on the physiognomy of secondary forests. **Key words**: tropical seasonal rainforest; canopy height; swidden agriculture; LiDAR; multiple regression tree.

林冠结构是森林中的树木个体在三维空间上分 布格局的集中表现,反映了林内的光环境异质性和 森林立木结构的多样性<sup>[1]</sup>。因此,对林冠结构特征

本文由科技部国家生态系统观测研究网络(CNERN)野外台站建设项目和中国科学院中国生态系统研究网络(CERN)野外台站建设项目资助。 2022-08-06 收稿, 2023-01-09 接受。

\* 通信作者 E-mail: dy@ xtbg.org.cn

进行准确的定量化描述和研究,对解释当地森林生物多样性的形成和维持机制有重要意义。林冠结构 通常以林冠高度及其变化程度为主要评价指标,较 高的林冠高度通常代表着较高的森林生物量<sup>[2]</sup>和 林下光异质性<sup>[3]</sup>,以及相对更高的树种多样性<sup>[4-5]</sup>。 气候条件、进化历史、地形条件和人类干扰是影响林 冠高度变化的主要因素<sup>[6]</sup>,在气候和进化背景基本 一致的局域尺度下,地形因子和人类干扰共同构成 的邻接环境就成了制约局域尺度上林冠高度的主要 因子。地形要素如地貌、海拔、坡度、凹凸度等的变 化,会强烈影响局部范围内的土壤理化性质、水文过 程和小气候<sup>[7]</sup>,并因此导致生境过滤,对森林中的 树种组成和森林结构产生影响<sup>[8]</sup>;而人类生产过程 中的采伐活动直接导致了林冠高度的降低<sup>[9]</sup>。

西双版纳是我国现存的热带雨林的主要集中分 布区<sup>[10]</sup>,当地天然林以热带季节雨林、季雨林和季 风常绿阔叶林为主要类型<sup>[11]</sup>。其中,西双版纳的热 带季节雨林是在水分、热量均不充足的条件下依靠 当地特殊的垂直气候分异和水平降水分布而得以存 在的热带北缘森林群落<sup>[12]</sup>,因此西双版纳地区的森 林分布对气候和环境的变化较为敏感,热带季节雨 林多沿溪流和沟谷分布,山脊的树种组成则会向常 绿阔叶林成分过渡<sup>[13]</sup>;而存在强烈干扰时(如刀耕 火种),一些原生植被为季节雨林的地段也有可能 被常绿阔叶林成分取代<sup>[14]</sup>,地形条件和人为干扰事 件都会对当地热带森林的物种组成有显著影响。

为阐明地形因子和历史干扰对西双版纳热带季 节雨林林冠高度结构的影响,本研究结合历史航片 解译,通过聚类分析历史干扰和地形参数在内的环 境因子对林冠高度特征及其空间分布的影响进行定 量研究,阐明历史干扰因素在内的环境因子在当地 植被分类中的重要性,揭示干扰对森林演替和恢复 过程的长期影响。本研究结果可为当地代表性植被 类型的林冠高度结构特征描述和比较提供定量方 法,并为人类世背景下森林生物多样性维持机制的 相关研究提供科学参考。

1 研究地区与研究方法

## 1.1 研究区概况

本研究区位于云南西双版纳国家级自然保护区 动仑子保护区西片(21°58′N、101°12′E,图1)。当 地地形上属于横断山系余脉,气候上受西南季风的 强烈影响,有干湿分明的旱季和雨季。1959—2018 年,平均气温21.9 °C,年降水量1482 mm,其中雨季 (5—10月)降雨量占比达83.2%(云南西双版纳森 林生态系统国家野外科学观测研究站观测数据)。 1 km<sup>2</sup>研究样地的海拔600~978 m 样地的沟谷内发 育有以番龙眼(*Pometia pinnata*)为优势种的热带季 节雨林,在山脊上则以短刺锥(*Castanopsis echinocarpa*)为优势种的季风常绿阔叶林为主。

当地的勐仑保护区管理所设立于1978年,保护



图 1 1000 m×1000 m 样区位置(a) 和 30 m×30 m 样方位置(b) Fig.1 Location of 1000 m×1000 m sample area (a) and 30 m× 30 m sample plots (b).

图 b 中数字表示聚类类型 Numbers in the Fig. 1b indicated group type.

区边界于 1982 年的"林业三定"时详细勘定<sup>[15]</sup>。在 保护区边界勘定之前,当地森林的局部地段曾受到 刀耕火种干扰,但这些人为干扰活动在 20 世纪 80 年代保护区调整完成后得到了有效遏制。刀耕火种 的传统农业经营模式的完全消失至今仅三四十年, 因此,其对森林结构和物种组成的影响可能至今仍 然存在。在本研究中,选择 1981 年 2 月的航空影像 分析保护区边界勘定前夕的人类干扰情况,该影像 由云南西双版纳森林生态系统国家野外科学观测研 究站收集整理。

#### 1.2 地形测绘

以大疆 M300RTK 无人机(大疆创新,中国) 搭 载华测 AA450 激光雷达(上海华测导航技术股份有 限公司,中国),通过 WayPoint Master 软件(南京韦 博智控科技有限公司,中国)规划仿地飞行航线进 行地形测绘。航线规划时设定航线高度 120 m,航 线间重叠率 70%,飞行速度 7 m・s<sup>-1</sup> 整个测区面积 为 1000 m×1000 m。通过华测 CoPre 2.3 软件(上海 华测导航技术股份有限公司,中国)进行数据预处 理 .预处理后的原始点云密度约 500~900 点•m<sup>-2</sup>。 在 LIDAR360 V4.0 软件(北京数字绿土科技股份有 限公司,中国)中进行点云的拼接和去噪,并按照最 小点间距 0.2 m 进行点云重采样。使用 LIDAR360 软件中的地面点分类功能进行地面点分类,分类时 设置最大建筑物尺寸 10 m ,最大地形坡度 88°( 默认 值) ,迭代角度 15°,迭代距离 1.4 m( 默认值)。地面 点分类完成后,在 LIDAR360 中生成 1 m 栅格的数 字表面模型(digital surface model, DSM)、数字高程 模型(digital terrain model, DTM)和林冠高度模型 (canopy height model, CHM)。

#### 1.3 地形参数提取

利用 SAGA GIS 8.2.1 软件,使用地形分析模块 中的基本地形分析功能,依托已生成的 DTM,提取 海拔、坡度、地形湿度指数、水平曲率、垂直曲率等地 形参数。

使用潜在太阳辐射强度(potential solar radiation, PSR)代替坡向以表示各样方由于方向和坡度 不同而导致的接受太阳辐射强度的差异。使用 ARCGIS 10.8 软件(ESRI公司,美国)中的区域太阳 辐射模块,选择均一散射模型<sup>[16]</sup>,依托激光雷达数 据生成的 DTM 进行计算。结合本地纬度,以半小时 为当日统计周期,14 d 为年内统计周期,计算并求 取全年 365 d 的潜在辐射总量(Wh•m<sup>-2</sup>)。

## 1.4 林冠结构参数提取

以地形测绘时得到的林冠高度模型为基础,使用R4.1.1软件,提取100m×100m尺度下的95% 分位林冠高度、平均林冠高度、林冠高度标准差、林 冠高度偏度和郁闭度。本研究以95%分位林冠高 度表示去除极端值后的最大林冠高度<sup>[17]</sup>,以10m 及以上林冠高度所占的面积百分比表示郁闭度<sup>[18]</sup>。

对于林冠研究而言,由于林冠覆盖面积和树木 异速生长等原因,一般认为基于林冠高度模型对森 林地上生物量开展研究时应有足够大的取样面积, 以尽量减小取样斑块边缘树木的地面调查信息与遥 感信息匹配时的不确定性<sup>[19]</sup>,一般建议取样面积不 小于 0.2 hm<sup>2[19]</sup>。因此,本研究选择 50 m×50 m 作 为主要研究尺度,并以常用的 1 m×1 m 栅格作为基 本的数据提取单元。

# 1.5 历史干扰强度提取

本研究中所用的 1981 年航空照片为全色照片, 缺乏色彩通道,仅有亮度值可供定量分析,而植被覆 盖程度和植被种类的不同都会导致亮度值的直观变 化<sup>[20]</sup>,通常新开垦土地的亮度值最为明亮,撂荒后 的低矮灌草丛次之,天然森林最暗。因此,本研究中 以航片中亮度值的平均值和变异系数来代表保护区 建立之前当地森林不同地段上受到的人为干扰程 度,并与 2021 年卫星影像中对应地段上的亮度值进 行对比,说明当地森林的恢复情况。 2021 年卫星影像包含红、绿、蓝 3 个色彩通道, 需将彩色影像处理为仅有亮度值信息的全色照片以 便与历史全色照片进行比较。计算亮度值公式为:

BV = (R+G+B) / 3
式中: BV 为亮度值; R、G、B 分别为红色、绿色、蓝色
通道的强度值。

所有全色照片处理时,均对影像 BV 值在 0~ 255 间进行线性拉伸,以保证不同年份间的照片整 体亮度在可比较的范围内。

## 1.6 样方调查

由于林冠高度结构主要与到达林冠上层的树木 个体有关 因此需要针对不同聚类类型下树种组成 差异的样方调查胸径(diameter at breast height, DBH) 10 cm 及以上的林冠层大树个体。为保证物 种调查时不超过聚类分析时所用的 50 m×50 m 样 方边界 选择 30 m×30 m 样方作为地面样方调查的 基本调查单元。在每个聚类类型下调查 3 个 30 m× 30 m 样方,合计 7×3=21 个地面调查样方(图1)。 对每个样方中 DBH≥10 cm 的树木个体进行树种清 查.记录树种、胸径、坐标等信息,并根据以下公 式<sup>[21]</sup>计算每个聚类类型中的树种重要值:

相对重要值=(相对显著度+相对多度+相对频 度) / 3

将重要值从高到低进行排序后,取重要值累加 达到 50%(含 50%)前的树种作为该聚类类型下的 林冠层优势种<sup>[21]</sup>。由于本研究中的地面调查样方 面积偏小,因此树种组成分析时将每个聚类中 3 个 30 m×30 m 样方的调查结果合并进行重要值计算。

# 1.7 数据分析

通过计算每1m高度等级下的1m×1m栅格 数量在50m×50m样方中所有栅格数量(2500个) 中所占的百分比,得到每1m高度等级所占频度。 目前在群落学中对林冠主要高度范围的描述多以主 观描述为主,尚无统一的定量规范,因此,本研究主 要参考群落学中基于重要值对优势种进行定量评定 的方法<sup>[21]</sup>将高度频度从高到低进行排序并逐个累 加,定义累计频度达到50%(含50%)前的高度等级 为该群落的优势高度范围,频度最高的高度顶级为 最优高度,以此对不同聚类类型的林冠高度结构进 行定量描述和比较。

为避免严重的共线性问题,事先使用 Pearson 相关性分析对因子间的相关关系进行判定,并主要 选择 Pearson 相关系数小于 0.7 的因子作为多元回 归树的解释变量进行分析<sup>[22]</sup>。本研究最终选择海 拔、坡度、地形湿度指数、潜在辐射指数、地形垂直曲 率、地形水平曲率、1981 年影像亮度平均值和 2021 年影像亮度平均值作为多元回归树的解释变量。

以多元回归树(multivariate regression trees, MRT)对每1m高度等级下的林冠高度的频度组成 进行聚类,该方法能够用于响应变量和解释变量间 存在的非线性关系,或是解释变量间存在高阶相互 关系情况下的聚类分析<sup>[23]</sup>。聚类时,以海拔、坡度、 地形湿度指数、潜在辐射指数、水平曲率、垂直曲率、 1981年影像亮度平均值和 2021年影像亮度平均值 为解释变量,以各高度等级下的林冠高度频度为响 应变量。以交叉验证相对误差(cross-validated relative error, CVRE) + 1个标准误(SE)范围内最小的 分类水平对回归树进行剪载<sup>[24]</sup>时,聚类结果为7 组。聚类分析中的所有解释变量均经过数据标准化 处理。使用 R 4.1.1 软件和 mvpart 程序包<sup>[23]</sup>进行多 元回归树分析。

2 结果与分析

# 2.1 历史影像对比

由图 2 可以看出 相对于 2021 年,1981 年影像 亮度平均值相对偏高(平均值±标准差=101±37, 2021 年为 98±10),颜色偏亮且标准差较大。配对 样本 t 检验结果显示,1981 与 2021 年间的影像亮度 值存在显著差异(t=-1.96, P=0.05)。Pearson 相 关分析显示 50 m×50 m 栅格下 1981 与 2021 年影 像亮度平均值间的相关关系显著,存在中等程度的



图 2 研究区 1981 年和 2021 年全色照片对比 Fig.2 Panchromatic images of research area in 1981 and 2021.

相关(r=0.539)。

#### 2.2 林冠结构参数的主要影响因子

由图 3 可以看出,MRT 聚类结果表明,潜在太阳辐射强度是影响当地林冠高度结构分类的首要因子,其次是 2021 年影像亮度平均值和海拔,再次为垂直曲率和 1981 年影像亮度平均值,最后为坡度。 在所有 MRT 聚类中,属于聚类 1 的样方数量最多 (147 个),占样方总数的 36.8%;其次为聚类 2(124 个),占样方总数的 31.0%。仅以上 2 种类型的合计 数量(217 个)已超过测区中 50×50 样方数量(共 400 个)的 50%。

#### 2.3 不同聚类类型的空间分布

由图 4 可以看出 ,聚类 1 主要沿河谷底部分布; 聚类 2 处于紧邻聚类 1 但略靠坡上的位置; 聚类 3 处于影像上亮度偏高(颜色偏淡)的位置; 聚类 4 位 于河滩上; 聚类 5 处于 1981 年的干扰迹地上; 聚类 6 和聚类 7 则分别处于山脊附近坡度相对较小 (<28.4°)和较大(≥28.4°)的位置。



## 图 3 林冠高度频度的多元回归树(MRT)聚类结果

Fig.3 Multivariate regression tree (MRT) for the frequency of canopy height.

MRT 分析过程中所有解释变量和响应变量均进行了标准化处理 柱状图显示林冠高度在每个节点上的大致特征 ,从左到右代表林冠高度从低 (0 m) 到高(65 m) In MRT analysis , all explanatory and response variables were standardized. The histogram showed the general characteristics of canopy height at each node , which ranged from low (0 m) to high (65 m) presenting from left to right.



图 4 1 km<sup>2</sup>样地内的多元回归树(MRT) 聚类类型分布

Fig.4 Distribution of multiple regression tree (MRT) groups in  $1 \text{ km}^2$  sample area.

图中黑色实线为 20 m 间距等高线 不同颜色表示不同林冠高度频度 的聚类结果 栅格上数字表示具体的聚类类型 Contour line indicated contour with 20 m internal, different colors indicated different canopy height and frequency groups, and numbers indicated the exact type of groups. 2.4 不同聚类类型的林冠结构特征

MRT 聚类结果中 .95%分位林冠高度最高者为 聚类1 (41.7±6.7) m; 其次为聚类 2 (34.2±6.8) m。其他类型的 95%分位林冠高度由高到低依次 为: 聚类 3 >聚类 7 >聚类 6 >聚类 5 >聚类 4。由图 5 可以看出 相对于其他聚类类型 ,聚类 3 和 4 的林 冠高度偏度(分别为 0.58±0.71 和 0.70±0.83) 有明 显的不对称右偏离趋势。从表 1 可以看出 ,聚类 1 优势高度的区间范围最大(18 m) ,聚类 5 和 6 的优 势高度分布则最为集中 .区间范围最窄(3 m) 。 2.5 不同聚类类型的树种组成特征

从表 2 可以看出,对于 DBH≥10 cm 树木的树

种组成,聚类 1、2、3 以番龙眼为最优树种(重要值 分别为 9.9%、10.7%和 20.2%),聚类 5、6、7 以短刺 锥为优势种(重要值分别为 53.3%、59.5%和 57.2%),聚类 4 则以构树(*Broussonetia papyrifera*)为 优势种(重要值 67.6%)。各聚类下的个体密度由 高到低分别为聚类5>7>6>2>1>3>4,总胸高断面



#### 图 5 不同多元回归树(MRT)聚类类型林冠高度的频度分布

Fig.5 Frequency distribution with canopy height of different multiple regression tree (MRT) groups.

a~g: MRT 结果中 1~7 类 MRT group 1-7.

#### 表 1 不同多元回归树(MRT)聚类类型等级下林冠高度结构特征 Table 1 Canopy height characters of different multiple regression tree (MRT) groups (mean±SD)

类别	$50 \times 50$ m	95%分位	平均林冠高度	郁闭度	林冠高度偏度	最优林冠高度	最优林冠	优势林冠
MRT group	样方数量	林冠高度	Mean	Closure	Skewness of	Most dominant	高度频度	高度范围
	Amount of	95% quantile	canopy	(%)	canopy height	canopy height	Frequency of	Range of
	$50 \times 50$ m	canopy height	height			(m)	most dominant	dominant
	plot	( m)	( m)				canopy height	canopy
	-						(%)	height (m)
聚类 1 Group 1	147	41.7±6.7	26.6±6.1	88.4±12.0	$-0.34 \pm 0.48$	29	3.3±1.5	20~38
聚类 2 Group 2	124	$34.2 \pm 6.8$	22.5±4.5	$91.9 \pm 9.1$	$-0.24 \pm 0.43$	20	$5.0 \pm 2.8$	16~27
聚类 3 Group 3	30	$30.5 \pm 10.4$	$14.3 \pm 7.2$	54.1±23.6	$0.58 \pm 0.71$	5	5.8±3.3	0~16
<b>聚类</b> 4 Group 4	9	$16.2 \pm 3.7$	$7.3 \pm 2.3$	$28.8 \pm 15.0$	$0.70 \pm 0.83$	0	$12.9 \pm 8.4$	0~10
聚类 5 Group 5	12	17.1±3.0	13.3±1.9	88.7±6.8	$-0.78 \pm 0.41$	13	15.6±4.9	11~14
聚类 6 Group 6	31	19.3±2.0	15.3±1.6	$95.2 \pm 4.9$	$-0.69 \pm 0.57$	15	13.7 ±4.6	14~17
聚类 7 Group 7	47	23.5±4.1	$16.7 \pm 2.8$	$90.9 \pm 10.3$	$-0.42 \pm 0.50$	16	9.2±4.2	$14 \sim 20$

类别	个体密度	总胸高断面积	最大胸径	物种数量	优势种	重要值	
MRT group	Individual	Total basal	Maximum	Amount	Dominant species	Importance	
	density	area	DBH	of species		value	
	( ind • hm <sup>-2</sup> )	$(m^2 \cdot hm^{-2})$	( cm)			(%)	
聚类1	341	34.62	130.0	44	番龙眼 Pometia pinnata	9.9	
Group 1					轮叶戟 Lasiococca comberi var. pseudoverticillata	8.6	
					山油柑 Acronychia pedunculata	5.9	
					榕属一种 Ficus sp.	5.5	
					龙果 Pouteria grandifolia	5.2	
					木奶果 Baccaurea ramiflora	4.3	
					白颜树 Gironniera subaequalis	4.1	
					高檐蒲桃 Syzygium oblatum	3.6	
					缅桐 Sumbaviopsis albicans	3.4	
聚类 2	400	23.22	81.2	47	番龙眼 Pometia pinnata	10.7	
Group 2					思茅崖豆 Fordia leptobotrys	7.8	
					白颜树 Gironniera subaequalis	5.9	
					木奶果 Baccaurea ramiflora	5.3	
					泰国黄叶树 Xanthophyllum flavescens	5.2	
					火烧花 Mayodendron igneum	5.1	
					思茅黄肉楠 Actinodaphne henryi	4.0	
					阔叶蒲桃 Syzygium megacarpum	3.5	
					紫弹树 Celtis biondii	3.3	
聚类 3	204	30.90	146.0	26	番龙眼 Pometia pinnata	20.2	
Group 3					望谟崖摩 Aglaia lawii	12.4	
					红椿 Toona ciliata	7.6	
					山油柑 Acronychia pedunculata	6.9	
					毒鼠子 Dichapetalum gelonioides	6.0	
聚类 4 Group 4	137	4.79	53.8	8	构树 Broussonetia papyrifera	67.6	
聚类 5 Group 5	678	18.73	33.9	15	短刺锥 Castanopsis echinocarpa	53.3	
聚类 6 Group 6	615	19.88	35.9	19	短刺锥 Castanopsis echinocarpa	59.5	
聚类 7 Group 7	622	24.62	46.8	23	短刺锥 Castanopsis echinocarpa	57.2	

表 2	·同多元回归树( MRT) 聚类类型下 DBH≥10 cm 树种组成	
Table	Tree species composition with DBH≥10 cm of different multiple regression tree (MRT)	groups

积由高到低则分别为聚类 1>3>7>2>6>5>4。

## 3 讨 论

## 3.1 林冠高度结构的分类及特征

本研究中,聚类1和2的分布范围占整个研究 区的 67.8% 是本区最具代表性的林冠高度结构类 型。其中,聚类1分布于垂直曲率较低的低洼地段, 聚类2的分布范围紧邻聚类1,主要集中于接近沟 底的下坡位 这符合早期研究中季节雨林多沿溪流 和沟谷分布的报道<sup>[13]</sup>。聚类1和2的95%分位高 度为所有聚类中最高(41.7±6.7 m 和 34.2±6.8 m), 符合当地季节雨林最大林冠高度可达 30~60 m 的 描述<sup>[25]</sup>;同时,聚类1和2的优势高度范围也较大 (20~38 m 和 16~27 m) 符合演替中后期热带雨林 林冠表面结构具有高异质性的典型特征<sup>[26]</sup>。样方 调查表明 聚类1和2均以番龙眼为最优树种 优势 种数量(均为9种)相对较多,树种组成与当地其他 热带季节雨林地段[27-28] 有相似性。综合以上,可判 定聚类1和2应属热带季节雨林的主要分布地段, 聚类1和2的高度结构特征接近当地热带季节雨林 的典型高度结构特征。

由图 5 可以看出,尽管聚类 3 的 95%分位林冠

高度(30.5±10.4 m)和总胸高断面积与聚类1和2 相差不大,树种组成上也同样以番龙眼为最优树种, 但聚类3的平均林冠高度(14.3±7.2 m)却远低于聚 类1和2(分别为26.6±6.1和22.5±4.5 m),郁闭度 (54.1%±23.6%)较低,高度偏度较高(0.58±0.71), 高度频度图向右拖尾。由图2可以看出,聚类3地 段上1981年影像亮度上似乎与周围差异不大,因此 推断是近几年的干扰事件导致对应地段上的影像亮 度值和林冠高度频度分布与周围发生变化,聚类3 应是近年才受到干扰并正处于恢复中的原聚类1或 2的林窗地段。

聚类4的95%分位林冠高度(16.2±3.7 m)、平 均林冠高度(7.3±2.3 m)和郁闭度(28.8%±15.0%) 为所有聚类中最低,裸地地段(林冠高度为0 m)占 有最高的高度频度(12.9%±8.4%),树种组成完全 不同于其他类型,以偏好阳性生境的构树为单一优 势种。在对2021年影像和地形的判读可发现,聚类 4位于整个测区海拔最低的河滩处,有大片的河水 冲积形成的滩涂外露。因此,聚类4应主要代表河 漫滩开阔地上的林冠高度结构特征。

本研究中,聚类 5、6、7 的 95% 分位林冠高度分 别为(17.1±3.0)、(19.3±2.0)和(23.5±4.1)m,并以 短刺锥为单一优势种,这符合当地季风常绿阔叶林的林冠上层高度一般为15~25m的结构特征和以 壳斗科和樟科树种为主要优势种的树种组成特征<sup>[25]</sup>,这些地段应为季风常绿阔叶林的主要分布范围。

聚类 5、6 都呈现出高耸且狭窄单峰曲线特征, 它们的优势高度的区间范围均极窄(均为3m,聚类 7为6m),平均林冠高度(分别为13.3±1.9和15.3± 1.6m)和最优高度(13和15m)低于聚类7(平均林 冠高度为16.7±2.8m,最优高度16m),表明聚类5、 6的林冠均极为平整。高度均质的林冠高度是次生 林林冠的典型外貌特征,聚类5、6应为尚处恢复中 的季风常绿阔叶林的次生林地段,而聚类7可能更 能代表当地典型季风常绿阔叶林的林冠高度结构 特征。

## 3.2 林冠高度结构的主要影响因子

潜在辐射强度是本研究中 MRT 聚类时最首要 的分类因子。辐射能量输入直接关系植物的光合生 产 潜在辐射强度较高将有助于植物的生物量积 累<sup>[6]</sup> 而相对较低的能量条件有可能制约林冠能够 达到的最大高度<sup>[29]</sup>;同时,群落还能够通过能量耗 散维持自身的稳定结构 较高的潜在辐射强度意味 着对应区域内有较多能量可供利用,而植物耗散 (通常以蒸散的形式)能量越多,初级生产力就越 高,乔木树种丰富度也越高<sup>[30]</sup>,森林的结构多样性 也有可能随树种多样性的增加而增加,进而表现为 随潜在辐射强度分配不同而变化的林冠高度结构特 征。虽然最大林冠高度通常也会受水分可利用性的 限制<sup>[31]</sup> 但在本研究中,地形湿度指数并未成为聚 类的直接条件。这可能与研究区内土壤水分条件整 体差异不大有关,也有可能是水分的可利用性在通 过其他形式 如地形垂直曲率、海拔等进行表现。地 形是导致生境空间异质性的重要驱动因子[32],本研 究中 地形垂直曲率、海拔和坡度都是聚类时的主要 影响因素 其中 地形凹凸度或地形垂直曲率可能影 响降水的留存时间<sup>[33]</sup> 海拔包含了包括温度和水分 在内的多重环境因素的梯度效应<sup>[34]</sup> 坡度则与土层 厚度呈显著负相关<sup>[35]</sup>。森林的结构多样性和树种 多样性本质上都是表述生物多样性和生态系统功能 的不同维度<sup>[36]</sup>,因此,基于林冠高度结构的研究结 果与基于树种组成的研究结果也理应具有相似性, 森林的林冠结构特征会受到地形因子的驱动。

干扰事件被认为是导致森林结构多样性增加的 主要因素<sup>[37]</sup>,直到 20 世纪末,西双版纳都还是云南

省轮歇地占旱地比例最大的地区<sup>[38]</sup>。在保护区边 界划定之前的 20 世纪 70 年代,由于外来人口的大 量迁入和"以粮为纲'、'向荒山要粮"等片面政策的 执行,当地毁林开荒、乱砍滥伐在一段时间内相当突 出<sup>[39]</sup>。直至 1980 年以后,当地政府开始调整山区 生产方针,减少毁林开荒;从1984年起,《中华人民 共和国森林法》<sup>[40]</sup>开始颁布,当地林管部门开始依 法治林,对违法毁林者进行处罚;1982—1983年,全 州开展林业"三定"和"两山一地"工作,使毁林开荒 行为得到遏制[41]。对当地热带次生林的研究表明, 在刀耕火种弃耕地恢复40年内 群落的树种组成会 由于不断随演替时间的推移而持续变化<sup>[42]</sup>,当地的 热带次生林在 40 年的演替时间内很难达到树种组 成上的相对稳定。对比马来西亚 Pasoh 保护区中林 冠高度约为 30 m 的森林被择伐后需要超过 70 年的 时间方能恢复到原有的林冠高度水平<sup>[43]</sup>,东南亚的 龙脑香林在被破坏后甚至可能需要超过 200 年的时 间方能恢复到和原先相类似的树种组成<sup>[44]</sup>。从表 2 可以看出,1981 年前的刀耕火种历史直接导致研 究区历史轮歇地上至今仍表现出区别于周围天然林 较平整的林冠外貌 这可能与干扰后树种减少、森林 结构趋于简单有关<sup>[45]</sup>。样地调查也表明,刀耕火种 弃耕地恢复的森林具有与原始林完全不同的优势种 组成 这与当地早先的研究<sup>[43-44]</sup>结果相符。本研究 中 历史干扰地段上的森林可能仍处于初期到中期 阶段的恢复过程之中。

#### 参考文献

- [1] Rissanen K , Martin-Guay MO , Riopel-Bouvier AS , et al. Light interception in experimental forests affected by tree diversity and structural complexity of dominant canopy. Agricultural and Forest Meteorology, 2019, 278: 107655
- [2] Jucker T , Caspersen J , Chave J , et al. Allometric equations for integrating remote sensing imagery into forest monitoring programs. *Global Change Biology*, 2017, 23: 177–190
- [3] Lambers H , Chapin Ⅲ FS , Pons TL. Plant Physiological Ecology. 2nd Ed. New York: Springer-Verlag , 2008
- [4] Jucker T, Hardwick SR, Both S, et al. Canopy structure and topography jointly constrain the microclimate of human-modified tropical landscapes. Global Change Biology, 2018, 24: 5243-5258
- [5] Zhang J, Zhang ZC, Lutz JA, et al. Drone-acquired data reveal the importance of forest canopy structure in predicting tree diversity. Forest Ecology and Management, 2022, 505: 119945
- [6] Zhang J , Nielsen SE , Mao LF , et al. Regional and historical factors supplement current climate in shaping global forest canopy height. *Journal of Ecology* , 2016 , 104: 469–478

- [7] Chadwick KD, Asner GP. Tropical soil nutrient distributions determined by biotic and hillslope processes. *Bio-geochemistry*, 2016, **127**: 273–289
- [8] Baltzer JL, Thomas SC, Nilus R, et al. Edaphic specialization in tropical trees: Physiological correlates and responses to reciprocal transplantation. Ecology, 2005, 86: 3063-3077
- [9] Sandel B , Svenning JC. Human impacts drive a global topographic signature in tree cover. *Nature Communications*, 2013, 4: 2474
- [10] Cao M , Zou XM , Warren M , et al. Tropical forests of Xishuangbanna , China. Biotropica , 2006 , 38: 306–309
- [11] 朱华. 西双版纳热带雨林片段化及其生物多样性的 变化. 昆明: 云南科技出版社, 2020
- [12] 张克映. 滇南气候的特征及其形成因子的初步分析. 气象学报, 1963(2): 218-230
- [13] Zhu H. Ecological and biogeographical studies on the tropical rain forest of south Yunnan, SW China with a special reference to its relation with rain forests of tropical Asia. *Journal of Biogeography*, 1997, 24: 647–662
- [14] 云南植被编写组.云南植被.北京:科学出版社, 1987
- [15] 吴兆录. 西双版纳国家级自然保护区管理成效评价. 北京:科学出版社,2008
- [16] Fu PD, Rich PM. A geometric solar radiation model with applications in agriculture and forestry. *Computers* and Electronics in Agriculture, 2002, 37: 25-35
- [17] Riano D, Valladares F, Condes S, et al. Estimation of leaf area index and covered ground from airborne laser scanner (Lidar) in two contrasting forests. Agricultural and Forest Meteorology, 2004, 124: 269–275
- [18] Zhang J , Hu JB , Lian JY , et al. Seeing the forest from drones: Testing the potential of lightweight drones as a tool for long-term forest monitoring. *Biological Conservation* , 2016 , **198**: 60-69
- [19] Frazer GW, Magnussen S, Wulder MA, et al. Simulated impact of sample plot size and co-registration error on the accuracy and uncertainty of LiDAR-derived estimates of forest stand biomass. *Remote Sensing of Environment*, 2011, 115: 636–649
- [20] Morgan JL, Gergel SE, Coops NC. Aerial photography: A rapidly evolving tool for ecological management. *Bio-science*, 2010, 60: 47–59
- [21] 吴冬秀,张琳,宋创业,等.陆地生态系统生物观测 指标与规范.北京:中国环境出版集团,2019
- [22] Dormann CF, Elith J, Bacher S, et al. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. Ecography, 2013, 36: 27-46
- [23] De'Ath G. Multivariate regression trees: A new technique for modeling species-environment relationships. *Ecology*, 2002, 83: 1105-1117
- [24] Breiman L , Friedman JH , Olshen RA , et al. Classification and Regression Trees. Belmont: Wadsworth International Group , 1984
- [25] Zhu H , Cao M , Hu HB. Geological history , flora , and vegetation of Xishuangbanna , southern Yunnan , China. *Biotropica* , 2006 , 38: 310–317
- [26] Parker GG, Fitzjarrald DR, Sampaio ICG. Consequences of environmental heterogeneity for the photosynthetic light environment of a tropical forest. Agricultural and Forest Meteorology, 2019, 278: 107661

- [27] 胡跃华,曹敏,林露湘.西双版纳热带季节雨林的树 种组成和群落结构动态.生态学报,2010,30(4): 949-957
- [28] Cao M , Zhang JH. Tree species diversity of tropical forest vegetation in Xishuangbanna , SW China. *Biodiversity* and Conservation , 1997 , 6: 995–1006
- [29] Larjavaara M. The world's tallest trees grow in thermally similar climates. New Phytologist, 2014, 202: 344–349
- [30] 林华,曹敏.森林生态系统发展和植物种群变化的热 力学过程.生态学报,2006,26(12):4250-4256
- [31] Koch GW, Sillett SC, Jennings GM, et al. The limits to tree height. Nature, 2004, 428: 851–854
- [32] 方精云,沈泽昊,崔海亭.试论山地的生态特征及山 地生态学的研究内容.生物多样性,2004,12(1): 10-19
- [33] Engelbrecht BMJ, Kursar TA, Tyree MT. Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees-Structure and Function*, 2005, 19: 312-321
- [34] Gaston KJ. Global patterns in biodiversity. Nature, 2000, 405: 220-227
- [35] 袁铁象,张合平,欧芷阳,等.地形对桂西南喀斯特山地森林地表植物多样性及分布格局的影响.应用 生态学报,2014,25(10):2803-2810
- [36] Senf C , Mori AS , Muller J , et al. The response of canopy height diversity to natural disturbances in two temperate forest landscapes. Landscape Ecology , 2020 , 35: 2101-2112
- [37] Donato DC, Campbell JL, Franklin JF. Multiple successional pathways and precocity in forest development: Can some forests be born complex? *Journal of Vegetation Science*, 2012, 23: 576–584
- [38] 郭辉军, Christine P, 陈爱国. 西双版纳社会经济发展与生物多样性变化研究. 云南植物研究, 2001(增刊13): 37-49
- [39] 勐腊县志编撰委员会. 勐腊县志. 昆明: 云南人民出 版社, 1994
- [40] 中国法院网.《中华人民共和国森林法》[EB/OL]. (1984-09-20) [2022-12-23]. http://www.chinacourt. org/law/detail/1984/09/id/3759.shtml
- [41] 西双版纳傣族自治州地方志编撰委员会.西双版纳 傣族自治州州志.北京:新华出版社,2002
- [42] 林露湘,曹敏,唐勇,等.西双版纳刀耕火种弃耕地 树种多样性比较研究.植物生态学报,2002,26 (2):216-222
- [43] Okuda T , Yamada T , Hosaka T , et al. Canopy height recovery after selective logging in a lowland tropical rain forest. Forest Ecology and Management , 2019 , 442: 117-123
- [44] Kurpick P , Kurpick U , Huth A. The influence of logging on a Malaysian dipterocarp rain forest: A study using a forest gap model. *Journal of Theoretical Biology* , 1997 , 185: 47-54
- [45] 崔玉华,韩有志,张梦弢,等.不同干扰强度下针阔 混交林树种空间格局及种间关联性.应用生态学报, 2021,32(6):2053-2060

作者简介 胡 源,男,1995年生,学士。主要从事森林生 态学研究。E-mail: 1069612318@qq.com 责任编辑 孙 菊