

西双版纳龙脑香热带雨林乔木种—多度分布研究

兰国玉^{1, 2}, 谢贵水^{1*}, 王纪坤¹

¹ 农业部儋州热带农业资源与生态环境重点野外科学观测试验站 海南儋州 571737
中国热带农业科学院橡胶研究所

² 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南昆明 650223

摘 要 对西双版纳热带雨林 20 hm² 动态监测样地直径大于 1 cm 的乔木树种多度分布特征进行分析研究, 结果表明: (1) 样地内的 13 个优势种占物种总数的 2.78%, 却占总个体数的 56.34%; 230 个稀有种(<1 株个体/hm²), 占物种数的 49.14%, 仅占个体总数的 1.24%, 是西双版纳热带季节雨林动态监测样地种—多度分布的一个显著特征。(2) 随机模型拟合的种面积曲线与观测值差别较大, 表明样地内树木不是随机分布的。(3) 对数正态分布和对数级数分布都不能很好地拟合样地内的种—多度分布规律。但相比而言, 对数级数分布拟合效果稍好, 表明环境对西双版纳热带雨林乔木种—多度分布具有一定的贡献。

关键词 西双版纳, 热带雨林, 种—多度分布

中图分类号 Q948 文献标识码 A

Study on the Species Abundance Distribution of Tropical Dipterocarp Rain Forests in Xishuangbanna

LAN Guoyu^{1, 2}, XIE Guishui¹, WANG Jikun¹

¹ Danzhou Key Field Station of Observation and Research for Tropical Agricultural Resources and Environments Ministry of Agriculture, Rubber Research Institute, The Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Danzhou City, Hainan Province 571737, China

² Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming, Yunnan 650223, China

Abstract Species-abundance relationship, one of the most fundamental characters of community structure, is a very important issue in community ecology. Based on the tree(with DBH greater than 1cm) data collected from the 20-ha plot of tropical rainforests of Xishuangbanna, species abundance distribution pattern is analyzed in this paper. The results showed that: (1) Thirteen of 468 species (2.78%) had more than 1 000 individual ≥ 1 cm DBH, which represented 56.36% individuals of the total. On the other hand, 230 of 468 species (49.14%) had a mean density ≤ 1 tree per ha in the 20-ha plot. (2) There was a significant difference between the observed species-area relationship and the random placement model, which indicated that species did not have a random distribution in the plot. Also the species-abundance distribution of the plot could not be well fitted by using the lognormal model confirmed this. (3) The log serial model could not fit the species-abundance well (but better than the lognormal model), which indicated that the environment was not the determining factor, but it indeed contributed much to the species abundance distribution.

Key words Xishuangbanna; Tropical rainforest; Species-abundance distribution

doi 10.3969/j.issn.1000-2561.2011.03.030

生态学中, 多度(Abundance)一般指物种的个体数目或种群密度, 是物种普遍度和稀有度, 或者说优势度和均匀度的度量指标。种—多度关系是群落生态学研究非常重要的问题, 也是群落结构最基本的方面之一。物种多度格局研究始于 20 世纪 30 年代, 是种群生态学和群落生态研究的起点, 成为揭示群落组织结构和物种区域分布规律的重要手段^[1]。研究物种的多度格局对理解群落的结构具有重要的意义, 不但是确定物种保护等级的基本依

据, 在生物多样性保护和管理中具有重要意义^[2], 而且对于认识一个群落来说, 多度格局比多样性指数更有效^[1]。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^[3], 其植物区系属于热带亚洲植物区系的一部分, 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

收稿日期: 2010-08-28

修回日期: 2011-01-02

基金项目: 农业部儋州热带农业资源与生态环境重点野外科学观测试验站开放基金项目(No. DKFS0901)和中国热带农业科学院橡胶研究所基本科研业务费专项项目[No.YWFZX09-05(N)]资助。

作者简介: 兰国玉(1977 年—), 男, 博士。研究方向: 森林生态学和保护生物学。* 通讯作者: 谢贵水, Email: xie23300459@21cn.com。

限条件^[4]。因此,此类森林具有其过渡性和不可替代性。笔者选择西双版纳热带雨林 20 hm² 动态监测样地直径大于 1 cm 的乔木数据,分析了其种—多度分布规律,旨在为西双版纳热带雨林生物多样性保护提供理论上的依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

西双版纳傣族自治州地处云南省最南部边缘(21°08'~22°36'N,99°56'~101°50'E)总面积 19 690 km²,南与老挝、缅甸接壤。西双版纳山地属横断山系南无量山脉和努山山脉的余脉。西双版纳属北热带季风气候^[5-7],年平均气温 21℃,年平均降雨量为 1 531.9 mm^[6]。11 月到次年 4 月为旱季。

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,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 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。样地的森林类型属热带季节性雨林植被亚型(Dipterocarp seasonal tropical rain forest),群落类型为望天树(*Parashorea chinensis*)林^[7],群落高度 50 m 左右,上层优势种望天树,中层有假海桐(*Pittosporopsis kerrii*)、云树(*Garcinia cowa*)等。

1.2 研究方法

西双版纳热带雨林动态监测样地调查方法参照文献^[7-9]中的方法进行。

1.2.1 物种丰富度的划分 根据物种在样地内的个体数(Individuals, 简写 I)将样地内的物种分为以下 5 类^[10]:

- (1) 绝对优势种(Predominant species), $I \geq 1000$;
- (2) 优势种(Dominant species), $200 \leq I < 1000$;
- (3) 常见种(Common species), $20 \leq I < 200$;
- (4) 普通稀有种(Common rare species), $2 \leq I < 20$;
- (5) 非常稀有种(Very rare species), $I = 1$ 。

1.2.2 种—多度分布的拟合

(1) 对数正态模型

$$f(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma x}} e^{-\frac{1}{2} \left[\frac{\ln(x) - \mu}{\sigma} \right]^2}$$

其中 μ 为多度值取对数后平均值, σ^2 为多度值取对数后方差, x 表示个体数量, $f(x)$ 个体数量为 x 的物种数。

(2) 对数级数 $f_n = ax^n/n$, $n = 1, 2, 3, \dots$ 其中 f_n 是个体数量为 n 的物种数, a 为多样性指数, x 是参数。 $a > 0$ 并且 $0 < x < 1$ (大多数情况下 $x > 0.9$)^[11]。

拟合种—多度分布的方法通常是先根据 Preston 的多度等级划分等级^[12], 多度等级为 n 包含的个体数量为从 $2n$ 到 $(2^{n+1}-1)$, 其中 $n=0, 1, 2, 3, \dots$ 如多度等级为 1 代表个体数量为 1, 多度等级为 2 代表个体数量从 2~3, 多度等级为 3, 则代表个体数量为 4~7。然后绘制种—多度的直方图, 再用卡方检验每个多度等级的观测物种数和理论物种数的差别^[13], 卡方值越大, 表示模型拟合的效果越差。如果 $\chi^2 > 6.58$ ($\chi^2_{0.05,14} = 6.58$, $p=0.05$), 则拒绝原假设: 即实际多度值与拟合的多度值存在较大的差异。

1.2.3 随机模型丰富度的计算 如果样地内树种的分布是随机的, 那么在面积为 a 的样方内包含的物种个体数可以用以下的公式计算^[14]:

$$S_a = S - \sum_{i=1}^S \left(1 - \frac{a}{A}\right)^{n_i}$$

其中 S_a 为面积为 a 内的个体数量, A 为总面积, n_i 为物种 i 的个体数量。

2 结果与分析

2.1 优势种与稀有种

样地内个体数 > 1 000 株的树种仅有 13 个, 但这 13 个树种却占总个体数量的 56.34%。样地内个体数仅有 1 株的树种共有 69 个(表 1), 占树种总数的 14.74%, 而个体数仅占个体总数的 0.07%。按照 Hubbell 和 Foster 关于稀有种的定义^[15], 平均每公顷个体数少于 1 株的物种为稀有种。按此定义, 西双版纳样地内有 230 个稀有种, 占总树种的 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%。

表 1 西双版纳热带季节雨林树木的多度等级

类型	种数/%	个体数/%
绝对优势种 ($A > 1000$)	13 (2.78)	53 994 (56.34)
优势种 ($200 \leq A < 1000$)	64 (13.68)	27 503 (28.70)
常见种 ($20 \leq A < 200$)	161 (34.40)	12 816 (13.37)
普通稀有种 ($2 \leq A < 20$)	161 (34.40)	1 116 (1.17)
非常稀有种 ($A = 1$)	69 (14.74)	69 (0.07)
合计	468 (100.00)	95 498 (99.95)

2.2 种序列曲线

对样地内胸径大于 1 cm 的树木整理后, 按照树种的个体数递减的顺序排序后, 以树种的序列为 x 轴坐标, 而个体数量为 y 坐标作图即为种—序列

曲线。西双版纳热带季节雨林动态监测样地的种序图如图 1 所示, 可以看出个体数多的树种数较少, 相反, 个体数为 1 的树种却较多。图 1 中曲线的“尾部”代表个体数为 1 的物种。个体数大于 1 和小于 1 000 的树种占总树种数的大部分。

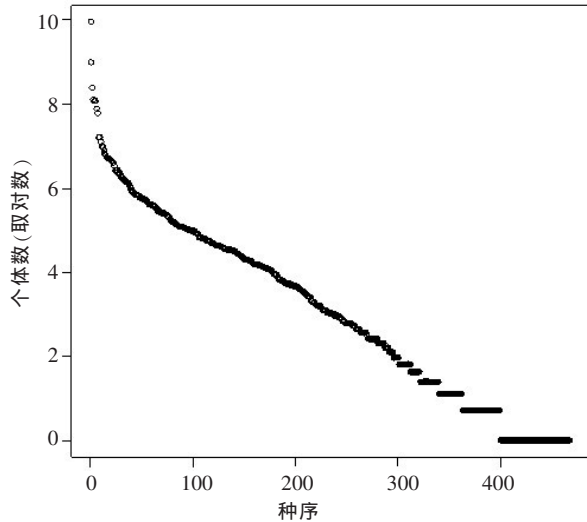


图 1 西双版纳热带雨林森林动态监测样地树种的种序图

2.3 种-多度拟合

分别用对数正态模型和对数级数模型拟合了西双版纳热带季节雨林动态监测样地内胸径 ≥ 1 cm 的树种的种-多度分布(图 2)。

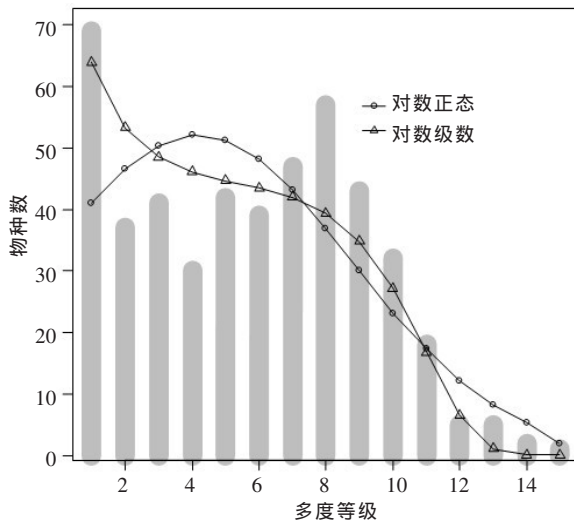


图 2 西双版纳热带雨林动态监测内种-多度分布的拟合

由图 2 可以看出, 拟合曲线与实际的多度分布的直方图的差别很大, 故对数正态模型和对数级数模型对样地内种-多度的分布的拟合效果都不好。尽管如此, 对数级数的拟合效果比对数正态的拟合效果好些。对数正态模型的卡方值为 64.12(表 2), 几乎是对数级数模型的卡方值的 2 倍, 卡方值越大说明模型拟合的理论值与观测值的差别越大。西双

版纳样地的非常稀有种较多, 而对数级数模型适合于稀有种较多的群落的种-多度分布的拟合, 这是对数级数模型的拟合效果好于对数正态的主要原因。

表 2 西双版纳热带雨林动态监测样地种-多度分布的模型卡方检验

模型	卡方值	自由度	P 值
对数正态	64.12	13	>0.999
对数级数	38.32	12	>0.999

2.5 随机模型的种-面积曲线

随机放置模型拟合的种-面积曲线与实际观察到的种-面积曲线存在很大的差异(图 3)。在小尺度($<80 \text{ m}^2$, 由图 3 中计算得出)上, 随机模型拟合的物种数与实际观察到的物种数差别不是很大, 但在中等尺度上($100 \sim 10\,000 \text{ m}^2$), 实际观测到的物种数小于拟合的物种数, 并且差值较大。而在较大尺度上, 由随机模型拟合的物种数与实际观测到的物种数差别不大。拟合曲线上的竖条表示拟合值 95% 的置信区间(Confidence intervals, CIs)。

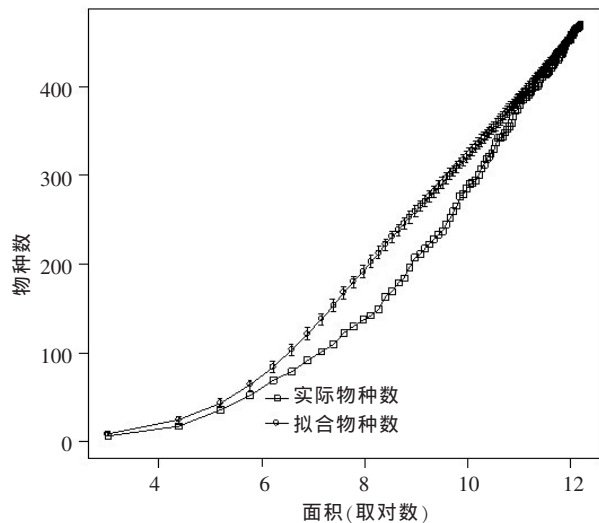


图 3 随机模型拟合的种-面积曲线和观测种-面积曲线

3 讨论

对数正态分布本身是随机过程的产物, 当每一个物种在取样中的个体数量随机决定而不依赖于其它物种时, 其种-多度常表现为这种分布^[16]。符合这种模型的群落大多属于环境条件较好、物种丰富而分布较均匀的群落, 如热带雨林或海湾森林群落及多数昆虫群落^[17]。西双版纳热带雨林动态监测样地内的大多数树木的分布是集群分布^[9], 这就是随机模型拟合的种面积曲线与观测值差别较大的原因, 也是对数正态分布不能很好拟合种-多度分布的主要原因。有些学者为种-多度的对数正态分布可作为热带雨林中生境干扰的指标进行过激烈辩论^[18-21]。样地在

30~40年前受到人为干扰,是对数正态分布不能很好的拟合样地内的种多度分布规律的主要原因。

一般在一个或数个环境因子占主导地位的群落中,种-多度分布往往服从对数级数分布,形成优势种很少、稀有种很多的格局^[22]。西双版纳热带雨林动态监测样地的海拔落差较大,而且样地内沟谷交错,生境异质性较大,满足对数级数分布的基本条件。然而对数级数分布也不能很好的拟合样地的种-多度分布。但对数级数模型的拟合效果稍好些,这说明环境因子对于该地区种-多度的分布有一定的贡献。这可以从树种在样地中的分布证明,如样地内一些树种的大部分个体分布于样地的沟谷,一些树种的大部分个体分布于样地的山坡上,说明环境对这些种的分布有着非常重要的作用。然而仍有一些树种的种多度变化与环境的相关性不大。整体上来说,西双版纳龙脑香热带雨林种多度分布受多种因素的影响,环境是其中非常重要的一个因素,然而密度制约效应、种子散布规律及Janzen-Connell效应都对群落的种多度分布产生一定的影响。

目前国家已经在西双版纳龙脑香热带雨林已经建立了国家级自然保护区,但保护区周边的橡胶种植仍在快速发展。由于橡胶林产物的特殊性,决定了它只有从地下吸收大量的水分才能保证其产品的产量,这会给橡胶林周围的生态系统,特别是热带雨林带来巨大的生存压力^[23]。西双版纳龙脑香热带雨林处于水分、海拔和纬度的极限,群落的旱生性较为明显^[24],稀有种(每公顷个体数少于1株的物种)的比例占到近一半。从短期效应来看,生境轻微的变化,特别是干旱的加剧,将使得一些稀有种从群落中消失,从而导致整个群落物种多样性的降低。从长期效应来看,干旱的加剧必然使得残存的龙脑香热带雨林朝着更为旱生的方向发生演替,从而导致群落的类型发生根本变化。因此必须引起国家与当地部门的极大重视。

参考文献

- [1] 马克明. 物种多度格局研究进展[J]. 植物生态学报, 2003, 27(3): 412-426.
- [2] 任萍, 王孝安, 郭华. 黄土高原森林群落物种多度的分布格局[J]. 生态学杂志, 2009, 28(8): 1449-1455.
- [3] 朱华, 周虹霞. 2002. 西双版纳热带雨林与海南热带雨林的比较研究[J]. 云南植物研究, 24(1): 1-13.
- [4] 朱华, 王洪, 李宝贵. 1998. 西双版纳热带季节雨林的研究[J]. 广西植物, 18(4): 371-384.
- [5] Zhu H, Cao M, Hu H. Geological history, flora, and vegetation of Xishuangbanna[J]. southern Yunnan, China. Biotropica, 2006, 38(3): 310-317.
- [6] Zhu H. Forest vegetation of Xishuangbanna, south China[J]. Forestry Study in China, 2006, 8(2): 1-27.
- [7] 兰国玉, 胡跃华, 曹敏, 等. 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[J]. 植物生态学报, 2008, 32(2): 287-298.
- [8] 兰国玉. 世界热带森林生态系统大样地定位研究进展[J]. 西北植物学报, 2007, 10(1): 2140-2145.
- [9] Lan G Y, Zhu H, Cao M, et al. Spatial dispersion patterns of trees in a tropical rainforest in Xishuangbanna, southwest China[J]. Ecological Research, 2009, 24(5): 1117-1124.
- [10] Ayyappan N, Parthasarathy N. Biodiversity inventory of trees in a large-scale permanent plot of tropical evergreen forest at Varagalaia, Anamalais, Western Ghats, India[J]. Biodiversity and Conservation, 1999, 8(11): 1533-1554.
- [11] Fisher R A, Corbet A S, Williams C B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population[J]. Journal of Animal Ecology, 1943, 12(1): 42-58.
- [12] PRESTON F W. The commonness and rarity of species[J]. Ecology, 1948, 29(3): 254-283.
- [13] Williamson M, Gaston K J. The lognormal distribution is not an appropriate null hypothesis for the species-abundance distribution[J]. Journal of Animal Ecology, 2005, 74(3): 409-422.
- [14] Colwell R K, Coddington J A. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation[J]. Philosophical Transactions: Biological Sciences, 1994, 345(1311): 101-118.
- [15] Hubbell S, Foster R. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation [M]. Sinauer Press, Sunderland, 1986.
- [16] Shang Y C, Cai X M. General ecology[M]. upper volume. Beijing University Press, Beijing, 1992.
- [17] Zhao Z M, Guo Y Q. Principle and methods of community ecology[M]. Publishing House of Scientific and Technical Documentation, Chongqing Branch, Chongqing, 1990.
- [18] Basset Y, Novotny V, Miller S. et al. Assessing the impact of forest disturbance on tropical invertebrates: some comments[J]. Journal of Applied Ecology, 1998, 35(3): 461-466.
- [19] Hill J K, Hamer K C. Using species abundance models as indicators of habitat disturbance in tropical forests[J]. Journal of Applied Ecology, 1998, 35(3): 458-460.
- [20] Nummelin M. Log-normal distribution of species abundances is not a universal indicator of rain forest disturbance[J]. Journal of Applied Ecology, 1998, 35(3): 454-457.
- [21] Watt A D. Measuring disturbance in tropical forests: a critique of the use of species-abundance models and indicator measures in general[J]. Journal of Applied Ecology, 1998, 35(3): 468-469.
- [22] 彭少麟, 殷祚云, 任海, 等. 多物种集合的种-多度关系模型研究进展[J]. 生态学报, 2003, 23(8): 1590-1605.
- [23] 张墨谦, 周可新, 薛达元. 种植橡胶林对西双版纳热带雨林的影响及影响的消除[J]. 生态经济, 2007, 10(2): 337-338.
- [24] 兰国玉, 陈伟, 陶忠良, 等. 海南与西双版纳龙脑香热带雨林比较研究[J]. 西北植物学报, 2010, 30(4): 806-812.

责任编辑: 高静