海南岛霸王岭垂直带热带植被物种多样性的空间分析

余世孝[1]，臧润国[2]，蒋有绪[2]

(1. 中山大学生命科学学院，广州 510275；2. 中国林业科学研究院，北京 100091)

摘要：以常用的 Shannon-Wiener 指数，Simpson 指数以及新近提出的两个非参数指数(Chao 多样性指数和二阶刀切法多样性指数)，计测了海南岛霸王岭垂直带上不同植被类型(包括热带低山雨林、热带山地雨林、热带云雾林、热带山地矮林)的物种多样性。在此基础上，借助地理信息系统的空间分析技术，模拟绘制了整个梯度的多样性变化谱。总体而言，样带下部的物种多样性高于上部，或者说热带低山雨林与热带山地雨林的物种多样性高于热带云雾林与热带山地矮林，而南部稍高于北部。这种基于插值方法的空间分析技术为探索植被结构分析提供了一条新的途径。

关键词：物种多样性；热带森林；海南岛；地理信息系统；插值法

Spatial analysis of species diversity in the tropical vegetations along the vertical belt at Bawangling Nature Reserve, Hainan Island

YU Shi-Xiao[1], ZANG Run-Guo[2], JIANG You-Xu[2] (1. *School of Life Sciences, Zhongshan University, Guangzhou* 510275, *China*; 2. *Chinese Academy of Forestry, Beijing* 100091, *China*). ***Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(9): 1438～1443.**

Abstract: Species diversity of various tropical forest types along the altitude gradient at Bawangling National Nature Reserve on the Hainna island of south China, were compared with four diversity indexes, Shannon-Wiener's index, Simpson's index, Chao's estimator and the second-order jack knife estimator. Base on these indexes, a diversity spectrum along the vertical belt were drew with the assist of spatial analysis technique of geographic information system. The results indicate that the species diversity in the tropical submontane rain forest and tropical montane rain forest located in the lower region of the vertical belt is higher than that in the tropical cloud forest and tropical dwarf-forest located in the upper region of the belt. The technique based on the interpolation method is an effective approach for vegetation structural analysis.

Key words: species diversity; tropical forest; Hainan Island; geographic information system; interpolation method

文章编号：1000-0933(2001)09-1438-06 **中图分类号**：Q948，S718.5 **文献标识码**：A

生物多样性是现代生态学研究的热点之一[1]。在景观生态学或群落生态学，现有物种多样性时空变化的研究方法主要集中在各群落物种多样性的测度上，这种计测的结果反映在空间尺度上一般是以离散的形式来表示，而如何反映物种多样性在空间的连续变化，迄今仍乏有效的方法与技术。

热带森林是地球上具最高生物多样性的地区。特别在湿润雨林，丰富的物种多样性特征之一是一定面积样地中相当多的物种仅有 1、2 个个体，而植被调查过程中通常限于人力物力，样地调查面积、数目都有限，因此如何选择代表性样地较为困难，从而也导致群落分类相当困难[2]，以致于 Richards 认为“热带雨林

基金项目：国家自然科学重点基金(39830310)资助项目

收稿日期：1999-12-28 修订日期：2000-09-10

万方数据

作者简介：余世孝(1962～)，男，广东饶平人，博士，教授。主要从事植被生态，数量生态及 3S 技术研究。

无法分类到群丛"[3]。由于在热带森林植被类型之间界限的这种不明显，因此，相邻植被类型之间的物种多样性差异并不能象传统的计测那样，完全是由 2 个代表样地数据计测出来的 2 个多样性值（设为 a 与 b）之间的差异所反映，即群落 A 的物种多样性是 a，而群落 B 的物种多样性就是 b，或直接采用 β 多样性来度量，而应该是有渐进的空间变化过程。如何刻划诸如物种多样性的这种空间变化，是野外生态学研究应该引起注意的一个问题。

位于我国最南端的海南岛，地处热带北缘，是我国具有最高生物多样性的地区之一，典型的热带森林包括了热带低地雨林、低山雨林、山地雨林、云雾林、山地矮林等植被类型。本文的目的是选择具有代表本地区植被垂带分布的霸王岭自然保护区，对不同海拔高度植被类型的物种多样性进行比较分析，进一步则借助地理信息系统的空间分析技术，来刻划物种多样性在空间的渐进变化过程。

1　研究地及样地设置

海南岛霸王岭国家级自然保护区，位于海南岛昌江县境内与白沙县交界处，整个林区约当北纬 18°50′～19°05′N，东经 109°05′～109°25′E，其中于 1980 年建立的长臂猿（*Hylobates concolor*）保护区，主要分布在海拔 700～1430m 上，覆盖有包括核心区约 2000 hm^2、缓冲区约 4000 hm^2 的原始潮湿热带森林，优势植被类型为热带山地雨林。

有关本地区热带森林生态系统的初期调查及定位研究自 20 世纪 80 年代以来一直在进行中，并已有多篇报道[4～7]。涉及到本项研究以南端的石峰（1391m）、经第三、第二斧头岭到北端的第一斧头岭（霸王岭主峰，1438）一线下侧的西偏北、位于海拔 800～1430m 的样带，这是目前霸王岭保护区内人为影响较小、各类热带植被保存较好的地区，各样地的垂直分布示意图如图 1 所示，除了样地 8 由于地处第一斧头岭峰顶物种较少因而样地面积设置为 500 m^2 外，每一样地的面积为 2500 m^2，调查对象是胸径在 1cm 以上的植株。

样地 1　属热带低山雨林，海拔约 860m，样地植物有 116 种，上层主要优势树种为鸭脚木 *Schefflera octophylla*，常见树种为黄叶树 *Xanthophyllum hainanense*、公孙椎 *Castanopsis tonkinensis*、黄桐 *Endospermum chinensis* 等，下层优势种为白颜树 *Gironniera subaequalis*、灰木 *Symplocos caudata*、谷木 *Memecylon ligustrifolium* 等，灌木层优势种为罗伞 *Ardisia quinquegona* 等。

样地 2　属热带山地雨林，海拔 1030m，样地植物有 156 种，乔木上层主要优势种为陆均松 *Dacrydium pierrei*、黄叶树 *Xanthophyllum hainanense*，下层乔木线枝蒲桃 *Syzygium araiocladum* 占较大优势，其次为谷木 *Memecylon ligustrifolium*；灌木层优势种为三角瓣花 *Prismatomeris tetranda*、九节 *Psychotria rubra*、鸡屎树 *Lasianthus cyanocarpus* 等。

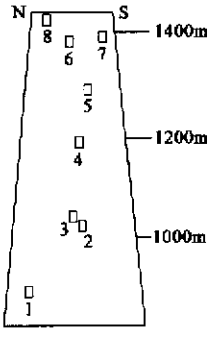

图 1　海南岛霸王岭垂直带的样地示意图

Fig. 1　The sample plot site along the altitudinal gradient at Bawangling Natrue Reserve, Hainan Island

样地 3　属热带山地雨林，海拔 1050m，样地植物有 143 种，乔木上层主要优势种为陆均松 *Dacrydium pierrei*，常见树种为厚壳桂 *Cryptocarya chinensis*、乐东拟单性木兰 *Paratkmeria rotungensis*、五列木 *Pentaphylax euryoides* 等，下层乔木主要优势种为线枝蒲桃 *Syzygium araiocladu*、谷木 *Memecylon ligustrifolium*；灌木层优势种为三角瓣花 *Prismatomeris tetranda*、九节 *Psychotria rubra* 等。

样地 4　属热带山地雨林，海拔 1180m，样地植物有 77 种，乔木上层优势种为陆均松 *Dacrydium pierrei* 和厚壳桂 *Cryptocarya chinensis*，常见树种有红稠 *Lithocarpus feniestratus*、五列木 *Pentaphylax euryoides*、黄背青冈 *Quercus hui*、白花含笑 *Michelia mediocris*、黄叶树 *Xanthophyllum hainanense*，乔木下层优势种为厚皮香八角 *Illicium ternstroemioides*、隐脉红淡比 *Cleyera obscurinervia*、丛花灰木 *Symplocos*

万方数据

poilanei、谷木 *Memecylon ligustrifolium* 等,灌木层优势种为冬青 *Ilex purpurea*、九节 *Psychotria rubra* 等。

样地 5　属热带山地雨林,海拔 1280m,样地植物有 104 种,乔木上层优势种为陆均松 *Dacrydium pierrei*、黄叶树 *Xanthophyllum hainanense*、厚壳桂 *Cryptocarya chinensis* 等,常见树种有五列木 *Pentaphylax euryoides*、黄背青冈 *Quercus hui* 等,下层优势种为丛花灰木 *Symplocos poilanei*、碎叶蒲桃 *Syzygium buxifolium*、谷木 *Memecylon ligustrifolium*、异株木犀榄 *Olea divoca* 等,灌木层优势种为九节 *Psychotria rubra*、罗伞 *Ardisia quinquegona* 等。

样地 6　属热带山地雨林,海拔 1340m,样地植物有 97 种,乔木上层优势种为陆均松 *Dacrydium pierrei*,常见树种为黄叶树 *Xanthophyllum hainanense*、五列木 *Pentaphylax euryoides* 等,乔木下层优势种为谷木 *Memecylon ligustrifolium*、红鳞蒲桃 *Syzygium hancei*,常见树种为薄叶灰木 *Symplocos anomala*、厚皮香八角 *Illicium ternstroemioides*、线枝蒲桃 *Syzygium araiocladum* 等,灌木层优势种为三角瓣花 *Prismatomeris tetranda*、冬青 *Ilex purpurea*、九节 *Psychotria rubra* 等。

样地 7　属热带云雾林,海拔 1360m,样地植物有 104 种,乔木上层优势种为钝叶水丝梨 *Sycopsis tutcheri*、线枝蒲桃 *Syzygium araiocladum* 等,下层优势种为托盘青冈 *Quercus patelliformis*,灌木层优势种为罗伞 *Ardisia quinquegona*、狗骨柴 *Tricalysia viridiflora*、省藤 *Alamus* sp. 等。

样地 8　属热带山地矮林,海拔 1430m,样地植物有 35 种,由于地处保护区主峰第一斧头岭顶,树木主要由于风力影响而极为矮化,群落高度一般只有 5～6m,物种较为稀少,乔木层常见种包括硬壳稠 *Lithocarpus hancei*、梨果稠 *Lithocarpus howii*、红稠 *Lithocarpus feniestratus*、乌脚木 *Symplocos chunii*、毛叶杜英 *Elaeocarpus limitaneus*、碎叶蒲桃 *Syzygium buxifolium*、香港大头茶 *Gordonia axillaris* 等,灌木层常见树种包括乌饭树 *Vaccinium carlesii*,狗骨柴 *Tricalysia viridiflora*、美丽新木姜 *Neolitsea pulchella* 等。

取样调查的过程是用样绳将每一样地划分为若干个 $10\times10m^2$ 的样方,逐一将样地范围内胸径在 1cm 以上的植株记录,包括植物名称、高度、枝下高、胸围、冠幅等指标以及植株的生长状况。对于永久样地,则同时在植株挂上或钉上已印上序码的塑料牌,并在记录纸的样方位置图(精确到 0.1m)上标示该株植物的坐标位置(x,y)。

2　分析方法

2.1　物种多样性的测度

物种多样性的传统测度有多种方法[8～9],采用常用的 Shannon-Wiener 指数、Simpson 多样性,同时考虑到热带雨林里一定面积样地中相当多的物种仅有 1、2 个个体,因此也采用了两个近些年才提出的非参数指数,即 Chao 多样性指数和二阶刀切法多样性指数:

(a) Shannon-Wiener 多样性指数[10]　$D_{SW}=-\sum_{i=1}^{s}p_i\ln p_i$

式中,p_i 为第 i 个种的个体数占所有物种个体总数的比例,S 为群落中物种总数。

(b) Simpson 多样性指数[11]　$D_{SP}=N(N-1)\Big/\sum_{i=1}^{s}n_i(n_i-1)$

式中,n_i 为第 i 个种的个体数,N 为所有物种个体总数,S 为群落中物种总数。

(c) Chao 多样性指数[12]　$C=S+\left(\frac{S_1^2}{2S_2}\right)$

其中,S_1 是仅有 1 个个体的物种数,而 S_2 是仅有 2 个个体的物种数,S 是所有物种数。

(d) 刀切法(Jack knife)多样性指数[13～14]　$J=S+\left\{\frac{S_2(2N-3)}{N}-\frac{S_2(N-2)^2}{N(N-1)}\right\}$

S_1、S_2、S 的含义与 Chao 多样性指数相同,而 N 是个体总数目。

计算过程以 C++语言编程。

2.2　多样性的空间分析

地理信息系统(Geographic Information System,简称 GIS)的空间分析通常采用逆距离加权法(Inverse distance weighted)及样条(Spline)两种插值方法。研究采用逆距离加权法,它的基本思想是,每个确定点对

万方数据

某区域的影响随着距离的增加而减少。即样带每一空间位置上植被的物种多样性可以由其周围其它样地已计算出物种多样性指标来模拟计算。采用GIS软件来分析霸王岭垂直带的物种多样性变化,先将图1设置于不同海拔高度的一系列代表样地的分布图建立为GIS专题图,然后将上述各样地计测的各种多样性指数建立数据库作为GIS空间分析中各样地的属性数据,借助GIS的空间分析技术逐一分析各种多样性指数的变化,并将结果以带谱的方式来表示。

3　结果

霸王岭垂直样带各样地的物种多样性如图2所示,而基此所进行的空间分析结果如图3所示。由于Chao及刀切法指数的计测在很大程度受到仅有1个、2个个体的物种数的影响,图4列出了各样地中物种丰富度与仅有1个、2个个体的物种数。

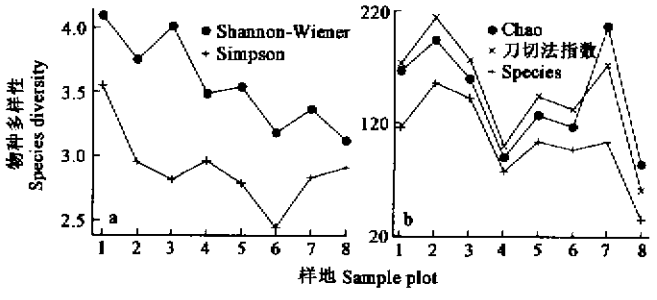

图2　海南岛霸王岭垂直带各样地的物种多样性与丰富度

Fig. 2　Species diversity and richness along the altitudinal gradient at Bawangling

样地号参见图1 Sample plot number refers to Fig. 1. Legends: (a) Shannon-Wiener 指数与 Simpson 指数 Shannon-Wiener's index、Simpson's index; (b)Chao 指数、刀切法指数与物种丰富度 Chao's index、Jack-knife index and species richness

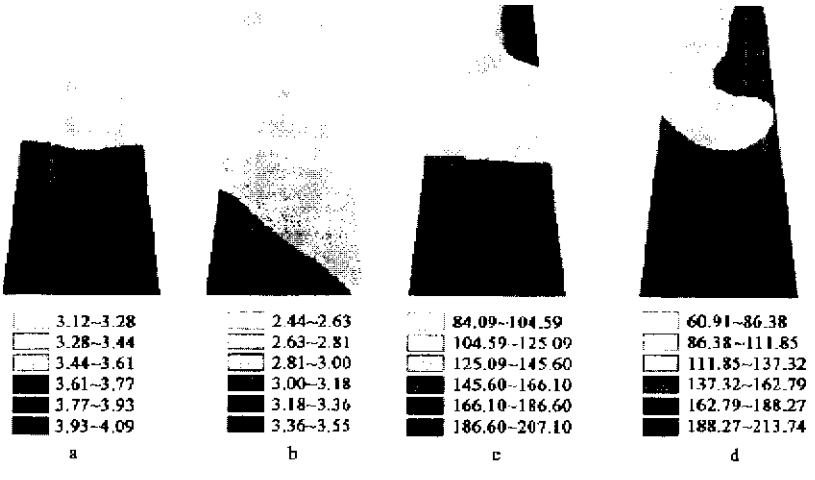

图3　海南岛霸王岭垂直带物种多样性的空间分析

Fig. 3　The spatial analysis of species diversity along the altitudinal gradient at Bawangling

(a) Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener's index; (b)Simpson 指数 Simpson's index; (c) Chao 指数;Chao's index; (d)刀切法指数 Jack-knife index

就所有计测指数而言,垂直带下部(样地1～样地4)的物种多样性明显高于上部的(样地5～样地8),

万方数据

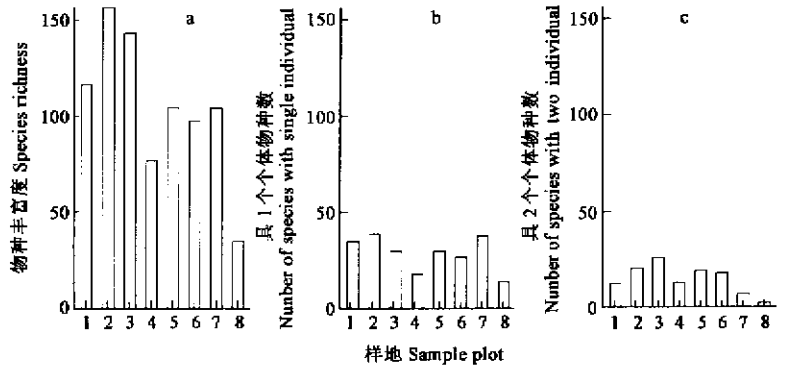

图 4 海南岛霸王岭垂直带各样地的物种种数

Fig. 4 Species characters along the altitudinal gradient at Bawangling

样地号参见图 1 Sample plot number refers to Figure 1. (a)所有物种种数 Species richness, (b)具 1 个个体的物种数 Number of species with single individual, (c)具 2 个个体的物种数 Number of species with 2 individuals

例外的是根据 Chao 指数，样地 7 具有最高的物种多样性(图 2b、图 3c)，主要是该样地具 1 个个体的物种数明显地高于具 2 个个体的物种数(图 4)。就各个计测指数而言，依据 Shannon-Wiener 指数，物种多样性在空间的变化基本上表现出随海拔梯度增加而降低的特点(图 2a、图 3a)，比较图 2 与图 4，样地 2 的 Shannon-Wiener 指数较低，虽然其具最高的物种丰富度，但由于优势种非常明显，如线枝蒲桃个体数占样地总个体数的 15.18%，加上谷木、三角瓣花、九节、鸡屎树等共占总个体数的 42.74%，物种个体分布的均匀度较低而导致采用 Shannon-Wiener 指数计算的物种多样性较低。而通过空间分析，则仍可得出该区域附近的物种多样性仍较高的结论，从而有助于克服单一样本分析所得出的有可能误差的结论。

依据 Simpson 指数，物种多样性在样地 1 最高，而样地 6 最低，其它样地的物种多样性较为相近，例如具最低物种丰富度的样地 8，其物种多样性仍居于各样地的前列，与采用其它指数的计测结果存在着一定程度的差异，而在此基础上所进行的空间分析结果(图 3b)也与其它指数进行分析的结果(图 3a,c,d)存在着明显的差异。

在样地 7，仅具 1 个个体的物种数占所有物种数的比例高达 36.54%，明显高于其它样地，而具 2 个个体的物种数占所有物种数的比例又几乎最低，其结果是采用 Chao 指数计测的物种多样性最高，而具 1 个和 2 个个体的物种数相差不大的样地 4，其物种多样性除略高于样地 8 之外，均低于其它样地(图 2b、图 3c)。

依据刀切法指数所计测的物种多样性指数，具最高物种丰富度的样地 2 仍具最高的物种多样性(图 2b、图 3d)，然后依次是样地 3、1、7、5，与物种丰富度高低的顺序有一致的结果(图 2b)。就整体而言，垂直带下部的物种多样性高于上部，而南部又高于北部(图 3d)。

作为影响物种多样性测度的因素之一，物种总数随海拔高度变化的总趋势是由下而上随着植被类型的变化逐渐减少。理论上，作为热带低山雨林的样地 1，物种总数应高于热带山地雨林(样地 2～样地 6)，但由于在本地区，一方面，热带低山雨林的面积非常有限，另一方面，地处低海拔的热带低山雨林受人为干扰影响较大，因此，同样面积的热带低山雨林样地物种总数可能少于热带山地雨林样地。另一例外的情况是样地 4 的物种总数较少，主要的原因可能是归咎于同一植被类型不同群落存在着差异或者是群落结构异质性，也可能是样地选择的代表性问题，而 GIS 空间分析的结果有助于克服这种总的趋势的个别波动情况。

4 讨论与小结

物种多样性的测度主要考虑了两个因素即物种丰富度与物种个体的相对多度，或者说“它是把物种数和均匀度混淆起来的一个统计量”[15]，或者说是群落的 α 物种多样性[16]。国内外通常的分析方法是，基于某

万方数据

一具体群落的取样，借助诸如 Shannon-Wiener 指数的形式得出该群落的物种多样性值。一方面，这种方法所得出的结果是离散型的，即每一群落由一确定值所反映，难以反映群落内的结构异质性，另一方面，由于代表样地的局限性，不同群落间的物种多样性在空间上的变化也难以用这种测度得到很好的反映。本文提出的借助 GIS 空间分析技术来模拟绘制连续植被的物种多样性变化，既是传统分析方法的进一步改进，也为将这一方法应用于相类似的群落结构分析提供了一条新的途径。

GIS 空间分析技术在生态学的应用，目前主要是应用于环境因子的分析，如对某一区域范围内若干个气候观测站的气候观测，通过空间分析得出整个区域气候的空间变化，而应用于植被结构分析的还罕有报道。本文的分析结果表明，在具有严格数学理论的插值方法的基础上来应用 GIS 的空间分析技术，它既可以形象地揭示物种多样性在空间的连续变化，基于传统的物种多样性测度而又进一步通过分析以不同于传统测度方法的结果来表示，是一种适于区域范围内植被类型物种多样性比较的分析方法。如果进一步结合到植被生态环境条件的空间分析，相信将有助于揭示热带森林群落中物种多样性的维持机理。

对于不同物种多样性测度公式的评价问题目前还没有一个客观的标准，应用到两类的测度公式，Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数主要考虑的是所有物种的个体多度比例，其中 Simpson 指数特别强调了常见种的作用。从计测结果来分析，如果从物种的多样性反映群落的结构复杂性这一点来考虑，Shannon-Wiener 指数应是较为适宜的指标。群落层次结构最为复杂、在本地区并不具最高物种丰富度的热地低山雨林具最高的物种多样性，而群落结构最为简单的热带山地矮林具最低的物种多样性。而 Chao 指数与刀切法指数的计测显然与传统的方法不同，在考虑物种丰富度的基础上，主要考虑具单个个体物种的作用，这种方法主要是突出罕见或偶见种在维持群落物种多样性的作用。而刀切法指数在考虑具 1、2 个个体物种数的同时，更进一步考虑将所有物种的总个体数作为权数来计测，从分析结果来看，采用刀切法指数优于应用 Chao 指数。

就霸王岭的植被而言，垂直带物种多样性的分析结果表明物种多样性基本上是呈随海拔梯度增加而降低的特点，而作为该地区主体植被的热带山地雨林的物种丰富度最高。而对于该地区南北走向的山脉来说，南部的物种多样性与丰富度较高于北部。从绘制整个梯度的多样性变化谱来言，在条件充许的情况下，适当增加样本的数量并在空间有较好的配置将有助于增加空间分析的准确性。

参考文献

[1] 陈灵芝，钱迎倩. 生物多样性科学前沿. 生态学报，1997，**17**(6)：565～572.
[2] 余世孝. 非度量多维测度及其在群落分类中的应用. 植物生态学报，1995，**19**(2)：128～136.
[3] Richards P W. 张宏达，等译. 热带雨林. 北京：科学出版社，1959.
[4] 余世孝，张宏达，王伯荪. 海南岛霸王岭热带山地植被研究 Ⅰ. 永久样地设置与群落类型. 生态科学，1993，**12**(2)：13～18.
[5] 余世孝，张宏达，王伯荪. 海南岛霸王岭热带山地植被研究 Ⅱ. 群落结构分析. 生态科学，1994，**13**(1)：21～31.
[6] 余世孝，宗国威，陈兆莹，等. 随机与系统取样的生态学信息量比较. 植物生态学报，1998，**22**(5)：473～480.
[7] 臧润国，余世孝，刘静艳，等. 海南岛霸王岭热带山地雨林林隙更新规律的研究. 生态学报，1999，**19**(2)：151～158.
[8] 王伯荪，余世孝，彭少麟，等. 植物群落学实验手册. 广州：广东高等教育出版社，1996.
[9] 马克平. 生物群落多样性的测度方法. 见：钱迎倩，马克平主编. 生物多样性研究的原理与方法. 北京：中国科学技术出版社，1994. 141～165.
[10] Shannon C E. A mathematical theory of communication. *Bell System Tech. J.*, 1948, **27**: 379～423
[11] Simpson E H. Measurement of diversity. *Nature*, 1949, **163**:688.
[12] Chao A. Non-parametric estimation of the number of classes in a population. Scandinavian Journal of Statistics, 1984, **11**: 265～270.
[13] Heltsche J F & Forrester N E. Estimating species richness using the jackknife procedure. *Biometerics*, 1983, **39**: 1～11.
[14] Colwell R K & Coddington J A. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactioins of the Royal Society of London*, 1994, **B345**:101～118.
[15] Pielou E C. An Introduction to Mathematical Ecology. John Wiley & Sons. New York, 1969.
[16] Whittaker R H. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 1972, **21**: 213～251.

万方数据