

文章编号: 100F 1498(2001) 01 0017 06

# 海南岛霸王岭热带山地雨林 林隙更新生态位的研究

臧润国<sup>1</sup>, 蒋有绪<sup>1</sup>, 杨彦承<sup>2</sup>

(1. 中国林业科学研究院 森林生态环境与保护研究所, 北京 100091;

2. 中国林业科学研究院 资源信息研究所, 北京 100091)

**摘要:** 通过对海南岛霸王岭热带山地雨林林隙更新生态位的研究表明: 同一树种在不同大小和年龄级林隙内的优势度不同, 不同树种在同一大小和年龄级林隙内的优势度不同。根据树种在不同大小级林隙内的生态位宽度的变化, 可分为生态位幅度宽、中等、较小和狭小 4 类; 根据树种在不同年龄级林隙内的生态位宽度的变化, 可分为对林隙时间生态资源利用充分、利用较充分、利用不充分和利用很少的 4 类树种。不同的树种或树种组对不同大小和年龄阶段林隙生态资源利用的不一致性, 表明热带山地雨林中不同树种的林隙大小级生态位和林隙时间段生态位是相对分离的。分析表明, 海南岛热带山地雨林中有一大部分树种是属于低密度、狭生态位的树种。从物种多样性的角度来看, 大量低密度、狭生态位树种的存在表明热带山地雨林是一种较为脆弱的生态系统类型。

**关键词:** 生态位; 林隙更新; 更新动态; 热带山地雨林; 海南岛

中图分类号: S718.5

文献标识码: A

近年来干扰生态学的研究表明, 各种森林生态系统中都有与之相对应的干扰体系。一般将干扰面积在  $0.1 \text{ hm}^2$  以上的干扰称为大型干扰, 而将干扰面积在  $0.1 \text{ hm}^2$  以下的干扰称为小型干扰。小型干扰一般是由树倒后在林冠层产生明显的树冠空隙为标志的, 所以小型干扰大多为树冠干扰( canopy disturbance)。树冠干扰的结果是在森林景观中产生了不同大小和发育阶段的林隙斑块, 这些不同大小和发育阶段的林隙斑块是森林循环的一个重要阶段<sup>[1]</sup>, 也是森林中不同物种重新分配生态资源, 调节种内和种间关系的一个关键环节。不同大小和年龄的林隙内的光照、水分和营养元素等的可利用性不同, 所以不同大小和年龄的林隙内的资源状态不同。对于不同树种的更新和生长来说, 每个不同大小和年龄级的林隙即是不同的资源状态。分别以不同的大小级和不同的年龄级来排列林隙, 即可构成树种更新和生长时可利用的林隙大小资源谱和林隙年龄资源谱, 因此, 林隙大小和发育阶段是决定树种更新生态位的重要参数。更新生态位( regeneration niche) 是植物更新和生态位研究的一个重要方面<sup>[2,3]</sup>。有关以林

收稿日期: 1999-09-08

基金项目: 国家自然科学基金重点项目( 39830310); 国家自然科学基金项目( 39870131); IITTO 资助项目( PD14/92Rev. 2

(F)No. 2)

作者简介: 臧润国( 1963), 男, 山东诸城人, 研究员, 博士。

隙作为物种更新生态位的研究,国外有些学者进行了尝试,并有人伐倒树木,在森林中制造了不同大小级的林隙,对其植物更新进行了研究<sup>[4,5]</sup>。我国有关生态位的研究已有了不少的成果<sup>[6]</sup>,但将林隙作为树种的生态资源进行生态位的研究还未见报道。本文通过对海南岛霸王岭热带山地雨林中林隙的实地调查,探讨热带雨林中主要树种对林隙生态资源的利用规律,为了解热带山地雨林中众多树种的共存、种间关系的形成和多样性的维持机制奠定基础,为合理经营热带山地雨林提供科学依据。

## 1 研究地点与研究方法

### 1.1 研究地点概况

本研究调查地点设在海南岛霸王岭国家级自然保护区保护站旧址东北侧的原始热带山地雨林内,地理位置为 $18^{\circ}50' \sim 19^{\circ}05' \text{ N}$ ,  $109^{\circ}05' \sim 109^{\circ}25' \text{ E}$ 。霸王岭自然保护区,位于海南省昌江县境内与白沙县的交界处,面积约 $72\ 000 \text{ hm}^2$ ,其中1980年建立的长臂猿(*Hylobates concolor hainanus* Thomas)保护区位于800 m以上的山地,覆盖面积约 $2\ 500 \text{ hm}^2$ ,属于原始潮湿热带的常绿略带轻微季节性的热带山地雨林,主要是以陆均松(*Dacrydium pierrei* Hickel)、线枝蒲桃(*Syzygium araiocladum* Merr & Perry)等为优势的热带山地雨林群落。调查地点坡度大部分在 $5^{\circ} \sim 10^{\circ}$ ,少部分地段达 $20^{\circ} \sim 30^{\circ}$ 。土壤为山地黄壤。气候为热带季风气候,年平均温度 $23.6^{\circ} \text{ C}$ ,年均降水量 $1\ 500 \sim 2\ 000 \text{ mm}$ 。

### 1.2 研究方法

野外的调查主要在中山大学于1983年所设的5块 $50 \text{ m} \times 50 \text{ m}$ 的永久样地内进行,在样地内仔细寻找每一个林隙,当发现林隙时,量测林隙的长轴和与长轴中心垂直的短轴,辨认林隙形成木的种类,量测其胸径和高度,根据在当地林区多年工作专业人员的经验并结合保护区周围采伐后树木的腐烂情况,估测每个倒木出现的年龄,结合固定样地的调查记录(每5 a 1次),推测林隙的发育阶段。调查林隙中每株 $1.3 \text{ m}$ 以上树木的种名、高度和胸径。这样在固定样地内共调查到林隙41个。为了使林隙统计数据更加可靠,我们又在样地外附近的林分(和固定样地属于同一群落类型)中调查了12个林隙,调查记载的方法与样地内的相同。

## 2 结果与分析

### 2.1 热带山地雨林主要树种在不同大小级林隙内的优势度

表1是霸王岭热带山地雨林中主要树种(篇幅所限,仅列出5种)在不同大小级(以 $50 \text{ m}^2$ 为一等级,下限排外法)林隙内的优势度(以重要值来表示)。从表1可以明显看出,不同树种在同一大小级林隙内的优势度不同,仅以接近霸王岭热带山地雨林中林隙平均大小为 $100 \sim 150 \text{ m}^2$ 这一级林隙内各树种的重要值大小顺序为例,其重要值大小顺序依次为:线枝蒲桃、粗叶木(*Lasianthus chinensis* Benth.)、灰木(*Symplocos* sp.)、九节[*Psychotria rubra* (Lour.) Poir.]、三角瓣花[*Prismatomeris tetrandra* (Roxb.) K. Schum.]、厚壳桂[*Cryptocarya chinensis* (Hance) Hemsl.]等。而同一树种在不同大小林隙内的优势度亦不相同,如线枝蒲桃在林隙大小为 $50 \sim 100 \text{ m}^2$ 和 $150 \sim 200 \text{ m}^2$ 时的重要值最大,在 $> 400 \text{ m}^2$ 的林隙中的重要值最小,而灰木、九节和三角瓣花则是在 $50 \text{ m}^2$ 以下林隙内的重要值最大。不同树种在不同大小级林隙内的相对优势度(即重要值)位序不同。随林隙大小的增加,有些树种的相对优势度在增加,有些则在减小。

表 1 海南岛霸王岭热带山地雨林中几个树种在不同大小级林隙内的重要值

树 种	林 隙 大 小 级 / m <sup>2</sup>								
	0~ 50	50~ 100	100~ 150	150~ 200	200~ 250	250~ 300	300~ 350	350~ 400	> 400
线枝蒲桃	32.52	39.18	29.74	38.91	24.70	19.61	16.90	9.19	6.19
粗 叶 木	7.18	8.18	21.77	12.62	10.62	12.39	5.25	7.19	5.27
灰 木	30.45	19.21	19.37	16.96	12.20	20.90	5.37	6.84	0
九 节	21.23	14.99	17.11	16.35	15.44	11.73	11.71	12.35	12.13
三角瓣花	31.42	17.48	16.67	12.68	11.64	6.27	7.63	11.86	6.63

## 2.2 热带山地雨林主要树种在不同年龄级林隙内的优势度

表 2 是霸王岭热带山地雨林中主要树种(表中仅列出 5 种)在不同年龄级(10 a 为一龄级)林隙内的重要值,从表 2 可以看出,同一树种在不同年龄级内的重要值不同,而不同树种在同一年龄级林隙内的重要值亦各有异。不同树种在不同年龄级林隙内的重要值位序或优势度不同,表明不同树种在利用林隙生态资源方面,在时间上有一定的分割性。

表 2 热带山地雨林几个树种在不同年龄级林隙内的重要值

树 种	年 龄 级 / a				
	0~ 10	10~ 20	20~ 30	30~ 40	> 40
线枝蒲桃	41.03	24.64	32.48	34.47	30.56
灰 木	20.85	15.56	17.12	26.25	6.29
三角瓣花	12.39	15.24	17.12	16.37	15.58
九 节	16.46	15.03	16.68	13.21	13.02
粗 叶 木	9.96	8.39	11.76	18.78	14.08

## 2.3 海南热带山地雨林中主要树种在林隙内的生态位宽度

2.3.1 以不同大小级林隙为基础的生态位宽度 将霸王岭热带山地雨林中所调查的林隙按 50 m<sup>2</sup> 为一等级,共划分为 9 个等级,分别以各树种在不同大小级林隙内出现的个体数为基础,应用 Levins 公式:  $B = 1/[s(\sum P_i^2)]$ , 其中  $B$  为生态位宽度,  $s$  为资源单位数,  $P_i$  为某物种在第  $i$  资源单位中的个体数比例,计算出各树种以林隙大小级为资源利用谱的生态位宽度值,依据所计算的不同树种的生态位宽度,我们可将霸王岭热带山地雨林中的树种划分为以下几类:

(1) 将生态位宽度值在 0.5 以上的树种称为是生态位幅度大的树种,这类树种对不同大小的林隙生态资源都有较充分的利用,如:狗牙花(*Ervatamia hainanensis* Tsiang)、山八角(*Illicium ternstroemioides* A. C. Smith)、白木香[*Aquilaria sinensis* (Lour.) Gilg.] 等 45 种(限于篇幅,不一列出,下同)。

(2) 将生态位宽度值在 0.3~ 0.5 之间的树种称为是生态位幅度中等的树种,这类树种对不同大小林隙的生态资源有较充分的利用,但不如第一类,如:锈毛杜英(*Elaeocarpus havii* Merr. et Chun)、毛荔枝[*Nephedium tpenyii* (Merr.) H. S. Lo]、梭罗(*Reevesia longipetiolata* Merr. et Chun) 等 31 种。

(3) 将生态位宽度值在 0.2~0.3 之间的树种称为是生态位幅度较小的树种,这类树种对不同大小林隙生态资源的利用较少,它们只利用某些大小级林隙内的生态资源,如:粗毛野桐 [*Mallotus hookerianus* (Seem.) Muell. -Arg], 拟赤杨 [*Alniphyllum fortunei* (Hemsl.) Makino], 白背槭 [*Acer decandrum* Merr.] 等 30 种。

(4) 将生态位宽度值在 0.2 以下的树种称为是生态位幅度狭小的树种,它们对不同大小林隙生态资源利用很少,也就是说它们只利用极少数大小级林隙内的生态资源,如:耳草 (*Hedyotis auricularia* L.), 枝花李榄 [*Linociera ramiflora* (Roxb.) D. Don], 红锥 (*Castanopsis hystrix* A. Dc.) 等 34 种。

2.3.2 以不同年龄级林隙为基础的生态位宽度 将霸王岭热带山地雨林中所调查到的林隙按 10 a 为一龄级,共划分为 5 个年龄阶段,以各树种在不同年龄级林隙内出现的个体数为基础,计算出不同树种的林隙时间生态位宽度值。从这些数值可以看出,不同树种的林隙时间生态位宽度有很大的差异,表明不同树种在利用不同时间或发育阶段林隙生态资源上的能力不同。根据不同树种的生态位宽度数值大小,可将热带山地雨林中的树种分为以下几类:

(1) 对林隙时间生态资源利用充分的树种,其生态位宽度在 0.5 以上,包括:山竹子 (*Garcinia oblongifolia* Champ.), 降真香 [*Acronychia pedunculata* (L.) Miq.], 九节等 17 种。

(2) 对林隙时间生态资源利用较充分的树种,其生态位宽度值在 0.3~0.5 之间,包括:厚壳桂、多香木 (*Polyosma cambodiana* Gagnep.), 小叶赤苣 [*Syzygium championii* (Benth.) Merr. et Perry] 等 40 种。

(3) 对林隙时间生态资源利用不充分的树种,其生态位宽度值在 0.2~0.3 之间,包括:油丹 (*Alseodaphne hainanensis* Merr.), 榕叶冬青 (*Ilex ficoidea* Hemsl.), 枝花李榄 [*Linociera ramiflora* (Roxb.) D. Don] 等 42 种。

(4) 对林隙时间生态位资源利用很少的树种,其生态位宽度值在 0.2 以下,包括:猴耳环 (*Pithecellobium clyperia* Benth.), 红车木 (*Syzygium hancei* Merr. et Perry), 鸡毛松 (*Dacrycarpus imbricatus* Bl.) 等 41 种。

### 3 讨 论

(1) 由于不同大小和发育阶段林隙内的生态因子及其组合不同,不同生态特性的树种就会在不同大小的林隙中有不同的更新和生长,所以不同树种在不同大小林隙内的优势度和生态位宽度不同。同样,在林隙发育的不同阶段,其中的树种组成及各树种的优势度不同,从而使得各树种的林隙时间生态位宽度不同。以林隙大小级和林隙年龄级为基础来研究不同树种的生态位,实际上是考察不同树种在林隙的不同空间(大小)和不同时间(发育阶段)上的分布和其对相应生态资源的利用状况。

(2) 不同树种的相对优势度随林隙大小各有不同的变化规律,这些变化规律可能与不同大小级林隙内的生态因子,特别是光照的变化,以及各树种各自的生态学特性,特别是耐荫性有很大的关系。一些较为喜光的树种,如拟赤杨、海南白椎 [*Castanopsis carlesii* (Hemsl.) Hayata var. *hainanica* Chun et Huang], 盘壳栎 (*Quercus patelliformis* Chun) 等就在大林隙 (> 300 m<sup>2</sup>) 内的相对优势度很大,在中小林隙内的相对优势度很小;而有些树种则是在中小林隙内的相对优势度较大,如灰木、九节、三角瓣花等在中小林隙内的相对优势度最大,它们的耐荫性大多较大。

不同树种的相对优势度随林隙大小的变化,表明了不同生态特性树种对林隙生态资源的利用特性不同,其利用不同大小级林隙资源的生态位是相对分离的。有些树种在林隙形成的初期利用资源的能力较强,占有较大的优势,如小叶赤营、盘壳栎、拟赤杨等;有些树种在林隙发育的中期利用资源的能力较强,占有较大的优势,如三角瓣花、厚壳桂、柏拉木(*Blastus cochinchinensis* Lour.)等;还有些树种是在林隙发育的后期才相对利用资源的能力较强,优势度较大,如粗叶木、布渣叶[*Microcos chungii* (Merr.) Chun]等。热带山地雨林中不同树种在利用和占据林隙生态资源时,它们在时间间隔上,虽有一定的重叠,但在很大程度上也是分离的。利用林隙资源在时间上和不同大小级空间上的相对分离性,是海南岛热带山地雨林中众多树种共存和多样性得以维持的奥秘之一。

(3) 从不同大小级林隙内各树种的重要值可以看出,海南岛热带山地雨林中有很多树种在林隙内的重要值都很小,这主要是由于它们只出现于个别林隙内,且以低密度状态存在的结果。我们可将这些树种称为是林隙低密度种。如果我们规定在各林隙级内的重要值都小于1的树种为林隙低密度树种的话,则霸王岭热带山地雨林林隙低密度种占热带山地雨林中林隙内更新树种数量的25%左右。热带山地雨林中不同年龄级的林隙中也有很大一部分树种的重要值都非常小,几乎为零,说明它们大多数都是低密度的种群。同样,如果我们规定重要值小于1的树种为低密度种的话,则不同年龄级林隙内低密度种群占热带山地雨林树种总数的37%左右,说明热带山地雨林中低密度种群的数量是非常大的。低密度种群一旦遭受破坏后即很可能产生局部灭绝。大量林隙低密度树种的存在,是热带山地雨林林隙更新与树种组成的特点之一。热带山地雨林中有如此大量的低密度种群就标志着热带山地雨林的脆弱性很大。很多物种都依赖于山地雨林生态系统的整体环境条件,当人为破坏力加大后,它们就非常容易灭绝。热带山地雨林中有大量低密度种群,其中很多种群可能经常会发生在局部斑块内的灭绝,但由于自然干扰体系和森林生物相互作用的结果,热带山地雨林生态系统的复杂性、总体环境的异质性和多样性较大,森林中总是有适合于不同树种存在的环境条件,不同的树种就得以低的密度分布于森林的不同时空范围内。因此,即使局部的灭绝经常发生,但每个种总体上能够在雨林中长期生存,这可能是热带山地雨林中大量低密度种群能够在森林中长期共存,生物多样性得以维持的奥秘之一。另外,从不同大小级、不同年龄级林隙计算出各树种的生态位宽度的数值可以看出,热带山地雨林中大部分树种的生态位宽度都是较小的,如果我们规定生态位宽度值在0.2以下的均为狭小生态位树种的话,则按林隙大小级、年龄级为基础计算出热带山地雨林中狭小生态位树种都占林隙内调查树种总数的1/3以上。与其它森林类型相比,热带山地雨林中狭小生态位树种的比例是非常大的。通过对比还可以看出,生态位狭小的树种也往往是低密度的树种。可见,大量低密度、狭生态位树种的存在,是热带山地雨林树种多样性的一个重要特点。从物种多样性的角度来看,大量低密度、狭生态位种群的存在,表明热带山地雨林中很多物种的脆弱性较大,其局部灭绝的可能性也较大。就这一点而言,热带山地雨林是一种较为脆弱的生态系统。当我们对热带山地雨林采取任何经营措施时,都应充分考虑其中众多低密度、狭生态位树种多样性的保护。

## 参考文献:

- [1] 臧润国, 刘静艳, 董大方. 林隙动态与森林生物多样性[M]. 北京: 中国林业出版社, 1999.
- [2] Grubb P J. The maintenance of species richness in plant communities: importance of the regeneration niche [J]. *Biological Review*, 1977, 52: 107~ 145.
- [3] Oldeman R A A. Forests: elements of silvology [M]. New York: Springer Verlag, 1990.
- [4] Newman E I. Applied ecology [M]. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1993. 113~ 148.
- [5] Philips D L, Shure D J. Patch size effects on early succession in southern Appalachian forests [J]. *Ecology*, 1990, 71: 204~ 212.
- [6] 余世孝. 数学生态学[M]. 北京: 科学技术文献出版社, 1995. 23~ 65.
- [7] 蒋有绪, 卢俊培, 等. 中国海南岛尖峰岭热带林生态系统[M]. 北京: 科学出版社, 1991.
- [8] 臧润国, 余世孝, 刘静艳, 等. 海南霸王岭热带山地雨林林隙更新规律的研究[J]. *生态学报*, 1999, 19(2): 151~ 158.

## Study on the Regeneration Niche of Major Tree Species in Gaps in a Tropical Montane Rain Forest in Bawangling, Hainan Island

ZANG Rur<sup>1</sup>guo<sup>1</sup>, JIANG You<sup>1</sup>xu<sup>1</sup>, YANG Yan<sup>2</sup>-cheng<sup>2</sup>

(1. Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, CAF, Beijing 100091, China;

2. Institute of Forest Resources and Information Techniques, CAF, Beijing 100091, China)

**Abstract:** On the basis of investigation on gaps in the tropical montane rain forest of Bawangling Nature Reserve, Hainan Island, regeneration niche and related characteristics were analyzed. The results showed that dominances of the same species in gaps of different sizes and developmental stages were different. And dominances of different species in gaps of the same sizes and same developmental stages were also different. According to values of niche breadth based on gap sizes, the species were classified into 4 types, i. e. the wide, middle, comparatively narrow and narrow amplitude of niche. According to values of niche breadth based on gap age classes, the species in the tropical montane rain forest were classified into 4 types, i. e. efficient utilization on gap resources comparatively efficient utilization on gap resources not efficient utilization on gap resources, and very few utilization on gap resources. The non uniformity of species utilization on resources in gaps of different sizes and age classes indicate that niches based on gap sizes and gap age classes for different species were comparatively separated. Through the formation and development of different sized gaps, tree species satisfied their life history process requirements, so that many species can coexist consistently in the tropical montane rain forest. Calculations on the dominances and niche breadth of tree species in gaps of different sizes and age classes showed that there are a great proportion of low density, narrow niche species in the tropical montane rain forest. These species have a high dependence on whole ecological environment in the tropical forest ecosystem. The probabilities of local extinction are high once the environment changed. The existence of vast quantity of low density, narrow niche species in the forest indicates that the tropical montane rain forest ecosystem is a vulnerabe ecosystem type in terms of species diversity. Great attention should be paid to the diversity conservation of the low density, narrow niche species when any management measures are taken to the tropical montane rain forest.

**Key words:** niche; gap phase regeneration; regeneration dynamics; tropical montane rain forest; Hainan Island