

海南岛霸王岭两种典型热带季雨林群落特征

刘万德, 臧润国*, 丁 易

(国家林业局森林生态环境重点实验室, 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091)

摘要: 热带季雨林为海南岛的隐域性植被类型, 分布在与热带低地雨林相似的海拔范围但生境条件较差的局部地段, 在旱季其大部分的乔木种类和个体都会落叶。海南岛霸王岭林区分布着海南岛最为典型且大都保存较为完好的热带季雨林原始林, 按照其优势树种可划分为海南榄仁 (*Terminalia hainanensis*) 季雨林和枫香 (*Liquidambar formosana*) 季雨林两种群落类型。通过对霸王岭林区两种典型的热带季雨林老龄林群落的样地调查, 比较分析了其物种组成、大小结构、多样性、季相变化等特征。结果表明: 海南岛热带季雨林群落中物种优势度明显, 具有明显的标志种——海南榄仁和枫香。海南榄仁群落具有较高的灌木物种丰富度、个体多度及较低的乔木物种丰富度、个体多度和多样性; 海南榄仁群落在小径级和低高度级中具有较高的植物个体多度, 同时在低高度级中具有较低的物种丰富度, 但其它径级和高度级两个群落物种丰富度及个体多度差异均不显著; 除灌木落叶物种丰富度海南榄仁群落显著高于枫香群落外, 其余各生长型落叶物种丰富度及个体多度两个群落之间均无显著差异; 在具刺木质藤本物种丰富度和个体多度上海南榄仁群落与枫香群落差异不显著, 但乔木、灌木和木本植物具刺物种丰富度及个体多度海南榄仁群落均显著高于枫香群落。总体来看, 海南榄仁群落比枫香群落的季雨林特征明显, 是海南岛最为典型的季雨林群落类型。

关键词: 物种多样性; 群落结构; 落叶物种; 季雨林

文章编号: 1000-0933 (2009) 07-3465-12 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Community features of two types of typical tropical monsoon forests in Bawangling Nature Reserve, Hainan Island

LIU Wan-De, ZANG Run-Guo*, DING Yi

Key Laboratory of Forest Ecology and Environment, the State Forestry Administration; Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, the Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3465 ~ 3476.

Abstract: The tropical monsoon forest is an azonal vegetation type in Hainan Island and mainly distributes in the similar elevational ranges as the tropical lowland rainforest but in locations where environmental conditions are stressful, especially in the dry season. Most species and individual trees in the monsoon forest defoliate in the dry season. Bawangling Nature Reserve in Hainan Island contains well-preserved natural and typical tropical monsoon forests which can be classified into *Terminalia hainanensis* community type (TC) and *Liquidambar formosana* community type (LC) according to the dominant species. In this present study, species composition, structure, and diversity were investigated on three plots (50m × 50m) for each of the two community types. On each plot, species name, height, and DBH (diameter at breast height) of all individuals ≥ 1cm DBH were recorded. The community features of the two community types were compared and analyzed in terms of species richness, abundance, size class distribution, and deciduousness and presence of thorns. The results showed that only a few species (mainly *T. hainanensis* and *L. formosana*) apparently dominated in the tropical monsoon forests of Hainan Island. The species richness and abundance for shrubs were higher in the TC than in the LC whereas the species richness, abundance and Shannon-Wiener index for trees were lower in the TC than in the LC. The two community

基金项目: 国家自然科学基金重点资助项目 (30430570)

收稿日期: 2008-08-25; 修订日期: 2009-04-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zangrun@caf.ac.cn

types had no significant difference in species richness and abundance for all but the smallest size class, in which the TC had greater plant density and lower species richness than the LC. The species richness and abundance for trees, shrubs and woody plants with thorns were higher in the TC than in the LC except for lianas, which showed no apparent difference between the two community types. Judging by the community features, the TC is more of typical tropical monsoon forest than the LC in Hainan Island.

Key Words: species diversity; community structure; deciduous species; monsoon forest

植物群落是一定地段内的不同植物在长期的历史过程中逐渐形成的生态复合体^[1],是由集合在一起的不同植物物种之间以及与其它生物间的相互作用,并经过长时期的与其环境相互作用而形成的。群落物种组成与结构是群落生态学的基础,具备不同功能特性的物种个体相对多度的差异及其在群落中的空间分布方式是形成不同群落生态功能的基础^[2]。植物群落生活型组成决定着群落的外貌和结构,主要生活型组成的层片是群落对外界环境最综合的反映。落叶是许多群落类型中季相变化最明显的特征之一,是树木和植物群落的重要功能特征^[3],也是植被分类的重要指标^[4,5]。如 Martin 和 Yetman^[6]根据墨西哥热带林落叶与否将落叶林称为季雨林或者干旱热带林。热带季雨林是分布在热带有周期性干、湿交替地区的一种森林类型,是热带季风气候带内的重要植被类型之一。热带季雨林形成的最主要原因就是该地区年降雨量小或季节分配不均。相对于典型的热带雨林分布区,热带季雨林地区年降雨量明显偏低,且存在明显的季节性分配,由于旱季降水量小和季雨林土壤保水能力差,导致季雨林中的植物为应对这种水分亏缺而采取相应的适应策略——落叶,这种落叶季相也形成了热带季雨林植被适应干旱策略的最主要的外貌特征。此外,热带季雨林中植物多具刺,这一方面是用来保护自身,另一方面也减少了水分蒸发,是热带季雨林物种适应干旱策略的另一重要特征。

由于热带林群落分类的复杂性^[7,8],目前不同学者对热带季雨林的命名和分类存在很大争议。如绝大多数学者将季雨林称为季节性干旱热带林^[9~11],而蒋有绪^[12]则将热带地区分布有季相变化的森林群落统称为热带季雨林。因而季雨林在某种程度上是热带地区季节林、半常绿林和落叶林等的同义语。但是我国海南岛的季雨林不同于分布在中美洲和印度等地的季节性干旱热带林^[12],而且与我国云南的热带季节性雨林也存在较大差异^[12]。海南岛的季雨林一般林冠层较低,灌木层茂密,具刺植物种类多,藤本和附生植物少,而且旱季林冠层乔木全部落叶或者大部分落叶。随着全球极端气候条件出现频率的增加^[13,14],热带地区的年降水量正在显著减少,而且旱季持续时间和降水变化幅度均显著提高^[15,16],不同物种对干旱的适应或耐受能力是影响物种分布和更新的主要因子^[17]。因而了解干旱条件下物种多样性调节机理将有助于增加人们对全球气候变化背景下物种响应机制的深入了解^[18]。由于热带季雨林物种具有较强的干旱适应能力,在应对未来热带地区旱化气候中具有明显优势,因此,对热带季雨林群落结构及其动态变化的研究显得十分必要。

海南岛霸王岭林区低海拔主要分布的是常绿的热带低地雨林,但是在相同海拔范围内还分布着一定数量的热带季雨林,而且多分布于生境条件较差(例如岩石裸露程度高)的局部区域。热带季雨林是海南岛热带雨林区的隐域性植被,在旱季其绝大多数优势乔木的种类和个体都会全部或部分落叶,与我国云南的热带季雨林显著不同。局域性的地形、土壤持水力和养分含量等可能是造成这种独特植被类型分布的重要原因^[19,20]。海南岛霸王岭林区分布着海南岛最为典型且大都保存较为完好的热带季雨林原始林,按照其优势树种可划分为海南榄仁(*Terminalia hainanensis*)季雨林和枫香(*Liquidambar formosana*)季雨林两种群落类型。最近几十年来,有关海南岛热带林生态学研究已经做了大量工作,包括生物多样性及其形成、维持与进化机制^[21]、森林循环更新^[22]、生态系统功能^[23]和生物多样性保护^[24]等。目前国内部分生态学家对云南等地的季雨林进行了分析^[25~27],但关于海南岛热带季雨林群落学特征研究则很少报道。

为研究海南岛热带季雨林基本的群落特征,本文主要讨论以下问题:(1)比较海南岛分布的优势种不同

的两种典型热带季雨林群落在物种组成和多样性特征上的异同;(2)两种热带季雨林群落在大小结构(径级结构和高度级结构)上是否相同;(3)比较两种热带季雨林群落在落叶物种及具刺物种的比例变化情况;(4)讨论海南岛热带季雨林与云南热带季雨林及世界其它地区的热带干旱林在组成、结构及落叶季相变化等方面的差异。

1 研究地和研究方法

1.1 研究区概况

研究区域霸王岭林区位于海南省西南部的昌江黎族自治县和白沙黎族自治县,地理坐标 $18^{\circ}52' \sim 19^{\circ}12' \text{N}$, $108^{\circ}53' \sim 109^{\circ}20' \text{E}$ 。地形复杂,以山地为主。海拔变化在 $100 \sim 1654 \text{m}$ 范围之间。该地区属热带季风气候,干湿季明显。年均温 23.6°C ,年降水量在 $1500 \sim 2000 \text{mm}$ 之间,但分布不均,5~10 月份为雨季,11 月~翌年 4 月份为旱季。林区内土壤以花岗岩、沙岩为母质发育而成的砖红壤为代表类型,随海拔的增加逐渐过渡为山地红壤。

热带季雨林是海南岛霸王岭林区内众多热带林林型之一,主要分布在海拔 700m 以下、立地条件较差、特别是岩石裸露程度高的环境中。除物种丰富度显著低于热带低地雨林和山地雨林外,热带季雨林群落结构简单、高度偏小,同时相对缺乏板根、大型木质藤本和附生植物,而且林冠层乔木大都在旱季全部或部分落叶^[28]。海南岛霸王岭林区的热带季雨林在旱季其绝大多数的优势乔木物种种类和个体都会全部或部分落叶。在霸王岭林区,按照优势种的不同主要分布着分别以海南榄仁和枫香为优势种的两种热带季雨林群落类型,以下简称为海南榄仁群落和枫香群落。在霸王岭林区,海南榄仁群落和枫香群落多分布于雅加、乌烈林场及南叉河等岩石裸露的河谷两岸或山体中下部,通常镶嵌分布于常绿的热带低地雨林或刀耕火种的次生林中。本文就以这两种不同优势种的热带季雨林老龄林为研究对象,开展相应的调查研究。

1.2 野外调查

野外调查于 2007 年 3~5 月进行。在霸王岭林区内选择分别以海南榄仁和枫香为优势种的典型的热带季雨林老龄林群落设置调查样地,样地面积为 $50 \text{m} \times 50 \text{m}$,各设置 3 个重复。为避免空间自相关,所有调查样地最小间距均大于 1km 。在每个样地中利用网格样方法将其分割成 25 个 $10 \text{m} \times 10 \text{m}$ 的小样方,在小样方内对胸径(DBH) $\geq 1 \text{cm}$ 的所有木本植物进行每木测定,记录内容包括物种名称、树高、胸径、萌生与死亡情况(仅包括枯立木)。记录每个样地的坡度、海拔、郁闭度、样地裸露岩石覆盖率及群落郁闭度。分别于 3 月末、4 月末和 5 月末在每个样地四角及中心位置收集表层土壤($0 \sim 10 \text{cm}$),放入铝盒中带回室内称量土壤湿重,土壤样品在 105°C 的烘箱中烘干至恒重后称量,计算土壤含水量。同时利用土壤袋收集土壤样品($0 \sim 10 \text{cm}$) 200g 带回室内,自然风干后用于测定土壤理化性质,包括 pH 值、全氮、全磷、全钾、速效氮、速效磷、速效钾和土壤碳。群落生境特征见表 1。

表 1 群落生境特征

Table 1 Feature of habitats in communities

生境 Habitats	枫香群落 <i>L. formosana</i> community	海南榄仁群落 <i>T. hainanensis</i> community	差异显著性 Significance
坡度 Slope	21.3 ± 2.9	21.3 ± 3.8	1.000
郁闭度 Crown density (%)	81.7 ± 10.4	76.7 ± 5.8	0.507
岩石覆盖率 Rocks cover (%)	21.0 ± 3.6	21.7 ± 12.6	0.934
海拔 Elevation (m)	358.3 ± 10.4	311.7 ± 2.9	0.002
郁闭度 Crown density	0.82 ± 0.037	0.77 ± 0.033	0.214
土壤含水率 Soil water content (%)	23.4 ± 1.2	14.8 ± 3.0	0.01
pH	5.1 ± 0.3	5.8 ± 0.3	0.031
N (%)	0.130 ± 0.014	0.171 ± 0.034	0.123
P (%)	0.045 ± 0.007	0.059 ± 0.023	0.382
K (%)	1.057 ± 0.238	1.293 ± 0.176	0.238
速效 N Available N ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	254.0 ± 20.9	280.2 ± 10.9	0.126
速效 P Available P ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	1.8 ± 0.2	1.6 ± 0.2	0.317
速效 K Available K ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	98.3 ± 9.2	101.4 ± 14.8	0.768
C%	3.6 ± 0.4	3.5 ± 0.5	0.796

1.3 数据处理

1.3.1 群落的物种组成

根据野外调查数据,按乔木、灌木、木质藤本等不同生长型和所有木本植物计算平均胸径、平均高、胸高断面面积、林分密度和林分郁闭度等林分因子,利用公式重要值 = (相对多度 + 相对频度 + 相对显著度)/3 计算物种的重要值。

1.3.2 不同生长型植物的物种丰富度、多样性及个体多度

分别统计乔木、灌木和木质藤本等不同生长型及所有木本植物的物种丰富度(平均值 $\pm$ 标准误)、个体多度(平均值 $\pm$ 标准误),并利用 EstimateS 软件 (Version 8.0, R. K. Colwell, <http://purl.oclc.org/estimates>) 计算 Fisher 多样性指数和 Shannon-Wiener 多样性指数。

1.3.3 大小结构

(1) 径级结构

径级结构按上限排外法共划分 6 级: I ($1 \leq DBH < 5\text{cm}$)、II ($5 \leq DBH < 10\text{cm}$)、III ($10 \leq DBH < 20\text{cm}$)、IV ($20 \leq DBH < 30\text{cm}$)、V ($30 \leq DBH < 40\text{cm}$) 和 VI ($DBH \geq 40\text{cm}$), 分别统计每个样地各径级树木个体多度及物种数, 计算不同径级木本植物(包括乔木、灌木和木质藤本)的物种丰富度(平均值 $\pm$ 标准误)及多度(平均值 $\pm$ 标准误)。

(2) 高度级结构

海南岛霸王岭林区热带季雨林内的灌木高度通常小于 5m, 由于林分高度低, 树高超过 15m 即已进入林冠层, 林冠层高度一般介于 15 ~ 25m 之间, 树高超过 25m 的树木极少。因此, 本文高度级结构按上限排外法共划分 4 级: I ($H < 5\text{m}$)、II ($5 \leq H < 15\text{m}$)、III ($15 \leq H < 25\text{m}$) 和 IV ($H \geq 25\text{m}$)。分别统计各样地不同高度级内木本植物个体数及物种数, 计算不同高度级木本植物(野外调查时只记录乔木和灌木高度, 未记录木质藤本长度, 因此, 高度级计算中不包含木质藤本)物种丰富度(平均值 $\pm$ 标准误)及多度(平均值 $\pm$ 标准误)。

1.3.4 干旱适应策略

(1) 落叶

为了简洁地反应两种季雨林群落树木落叶比例上的差异, 采用了传统的二分法, 即根据物种在旱季落叶情况, 将其划分为落叶物种和常绿物种两大类(通过查阅地方植物志、作者野外实际观测、采访当地林业工作者以及植物分类专家, 根据物种落叶特性, 将旱季叶片脱落超过叶片总数 50% 的物种定为落叶物种, 叶片脱落低于总叶片 50% 的物种为常绿物种)。分别统计各样地内不同生长型落叶物种和常绿物种的物种数及植物个体多度, 计算两种热带季雨林群落内不同生长型落叶和常绿物种的丰富度(平均值 $\pm$ 标准误)及个体多度(平均值 $\pm$ 标准误), 并统计不同生长型落叶和常绿物种的物种丰富度和个体多度所占比例(平均值 $\pm$ 标准误); 同时计算林冠层落叶和常绿物种的物种丰富度和个体多度及其所占比例(平均值 $\pm$ 标准误)。

(2) 具刺

通过野外调查及查找相关文献^[29,30], 确定物种是否具刺。分别统计各样地内不同生长型具刺物种的物种数及植物个体多度, 计算两种热带季雨林群落内不同生长型具刺物种的丰富度(平均值 $\pm$ 标准误)及个体多度(平均值 $\pm$ 标准误), 并统计不同生长型具刺物种的物种丰富度和个体多度所占比例(平均值 $\pm$ 标准误)。

1.4 数据分析

文中所有数据首先进行 Kolmogorov-Smirnov 正态分布检验。两个群落生境中土壤含水率、pH 值及养分含量(N、P、K、速效 N、P、K 及 C)之间差异性利用 *t*-test 进行检验, 坡度、郁闭度、岩石覆盖率及不同生长型各项指标之间差异性均利用非参数 Mann-Whitney U 进行检验。显著性水平为 $P < 0.05$, $P < 0.01$ 为极显著。文中所有数据均利用 SPSS13.0 进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 群落组成及多样性

2.1.1 群落组成

在 0.75hm²样地中,枫香群落共有木本植物 129 种分属 51 科 98 属,其中乔木 88 种分属 31 科 65 属,灌木 15 种分属 12 科 15 属,木质藤本 26 种分属 8 科 18 属;海南榄仁群落共有木本植物 91 种分属 41 科 80 属,其中乔木 50 种分属 20 科 43 属,灌木 23 种分属 15 科 22 属,木质藤本 18 种分属 6 科 15 属。

枫香群落中重要值超过 0.1 的乔木仅有枫香(0.1553),接近 0.1 的乔木有银柴(*Aporosa dioica*)(0.0933),海南榄仁群落中重要值超过 0.1 的乔木有海南榄仁(0.1618)和光叶巴豆(*Croton laevigatus*)(0.1174),接近 0.1 的乔木有毛萼紫薇(*Lagerstroemia balansae*)(0.0941)。枫香群落中,枫香、黄杞(*Engelhardtia roxburghiana*)和银柴均为林冠层物种,其中只有枫香为落叶物种,黄杞和银柴为常绿物种。海南榄仁群落中,海南榄仁和毛萼紫薇属于林冠层物种,光叶巴豆属于小乔木,海南榄仁、毛萼紫薇和光叶巴豆均为落叶物种。

表 2 两种类型热带季雨林群落结构特征和物种多样性(平均值±标准误)

Table 2 Community structure characters and species diversity of the two tropical monsoon forest communities(mean±SE)

指标 Indexes	生长型 Growth forms	枫香群落 <i>L. formosana</i> community	海南榄仁群落 <i>T. hainanensis</i> community	差异显著性 Significance
平均胸径 Mean DBH(cm)	乔木 Trees	5.97±0.57	6.47±0.78	0.635
	灌木 Shrubs	1.64±0.24	2.44±0.22	0.072
	木质藤本 Lianas	3.14±0.37	3.02±0.21	0.795
	木本植物 Woody plants	4.68±0.33	3.8±0.11	0.065
平均高 Mean height(m)	乔木 Trees	5.98±0.49	6.04±0.49	0.926
	灌木 Shrubs	2.71±0.14	3.29±0.17	0.060
	木质藤本 Lianas	—	—	—
	木本植物 Woody plants	5.05±0.30	4.25±0.07	0.062
胸高断面积 Basal areas(m ² ·hm ⁻²)	乔木 Trees	27.4548±1.5407	29.0148±1.4984	0.508
	灌木 Shrubs	0.5296±0.0933	4.9832±0.6660	0.003
	木质藤本 Lianas	0.3505±0.1496	0.1641±0.0207	0.285
	木本植物 Woody plants	28.3349±1.4111	34.1622±1.9417	0.072
物种丰富度 Species richness	乔木 Trees	54.0±7.0	34.0±2.0	0.042
	灌木 Shrubs	8.3±0.9	16.0±0.9	0.003
	木质藤本 Woody lianas	13.3±4.3	9.0±2.3	0.630
	木本植物 Woody plants	75.7±11.1	59.0±0.9	0.201
属 Genera	乔木 Trees	44.7±6.6	30.7±1.8	0.109
	灌木 Shrubs	8.3±0.9	14.7±0.7	0.005
	木质藤本 Lianas	13.0±4.4	10.7±0.9	0.628
	木本植物 Woody plants	62.0±8.5	53.0±0.9	0.368
科 Family	乔木 Trees	28.0±5.7	19.0±1.5	0.201
	灌木 Shrubs	6.3±0.9	9.7±0.7	0.039
	木质藤本 Lianas	8.3±3.5	9.7±0.9	0.732
	木本植物 Woody plants	36.0±5.3	31.0±0.6	0.401
Shannon-Wiener 指数	乔木 Trees	2.83±0.12	2.09±0.18	0.028
Shannon-Wiener index(<i>H'</i>)	灌木 Shrubs	1.02±0.26	0.82±0.14	0.539
	木质藤本 Lianas	2.01±0.24	2.01±0.06	0.980
	木本植物 Woody plants	3.03±0.09	2.04±0.04	0.001
个体多度 Abundance	乔木 Trees	1188.7±262.7	1001.0±196.7	0.598
	灌木 Shrubs	437.7±62.2	1700.0±184.6	0.003
	木质藤本 Lianas	65.7±20.4	43.0±2.5	0.331
	木本植物 Woody plants	1692.0±313.5	2744.0±100.2	0.033

—:表示野外未记录 No record

2.1.2 群落的物种丰富度、多样性及个体多度

枫香群落中乔木物种丰富度及 Shannon-Wiener 多样性指数显著高于海南榄仁群落(表 2),但在属丰富度和科丰富度上无显著差异。海南榄仁群落拥有更高的灌木物种数和灌木属数,但在灌木科数和 Shannon-Wiener 多样性中两种群落之间无显著差异。木质藤本和木本植物在所有的物种丰富度、属丰富度、科丰富度和木质藤本 Shannon-Wiener 多样性中两个群落之间均无显著差异,但枫香群落拥有更高的木本植物 Shannon-Wiener 多样性。枫香群落和海南榄仁群落在树木个体多度上存在显著的差异。枫香群落中的灌木及所有木本植物个体多度显著低于海南榄仁群落,但乔木和木质藤本个体多度两个群落无显著差异。

枫香群落和海南榄仁群落物种-相对多度曲线均表现出急剧的变化,海南榄仁群落中表现更加明显(图 1)。急剧变化的主要原因是在两种群落类型中优势物种明显,仅有少数几个种占有明显优势,特别是在海南榄仁群落中。在枫香和海南榄仁群落中,低密度种(多度比例 $\leq 1\%$)均占较大比例,这从物种-相对多度曲线可以明显看出(图 1)。

2.2 群落大小结构

枫香群落和海南榄仁群落在乔木的平均高、平均胸径和胸高断面积上均没有显著差异(表 2)。海南榄仁群落的灌木胸高断面积显著高于枫香群落,但平均高和平均胸径则无显著差异。枫香群落和海南榄仁群落在木质藤本平均胸径和胸高断面积上均没有明显差异。

枫香群落中所有木本植物的平均胸径、平均高和胸高断面积与海南榄仁群落没有显著差异。

枫香群落和海南榄仁群落树木个体径级结构均呈倒“J”型,随个体径级的增大物种丰富度和树木个体多度逐渐降低(图 2)。物种丰富度在所有径级分布中枫香和海南榄仁群落之间均无显著差异($P > 0.05$)。枫香群落中第 I 径级树木个体多度显著低于海南榄仁群落($P < 0.05$),但其它径级范围内与海南榄仁群落差异不显著($P > 0.05$)。

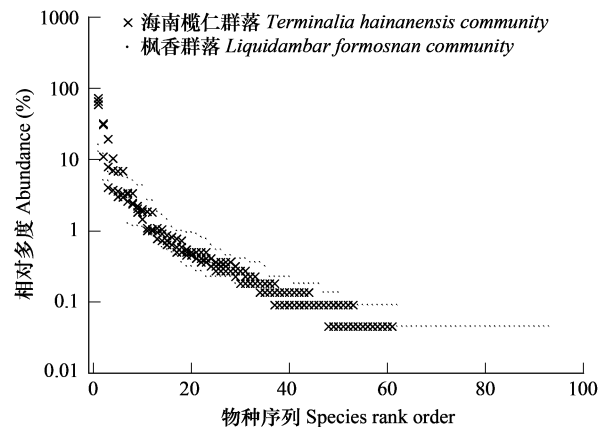


图 1 热带季雨林物种-相对多度曲线

Fig. 1 Species rank in relative abundance

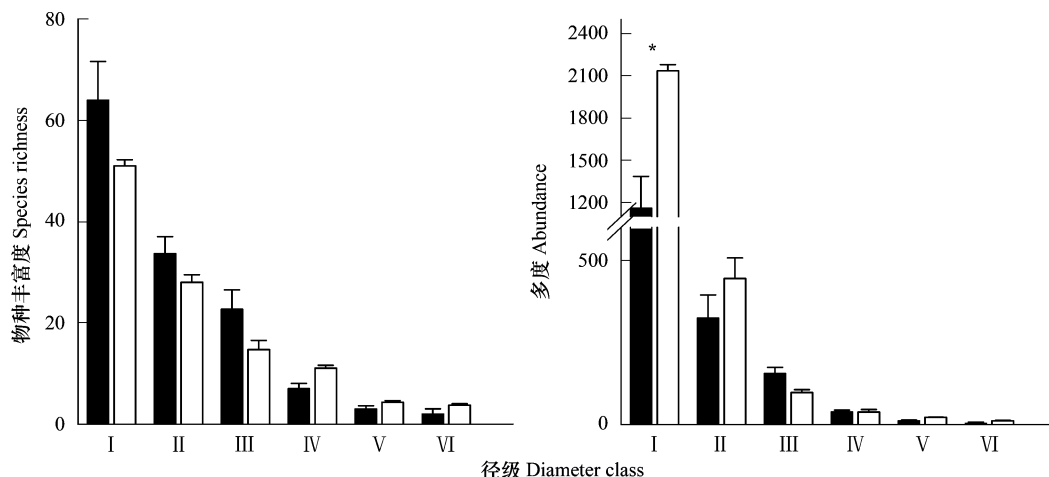


图 2 不同径级物种丰富度及个体多度

Fig. 2 Species richness and abundance in different diameter classes

黑色代表枫香群落,白色代表海南榄仁群落 black pillars represents *L. formosana* community, white pillars represents *T. hainanensis* community

枫香群落物种丰富度及个体多度除在第 I 高度级内与海南榄仁群落存在显著差异外($P < 0.05$),其它高

度级与海南榄仁群落均无显著差异($P>0.05$)(图3)。

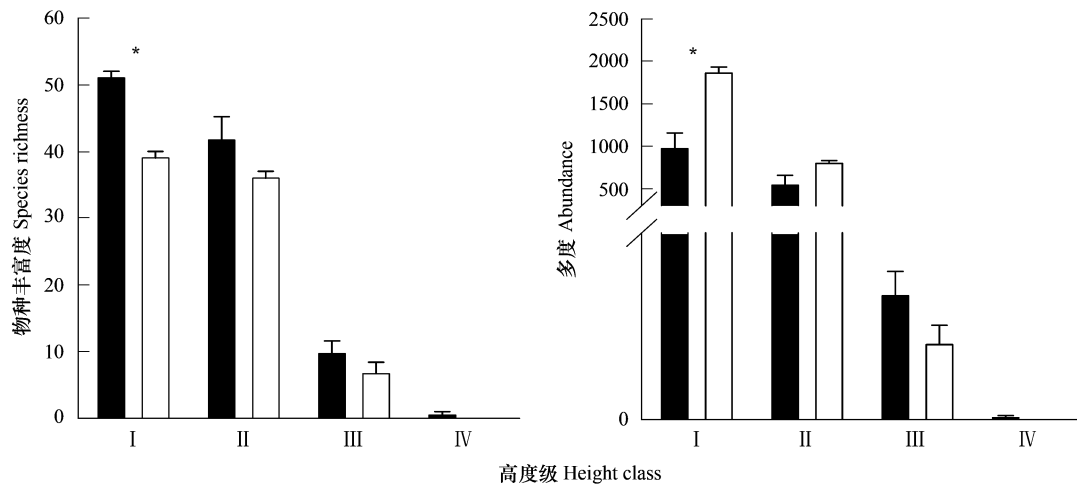


图3 不同高度级物种丰富度及个体多度

Fig. 3 Species richness and abundance in different height classes

黑色代表枫香群落,白色代表海南榄仁群落 black pillars represents *L. formosana* community, white pillars represents *T. hainanensis* community

2.3 干旱适应特征

2.3.1 落叶物种比例

枫香群落在灌木落叶物种丰富度上显著低于海南榄仁群落,而其它生长型落叶物种丰富度枫香群落与海南榄仁群落均无显著差异(图4)。枫香群落和海南榄仁群落在乔木、灌木、木质藤本及所有木本植物落叶物种个体多度上均无显著差异。

枫香群落林冠层中落叶种物种丰富度及个体多度与海南榄仁群落无显著差异(图4)。

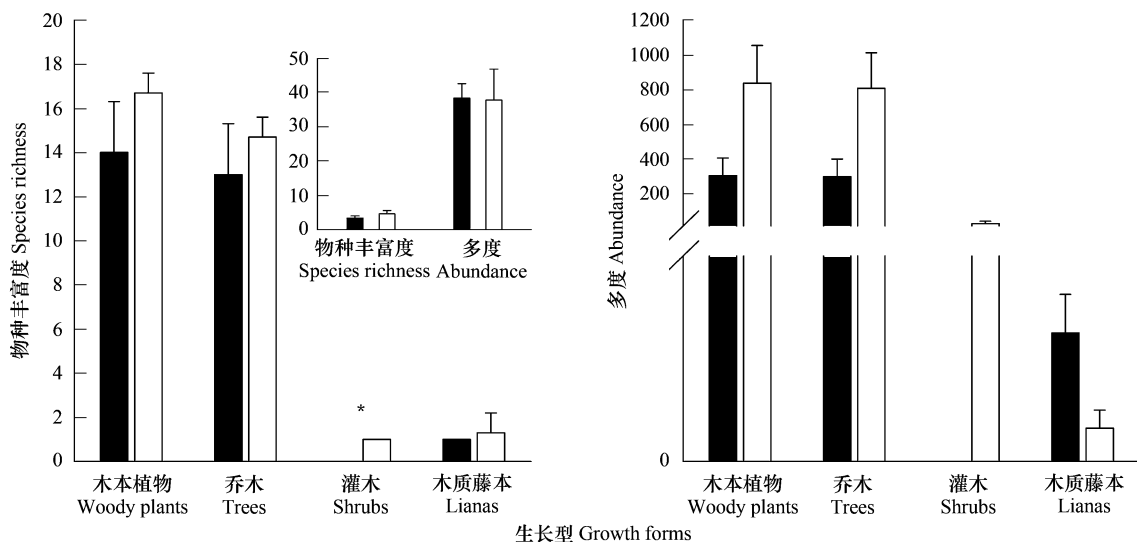


图4 枫香群落和海南榄仁群落落叶物种丰富度及个体多度

Fig. 4 Species richness and abundance of deciduous species in *L. formosana* community and *T. hainanensis* community

黑色代表枫香群落,白色代表海南榄仁群落,小图为两种群落类型林冠层落叶物种丰富度及个体多度 black pillars represents *L. formosana* community, white pillars represents *T. hainanensis* community. Small figure represents species richness and abundance of canopy in two communities

2.3.2 具刺物种比例

枫香群落与海南榄仁群落在具刺物种丰富度上存在显著差异(表4)。除木质藤本具刺物种丰富度枫香

群落与海南榄仁群落无显著差异外,其它各生长型具刺物种丰富度枫香群落显著低于海南榄仁群落。与具刺物种丰富度相似,除木质藤本具刺物种个体多度枫香群落与海南榄仁群落无显著差异外,其它各生长型具刺物种个体多度枫香群落显著低于海南榄仁群落。

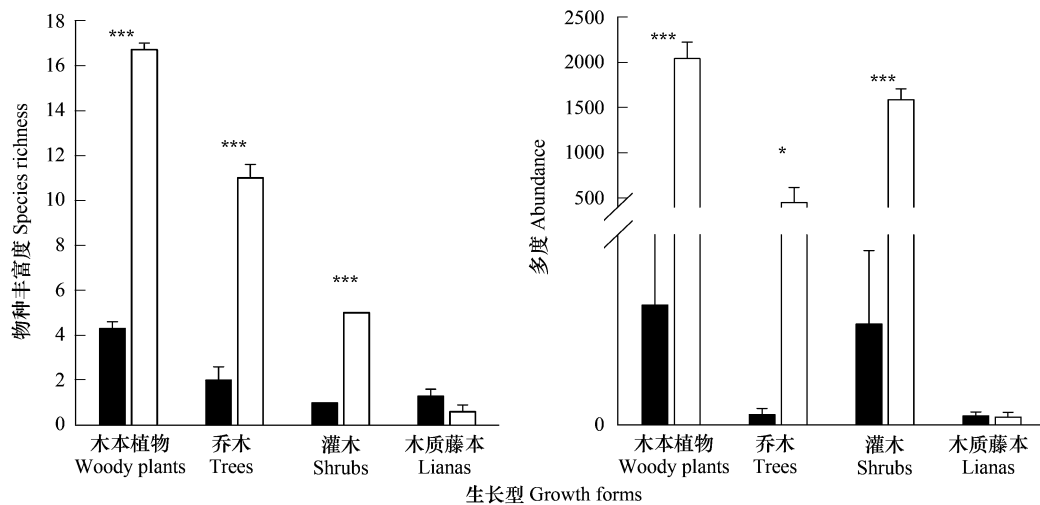


图5 枫香群落和海南榄仁群落具刺物种丰富度及个体多度

Fig. 5 Species richness and abundance of spinescent species in *L. formosana* community and *T. hainanensis* community

黑色代表枫香群落,白色代表海南榄仁群落 black pillars represents *L. formosana* community, white pillars represents *T. hainanensis* community

3 讨论

3.1 热带季雨林森林类型

热带季雨林这一森林类型一直以来都是一个颇具争议的话题^[31]。季雨林这一名词最早是由德国植物地理学家 A. F. W. Schimper 于 1903 年提出的,他根据气候条件划分热带森林类型,认为季雨林在旱季具有明显的无叶期,具有明显的季节性变化特性,并且认为季雨林是介于热带雨林和热带稀树草原之间的植被类型。而 Richards^[7]则把年降雨量在 700 ~ 1200mm、干旱月数为 6 ~ 8 月份气候条件下的森林定为落叶季雨林,这种落叶季节林相当于 Schimper 的季雨林^[32]。《中国植被》^[33]认为“季雨林是热带森林分布于热带北缘的一种植被类型”,属于地带性的典型植被。而朱华等^[31]、王伯荪和张炜银^[21]等认为热带季雨林是热带气候湿度梯度上的一种植被类型,是介于热带雨林和热带稀树草原之间的一个过渡类型,是受制于湿度因子的经度地带性植被类型。海南岛霸王岭林区属热带季风气候,年均温 23.6℃,年降雨量在 1500 ~ 2000mm 之间,干旱时间为 6 个月左右,根据 Richards 的分类原则,海南岛霸王岭属于热带季节性潮湿气候,因而常绿季节林为该地区的主要植被类型。因而从大的气候条件下考虑,霸王岭低海拔地区内不会出现热带季雨林这种森林类型。但由于局部地段土壤类型、土壤厚度和岩石裸露程度等因素造成土壤持水能力较低^[8],从而导致这些地段上的植被为应对水分亏缺而采取相应的适应策略——落叶,而常绿树种在旱季不能获得维持生理活动所必须的水分造成难以在季雨林中自然更新,或者更新后的幼苗难以继续存活。因此,局域性的地形、土壤持水力和养分含量等形成了海南岛霸王岭林区热带季雨林这种隐域性的植被类型。

气候条件,特别是热量和水分条件是决定陆地植被分布的主要因素。但人类的干扰也可以在一定程度上影响植被的分布。人为干扰是热带森林地区广泛存在的事件^[34,35],它不仅直接影响热带林的物种组成和群落结构^[36],同时会影响群落的立地环境。来自人类的刀耕火种和商业采伐是海南岛热带林两种主要的干扰方式,长期反复的刀耕火种和 20 世纪的商业采伐,使得海南岛热带林在物种组成、群落结构、季相与动态等方面发生了显著的变化,同时极大的改变了立地环境,例如反复的刀耕火种促进了水土流失,提高了岩石裸露程度,而森林采伐则破坏了土壤表层,增加了土壤紧实度^[37],降低了土壤养分和水分含量^[38],导致森林立地条件急剧恶化。一些喜湿喜肥的物种不适应立地条件而逐渐被一些耐旱耐贫瘠的物种所代替。此外,随着全

球极端气候条件出现频率的增加^[13,14],热带地区的年降水量正在显著减少,而且旱季持续时间和降水变化幅度均显著提高^[15,16],从而导致热带地区干旱程度加剧。由于热带季雨林能够很好的适应干旱气候,因而全球温度升高和旱季强度增加为热带季雨林的扩展提供了可能性。因此,无论从人类干扰还是从气候变化角度来说,海南岛热带季雨林都存在扩展的可能性。值得注意的是,霸王岭林区内的季雨林多数镶嵌分布在常绿的热带低地雨林中,因而热带季雨林与周围顶极群落的联系、低地雨林或者其它非季雨林物种在季雨林中的可补充性、全球气候变化下的热带季雨林动态都将是今后的研究重点。

3.2 热带季雨林群落物种组成及多样性

与热带雨林相比,热带季雨林物种优势度更加明显,具有明显的标志种^[39]。如云南热带季雨林的标志种为重阳木(*Bischofia javanica*)、楝树(*Melia azedarach*)和木棉(*Bombax malabarica*)等^[36]。海南岛热带季雨林的标志种与云南不同,在海南岛霸王岭林区热带季雨林的标志种为海南榄仁、枫香、毛萼紫薇和厚皮树(*Lannea coromandelica*)等。热带季雨林中不是所有这些种的组合,而是其中少数几个种的组合,在一些局部地段甚至形成单优势种群落^[30],因此,种群在群落中的优势度比热带雨林明显偏高。

表 5 热带林物种丰富度
Table 5 Species richness in tropical forests

森林类型 Forest types	地点 Site	样地面积 Plot area (m ²)	物种丰富度 Species richness	备注 Notes	参考文献 References
季雨林 Monsoon forest	云南 Yunnan	2600	60	包括乔木、灌木和藤本 All trees, shrubs and lianas	[40]
热带季雨林 Tropical monsoon forest	海南 Hainan	2500	59	包括乔木、灌木和藤本 DBH ≥ 1cm Trees, shrubs and lianas DBH ≥ 1cm	本研究 This study
热带季雨林 Tropical monsoon forest	海南 Hainan	2500	76	包括乔木、灌木和藤本 DBH ≥ 1cm Trees, shrubs and lianas DBH ≥ 1cm	本研究 This study
热带干旱林 Tropical dry forest	巴西 Brazil	2500	74	包括乔木、灌木和藤本 H > 1.3m Trees, shrubs and lianas H > 1.3m	[10]
热带干旱林 Tropical dry forest	哥斯达黎加 Costa Rica	10000	52	包括乔木、灌木和藤本 DBH ≥ 1cm Trees, shrubs and lianas DBH ≥ 1cm	[3]
热带山地雨林 Tropical montane rain forest	海南岛霸王岭 Bawangling of Hainan Island	10000	138	包括乔木和灌木 H > 1.5m Trees and shrubs H > 1.5m	[41]
热带山地雨林 Tropical montane rain forest	云南 Yunnan	2500	112	乔木 DBH ≥ 2cm Trees DBH ≥ 2cm	[42]
热带山地雨林 Tropical montane rain forest	云南 Yunnan	2500	121	木本植物 DBH ≥ 5cm Woody plants DBH ≥ 5cm	[43]
热带雨林 Tropical rain forest	海南岛北部 North of Hainan Island	900	90	木本植物 H > 1.5m Woody plants H > 1.5m	[44]

相对于物种丰富的热带雨林^[45],热带季雨林物种丰富度明显偏低。在海南岛热带季雨林中,2500m²样地内仅有物种 76 种(枫香群落)和 59 种(海南榄仁群落),这与云南的热带季雨林及巴西和哥斯达黎加的热带干旱林相接近,但明显低于热带山地雨林及热带雨林(表 5)。热带季雨林物种丰富度偏低的原因之一可能与土壤水分含量有关。在热带地区,水分是决定物种丰富度、组成和分布的最重要的环境因子^[17,46],而土壤水分含量过低也是形成季雨林的最主要原因之一^[7]。此外,群落中优势种季相的不同对群落的多样性也起着重要的影响。叶片是植物光合作用和其它生理活动的重要场所^[47],因而叶片的物候过程对于群落外貌、林下环境、群落内的物种多样性、更新、生态系统生产力以及动物食物来源等具有重要的调节作用^[19,48,49]。在热带季雨林中,林冠层物种多为落叶物种,导致旱季林下光照增加。林下光照条件改善的同时也造成了幼苗和

幼树必须面对旱季的水分胁迫。极端旱季时期,林下光照增加能够显著增加幼苗和幼树的死亡率^[50]。与此同时,来源于其它临近植物个体对水分的竞争也对幼苗的存活与生长产生重要影响^[51]。因此,在热带季雨林内,林下光照的增加在一定程度上限制了本地物种更新及外部物种的进入,降低了物种多样性。

3.3 热带季雨林群落适应干旱特征

落叶是树木和植物群落的重要功能特征,也是植被分类、水分状况、遥感监测和划分生长型的重要指标之一^[3]。热带地区树木落叶最主要和直接的原因是存在水分亏缺^[4,5],但严重的干扰(如火灾)、较低的林分密度、病虫害、养分匮乏等也可以导致树木落叶^[52]。树木落叶是群落季相变化最显著的特征之一,不同群落中,落叶物种丰富度及个体多度决定群落的季相变化特征。在海南岛霸王岭,热带季雨林群落中树木落叶的主要原因则是旱季土壤水分的缺乏。海南岛热带季雨林中,落叶物种丰富度及个体多度所占比例均较高,枫香群落及林冠层中分别达到了 36.36% 和 58.63%,而在海南榄仁群落中则高达 58.63% 和 95.42%,林冠层中树木在旱季几乎完全落叶。从落叶季相上来看,枫香群落落叶物种丰富度及个体多度明显低于海南榄仁群落,后者林冠层树木在旱季几乎完全落叶。树木的落叶改变了林下微环境,影响群落的更新、养分循环及生态系统功能。但热带季雨林群落年落叶量、落叶动态变化规律及其如何影响群落的养分循环和更新则是有待进一步探讨的问题。

具刺植物种类及个体所占比例多是热带季雨林群落的又一典型特征。植物具备枝刺、皮刺或叶刺既是一种防卫手段,同时也具有减少水分蒸发的作用。在干旱或半干旱地区的植物身体上具刺(如仙人掌和沙棘)是植物适应干旱条件的一种重要特征,一方面减少了植食动物啃食对树木个体的直接伤害,另外通过减少水分蒸发而提高树木在旱季的水分利用效率。在海南岛热带季雨林中,具刺物种种类丰富,如在海南榄仁群落中,乔木中具刺物种达到 11 种,灌木和木质藤本共有 6 种,而群落中的优势种海南榄仁和毛萼紫薇均是具刺物种,灌木层中的主要物种圆叶刺桑(*Taxotrophis aquifolioides*)和叶被木(*Phyllochlamys taxoides*)也是具刺物种。此外,海南岛热带季雨林中具刺物种植物个体所占比也均较高,如在海南榄仁群落中,乔木具刺植物个体占总量的 43.12%,而木本植物中具刺植物个体更是高达 73.99%。具刺植物种类及个体数量多是海南岛热带季雨林群落植物适应旱季土壤水分匮乏的另一重要特征。

References:

- [1] Jernvall J, Fortelius M. Maintenance of trophic structure in fossil mammal communities: site occupancy and taxon resilience. *The American Naturalist*, 2004, 164(5): 614—623.
- [2] John R, Dalling J W, Harms K E, *et al.* Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2007, 104(3): 864—869.
- [3] Bullock S H, Mooney H A, Medina E. *Seasonally Dry Tropical Forests* Cambridge: Cambridge University Press, 1995. 68—95.
- [4] Condit R, Watts K, Bohlman S A, *et al.* Quantifying the deciduousness of tropical forest canopies under varying climates. *Journal of Vegetation Science*, 2000, 11(5): 649—658.
- [5] Bohlman S A, Adams J B, Smith M O, *et al.* Seasonal foliage changes in the Eastern Amazon basin detected from Landsat thematic mapped images. *Biotropica*, 1998, 30(3): 376—391.
- [6] Martin P S, Yetman D A. Introduction and prospect: secrets of a tropical deciduous forest. In: Robichaux R H, Yetman D A, eds. *The Tropical Deciduous Forest of Alamogordo: Biodiversity of a Threatened Ecosystem in Mexico*. Tucson: University of Arizona Press, 2000. 3—18.
- [7] Richards P W. *The Tropical Rain Forest: An Ecological Study*. 2 ed Cambridge: Cambridge University Press, 1996. 37—58.
- [8] Whitmore T C. *An Introduction to Tropical Rain Forests*. 2 ed Oxford: Oxford University Press, 1998. 167—196.
- [9] Allen M F, Allen E B, Gomez-Pompa A. Effects of mycorrhizae and nontarget organisms on restoration of a seasonal tropical forest in Quintana Roo, Mexico: factors limiting tree establishment. *Restoration Ecology*, 2005, 13(2): 325—333.
- [10] Villela D M, Nascimento M T, Aragao L E O C, *et al.* Effect of selective logging on forest structure and nutrient cycling in a seasonally dry Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, 2006, 33(3): 506—516.
- [11] Werneck F P, Colli G R. The lizard assemblage from Seasonally Dry Tropical Forest enclaves in the Cerrado biome, Brazil, and its association with the Pleistocene Arc. *Journal of Biogeography*, 2006, 33(11): 1983—1992.

- [12] Jiang Y X, Guo Q S, Ma J. Classification and Character of Forest Community in China. Beijing: Science Press, 1998. 154—168.
- [13] Alley R B, Marotzke J, Nordhaus W D, *et al.* Abrupt climate change. *Science*, 2003, 299(5615): 2005—2010.
- [14] Thibault K M, Brown J H. Impact of an extreme climatic event on community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2008, 105(9): 3410—3415.
- [15] Malhi Y, Roberts J T, Betts R A, *et al.* Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science*, 2008, 319(5860): 169—172.
- [16] Malhi Y, Wright J. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 2004, 359(1443): 311—329.
- [17] Engelbrecht B M J, Comita L S, Condit R, *et al.* Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, 2007, 447(7140): 80—82.
- [18] Poorter L, Markesteijn L. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*, 2008, 40(3): 321—331.
- [19] Whitmore T C, *Tropical Rain Forests of the Far East*. 2 ed Oxford: Clarendon Press, 1984. 94—128.
- [20] Mooney H A, Bullock S H, Medina E, Introduction. In: Bullock S H, Mooney H A, Medina E, eds. *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. 1—8.
- [21] Wang B S, Zhang W Y. The groups and features of tropical forest vegetation of Hainan Island. *Guihaia*, 2002, 22(2): 107—115.
- [22] Zang R G, An S Q, Tao J P, *et al.* Mechanism of Biodiversity Maintenance of Tropical Forests in Hainan Island. Beijing: Science Press, 2004. 228—235.
- [23] Zang R, Tao J, Li C. Within community patch dynamics in a tropical montane rain forest of Hainan Island, South China. *Acta Oecologica*, 2005, 28(1): 39—48.
- [24] Jiang Y X, Lu J P. *Tropical Forest Ecosystem in Jianfengling of Hainan Island, China*. Beijing: Science Press, 1991. 43—76.
- [25] Cao M, Zou X, Warren M, *et al.* Tropical forests of Xishuangbanna, China. *Biotropica*, 2006, 38(3): 306—309.
- [26] Zheng Z, Feng Z, Cao M, *et al.* Forest Structure and Biomass of a Tropical Seasonal Rain Forest in Xishuangbanna, Southwest China. *Biotropica*, 2006, 38(3): 318—327.
- [27] Zheng Z, Shanmughavel P, Sha L, *et al.* Litter decomposition and nutrient release in a tropical seasonal rain forest of Xishuangbanna, Southwest China. *Biotropica*, 2006, 38(3): 342—347.
- [28] Gentry A H, Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In: Bullock S H, Mooney H A, Medina E, eds. *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. 146—194.
- [29] Chen H Y, Zhang Z Q, Chen F H, *et al.* *Flora Hainanica*(1~4). Beijing: Science press, 1964.
- [30] Editorial Committee of Flora of China. *Flora of China*. Beijing: Science press, 2004. Available from <http://www.cvh.org.cn/zhizhi/list.asp>.
- [31] Zhu H, Cao M, Hu H. Geological history, flora, and vegetation of Xishuangbanna, Southern Yunnan, China. *Biotropica*, 2006, 38(3): 310—317.
- [32] Zhu H. Reclassification of monsoon tropical forests in southern Yunnan, SW China. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(1): 170—174.
- [33] Wu Z Y. *Vegetation of China*. Beijing, Science press, 1980. 363—378.
- [34] Peres C A, Jos B, Laurance W F. Detecting anthropogenic disturbance in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution*, 2006, 21(5): 227—229.
- [35] Sheil D, Burslem D F R P. Disturbing hypotheses in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution*, 2003, 18(1): 18—26.
- [36] Guariguata M R, Ostertag R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 2001, 148(1): 185—206.
- [37] von Wilpert K, Schäffer J. Ecological effects of soil compaction and initial recovery dynamics: a preliminary study. *European Journal of Forest Research*, 2006, 125(2): 129—138.
- [38] Gillman G P, Sinclair D F, Knowlton R, *et al.* The effect on some soil chemical properties of the selective logging on a North Queensland rain forest. *Forest Ecology and Management*, 1985, 12(3-4): 195—214.
- [39] Jin Z Z. Basis character of tropical rain forest and monsoon forest in Yunnan. *Journal of Yunnan University*, 1983, 1&2: 197—207.
- [40] Wang H, Zhu H. A study on *Anogeissus acuminata* community. *Acta Botanica Yunnanica*, 1990, 12(1): 67—74.
- [41] Zang R G, Yang Y C, Jiang Y X. Community structure and tree species diversity characteristics in a tropical montane rain forest in Bawangling nature reserve, Hainan Island. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(3): 270—275.
- [42] Li Z S, Tang J W, Zheng Z, *et al.* Tree species diversity of tropical montane rain forest in Xishuangbanna, Yunnan. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(7): 1183—1188.
- [43] Zhu H, Xu Z F, Wang H, *et al.* Effects of fragmentation on the structure, species composition and diversity of tropical rain forest in Xishuangbanna, Yunnan. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(5): 560—568.

- [44] Yang X B, Wu Q S, Li Y L, *et al.* Characteristic of Tropical Forest Composition in North of Hainan Island. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005, 41(3): 19–24.
- [45] Mittelbach G G, Schemske D W, Cornell H V, *et al.* Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 2007, 10(4): 315–331.
- [46] ter Steege H, Pitman N C A, Phillips O L, *et al.* Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature*, 2006, 443(7110): 444–447.
- [47] Mooney H A, Ehleringer J R, Photosynthesis, in *Plant Ecology*, Crawley M J, Editor. Oxford: Blackwell Science Publication, 1997. 1–27.
- [48] Condit R, Ashton P S, Baker P, *et al.* Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 2000, 288(5470): 1414–1418.
- [49] Reich P B, Tilman D, Naeem S, *et al.* Species and functional group diversity independently influence biomass accumulation and its response to CO₂ and N. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2004, 101(27): 10101–10106.
- [50] Bunker D E, Carson W P. Drought stress and tropical forest woody seedlings: effect on community structure and composition. *Journal of Ecology*, 2005, 93(4): 794–806.
- [51] Coomes D A, Grubb P J. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs*, 2000, 70(2): 171–207.
- [52] Reich P B. Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. *Canadian Journal of Botany*, 1995, 73(2): 164–174.

参考文献:

- [12] 蒋有绪, 郭泉水, 马娟. 中国森林群落分类及其群落学特征. 北京: 科学出版社, 1998. 154–168
- [21] 王伯荪, 张炜银. 海南岛热带森林的植被类型及特征. *广西植物*, 2002, 22(2): 107–115.
- [22] 臧润国, 安树青, 陶建平, 等. 海南岛热带林生物多样性维持机制. 北京: 科学出版社, 2004. 228–235
- [24] 蒋有绪, 卢俊培, 等. 中国海南岛尖峰岭热带林生态系统. 北京: 科学出版社, 1991, 43–76
- [29] 陈焕镛, 张肇骞, 陈封怀, 等. 海南植物志(第1-4卷). 北京: 科学出版社, 1964
- [30] 中国植物志编辑委员会. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 2004. <http://www.cvh.org.cn/zhiwuzhi/list.asp>
- [32] 朱华. 滇南热带季雨林的一些问题讨论. *植物生态学报*, 2005, 29(1): 170–174.
- [33] 吴征镒. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1980. 363–378.
- [39] 金振洲. 论云南热带雨林和季雨林的基本特征. *云南大学学报*, 1983, 1&2: 197–207.
- [40] 王洪, 朱华. 滇南榆绿木群落的初步研究. *云南植物研究*, 1990, 12(1): 67–74.
- [41] 臧润国, 杨彦承, 蒋有绪. 海南岛霸王岭热带山地雨林群落结构及树种多样性特征的研究. *植物生态学报*, 2001, 25(3): 270–275.
- [42] 李宗善, 唐建维, 郑征, 等. 西双版纳热带山地雨林群落乔木树种多样性研究. *应用生态学报*, 2005, 16(7): 1183–1188.
- [43] 朱华, 许再富, 王洪. 西双版纳片断热带雨林的结构、物种组成及其变化的研究. *植物生态学报*, 2000, 24(5): 560–568.
- [44] 杨小波, 吴庆书, 李跃烈, 等. 海南北部地区热带雨林的组成特征. *林业科学*, 2005, 41(3): 19–24.