

西双版纳热带山地雨林建群种种群动态研究*

党承林 钱 韦

(云南大学生态学与地植物学研究所, 昆明 650091)

摘要 本文采用大小结构以研究西双版纳普文地区的山地雨林建群种种群的动态。结果表明, 在上层建群种中, 以山韶子 (*Nephelium chryseum*) 种群最稳定, 它将在群落中长期存在下去; 盆架树 (*Winchia calophylla*) 缺乏中青年树木, 在一段时间内可能暂时消失。假含笑 (*Paramichelia baillonii*) 仅出现在上层中, 在林窗下很难自我更新, 最终有可能从群落中退出; 红木荷 (*Schima wallichii*) 在群落中的分布虽有间断, 且缺乏幼苗和幼树, 但它能在林窗下自我更新, 可认为是群落中较稳定的种群之一。中下层以窄序岩豆树 (*Millettia leptobotrya*) 种群各个大小级个体数最多, 且呈正金字塔形; 普文楠 (*Phoebe puwenensis*)、降真香 (*Acronychia pedunculata*)、柴龙树 (*Apodytes dimidiata*)、红果葱臭木 (*Dysoxylum binectariiferum*) 和刺栲 (*Castanopsis hystrix*) 等种群今后将继续存在下去。研究表明, 尽管大小结构通常可作为推演种群随时间而更替的预测工具, 但缺乏幼苗和幼树的种群不一定是衰退的或不稳定的种群, 这取决于物种的生物生态学特性和生活史对策。

关键词 西双版纳, 热带山地雨林, 建群种, 种群动态

A STUDY ON THE POPULATION DYNAMICS OF CONSTRUCTIVE SPECIES OF THE TROPICAL MONTANE RAIN FOREST IN XISHUANGBANNA

DANG Cheng-Lin, QIAN Wei

(Institute of Ecology and Geobotany, Yunnan University, Kunming 650091)

Abstract Applying the method of size-structure, this paper studies the population dynamics of constructive species of the tropical montane rain forest in Xishuangbanna. In the overstory, size-structure of constructive species *Nephelium chryseum* is an increasing population which will maintain relative stability over a long period of time. *Winchia calophylla* population has seedlings and saplings, but is short of young trees. *Paramichelia baillonii* population is short of seedlings and saplings, and is hard to reproduce itself in the dense shade of a forest or tree gap. It appears to be a senescent population. *Paramichelia baillonii*, *Schima wallichii* population is short of seedlings and saplings, but it may reproduce itself under tree gaps. At middle and lower layers, *Millettia leptobotrya* population has more individuals in each size-structure, and is a stable population. The size-structures of *Phoebe puwenensis*, *Acronychia pedunculata*, *Apodytes dimidiata*, *Dysoxylum binectariiferum* and *Castanopsis hystrix* are a pyramid, and they will exist in the community over a

* 云南省教委基金重点资助项目; 加拿大国际发展研究中心(IDRC)资助项目

long period of time. The result shows that though size-structure generally can be used for a predictive stool to deduce the trend in population replacement with time, not all species populations without seedlings or saplings are senescent or unstable, which depends on properties of biology and ecology of species, and strategies of its life history.

Key words Xishuangbanna, Tropical montane rain forest, Constructive species, Population dynamics

热带山地雨林是热带季节雨林与山地季风常绿阔叶林之间的过渡性类型, 属热带雨林范围, 其种类成分以热带成分占大多数, 混有一定数量的常绿阔叶林种类。热带山地雨林在西双版纳多分布于 800~1 000 m 的山地, 在逆温气候影响下最高可达 1 500 m。

调查地为景洪县普文镇的云南林业科学院普文林场。地理位置为东经 $101^{\circ} 6'$, 北纬 $22^{\circ} 25'$, 属低山河谷地貌, 年均温 21°C , 年降水量 1 700 mm, 为北热带湿润季风气候。普文地区的热带山地雨林主要分布于海拔 900 m 以下的箐沟两侧的坡面和低丘上。900 m 以上的山体上部为季风常绿阔叶林。普文地区的热带山地雨林已处于西双版纳热带雨林分布的北部边缘。

调查样地海拔 876 m, 坡向 $\text{NE}80^{\circ}$, 坡度 $28^{\circ}\sim 30^{\circ}$, 土壤为山地红壤, 土壤深厚, 地面枯落物稀少。人为活动较少, 群落结构完整, 基本上保持原始状态。

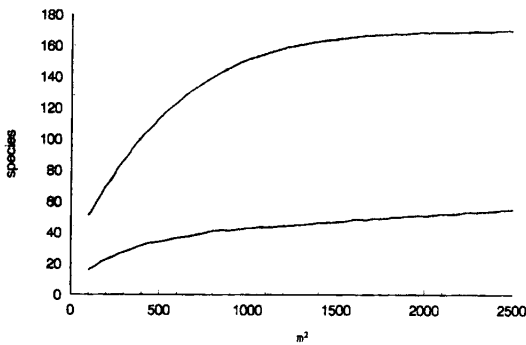


图 1 热带山地雨林群落种类-面积曲线图

Fig.1 Species-area curve of TMRF community

样地面积 $3\ 000\ \text{m}^2$, 采用相邻格子法调查 $10 \times 10\ \text{m}$ 的样方 30 个。凡植株胸径达 2.5 cm 以上的均进行每木调查。另机械布置 30 个 $2 \times 2\ \text{m}$ 的小样方, 调查乔木幼苗、灌木和草本植物。

种群的年龄分布在群落生态学中可作为一种预测工具 (Barbour *et al.*, 1987)。但树木的实际年龄在野外很难测定。由于树木的年龄与胸径密切相关, 故多用树木胸径代替其年龄。近十多年来, 大小结构已广泛应用于种群动态和群落结构的研究 (钟章成, 1992; 胡玉佳等, 1992; Daubenmire, 1968)。本文采用大小结构

来研究山地雨林的种群动态, 并对这一方法的适用范围作初步探讨。

最小面积

热带山地雨林的种类-面积曲线如图 1 所示 (图 1)。由图 1 可以看出, 样地面积扩大到 $2500\ \text{m}^2$ 仍未出现明显的转折点。这表明山地雨林的群落最小面积应在 $2500\ \text{m}^2$ 以上。其原因在于: 山地雨林处于热带与亚热带之间的过渡地带, 热带雨林和季风常绿阔叶林的种类都可侵入。

此外, 乔木与灌草的种类面积曲线有较大差别。乔木种的曲线在 $800\ \text{m}^2$ 后就趋于平缓, 而灌草则一直上升。显然, 群落的种类-面积曲线缺乏明显的转折点, 主要是灌草种类增加所致。

结构和种类组成

群落可分为 5 个层次: 乔木上层、乔木中层、乔木下层、小乔木灌木层和草本层。现将各层次的特点和主要种类组成分述于下。

表 1 热带山地雨林乔木树种重要值
Table 1 The importance values of tree species of the tropical
montane rain forest in Xishuangbanna

序号 No.	种类名称 Plant name	相对密度 Relative density	相对频度 Relative frequency	相对显著度 Relative dominance	重要值 Importance value
1	窄序岩豆树 <i>Millettia leptobotrya</i>	51.50	10.80	17.90	26.70
2	山靛子 <i>Nepheium chryseum</i>	3.21	4.66	15.20	7.68
3	红木荷 <i>Schinus wallichii</i>	0.94	0.18	18.70	7.13
4	假含笑 <i>Paramichelia baillonii</i>	1.57	1.08	12.90	4.84
5	蕾文楠 <i>Phoebe puwenensis</i>	4.34	5.73	1.70	3.92
6	刺栲 <i>Castanopsis hystrix</i>	0.94	1.43	7.05	3.14
7	降真香 <i>Acronychia pedunculata</i>	2.45	3.23	3.75	3.14
8	柴龙树 <i>Apodytes dimidiata</i>	2.26	3.94	1.40	2.53
9	盆架树 <i>Winchia calophylla</i>	1.13	1.79	4.49	2.47
10	红果蕈木 <i>Dysoxylum binectariferum</i>	2.08	3.58	0.48	2.05
11	粗叶木 <i>Lansianthus wallichii</i>	2.02	3.94	0.11	2.04
12	木奶果 <i>Baccaurea ramiflora</i>	1.89	3.58	0.14	1.87
13	思茅黄肉楠 <i>Actinodaphne henryi</i>	1.89	2.15	1.26	1.77
14	红梗润楠 <i>Nachilus rufipes</i>	0.94	1.79	2.13	1.62
15	披针叶楠 <i>Phoebe lanceolata</i>	1.89	2.51	0.14	1.51
16	黄毛榕 <i>Ficus fulva</i>	0.75	1.43	1.83	1.34
17	锈枝木莲 <i>Manglietia forrestii</i>	0.57	1.08	1.75	1.13
18	短刺栲 <i>Castanopsis echidnocarpa</i>	0.94	1.43	1.00	1.12
19	黄杞 <i>Engelhardtia roxburghiana</i>	0.57	1.08	1.67	1.11
20	白花树 <i>Styrax tonkinensis</i>	0.75	0.72	1.28	0.82
21	云树 <i>Garcinia cowa</i>	0.75	1.43	0.26	0.81
22	小花八角 <i>Illicium micranthum</i>	1.13	1.08	0.11	0.77
23	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	0.38	0.72	0.72	0.61
24	绒毛肉实树 <i>Sarcosperma kachinense</i>	0.38	0.72	0.41	0.50
25	小林乌口树 <i>Tarenna sylvestris</i>	0.19	0.36	0.94	0.50
26	樟科一种 (sp.)	0.19	0.36	0.94	0.50
27	绒毛泡花树 <i>Meliosma velutina</i>	0.38	0.72	0.13	0.41
28	鹅掌柴 <i>Schefflera octophylla</i>	0.38	0.72	0.09	0.40

续表 1

29	密花树	<i>Rapanea yunnanensis</i>	0.38	0.72	0.03	0.38
30	假苹婆	<i>Sterculia lanceolata</i>	0.19	0.36	0.30	0.28
31	青椋	<i>Caryota ochlandra</i>	0.38	0.36	0.06	0.27
32	云南红豆	<i>Ormosia yunnanensis</i>	0.19	0.36	0.22	0.26
33	云南银柴	<i>Aporosa yunnanensis</i>	0.19	0.36	0.23	0.26
34	牛目椒	<i>Strychnos cathayensis</i>	0.38	0.36	0.03	0.26
35	聚果榕	<i>Ficus racemosa</i>	0.19	0.36	0.24	0.26
36	假广子	<i>Kneea erratica</i>	0.19	0.36	0.01	0.22
37	细毛樟	<i>Cinnamomum tenuipilii</i>	0.19	0.36	0.01	0.21
38	羽叶楸	<i>Stereospermum personatum</i>	0.19	0.36	0.09	0.21
39	大果山香圆	<i>Turpinia pomifera</i>	0.19	0.36	0.06	0.20
40	云南岩摩	<i>Amoora yunnanensis</i>	0.19	0.36	0.06	0.20
41	山鸡椒	<i>Litsea cubeba</i>	0.19	0.36	0.04	0.20
42	山石榴	<i>Randia spinosa</i>	0.19	0.36	0.01	0.19
43	钝叶樟	<i>Cinnamomum bejolghota</i>	0.19	0.36	0.03	0.19
44	西南猫尾木	<i>Dolichandrone stipulata</i>	0.19	0.36	0.01	0.19
45	樟花三宝木	<i>Trignostemon thysoides</i>	0.19	0.36	0.02	0.19
46	番荔枝科一种(sp.)		0.19	0.36	0.01	0.19
47	笔管榕	<i>Ficus virens</i>	0.19	0.36	0.01	0.19

乔木上层层高 30~45 m, 胸径 60~100 cm, 层盖度 40%。大树呈散生状, 树冠不连续。该层主要由山韶子 (*Nephelium chryseum*)、假含笑 (*Paramichelia baillonii*)、红木荷 (*Schima wallichii*)、盆架树 (*Winchia calophylla*) 等树种组成。其中, 红木荷是季风常绿阔叶林的建群种 (表 1)。

乔木中层高 10~25 m, 胸径 10~40 cm, 层盖度 70%, 为群落的郁闭层。该层的种类较多, 主要有窄序岩豆树 (*Millettia leptobotrya*)、普文楠 (*Phoebe puwenensis*)、思茅黄肉楠 (*Actinodaphne henryi*)、锈枝木莲 (*Manglietia forrestii*)、降真香 (*Acronychia pedunculata*)、红果葱臭木 (*Dysoxylum binectariferrum*)、绒毛泡花树 (*Meliosma velutina*)、绒毛肉实树 (*Sarcosperma kachinense*)、以及刺栲 (*Castanopsis hystrix*) 和短刺栲 (*C. echidnocarpa*) 等。其中, 刺栲和短刺栲是季风常绿阔叶林的建群种。在该层中, 窄序岩豆树的个体数量尤多, 是该层最主要的优势种。

乔木下层高 3~10 m, 胸径 2.5~10 cm, 层盖度 30%。除一部分为中、上层乔木种类的幼树外, 尚有云树 (*Garcinia cowa*)、木奶果 (*Baccaurea ramiflora*)、鹅掌柴 (*Schefflera octophylla*)、蒲桃一种 (*Syzygium* sp.)、粗叶木 (*Lasianthus wallichii*)、钝叶樟 (*Cinnamomum bejolghota*)、山石榴 (*Randia spinosa*) 等种类。

灌木层高 2 m 左右, 层盖度 20%。该层比较发达, 种类多, 除少数种类呈小片分布外, 其余种类的

个体数都比较稀少, 且分布不均匀。常见的种类有毛九节 (*Psychotria pilifera*)、掌叶榕 (*Ficus simplicissima*)、毛杜茎山 (*Maesa permollis*) 等。

草本层层盖度 5% 左右。该层中常见的主要种类有穿鞘花 (*Amischotolype hispida*)、褐鞘沿阶草 (*Ophiopogon dracaenoides*)、爱地草 (*Geophila herbacea*) 和圆叶榭蕨 (*Drynaria bonii*) 等多种蕨类植物。

层间植物种类也很丰富, 藤本植物相当发达, 常见的大藤本植物有扁担藤 (*Tetrastigma planicaule*)、多苞瓜馥木 (*Fissitigma bracteolatum*) 等, 藤茎粗状, 达 10 cm 左右。主要的附生植物有星蕨 (*Microsorium punctatum*)、半圆盖阴石蕨 (*Humata platylepis*) 以及兰科植物。

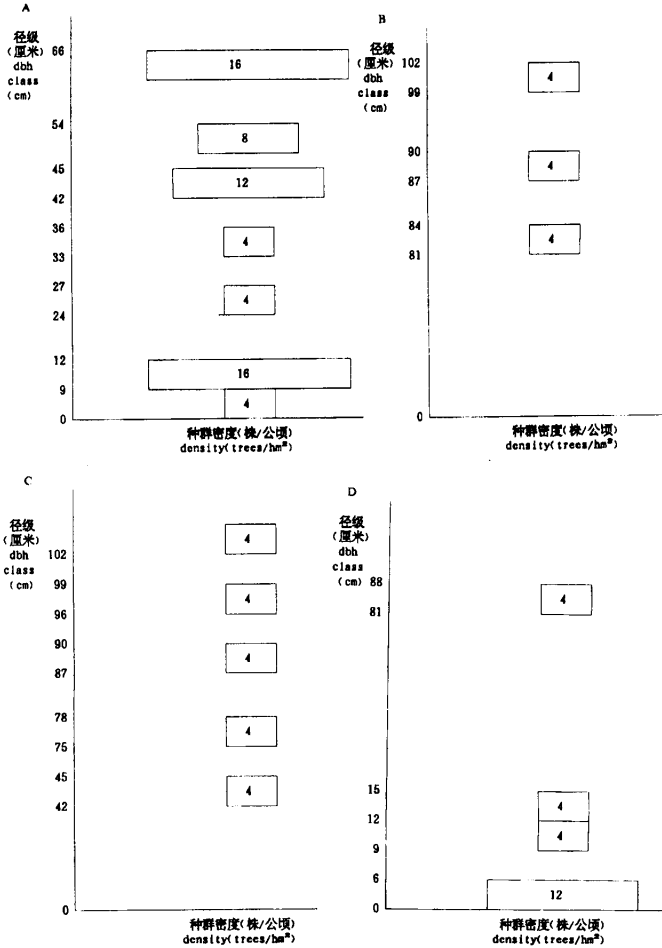


图 2 上层树种年龄 / 胸径结构

Fig. 2 The size-structure of tree populations in the upper layer

A: 山韶子 (*Nephelium chryseum*); B: 假含笑 (*Paramichelia baillonii*); C: 红木荷 (*Schima wallichii*); D: 盆架树 (*Winchia calophylla*)

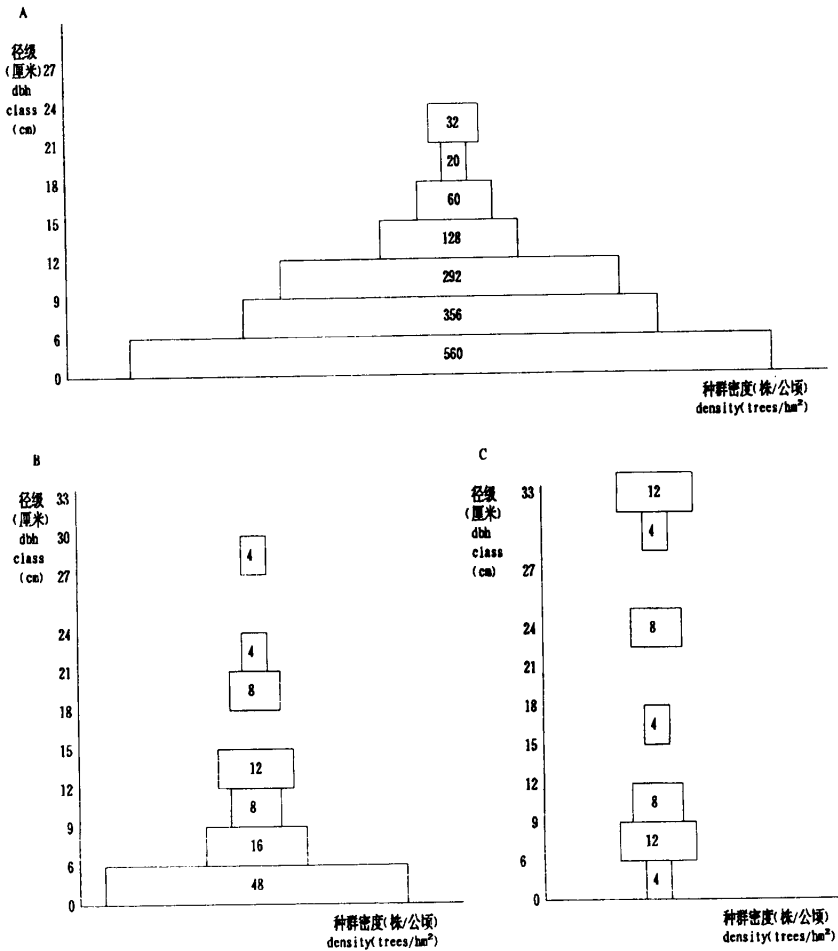


图 3 乔木中层树种年龄 / 胸径结构

Fig. 3 The size-structure of tree populations in the middle layer.

A. 窄序岩豆树 (*Millettia lepobotrya*); B. 普文楠 (*Phoebe puwenensis*); C. 降真香 (*Acronychia pedunculata*)

种群动态

建群种对植物群落及群落环境的形成起关键作用。它们的更新和替代决定着群落演替的方向。尽管热带山地雨林的建群种不十分明显, 但可根据种类重要值来确定, 即把主要层中重要值较大的种类视为群落的建群种。本文挑选以下植物作为热带山地雨林的建群成分。乔木上层的建群种为山韶子、假含笑、红木荷和盆架树, 乔木中层为柴龙树、窄序岩豆树、普文楠、降真香、红果葱臭木和刺栲。

1. 上层乔木种群的动态

由图 2 可以看出, 上层乔木种群的大小结构都出现不同程度的间断, 这种现象在热带雨林中十分普遍 (胡玉佳, 1991, 朱华, 1991, 向应海, 1981)。相对来说, 在四个建群种中, 山韶子占有较大的优势, 其大小结构要更完整些, 出现的断层也少些, 是群落中最稳定的一个种群 (图 2 A)。

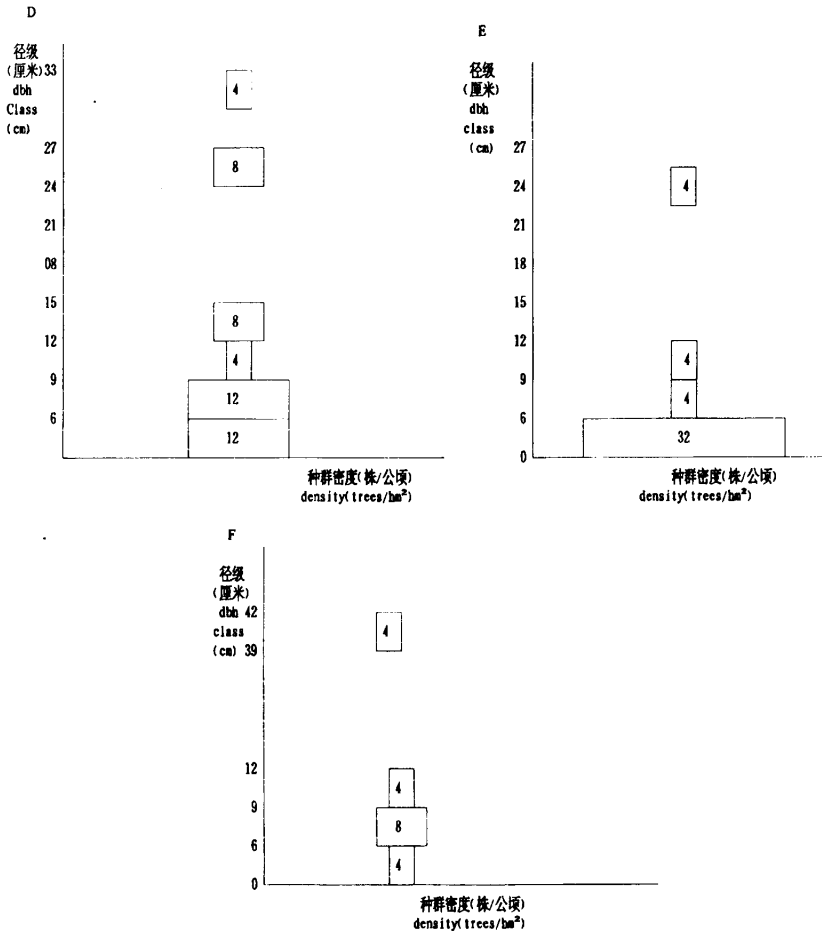


图 4 乔木中层树种年龄 / 胸径结构

Fig. 4 The size-structure of tree populations in the middle layer.

D. 柴龙树(*Apodytes dimidiata*); E. 红果葱臭木(*Dysoxylum binectariferum*); F. 刺栲(*Castanopsis hystrix*)

在“云南植被”中, 假含笑被视为山地雨林的标志种之一 (吴征镒等 1986)。然而, 假含笑的个体都是径级 81~102 cm 之间的大树, 缺乏中龄级的立木和幼树或幼苗。这意味着当现存的大树一旦全部死亡后, 由于没有后续的个体补充, 假含笑将可能从群落中消失 (图 2 B)。据观察, 在其它山地雨林群落的中下层也没有发现假含笑的中幼树或幼苗, 但在遭破坏的林地上常常发现数量较多的幼苗和幼树。这一事实似乎表明假含笑不是顶极树种, 关于这一问题尚有待进一步研究。

红木荷的大小结构与假含笑比较相似, 也缺乏幼苗和幼树, 但个体的大小级分布比较分散 (图 2 C), 这意味着红木荷在群落中存在的时间要比假含笑长。与假含笑不同的是, 红木荷本来是季风常绿阔叶林的主要建群种之一 (吴征镒等 1986), 具有较强的耐阴性, 但在郁蔽的林下同样很少发现实生幼苗和幼树。这种现象在常绿阔叶树种中亦比较常见, 它们通常只在较大的林窗下才有较多的幼苗和幼树。显然, 红木荷在山地雨林中缺乏幼苗和幼树是暂时的, 它也能长久存在于山地雨林中。由此可见, 仅根据林下有无幼苗和幼树来判断某个种在群落中的未来命运是不可靠的。

盆架树的大小结构也很不完整,中间相当长的一段出现缺失。林下虽有幼树,但要长成上层大树,则需要相当长的时间(图2D)。

综上所述,山韶子在群落中将长期保持相对的稳定,假含笑最终有可能从群落中消失,红木荷和盆架树能长期存在下去,但在一段时间内有可能暂时消失。

2. 中层乔木种群的动态

窄序岩豆树的大小结构呈连续的金字塔形,且各龄级的个体数量最多,是乔木中层的优势种。它在林下有相当数量的实生苗,而且萌生力特别强,一个植株往往有3~5个以上的萌干,多的高达10余个。窄序崖豆藤以种子或萌蘖进行更新的能力是其它种所不可比拟的。因此,如果环境不发生大的变化,它必将保持与现在同样的优势地位(图3A)。

其余种类的大小结构都不如窄序岩豆树那样完整,大小级或多或少有缺失。普文楠、降真香和柴龙树的大小结构大致呈金字塔形,缺失较少;红果葱臭木和刺拷的缺失较多(图3C,图4D-F)。

结论和讨论

本文研究的热带山地雨林已处于演替顶极阶段。在自然状况下,群落的变化只限于物种种群的更替以及由此引起的群落外貌和结构的改变。

如果仅就种群的大小结构来看,上层建群种中以山韶子最稳定,盆架树次之,红木荷和假含笑则最终从群落中消失。但若从种的生物生态学特性及其更新特点来看,红木荷能在大树死亡后形成的林窗下更新,从而获得苗木的补充,因此它也是群落中稳定的种群之一。而假含笑可能不是顶极树种,只能在群落中存在有限的时间。在中层,大小结构最完整的建群种是窄序岩豆树,它是整个群落中最稳定的种群。普文楠、降真香、柴龙树、红果葱臭木和刺拷也是比较稳定的种群,但在某个时期有可能暂时消失。因此,从较长时间看,热带山地雨林的群落种类结构是不稳定的。

以群落现存种群的大小结构来预测群落中种群未来命运的研究方法是基于以下假设的。(1)种群的动态仅与现状有关,与其生物生态学特征和生活史对策无关;(2)种间的生态关系简单,种与种之间的关系简化,各个种的发展相对独立;(3)环境因子稳定,没有大的扰动;(4)无现存种或新种的侵入,或侵入后的影响甚微。事实上,这四条假设在自然群落中是很难全部满足的。在植物群落尤其是热带雨林中普遍存在着错综复杂的生态关系,植物种之间、植物种与环境之间的相互作用,食草动物的捕食以及某种干扰因素的突发都会引起种群和群落结构发生不可预言的(绝非“相应的”)变化。因此,大小结构在种群和群落结构的动态研究中有一定的局限性。

毫无疑问,具有完整年龄结构且呈金字塔形的种群可认为是稳定的种群。然而,如果都把大小结构残缺特别是缺乏幼苗(即更新层)和幼树的种群一概视为不稳定的或衰退的种群,就难免有失偏颇,甚至可能判断失误。因为稳定的种群不一定在任何时刻、任何群落中都具有更新层或完整的大小结构,某些树种种群的幼苗和幼树的出现是有条件的,它们的缺失是暂时的。除上述的红木荷外,亚热带常绿阔叶林的许多优势种如元江栲(*Castanopsis orthacantha*),高山栲(*C. delavayi*),木果石栎(*Lithocarpus xylocarpus*)、景东石栎(*L. chintungensis*)等,它们的实生幼苗或幼树在郁蔽的林下也十分稀少,只有当林窗较大时才出现较多的幼苗和幼树。因此,在应用大小结构研究种群动态或群落结构时,仅依据大小结构来预测或断定某个种群的将来命运是不完全可靠的,因为幼苗和幼树的存在与否在很大程度上取决于物种本身的生物生态学特性及其生活史对策。

致谢 参加野外考察工作有欧晓昆、王宝荣和苏文华等老师,鉴定标本得到云南省林科院王达明、李莲芳、杨绍增等先生的大力帮助。

参 考 文 献

- 向应海, 1983. 滇南热带雨林中种群配置的初步研究. 云南植物研究, 3(1): 57
- 吴征镒, 1987. 云南植被. 北京: 科学出版社.
- 胡玉佳, 李玉吉, 1992. 海南岛热带雨林. 广东高等教育出版社.
- 钟章成主编, 1992. 常绿阔叶林生态系统的研究. 西南师范大学出版社. 365
- Barbour G B, Burk J H, Wanna D P, 1987. Terrestrial plant ecology. The Benjamin / Cummings publishing Company, Inc. Menlo Park, California. 73
- Daubenmire R, 1968. 陈庆城译, 1981. 植物群落—植物群落生态学教程. 北京: 人民教育出版社, 117
- Putman R J, Watten S D, 1984. Principels of ecology. Croom Helm, London and Canberra. 338