海南岛尖峰岭山地雨林的群落结构、物种多样性 以及在世界雨林中的地位

方精云¹ 李意德² 朱彪¹ 刘国华³ 周光益²

1 (北京大学环境学院生态学系, 北京大学生态学研究教育中心, 北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871)

2 (中国林科院热带林业研究所, 广州 510520)

3 (中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085)

摘要: 位于海南岛西南部的尖峰岭是目前我国为数不多、保存得较为完好的具有热带雨林性质的森林类型。在较典型的山地雨林中, 设置 1 hm² 的固定样地, 记录到 DBH ≥ 5.0 cm 的乔木 171 种, 隶属于 52 科 93 属, 总株数 1099 株, 其中乔木种株数为 1024。样地的 Shannon-Wiener 指数 (H')、均匀度指数 (E) 和 Simpson 指数 (D) 分别为 4.11、0.80 和 0.97, 但取样面积和测定个体的起始大小等取样技术对物种多样性指数有显著的影响。随着取样面积的增加, H' 值逐渐增加, 但超过了 4000 m² 以后, 增加不明显。 E 和 D 值在取样面积达到 2000 m² 后, 基本保持不变。随着测定个体起始直径的增加, 物种数、科数、 H' 和 D 都呈现出明显的减少趋势, 而 E 值增加。径级频度分布的分析表明, 该山地雨林的垂直结构可以划分成 4 个层次, 每个层次的个体大小在空间上呈均匀或随机分布。从气候学、科属组成以及与世界热带雨林物种多样性的比较等方面, 讨论了尖峰岭山地雨林在世界雨林中的地位。气候学分析表明, 尖峰岭山地雨林在温度带上属于亚热带/暖温带范围, 但由于其丰沛的降水量, 使物种多样性较为丰富, 具备了雨林的特点。对科属组成的分析表明, 亚热带/暖温带科属占优势, 其中典型的亚热带/暖温带科——壳斗科和樟科占总重要值的 34% 以上, 而热带科属成份较少。与世界其他地区的典型热带林相比较, 尖峰岭山地雨林的物种丰富度显著偏低, 但高于某些降水量少的地区的热带林。因此, 我们认为尖峰岭山地雨林与典型热带雨林有较大差别, 具有由热带雨林向亚热带/暖温带雨林过渡的性质。此外, 文本提出了平均种群密度 (MPD) 和种数-个体数关系这两种反映物种多样性测度的指标和表达式, 并利用样地资料进行了分析。

关键词: 环境因素, 山地雨林, 热带北界, 取样策略, 物种多样性

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 1005-0094(2004)01-0029-15

Community structures and species richness in the montane rain forest of Jianfengling, Hainan Island, China

FANG Jing-Yun¹, LI Yi-De², ZHU Biao¹, LIU Guo-Hua³, ZHOU Guang-Yi²

1 Department of Ecology, College of Environmental Sciences, Center for Ecological Research & Education, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871

2 Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520

3 Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085

Abstract: Mt. Jianfengling, located in southwestern Hainan Island, is one of few areas in China where there exist well-protected primary forest types resembling tropical rainforest. An 1 hm² of permanent plot was established in a mountain rainforest and all trees with DBH ≥ 5.0 cm were measured to study community structures and species richness of the forest type. A total of 171 species belonging to 93 genera and 52 families were identified, and a total of 1099 individuals were recorded, of which 1024 were trees. Diversity indices measured as Shannon-Wiener index (H'), evenness index (E) and Simpson index (D) were 4.11, 0.80 and 0.97 respectively. These indices varied with sample size and initial DBH of measured individuals. H' , E and D clearly increased with increasing sample size, but exhibited no obvious

pattern above 4000 m² for H' or 2000 m² for E and D . As the initial DBH increased, numbers of species and families, as well as H' and D decreased sharply, while E increased. DBH class frequency distribution revealed that number of individuals decreased with increasing DBH classes following an exponential function, and that community structure could be separated into four strata along an elevation gradient, with individuals distributed uniformly or randomly in each layer. The orientation of mountain rainforest of Jianfengling in the world rainforests is discussed from three aspects of climatology, family and genus composition, and comparison of species richness between rainforests of Jianfengling and other tropical regions. Climatological analysis indicated that the mountain rainforest of Jianfengling thermally corresponds to subtropical/warm-temperate zones and to arid/humid ranges of perhumid climate (rainforest climate). Floristically, subtropical/warm-temperate elements dominated, especially Fagaceae and Lauraceae (together accounting for more than 34% of the total importance value), while tropical elements were subordinate. Compared with the world tropical forests, species richness in the mountain rainforest in Jianfengling was lower than typical tropical rainforests but somewhat higher than tropical forests with low rainfall. Thus, the mountain rainforest of Jianfengling is much different with typical tropical rainforest and is a transitional forest type from tropical to subtropical/warm-temperate rainforests. In addition, two measures of species richness, mean population density (MPD) and number of species-number of individuals relationship, are proposed and mathematically defined.

Key words: environmental factors, mountain rainforest, northern limit of tropical zone, sampling strategy, species diversity

海南岛位于热带的北缘,构成东南亚热带雨林的北界(中国植被编委会,1980)。位于海南岛西南部的尖峰岭是目前我国为数不多的保存得较为完好的具有热带雨林性质的森林类型。该地森林类型丰富,从低海拔到高海拔依次形成滨海有刺灌丛、稀树草原、热带半落叶季雨林、热带常绿季雨林、热带沟谷雨林、热带山地雨林以及山顶苔藓矮林等植被类型(曾庆波等,1985,1997;胡婉仪,1985;黄全等,1986;蒋有绪,卢俊培,1991),而其中的热带常绿季雨林为本地区的地带性植被,热带山地雨林则为本地区发育最为完善、结构最为复杂的类型(曾庆波等,1985;李意德,1997)。开展对这些森林类型的研究对推动我国热带林的生态学、植物学和生物地理学等方面的研究有重要的意义。正是由于这种重要性,我国自20世纪60年代初就开始在该地区进行定位研究,在群落本底调查、动植物区系、群落结构与分类、森林生长、物质循环等方面进行了大量工作,其主要成果收录于《中国海南岛尖峰岭热带林生态系统》一书(蒋有绪,卢俊培,1991)。这是我国第一部全面、系统地阐述我国热带林生态系统结构和功能的专著。在生物多样性研究方面,蒋有绪等(2002)对海南岛主要山地的生物多样性特点及其机制进行了分析。本文作为我国山地物种多样性系列研究的组成部分,从物种多样性和群落结构方面,

对尖峰岭地区的山地雨林进行了分析,试图对以往的工作进行一些补充,并与其他地区热带雨林的对比,探讨该山地雨林类型在世界雨林中的归属问题。

1 研究地点和研究方法

1.1 研究区及样地概述

尖峰岭位于海南岛西南部乐东县与东方市的交界处,地处18°23′–18°50′N,108°36′–109°05′E,林区总面积约17 500 hm²,是我国目前保存较好的少数几片热带林区之一。在海拔700–1200 m之间,分布有较典型的热带山地雨林(曾庆波,丁美华,1985)。这里气候温暖、水湿条件优越。图1为位于海拔820 m的天池气象站的生态气候图解。可以看出,此地月均温都在15℃以上,年均温为19.7℃;年降水量2651.6 mm,但大都集中在5–10月,1月份甚至有水分匮乏现象。另外,该地土壤为砖黄壤–黄壤(蒋有绪,卢俊培,1991)。

本样地设置于尖峰岭自然保护区内、离天池气象站较近的海拔790 m处。样地面积1 hm²。此地地势平坦、土层深厚,植被类型为保存完好的山地雨林。雨林特征较为明显,如种类组成丰富、林分结构复杂、板根较为发达、附生和寄生植物较多等。样地的基本特征见表1。

表 1 尖峰岭 1 hm² 样地的基本信息
Table 1 General information of 1 hm² plot in Mt. Jianfengling

	海拔 (m) Altitude	科 No. of families	属 No. of genera	种 No. of species	密度 Density (stems/hm ²)	DBH/sd (cm)	最大胸径 D _{max} (cm)	H/sd (m)	最大树高 H _{max} (m)	总胸高断面面积 BA (m ² /hm ²)
数值 Value	790	52	93	171	1024	18.6 (15.5)	139.4	13.0 (5.6)	35.5	47.1

图 1 尖峰岭天池的 Walter 生态气候图
Fig. 1 Walter climate diagram of Tianchi in Mt. Jianfengling

1.2 每木调查

将面积为 1 hm² 的样地划分为 25 个 20 m × 20 m 的样方。记录所有 DBH ≥ 5.0 cm 的乔木和木质藤本植物,并测量其胸围;对一些个体准确地测定树高。

1.3 物种多样性测度方法

(1) 物种丰富度(S)

S = 出现在样地内的物种数

(2) α 多样性测度

利用下列指标反映群落多样性的测度。

Shannon-Wiener 指数: $H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$ (Magurran, 1988)

Pielou 指数: $E = H' / \ln S$ (Magurran, 1988)

Simpson 指数: $P = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$ (Magurran, 1988)

其中: P_i 为种 i 的相对胸高断面面积或重要值(IV)。重要值(IV)的计算式为:

IV = (相对多度 + 相对频度 + 相对胸高断面

积)/3。
其中,相对多度(%) = 100 × 某个种的株数/所有种的总株数;

相对频度(%) = 100 × 某个种在 25 个样方中出现的次数/所有种出现的总次数;

相对胸高断面面积(%) = 100 × 某个种的胸高断面面积/所有种的胸高断面面积之和。

(3) 种数 - 个体数关系

热带天然林的物种组成复杂,物种数量较多。除多样性指数外,能够直接反映多样性指标的是与物种数和个体数有关的参数。本文提出两种指标:平均种群密度(MPD, mean population density)和种数(S) - 个体数(N)关系。

平均种群密度的表达式为:

$$MPD = \sum_{i=1}^S n_i / S \tag{1}$$

式中 n_i 为第 i 个物种的个体数, S 为物种数。MPD 越大,种数越贫乏;MPD 越小,物种越丰富。

S - N 关系的表达式为:

$$S = f(N) = a / N \tag{2}$$

S 是个体数为 N 的物种数。经验分析表明, $S - N$ 关系可以用一个简单的双曲线方程表示(式 2),并且方程的系数 a 与单株种(只有一个个体数的物种)的数量有着密切的关系。

2 结果与分析

2.1 物种组成及群落基本特征

在 1 hm² 的样地中,共记录到 DBH ≥ 5.0 cm 的乔木和木质藤本植物共 1099 株,其中乔木种株数为 1024(下文的分析采用这个数字)。经统计分析,乔木种共有 171 种,隶属于 52 科 93 属。从种的水平上看(表 2),粗毛野桐(*Mallotus hookerianus*)、白颜树(*Gironniera subaequalis*)、厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)、托盘青冈(*Cyclobalanopsis patelliformis*)、海南韶子(*Nephelium topengii*)等树种占优势,但整

表 2 尖峰岭 1 hm² 样地各物种的主要特征
Table 2 Number of stems , DBH , maximum DBH , basal area(BA) , relative abundance(RA) , relative basal area(RBA) , relative frequency(RF) , and importance value(IV) for each species in an 1 hm² of plot in Mt. Jianfengling , Hainan Island

物种 Species	N (stems/hm ²)	DBH (cm)	Dmax (cm)	BA (m ² /hm ²)	RA * (%)	RBA (%)	RF (%)	IV (%)
粗毛野桐 <i>Mallotus hookerianus</i>	103	8.6	15.4	0.063	10.06	1.33	3.58	4.99
白颜树 <i>Gironniera subaequalis</i>	74	16.1	37.3	0.186	7.23	3.95	3.58	4.92
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	63	19.0	54.7	0.212	6.15	4.5	2.98	4.54
托盘青冈 <i>Cyclobalanopsis patelliformis</i>	7	69.0	139.4	0.409	0.68	8.68	1.04	3.47
海南韶子 <i>Nephelium topengii</i>	30	22.3	52.5	0.168	2.93	3.57	2.24	2.91
红枝琼楠 <i>Beilschmiedia laevis</i>	39	15.7	44.7	0.1	3.81	2.12	2.38	2.77
海南蕈树 <i>Altingia obovata</i>	11	41.1	117.8	0.245	1.07	5.21	1.34	2.54
油丹 <i>Alseodaphne hainanensis</i>	18	29.1	75.5	0.171	1.76	3.64	1.79	2.4
多香木 <i>Polyosma cambodiana</i>	29	12.9	25.8	0.044	2.83	0.93	2.53	2.1
大叶蒲葵 <i>Livistona saribus</i>	16	34.6	44.7	0.157	1.56	3.33	1.34	2.08
黄叶树 <i>Xanthophyllum hainanense</i>	19	23.2	42.4	0.099	1.86	2.1	2.24	2.06
枝花流苏树 <i>Chionanthus ramiflorus</i>	22	18.4	36.3	0.07	2.15	1.49	2.24	1.96
尖峰岭锥 <i>Castanopsis jianfenglingensis</i>	23	19.3	41.8	0.092	2.25	1.96	1.34	1.85
长脐红豆 <i>Ormosia balansae</i>	19	14.5	35.1	0.046	1.86	0.97	2.24	1.69
红柯 <i>Lithocarpus fenzelianus</i>	6	51.3	90.9	0.163	0.59	3.46	0.89	1.65
毛果柯 <i>Lithocarpus pseudovestitus</i>	8	35.6	97.7	0.131	0.78	2.79	1.19	1.59
多核核果茶 <i>Parapyrenaria multisepala</i>	21	9.9	18.1	0.018	2.05	0.39	2.24	1.56
猴欢喜 <i>Sloanea sinensis</i>	12	29.9	56.5	0.104	1.17	2.19	1.19	1.52
硬壳桂 <i>Cryptocarya chingii</i>	20	14.7	25.5	0.038	1.95	0.81	1.64	1.47
肉实树 <i>Sarcosperma laurinum</i>	9	33.2	49.9	0.091	0.88	1.93	1.34	1.38
云南木犀榄 <i>Olea tsoongii</i>	16	14.8	23.3	0.031	1.56	0.67	1.79	1.34
崖柯 <i>Lithocarpus amygdalifolius</i> var. <i>praecipitiorum</i>	6	44.7	71	0.116	0.59	2.46	0.89	1.31
海南破布叶 <i>Microcos chungii</i>	16	14.8	26.4	0.031	1.56	0.65	1.64	1.28
肖蒲桃 <i>Acmena acuminatissima</i>	10	26.2	59.1	0.069	0.98	1.47	1.34	1.26
盆架树 <i>Alstonia rostrata</i>	7	41.3	58	0.104	0.68	2.2	0.75	1.21
大萼木姜子 <i>Litsea baviensis</i>	16	10.4	17.9	0.015	1.56	0.32	1.64	1.17
黄杞 <i>Engelhardtia roxburghiana</i>	8	26.6	59	0.068	0.78	1.44	1.04	1.09
红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	1	127.3	127.3	0.127	0.1	2.7	0.15	0.98
广东钓樟 <i>Lindera kwangtungensis</i>	13	13.1	33	0.021	1.27	0.46	1.04	0.92
鸡毛松 <i>Dacrycarpus imbricatus</i>	4	49.1	82.3	0.089	0.39	1.9	0.45	0.91
小叶胭脂 <i>Artocarpus styracifolius</i>	8	20.7	41.4	0.034	0.78	0.73	1.04	0.85
海南肖榄 <i>Platea hainanensis</i>	7	27.0	48.4	0.053	0.68	1.13	0.75	0.85
光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>	11	10.8	27.7	0.013	1.07	0.27	1.19	0.85
硬壳柯 <i>Lithocarpus hancei</i>	2	77.2	80.9	0.094	0.2	1.99	0.3	0.83
鸭脚木 <i>Schefflera octophylla</i>	7	21.0	61.4	0.041	0.68	0.87	0.89	0.82
橄榄 <i>Canarium album</i>	7	19.1	48	0.034	0.68	0.72	1.04	0.82
子凌蒲桃 <i>Syzygium championii</i>	9	13.7	33.5	0.018	0.88	0.37	1.04	0.77
苦梓含笑 <i>Michelia balansae</i>	8	14.7	32.1	0.018	0.78	0.38	1.04	0.73
离瓣木犀 <i>Osmanthus choripetalis</i>	6	24.4	45.7	0.033	0.59	0.71	0.89	0.73
大花五桠果 <i>Dillenia turbinata</i>	4	40.6	47.9	0.053	0.39	1.14	0.6	0.71
红毛山楠 <i>Phoebe hungmoensis</i>	6	23.7	60	0.042	0.59	0.89	0.6	0.69
九节木 <i>Psychotria rubra</i>	9	9.5	11.9	0.007	0.88	0.14	1.04	0.69
台湾枇杷 <i>Eriobotrya deflexa</i>	6	19.9	43.9	0.026	0.59	0.56	0.89	0.68
线枝蒲桃 <i>Syzygium araiocladum</i>	7	15.6	32.8	0.018	0.68	0.39	0.89	0.65
榕叶冬青 <i>Ilex ficoidea</i>	4	34.1	55.5	0.046	0.39	0.97	0.6	0.65
五指山柿 <i>Diospyros susarticulata</i>	8	12.0	24.3	0.011	0.78	0.24	0.89	0.64
红翅槭 <i>Acer fabri</i>	8	12.0	19.3	0.01	0.78	0.21	0.89	0.63
红鳞蒲桃 <i>Syzygium hancei</i>	7	11.1	18	0.007	0.68	0.16	1.04	0.63
栋子青冈 <i>Cyclobalanopsis blakei</i>	5	25.8	38.8	0.03	0.49	0.65	0.6	0.58

表 2 (续) Table 2 (continued)

物种 Species	N (stems/hm ²)	DBH (cm)	Dmax (cm)	BA (m ² /hm ²)	RA * (%)	RBA (%)	RF (%)	IV (%)
黄樟 <i>Cinnamomum porrectum</i>	4	27. 4	65. 2	0. 039	0. 39	0. 83	0. 45	0. 56
海南山龙眼 <i>Helicia hainanensis</i>	8	10. 7	15. 6	0. 008	0. 78	0. 16	0. 75	0. 56
狭叶泡花树 <i>Meliosma angustifolia</i>	6	15. 1	24. 4	0. 012	0. 59	0. 26	0. 75	0. 53
榄壳锥 <i>Castanopsis boisii</i>	3	37. 5	41. 8	0. 034	0. 29	0. 71	0. 45	0. 48
短药蒲桃 <i>Syzygium brachyantherum</i>	5	20. 6	42. 2	0. 023	0. 49	0. 49	0. 45	. 48
白肉榕 <i>Ficus vasculosa</i>	5	12. 1	21. 9	0. 007	0. 49	0. 15	0. 75	0. 46
山桔 <i>Fortunella hindsii</i>	5	9. 6	11. 9	0. 004	0. 49	0. 08	0. 75	0. 44
坡垒 <i>Hopea hainanensis</i>	4	21. 2	29. 7	0. 015	0. 39	0. 32	0. 6	0. 44
大果鳞斑英莲 <i>Viburnum punctatum</i> var. <i>lepidotulum</i>	5	13. 3	20. 7	0. 007	0. 49	0. 16	0. 6	0. 41
华润楠 <i>Machilus chinensis</i>	3	31. 1	39	0. 024	0. 29	0. 5	0. 45	0. 41
厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	2	43. 6	60. 5	0. 034	0. 2	0. 73	0. 3	0. 41
柄果柯 <i>Lithocarpus longipedicellatus</i>	3	25. 9	60. 2	0. 03	0. 29	0. 63	0. 3	0. 41
罗浮栲 <i>Castanopsis fabri</i>	3	33. 5	40. 8	0. 029	0. 29	0. 61	0. 3	0. 4
肥荚红豆 <i>Ormosia fordiana</i>	4	15. 1	19. 6	0. 008	0. 39	0. 17	0. 6	0. 39
山油柑 <i>Acronychia pedunculata</i>	4	13. 9	27. 7	0. 008	0. 39	0. 17	0. 6	0. 39
木荷 <i>Schima superba</i>	5	9. 0	12. 5	0. 003	0. 49	0. 07	0. 6	0. 38
雷公青冈 <i>Cyclobalanopsis hui</i>	2	39. 2	59. 4	0. 031	0. 2	0. 65	0. 3	. 38
多花五月茶 <i>Antidesma maclurei</i>	5	7. 9	10	0. 003	0. 49	0. 05	0. 6	0. 38
单室茱萸 <i>Mastixia pentandra</i> subsp. <i>cambodiana</i>	1	73. 5	73. 5	0. 042	0. 1	0. 9	0. 15	0. 38
土沉香 <i>Aquilaria sinensis</i>	4	11. 4	13. 3	0. 004	0. 39	0. 09	0. 6	0. 36
爪哇黄杞 <i>Engelhardtia acerifolia</i>	2	37. 9	54. 4	0. 027	0. 2	0. 57	0. 3	0. 35
荔枝叶红豆 <i>Ormosia semicastrata</i> f. <i>litchiifolia</i>	3	23. 1	32. 6	0. 014	0. 29	0. 3	0. 45	0. 35
岭南山竹子 <i>Garcinia oblongifolia</i>	4	9. 1	15	0. 003	0. 39	0. 06	0. 6	0. 35
华南青冈 <i>Cyclobalanopsis edithae</i>	2	38. 5	39	0. 023	0. 2	0. 49	0. 3	0. 33
阴香 <i>Cinnamomum burmanni</i>	3	18. 7	33. 6	0. 011	0. 29	0. 23	0. 45	0. 32
臀形果 <i>Pygeum topengii</i>	3	19. 3	31. 4	0. 011	0. 29	0. 23	0. 45	0. 32
山楝 <i>Aphanamixis polystachys</i>	3	19. 2	29. 8	0. 011	0. 29	0. 23	0. 45	0. 32
毛柿 <i>Diospyros strigosa</i>	3	18. 0	32. 7	0. 01	0. 29	0. 22	0. 45	0. 32
厚叶山矾 <i>Symplocos crassilimba</i>	3	19. 5	31	0. 011	0. 29	0. 23	0. 45	0. 32
海南钓樟 <i>Lindera hainanensis</i>	4	13. 5	20. 5	0. 006	0. 39	0. 14	0. 45	0. 32
粉背琼楠 <i>Beilschmiedia glauca</i>	1	65. 0	65	0. 033	0. 1	0. 7	0. 15	0. 32
东方琼楠 <i>Beilschmiedia tungfangensis</i>	3	22. 9	40. 1	0. 016	0. 29	0. 34	0. 3	0. 31
百日青 <i>Podocarpus neriifolus</i>	3	12. 7	22. 5	0. 005	0. 29	0. 1	0. 45	0. 28
华南泡花树 <i>Meliosma laui</i>	3	12. 0	20. 2	0. 004	0. 29	0. 09	0. 45	0. 28
饭甑青冈 <i>Cyclobalanopsis flenryi</i>	3	13. 0	17. 4	0. 004	0. 29	0. 09	0. 45	0. 28
密脉蒲桃 <i>Syzygium chunianum</i>	1	57. 6	57. 6	0. 026	0. 1	0. 55	0. 15	0. 27
尖峰润楠 <i>Machilus monticola</i>	3	10. 5	13. 4	0. 003	0. 29	0. 06	0. 45	0. 27
甜槠 <i>Castanopsis carlesii</i>	1	57. 5	57. 5	0. 026	0. 1	0. 55	0. 15	0. 27
显脉杜英 <i>Elaeocarpus dubius</i>	3	12. 0	14. 1	0. 003	0. 29	0. 07	0. 45	0. 27
毛叶冬青 <i>Ilex pubilimba</i>	3	8. 8	12. 6	0. 002	0. 29	0. 04	0. 45	0. 26
假黄皮 <i>Clausena excavata</i>	3	9. 2	9. 3	0. 002	0. 29	0. 04	0. 45	0. 26
槟榔青冈 <i>Cyclobalanopsis bella</i>	3	16. 1	28. 8	0. 008	0. 29	0. 17	0. 3	0. 25
禾串树 <i>Bredelia balansae</i>	3	16. 9	23. 3	0. 007	0. 29	0. 16	0. 3	0. 25
竹节树 <i>Carallia brachiata</i>	2	22. 2	25. 5	0. 008	0. 2	0. 17	0. 3	0. 22
香果新木姜子 <i>Neolitsea ellipsoidea</i>	2	19. 6	20. 6	0. 006	0. 2	0. 13	0. 3	0. 21
海南暗罗 <i>Polyalthia laui</i>	2	20. 5	22. 3	0. 007	0. 2	0. 14	0. 3	0. 21
刻节润楠 <i>Machilus cicatricosa</i>	2	15. 0	23. 1	0. 005	0. 2	0. 1	0. 3	0. 2
桃叶石楠 <i>Photinia prunifolia</i>	2	13. 1	18. 7	0. 003	0. 2	0. 07	0. 3	0. 19
剑叶灰木 <i>Symplocos lanceolata</i>	2	16. 0	16. 6	0. 004	0. 2	0. 08	0. 3	0. 19
海南含笑 <i>Michelia hainanensis</i>	2	15. 0	19. 9	0. 004	0. 2	0. 08	0. 3	0. 19
十棱山矾 <i>Symplocos chunii</i>	2	14. 3	18. 7	0. 004	0. 2	0. 07	0. 3	0. 19

表 2 (续) Table 2 (continued)

物种 Species	N (stems/hm ²)	DBH (cm)	Dmax (cm)	BA (m ² /hm ²)	RA * (%)	RBA (%)	RF (%)	IV (%)
锈叶新木姜子 <i>Neolitsea cambodiana</i>	2	13. 2	14. 9	0. 003	0. 2	0. 06	0. 3	0. 18
腺叶山矾 <i>Symplocos adenophylla</i>	2	10. 7	11. 9	0. 002	0. 2	0. 04	0. 3	0. 18
石斑木 <i>Raphiolepis indica</i>	2	9. 7	10	0. 001	0. 2	0. 03	0. 3	0. 18
琼楠 <i>Beilschmiedia intermedia</i>	1	42. 0	42	0. 014	0. 1	0. 29	0. 15	0. 18
栲属一种 <i>Castanopsis</i> sp.	2	10. 9	11. 9	0. 002	0. 2	0. 04	0. 3	0. 18
谷木 <i>Memecylon ligustrifolium</i>	2	11. 1	11. 8	0. 002	0. 2	0. 04	0. 3	0. 18
大叶鱼骨木 <i>Canthium simile</i>	2	10. 5	14. 4	0. 002	0. 2	0. 04	0. 3	0. 18
长叶木兰 <i>Magnolia paenetaula</i>	2	10. 8	15. 1	0. 002	0. 2	0. 04	0. 3	0. 18
公孙锥 <i>Castanopsis tonkinensis</i>	2	7. 3	7. 8	0. 001	0. 2	0. 02	0. 3	0. 17
罗伞树 <i>Ardisia quinquegona</i>	2	7. 3	8. 2	0. 001	0. 2	0. 02	0. 3	0. 17
黄椿木姜子 <i>Litsea variabilis</i>	2	9. 5	10. 2	0. 001	0. 2	0. 03	0. 3	0. 17
琼岛染木树 <i>Saprosma merrillii</i>	2	6. 7	7	0. 001	0. 2	0. 01	0. 3	0. 17
少药八角 <i>Illicium oligandrum</i>	3	8. 8	10. 7	0. 002	0. 29	0. 04	0. 15	0. 16
烟斗柯 <i>Lithocarpus corneus</i>	2	18. 8	19. 8	0. 006	0. 2	0. 12	0. 15	0. 15
拟刺果栲 <i>Castanopsis</i> cf. <i>echinocarpa</i>	1	34. 9	34. 9	0. 01	0. 1	0. 2	0. 15	0. 15
薄叶红厚壳 <i>Calophyllum membranaceum</i>	2	14. 7	16. 7	0. 003	0. 2	0. 07	0. 15	0. 14
亮叶青冈 <i>Cyclobalanopsis insularis</i>	1	31. 9	31. 9	0. 008	0. 1	0. 17	0. 15	0. 14
亮叶猴耳环 <i>Pithecellobium lucidum</i>	1	32. 1	32. 1	0. 008	0. 1	0. 17	0. 15	0. 14
乐东拟单性木兰 <i>Parakmeria lotungensis</i>	1	33. 5	33. 5	0. 009	0. 1	0. 19	0. 15	0. 14
小叶木犀榄 <i>Olea parviliba</i>	1	29. 6	29. 6	0. 007	0. 1	0. 15	0. 15	0. 13
灰毛杜英 <i>Elaeocarpus limitaneus</i>	1	28. 9	28. 9	0. 007	0. 1	0. 14	0. 15	0. 13
棱枝冬青 <i>Ilex angulata</i>	1	27. 8	27. 8	0. 006	0. 1	0. 13	0. 15	0. 13
红椏 <i>Aglaia dasyclada</i>	2	11. 3	12. 4	0. 002	0. 2	0. 04	0. 15	0. 13
海岛冬青 <i>Ilex goshiensis</i>	2	9. 6	9. 9	0. 001	0. 2	0. 03	0. 15	0. 13
碎叶蒲桃 <i>Syzygium</i> sp.	1	25. 8	25. 8	0. 005	0. 1	0. 11	0. 15	0. 12
鬃蒴锥 <i>Castanopsis fissa</i>	2	7. 8	9. 3	0. 001	0. 2	0. 02	0. 15	0. 12
长柄梭罗 <i>Reevesia longipetiolata</i>	1	27. 2	27. 2	0. 006	0. 1	0. 12	0. 15	0. 12
硬核 <i>Scleropyrum wallichianum</i>	1	23. 4	23. 4	0. 004	0. 1	0. 09	0. 15	0. 11
山潺琼楠 <i>Beilschmiedia appendiculata</i>	1	22. 6	22. 6	0. 004	0. 1	0. 09	0. 15	0. 11
柬埔寨子楝树 <i>Decaspermum montanum</i>	1	21. 7	21. 7	0. 004	0. 1	0. 08	0. 15	0. 11
长苞柿 <i>Diospyros longibracteata</i>	1	22. 0	22	0. 004	0. 1	0. 08	0. 15	0. 11
红算盘子 <i>Glochidion coccineum</i>	1	16. 2	16. 2	0. 002	0. 1	0. 04	0. 15	0. 1
牛蹄豆 <i>Pithecellobium dulce</i>	1	17. 8	17. 8	0. 002	0. 1	0. 05	0. 15	0. 1
密鳞紫金牛 <i>Ardisia densilepidotula</i>	1	18. 2	18. 2	0. 003	0. 1	0. 06	0. 15	0. 1
美丽新木姜子 <i>Neolitsea pulchella</i>	1	19. 2	19. 2	0. 003	0. 1	0. 06	0. 15	0. 1
海南木犀榄 <i>Olea hainanensis</i>	1	16. 4	16. 4	0. 002	0. 1	0. 04	0. 15	0. 1
竹叶木姜子 <i>Litsea pseudoelagata</i>	1	13. 0	13	0. 001	0. 1	0. 03	0. 15	0. 09
皱叶灰木 <i>Symplocos</i> sp.	1	7. 4	7. 4	0	0. 1	0. 01	0. 15	0. 09
鱼骨木 <i>Canthium dicoccum</i>	1	10. 3	10. 3	0. 001	0. 1	0. 02	0. 15	0. 09
野漆 <i>Toxicodendron succedaneum</i>	1	13. 6	3. 6	0. 001	0. 1	0. 03	0. 15	0. 09
软皮桂 <i>Cinnamomum liangii</i>	1	13. 9	13. 9	0. 002	0. 1	0. 03	0. 15	0. 09
乌榄 <i>Canarium pimela</i>	1	13. 5	13. 5	0. 001	0. 1	0. 03	0. 15	0. 09
铁椏 <i>Aglaia tsangii</i>	1	7. 4	7. 4	0	0. 1	0. 01	0. 15	0. 09
楝叶吴萸 <i>Euodia meliaeifolia</i>	1	8. 1	8. 1	0. 001	0. 1	0. 01	0. 15	0. 09
山杜英 <i>Elaeocarpus sylvestris</i>	1	14. 2	14. 2	0. 002	0. 1	0. 03	0. 15	0. 09
木姜叶柯 <i>Lithocarpus litseifolius</i>	1	8. 7	8. 7	0. 001	0. 1	0. 01	0. 15	0. 09
毛叶木姜子 <i>Litsea mollis</i>	1	12. 4	12. 4	0. 001	0. 1	0. 03	0. 15	0. 09
卵叶桂 <i>Cinnamomum rigidissimum</i>	1	8. 4	8. 4	0. 001	0. 1	0. 01	0. 15	0. 09
两广梭罗 <i>Reevesia thyrsoidea</i>	1	9. 0	9	0. 001	0. 1	0. 01	0. 15	0. 09
山蒲桃 <i>Syzygium levinei</i>	1	9. 7	9. 7	0. 001	0. 1	0. 02	0. 15	0. 09
山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	1	10. 3	10. 3	0. 001	0. 1	0. 02	0. 15	0. 09

表 2 (续) Table 2 (continued)

物种 Species	N (stems/hm ²)	DBH (cm)	Dmax (cm)	BA (m ² /hm ²)	RA * (%)	RBA (%)	RF (%)	IV (%)
海南槽裂木 <i>Pertusadina hainanensis</i>	1	8.6	8.6	0.001	0.1	0.01	0.15	0.09
牛耳枫 <i>Daphniphyllum calycinum</i>	1	13.2	13.2	0.001	0.1	0.03	0.15	0.09
海南杨桐 <i>Adinandra hainanensis</i>	1	13.5	13.5	0.001	0.1	0.03	0.15	0.09
海南大头茶 <i>Gordonia hainanensis</i>	1	14.7	14.7	0.002	0.1	0.04	0.15	0.09
小果鹧鸪花 <i>Trichilia connaroides</i> var. <i>microcarpa</i>	1	12.9	12.9	0.001	0.1	0.03	0.15	0.09
山香园 <i>Turpinia montana</i>	1	14.6	14.6	0.002	0.1	0.04	0.15	0.09
钝叶山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i> f. <i>obtusifolia</i>	1	7.6	7.6	0	0.1	0.01	0.15	0.09
粗脉桂 <i>Cinnamomum validinerve</i>	1	9.8	9.8	0.001	0.1	0.02	0.15	0.09
长花厚壳树 <i>Ehretia longiflora</i>	1	11.5	11.5	0.001	0.1	0.02	0.15	0.09
长柄山龙眼 <i>Helicia longipetiolata</i>	1	11.3	11.3	0.001	0.1	0.02	0.15	0.09
长柄冬青 <i>Ilex dolichopeda</i>	1	11.9	11.9	0.001	0.1	0.02	0.15	0.09
破布叶 <i>Microcos paniculata</i>	1	10.1	10.1	0.001	0.1	0.02	0.15	0.09
白背算盘子 <i>Glochidion wrightii</i>	1	8.2	8.2	0.001	0.1	0.01	0.15	0.09
郎伞木 <i>Ardisia hanceana</i>	1	6.5	6.5	0	0.1	0.01	0.15	0.08
鸡屎树 <i>Lasianthus</i> sp.	1	6.2	6.2	0	0.1	0.01	0.15	0.08
喙果皂帽花 <i>Dasymascegalon rostratum</i>	1	6.5	6.5	0	0.1	0.01	0.15	0.08
保亭新木姜子 <i>Neolitsea howii</i>	1	5.8	5.8	0	0.1	0.01	0.15	0.08
勒欖花椒 <i>Zanthoxylum avicennae</i>	1	6.8	6.8	0	0.1	0.01	0.15	0.08
长序厚壳桂 <i>Cryptocarya metcalfiana</i>	1	6.0	6	0	0.1	0.01	0.15	0.08
白背厚壳桂 <i>Cryptocarya maclurei</i>	1	7.0	7	0	0.1	0.01	0.15	0.08

* 藤本植物未计入 Lianas are not included

个群落的优势种不明显 ,最大重要值仅为 5%。从科的水平上看(表 3) 若以重要值、立木株数或者胸高断面积之和计算 ,壳斗科(Fagaceae)和樟科(Lauraceae)占较大优势 ,其他如桃金娘科(Myrtaceae)、山茶科(Theaceae)、大戟科(Euphorbiaceae)、金缕梅科(Hamamelidaceae)、榆科(Ulmaceae)也有一定比重。从种属的丰富度来说 ,樟科(9 属 29 种)、壳斗科(3 属 23 种)、桃金娘科(3 属 9 种)、山矾科(Symplocaceae 1 属 7 种)、木犀科(Oleaceae 3 属 5 种)是其中比较重要的科(表 3)。93 个属中 ,中国特有成分较少 ,仅有 2 属 ,分别是山茶科的多瓣核果茶属(*Parapyrenaria*)和木兰科的拟单性木兰属(*Parakmeria*) ,其中前者为海南岛特有成分。东南亚热带雨林的科龙脑香科(Dipterocarpaceae)的种类在该群落中仅记载了坡垒(*Hopea hainanensis*)一种。木质藤本植物有丁公藤(*Erycibe obtusifolia*)、瓜馥木(*Fissistigma oldhamii*)、毛瓜馥木(*F. maclurei*)、假鹰爪(*Desmos chinensis*)、买麻藤(*Gnetum montanum*)、天香藤(*Albizia corniculata*)以及毛瓣鸡血藤(*Millettia lasiopetala*)等。

2.2 径级分布

森林群落乔木层的胸径分布是反映群落结构稳

定状态的重要指标。从 1024 株乔木(不包括藤本)的径级分布图(图 2)可以看出 ,小径级的乔木(DBH <10 cm)占绝对优势 ;随着胸径增大 ,立木株数减少。特大径级(DBH ≥80 cm)的乔木很少 ,仅有 9 株 ,最大胸径 139.4 cm。这种立木株数(N)和径级中值(如当 5 - 10 cm 的径级时 ,取中间值 7.5 cm)的关系 ,即直径分布 ,可以很好地用指数方程拟合(图 2):

图 2 1 hm² 样地乔木的胸径频度分布
Fig. 2 DBH distribution for total trees in the 1 hm² of plot

表 3 尖峰岭 1hm² 样方中各科拥有的属数、种数、个体数以及总胸高断面积和重要值
Table 3 Family list and numbers of genus ,species and stems ,total basal area and importance value for each family in a 1 hm² of plot in Mt. Jianfengling , Hainan Island

学名 Scientific name	属数 No. of genus	种数 No. of species	个体数 N (stems/hm ²)	总胸高断面积 BA (m ² /hm ²)	重要值 IV (%)
樟科 Lauraceae	9	29	215	0.773	18.32
壳斗科 Fagaceae	3	23	89	1.376	16.06
大戟科 Euphorbiaceae	4	5	113	0.076	5.81
榆科 Ulmaceae	1	1	74	0.186	4.92
桃金娘科 Myrtaceae	3	9	42	0.171	4.38
木犀科 Oleaceae	3	5	46	0.143	4.26
无患子科 Sapindaceae	1	1	30	0.168	2.91
金缕梅科 Hamamelidaceae	1	1	11	0.245	2.54
山茶科 Theaceae	5	5	30	0.058	2.53
蝶形花科 Papilionaceae	1	3	26	0.068	2.43
鼠刺科 Escalloniaceae	1	1	29	0.044	2.1
棕榈科 Palmae	1	1	16	0.157	2.08
远志科 Polygalaceae	1	1	19	0.099	2.06
杜英科 Elaeocarpaceae	2	4	17	0.116	2.01
山矾科 Symplocaceae	1	7	22	0.035	1.91
胡桃科 Juglandaceae	1	2	10	0.095	1.44
肉实科 Sarcospermataceae	1	1	9	0.091	1.38
蔷薇科 Rosaceae	4	4	13	0.041	1.37
椴树科 Tiliaceae	1	2	17	0.032	1.37
桑科 Moraceae	2	2	13	0.041	1.31
茜草科 Rubiaceae	5	6	16	0.012	1.3
冬青科 Aquifoliaceae	1	5	11	0.056	1.26
芸香科 Rutaceae	5	5	14	0.015	1.26
木兰科 Magnoliaceae	3	4	13	0.035	1.23
夹竹桃科 Apocynaceae	1	1	7	0.104	1.21
罗汉松科 Podocarpaceae	2	2	7	0.094	1.19
柿科 Ebenaceae	1	3	12	0.025	1.07
橄榄科 Burseraceae	1	2	8	0.035	0.91
茶茱萸科 Icacinaceae	1	1	7	0.053	0.85
五加科 Araliaceae	1	1	7	0.041	0.82
清风藤科 Sabiaceae	1	2	9	0.016	0.81
五桠果科 Dilleniaceae	1	1	4	0.053	0.71
楝科 Meliaceae	3	5	8	0.014	0.71
山龙眼科 Proteaceae	1	2	9	0.009	0.65
槭树科 Aceraceae	1	1	8	0.01	0.63
藤黄科 Guttiferae	2	2	6	0.006	0.49
龙脑香科 Dipterocarpaceae	1	1	4	0.015	0.44
忍冬科 Caprifoliaceae	1	1	5	0.007	0.41
山茱萸科 Cornaceae	1	1	1	0.042	0.38
瑞香科 Thymelaeaceae	1	1	4	0.004	0.36
紫金牛科 Myrsinaceae	1	3	4	0.004	0.35
番荔枝科 Annonaceae	2	2	3	0.007	0.29
含羞草科 Mimosaceae	1	2	2	0.01	0.24
红树科 Rhizophoraceae	1	1	2	0.008	0.22
梧桐科 Sterculiaceae	1	2	2	0.007	0.21
野牡丹科 Melastomataceae	1	1	2	0.002	0.18
八角科 Illiciaceae	1	1	3	0.002	0.16
檀香科 Santalaceae	1	1	1	0.004	0.11
漆树科 Anacardiaceae	1	1	1	0.001	0.09
厚壳树科 Ehretiaceae	1	1	1	0.001	0.09
交让木科 Daphniphyllaceae	1	1	1	0.001	0.09
省沽油科 Staphyleaceae	1	1	1	0.002	0.09

图3 乔木层4个亚层(a-d)的胸径频度分布图
Fig. 3 DBH frequency distribution for four sublayers in the 1 hm² of plot
(a) DBH < 20 cm ; (b) 20 cm ≤ DBH < 50 cm ; (c) 50 cm ≤ DBH < 80 cm ; (d) 80 cm ≤ DBH < 140 cm

$$N = 426.11 \exp(-0.0673 \text{DBH}) (R^2 = 0.97, P < 0.001) \quad (3)$$

这种直径频度分布的指数关系说明立木在空间的分布是连续的,或者说,该森林类型的层次结构是连续的。这与热带雨林的层次结构不可分的一般认识一致(Kira, 2001)。然而,仔细分析不难发现,该森林的结构不仅可以划分成若干层次,而且不同层次的结构有其自身的特点。考虑到树高的测定误差,我们直接以直径级作为划分森林结构的变量,即将森林划分为4个层次:小乔木层(DBH ≤ 20 cm),中乔木层(20 cm < DBH ≤ 50 cm),乔木层(50 cm < DBH ≤ 80 cm),以及高大乔木层(DBH > 80 cm)(图3a-d)。它们所对应的树高范围大致为:6-14 m, 14-22 m, 22-27 m, 以及 >27 m。有趣的是,除高大乔木层(DBH > 80 cm)外,其他三个层次的直径分布均呈线性减少趋势。这说明,在这三个层次中,个体大小在空间上的分布是均匀的。在高大乔木层(DBH > 80 cm),个体数量极少,并且直径级-个体数关系几乎与横轴成一平行线,说明在这一层次,个体的分布是随机的。

2.3 物种多样性

2.3.1 物种丰富度

如前所述,尖峰岭山地热带雨林具有较高的物种多样性:在1 hm²样地中共有1024株171种DBH ≥ 5.0 cm的乔木(不包括藤本),隶属于52科93属(表1)。为与其他地区的热带雨林进行对比,表5列出地球上三个主要热带雨林地区(南美、热带非洲、东南亚)的群落多样性参数。在这些热带雨林中,由于不同作者所调查的样方面积有异,因而难以进行直接对比。为此,我们给出尖峰岭山地雨林的种-面积曲线(图4),并用式(4)表示:

$$y = 0.01x^3 - 0.6356x^2 + 16.423x + 7.44 (R^2 = 1.00) \quad (4)$$

式中y为物种数,x为样方个数(样方面积为400 m²)。

有必要指出,在众多种-面积曲线中,以幂指数或对数为基本函数的表达式为常见。但本文使用了能够极好地拟合种-面积轨迹的一元三次方程作为表达式(式4),以准确地由面积推算种数,便于与其他地区的雨林进行对比。

从图4可知,在样方面积为5000 m²以下,种数增加显著;之后,虽增加较为平缓,但仍较明显。根据式(4),当面积为0.1 hm²、0.25 hm²和0.5 hm²时,尖峰岭山地雨林的物种数(DBH ≥ 5.0 cm)分别

表 4 尖峰岭山地雨林的起始直径与物种多样性指数的关系
Table 4 Relationships between initial DBH of measured individuals (D_i) and diversity indices for mountain rainforest in Mt. Jianfengling, Hainan Island

起始直径 D_i (cm)	物种数 No. of species (/hm ²)	科数 No. of families (/hm ²)	株数 No. of stems (No./hm ²)	E	H'	D	平均种群密度 MPD (stems/sp.)
5	171	52	1024	0.80	4.11	0.973	5.98
7.5	161	52	890	0.80	4.09	0.973	5.52
10	146	51	685	0.81	4.05	0.972	4.69
15	113	45	430	0.83	3.95	0.970	3.81
20	92	41	309	0.85	3.84	0.967	3.36
起始直径对各变量的 关系式 D_i - diversity relationship	$y = -5.4966x + 199.81$	$y = -0.8034x + 57.44$	$y = -49.048x + 1231.7$	$y = 0.0037x + 0.78$	$y = -0.0181x + 4.22$	$y = -0.0004x + 0.98$	$y = -0.1807x + 6.75$
相关系数 (r)	-0.99	-0.95	-0.98	1.00	-0.99	-0.98	-0.98

MPD, mean population density

图 4 尖峰岭样地的种 - 面积曲线
Fig. 4 Species-area curve for mountain rainforest Mt. Jianfengling, Hainan Island

为 45、85 和 133 种。如后文所述,这与世界的典型热带雨林相比,属于种类较为贫乏的类型。

2.3.2 物种多样性及其影响因素

尖峰岭山地雨林的 Shannon-Wiener 指数(H')、均匀度指数(E)和 Simpson 指数(D)分别为 4.11、0.80 和 0.973(表 4)。实际上,这些指数受到环境因素和取样技术等多种因素的强烈影响。在环境因素中,降水、温度和土壤肥力最为重要。为便于与世界热带林进行比较,表 5 列出世界主要地区热带林的物种多样性及相关参数。从表 5 中可以看出,在其他条件基本相似的情况下,水热条件好的热带林,其物种多样性丰富、多样性指数高。如在马来西亚的 Pasoh、巴拿马的 Barro Colorado 和印度的 Mudumalai 对应于水热条件的优劣,物种数分别为 327 - 362 种/hm²、129 - 142 种/hm² 和 24 - 29 种/hm² (Condit *et al.*, 1996)。土壤肥力也是影响物种多样性的重要因素。一般来说,土壤肥力越好的地区,

树木生长得越高大,层次也越多,物种数也就越丰富(Kira, 2001)。另一方面,取样策略对生物多样性的影响也十分显著,这也为比较不同地区的生物多样性特征带来很大困难。在取样策略中,样地的面积大小和测定个体的起始大小是两个最关键的因素。以下利用本研究的测定数据来讨论这两个因素对物种多样性及相关群落参数的影响。

图 5 给出 Shannon-Wiener 指数(H')、均匀度指数(E)和 Simpson 指数(D)与取样面积的关系。可以看出,随着取样面积的增加, H' 值逐渐增加;但超过了 4000 m² 以后,增加不明显,尤其在大于 7000 m² 以后尽管物种数仍有增加(图 4),但 H' 值基本不变(图 5A)。有趣的是,均匀度指数(E)和 Simpson 指数(D)在取样面积达到 2000 m² 时,就达到了稳定;在达到 4000 m² 以后,几乎保持恒定(图 5B)。这说明,为研究尖峰岭山地热带雨林的物种多样性,7000 m² 的取样面积是足够的;同时也说明,在进行不同地区雨林的物种多样性比较时,需要一定的取样面积。在尖峰岭地区,这个取样面积可以是 4000 m²。

表 4 列出测定的起始直径对多样性指数的影响。可以看出,在起始直径(D_i)为 5 - 20 cm 之间时,随着 D_i 的增加,物种数、科数、Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数都呈现出明显的减少趋势,而均匀度指数却有增加趋势。这说明,在比较不同地区的多样性特征时,必须考虑测定的个体起始大小。这甚至比取样面积还重要。通过建立测定个体的起始大小与多样性特征之间的关系(如表 4 的关系),还可以推算不同起始大小的物种多样性及群落结构

表 5 尖峰岭山地雨林及其与世界上其他地区热带雨林的主要群落特征及物种多样性的对比
Table 5 Major community characteristics and diversity indices for mountain rainforest in Jianfengling(Hainan) and other tropical for-
ests in the world

序号 No	地点 Site	经纬度 Location	海拔 Alt. (m)	降水量 PPT (mm)	样方面积 Plot size(hm ²)	起始 DBH <i>D</i> ₀ (cm)	株数 Individual (No. /hm ²)	种数 No. of species (/plot)	<i>H'</i>	文献 Reference
1	Corcovado , Costa Rica	8°30'N , 83°35'W	30	3800	0.1	2.5	—	132	6.56	Gentry ,1988
2	Madden , Panama	9°06'N , 79°36'W	50	2433	0.1	2.5	—	126	6.34	Gentry ,1988
3	Barro Colorado , Panama		28	2500	0.1	5	—	49 – 50		Condit <i>et al.</i> , 1996
					0.25	5	—	73 – 80		
					1.0	5	1022	129 – 142		
4	Tutunendo , Colombia	5°46'N , 76°35'W	90	9000	0.1	2.5	—	258	7.57	Gentry ,1988
5	Bajo Calima , Colombia	3°55'N , 77°2'W	100	7470	0.1	2.5	—	265	7.74	Gentry ,1988
6	Macambo , Brazil	1°30'S , 47°59'W	30	2760	0.1	2.5	—	131	6.42	Gentry ,1988
7	Yanamono ,Peru	3°28'S , 72°55'W	130 – 140	3500	0.1	2.5	—	163 – 225	6.67 – 7.59	Gentry ,1988
8	Mishana ,Peru	3°47'S , 73°30'W	130 – 140	3500	0.1	2.5	—	168 – 249	6.44 – 7.63	Gentry ,1988
9	Mt. Camerom , Camerom	4°N , 9°E	230	8000	0.1	2.5	—	129	6.31	Gentry ,1988
10	Korupp National Park ,Camerom	5°N , 8°31'E	50	5460	0.1	2.5	—	139	6.34	Gentry ,1988
11	Semengoh , Sarawak	1°50'N , 110°05'E	20	4000	0.1	2.5	—	243	7.39	Gentry ,1988
12	Bako National Park ,Sarawak	1°52'N , 110°06'E	30	4000	0.1	2.5	—	143	6.5	Gentry ,1988
13	Pasoh ,Malaysia	—	25	>4000	0.1	5	—	97 – 100	—	Condit <i>et al.</i> , 1996
					0.25	5	—	163 – 178	—	
					1.0	5	1372	327 – 362	—	
14	Mudumalai , India	—	129	1200	0.1	5		12	—	Condit <i>et al.</i> , 1996
					0.25	5		14 – 17	—	
					1.0	5	412	24 – 29	—	
15	Negros , Philippines	—	1000	4650	0.1	10		35 – 37	—	Hamann <i>et al.</i> , 1999
					0.3	10		62 – 67	—	
					1.0	10	645	92	5.6	
16	Bukit Belalong , Brunei	4°32'N , 115°10'E	200	Rainy	0.25	10	512	69 – 83	4.15	Pendry & Proc- tor ,1997
17	Bukit Belalong , Brunei	4°32'N , 115°10'E	500	Rainy	0.25	10	663	76 – 98	4.22	Pendry & Proc- tor ,1997
18	Bukit Belalong , Brunei	4°32'N , 115°10'E	850	Rainy	0.25	10	798	91 – 121	4.42	Pendry & Proc- tor ,1997
19	Jianfengling , Hainan	18° 40' N , 108°50'E	790	2652	0.1	5	1024	45	2.95	This study
					0.25	5	1024	84	3.52	
					1.0	5	1024	171	4.10

图5 取样面积与物种多样性指数的关系
Fig. 5 Relationship between diversity indices and sampling size
(A) Shannon-Wiener 指数 (H'); (B) 均匀度指数 (E) 和 Simpson 指数 (D)
(A) Shannon-Wiener index (H'); (B) evenness index (E), and Simpson index (D)

表6 尖峰岭山地雨林种数-个体数关系及拟合结果
Table 6 Number of species-number of individuals relationships and their estimated values for mountain rainforest in Mt. Jianfengling, Hainan Island

个体数 No. of stems	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	13
物种数 No. of species	61	29	21	10	7	6	7	7	3	1	3	1
拟合种数 estimated species number	57	29	19	14	11	10	8	7	6	6	5	4
个体数 No. of stems	16	18	19	20	21	23	29	30	39	63	74	103
物种数 No. of species	4	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1
拟合种数 estimated species number	4	3	3	3	3	2	2	2	1	1	1	1

的有关特征参数。因此,作者建议,今后在开展生物多样性调查时,应该给出这种关系,以便于进行不同地区生物多样性的对比分析。

2.3.3 种数-个体数关系

作为反映物种多样性测度的指标,平均种群密度(MPD)和个体数-种数关系是两个重要的直接测度。理论上,MPD变化于1与 N 之间(N 为单位面积的株数)。一般来说,单层林大,复层林小;温带林和亚寒带林大,热带林小。尖峰岭山地雨林的MPD为6.0株/种(取样面积为1 hm²,起始直径为5 cm)(表4)。因为MPD受到取样面积和起始直径的影响,所以,我们比较表5中列出的相同测定条件的三处热带林(马来西亚的Pasoh、巴拿马的Barro Colorado和印度的Mudumalai)的MPD值的大小,它们分别为3.8、7.2和14.2株/种。尖峰岭的MPD值介于Pasoh与Barro Colorado之间,说明从世界的角度来说,尖峰岭山地雨林的物种多样性是较为丰富的。

另一方面,种数-个体数关系($S-N$ 关系)也

直接反映物种多样性的丰富程度,它与以往的种-多度关系的概念基本一致,但给出的结果更直观。这个关系的一个重要意义在于它直接反映了低密度种(low-density species)(具有单个个体的单株种和单位面积内仅有2株的物种)在群落中所占的比例。该比例越大,说明该群落的物种越丰富。热带雨林丰富的物种多样性很大程度上来源于低密度种的贡献。表6列出尖峰岭山地雨林的 $S-N$ 关系。可见,尖峰岭山地雨林的低密度种为90种,其中单株种61种,2株的29种,低密度种占有所有种的52%。这表明,低密度种对维持尖峰岭山地雨林丰富的物种多样性具有重要的意义。

如式(2)表示, $S-N$ 关系是一个简单的双曲线方程。尖峰岭山地雨林的 $S-N$ 关系可用式(5)表示。

$$S = 57.3/N \quad (R^2 = 0.96) \quad (5)$$

式(2)的系数 a 在数值上与单株种的数量接近。如尖峰岭山地雨林的单株种数是61种,而 a 值为57.3。在典型热带雨林中,这个值可以大于100,如马

来西亚 Pasoh 热带雨林的 α 值为 101, 它的单株种数为 114 种。可见, 系数 α 是群落多样性的一个重要特征值。

2.4 尖峰岭山地雨林的归属

海南岛位于热带的北缘。在我国的植被区划(中国植被编委会, 1980)和自然区划(席承藩, 丘宝剑, 1984)中, 它都被划分为热带区域。处于其东南部的尖峰岭也就自然成了热带植被区域。然而, 从世界生物地理的视野看, 尖峰岭山地雨林的热带归属问题似乎有讨论的必要。下文从气候学、科属组成以及物种多样性等角度予以讨论。

2.4.1 气候学特点

气候指标是判定某一区域生物地理归属的关键指标之一(Walter, 1979)。本文使用 Kira(1945)的温暖指数(warmth index, WI)作为热量指标, Thornthwaite(1948)的水分指数(moisture index, Im)作为水分指标, 分析尖峰岭地区的气候状况。利用尖峰岭地区不同海拔的气候资料(曾庆波, 1991), 计算得出不同海拔的 WI 和 Im 值以及相关的气候指标如表 7 所示。

按照 Kira(1945, 1977)的生态气候分类, 热带和亚热带的 WI 范围分别为 $> 240^{\circ}\text{C} \cdot \text{月}$ 和 $180 - 240^{\circ}\text{C} \cdot \text{月}$ 。也就是说, 热带北界所对应的 WI 是 $240^{\circ}\text{C} \cdot \text{月}$ 。按照这种划分, 尖峰岭地区的基带应属热带区域(如海拔 4.3 m 处的 WI 为 $242.4^{\circ}\text{C} \cdot \text{月}$)。这与 Koppen(1920)、Holdridge(1947, 1967)、Walter(1979)和 Kira(1989)的划分是一致的。从水分气候看, 尖峰岭的基带是相当干旱的。Thornthwaite(1948)定义 Im 值在 -20 至 0 为干旱的半湿润气候(dry semihumid), 雨林气候所对应的 Im 为 100 以上。按照如此的定义, 尖峰岭的基带是干旱的半湿润气候(Im 为 -1.2)。这与基带的有刺灌丛植被类型是一致的。

尖峰岭山地雨林所在地的气候条件与基带有很大的不同。尖峰岭山地雨林的分布范围为 700 - 1200 m(曾庆波, 1991), 所对应的 WI 和 Im 分别为 $148 - 185^{\circ}\text{C} \cdot \text{月}$ 和 $163 - 268$ 。也就是说, 山地雨林所处的温度带几乎完全进入亚热带/暖温带常绿阔叶林的温度带范围(方精云, 1991, 2001), 而水分气候则大大超过雨林所要求的范围(Im = $163 - 268 > 100$)。可见, 从气候的角度看, 尖峰岭山地雨林具有亚热带/暖温带雨林的性质。

2.4.2 群落组成特点

在 1 hm^2 的山地雨林样方中, 亚热带/暖温带科属占有绝对优势。重要值排列前十位的科分别为樟科(18.3%)、壳斗科(16.1%)、大戟科(5.8%)、榆科(4.9%)、桃金娘科(4.4%)、木犀科(4.3%)、无患子科(2.9%)、金缕梅科(2.5%)、山茶科(2.5%)以及蝶形花科(2.4%) (表 3)。典型的亚热带/暖温带科——壳斗科和樟科占了总重要值的 34% 以上。另外, 在一些山地雨林群落中, 还出现了温带成分, 如西南桦(*Betula alnoides*)和海南鹅耳枥(*Carpinus lanceolata*)等(蒋有绪, 卢俊培, 1991)。典型的亚热带/暖温带造林树种——杉木(*Cunninghamia lanceolata*)在一些地方长势旺盛。与此相反, 这里的热带成分较少, 较为典型的热带科属, 如大戟科(5.8%)、无患子科(2.9%)、茜草科(1.3%)、番荔枝科(0.3%)等都具有较低的重要值。东南亚热带雨林的科属龙脑香科在样地中只有坡垒一种。这些都说明, 尖峰岭山地雨林的物种组成反映了由热带向亚热带/暖温带过渡的性质。

2.4.3 物种多样性特征

从表 5 可见, 在样方面积为 0.1 hm^2 、起始直径为 2.5 cm 的典型热带雨林中, 物种数一般在 120 种以上, Shannon-Wiener 指数(H') 在 6.3 以上; 而在 0.1 hm^2 、起始直径为 5 cm 的尖峰岭山地雨林中, 物种数为 45 种, H' 为 2.95。如果根据表 4, 将起始直径换算成 2.5 cm 时, 尖峰岭山地雨林的物种数则为 49 种, H' 为 3.02。也就是说, 尖峰岭山地雨林的物种丰富度低于世界典型热带雨林物种丰富度的一半。这说明尖峰岭山地雨林的多样性是较低的。

我们来比较表 5 中取样面积同样是 0.25 hm^2 的东南亚热带雨林与尖峰岭山地雨林物种丰富度的差异。为使比较的条件一致, 需要将文莱 Bukit Belalong 和菲律宾 Negros 雨林调查所得出的起始直径为 10 cm 时的物种数换算成 5 cm 时的大小。为此, 我们假定它们的物种数与起始直径的关系按尖峰岭山地雨林的这种关系(表 4)成比例的变化, 则在取样面积为 0.25 hm^2 (菲律宾 Negros 为 0.3 hm^2)、起始直径为 10 cm 时, 马来西亚 Pasoh、文莱 Bukit Belalong、菲律宾 Negros、印度 Mudumalai 热带雨林的物种数分别为 163 - 178、81 - 143、73 - 79 和 14 - 17 种(表 5)。尖峰岭山地雨林为 85 种, 低于 Pasoh 和 Bukit Belalong, 但高于 Negros 和 Mudumalai。

表 7 尖峰岭不同海拔的气候特征
Table 7 Climate variables at different altitudes in Mt. Jianfengling , Hainan Island

海拔 Alt (m)	1 月均温 Mean Jan. temp. (°C)	最低温 Min temp. (°C)	年均温 Annual mean temp. (°C)	年较差 Annual temp. difference (°C)	年降水量 Annual precipitation (mm)	温暖指数 Warmth index (°C)	水分指数 Moisture index
4.3	19.9	5.6	25.2	8.8	1 281.0	242.4	-1.2
68	19.4	2.5	24.5	8.8	1 649.9	234.0	28.8
820	15.1	-2.8	19.7	7.8	2 651.6	176.4	163.5

印度 Mudumalai 的物种丰富度相当低显然是由于降水量少(1200 mm)所致。

换言之 ,尖峰岭山地雨林的物种丰富度显著低于世界其他地区的典型热带雨林 ,但高于某些降水量少的地区的热带林。尖峰岭山地雨林相对较高的物种多样性主要是来自丰沛的降水的贡献。它的水分指数(Im)远大于 100(表 7)。

通过上述气候、物种组成以及物种多样性的讨论 ,可以认为 ,尖峰岭山地雨林在温度带上属于亚热带/暖温带的性质 ,但由于其丰沛的降水量 ,使物种多样性较为丰富 ,具备了雨林的性质。因此 ,它与典型热带雨林有较大差别 ,属于由热带雨林向亚热带/暖温带雨林过渡的类型。由于具有这样一个过渡的性质 ,决定了它在研究世界热带和亚热带雨林生态学中具有不可替代的地位。

致谢 :植物标本由黄全先生鉴定、李振宇先生校对。张舒环、陈焕强等参加野外调查。特此致谢。

参考文献

Condit, R. , Hubbell, S. P. , Lafrankie, J. V. , Sukumar, R. , Manokaran, N. , Foster, R. B. and Ashton, P. S. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology*, **84**: 549 – 562.

Editorial Committee for Vegetation of China (中国植被编委会). 1980. *Vegetation of China* (中国植被). Science Press, Beijing. (in Chinese)

Fang, J. Y. (方精云). 1991. Ecoclimatological analysis of the forest zones in China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **11**: 377 – 387. (in Chinese)

Fang, J. Y. (方精云). 2001. Re-discussion about the forest vegetation zonation in eastern China. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **43**: 522 – 533. (in Chinese)

Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gra-

dients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **75**: 1 – 34.

Hamann, A. , Barbon, E. B. , Curio, E. and Madulid, D. A. 1999. A botanical inventory of a submontane tropical rain-forest on Negros Island, Philippines. *Biodiversity and Conservation*, **8**: 1017 – 1031.

Holdridge, L. R. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science*, **105**: 367 – 369.

Holdridge, L. R. 1967. *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center, San Jose.

Hu, W. Y. (胡婉仪). 1985. Vegetation belts and forest types of Jianfengling Mountain, Hainan Island. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学丛刊), **9**: 286 – 296. (in Chinese)

Huang, Q. (黄全), Li, Y. D. (李意德), Zheng, D. Z. (郑德璋), Zhang, J. C. (张家城), Wang, L. L. (王丽丽), Jiang, Y. X. (蒋有绪) and Zhao, Y. M. (赵彦民). 1986. Study of tropical vegetation series in Jianfengling region, Hainan Island. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), **10**: 90 – 105. (in Chinese)

Jiang, Y. X. (蒋有绪) and Lu J. P. (卢俊培). 1991. *Tropical Forest Ecosystems in Jianfengling, Hainan Island, China* (中国海南岛尖峰岭热带林生态系统). Science Press, Beijing. (in Chinese)

Jiang, Y. X. (蒋有绪), Wang, B. S. (王伯荪), Zang, R. G. (臧润国), Jin, J. H. (金建华) and Liao, W. B. (廖文波). 2002. *Biodiversity and Its Mechanisms of Tropical Forests in Hainan Island* (海南岛热带林生物多样性及其机制). Science Press, Beijing. (in Chinese)

Kira, T. 1977. A climatological interpretation of Japanese vegetation zones. In: Miyawaki, A. and Tuxen, R. (eds.), *Vegetation Science and Environmental Protection*. Maruzen, Tokyo, 21 – 30.

Kira, T. 1945. *A New Classification of Climate in Eastern Asia as the Basis for Agricultural Geography*. Horticultural Institute, Kyoto University, Kyoto.

Kira, T. 1989. On the subtropical forests. In: Miyawaki, A. (ed.), *Vegetation of Japan: Okinawa and Kowahara*. Chi-

- bundo, Tokyo, 119 – 127.
- Kira, T. 2001. *Environment of Forests and Impact of Forests on Environment: An Approach to Global Environmental Issues*. Shin-Shisou-shya, Tokyo.
- Koppen, W. 1920. *Das Geographische System der Klimate*. Gebrüder borntrger, Berlin. 1 – 50.
- Li, Y. D. (李意德). 1997. Community characteristics of tropical mountain rain forest in Jianfengling, Hainan Island. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), **5**(1): 18 – 26. (in Chinese)
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Pendry, C. and Proctor, P. 1997. Altitudinal zonation of rain forest on Bukit Belalong, Brunei: soils, forest structure and floristics. *Journal of Tropical Ecology*, **13**: 221 – 241.
- Thornthwaite, C. W. 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review*, **38**: 55 – 94.
- Walter, H. 1979. *Vegetation of the Earth Ecological System of the Geobiosphere* (2nd edn.). Springer-Verlag, New York.
- Xi, C. F. (席承藩) and Qiu, B. J. (丘宝剑). 1984. *A Summary for Natural Regionalization of China* (中国自然区划概要). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Zeng, Q. B. (曾庆波), Ding, M. H. (丁美华). 1985. Relationship between the vertical distribution of tropical vegetation types and water-heat regime of Jianfengling Mountain, Hainan Island. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学丛刊), **9**: 297 – 305. (in Chinese)
- Zeng, Q. B. (曾庆波), Li, Y. D. (李意德), Chen, B. F. (陈步峰), Wu, Z. M. (吴仲民) and Zhou, G. Y. (周光益). 1997. *Research and Management of Tropical Forest Ecosystems* (热带森林生态系统研究与管理). China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese)
- Zeng, Q. B. (曾庆波). 1991. Vertical zones of climates. In: Jiang, Y. X. (蒋有绪) and Lu, J. P. (卢俊培) (eds.), *Tropical Forest Ecosystems in Jianfengling, Hainan Island, China* (中国海南岛尖峰岭热带林生态系统). Science Press, Beijing, 18 – 29. (in Chinese)

(责任编辑 : 时意专)