

西双版纳热带季节雨林的树种组成和群落结构动态

胡跃华^{1,2}, 曹敏^{1,*}, 林露湘¹

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 研究了西双版纳热带季节雨林 1 hm² (hectare) 动态监测样地 1993 年与 2007 年之间树种组成和群落结构的变化。对样地中胸径 ≥ 5 cm 的乔木进行了每木调查。目前其树种组成的热带分布科、属所占比例分别为 91% 和 94%, 具有较高比例的热带植物区系性质。在 1993 年与 2007 年两次调查之间, 树种数量由 145 种增至 179 种, 仅有 1 到 2 个个体的稀有树种所占比例从 54% 降为 51.1%。从森林的垂直结构来看, A、B、C 三层的个体死亡率分别为 12.8%、12.9% 和 19.0%, 各层树木的增长率分别为 -8.5%、-1.4% 和 44.8%。与此相对应, C 层小径级的树木所占比例有较大提高。虽然小径级的树木在种类和数量上比例增大, 但个体数量和种类组成相对稳定的 A、B 层优势树种变化不大, 维持了群落结构的稳定性。14a 间, 群落中新增加的具有先锋性质的树种不超过 5 个。1993 年时, A、B 两层尚有先锋树种存在, 2007 年已经从 A、B 两层中退出。因此, 从 14a 间树种组成和群落结构的变化来看, 虽然具有树木的死亡和增补, 但其物种成分和群落结构的总体格局没有明显的变化, 处于动态平衡过程中。

关键词: 热带季节雨林; 森林动态; 树种组成

Dynamics of tree species composition and community structure of a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, Southwest China

HU Yuehua^{1,2}, CAO Min^{1,*}, LIN Luxiang¹

1 Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

Abstract: We studied the dynamics of tree species composition and community structure in an 1 hm² tropical seasonal rain forest plot in Xishuangbanna between two censuses in 1993 and 2007. All the trees DBH (diameter at breast height) ≥ 5 cm in the plot were measured and identified in 1993 and 2007 respectively. The results of 2007 survey showed that the proportions of tropical affinity at the levels of family and genus were 91% and 94% respectively, which was generally consistent with the pattern of the first census conducted 14 years ago. The number of tree species in the plot increased from 145 in 1993 to 179 in 2007, and the proportion of tree species with only one or two individuals decreased from 54% in 1993 to 51.1% in 2007. The mortalities of trees in layers A, B and C were 12.8%, 12.9% and 19.0%. Correspondingly, the rate of tree recruitment were -8.5%, -1.4% and 44.8% in layers A, B and C. Meanwhile the proportion of stems with small DBH classes increased significantly. However, the number of trees and the number of species in layers A and B kept relatively stable. Over the last 14 years, the pioneer tree species in layers A and B in 1993 were excluded, even though some other pioneer tree species (fewer than five) were recruited into the layer C in 2007. In conclusion, the species composition and structure of this forest were changed in terms of treefall and recruitment during the past 14 years, but the general vegetation pattern of the forest was kept in a state of dynamic equilibrium.

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向资助项目 (KZCX2-YW-430-03)

收稿日期: 2008-12-12; **修订日期:** 2009-03-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: caom@xtbg.ac.cn

Key Words: tropical seasonal rain forest; forest dynamics; tree species composition

热带雨林是地球上结构最复杂的森林生态系统类型,拥有最高的树种多样性^[1]。中国的热带雨林主要分布在西藏东南部、云南、广西、台湾的南部和海南岛,在植被地理上属于亚洲热带雨林向北延伸的部分。西双版纳和海南岛目前仍覆盖着相对较大面积的热带森林^[2]。近年来,我国学者对于海南和云南的热带雨林群落结构组成和植物区系组成已经开展了部分研究^[3-7],但这些研究主要侧重于于不同类型间的横向比较,而针对同一片热带季节雨林固定区域的长期动态监测研究报道较为少见。由于热带雨林的不稳定性已经成为热带生态系统的特征之一^[8-11],因此对于热带雨林动态过程的研究就成为一个迫切而重要的问题。

研究森林动态变化实际就是对森林长期监测过程。通过长期监测森林内物种组成变化了解森林变化规律,掌握森林对气候变化的响应方式^[12-14],为森林保护和管理提供理论依据^[15]。通过长期监测可以获得森林树种的死亡率、存活率和生长率等基本数据,预测森林内乔木种群发展趋势^[16]。近几十年来,在人口增长与经济利益驱动下,西双版纳州热带森林面积锐减,森林覆盖率由 20 世纪 50 年代的 60% 减少到 90 年代初的 27% 左右^[4],尤其是处于低海拔的热带季节雨林大量减少,而橡胶林面积急剧增加,森林破碎化程度相当严重^[17]。在这种热带季节雨林片断化存在的状况下,研究热带季节雨林乔木群落组成和结构变化对于保护和指导实施对西双版纳地区热带雨林保护工作提供理论支持。

本文对比了西双版纳热带季节雨林 1 hm² 动态监测样地 1993 年树种清查和 2007 年复查的两次数据,以探究该群落 14a 间树种组成和结构的变化,并分析了该群落树种成分的变化状况,同时将该样地与西双版纳地区其他不同演替阶段的森林群落进行比较,判断该群落的演替状况,为西双版纳地区热带季节雨林的保护和开发提供理论依据。

1 研究地区和方法

1.1 研究区概况

西双版纳位于我国西南部 (21°09' — 22°33' N, 99°58' — 101°50' E), 南与老挝、缅甸接壤, 西、北、东三面与滇西南山原、山地相连, 属于横断山系的余脉, 坝区的平均海拔为 550 m 左右。该区是热带东南亚向温带亚洲过渡的生态交错带, 泛北极植物区系和古热带植物区系在这里混合交融, 被认为是中国生物多样性保护的优先区域之一^[18-19, 4]。由于它独特的地理位置和西南季风的强烈影响, 该区呈现出明显的季节性气候, 形成了干湿分明的旱季和雨季, 雨季从 5 月份一直持续到 10 月份, 其间降雨量占全年降雨量的 80% 以上。对应于这种独特的地理位置和气候特征, 在该区的山谷、低地和水分条件较好的低山环境中形成了独具特色的热带季节雨林^[4]。

1.2 调查方法

1.2.1 样地概况

为了监测中国热带森林生态系统的长期动态, 中国生态系统研究网络 (CERN) 于 1993 年 3 月在西双版纳勐仑镇至巴卡小寨公路的 55km 路碑处南侧保护完好的森林中建立了一块 1 hm² (100 m × 100 m) 的长期生态学监测样地, 样地正处于自然保护区的核心区, 坐落于两个小山丘之间一块呈东西走向的湿润沟谷中, 谷底宽约 40 m, 样地两侧的坡度大约在 15—20° 之间, 沟底有溪流穿过^[20]。林下土壤是由白垩系紫色砂岩发育而成的砖红壤^[21]。样地所属的森林类型为热带季节雨林, 绒毛番龙眼 (*Pometia tomentosa*)、梭果玉蕊 (*Barringtonia macrostachya*) 和白颜树 (*Gironniera subaequalis*) 为该群落的优势树种。山坡的上半部分为南亚热带季风常绿阔叶林。样地被划分为 100 个次级样方 (10 m × 10 m)。1993 年, 对样地内所有胸径 (DBH) ≥ 5 cm 的树木均进行了编号、挂牌, 同时记录其种名、高度、胸围。每棵树木胸围测量处均用油漆标记。对于板根高度大于 1.3 m 的大树, 测量位置选取在板根以上树干趋于均匀的最低位置。2007 年与 1993 年的树木清查方法一致。由于该保护区成立于 1958 年, 因此自建成之后保护区内的森林一直没有遭受过重大的自然或人为干扰^[22]。

1.2.2 数据处理方法

树种的重要值计算公式为:重要值 (IV) = 相对密度 + 相对频度 + 相对优势度^[23]。同时计算了该群落的 Simpson 指数、Shannon-Wiener 多样性指数以及 Pielou 均匀度指数,计算方法分别如下^[24]:

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2 \quad H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln(p_i) \quad E = H' / \ln S$$

式中, D 为 Simpson 指数; H' 为 Shannon-Wiener 指数; S 为群落树种总数; P_i 为第 i 个树种在群落中所占比例。最后用了稀释化 (Rarefaction) 超几何分布公式计算本样地与西双版纳地区其他样地树种数量的差异^[25]。

$$E(S_n) = \sum_{i=1}^S \left[1 - \frac{\binom{N-N_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right]$$

式中, $E(S_n)$ 为 n 个个体的理论期望物种数; n 为随机抽取的个体数; S 为总物种数; N_i 为第 i 个物种的个体数。种面积曲线绘制:面积序列取 $0.1-1 \text{ hm}^2$,以 0.1 hm^2 为公差的等差数列。由于该样地由 100 个 $10 \text{ m} \times 10 \text{ m}$ 的次级样方组成,因此随机地从 100 个样方抽取 10—100 以 10 为公差的等差数列以代表面积;每个面积值取样重复 100 次,由此产生物种-面积曲线。所有计算和绘图均在 R 软件中进行^[26]。

2 结果

2.1 群落树种组成的变化

2.1.1 区系组成

从 2007 年该群落属的分布区类型组成看出,94% 的属是热带分布 (图 1),较 1993 增加了一个北温带分布型的属^[27],该分布型仅有 1 属为槭属 (*Acer*),其余的分布区类型与 1993 年的完全一致。2007 年记录的 46 科中有 42 科属于热带主要分布,占到了总数的 91%。因此,该样地的植物区系成分仍以热带分布的属为主。

2.1.2 树种组成变化

1993 年记录了树种 47 科 101 属 150 种^[23],2007 年记录了树种 46 科 111 属 179 种。经过核实,1993 年调查中 5 个未鉴定的个体之中,有 3 个不是新增加的种,其余 2 个至其死亡仍未鉴定,因此,在数据对比分析时去掉了这 5 个种,则 1993 年的数据实为 46 科 98 属 145 种。群落消失了 2 科 6 属 24 种,新增了 2 科 20 属 58 种。消失的科为:鼠刺科 (*Escalloniaceae*) 和鼠李科 (*Rhamnaceae*);新增的科为:槭科 (*Aceraceae*) 和芸香科 (*Rutaceae*)。消失的属为:子楝树属 (*Decaspermum*)、假山龙眼属 (*Heliciopsis*)、多香木属 (*Polyosma*)、乌柏属 (*Sapium*)、积棋属 (*Hovenia*) 和山黄麻属 (*Trema*)。新增的属如:赤材属 (*Lepisanthas*)、红椿属 (*Toona*)、槭属 (*Acer*) 和油丹属 (*Alseodaphne*) 等。树种新增与死亡的变幅为 82 种。

比较 1993 年与 2007 年重要值前 25 位 (1993 年重要值表详情参考^[23]) 的树种之后看出,群落的优势成分在种类上基本不变 (表 1)。绒毛番龙眼、梭果玉蕊和白颜树仍然占据前 3 位顺序。后 22 位的顺序略有变化。金钩花 (*Pseuduaria indochinensis*)、勐仑翅子树 (*Pterospermum menglunense*)、常绿苦树 (*Pterospermum*

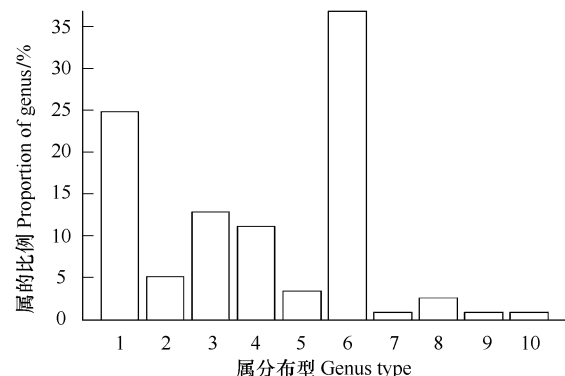


图 1 2007 年度调查结果:属的植物区系分布状况

Fig. 1 The results of 2007: The status of Distribution types of genus

1: 泛热带分布; 2: 热带亚洲和热带美洲间断分布; 3: 旧世界热带分布; 4: 热带亚洲至热带大洋洲分布; 5: 热带亚洲至热带非洲分布; 6: 热带亚洲 (印度-马来西亚分布); 7: 北温带分布; 8: 东亚和北美间断分布; 9: 地中海、西亚至中亚分布; 10: 东亚分布。植物区系分布类型按照吴征镒的定义^[27]

menglunense) 和割舌树 (*Walsura robusta*) 替代了假多瓣蒲桃 (*Syzygium polypetaloides*)、直脉杜英 (*Elaeocarpus prunifolioides* var. *rectinervis*)、网脉核果木 (*Drypetes perreticulata*) 和白穗柯 (*Lithocarpus leucostachyus*) 进入了重要值的前 25 位。

表 1 2007 年样地内重要值居前 25 位的树种

Table 1 The characteristics of the 25 tree species with the biggest importance values (IV) in 2007

顺序 Sequence	种名 Species name	植株总数 Total number of trees	平均胸径 Mean DBH /cm	平均树高 Mean height /m	平均基面积 Mean BA /cm ²	重要值 IV
1	绒毛番龙眼 <i>Pometia tomentosa</i>	36	40.6	25.60	1898	28.65
2	梭果玉蕊 <i>Barringtonia macrostachya</i>	45	18.6	13.16	377	14.30
3	白颜树 <i>Girardinia subaequalis</i>	48	16.0	13.56	266	13.30
4	细柄罗伞 <i>Ardisia tenera</i>	52	8.6	6.97	68	10.24
5	蚊花 <i>Mezzettiopsis creaghii</i>	44	10.0	7.66	110	9.81
6	滇南溪桫 <i>Chisocheton siamensis</i>	35	11.9	10.82	163	8.90
7	思茅崖豆 <i>Millettia leptobotrya</i>	39	7.5	7.09	51	7.29
8	玉蕊 <i>Barringtonia pendula</i>	18	22.3	14.51	515	6.49
9	千果榄仁 <i>Terminalia myriocarpa</i>	1	152.6	41.00	18277	5.89
10	金钩花 <i>Pseuduaria indochinensis</i>	19	9.6	8.32	111	4.75
11	毒鼠子 <i>Dichapetalum gelonioides</i>	20	10.2	10.18	101	4.57
12	尖叶茜树 <i>Randia acuminatissima</i>	22	7.1	6.67	42	4.57
13	棒柄花 <i>Cleidion brevipetiolatum</i>	17	13.1	9.82	196	4.55
14	木奶果 <i>Baccaurea ramiflora</i>	17	11.5	8.99	140	4.50
15	云树 <i>Garcinia cowa</i>	16	10.9	11.79	122	4.27
16	龙果 <i>Pouteria grandifolia</i>	9	20.7	14.77	739	4.12
17	勐仑翅子树 <i>Pterospermum menglunense</i>	9	16.1	10.98	792	4.02
18	多花白头树 <i>Garuga floribunda</i>	7	25.1	23.10	962	3.69
19	青藤公 <i>Ficus langkokensis</i>	14	10.5	9.49	98	3.63
20	常绿苦树 <i>Picrasma javanica</i>	11	15.6	11.55	310	3.57
21	毛麻楝 <i>Chukrasia tabularis</i> var. <i>velutina</i>	1	116.2	45.00	10605	3.51
22	割舌树 <i>Walsura robusta</i>	14	13.8	12.40	216	3.51
23	美脉杜英 <i>Elaeocarpus varunua</i>	5	34.8	24.40	1389	3.29
24	普文楠 <i>Phoebe puwenensis</i>	7	22.0	14.47	782	3.17
25	景洪猴欢喜 <i>Sloanea cheliensis</i>	9	20.7	14.98	429	3.13

2.1.3 群落的树种多样性变化

Shannon-Wiener 和 Simpson 指数在 1993 年为 4.31 和 0.98, 2007 年为 4.46 和 0.98, Pielou 均匀度指数皆为 0.596。2007 年 $DBH \geq 5$ cm 的个体数为 964, 1993 年为 730, 主要是小径级的小树增长, 而大径级的个体数量和种类数量相对稳定 (表 2)。

2007 年群落中只有 1 或 2 个个体的树种占 51.1% (图 2), 这与 1993 年结果相似, 并且种序图走势基本相同。此外, 与 1993 年一样, 2007 年仅有 8 个树种的个体数超过 20。2007 年 $DBH \geq 5$ cm 和 DBH

≥ 10 cm 两个径级的物种-面积曲线显示出随面积增加而增加的趋势 (图 3), 这与 1993 年的趋势相似。

2.2 群落结构变化

目前群落的平均高度为 11.38 m, 较 1993 年的 13.02 m 有所下降。1993 年调查时, 乔木群落被划分为: C 层 (高度低于 16 m)、B 层 (高度在 16—30 m 之间) 和 A 层 (高度超过 30 m) [23]。图 4 展示了 2007 年乔木

表 2 2007 年度与 1993 年度不同径级树木种类和个体数量的比较

Table 2 A comparison of number of species and number of individuals in different DBH classes for 1993 and 2007

指标 Index	总个体数 Total number of individuals		树种数 Total number of species	
	1993	2007	1993	2007
$DBH \geq 5$ cm	731	964	145	179
$DBH \geq 10$ cm	386	398	120	111
$DBH \geq 20$ cm	191	190	81	80

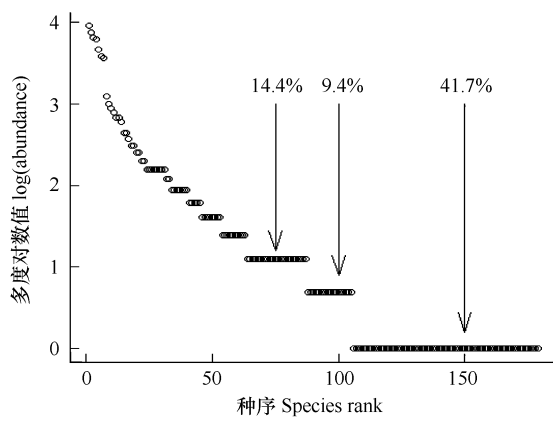


图2 2007 年度调查的种序图

Fig. 2 Rank/abundance diagram of the tree species in the plot in 2007

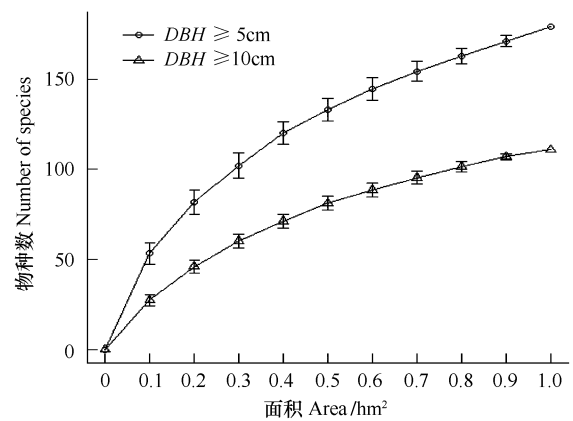


图3 2007 年度调查的物种-面积曲线

Fig. 3 Species-area curve of the plot in 2007

群落高度的频度分布状况。A、B 两层的个体数量及其所占比例均有所下降,两层比例之和从 1993 年的 27.8% 降低为 16.8%;仅 C 层在个体数和比例上有明显增加(增加 240),接近 1993 年 C 层总数的一半(表 3)。

2007 年 C 层有 776 个个体,所占比例超过 4/5。常见种有细罗伞(*Ardisia tenera*)、蚁花(*Mezettiopsis creaghii*)、云南玉蕊等。B 层有 145 个个体,常见有直脉杜英(*Elaeocarpus prunifolioides* var. *rectinervis*)、割舌树(*Walsura robusta*)和网脉核实(*Drypetes perreticulata*)等。有 43 个个体位于 A 层,如:绒毛番龙眼、梭果玉蕊和白颜树和毛麻楝(*Chukrasia tabularis* var. *velutina*)等。

表3 样地 2007 和 1993 三个层次的树木个体数和所占比例的比较

Table 3 A comparison of proportion and individual of each layer for 2007 and 1993

调查时间 Census time	C 层 Layer C		B 层 Layer B		A 层 Layer A	
	2007	1993	2007	1993	2007	1993
个体数 Number of individuals	776	536	245	147	43	47
比例 Proportion/%	80.5	72.2	15.0	21.0	4.5	6.7

群落的平均基面积(BA: basal area)由 0.043 m²/株下降到 0.033 m²/株(表 4)。2007 年 DBH 小于 15 cm 的个体占 73.3%,较 1993 年增加了 9.3%;DBH 在 15—79.9 cm 的个体所占比例从 1993 年的 35% 下降到 26%,DBH 大于 80 cm 的个体仅只有 8 株,占不到 1% 的比例(图 5)。DBH 大于 100 cm 的树木仅有 3 株:绒毛番龙眼、毛麻楝和千果榄仁,DBH 分别为 109.9、116.2 cm 和 152.6 cm。

3 讨论

3.1 群落树种组成的变化

14 年来,该群落的树种组成在稳定中有所增加,未发生变化的种类有 43 科 92 属 121 种,新增 58 个树种,消失树种 24 个,2007 年树种数量是 1993 年的 1.23 倍。该群落树种变幅达 82 种,加上 121 个未发生变化的树种,前后共计 203 种。从时间上来看,该群落的树种丰富度水平变化还是较大,但主要集中于幼树、小树层。从重要值排序前 25 位的树种看(表 1),优势树种的基本成分不变,发生变化的树种主要表现为假多瓣蒲桃

表4 2007 和 1993 两次样地调查树木的基面积和平均树高的对比

Table 4 A comparison of basal area and tree height for 2007 and 1993

年份 Year	平均基面积 Mean BA / (m ² /tree)	平均树高 Mean Height / (m/tree)	总基面积 Total BA / (m ² /hm ²)
2007	0.033	11.38	32.28
1993	0.043	13.02	31.28

(*Syzygium polypetaloides*)、直脉杜英 (*Elaeocarpus prunifolioides* var. *retinervis*)、网脉肉托果 (*Semecarpus reticulata*) 和白穗柯 (*Lithocarpus leucostachyus*) 退出了排序的前 25 位,而金钩花、勐仑翅子树、常绿苦树和割舌树则增补进入了重要值在前 25 位的树种。由于样地处于保护区的核心区,近几十年来没有遭遇过重大的人为干扰以及灾难性自然气候的影响^[22],因此其优势种能够长期保持相对稳定。在整体水平上,该群落的树种组成变化表现为稀有种的数量增幅较大,多度较大的树种数量变化较小。再看不同径级的树木组成变化,小径级树木的树种数量增幅较大,而大径级树木的树种数量较为稳定(表 5)。总体来看,该群落优势树树种的种类数量稳定,但小径级树木的种类数量明显增加。

2007 年调查结束时,该群落共有 2 科 6 属 24 种消失,新增了 2 科 20 属 58 种。通过比较消失树种和新增树种的总基面积、平均树高和个体数等特征(表 6),发现消失树种的总基面积和平均树高皆大于新增的树种。这说明消失的树种具有较高的生物量,随着它们的死亡,为其它树种的生长提供了资源和空间。对小径级的树木而言,资源和空间的可利用性相对增强,导致了小径级树木个体数量的剧增。

3.2 群落结构的变化

从该群落 2007 年各层的树高、先锋种数量、树种数量和平均胸径等基本特征来看(表 7),群落的结构特征在整体上变化较小,但 C 层的树种数量变化较大,因此我们认为该群落是处于一种动态的平衡状态中。在过去的 14a 中,A 层有 6 株大树死亡,B 层有 19 株树木死亡,C 层也有 102 株小树死亡,同时 C 层新增了 361 个个体,而 A、B 两层则没有新增个体。计算得 A、B 和 C 三层的死亡率分别为 12.8%、12.9% 和 19.0%。

3.3 群落树种的生态学成分的变化

根据树种的生长和繁殖特性,Whitmore 将森林中的树种分为先锋种、过渡种和顶极种这 3 个生态学种组^[28]。基于他对这些种组的定义,14a 来该群落中死亡的先锋种有:黄毛榕 (*Ficus fulva*)、青果榕 (*Ficus variegata* var. *chlorocarpa*)、白楸 (*Mallotus paniculatus*)、山黄麻,共 5 个个体。具有过渡种性质的树种有:印度锥 (*Castanopsis indica*) 和披针叶楠 (*Phoebe lanceolata*) 等。具有顶极种特征的树种有:绒毛番龙眼、梭果玉蕊

(*Barringtonia macrostachya*)、毒鼠子 (*Dichapetalum gelonioides*) 和云树 (*Garcinia cowa*) 等。群落原有的先锋种中,仅有气达榕 (*Ficus racemosa* var. *micuelii*) 保存下来,且只有一个个体。过渡种有:大花哥纳香、高檐蒲

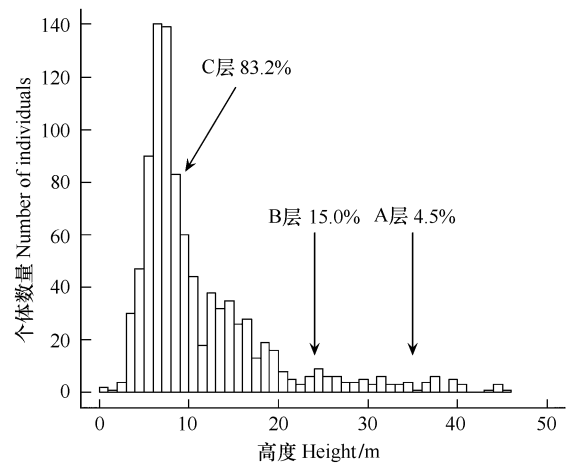


图 4 2007 年样地内树木个体数在不同高度的分布状况

Fig. 4 Height distribution of the trees in the plot in 2007

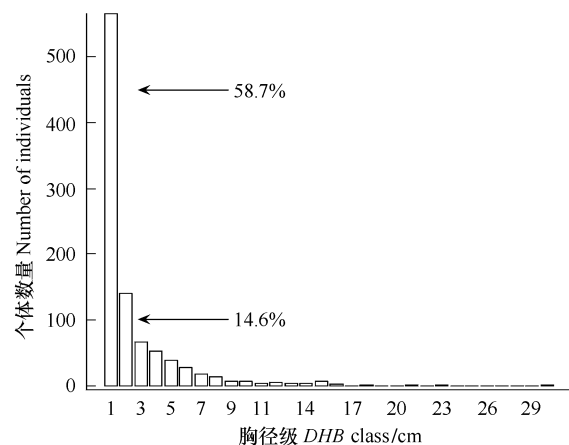


图 5 2007 年度树木在不同径级的个体分布状况

Fig. 5 DBH distribution of the trees in the plot in 2007

胸径径级 1: $5 \leq DBH \leq 9.9$ cm; 2: $10 \leq DBH \leq 14.9$ cm; 3: $15 \leq DBH \leq 19.9$ cm; 4: $20 \leq DBH \leq 24.9$ cm; 5: $25 \leq DBH \leq 29.9$ cm; 6: $30 \leq DBH \leq 34.9$ cm; 7: $35 \leq DBH \leq 39.9$ cm; 8: $40 \leq DBH \leq 44.9$ cm; 9: $45 \leq DBH \leq 49.9$ cm; 10: $50 \leq DBH \leq 54.9$ cm; 11: $55 \leq DBH \leq 59.9$ cm; 12: $60 \leq DBH \leq 64.9$ cm; 13: $65 \leq DBH \leq 69.9$ cm; 14: $70 \leq DBH \leq 74.9$ cm; 15: $75 \leq DBH \leq 79.9$ cm; 16: $80 \leq DBH \leq 84.9$ cm; 17: $85 \leq DBH \leq 89.9$ cm; 18: $90 \leq DBH \leq 94.9$ cm; 19: $95 \leq DBH \leq 99.9$ cm; 20: $100 \leq DBH \leq 104.9$ cm; 21: $105 \leq DBH \leq 109.9$ cm; 22: $110 \leq DBH \leq 114.9$ cm; 23: $115 \leq DBH \leq 119.9$ cm; 24: $120 \leq DBH \leq 124.9$ cm; 25: $125 \leq DBH \leq 129.9$ cm; 26: $130 \leq DBH \leq 134.9$ cm; 27: $135 \leq DBH \leq 139.9$ cm; 28: $140 \leq DBH \leq 144.9$ cm; 29: $145 \leq DBH \leq 149.9$ cm; 30: $150 \leq DBH \leq 154.9$ cm

桃和银叶巴豆 (*Croton argyratus*) 等。14a 之后,群落中新增的先锋种为:白楸、鸡嗉子榕 (*Ficus semicordata*)、异叶榕 (*Ficus heteromorpha*) 和硬皮榕 (*Ficus callosa*),且每个树种仅有一个个体,共计 4 个。常见的演替过渡种如:印度锥、思茅崖豆、披针叶楠。顶极种见表 1。

表 5 1993 年和 2007 年两次调查不同径级树木的科、属、种数量的比较

Table 5 A comparison of family, genus and species in different DBH classes between the two censuses in 1993 and 2007

年份 Year	5 cm ≤ DBH ≤ 10 cm			10cm < DBH ≤ 20 cm			DBH > 20 cm		
	科数 Number of family	属数 Number of genus	种数 Number of species	科数 Number of family	属数 Number of genus	种数 Number of species	科数 Number of family	属数 Number of genus	种数 Number of species
1993	37	75	97	35	59	69	33	60	81
2007	42	98	140	32	64	73	35	60	80

表 6 1993 年和 2007 年两次调查的死亡和新增树种的比较

Table 6 A comparison in the number of lost species and recruited species between the two censuses in 1993 and 2007

项目 Item	所属层 Layer	平均树高 Mean height /m	总基面积 Total BA /m ²	个体数 Number of individual	平均胸径 Mean DBH /cm	分布的样方数 Number of dispersed quadrats
消失树种 Lost species	A、B、C	11.57	4.32	127	14.79	63
新增树种 Recruited species	C	6.74	1.18	361	6.29	88

表 7 2007 年群落 A、B 和 C 层的基本特征

Table 7 The basic characteristics of layers A, B and C in 2007

项目 Items	A 层 Layer A		B 层 Layer B		C 层 Layer C	
	1993	2007	1993	2007	1993	2007
平均树高 Average tree height/m	37.1	36.9	22.6	20.0	13.0	11.1
先锋种数量 Number of pioneer species	1	0	0	0	5	5
树种数量 Number of tree species	27	24	62	62	114	159
平均胸径 Mean DBH/cm	62.6	62.0	27.8	29.6	9.8	8.9
平均基面积 Mean BA/m ²	0.3470	0.3574	0.0682	0.0760	0.092	0.0076
总基面积 Total BA (m ²)	16.31	15.37	10.03	11.02	4.95	5.89
分布的样方数 Number of dispersed quadrats	39	36	79	76	97	99

在 A 层树种中,景洪猴欢喜 (*Sloanea cheliensis*)、山黄麻 (*Trema orientalis*)、网脉肉托果 (*Semecarpus reticulata*)、浆果乌桕 (*Sapium baccatum*)、火桐 (*Firmiana colorata*) 和依江枳椇 (*Hovenia acerba* var. *kiukiangensis*) 各死亡 1 株,其中只有山黄麻是先锋种,其余都是演替中后期的树种。同时,C 层新增的个体中仅有 4 个先锋种,其余为顶极种和过渡种,说明 C 层的大部分树种具有耐阴性。由于调查的对象为胸径大于或等于 5 cm 的个体,树木在郁闭的林下从幼苗生长到胸径等于或超过 5 cm 需要较长的时间,因此新增的树种应该多数来自林下长期存在的耐阴种。C 层新增个体的分布较广,在整个样地全部 100 个样方中,88 个样方中均发现有新增个体,而 A 层死亡的大树仅分布在 6 个样方中。新增的 4 个先锋种与死亡大树的位置关系是:有 1 种与大树死亡所在的样方重叠,1 种相邻,还有 1 种位于以死亡大树所在样方为中心的 20—30 m 的半径圆环上,最后一个种的位置与死亡大树无关,说明多数先锋种的出现与大树的死亡有密切的相关性。

两次调查记录到的先锋种数量前后分别为 6 株和 5 株,所占比例分别为 0.71% 和 0.52%。再从层次上看,先锋树种已经退出 A、B 两层,这是群落发展达到成熟期的标志,由此推断,该群落已经完成了建群期群落到成熟期顶极群落的过渡。虽然增补了先锋种,但仅在群落 C 层以 0.64% 的比例出现,14a 间群落中林窗期的先锋种数量一直稀少,因此,这是一个成熟期树种占绝对优势的群落。

综上所述,该群落的结构相对稳定,优势树种的种类组成及个体数量变幅小。虽然小径级树木的种类和

数量组成数量变化较大,但群落保持着一种动态平衡的状态。14a 间,该群落未受到重大干扰,这是该群落处于演替顶极的重要保障。

3.4 与西双版纳区域内的其他不同演替阶段群落的比较

与西双版纳地区其它处于不同演替阶段的森林群落比较,表明该群落是处于成熟期的顶极群落。与西双版纳地区的野芭蕉 (*Musa acuminata*) 先锋群落^[29]、次生山乌桕 (*Sapium discolor*) 群落^[30]、鸡血藤 (*Millettia leptobotrya*) 次生群落^[31]和刀耕火种弃耕地群落相比^[32],该群落的层次结构复杂,先锋种的种类和数量极少,顶极树种的种类和数量组成稳定且占绝对优势。与同处保护区核心区的补蚌 20 hm² 望天树 (*Shorea wangtianshuea*) 顶极群落比较^[33],使用稀释化 (Rarefaction) 超几何分布方法筛选望天树群落内 $DBH \geq 5$ cm 的个体,对其提取 964 个个体时,约可得到 176 个树种。本研究的样地有 179 个树种,这种极其相似的树种丰富度说明该样地代表了西双版纳热带季节雨林的顶极群落。因此,该 1 hm² 样地处于群落演替的顶极阶段,并且保持着相对稳定状态。14a 来,先锋种在群落中持续减少,群落结构和优势种的种类组成基本保持不变。

致谢:感谢西双版纳热带森林生态系统研究站提供的数据及在野外调查中的全力配合。

References:

- [1] Gentry A H. Tropical forest biodiversity-distributional patterns and their conservational significance. *Oikos*, 1992, 63(1): 19-28.
- [2] Zhu H, Zhou H X. A comparative study on the tropical rain forests in Xishuangbanna and Hainan. *Acta Botanica Yunnanica*, 2002, 24(1): 1-13.
- [3] Cao M, Zhang J H. Tree species diversity of tropical forest vegetation in Xishuangbanna, SW China. *Biodiversity and Conservation*, 1997, 6(7): 995-1006.
- [4] Zhang J H, Cao M. Tropical forest vegetation of Xishuangbanna, SW China and its secondary changes, with special reference to some problems in local nature conservation. *Biological Conservation*, 1995, 73(3): 229-238.
- [5] 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.
- [6] Hu Y J, Ding X Q. A study on the plant species diversity of tropical natural forest in Bawangling, Hainan Island. *Biodiversity Science*, 2000, 8(4): 370-377.
- [7] Zhu H, Xu Z F, Wang H, Li B G, Long B Y. 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.
- [8] Webb L J. Cyclones as an ecological factor in tropical lowland rain forest, North Queensland. *Australian Journal of Botany*, 1958, 6(3): 220-228.
- [9] Whitmore T C. The vegetation of the Solomon Islands. *Philosophical Transactions of Royal Society B*, 1969, 225(800): 259-270.
- [10] Johns R J. The instability of the tropical ecosystem in New Guinea. *Blumea*, 1986, 31(2): 341-371.
- [11] Curran L M, Caniago I, Paoli G D, Astianti D, Kusneti M, Leighon M, Nirarita C E, Garwood N C, Jones D P, Brokaw N. Earthquake-caused landslides: a major disturbance to tropical forest. *Science*, 1979, 205(4410): 997-999.
- [12] Condit R, Aguilar S, Hernandez A, Perez R, Lao S, Angehr G, Hubbell S P, Foster R B. Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impact of an El Nino dry season. *Journal of Tropical Ecology*, 2004, 20(1): 51-72.
- [13] Newbery D M, Kennedy D N, Petol G H, Madani L, Ridsdale C E. Primary forest dynamics in lowland dipterocarp forest at Danum Valley, Sabah, Malaysia, and the role of the understorey. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 1999, 354(1391): 1763-1782.
- [14] Potts M D. Drought in a Bornean everwet rain forest. *Journal of Ecology*, 2003, 91(3): 467-474.
- [15] Hubbell S P, Foster R B. Short-term dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters to tropical conservation and management. *Oikos*, 1992, 63(1): 48-61.
- [16] Condit R, Sukumar R, Hubbell S P, Foster R B. Predicting population trends from size distributions: A direct test in a tropical tree community. *American Naturalist*, 1998, 152(4): 495-509.
- [17] Li H M, Aide T M, Ma Y X, Liu W J, Cao M. Demand for rubber is causing the loss of high diversity rain forest in SW China. *Biodiversity and Conservation*, 2007, 16(6): 1731-1745.
- [18] Wu Z Y, Wang H S. *Physical Geography of China. Floristic Geography I*. Beijing: Science Press, 1983.
- [19] Wu Z Y, Zhu Y C, Jiang H Q. *The Vegetation of Yunnan*. Beijing: Science Press, 1987.

- [20] Cao M, Zheng Z, Zhang J H. Long-term ecological research in a tropical season rain forest of Xishuangbanna, southwest China//Toshio Iwakuma ed. Center for global Environmental Research Report, National Institute for Environmental Studies Environment Agency of Japan, 1998, 71-77.
- [21] Sha L Q, Meng Y, Feng Z L, Zheng Z, Cao M, Liu H M. Nitrification and net N mineralization rate of soils under different tropical forests in Xishuangbanna, southwest China. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(2): 152-156.
- [22] Li H M. Climate change in tropical area of southwestern China since 1950s. *Meteorological Monthly*, 2001, 27(10): 20-24.
- [23] Cao M, Zhang J H, Feng Z L, Deng J W, Deng X B. Tree species composition of a seasonal rain forest in Xishuangbanna, Southwest China. *Tropical Ecology*, 1996, 37(2): 183-192.
- [24] Magurran A E. Ecological diversity and its measurement. New Jersey: Princeton University Press, 1988.
- [25] Koellner T, Hersperger A M, Wohlgemuth T. Rarefaction method for assessing plant species diversity on a regional scale. *Ecography*, 2004, 27(4): 532-544.
- [26] R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2008. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- [27] Wu Z Y. The areal-types of the Chinese genera of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica*, 1991, Supp. IV: 1-139.
- [28] Whitmore T C. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 1989, 70(3): 536-538.
- [29] Tang J W, Shi J P, Zhang G M, Bai K J, Guo X M, Zhu S Z, Duan W G, Song J P, Dao J H, Huang J G. Successional dynamics and structure characteristics of pioneer *Musa acuminata* Colla communities in Xishuangbanna, Yunnan. *Biodiversity Science*, 2003, 11(1): 37-46.
- [30] Tang J W, Zhang J H. Analysis on the characteristics of secondary *Sapium Discolor* community in Xishuangbanna. *Journal of Central South Forestry University*, 1992, 12(1): 74-82.
- [31] Tang J W, Zhang J H, Song Q S, Feng Z L. Analysis on the characteristics of *Millettia Laptobotrya* community in Xishuangbanna. *Guihaia*, 1997, 17(4): 338-344.
- [32] Lin L X, Cao M, Tang Y, Fu X H, Zhang J H. Tree species diversity in abandoned swidden fields of Xishuangbanna, SW China. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(2): 216-222.
- [33] Lan G Y, Hu Y H, Cao M, Zhu H, Wang H, Zhou S S, Deng X B, Cui J Y, Huang J G, Xu H L, Liu L Y, Song J P, H Y C. Establishment of Xishuangbanna tropical forest dynamics plot-species composition and spatial distribution pattern. *Acta Phytocologica Sinica*, 2008, 32(2): 287-298.

参考文献:

- [2] 朱华, 周虹霞. 西双版纳热带雨林与海南热带雨林的比较研究. *云南植物研究*, 2002, 24(1): 1-13.
- [5] 臧润国, 杨彦承, 将有绪. 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.
- [6] 胡玉佳, 丁小球. 海南岛霸王岭热带天然林植物树种多样性研究. *生物多样性*, 2000, 8(4): 370-377.
- [7] 朱华, 许再富, 王洪, 李宝贵, 龙碧云. 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.
- [18] 吴征镒, 王荷生. 中国自然地理: 植物地理(上册). 北京: 科学出版社, 1983.
- [19] 吴征镒, 朱彦承, 姜汉侨. 云南植被. 北京: 科学出版社, 1987.
- [21] 沙丽清, 孟盈, 冯志力, 郑征, 曹敏, 刘宏茂. 西双版纳不同热带森林土壤氮矿化和硝化作用研究. *植物生态学报*, 2000, 24(2): 152-156.
- [22] 李红梅. 西双版纳勐仑地区 40 余年气候变化. *气象*, 2001, 27(10): 20-24.
- [27] 吴征镒. 中国种子植物属的分布区类型. *云南植物研究*, 1991, 增刊IV: 1-139.
- [29] 唐建维, 施济普, 张光明, 白坤甲, 郭贤明, 朱胜忠, 段文桂, 宋军平, 刁建红, 黄建国. 西双版纳野芭蕉先锋植物群落的结构特征及其演替动态. *生物多样性*, 2003, 11(1): 37-46.
- [30] 唐建维, 张家和. 西双版纳次生山乌柏林的群落学特征分析. *中南林学院学报*, 1992, 12(1): 74-82.
- [31] 唐建维, 张建侯. 西双版纳鸡血藤次生群落的特征分析. *广西植物*, 1997, 17(4): 338-344.
- [32] 林露湘, 曹敏, 唐勇, 付先惠, 张建侯. 西双版纳刀耕火种弃耕地树种多样性比较研究. *植物生态学报*, 2002, 26(2): 216-222.
- [33] 兰国玉, 胡跃华, 曹敏, 朱华, 王洪, 周仕顺, 邓晓保, 崔景云, 黄建国, 刘林云, 许海龙, 宋军平, 何有才. 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. *植物生态学报*, 2008, 32(2): 287-298.