

西双版纳石灰山季雨林的生物量及其分配规律^{*}

戚剑飞^{1,2} 唐建维^{1*}

(¹中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; ²中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要 通过 3 块 2 500 m² 样地的调查资料, 采用相对生长法 (乔木层) 和样方收获法 (灌木层、草本层), 研究西双版纳石灰山季雨林的生物量及其分配规律。建立了石灰山季雨林优势种尖叶闭花木、缅甸桐、轮叶戟、短棒柄花、油朴及林分 2~5、5~20 和 >20 cm 等 3 种不同径级的生物量回归方程。结果表明, 西双版纳石灰山季雨林的总生物量为 (319.158 ± 79.740) t·hm⁻²。其中, 活体植物的贡献达 96.32%, 粗死木质残体和地上凋落物的总量占 3.68%。乔木层生物量占活体植物的 96.80%, 木质藤本占 2.68%, 灌木层和草本层生物量分别为 0.39% 和 0.12%。乔木层生物量的器官分配以茎为最高 (63.72%)、根为 18.82%、枝为 15.63%, 叶的比例仅为 1.84%。乔木层生物量的径级分配主要集中于中等径级 (20 ≤ D ≤ 40 cm) 和大径级 (D > 40 cm) 中, 并集中分配于少量优势树种内。石灰山季雨林的生物量处于该地区的较低水平, 其叶面积指数为 7.697 ± 1.419。

关键词 生物量; 生物量分配; 回归模型; 石灰山; 季雨林; 西双版纳

中图分类号 S718.55 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2008)02-0167-11

Biomass and its allocation pattern of monsoon rain forest over limestone in Xishuangbanna of Southwest China QI Jian-fei^{1,2}, TANG Jian-wei¹ (¹Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, Yunnan, China; ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27(2): 167-177.

Abstract The monsoon rain forest over limestone is one of the main tropical forest vegetation types in Xishuangbanna of Southwest China. To study the biomass and its allocation of this vegetation, three permanent plots (50 m × 50 m) were established at different sites. Grid method (10 m × 10 m) was used to record all the individuals with D ≥ 2.0 cm in each plot. Shrub and herb species were investigated in nine 5 m × 5 m and 2 m × 2 m sub-quadrates, respectively. The methods of allometric dimension analysis and sampling harvest were used to estimate the biomass of tree, shrub and herbage layers, respectively. Biomass regression equations of 5 dominant tree species, i.e., *Cleistanthus amaranus*, *Sumbaviopsis albicans*, *Lasiococca amberyi*, *Cleistanthus brevipedunculatus* and *Celtis wightii*, and of three D classes (2-5, 5-20 and >20 cm) for the forest stands were established. The results showed the total biomass of monsoon rain forest over limestone in Xishuangbanna was (319.158 ± 79.740) t·hm⁻². Living biomass made up 96.32% of the total biomass, and coarse woody debris and litterfall hold the rest. Tree, woody vine, shrub and herbage layers occupied 96.80%, 2.68%, 0.39% and 0.12% of the living biomass, respectively. In the allocation of tree biomass to various organs, stem accounted for 63.72%, and root, branch and leaf made up 18.82%, 15.63% and 1.84%, respectively. Among different D classes of tree layer, the biomass allocation concentrated on the medium (20 ≤ D ≤ 40 cm) and the largest classes (D > 40 cm). A few dominant species in terms of biomass made up a majority of the total biomass of tree layer, and the mean leaf area index (LAI) of the tree layer was 7.697 ± 1.419. Compared with other tropical forest types, the estimated biomass

* 中国科学院野外台站基金项目 and “西部之光”资助项目。

** 通讯作者 E-mail: tangjw@xtbg.org.cn

收稿日期: 2007-03-06 接受日期: 2007-11-02

of the monsoon rain forest lied in the lower range of the published values for tropical moist rain forest and was lower than that of tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna but higher than that in Puerto Rico and Rio Grande karst forests

Key words biomass; biomass allocation; regression model; limestone; monsoon rain forest; Xishuangbanna

植物生物量不仅是整个生态系统运行的能量基础和营养物质来源,也是生态系统功能和结构的基础。森林植被是陆地生物圈的主体,森林生物量约占全球陆地植被生物量的 90%。森林对维护区域生态环境可持续发展和碳平衡起着重要作用 (Dixon *et al.*, 1994)。而且森林生物量的变化反映了森林演替、人类活动和环境变化的影响,是衡量森林生态系统可持续发展的重要指标。准确估算区域森林生物量对研究区域陆地生态系统的生产力、碳循环、营养元素格局和生物质能积累具有十分重要的意义。热带雨林植被由于其具有复杂的层次结构,太阳辐射的利用效率极高,并具有极强的固碳能力,对地球的碳循环起着重要的作用。许多学者对世界各地的热带森林的生物量和生产力进行了大量的研究 (Brown & Lugo 1982; Clark & Clark 2000)。

石灰岩森林群落由于其特殊的生境条件,如:区域岩石裸露多,地表崎岖,土壤呈斑块状散布于石块中。受成土母岩影响,土壤中含数量不等的碳酸钙,基岩多溶洞,不保水,不易形成地表径流,易遭干旱,岩石裸露导致昼夜温差大,由此造成了石灰山地区植物群落和地带性群落上的差异 (喻勋林和肖育檀, 1999)。近 40 年,各国学者对石灰岩森林进行了广泛的研究 (Murphy & Lugo 1986; Zhu *et al.*, 2003)。同时,我国学者对云南、贵州、广西等地的石灰岩植被类型的群落特征、区系成分和生态学特点等问题也进行了一些探讨 (蓝开敏, 1987; 许兆然, 1993; 李保贵等, 1996; 朱华等, 1996; 王洪等, 1997)。但对于石灰岩森林群落的生物量研究较少,仅见对贵州茂兰地区喀斯特森林生物量的报道 (杨汉奎和程仕泽, 1991; 朱守谦等, 1995)。

位于云南的西双版纳地区,拥有我国最大面积的热带雨林。由于其优越的自然条件,造就了其丰富的生态类型。热带季节雨林 (tropical seasonal rain forest)、热带山地雨林 (tropical montane rain forest)、常绿阔叶林 (evergreen broad-leaf forest) 和石灰山季雨林 (monsoon rainforest over limestone) 是西双版纳 4 种主要的天然植被类型 (Cao & Zhang 1997)。

长期以来,许多学者对这些植被类型的群落特征及生态学特点 (Cao & Zhang 1997; 李宗善等, 2004; 李冬等, 2006)、区系成分 (朱华等, 1996)、植物多样性 (金振洲, 1997; 李宗善等, 2004) 及生物量和生产力 (党承林等, 1997; 冯志立等, 1998, 1999; 唐建维等, 1998, 2003; 郑征等, 1999, 2000; 吕晓涛等, 2007) 等多方面进行了研究。作为该地区主要的天然植被类型之一,石灰山季雨林分布于该地区的石灰岩山地上。西双版纳地区的石灰岩山地面积约 3 650 km², 占全区土地面积的 19%, 其中石灰岩山地森林面积约为 570 km², 占西双版纳森林面积的 9% (李保贵等, 1996)。一些学者已对其森林植被特征 (王洪等, 1997)、植物区系 (朱华等, 1996) 和蕨类区系 (李保贵等, 1996) 以及建群种种群结构 (李保贵等, 1997) 等方面进行了分析和探讨。

为了较全面的了解西双版纳石灰山季雨林生物的组成和分配情况,于 2005 年 3 月—2006 年 6 月在西双版纳的不同地点建立了 3 块 50 m × 50 m 典型石灰山季雨林固定样地。根据群落调查资料,建立相关回程方程以估算石灰山季雨林乔木层的生物量,并分析了石灰山季雨林群落生物量的组成及其分配规律,以期掌握和了解该生态系统的结构和功能提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

西双版纳地区位于 21°09'N—22°36'N, 99°58'E—101°50'E, 本区地形的基本特征是随着山脉的北南走向而海拔高度逐渐下降。西双版纳的石灰岩山呈北南走向,以块片状分布于本区东部海拔 600 ~ 1 500 m 的地带 (王洪等, 1997)。该区的石灰岩山地地形情况复杂,在同一坡面上也有显著变化,可分为 2 个主要类型,其一为典型的喀斯特石山,这种石山相对孤立且通常不与土山横向相联,山体主要由岩石组成,土壤稀少,土壤和岩石的比例在不同的坡度和坡向差异很大,但仍以岩石为主;其二为土壤丰富的石山,此类石山通常较大,石山和周围的土山相

联, 山顶和山坡土壤丰富或为土壤所覆盖而有岩石露头, 在 山坡下部 山石露头较多 (王洪等, 1997)。该区气候具有典型的热带季风气候特征, 随海拔高度的不同而变化显著。干、湿季变化明显, 一年可分为干热、湿热和雾凉 3 季, 3—5 月为干热季, 气温较高, 雨量较少; 6—10 月为雨季 (湿热季), 气候湿热, 此时期集中了全年降水的 85%; 11 月—次年 2 月为雾凉季, 降雨量较少, 但早晚有浓雾, 空气湿度较大, 可以弥补此时期降雨量的不足, 以至该区虽然地处的纬度和海拔较高, 但仍然具备了热带的湿热气候。年均温为 21.4 °C, 降雨量达 1 539 mm。由于地形复杂, 土壤的多寡和岩石的裸露程度以及土壤覆盖岩石的厚薄均有较大的不同, 致使当地的小环境和小气候差异显著 (王洪等, 1997)。

研究地点位于云南省西双版纳傣族自治州勐腊县境内, 所建立的 3 块样地均在西双版纳国家级自然保护区内, 其中 1 号样地、2 号样地位于勐仑绿石林片段内, 3 号样地位于勐远片段内。样地土壤类型为石灰性砖红壤, 土层厚度一般为 30~60 cm, 成土母质为石灰岩风化的残积物和坡积物, 向下为石灰岩母岩, 地貌特征为喀斯特地貌。

表 1 西双版纳石灰山季雨林样地基本特征

Tab 1 Pbt characteristics of monsoon rain forest over limestone in Xshuangbanna

地点	样地号	纬度	经度	海拔 (m)	坡向	坡度 (°)	坡位
绿石林样地 1	I	21°54′	101°16′	665	SW	15~20	上
绿石林样地 2	II	21°54′	101°17′	620	NW	30~35	中上
勐远样地	III	21°43′	101°23′	800	N	10~15	中

1.2 研究地的群落学特征

3 块样地的植被类型为典型的石灰山季雨林。群落的垂直结构可分为乔木层、灌木层、草本层和层间植物。其中乔木层以大戟科 (Euphorbiaceae)、番荔枝科 (Annonaceae)、樟科 (Lauraceae)、楝科 (Meliaceae) 的物种占优势。其又可分为 2 个亚层, 乔木 I 层一般高为 20~35 m, 盖度约为 60%。重要值相对较高的树种有短棒柄花 (*Cleidion brevpetiolatum*)、尖叶闭花木 (*Cleistanthus sumatranus*)、缅桐 (*Sumbaviopsis albicans*)、轮叶戟 (*Lasiococca camberi*)、油朴 (*Celtis wightii*)。除了上述优势种外, 其它重要值较高的树种还有岩生厚壳桂 (*Cryptocarya calcicola*)、毛叶岭南酸枣 (*Spondias lokouensis*)、绒毛紫薇 (*Lagerstroemia tamensis*)、勐仑琼楠 (*Beilschmiedia brachyhyrsa*)、红果葱臭木 (*Dysoxylum binectariferum*) 等; 乔

木 II 层高 5~15 m, 盖度约为 70%。主要是以少花琼楠 (*Beilschmiedia pauciflora*)、勐仑三宝木 (*Trigonostemon lü*)、木姜叶暗罗 (*Polyalthia litseifolia*)、勐腊核实木 (*Drypetes hoaensis*)、石山巴豆 (*Croton avaleriei*)、山蕉 (*Mitrephora maingayi*) 等树种组成。灌木层主要由乔木的幼树组成, 高度 1~3 m, 盖度约 25%, 较常见的灌木种类有细基丸 (*Polyalthia cerasoides*)、小林乌口树 (*Tarenna sylvestris*)、小叶臭黄皮 (*Clausena excavata*)、大花哥纳香 (*Goniothakmugriffithii*)、雾水葛 (*Pouzolzia zeylanica*)、细腺萼木 (*Mycetia gracilis*)、小绿刺 (*Capparis urophylla*)、大叶野独活 (*Milium velutina*)、银钩花 (*Mitrephora thorelii*)、九里香 (*Murraya paniculata*) 等; 草本层主要由乔木的幼苗和蕨类植物组成, 高度 0.5 m 左右, 盖度约 15%, 较常见的草本种类有楼梯草 (*Elatostema parvum*)、山壳骨 (*Pseudoranthemum malaccense*)、长叶实蕨 (*Bolbitis heteroclita*)、鳞毛蕨 (*Dryopteris cochlaeta*) 等。层间植物丰富, 多以木质藤本为主, 藤本植物种类主要有羽叶金合欢 (*Acacia pennata*)、扁担藤 (*Tetrastigma planiculm*)、赤苍藤 (*Erythrophalum scandens*)、大刺果藤 (*Byttneria grandifolia*)、东京大叶藤 (*Tinomaniscium tonkinensis*)、贵州香花藤 (*Aganosma navaillei*)、买麻藤 (*Gnetum montanum*) 等。

1.3 研究方法

1.3.1 样地调查 在各调查地段分别设置 1 块 50 m × 50 m 的样地, 对乔木进行每木调查。在每块样地内采用相邻格子法, 将其划分为 25 个 10 m × 10 m 的样方, 对样地内所有胸径 ≥ 2 cm 的植株个体 (乔木层和木质藤本) 进行编号、挂牌作永久标记后进行测树学指标的调查, 内容包括: 种名、胸径、高度、冠幅等; 并将每株个体的位置按比例绘制于坐标图上。在样地纵横 2 个方向上, 从乔木层样方的左下角开始, 每隔 1 个 10 m × 10 m 的样方设置 1 个 5 m × 5 m 的小样方 (共 9 个) 进行灌木层种类的调查, 对胸径 2.0 cm 以下, 高度 1.0 m 以上的植株个体观测记录其名称、基径、高度、冠幅等, 并挂牌、标号。草本层种类的调查则在每个灌木层样方的左下角设置 1 个 2 m × 2 m 的小样方, 对样方中高度 1.0 m 以下的植株个体测量记录植物名称、高度、盖度、株 (丛) 数等。

1.3.2 生物量

1) 乔木层。根据各样地的群落调查数据, 并统

计各树种在样地内的分布情况,样木的数量则根据各树种在群落的重要值和相对比率以及不同径级的个体数量来确定。在样地外围选择有代表性的植株个体采用收获法以测定样木的生物量。在野外将样木伐倒后,树干锯断称量,并在基部、胸径(1.3 m)处、树干中部和顶部各取一个圆盘,将圆盘在野外称取鲜质量;对于野外不能直接称量的粗大树干,分段测量并计算体积,取圆盘测其体积(排水法)和干质量,计算密度,根据树干体积和密度得其干质量。将根全部掘出,分根颈、主根和侧根称量;另将新枝和老枝、新叶和老叶分别称量。

由于乔木层植株的径级差别较大(2.0~123.0 cm),为较客观全面地反映群落乔木层不同大小个体的生物量,将所有样木按胸径大小划分为3个径级组(2~5、5~20和>20 cm),根据各种常见的线性和非线性回归方程,对样木各器官(叶、枝、干、根)的干质量和总干质量与样木胸径加以拟合,从中选取相关系数较高的方程作为优化回归模型。由于石灰山季雨林中树种种类相对单调且优势种个体数量较多,分别建立了重要值相对较高的尖叶闭花木、轮叶戟、油朴、缅甸桐、短棒柄花等5个优势树种各器官及总生物量与样木胸径的生物量模型;并分别建立了林分3个径级组的生物量模型。根据样地每木调查的结果,在适用范围内,5种优势树种的生物量根据各自相应的生物量回归方程计算,超出适用范围的优势种和其它树种根据林分3个径级的生物量回归方程计算,并由此获得乔木层的总生物量。

2)灌木层和草本层。在每一样地的左右2侧分别设立5个5 m×5 m和1 m×1 m的样方(各10个),用收获法测定各样方灌木和草本的生物量,再推算出1 hm²样地灌木和草本生物量。

3)木质藤本。根据已建立的藤本生物量回归模型(Zheng *et al.*, 2006)及样地内木质藤本的调查数据,计算木质藤本的生物量。

4)地上凋落物。在每一样地的2侧各设立5个1 m×1 m小样方(共10个),收集其内所有的地上凋落物(枯落叶、小枝(小头直径<2.0 cm)、花果、杂屑)。在实验室中将各组分进行分捡,烘干后称量,得到每一样方内的凋落物量,再推算出1 hm²样地地上凋落物的生物量。

5)粗死木质残体。粗死木质残体包括枯立木($D \geq 2.0$ cm)、倒木和枯落大枝(小头直径 ≥ 2.0 cm)。对样地内所有枯立木进行调查,测量记录其

胸径和树高,根据乔木树干生物量回归方程测算其生物量。对均匀分布于样地中9个10 m×10 m样方内的倒木残体进行收集并称取鲜质量。对样地内所有完整倒木的长度以及基部、胸径、中部、顶端的粗度等测量,按照乔木样木树干的取样方法进行取样。对于能够直接野外称量的倒木直接称取湿质量,不能称量的则根据体积和密度(排水法测定)计算其质量。在倒木残体调查的9个样方的左下角设置一个5 m×5 m的样方,对枯落大枝进行收集并称取鲜质量。

在称取以上各组分鲜质量后,及时采集、称取各组分的少量样品,带回实验室内进行烘干处理,茎、根和枝的样品在105℃下,叶和花果的样品在75℃下烘干至恒量后称取干质量。根据干鲜质量之比计算各器官(或组分)的质量。

6)叶面积指数。采集样地内不同树种的树叶,使用便携式叶面积仪(LI-3000A)测定其树叶叶面积,根据叶面积比重法测定群落的叶面积指数。

2 结果与分析

2.1 乔木层生物量回归模型的建立和选择

生物量模型的建立与选择应建立在自变量参数与各器官生物量具有相关关系基础上。但由于热带森林树种多样,树形特征差异较大,而且对于大树的树高估计的误差可达于5~10 m,因而在进行生物量估算时树高(H)并不是一个很好的参数(Chave *et al.*, 2001)。为避免因树高估测所带来的生物量估算误差,故本文采用以胸径(D)为单变量的回归方程(表2)以计算乔木层的生物量。该方程能较真实地反映生物量随胸径的变化趋势,因而在生物量估算中被广泛使用(Oveman *et al.*, 1994 郑征等, 2000 Chave *et al.*, 2001)。木质藤本的生物量则根据已建立的模型加以推算(Zheng *et al.*, 2006)。经检验,各回归模型的相关系数均达到极显著($P < 0.001$)水平。

2.2 乔木层的生物量及其分配规律

根据3块样地的乔木调查数据,由表2所列乔木的生物量回归模型直接推算出3块样地的乔木层生物量。3块样地乔木层的生物量分别为244.075 t·hm⁻²(样地I)、261.177 t·hm⁻²(样地II)、387.999 t·hm⁻²(样地III),平均为(297.750±78.624) t·hm⁻²(表3)。

表 2 西双版纳石灰山季雨林乔木主要优势种及各径级样木生物量相对生长方程

Tab 2 Allometric regressions used for estimating biomass of dominant tree species and tree samples of different classes in the monsoon rain forest over limestone in Xishuangbanna

名称	径级和样本数	器官	回归模型	相关系数
尖叶闭花木	2.0 cm ≤ D ≤ 22.6 cm (n = 33)	叶	$W_L = 0.0134D^{2.1335}$	0.9566 *
		枝	$W_B = 0.0208D^{2.7383}$	0.9689 *
		干	$W_S = 0.1561D^{2.2357}$	0.9916 *
		根	$W_R = 0.0386D^{2.1960}$	0.9846 *
		总	$W_T = 0.2265D^{2.3158}$	0.9914 *
短棒柄花	2.0 cm ≤ D ≤ 15.0 cm (n = 11)	叶	$W_L = 0.2525D - 0.4528$	0.9710 *
		枝	$W_B = 0.0395D^{2.3327}$	0.9568 *
		干	$W_S = 0.1143D^{2.1188}$	0.9936 *
		根	$W_R = 0.0436D^{2.1235}$	0.9913 *
		总	$W_T = 0.2573D^{2.0935}$	0.9907 *
轮叶戟	2.0 cm ≤ D ≤ 24.5 cm (n = 25)	叶	$W_L = 0.0174D^{2.0665}$	0.9268 *
		枝	$W_B = 0.0252D^{2.5202}$	0.9745 *
		干	$W_S = 0.1022D^{2.5046}$	0.9933 *
		根	$W_R = 0.0262D^{2.6211}$	0.9807 *
		总	$W_T = 0.1741D^{2.5002}$	0.9918 *
缅甸桐	2.0 cm ≤ D ≤ 14.6 cm (n = 13)	叶	$W_L = 0.0286D^{1.9907}$	0.9552 *
		枝	$W_B = 0.0386D^{2.1784}$	0.9459 *
		干	$W_S = 0.1549D^{2.2208}$	0.9868 *
		根	$W_R = 0.0571D^{2.0560}$	0.9458 *
		总	$W_T = 0.2883D^{2.1594}$	0.9159 *
油朴	2.0 cm ≤ D ≤ 12.7 cm (n = 15)	叶	$W_L = 0.0576D^{1.5757}$	0.9771 *
		枝	$W_B = 0.0235D^{2.5622}$	0.9808 *
		干	$W_S = 0.1017D^{2.5213}$	0.9813 *
		根	$W_R = 0.0364D^{2.4385}$	0.9965 *
		总	$W_T = 0.2051D^{2.4354}$	0.9880 *
各径级	2.0 cm ≤ D ≤ 5.0 cm (n = 74)	叶	$W_L = 0.1585D - 0.2387$	0.7370 *
		枝	$W_B = 0.3399D - 0.5698$	0.7840 *
		干	$W_S = 0.1331D^{2.2621}$	0.8876 *
		根	$W_R = 0.3044D - 0.4382$	0.8229 *
		总	$W_T = 0.2295D^{2.2311}$	0.8955 *
	5.0 cm < D ≤ 20.0 cm (n = 45)	叶	$W_L = 0.0433D^{1.6843}$	0.8050 *
		枝	$W_B = 0.0146D^{2.7327}$	0.8199 *
		干	$W_S = 0.1187D^{2.3312}$	0.8975 *
		根	$W_R = 0.0277D^{2.4688}$	0.9265 *
		总	$W_T = 0.1808D^{2.4027}$	0.9363 *
	20.0 cm < D ≤ 88.4 cm (n = 12)	叶	$W_L = 0.4224D - 0.1738$	0.9502 *
		枝	$W_B = 9.1160D - 157.3880$	0.9707 *
		干	$W_S = 0.1321D^{2.3701}$	0.9765 *
		根	$W_R = 0.0387D^{2.3746}$	0.9671 *
		总	$W_T = 0.2956D^{2.2692}$	0.9776 *
	木质藤本 (Zheng et al., 2006)	总	$W_T = 0.0740(D^{2L})^{0.8495}$	0.9756 *

* * $P < 0.001$.

2.2.1 器官分配 乔木层各器官的生物量及其所占比例见表 3, 其大小顺序为: 树干的生物量最高, 为 $(189.713 \pm 56.845) t \cdot hm^{-2}$, 占乔木层生物量的 63.72%; 根次之, 占 18.82%; 枝占 15.63%; 叶生物量最小, 仅占乔木层生物量 1.84% 左右。树干和树根则占据了乔木层生物量的 82.54%。经测定 3 块样地的乔木层叶面积指数分别为 8.763、8.241 和 6.087, 平均为 7.697 ± 1.419 。该结果大于西双版纳原始热带季节雨林的叶面积指数 6.91 (郑征等, 1999) 和西双版纳热带湿性季节雨林的叶面积指数 5.724 (冯志立等, 1998)。

2.2.2 径级分配 经统计 3 块样地中 $D \geq 2$ cm 的乔木层植株个体的密度分别为 3176 株 $\cdot hm^{-2}$ (样地 I)、1860 株 $\cdot hm^{-2}$ (样地 II)、1820 株 $\cdot hm^{-2}$ (样地 III)。各样地均以胸径 $D < 5$ cm 的植株个体数量占绝对优势, 约占乔木层植株数量的 52% 左右, 但其生物量仅占乔木层总量的 1.36% (表 4)。样地 I 的生物量随着径级的增加呈波浪式的变化, 在 10~20 cm 径级呈现生物量的峰值 25.73%, 此后随着径级的增加, 生物量呈波动下降趋势。样地 II 的生物量随径级增加而加大, 其峰值出现在 20~30 cm 径级, 而后生物量随径级逐渐减少。样地 III 的生物量随径级的增加而逐渐增大, 从 2~5 到 30~40 cm, 由 0.83% 逐渐增大到 15.17%, 在中等径级出现生物量的峰值。而 50~60、70~80 和 $D > 100$ cm 这 3 个径级, 其株数仅分别为 6 株、2 株、1 株, 但它们生物量所占的比例分别达到了 15.53%、10.59% 和 18.89%。

需要特别指出的是: 3 块样地中小径级 ($D \leq 20$ cm) 的乔木个体占乔木层总株数的平均比例高达 89.73%, 而其生物量仅占 18.78%; 中等径级 ($20 \leq D \leq 60$ cm) 的乔木株数所占比例为 9.97%, 而生物量所占比例最大, 高达 59.48%; 大径级 ($D > 60$ cm) 的乔木只有 7 株, 只占乔木层总株数的 0.42%, 而生物量仅次于中等径级树木, 达 21.74%, 说明了大径级乔木个体在群落功能和格局上的重要性。样地 II 的生物量比较高, 也是由于大径级的植株个体在样地 II 较多所致。这表明, 石灰山季雨林乔木层的生物量在小径级范围内虽然植株个体数量较多, 但其生物量所占的比例较少; 随着径级的增加, 各径级个体数量急剧减少, 但生物量则迅速增大。当达到一个值峰后, 又呈下降趋势。这与冯志立 (1998) 对热带湿性季节雨林的研究结果相似。

表 3 石灰山季雨林活体生物量的层次分配和器官分配
Tab 3 Living biomass allocation among different layers and organs in the monsoon rain forest over limestone in Xishuangbanna

层次	样地号	叶		枝		茎		根		总计
		生物量 (t·hm ⁻²)	%	生物量 (t·hm ⁻²)	%	生物量 (t·hm ⁻²)	%	生物量 (t·hm ⁻²)	%	生物量 (t·hm ⁻²)
乔木层	I	5.679	2.33	44.583	18.27	151.258	61.97	42.555	17.44	244.075
	II	5.341	2.04	44.954	17.21	162.872	62.36	48.011	18.38	261.177
	III	5.396	1.39	50.065	12.90	255.009	65.72	77.529	19.98	387.999
	平均	5.472 (0.181)	1.84	46.534 (3.064)	15.63	189.713 (56.845)	63.72	56.032 (18.816)	18.82	297.750 (78.624)
灌木层	I	0.196	11.36	0.242	14.02	0.978	56.66	0.309	17.90	1.726
	II	0.143	13.92	0.157	15.29	0.528	51.41	0.199	19.38	1.027
	III	0.123	14.15	0.145	16.67	0.409	46.85	0.195	22.34	0.873
	平均	0.154 (0.038)	12.76	0.182 (0.053)	15.02	0.638 (0.300)	52.81	0.234 (0.065)	19.39	1.209 (0.455)
草本层	I	0.110	23.68	—	—	0.219	47.38	0.134	28.94	0.462
	II	0.095	25.35	—	—	0.169	45.39	0.109	29.27	0.373
	III	0.071	25.65	—	—	0.125	44.95	0.082	29.40	0.277
	平均	0.092 (0.020)	24.89	—	—	0.171 (0.047)	45.91	0.108 (0.026)	29.20	0.371 (0.093)
木质藤本	I	—	—	—	—	—	—	—	—	7.397
	II	—	—	—	—	—	—	—	—	9.535
	III	—	—	—	—	—	—	—	—	7.841
	平均	—	—	—	—	—	—	—	—	8.258 (1.128)
总计	I	5.985	2.43	44.825	18.20	152.455	61.91	42.998	17.46	253.660*
	II	5.579	2.12	45.111	17.18	163.569	62.29	48.319	18.40	272.112*
	III	5.590	1.44	50.210	12.90	255.543	65.67	77.806	19.99	396.990*
	平均	5.718 (0.231)	2.00	46.715 (3.030)	16.09	190.522 (56.583)	63.29	56.374 (18.750)	18.62	307.587* (77.973)

* 包括木质藤本生物量; 括号内数值为标准差 (n= 3)。

表 4 西双版纳石灰山季雨林乔木层植株个体数目及生物量的径级分布
Tab 4 Distribution of individuals and biomass among various DBH classes for tree layer in the monsoon rain forest over limestone in Xishuangbanna

径级 (cm)	样地 I		样地 II		样地 III		平均	
	个体数 (个·2500 m ⁻²)	生物量 (t·hm ⁻²)	个体数 (个·2500 m ⁻²)	生物量 (t·hm ⁻²)	个体数 (个·2500 m ⁻²)	生物量 (t·hm ⁻²)	个体数 (个·2500 m ⁻²)	生物量 (t·hm ⁻²)
2~ 5	411 (51.83)	5.701 (2.34)	224 (48.17)	3.241 (1.24)	261 (57.36)	3.225 (0.83)	298.67 (52.31)	4.056 (1.36)
5~ 10	181 (22.82)	16.502 (6.76)	98 (21.08)	8.439 (3.23)	77 (16.92)	5.802 (1.50)	118.67 (20.78)	10.248 (3.44)
10~ 20	155 (19.55)	62.799 (25.73)	76 (16.34)	38.119 (14.60)	54 (11.87)	23.989 (6.18)	95 (16.64)	41.636 (13.98)
20~ 30	31 (3.91)	48.579 (19.90)	44 (9.46)	77.252 (29.58)	31 (6.81)	57.397 (14.79)	35.33 (6.19)	61.076 (20.51)
30~ 40	7 (0.88)	23.164 (9.49)	14 (3.01)	54.556 (20.89)	15 (3.51)	58.842 (15.17)	12 (2.10)	45.521 (15.29)
40~ 50	3 (0.38)	18.487 (7.57)	6 (1.29)	37.813 (14.48)	7 (1.54)	46.874 (12.08)	5.33 (0.93)	34.391 (11.55)
50~ 60	3 (0.38)	29.246 (11.98)	2 (0.43)	18.713 (7.16)	6 (1.32)	60.349 (15.55)	3.67 (0.64)	36.103 (12.13)
60~ 70	1 (0.13)	13.680 (5.60)	—	—	1 (0.22)	17.120 (4.41)	0.67 (0.12)	10.267 (3.45)
70~ 80	—	—	1 (0.22)	23.044 (8.82)	2 (0.44)	41.105 (10.59)	1 (0.18)	21.383 (7.18)
80~ 90	1 (0.13)	25.917 (10.62)	—	—	—	—	0.33 (0.06)	8.639 (2.90)
90~ 100	—	—	—	—	—	—	—	—
> 100	—	—	—	—	1 (0.22)	73.295 (18.89)	0.33 (0.06)	24.432 (8.21)
总计	793 (100)	244.075 (100)	465 (100)	261.177 (100)	455 (100)	387.998 (100)	571 (100)	297.750 (100)

括号内数值为百分比。

2.2.3 种类分配 相比于西双版纳地区其它天然群落来说,石灰山季雨林结构相对简单,树种相对单一,且具有很明显的优势种和建群种(王洪等,1997)。表 5反映了西双版纳石灰山季雨林中按生物量排序前 10位的树种的个体数量及其生物量情况。在西双版纳石灰山季雨林中,少量的优势树种

聚积了较大的生物量,样地 I 中,尖叶闭花木占乔木总株数的 65.87%,生物量占乔木层生物量的 34.62%;样地 II 中,尖叶闭花木和轮叶戟的株数分别占乔木总株数的 44.30%和 26.43%,而生物量占乔木层生物量的 25.85%和 29.57%;样地 III 中,轮叶戟和油朴的株数占乔木总株数的 26.69%和

表 5 西双版纳石灰山季雨林中主要树种的个体密度与生物量
Tab 5 Individual density and biomass allocation of the main tree species in the monsoon rain forest over limestone in Xishuangbanna

样地号	树种	植株个体密度		生物量	
		个体密度 (株· 2500 m ⁻²)	占乔木层 (%)	t· hm ⁻²	占乔木层 (%)
I	尖叶闭花木	523	65.87	84.51	34.62
	绒毛紫薇	3	0.38	26.593	10.90
	油朴	47	5.92	26.392	10.81
	岩生厚壳桂	40	5.04	21.058	8.63
	轮叶戟	31	3.90	12.146	4.98
	勐仑琼楠	1	0.13	9.95	4.08
	毛叶岭南酸枣	2	0.25	8.824	3.62
	黑毛柿 <i>Diospyros atrotricha</i>	11	1.39	6.788	2.78
	藤春 <i>Aphanosem onogyna</i>	5	0.65	5.642	2.31
	石山木楝 <i>Amoora calcicola</i>	1	0.13	5.584	2.29
	总计	664	83.66	207.487	85.01
II	轮叶戟	123	26.45	77.223	29.57
	尖叶闭花木	206	44.3	67.504	25.85
	绒毛紫薇	3	0.65	41.757	15.99
	山蕉	3	0.65	15.549	5.95
	油朴	16	3.44	11.447	4.38
	钝刀木 <i>Streospermum cokis</i>	2	3.44	8.091	3.10
	光叶白头树	1	0.22	6.315	2.42
	破布木	1	0.22	5.42	2.08
	南紫薇	1	0.22	4.954	1.90
	石山巴豆	1	0.22	4.088	1.57
	总计	357	79.81	242.348	92.79
III	轮叶戟	126	26.69	142.402	36.70
	油朴	75	16.48	101.287	26.10
	番龙眼 <i>Pan etia ten entosa</i>	1	0.22	73.295	18.89
	石山木楝	1	0.22	17.12	4.41
	印度嘉赐树 <i>Casearia kurzii</i>	1	0.22	8.819	2.27
	山牡荆 <i>Vitex quinata</i>	2	0.44	8.357	2.15
	缅甸桐	59	12.97	7.95	2.05
	红果葱臭木	2	0.44	7.162	1.85
	短棒柄花	140	30.77	6.095	1.57
	西南猫尾木 <i>Dolichandrone stipulata</i>	1	0.22	4.774	1.23
	总计	408	88.67	377.261	97.23

16.48%，二者分别占乔木层生物量的 36.70% 和 26.10%。同时大径级树种尽管株数比较少,但由于其个体生物量较大,在群落总生物量中也占有较大比例。在样地I 中,绒毛紫薇和勐仑琼楠分别只占了总株数的 0.38% 和 0.13%,而生物量占乔木层生物量的 10.90% 和 4.08%;样地II 中,光叶白头树 (*Garuga pierrei*)、破布木 (*Cordia dichotoma*)、南紫薇 (*Lagerstroemia intermedia*)、石山巴豆均只有 1株,每种分别占群落株数的 0.22%,而生物量却占到了样地的 2.42%、2.08%、1.90% 和 1.57%;样地III中,番龙眼只有 1株,但其生物量达 73.295 t·hm⁻²,占乔木层生物量的 18.89%。可见优势树种和大径级个体在石灰山季雨林中的重要生态地位。经计算,

生物量排序前 10位的树种占乔木层总生物量的 85.01% (样地I)、92.79% (样地II)、97.23% (样地III),平均为 91.68%。

2.3 灌木层、草本层及木质藤本生物量

3块样地灌木层的生物量的平均值为 (1.209 ± 0.455) t·hm⁻² (表 3),占群落活体生物量的 0.39%。3地样地灌木层的生物量均以乔木幼树的贡献为最大,真正灌木树种较少。其器官分配为:茎为最大,为 (0.638 ± 0.300) t·hm⁻²,占灌木层生物量的 52.81%;根次之,为 (0.234 ± 0.065) t·hm⁻²,占 19.39%;枝 (0.182 ± 0.053) t·hm⁻²,占 15.02%;叶 (0.154 ± 0.038) t·hm⁻²,占 12.76%。草本层主要是由乔木和灌木的幼苗以及蕨类植

物所组成。3 块样地草本层的生物量为 (0.371 ± 0.093) t• hm⁻² (表 3), 占群落活体生物量的 0.12%。其器官分配为: 茎为最大, 为 (0.171 ± 0.047) t• hm⁻², 占草本层生物量的 45.91%; 根次之, 为 (0.108 ± 0.026) t• hm⁻², 占 29.20%; 叶最小, 为 (0.092 ± 0.020) t• hm⁻², 占 24.89%。在样地 I、II、III 中, 胸径 2 cm 以上的木质藤本的植株数量分别为 143、101、57 株。木质藤本的生物量为 (8.258 ± 1.128) t• hm⁻² (表 3), 占群落活体生物量的 2.66%。

2.4 群落活体生物量及其分配规律

从表 3 可知, 3 块样地群落活体总生物量的平均值为 (307.587 ± 77.973) t• hm⁻²。其中乔木层生物量占活体植物生物量的比例最大, 达 297.750 t• hm⁻² (96.80%); 木质藤本次之, 达 8.258 t• hm⁻² (2.68%), 灌木层比例较小, 为 1.209 t• hm⁻² (0.39%); 草本层所占比例最小, 仅为 0.371 t• hm⁻² (0.12%)。

2.5 地上凋落物和粗死木质残体储量及组分分配

地上凋落物和粗死木质残体 (枯立木、倒木、枯

落大枝)是森林生态系统的重要组成部分, 并发挥着重要作用。3 块样地地上凋落物平均现存量为 (5.292 ± 1.293) t• hm⁻² (表 6), 在凋落物的组分分配方面, 以枯落叶和枯落枝占绝对优势, 二者分别占凋落物现存量的 55.74% 和 35.50%; 花果和杂屑比例较小, 二者不足 9%。

3 块石灰山季雨林样地中粗死木质残体的储量为 (6.279 ± 3.020) t• hm⁻² (表 7)。但各样地中的粗死木质残体的组分分配并不相同。在样地调查中, 只有样地 III 发现大倒木 2 株, 其余 2 块样地 9 个小样方中均未观测到明显的倒木。使倒木在样地 III 中的储量较高, 占该样地粗死木质残体储量的 86.13%, 而样地 I 和样地 II 的枯立木生物量明显大于样地 III。就 3 块样地的平均水平来看, 组分分配以枯立木为最高, 大枝次之, 倒木最低。

2.6 总生物量组成及其分配

群落的总生物量包括活体植物生物量、地上凋落物及粗死木质残体的储量。从表 8 可见, 3 块样地的总生物量分别为: 263.872、283.035 和 410.566

表 6 西双版纳石灰山季雨林地上凋落物生物量
Tab 6 Standing crop of litterfall in the monsoon rain forest over limestone in Xishuangbanna

样地	叶		枝		花果		杂屑		总计	
	生物量 (t• hm ⁻²)	%	生物量 (t• hm ⁻²)	%	生物量 (t• hm ⁻²)	%	生物量 (t• hm ⁻²)	%	生物量 (t• hm ⁻²)	%
I	3.225	55.25	2.219	38.01	0.033	0.56	0.36	6.17	5.837	100
II	2.91	46.76	2.695	43.51	0.229	3.68	0.389	6.25	6.223	100
III	2.448	65.22	0.961	25.18	0.033	0.87	0.333	8.73	3.815	100
平均	2.861(0.391)	55.74	1.958(0.896)	35.50	0.098(0.113)	1.70	0.361(0.028)	7.05	5.292(1.293)	100

括号内数值为标准差 (n = 3)。

表 7 西双版纳石灰山季雨林粗死木质残体储量及分配
Tab 7 Biomass of coarse woody debris and its allocation in the monsoon rain forest over limestone in Xishuangbanna

样地	枯立木		倒木		大枝		总计	
	生物量 (t• hm ⁻²)	%	生物量 (t• hm ⁻²)	%	生物量 (t• hm ⁻²)	%	生物量 (t• hm ⁻²)	%
I	3.734	85.35	-	-	0.641	14.65	4.375	100
II	3.417	72.70	-	-	1.283	27.30	4.700	100
III	0.631	6.46	8.407	86.13	0.723	7.41	9.761	100
平均	2.594(1.707)	54.84	2.802(4.854)	28.71	0.882(0.349)	16.45	6.279(3.020)	100

括号内数值为标准差 (n = 3)。

表 8 西双版纳石灰山季雨林总生物量组成
Tab 8 Mean value of total biomass in the monsoon rain forest over limestone in Xishuangbanna

样地	活体生物量		凋落物		粗死木质残体		总计	
	生物量 (t• hm ⁻²)	%	生物量 (t• hm ⁻²)	%	生物量 (t• hm ⁻²)	%	生物量 (t• hm ⁻²)	%
I	253.660	96.13	5.837	2.21	4.375	1.66	263.872	100
II	272.112	96.14	6.223	2.20	4.700	1.66	283.035	100
III	396.990	96.69	3.815	0.93	9.761	2.38	410.566	100
平均	307.587(77.973)	96.32	5.292(1.293)	1.78	6.279(3.020)	1.90	319.158(79.740)	100

括号内数值为标准差 (n = 3)。

$t \cdot hm^{-2}$, 平均为 $(319.158 \pm 79.740) t \cdot hm^{-2}$ 。其中, 活体植物的贡献达 96.32%, 粗死木质残体和地上凋落物的总量占 3.68%。

3 讨论

3.1 西双版纳石灰山季雨林生物量与其它热带森林的比较

地处热带最北缘的西双版纳, 由于海拔和纬度的影响, 其热带雨林的分布已处于水分和热量的极限(朱华, 1992)。再之, 特殊的喀斯特地貌, 使石灰山季雨林在物种组成、群落结构特征等方面与热带湿润雨林有一定的差异(朱华等, 1997)。就生物量而言, 西双版纳石灰山季雨林的活体生物量 $(307.587 t \cdot hm^{-2})$ 要低于印度的季节雨林 $(360 t \cdot hm^{-2})$ (Iverson *et al.*, 1984), 而高于泰国的季节雨林 $(268 t \cdot hm^{-2})$ (Ogawa *et al.*, 1965)。本研究中的地上生物量 $(243.490 t \cdot hm^{-2})$ 不仅低于 Guiana 地区的热带雨林 $(309 t \cdot hm^{-2})$ (Chave *et al.*, 2001), 也低于 Panama 地区的热带雨林 $(281 t \cdot hm^{-2})$ (Chave *et al.*, 2003), 位于热带森林地上生物量的较低水平 $(245 \sim 513 t \cdot hm^{-2})$ (Brown & Lugo, 1982)。

与世界其它地区相同类型的石灰岩森林群落的生物量相比, 本研究中的生物量远远大于波多黎各的石灰岩雨林 $(98 t \cdot hm^{-2})$ (Murphy & Lugo, 1986) 和 Rio Grande 地区的石灰岩森林 $(57.60 t \cdot hm^{-2})$ (Lugo *et al.*, 2001), 同时也高于贵州茂兰地区喀斯特森林 $(146.319 \sim 190.918 t \cdot hm^{-2})$ (杨汉奎和程仕泽, 1991)。本研究的地上部分生物量亦高于茂兰地区喀斯特森林的地上部分生物量 $(168.02 t \cdot hm^{-2})$ (朱守谦等, 1995)。

与本地区的季节雨林群落的生物量相比, 本研究中的生物量远低于西双版纳的热带季节雨林 $(335 \sim 692.59 t \cdot hm^{-2})$ (党承林等, 1997; 冯志立等, 1998; 郑征等, 1999; 吕晓涛等, 2007) 以及热带人工雨林 $(390.4 t \cdot hm^{-2})$ (唐建维等, 2003)。这主要是热带季节雨林生长在水湿条件较好的沟谷地带; 而石灰山季雨林生长在特殊的石灰山喀斯特地貌上, 不仅土壤单薄, 而且水分也不易蓄积, 在相同的气候条件下, 水分因子成为限制群落生物量的原因(杨汉奎等, 1991)。

另外, 石灰山季雨林群落灌木层的生物量 $(1.209 t \cdot hm^{-2})$ 也大大低于本地区的热带季节雨

林 $(1.815 \sim 5.243 t \cdot hm^{-2})$ (冯志立等, 1998; 郑征等, 1999; 吕晓涛等, 2007)。同时草本层的生物量 $(0.371 t \cdot hm^{-2})$ 也低于热带季节雨林 $(0.501 \sim 2.066 t \cdot hm^{-2})$ (冯志立等, 1998; 郑征等, 1999; 吕晓涛等, 2007)。说明了石灰山季雨林与热带季节雨林在林下植物层次结构上的差异。这是由于石灰山特殊的地貌条件, 岩石露头较多, 可以利用的土壤空间相对较小, 而种子需要合适的土壤条件才能萌发, 而石灰山季雨林林下石漠化的地表阻止了灌木和草本植物的生长发育, 所以石灰山季雨林的灌木和草本生物量相对较小(刘方等, 2006)。

石灰山季雨林的根占乔木生物量的 18.82%, 与本地区的其它群落类型相比, 要高于演替初期山黄麻先锋植物群落 $(15.16\% \sim 18.13\%)$ (冯志立等, 1999)、热带次生林 $(16.43\% \sim 18.26\%)$ (唐建维等, 1998) 和热带人工雨林 (15.3%) (唐建维等, 2003) 以及西双版纳的热带季节雨林 (17.47%) (吕晓涛等, 2007), 但略低于热带湿性季节雨林 $(19.29\% \sim 21.56\%)$ (冯志立等, 1998; 郑征等, 2000)。表明石灰山季雨林的根系生物量所占的比例位于较高水平。这主要是由于石灰山季雨林特殊的生境条件, 土壤浅薄, 水分条件较差, 植物为了生存, 其根系较为发达, 致使其生物量小于、而根冠比大于西双版纳的其它天然群落。

3.2 生境差异对群落生物量的影响

3块样地的生物量有较大的差异, 这主要是由于石灰山地区的地形和生境变化较大, 从而使此类森林在区系成分及其林分径级结构组成上的不同所造成的。位于绿石林片段内的样地 I 和样地 II 分别位于坡位的上部和中上部, 而且坡度也较陡。而样地 III 位于向北阴湿的山坡的中部, 其坡度相对较平缓, 有利于水分的蓄积。虽然 3 块样地均位于自然保护区, 且受到的人为干扰很少, 但 3 块样地水分的差异不仅造成了群落物种组成上的不同(表 5), 同时使群落中的植株个体发育及其乔木的径级结构也产生较大差异(表 4)。样地 I 和样地 II 虽然在植株个体数量上要多于样地 III, 但较大径级 $(\geq 50.0 \text{ cm})$ 的个体较样地 III 少, 因而样地 I 和样地 II 的生物量明显小于样地 III。朱守谦等(1995)对贵州茂兰喀斯特森林生物量的研究表明, 生境的严酷程度不同, 对于其上的生物量会产生巨大的影响。Laurance 等(1999)在南美热带雨林中的研究中发现, 土壤的持水和排水性能不仅与生物量的空间差异有着

极为密切的关系,而且土壤的养分含量也显著地影响森林的生物量及其对碳的吸收和贮存能力。此外,有研究表明,群落中大树($D > 70$ cm)的存在对生物量会产生很大的影响,尤其是大树对生物量的贡献则是与其在样地中的个体数量不成比例的。Clark 和 Clark (2000)在对哥斯达黎加的热带雨林生物量的研究中发现,大树对乔木层生物量的贡献为 14% ~ 30%。吕晓涛等 (2007)对西双版纳热带季节雨林生物量的研究也表明,大树的生物量所占比例甚至高达 43.67%。在本研究的样地 III 中,出现 1 株大树($D = 123$ cm),其生物量占乔木层生物量的 18.89%。由于大树的出现以及样地中较大径级的个体多于样地 I 和样地 II,使样地 III 的乔木层总生物量为无大树出现的样地 I 和样地 II 的 1.5 ~ 1.6 倍,可见大树对群落生物量的贡献。而样地 I、样地 II 生物量低的原因也就是缺少大树所致。同样样地的生物量差别较大,这在本地区热带季节雨林生物量的研究中也得到同样的结果 (吕晓涛等, 2007)。这表明生境条件的差异及其所导致的群落物种组成、结构特征等方面的不同,对群落的生物量会产生较大的影响。因此,对森林群落进行生物量的测定,仅仅依靠单个样地来推断某一类型森林的生物量得到的信息可靠性较低 (Chave *et al*, 2003)。而本文采用了 3 块样地的平均值,较全面地反映了西双版纳石灰山季雨林生物量的平均水平。

3.3 石灰山季雨林优势种群的更新

由于石灰山季雨林特殊的生境条件,如:石灰岩基质的渗漏性使土壤干燥以及土层浅薄、钙离子丰富、岩层淋溶、山体陡峭等。这些外界条件使石灰岩植物和其它群落之间形成了障碍 (王发国等, 2006)。在长期的自然竞争中,石灰山季雨林形成了明显的优势种和建群种,尖叶闭花木、轮叶戟、油朴、短棒柄花等树种的重要值都很高。这些优势种和建群种不仅在乔木层中分布多,在灌木层和草本层中,也主要是由这些优势种的幼树及幼苗组成。在群落中具有大量的天然更新苗及一定的预备种群,说明了这些优势种和建群种在石灰山季雨林群落中天然更新较好,它们在石灰山季雨林中形成较稳定的种群结构,对群落的演替和更新具有重要的作用。

4 结 论

西双版纳石灰山季雨林生物量的变化范围在

263.872 ~ 410.566 $t \cdot hm^{-2}$, 平均为 (319.158 ± 79.740) $t \cdot hm^{-2}$, 虽高于其它石灰岩地区森林群落生物量,但低于世界其它地区的热带雨林和本地区的热带季节雨林和人工雨林。同时石灰山季雨林灌木层和草本层生物量较小和根冠比较低也反映了石灰山地区的喀斯特地貌对于其上的森林植被的限制作用。

石灰山季雨林的生境条件特别复杂,其林分的生物量及其分配由于其生境的条件不同而差异较大。对不同区域的石灰山季雨林来说,虽然均生长在喀斯特地貌上,但不同区域的水热因子的差异成为影响其生物量的重要因子。对存在这些差异的影响因子及不同因子各自的影响程度,还有待进一步的研究和探讨。

参考文献

- 党承林, 吴兆录, 张 强. 1997. 西双版纳沟谷热带雨林的生物量研究, 云南植物研究, 9(增刊): 123-128
- 冯志立, 唐建维, 郑 征, 等. 1999. 西双版纳热带森林次生演替初期山黄麻先锋群落生物量动态. 生态学杂志, 18(5): 1-6
- 冯志立, 郑 征, 张建候, 等. 1998. 西双版纳热带湿性季节雨林生物量及其分配规律研究. 植物生态学报, 22(6): 481-488
- 金振洲. 1997. 西双版纳热带雨林植被的植物群落类型多样性特征. 云南植物研究, 9(增刊): 1-30
- 蓝开敏. 1987. 茂兰喀斯特森林植物区系的初步研究 // 周国贤. 茂兰喀斯特森林科学考察集. 贵阳: 贵州人民出版社: 148-161.
- 李 冬, 唐建维, 罗成坤, 等. 2006. 西双版纳季风常绿阔叶林的群落学特征. 山地学报, 24(3): 257-267.
- 李保贵, 朱 华, 王 洪, 等. 1996. 西双版纳石灰岩山地森林蕨类区系的初步研究. 武汉植物学研究, 14(2): 131-140
- 李保贵, 朱 华, 王 洪. 1997. 西双版纳石灰岩山建群树种——轮叶戟的调查研究. 广西植物, 17(1): 69-78
- 李宗善, 唐建维, 郑 征, 等. 2004. 西双版纳热带山地雨林的植物多样性研究. 植物生态学报, 28(6): 833-843
- 刘 方, 王世杰, 罗海波, 等. 2006. 喀斯特石漠化过程中植被演替及其对径流水化学的影响. 土壤学报, 43(1): 26-32
- 吕晓涛, 唐建维, 何有才, 等. 2007. 西双版纳热带季节雨林生物量及其分配特征. 植物生态学报, 31(1): 11-22
- 唐建维, 张建候, 宋启示, 等. 1998. 西双版纳热带次生林生物量的初步研究. 植物生态学报, 22(6): 489-498
- 唐建维, 张建候, 宋启示, 等. 2003. 西双版纳热带人工雨林生物量及净第一性生产力的研究. 应用生态学报, 14(1): 1-6

- 王 洪, 朱 华, 李保贵. 1997 西双版纳石灰岩山森林植被. 广西植物, 17(2): 101-117
- 王发国, 秦新生, 陈红锋, 等. 2006 海南岛石灰岩特有植物的初步研究. 热带亚热带植物学报, 14(1): 45-54
- 许兆然. 1993 中国南部和西南部石灰岩植物区系研究. 广西植物, 4(增刊): 5-54
- 杨汉奎, 程仕泽. 1991 贵州茂兰喀斯特森林群落生物量研究. 生态学报, 11(4): 307-312
- 喻勋林, 肖育檀. 1999 湖南石灰岩特有植物的初步研究. 中南林学院学报, 19(2): 34-37
- 郑 征, 刘宏茂, 刘伦辉, 等. 1999 西双版纳原始热带季雨林生物量研究. 广西植物, 19(4): 309-314
- 郑 征, 冯志立, 曹 敏, 等. 2000 西双版纳原始热带湿性季雨林生物量及净初级生产. 植物生态学报, 24(2): 197-203
- 朱 华. 1992 西双版纳望天树林的群落生态学研究. 云南植物研究, 14(3): 237-258
- 朱 华, 王 洪, 李保贵, 等. 1996 西双版纳石灰岩森林的植物区系地理研究. 广西植物, 16(4): 317-330
- 朱 华, 王 洪, 李保贵, 等. 1997 西双版纳石灰岩植物区系与东南亚及中国南部一些地区植物区系的关系. 云南植物研究, 19(4): 357-365
- 朱守谦, 魏鲁明, 陈正仁, 等. 1995 茂兰喀斯特森林生物量构成初步研究. 植物生态学报, 19(4): 358-367
- Brown S, Lugo AE. 1982 The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. *Biotropica*, 14: 161-187
- Cao M, Zhang H. 1997 Tree species diversity of tropical forest vegetation in Xishuangbanna, SW China. *Biodiversity and Conservation*, 6: 995-1006
- Chave J, Réa B, Dubois MA. 2001 Estimation of biomass in a neotropical forest of French Guiana: Spatial and temporal variability. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 79-96
- Chave J, Condit R, Lao S, et al. 2003 Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: Results from a large census plot in Panama. *Journal of Ecology*, 91: 240-252
- Clark DB, Clark DA. 2000 Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management*, 137: 185-198
- Dixon RK, Brown S, Houghton RA, et al. 1994 Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 263: 185-190
- Iverson LR, Brown S, Prasad A, et al. 1984 Use of GIS for estimating potential and actual forest biomass for continental south and southeast Asia // Dale VH, ed. *Effects of Land-use Change on Atmospheric CO₂ Concentrations*. New York: Springer-Verlag: 67-115
- Laurance WF, Feamside PM, Laurance SG, et al. 1999 Relationship between soils and Amazon forest biomass: A landscape-scale study. *Forest Ecology and Management*, 118: 127-138
- Lugo AE, Miranda L, Vale A, et al. 2001 Puerto Rican Karst: A Vital Resource. USDA Forest Service Gen Tech Report WO-65
- Murphy PG, Lugo AE. 1986 Structure and biomass of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica*, 18: 89-96
- Ogawa H, Yoda K, Ogino K, et al. 1965 Comparative ecological studies on the main types of forest vegetation in Thailand. II. Plant biomass. *Nature and Life in Southeast Asia*, 4: 49-81
- Overman JPM, Witte HJL, Saldaña JG. 1994 Evaluation of regression models for above-ground biomass determination in Amazon rainforest. *Journal of Tropical Ecology*, 10: 207-218
- Zheng Z, Feng ZL, Cao M, et al. 2006 Forest structure and biomass of a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, Southwest China. *Biotropica*, 38: 318-327
- Zhu H, Wang H, Li B, et al. 2003 Biogeography and floristic affinities of the limestone flora in Southern Yunnan, China. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 90: 444-465

作者简介 戚剑飞, 男, 1982年生, 硕士。主要从事森林植物生态学研究。E-mail: Qjianfe@gmail.com
责任编辑 王 伟