

海南霸王岭热带山地雨林森林循环与树种多样性动态

臧润国¹, 蒋有绪¹, 余世孝²

(1. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091; 2. 中山大学生命科学学院, 广州 510275)

摘要:通过对海南岛霸王岭热带山地雨林的调查, 研究了热带山地雨林树种多样性特征随森林循环的动态变化规律。结果表明: (1) 热带山地雨林森林循环不同阶段斑块在森林景观中所占的面积比例分别是: 林隙阶段(G) 占 38.50%, 建立阶段(B) 占 28.50%, 成熟阶段(M) 占 27.00%, 衰退阶段(D) 占 6.00%。(2) 热带山地雨林中乔木树种的密度随森林循环的变化趋势是由 G→B→M 呈现出逐渐增加的趋势, 以成熟阶段达到最大, 而到衰退阶段又趋于下降。灌木树种则表现出 G 阶段斑块的密度最大, B 阶段的最小, 从 B 到 M 有所增加, 到 D 又稍有下降。(3) 热带山地雨林中不同高度级和不同径级的树木的密度在森林循环的不同阶段表现出不同的增减趋势, 其随森林循环过程呈现出的动态变化可能与不同阶段斑块内的空间、环境及物种生物学特性有关。(4) 热带山地雨林中树木的平均胸径、平均高、平均胸高断面面积、平均单株材积随森林循环过程呈现出不断增加的趋势, 其中平均胸径和平均高随森林循环的变化较为平缓, 而平均胸高断面面积和平均单株材积之变化较为陡急。(5) 热带山地雨林森林循环不同阶段的物种多样性指数不同, 其中 G 和 B 阶段的物种丰富度和多样性指数值较接近, M 阶段的物种丰富度达到最大, D 阶段则最小。(6) 热带山地雨林中, 单个体树种和双个体树种在森林循环不同阶段所占的数量比例分别变化在 20%~37% 和 10%~13%。(7) 热带山地雨林森林循环的各阶段斑块内都表现出树种丰富度与树木的密度呈正相关关系, 用直线方程 $y=ax+b(a>0, b>0)$ 和幂函数方程 $y=ax^b(a>0, b>0)$ 可以很好地描述这种相关关系。

关键词: 森林循环; 森林动态; 斑块动态; 树种多样性; 热带雨林

The Forest Cycle and Tree Species Diversity Dynamics in a Tropical Montane Rain Forest of Hainan Island, South China

ZANG Run-Guo¹, JIANG You-Xu¹, YU Shi-Xiao² (1. Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091 China; 2. School of Life Sciences, Zhongshan University, Guangzhou 510275, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(1): 24~32

Abstract: Since the initial work by Watt in 1947, it has been recognized that plant communities are mosaic-complexes of patches with dynamic properties. This is especially true in forest ecosystems. The natural disturbance is essential to maintain the structure, dynamics and diversity of the patch dynamics in forest ecosystem. Whitmore(1989) further developed Watt's patch dynamics into the theory of forest cycle in his studies on tropical rain forests. The theory emphasizes that forest cycle driven by disturbance exists in every forest ecosystem. The succession pathway of forest cycle could be divided into initial gap phase, building phase, mature phase, and degenerating phase. The diversity of the tree species in the forest ecosystem will change through the process of the forest cycle driven by natural disturbance.

There are two ways to study the dynamic changes of species diversity in forest ecosystem. One is through permanent plots, which is believed the most effective approach to study the species diversity and its dynamics. However, it may not be a practical way to adopt in many cases because the costs to set up as well as to conduct the observations on a long term are expensive. The other is by investigating the communities at various succession stages. The theory of forest cycle has provided a new way to study the dynamics

基金项目: 国家自然科学基金项目(39870131)和国家自然科学基金重点项目(39830310)资助

收稿日期: 2000-12-15; **修订日期:** 2001-04-20

作者简介: 臧润国, 男, 山东诸城人, 博士, 研究员。主要从事森林生态研究。

of species diversity of forest ecosystems. By establishing the relationship among the patches based on various phases along its succession pathway, and comparing the properties in species diversity between these patches, the dynamics of species diversity of the ecosystem can be understood.

For both scientific significance and practical concerns, and also giving the gap exists in the research area in the patch dynamics in forest ecosystems in China, this study is the first attempt to apply the forest cycle theory to the study of species diversity dynamics. This paper represents the works conducted in a tropical montane rain forest in Hainan Island in southern China. Population and community characteristics between patches at various succession phases in the forests were analyzed based on forest cycle theory. The purpose of this study is to explore the relationships between natural disturbance, patterns of the patch mosaic, and the dynamic changes of species diversity in the tropical montane rain forest.

We carried out the field investigations in a permanent plot of size $100\text{m} \times 100\text{m}$. The plot was divided into 400 grid quadrants with a size of $5\text{m} \times 5\text{m}$ for each grid. During the investigation, the first step was to determine the phase of forest cycle for each quadrant. Then, all the trees and shrubs above 1.5m height were identified. Then the *DBH* (diameter at breast height which is 1.3m above ground) and height of the trees were measured and recorded. If more than one patch types were included in one quadrant, then the patch type of the quadrant was defined as the one with the largest area. The following standards were used to classify patch types in the forest cycle. (1) Gap phase (G): The Gap is much brighter than other places in the stand, decomposing dead logs or gap makers can be identified. In gap phase, there are seldom trees above 8m in height or 10cm in *DBH*. (2) Building phase (B): Gap makers or even their remains can not be found in forest at this phase. The stand is much darker than gaps. The height of the tree layer in the patch almost reaches the lower edge of the main canopy layer around the patch. However, the height difference between trees in the patch and the trees in the canopy layer of the stand is still easy to discern since it remains a open space over the stand surrounded by tall trees along the edge of the patch. Many trees in the patch are over 8m in height or 10cm in *DBH*. But few of them are higher than 14m or greater than 20cm in *DBH*. (3) Mature phase (M): When at mature phase, most trees in the upper layer are as high as the canopy layer of the forest. Many trees are over 14m in height or 20cm in *DBH*, but few trees are over 50cm in *DBH* at this phase. (4) Degenerate phase (D): Most of the trees are high and big at this phase. Some of them, so called emergent trees, even exceed the main canopy layer of the forest. However, the vitality of these trees is greatly decreased. Many of them have sparse leaves, broken branches, bald, necrotic spots or holes in stem. The middle of the trunks may be decomposed and hollow. Most of the patches at this stage have one or several trees over 50cm in *DBH*.

From the analysis of the collected data from this investigation, the main results was concluded as: (1) The percentages of different patch types in the forest landscape were: gap phase is 38.50%, building phase is 28.50%, mature phase is 27.00% and degenerate phase is 6.00%. (2) Density of trees in the tropical montane rain forest increases gradually from gap phase through building phase to mature phase. It reached the peak in the mature phase, then decreases in the degenerate phase. The density of shrubs in the tropical montane rain forest had highest value in the gap phase, and lowest values in the building phase. It increases gradually from building phase to mature phase, then had a slight decrease in the degenerate phase. (3) In the process of forest cycle, the densities of trees of different size and height classes in the tropical montane rain forest changed in different manners. Their dynamic change probably is due to the availability of space, environmental factors and species life history in different phases of the forest cycle. (4) The average diameter at breast height (*DBH*), average height, average basal area at *DBH*, and average volume of each individuals in the tropical montane rain forest all increase with the forest cycle process, in which the former 2 parameters increase relatively smooth while the later 2 parameters increase steeply. (5) The tree species diversity indexes change with the different phases of forest cycle in the tropical montane rain forest. The tree species richness reaches its maximum in the mature phase, and has minimum value in the degenerate phase. Tree species richness is similar in the gap and building phase, their values are between the mature and the degenerate phase. (6) Percentages of species with only 1 individual and 2 individuals in different phases of forest cycle in the tropical montane rain forest are 20%~37% and 10%~13% respectively. **万方数据** Tree species richness and tree density in each phase of forest cycle in the tropical montane rain forest all have positive correlation. The correlation can be described well by the linear equa-

tion $y=ax+b(a>0, b>0)$ and the power function equation $y=ax^b(a>0, b>0)$.

Key words: forest cycle; patch dynamics; tree species diversity dynamics; tropical montane rain forest

文章编号: 1000-0933(2002)01-0024-09 中图分类号: Q143, S718.5 文献标识码: A

自 Watt 开创性的工作后,人们逐渐认识到植物群落是由不同性质的斑块所构成的镶嵌复合体,自然干扰在森林的结构、动态和多样性维持中具有非常重要的作用^[1~7]。Whitmore 进一步在热带雨林的研究中拓展了植物群落内斑块动态的思想,并发展为森林循环(forest cycle)的理论^[8,10]。这一理论认为,任何森林中都存在着由干扰驱动的循环变化过程,可以大致将其划分为林隙阶段(gap phase)、建立阶段(building phase)、成熟阶段(mature phase)和衰退阶段(degenerate phase)^[9,10]。森林中一定时期内一定的地段以某个阶段的斑块为主。随着时间的推移,林隙阶段的斑块就会逐渐发育为建立阶段,建立阶段会发育为成熟阶段,成熟阶段会发育为衰退阶段,衰退阶段的斑块则在外界干扰因子的触发下,又会重新转化为林隙阶段。因此,在整个森林景观中,不同的斑块通过扰动的作用,就形成了此起彼伏的动态变化过程。随着斑块的动态变化过程,森林内树种的多样性就会随之发生相应的变化。斑块动态的思想引起了生态学范式的变化,对当今生态学理论产生了重要的影响^[11]。通常对于同一群落内物种多样性的动态,只有采取定位的方法才能进行研究。森林循环的理论,为研究群落内树种多样性的动态提供了新思路。在这一理论的指导下,在对群落内不同阶段斑块划分的基础上,对比分析各阶段斑块内树种多样性的特征,就可了解树种多样性的动态变化规律。国外有关森林循环与树种多样性动态规律方面的研究还不多,Whitmore 研究过东南亚和 Solomon 群岛热带雨林的森林循环及树种多样性^[8,12],Martinez-Ramos 对墨西哥的热带雨林也做过有关森林循环斑块阶段的划分,但与森林循环有关的树种多样性动态过程还涉及很少^[13]。我国在森林循环的研究方面,还刚刚起步,臧润国对红松林的斑块动态做过很初步的分析^[10],但有关树种多样性随森林循环过程的变化是一个目前尚未有人涉足的空白领域。

1 研究地区自然概况

调查地点设在海南霸王岭国家级自然保护区保护站旧址东北侧的原始热带山地雨林内。霸王岭国家级自然保护区,位于海南昌江县与白沙县的交界处面积约 72000hm²,地理坐标为北纬 18°50′~19°05′,东经 109°05′~109°25′。其中 1980 年建立的保护区核心区位于 800m 以上的山地,覆盖面积约 2500hm²,属于地带性的热带山地雨林,是海南岛保护的最好且最为典型的热带山地雨林。具体的调查地点在保护站旧址的东北侧,坡度大部分在 5°~10°,部分地段达 20°~30°。土壤为山地黄壤。气候为热带季风气候,年平均温度 23.6℃,年均降水量 1500~2000mm,相对湿度 65%~90%。调查地点的热带山地雨林群落第一乔木层主要是以陆均松(*Dacrydium pierrei* Hickel)为优势,第二乔木层主要是以线枝蒲桃(*Syzygium araiocladum* Merr. & Perry.)为优势,上层优势木的高约为 22~28m,胸径约为 25~153cm,余世孝等对有关群落的特征进行了较为详细的描述^[14,15]。

2 研究方法

野外调查采用格局分析的方法。于 1999 年 4 月在保护站旧址东北侧的固定样地内^[14,15],选择东西长 100m,南北长 100m 的调查样地,在这 1hm²的样地内,密布 5m×5m 的相邻网格小样方,共 400 个。从样地的西北角的第一个小样方开始,依次对每个小样方进行调查。在对每个小样方进行群落学调查前,首先判定其在森林循环中所处的阶段。然后对每个小样方内高度在 1.5m 以上的所有乔、灌木辨认种名,测定其胸径和树高。在野外判定各样方所属森林循环阶段的标准如下:林隙阶段(G),当在林隙中时可明显看出其内的光亮度较大(整个空隙内直射光透光度在 80%以上),林隙内一般可看到以掘根、折干或枯立等形式出现的形成木(gap maker)或腐朽树桩的痕迹^[10,15]。林隙内绝大部分树木的高度都远低于林隙周围主林层(canopy layer)或优势木层的树木,林隙内树木的冠层也达不到与周围主林层或优势木层树冠底部相接触的高度,一般没有或很少有高度在 8m 以上或胸径在 10cm 以上的树木。有关林隙更新方面,作者曾进行过研究^[15]。建立阶段内一般已看不到林隙形成木及其痕迹,林分内的光亮度已远不如林隙内大,斑块内树木冠层的高度这时已达到与周围主林层或优势木层树冠中下部相接触的地方,但如站在林分

内,仍能看出其和周围大树的高度有一些差别,即在建立阶段斑块的上层仍可看出其周围主林层围绕的空隙轮廓。斑块内有不少高度在 8m 以上或胸径在 10cm 以上的树木,但高度在 14m 以上或胸径在 20cm 以上的树木还不多。成熟阶段(M),上层树木已有很多处于主林层,林分的冠层即为主林层。斑块内有较多高大树木,基本上没有明显衰老的树木。高度在 14m 以上或胸径在 20cm 以上的树木已明显占优势,但很少有胸径在 50cm 以上的树木。衰退阶段(D),有许多树木是又高又粗的大树,且有不少粗大树木的高度越过了主林层,即已成为了所谓有超冠层树木(emergent trees,高度约在 27~30m),这个阶段斑块的明显特征是大树的活力已大为减少,有不少大树都表现出叶子稀疏、折枝断梢、秃顶和树干上有明显的腐坏斑块或树洞、树干空朽等衰老的特征,斑块中大多有 1 株或几株胸径在 50cm 以上的大树。调查中当一个样方同时跨越上述两个阶段以上的斑块时,看哪个阶段的斑块在样方中所占的比例最大,就将样方归入哪个阶段的斑块类型。这样的网格样方调查方法,有似微积分的方法,即首先将 1hm² 的森林“微分”为 400 个小网格。然后判定每个小网格内所属的发育阶段斑块类型。当完成对每个小样方的调查后,就可将各斑块类型的样方合并在一起,比较各阶段斑块内的多样性特征了,这个过程,可称其为“积分”的过程。森林循环不同阶段斑块的树种多样性指数分别采用下列计算公式^[15]:Marglef 丰富度指数 $R1 = (S - 1) / \log_2 N$; Shannon-Wiener 指数 $H' = -\sum (n_i / N) / \log_2 (n_i / N) = -\sum p_i \log_2 p_i$; 均匀度指数 $E = H' / \log_2 S$; 生态优势度指数 $\lambda = \sum [n_i (n_i - 1)] / [N(N - 1)]$; 均优多指数 $Z = (E - \lambda) S$ 。上述各式中, S 为树种数, n_i 为某类斑块中第 i 个树种的个体数, N 为某类斑块中所有树种的个体数, $p_i = n_i / N$ 。

3 结果与分析

3.1 热带山地雨林森林循环不同阶段斑块的数量与面积

霸王岭 1hm² 热带山地雨林中不同类型斑块 5m×5m 样方的数量及各类型斑块的面积如表 1 所示。从表 1 可以看出,在霸王岭的热带山地雨林中,以林隙阶段的斑块所占的数量最大,其次是建立阶段和成熟阶段的斑块,成熟阶段斑块与建立阶段斑块的数量、面积及其在调查样地中所占的面积比例均较接近。而衰退阶段斑块的数量和面积都很小,其在森林景观中的面积比例仅为 6%。

表 1 霸王岭热带山地雨林不同斑块类型的面积与数量
Table 1 The area and numbers of the different patch types in the tropical montane rainforest

斑块类型	5m×5m 小样方的数量	面积(m ²)	占样地总面积的比例(%)
Patch type	Numbers of quadrants	Area	Area percentage
G	154	3850	38.50
B	114	2850	28.50
M	108	2700	27.00
D	24	600	6.00

3.2 热带山地雨林森林循环不同阶段斑块的镶嵌图

以 1hm² 的热带山地雨林中 400 个 5m×5m 的各个小样方所属的森林循环阶段类型(G、B、M、D)为基础,在 1hn² 的样地图上,将每个 5m×5m 的相邻且同类的小样方绘以同样的颜色或花纹,就可得出热带山地雨林森林循环不同阶段斑块类型的镶嵌图如图 1 所示,从图 1 可以看出,不同类型斑块在森林景观中的分布特点是衰退阶段的斑块数量很少,且零散分布于森林中,其相邻接成片的斑块的面积较小。成熟阶段斑块和建立阶段斑块相邻接成片的斑块的面积较大,且相对集中分布,而林隙斑块在森林景观中是相对均匀或随机的分布,但在某些地段的集中分布面积也较

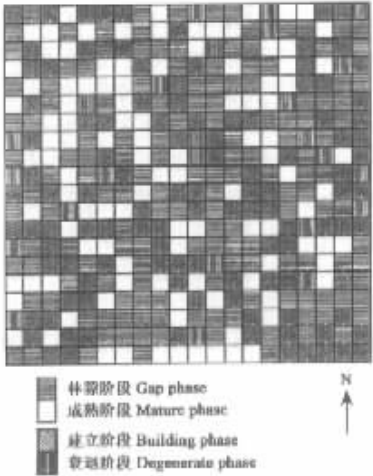


图 1 海南霸王岭热带山地雨林森林循环不同阶段斑块类型的镶嵌图
Fig. 1 Diagram of patch mosaics in the tropical montane rain forest of Hainan Island

大。不同斑块类型在森林景观中彼此镶嵌。

3.3 热带山地雨林森林循环不同阶段树种密度的动态变化

3.3.1 乔灌木树种密度随森林循环阶段的变化 热带山地雨林中乔木树种、灌木树种以及所有乔灌木树种的总密度随森林循环阶段的变化如表 2 所示,从表 2 可以看出,乔木树种的密度随森林循环的变化趋势是由 G→B→M 呈现出逐渐增加的趋势,在成熟阶段达到最大,而到衰退阶段又趋于下降,但其密度仍高于 G 和 B 阶段。灌木树种则表现出 G 阶段的密度最大,B 阶段的最小,而 M 和 D 阶段的密度介于 G 和 B 之间,它们二者相差不大。

3.3.2 不同高度树木的密度随森林循环的变化 表 2 热带山地雨林森林循环不同阶段树木的密度(N/hm²)

从表 3 可以清楚地看出,不同高度的树木,在森林循环不同阶段的密度不同。1. 5m≤H<8m 的树木密度在 G 阶段较大,到 B 阶段有所下降,但到 M 阶段又有较大增加,为 4 个阶段中的最大值,而到了 D 阶段则又有所下降。H≥8m 的树木在 G 阶段较小,B 阶段有很大增加,而后呈现出随森林循环阶段的增加而逐渐增加的总趋势。H≥20m 的树木密度在 G 阶段几乎没有,在 B 阶段也非常小,但在 M 阶段急剧增加,D 阶段稍有下降,但其密度仍远大于 G 或 B 阶段的。

3.3.3 不同径级的树木密度随森林循环的变化

从表 4 中可以看出,胸径≥5cm 树木的密度在 G 阶段没有,在 B 阶段也极少,在 M 阶段出现较多,而在 D 阶段出现的密度最大。胸径 30cm≤D<50 的树木,也是在 G 阶段没有出现,在 B 阶段有少量出现,而在 M 阶段以最大的密度出现,到了 D 阶段,则又有较大下降。胸径在 10cm≤D<30cm 径级的树木的密度仍是以 G 阶段的密度最小,到 B 阶段上升到最大,M 阶段有所下降,D 阶段则进一步下降。径级在 2cm≤D<10cm 的树木之密度则是以 D 阶段的最大,G 阶段的次之,M 阶段和 B 阶段的密度较低,但总体来看,这一径级内树木的密度在不同阶段之间的波动较小。D<2cm 树木的密度则是以 G 和 M 阶段的较大,而以 B 和 D 阶段的较小。

3.4 热带山地雨林森林循环不同阶段斑块内几个测树因子的变化

从表 5 中可以看出,几个测树因子随森林循环阶段的增加,而呈现出不断增加的趋势,其中平均胸径和平均高随森林循环的变化较为平缓,而平均胸高断面面积则是从 G 到 B 增加较陡急,而 B→M→D 的变化则相对平缓。平均单株材积和每公顷蓄积之变化趋势都是从循环的一个阶段到另一个阶段变化都非常陡急。

3.5 热带山地雨林树种多样性指数随森林循环变化

3.5.1 树种多样性指数随森林循环阶段的变化规律 从表 6 可以看出,物种的数量 S 随森林循环的变化规律是:G 和 B 阶段的物种数基本接近,到 M 阶段有较大的增加,而到了 D 阶段时,则陡然下降,几乎下降

Table 2 The densities(N/hm²)of trees and shrubs in different phases of forest cycle in the tropical montane rain forest

斑块类型	乔木	灌木	乔、灌木总计
Patch type	Trees	Shrubs	Total
G	2740.260	1717.996	4458.256
B	2847.118	1498.747	4343.865
M	3404.762	1587.302	4992.063
D	3071.429	1547.619	4619.048

表 3 热带山地雨林不同高度的树木密度(N/hm²)随森林循环阶段的变化

Table 3 Change of densities of trees in different height classes with forest cycle in the tropical montane rain forest

斑块类型	树高级 Height class (m)		
	1.5≤H<8	H≥8	H≥20
Patch type			
G	4007.42	450.84	2.60
B	3586.47	759.40	17.54
M	4116.40	875.66	348.15
D	3690.48	928.57	200.00

表 4 热带山地雨林不同径级树木密度(N/hm²)森林循环阶段的变化

Table 4 Change of densities of trees in different DBH classes with forest cycle in the tropical montane rain forest

斑块类型	胸径 DBH class (m)				
Patch type	D<2	2≤D<10	10≤D<30	30≤D<50	D≥50
G	1860.85	2352.51	244.90	—	—
B	1639.10	2105.26	578.95	20.25	2.51
M	1944.44	2280.42	428.57	216.93	121.69
D	1523.81	2428.57	345.24	130.95	190.48

表 5 热带山地雨林内几个测树因子随森林循环阶段变化的(M±SD)

Table 5 Change of some mensuration factors with forest cycle in the tropical montane rain forest					
斑块类型	平均胸径	平均高	平均胸高断面面积	平均单株材积	每公顷蓄积
Patch type	Average	Average	Average basal area at	Average volume of	Stand volume
	DBH(cm)	height(m)	DBH(m ²)	each tree(m ³)	(m ³ /hm ²)
G	3.03±0.50	3.66±0.45	0.00167±0.00047	0.00656±0.00374	29.2462
B	4.69±1.15	4.77±0.79	0.00322±0.00108	0.03220±0.02069	139.9368
M	6.81±2.52	5.24±1.08	0.00473±0.00201	0.16663±0.14696	831.8275
D	7.92±7.44	5.40±2.50	0.00503±0.00470	0.25087±0.55728	1158.7810

表 6 热带山地雨林森林循环不同阶段斑块的
树种多样性指数

Table 6 Tree species diversity indexes changes with forest cycle in the tropical montane rain forest						
斑块类型	多样性指数 Diversity indexes					
Patch type	<i>S</i>	<i>R</i> ₁	<i>H'</i>	λ	<i>E</i>	<i>Z</i>
G	102	8.9928	5.03776	0.05628	0.75501	71.27046
B	101	9.2945	5.25643	0.04734	0.78947	74.95513
M	113	10.2923	5.24930	0.04996	0.76967	81.32723
D	68	7.7908	4.96148	0.05604	0.81503	51.61132

λ)*S* 是物种多样性的综合表征^[10,15],从表 6 可以看出,热带山地雨林中均优多指数 *Z* 的变化动态趋势与 *R*₁ 的动态变化趋势相一致,即从 G→B→M,*Z* 呈现出逐渐增加,而从 M 到 D 则呈现较大幅度的陡然下降。

3.5.2 热带山地雨林中单、双个体物种随森林循环的变化 与温带或北方的森林相比,海南岛热带山地雨林有一个很大的特色,即是其中有不少的物种以很低的密度存在。关于低密度种群在热带山地雨林中的维持机制,还有许多问题有待深入研究。表 7 表明随森林循环过程由 G→B→M→D 的推进,单个体物种所占的比例呈现逐渐增加的势,其中 G 和 B 阶段的单个体物种接近,到了 M 阶段有较大增加,而到了 D 阶段则有更大幅度的增加。双个体物种所占的比例在前 3 个阶段较为接近,而到了 D 阶段则有较大的增加。

表 7 热带山地雨林森林循环不同阶段斑块的单、双个体物种数及其比例

Table 7 Change of 1 individual and 2 individual species with forest cycle in the tropical montane rain forest					
斑块类型	总物种数	单个体物种数	占总种数%	双个体物种数	占总种数%
Patch type	Total numbers	Numbers of 1	Percentage in	Numbers of 2	Percentage in
	of species	individual species	the total	individuals species	the total
G	102	20	19.61	10	9.80
B	101	20	19.80	11	10.89
M	113	28	24.78	11	9.74
D	68	25	36.77	9	13.24

3.5.3 不同阶段斑块内的树种密度与物种多样性的关系 图 2~图 5 分别是以霸王岭 1hm² 样地内,G,B,M,D 各阶段的样方为基础,得出在森林循环不同阶段树种丰富度与树木密度的相关关系。从图 2~图 5 可以看出,热带山地雨林中树种的丰富度与树木的密度成非常明显的正相关关系,也就是热带山地雨林中树木密度较大的地方树种的种类数就越多。树种丰富度与树木密度的关系可用幂函数方程 $y=ax^b(a>0,b>0)$ 或直线方程 $y=ax+b(a>0,b>0)$ 很好的拟合。在建立阶段用直线方程拟合的效果最好,其次为幂函数方程,而在样方数据阶段则是以幂函数方程拟合的效果最好,其次为直线方程。

在霸王岭热带山地雨林中造成乔灌木树种密度随森林循环变化趋势的原因可能是,林隙阶段有许多更新的乔木幼树,但缺乏中大径树中,灌木在这一阶段则大量更新,再加上原林冠下存在的灌木,这一阶段的灌木密度达到最大。当林隙发育到建立阶段时,部分幼苗幼树变成了中小径木,其密度和 G 阶段的差不多,但平均每个树木占据的空间范围扩大,斑块中可供灌木和更新新树木利用的空间变小,故这时灌木密度受生长茂密的乔木个体的排挤而出现下降。当 B 阶段发育为成熟的 M 阶段斑块时,林木经过竞争营养和空间的作用,一部分中小径木死亡,但也有一部分树木发育为大径木,大径木由于其高度较大,树冠和树根等营养摄取点与幼小树和小径木分离,这时斑块内又有一部分空间可供小径树木和灌木来更新或补充,为此乔木密度有所增加,同时灌木的密度也有较大增加,M 阶段乔灌木的总密度达到了最大。随着时间的推移,当 M 阶段发育到 D 阶段的斑块时,其中通过自疏和林木种间的竞争作用,斑块中有较大一部分中小乔木死亡,但存留的大树大都占有很大的空间,它们已占有了被淘汰掉中小乔木的空间,所以在重新形成林隙之前,乔木的密度就有所下降,灌木也没有多少空间和资源可利用,灌木的密度也有所下降。

1.5m≤H<8m 的树木密度随森林循环之变化规律,表现出大→小→大→小的趋势。G 阶段是斑块内空间和资源相对充足的阶段,林地附近可供幼苗幼树利用的资源和空间较大,故高度在 8m 以下的幼苗幼树和灌木密度较大。B 阶段最不利于幼苗幼树的更新和增补,这可能是由于建立阶段的树木相对均匀,林下相对郁闭,平均每个林木对林下的空间和资源利用较大,留出为小苗和幼树可利用的空间和资源很少,同时由于竞争稀疏作用,也有一部分树木死亡,故高度 8m 以下的幼苗幼树和灌木密度都很小。当 B 发育为 M 时,有部分中等树木高度增加,树木的根系和冠层对林下近地面层空间和资源的利用或影响减少,再加上一部分林木自疏死亡,林下又有部分空间和资源用来供 8m 以下幼苗和幼树更新和增补,而使得 1.5m≤H<8m 高度范围内的树木由 H<1.5m 范围内增补进来,故其密度出现增长。当到了 D 阶段时,则上层大树已增加到很大的体积,同时大树的数量也增多,这样其对总体空间资源的占据较大,使得高度在 1.5m≤H<8m 的树木密度就出现了下降。表 3 显示高度≥8m 的树木密度表现出从 G→B→M→D 呈现了逐渐增加的趋势。一般高度 H≥8m 树木大都属于林分的主林层和第二或三层,所以在 G 阶段的密度很小,因为 G 阶段内大部分的 H≥8m 树木已倒下或死亡,只有残留少部分林隙形成之前已处于林冠层下的期前更新(advanced regeneration)的树木,故其密度在 4 个阶段中为最小,在由 G 到 B 再到 M 和 D 的过程中,林冠层或亚林冠层的树木逐渐由 H≤8m 的下层中增补,且呈现逐渐增加的趋势。如果规定胸径 D<2cm 的树木为幼苗幼树,2cm≤D<10cm 为树木为小径木,10≤D<30 为树木为中径木,30cm≤D<50cm 为大径木,而 D≥50cm 的树木为大径木。从表 4 可以看出,随森林循环阶段的发育,不同径级树木也随之发生动态的变化。G 阶段以幼苗幼树和小径木占优势,中径木很少,大径木和特大径木没有出现。到 B 阶段后,幼苗、幼树

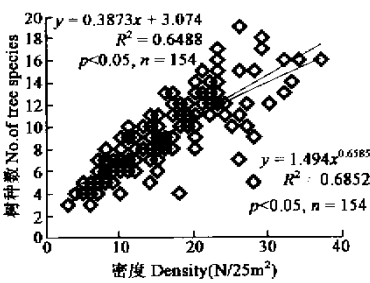


图 2 热带山地雨林森林循环林隙阶段的树种丰富度与密度的关系

Fig. 2 Relationship between species richness and density in the gap phase in the tropical montane rain forest

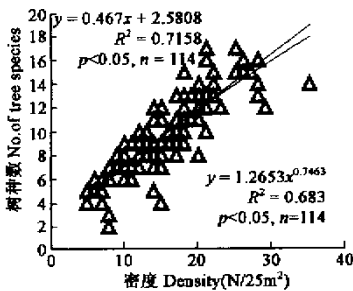


图 3 热带山地雨林森林循环建立阶段的树种丰富度与密度的关系

Fig. 3 Relationship between species richness and density in building phase in the tropical montane rain forest

和小径木仍有很大的数量,但其数量已小于 G 阶段的,而中径木的数量有较大的增长,大径木也有一点出现。

当斑块发育到 M 阶段后,大径木的数量有了明显的增长,甚至已有一部分特大径木出现,但这时中径木的数量有所下降,而幼苗、幼树和小径木的数量却再次出现增长。这可能是由于这个阶段的条件又有利于幼苗的更新和幼树及小径木增补的缘故。当斑块发育为 D 阶段时,特大径木的数量明显增长,但中、大径木的数量却有所下降。这时的生态条件不利于幼苗幼树的更新和增补(可能由于下层空间限制),却有利于小径木的增补(可能是小径木高度内的空间有较大的可利用性),故表现出前者密度有所下降,而后者密度有所上升的结果。随森林循环过程的进行,每株树木的平均高、平均胸径、平均胸高断面、平均单株材积和每公顷的蓄积都在增加,这是由于森林环循各阶段斑块的变化是以树木的生长和发育为基础的,所以随着循环的进行,斑块的发育年龄越大,这些测树因子的平均值都在增加。正因为森林中不同斑块的发育进程是以森林中林木的生长为基础的,所以 Whitmore 又称其为森林生长循环(forest growth cycle)^[9,12]是非常恰当的。从表 5 可以看出,如果要通过取样来估测霸王岭热带山地雨林林分的蓄积数时,应以森林中的 B 和 M 斑块为基础,取其平均值可能与热带山地雨林的总体蓄积更为接近。例如以霸王岭 1hm² 的山地雨林为例,计算出其公顷的蓄积数为 483.37m³,而 B 和 M 阶段斑块蓄积的平均值为:(139.94+831.83)/2=485.88m³,二者很接近,而如果用 G 和 D 来取样可能会该差较大,因为 G 中全为中小径木以下的树木,会低估林分的蓄积,而 D 阶段又集中选取了林分中过大的树木,会高估林分的蓄积。

森林循环的结果实际上是由林隙的形成所引发的森林更新阶段在森林中的镶嵌体系(mosaic of regenerating phases in the forest)^[6],或不同演替阶段斑块的时空镶嵌体系(spatiotemporal mosaic of patches at different successional states)^[5],这种镶嵌体系就会不断保持森林内环境因子的异质性,从而对群落内物种多样性的维持起着重要的作用。随森林循环过程的进行,山地雨林的树木种类和数量都在发生变化,树种的多样性指数也必然随之而发生相应的变化,表 6 已清楚的显示了树种多样性随森林循环过程的变化。从表 7 可以看出单、双个体物种在海南热带山地雨林中所占的物种比例数变化在 30%~50%之间。单个体物种和双个体物种都是密度很低的物种,由此可以看出,海南热带山地雨林中低密度种群的数量比例是非常巨大的。根据种群生态学原理,低密度的种群脆弱性较大,其局部灭绝的可能性也较大。对热带山地雨林中低密度种群的维持机制应深入开展研究。海南热带山地雨林中树木密度越大,通过树木之间的相互作用以及树木与环境的相互作用,使得斑块内小生境的多样化和复杂化增大,为不同种类树种提供的生态位的多样性就增大,从而使得更多的物种能够在斑块内共存,树种的丰富度就呈现出增大。关于热带雨林中物种多样性与密度数据,已有学者对此做了研究和分析^[16],得出的结论与本文相似。树种丰富度与密度的正相关关系启示人们,在制定热带山地雨林生物多样性的保护策略和计划时,应优先考虑那些密度大的林

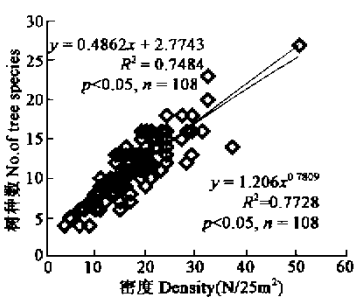


图 4 热带山地雨林森林循环成熟阶段的树种丰富度与密度的关系

Fig. 4 Relationship between species richness and density in the mature phase

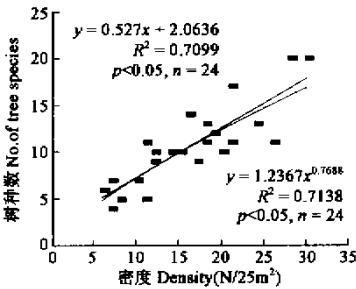


图 5 热带山地雨林森林循环衰退阶段的树种丰富度与密度的关系

Fig. 5 Relationship between species richness and density in degenerate phase in the tropical montane rain forest

分。因为密度越大的林分,其所包含的物种数总体上就越多。群落内高密度的林分斑块,可视为群落内生物多样性保护的“热点(hotspots)”斑块。

需要指出的是:本文有关森林循环的论述仅涉及由小型树冠干扰(canopy disturbance)所形成的林隙及其斑块动态过程,与大型干扰后所形成大林隙的循环演替(cycle succession)^[7]有很大差别,例如林隙形成后的种类更替主要是顶极群落内相近性质的种类参与,而大型干扰后形成斑块内的种类更替中有许多与顶极种性质差别很大的物种(如强阳性树种)的参与。有关自然干扰体系和循环演替方面,彭少麟已做了较为细致的论述^[7]。近年来,森林自然干扰、斑块动态的理论与景观生态学和种群动态学的互相渗透,大大促进了人们对森林生物多样性动态维持机制的深入研究^[3,5,15~19],从而为合理保护和可持续管理森林资源提供了科学依据。中国森林植物学和森林生态学家对自然干扰和斑块动态理论的重要性的认识还很不够,加强这方面的研究应是中国森林动态学今后的主攻方向之一。

参考文献

- [1] Watt A S. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 1947, **35**:1~22.
- [2] Pickett S T A and White P S eds. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, New York :Academic Press, 1985.
- [3] Denslow J S. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual review of ecology and systematics*, 1987, **18**:431~451.
- [4] Everham III E M and Brokaw N V L. Forest damage and recovery from catastrophic wind. *The botanical review*, 1996, **62**(2):113~185.
- [5] Moloney K and Levin S A. The effects of disturbance architecture on landscape-level population dynamics. *Ecology*, 1996, **77**(2): 375~394.
- [6] Valverde T and Silvertown J. Canopy closure rate and forest structure. *Ecology*, 1997, **78**(5):1555~1562.
- [7] Peng S L(彭少麟). *Dynamics of forest communities in the south subtropical region*(in Chinese). Beijing: Science Press. 1996, 332~373.
- [8] Whitmore T C. Gaps in the forest canopy. In: Tomlinson P B and Zimmerman M H eds. *Tropical trees as living systems*. New York: Cambridge University Press, 1978, 639~655.
- [9] Whitmore T C. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 1989, **70**(3):536~538.
- [10] Zang R G(臧润国), Liu J Y(刘静艳), Dong D F(董大方). *Gap dynamics and forest biodiversity* (in Chinese). Beijing: China Forestry Publishing House, 1999.
- [11] Wu J and Loucks O L. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *The quarterly review of biology*, 1995, **70**(4):439~466.
- [12] Whitmore T C. Changes over twenty-one years in the Kolombangara rain forests. *Journal of ecology*, 1989, **77**: 469~483.
- [13] Martinez-Ramos M , Sarukhán J, Pinero D. The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics. The case of *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas tropical rain forest. In: Davy A J , Huchings M J, Watkinson A R eds. *Plant population ecology*. London: Blackwell Scientific Publications, 1988, 293~313.
- [14] Yu S X(余世孝), Zhang H D(张宏达), Wang B S(王伯荪). Study on the tropical montane vegetation in Bawangling, Hainan Island (I): The establishment of permanent plots and community types. *Ecologic Science* (in Chinese)(生态科学), 1993, **13**(2):13~18.
- [15] Zang R G(臧润国), Yu S X(余世孝), Liu J Y(刘静艳), et al. The gap phase regeneration in a tropical montane rainforest in Bawangling, Hainan Island. *Acta Ecologica Sinica* (in Chinese)(生态学报), 1999, **19**(2):151~158.
- [16] Denslow J S. Disturbance and diversity in tropical rain forests: the density effect. *Ecological application*, 1995, **5**(4):962~968.
- [17] Frelich L E and Lorimer C G. Natural disturbance regimes in Hemlock-hardwood forests of the Upper Great Lakes region. *Ecological monograph*, 1991, **61**(2):145~164.
- [18] Lawton R O and Putz F E . Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology*, 1988, **69**(3):764~777.
- [19] Lertzman, P and Sutherland G D , Inselberg A and Saunders S C. Canopy gaps and the landscape mosaic in a coastal temperate rain forest. *Ecology*, 1996, **77**(4):1254~1270.