

## 61-67 海南岛吊罗山山地雨林物种多样性\*

Camp, DGE 2713 142  
王峥嵘<sup>①</sup> 安树青<sup>①</sup> David G. Campbell<sup>②</sup> 杨小波<sup>③</sup> 朱学雷<sup>①</sup>(①南京大学生物科学与技术系 南京 210093; ②Department of Biology, Grinnell College, Iowa 50112, USA;  
③海南大学农学院 海南 570228)

**摘要** 在海南岛吊罗山热带山地雨林设置两5000m<sup>2</sup>的样地,分别从物种多样性指数、种-多度曲线、空间格局多样性、时间格局多样性、组成格局多样性对其进行了研究。结果表明海南岛吊罗山山地雨林物种多样性指数 Shannon-Weaver 和 Simpson 指数分别为4.195和0.021,均匀度为0.880和2.962。群落种-多度符合对数级数分布,空间格局多样性表明群落多种群间为随机分布,时间格局的内禀多样性(胸径)表明两样地群落年龄接近,样地2的内禀多样性略大于样地1,这可能是不同地区的环境异质性造成的。组成格局多样性表明群落中种群分散分布,优势种缺乏,生境复杂。

**关键词** 热带山地雨林,生物多样性。

海南岛 吊罗山

BIODIVERSITY OF THE MONTANE RAIN FOREST  
IN DIAOLUO MOUNTAIN, HAINANWANG Zheng-Feng<sup>①</sup> AN Shu-Qing<sup>①</sup> David G. Campbell<sup>②</sup>  
YANG Xiao-Bo<sup>③</sup> ZHU Xue-Lei<sup>①</sup>

(①Department of Biological Science and Technology, Nanjing University, Nanjing 210093, China;  
②Department of Biology, Grinnell College, Grinnell, Iowa 50112, USA;  
③Faculty of Agriculture, Hainan University, Hainan, 570228, China)

**Abstract** The biodiversity of mountain rain forest in Diaoluo Mountain was studied by using diversity indices, species-abundance relation, spatial pattern diversity, temporal pattern diversity and compositional pattern diversity. The Shannon-Weaver and Simpson indexes is 4.195 and 0.021 respectively, the evenness is 0.880 and 2.962. The species-abundance relationship fits logarithmic series distribution. The distribution of species is random form of the spatial pattern diversity, and intrinsic diversities (diameter class) of two plots are similar from temporal pattern diversity. The compositional pattern diversity shows the complexity of community; dominant species is rare and most species are randomly distributed. From the spatial pattern diversity and relationship between it and the nearest neighbour, we conclude that Janzen-Connell hypothesis is possibly true in the tropical rain forest.

**Key words** tropic montane rain forest, biodiversity.

\* Grinnell College-南京大学-海南大学合作研究项目,由 Luncce Foundation 资助。  
研究工作中得到海南省林业局符国瓌高工的大力支持,在此谨表谢意。  
收稿日期:1996-12-19,修改稿收到日期:1998-03-31。

由于人类对环境的不断攫取,自然环境受到极大地破坏,大量物种濒临灭绝,因此人们日益重视生物多样性的保护并在这方面进行了很多研究<sup>[1~3]</sup>。在群落的物种多样性研究中一是采用多样性指数来描述群落的变化,观察群落对环境的反应或群落在演替过程中的特性,二是采用群落种-多度的观测频度分布寻找某种适合的理论分布来预测种-多度分布形式,研究群落内部的结构<sup>[4~7]</sup>。但是对于植被来说,由于其固着生殖产生了空间分布格局的特殊性,因此 Pielou<sup>[8]</sup>提出格局多样性(pattern diversity),Scheiner<sup>[9]</sup>扩大了格局多样性的概念,使它包括了空间格局多样性(spatial pattern diversity)、时间格局多样性(temporal pattern diversity)和组成格局多样性(compositional pattern diversity)。

本文将用以上5种方法对海南岛吊罗山山地雨林物种多样性进行初步探讨,同时从多样性的角度验证 Janzen<sup>[4]</sup>和 Connell<sup>[5]</sup>假说,即维持热带雨林物种多样性的天敌假说(natural enemies hypothesis):母树周围专一性的种子、幼苗捕食者和病原体的增多造成母树周围自身种子存活率的降低,使得其它物种得以在其旁存活。

## 1 自然概况

吊罗山位于海南岛东南部,约在北纬18°30',东经109°50',气候属于东亚季风区,海拔600m处的雨林,平均温度20.8℃,最热月均温23.9℃,最冷月均温16.3℃,全年大于10℃的积温7989℃,年降雨量2566mm,具有明显的干湿季气候特征,12~1月为旱季,2~3月为过渡期,4~10月为雨季<sup>[6]</sup>,降水96%来自雨季。成土母岩为花岗岩和闪长岩,土壤自低海拔至高海拔发育着黄色砖红壤(300m以下)和山地黄壤(300m以上)<sup>[6]</sup>。

样地位于吊罗山新安林场后山,海拔900~980m,植被类型属于山地雨林。群落结构复杂,乔木高大,主冠层可分为3层:顶层24~28m,胸径40~60cm,最大为100cm;第2层15~23m,胸径15~30cm;第3层8~13m,胸径5~10cm。林内郁闭度0.9以上,其组成成分丰富,乔木按株数计算以樟科最多,占10.5%;壳斗科占10.0%;桃金娘科占5.6%;茜草科5.1%;山茶科4.9%。调查的118个种中主要优势种有海南草树(*Altingia obovata*)、扫把青冈(*Cyclobalanopsis augustini*)、黄枝木(*Xanthophyllum hainanense*)、鸭脚木(*Schefflera octophylla*)等。调查区内竹丛、附生植物普遍,板根和层间植物较少,偶有绞杀现象,有大型倒树和枯立木。林下植物贫乏,枯枝落叶层较厚。

## 2 研究方法

### 2.1 野外调查方法

设置2个5000m<sup>2</sup>永久样地,每一个分为50个10×10m<sup>2</sup>的小样方,记录样方内胸径5cm以上所有植株的种名、胸径、株高、枝下高、冠幅等,并挂牌、标号,参照样线标记把每个个体的位置按比例绘于坐标图上,同时记录样方内倒树、枯立木、藤本、竹丛等情况以及坡度、坡向。

### 2.2 多样性指数测定

采用以下方法进行多样性调查:

Shannon-Weaver 信息指数<sup>[10~11]</sup>、Simpson 指数<sup>[12]</sup>、种-多度分布<sup>[13~16]</sup>。

空间格局多样性<sup>[17]</sup> 由于植物个体固着生殖,不似大部分动物可自由运动,于是在其生长过程中形成了自身的分布特点(随机、聚集、均匀分布等)。如果只考虑种群的个体数目而忽视了这种分布形式在种群与种群之间发挥的作用,显然不能把握住群落特性,因此 Pielou 提出了格局多样性(pattern diversity)。其方法如下:随机选择样方内  $n$  个点,记下其坐标(点不一定是个体所在坐标),考虑其  $k$  个方向上的最近邻体,判断它们是属于同一种或不同种。其多样性用  $D$  表示。当  $D=1$  时,说明群落中多种群个体相互之间为随机分布;当  $D<1$  时说明群落中同一种群为聚集分布,多种群趋于分离;当  $D>1$  时说明群落是超多样性(superdiversity)的,即不同种群间个体混杂分布。

时间格局多样性<sup>[18]</sup> 由于没有以前的样方可以比较,故采用 Gove 等<sup>[19]</sup>提出的内禀多样性(intrinsic diversity ordering)方法进行不同样地间的比较(另一样地选择同一处样地1,其样方面积与本样方相同)。内禀多样性所考虑的可以是群落中不同胸径级的多样性,即群落  $C$  可分为  $S$  个胸径级,把不同胸径级按相

对个体数目的多少排列成向量  $\pi = (\pi_1, \pi_2, \dots, \pi_s)$  ( $\sum_{i=1}^s \pi_i = 1$ ) 再把  $\pi_i$  从大到小排得  $\pi^* = (\pi_1^*, \pi_2^*, \dots, \pi_s^*)$ ,

其中  $\pi_1^* \geq \pi_2^* \geq \dots \geq \pi_s^*$ 。右尾累加和  $T_j = \sum_{i=j}^s \pi_i^*$   $j=1, 2, \dots, s-1$  其中  $T_s=0, T_0=1$ 。对于群落  $C_1$  和群落  $C_2$  的比较, 如果所有  $T_j(C_1) > T_j(C_2)$  成立, 就说明群落  $C_1$  的内禀多样性更大。

**组成格局多样性<sup>[7]</sup>** 组成格局多样性可以反映样方与样方之间种的丰富度, 常见种与偶见种分布情况及其群落的复杂程度<sup>[7]</sup>。其方法如下: (1) 每个样方与其它样方的相似系数的计算, 可采用二元数据的 Jaccard 指数<sup>[7]</sup>; (2) 对任一对样方  $i$  和  $j$ , 其亲合数  $A_{ij}$  的计算, 即把一系列的  $d_k = S_{ik} - S_{jk}$  ( $k$  为除  $i$  和  $j$  之外的其它样方号,  $S$  为相似系数) 的绝对值按从小到大的顺序排出后, 再还原其正负号, 之后把所有的为正的序列号相加除以  $(n-2)(n-1)/2$  (所有顺序号为正时的情况,  $n$  为样方数)。当  $d_k=0$  时其序列号为 0.5 表示一半为正一半为负。当所有的  $d_k=0$  以及正的序列和等于负的序列和时  $A_{ij}=0$ 。样方本身  $A_{ii}=0.5$ ; (3) 用每个样方的平均亲合数为纵坐标, 每个样方的平均相似系数为横坐标作图。计算  $m = rS_{11}/S_{12}$  其中  $r$  为相关系数,  $S_{11}$  和  $S_{12}$  分别为亲合数与相似系数的标准离差,  $m$  代表了分散聚合多样性或镶嵌多样性 (mosaic diversity)。Scheiner<sup>[6]</sup> 认为  $m < 1$  时表示样方间共有种少; 当  $1 \leq m \leq 3$  时样方间存在一个优势种, 同时环境梯度变化少; 当  $m > 3$  时表示样方间种类组成复杂, 环境梯度变化大。

### 3 结果与分析

除时间格局多样性外, 其它计算均用第 2 号样地 (5000m<sup>2</sup>) 数据。

样地中共有植株 631 株, 分属 118 个种、75 个属、39 个科, 物种中株数最多的是 35 株, 最少只有 1 株 (共 42 个物种)。

#### 3.1 多样性指数

森林群落物种多样性不仅由群落本身类型结构决定, 亦受其演替阶段、微生境及其人为活动的影响<sup>[1]</sup>, 这些影响因素的作用大小也可反映在群落多样性上<sup>[2]</sup>, 同时上述因素中比较重要的是水热条件<sup>[1,2]</sup>。

表 1 6 个植物群落 (立木层) 物种多样性指数与均匀度比较

Table 1 Comparison of diversity indices and evenness indices among six different communities

序号 Order	群落名称 Community	地点 Location of site	海拔 Elevation of site (m)	面积 Size of site (m <sup>2</sup> )	信息指数 Shannon-Weaver			指数 Simpson		数据来源 (文献号) Source of data
					$H$	$E$	$J_s-w$	$D$	$J_i$	
1	热带山地雨林 Montane rain forest	海南岛吊罗山 18°50'N, 109°50'E	900~980	5000	4.195	0.879	0.880	0.021	2.962	
2	热带湿地季节雨林 Seasonal humid tropical rain forest	21°15'~21°38'N 101°52'~108°34'E	700~1100	3000	3.790	0.903	0.903			(12)
3	亚热带常绿阔叶林 Evergreen broad- leaved forest	广东鼎湖山 23°10'N, 112°34'E	250	1200	2.241	0.576	0.576	0.193	9.514	(11)
4	亚热带常绿阔叶 混交林 Evergreen broad- leaved and deciduous leaved mixed forest	贵州雷公山 26°20'N, 108°20'E	1350~1850	800				0.125	2.786	(17)
5	暖温带落叶阔叶林 Deciduous broad- leaved forest	35°25'~37°52'N 111°28'~123°0'E		14个20 20m <sup>2</sup> 小样方	1.010	0.500				(13)
6	温带针阔叶混交林 Coniferous and broad- leaved mixed forest	吉林长白山 41°42'~42°45'N 127°33'~128°16'E	740	10000	2.823	0.729		0.089	4.285	(10)

热带地区有着优越的水热资源,因此其物种多样性高于其它高纬度地区(表1)。Shannon-Weaver 指数表现出海南岛吊罗山热带山地雨林物种丰富度大于亚热带和温带地区,其均匀度指数略小于西双版纳热带湿地雨林。Shannon-Weaver 指数与丰富度相关,并且对稀有种敏感<sup>[4]</sup>,吊罗山山地雨林取样面积较大,因此会碰到更多的稀有种,所以其物种丰富度较西双版纳热带湿地雨林大一些,但这一情况对于长白山针阔混交林却不存在,即使它的取样面积为10000m<sup>2</sup>,因为其物种比热带地区少得多。Shannon-Weaver 均匀度指数是对富有种相对多度敏感<sup>[18]</sup>,因此海南岛吊罗山热带山地雨林均匀度略低于西双版纳热带湿地雨林,可能因为其群落中有更多的稀有种。这两地高的均匀度说明热带地区优势种群的缺乏。同时  $E$  和  $J_{inv}$  结果基本一致,而前者计算更简便。Simpson 及其均匀度指数有比鼎湖山亚热带常绿阔叶林、长白山温带针阔叶混交林较小的值代表了海南岛吊罗山高的物种多样性和均匀度。但 Simpson 及其均匀度指数受富有种相对多度影响大,对样方大小敏感<sup>[4]</sup>,所以当海南岛吊罗山群落本身有较多的稀有种时其均匀度表现出低于雷公山常绿阔叶混交林。从表1看出长白山温带针阔叶混交林(阔叶红松林)是地带性顶级森林生态系统,其地质史方面的原因使其含有独特的建群种,适合于各种种生长<sup>[10]</sup>,使其物种多样性较大。

3.2 种-多度分布

由每倍程的物种数:63,16,14,17,7,1,作图(见图1)。

对其进行对数级分布、对数正态分布、截断负二项分布的检验得出群落种-多度近似符合对数级数分布。

对数级数分布以下式预测具有一定个体数的物种数目:

$$ax, ax^2/2, ax^3/3, \dots, ax^n/n \tag{1}$$

$ax$  为具有一个个体的物种的数目,  $ax^2/2$  为具有两个个体的物种数目,  $\dots, ax^n/n$  为具有  $n$  个个体的物种数目。其中参数  $a$  和  $x$  依据下式推算:

$$S/N = (1-x)/x(-\ln(1-x)) \tag{2}$$

$S$  为群落中物种数,  $N$  为群落中个体数。

$$a = N(1-x)/x \tag{3}$$

将参数  $a, x$  代入(1)式计算出各个预测值并进行  $\chi^2$  试验。

表2 群落物种多度分布检验

Table 2 Goodness of fit test of species abundance distribution in community

倍程 Octaves	预测值 Predicted	实际值 Observed	$\chi^2$
0	58.86	63	0.291
1	19.95	16	0.782
2	17.95	14	-0.869
3	12.92	17	0.288
>4	8.32	8	0.012
合计(Total)		118	$\Sigma\chi^2 = 3.242$
$a=42.814, x=0.93$		$\chi^2_{1,0.05} > \Sigma\chi^2 = 3.242$	

由表2知预测值与观测值之间无明显差别,即群落物种分布符合对数级数分布。对数级数分布所要求的是适当的稀有种,如单个体种(singelton)、双个体种(doubleton),和较少的常见种,表明山地雨林不易

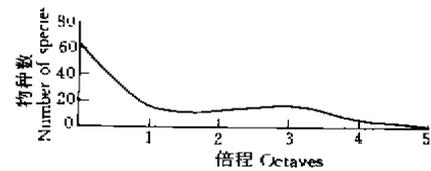


图1 海南岛吊罗山山地雨林种-多度曲线

Fig. 1 Species-abundance curve of montane rain forest on Diaolu Mountain Hainan

被一个物种所占领成为优势种群,这在一定程度上表明 Janzen 和 Connell 假说的正确性,群落中潜在物种很多,只要环境适合它们就可迅速繁殖,而不一定需要在其母体旁生长。

### 3.3 空间格局多样性

上述多样性指数及其种-多度分布图都只考虑了群落中种群个体数目而未考虑其种群分布格局,因此反映植被多样性有局限性。采用 Pielou<sup>[6]</sup>格局多样性指数对群落进行了研究。由于当  $K > 3$  时,其计算量相当大,故选择  $K = 3$ 。计算得  $D = 0.99$ ,相当接近 1,其统计检验不显著偏离 1,即群落中多种群为随机分布,表明大部分物种旁个体为其它物种。进一步研究物种间个体-邻体关系表明,631 株植株中,其最近邻体为同种的只有 57 株,而其余 574 株植株其最近邻体为异种个体,且其平均距离分别为 12.2m 和 1.6m。对照平均最近邻体距离 1.4 m ( $1/2 \sqrt{S/N}$ ,  $S$  为样方面积,  $N$  为样方中总个体数)<sup>[13]</sup>,前一个数据在 0.05 水平上的  $t$  检验显著偏离,后一数据在 0.05 水平上的  $t$  检验不显著偏离,说明个体旁更易被另外的种所占领。使用空间差异代替时间变化<sup>[20]</sup>,把胸径分为 5 个等级 5~10cm, 10~20cm, 20~30cm, 30~40cm, 40cm 以上,如果认为胸径大于 20cm 以上为大树,以下为小树那么上述最近邻体为同株的 57 个个体中,只有 8 株小树与大树相邻,可以理解为母树与幼树相邻,而如果胸径级相同的认为是同生种,则有 32 株。在 574 株其旁为其它种个体中只有 7 株个体旁是同一个科的。这说明母树旁其幼体不易存活,天敌假说可能是正确的。

### 3.4 时间格局多样性

表 3 列出吊罗山山地雨林两样地胸径级比较,并对群落 1 和群落 2 作图(图 2)。

表 3 海南岛吊罗山山地雨林两样地胸径级分布多样性比较

Table 3 Comparison of diamention distribution diversity among two plots in Diaoluo Mountain, Hainan

胸径级(cm) Diamention class (cm)	j	样地 2 Plot 2			样地 1 Plot 1		
		株数 No. of individual	百分比 (%)	$T_j(\pi^2)$	株数 No. of individual	百分比 (%)	$T_j(\pi^2)$
5~10	1	297	47.07	52.93	389	52.71	47.29
10~15	2	135	21.39	31.54	135	18.29	29.00
15~20	3	68	10.78	20.76	62	8.04	20.60
20~25	4	36	5.71	15.05	51	6.91	13.69
25~30	5	20	3.17	11.88	30	4.07	9.62
30~35	6	15	2.38	8.87	14	1.90	7.45
35~40	7	16	2.54	6.33	16	2.17	5.55
40~45	8	19	3.01	3.95	14	1.90	3.65
45~50	9	10	1.58	2.37	13	1.76	1.89
50~55	10	4	0.63	1.58	4	0.54	1.22
55~60	11	4	0.63	0.93	1	0.14	0.68
60~65	12	2	0.32	0.32	4	0.54	0.14
65以上	13	5	0.79	0	5	0.67	0
合计 Total		631			738		

由表 3 与图 2 可以看出样地 2 内禀多样性(胸径)略大于样地 1,两者相差不大。说明两样地年龄接近。因两样地相距较近,它们群落发育相似,但又稍有差别。这表明不同地段的环境异质导致了同一地区热带雨林群落发育的差异,这种异质性可包括如 3.3 所述的分布格局多样性导致的种与种之间复杂的相互关系。

### 3.5 组成格局多样性

Scheiner<sup>[7]</sup>把值 $0.5 + S_A$ 和 $0.5 - S_A$ 分别作为上限和下限,亲合数超过上限的样方表示其有大的亲合数和相似数,其种类组成为常见种,而亲合数超过下限的样方表示其有小的亲合数和相似数,其种类组成为偶见种多。由图3可以看出大部分样方在区间内,表明群落组成多为中间类型的种群,并随机零散分散在样方之内。通过计算得 $m=5.52$ , $r=0.99$ , $m>3$ 说明群落组成复杂,小样方间差异大,异质性较大。

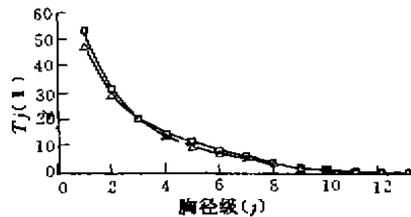


图2 海南岛吊罗山山地雨林胸径级右尾累加分布图 (□…样地2,△…样地1)

Fig. 2 Right tail-sun( $T_j$ ) for the diameter distribution of montane rain forest on Diaoluo Mountain, Hainan (□…Plot2, △…Plot1)

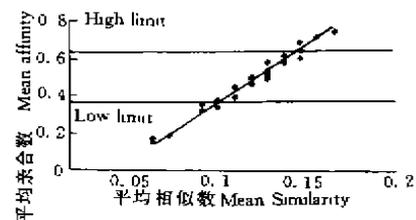


图3 海南岛吊罗山山地雨林二元数据的亲合分析

Fig. 3 Affinity analysis for presence-absence data of montane rain forest on Diaoluo Mountain, Hainan

### 4 结论

热带雨林是世界资源宝库,它的存在与发展为人类提供了必要的能源、食品及其美学价值。由于人类对热带雨林的影响,破坏了人类生存环境,并进而引起全球气候变化,因此保护热带雨林刻不容缓。其中热带雨林物种多样性更是其最深刻的一面。从海南岛吊罗山热带山地雨林的调查可以看出其多样性指数、均匀度指数大于其它地区;其种多度分布符合对数级数分布,表明其组成中稀有种较多,有很大的潜在基因库,但也容易灭绝,从空间格局多样性可以看出多种群个体多为随机分布,这可能与环境资源出现的随机性有关(如林窗);由时间格局多样性可以看出两样地内禀多样性(胸径)相似,两者的差别在于环境的异质性;从组成格局多样性可以看出其群落组成复杂异质性较大,种群分散于样方中不易形成优势种群。同时从空间格局多样性对Janzen-Connell假说提供了有力的证据。

### 参 考 文 献

- 1 万方浩,陈常铭. 综防区和化防区稻田害虫-天敌群落特征的研究 种——多度关系及群落统计量的生态效应. 生态学报. 1986, 6(4): 347~355
- 2 An Shuqing. Studies on allocation of resources and structures of tree species abundance in broad-leaved deciduous forest on Zijin Mountain. *Vegetation: Structure, Function and Dynamics*. Hong Jiang ed. Beijing, New York: Sciences Press. 1992. 186~92
- 3 An Shuqing. Analyses of tree species abundance structures of major forest vegetation in Jiangsu Province. *Applied Vegetation Ecology*. Yongchang Song et al eds. Shanghai: East China Normal University Press, 1994. 166~173
- 4 Janzen D H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*. 1970, 104: 501~528
- 5 Connell J H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees *Dynamics of populations*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen, The Netherlands, 1970. 298~310
- 6 Pielou E C. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *J. Theoret Biol*, 1966, 10: 370~383
- 7 Scheiner S M. Measuring pattern diversity. *Ecology*. 1992, 73(3): 1860~1867

- 8 何园球,王明珠,赵其国.我国热带亚热带森林土壤的水热动态.土壤.1988,20(5):225~231
- 9 曾照旋,曾宪中.海南岛自然地理.北京:科学出版社,1989.1~327
- 10 郝占庆,赵士洞,陶大立等.长白山北坡椴树红松林高等植物物种多样性.生态学杂志.1993,12(6):1~5
- 11 彭少麟,王伯荪.鼎湖山森林群落分析 I.物种多样性.生态科学.1983,(1):11~17
- 12 郭玲,许再富.西双版纳热带季节雨林植物种类多样性的一种研究方法.生态学杂志.1990,9(5):61~62
- 13 谢晋阳,陈灵芝.暖温带落叶阔叶林的物种多样性特征.生态学报.1994,14(4):337~343
- 14 马克平,黄建辉,于顺利等.北京东灵山地区植物群落多样性的研究 I 丰富度、均匀度和物种多样性指数.生态学报.1995,15(3):268~277
- 15 Death R Gand, Winterbourn M J. Diversity patterns in stream benthic invertebrate community: the influence of habitat stability. *Ecology*. 1995,76(5):1446~1460
- 16 Gove J H, Patil G P, Taillie C A. Mathematical programming model for maintaining structural diversity in unevenaged forest stands with implications to other formulations. *Ecological Modelling*. 1995,79:11~19
- 17 朱守谦.贵州部分森林群落物种多样性初步研究.植物生态学与地植物学学报.1987,11(4):286~295
- 18 马克平,刘玉明.群落多样性的测定方法 I  $\alpha$ 多样性的测定方法(下).生物多样性.1994,2(4):231~239
- 19 Clark P J and Evans P C. Distance to nearest neighbor as a measure of spation. *Ecology*. 1954,35(4):445~453
- 20 梁士楚.黔灵山云贵鹅耳枥群落乔木优势种群分布格局初探.生态学杂志.1991,10(6):1~5