

西双版纳望天树种群结构与动态研究*

赵学农 刘伦辉 高圣义 唐继武

(中国科学院昆明生态研究所, 昆明 650223)

摘要 本文采用空间代替时间和相邻格子样方法阐明了望天树种群的结构类型和群落演替模式, 结果表明其种群结构类型可分为初始增长型(类型I), 增长型种群前期类型(类型II), 增长型种群(类型III)和稳定性种群(类型IV)。其群落演替模式遵从类型I—类型II—类型III—类型IV模式, 即具有更新镶嵌和循环的特点。探讨了群落演替过程中伴生种的变化规律, 并就望天树种群的合理保护和群落重建提出了建议。

关键词 望天树; 种群结构; 种群动态; 群落演替

STUDIES ON THE POPULATION STRUCTURE AND DYNAMICS OF PARASHOREA CHINENSIS IN XISHUANGBANNA, YUNNAN, CHINA

Zhao Xuenong Liu Lunhui Gao Shengyi Tang Jiwu

(Kunming Institute of Ecology, Academia Sinica, Kunming 650223)

Abstract The use of the method of substitution of space for time and the contiguous grid quadrat analysed the types of *Parashorea chinensis* population structure and the model of the succession of community. *Parashorea chinensis* is a main dominant and rare species of tropical, seasonal rainforest, in Bubeng region situated in south of Yunnan Province ($21^{\circ} 25' \sim 21^{\circ} 38' N$, $101^{\circ} 34' \sim 101^{\circ} 52' E$). The results show that the types of the population structure are classified into the initial growing type (type I), the primary type of the growing type (type II), the growing type (type III) and the stabilizing type (type IV). The model of the succession of community is in order of type I—type II—type III—type IV and obeys the mosaic or cyclical theory of regeneration. The change rule of the companion species of *Parashorea chinensis* population is studied in the process of the succession of community. The suggestions on the conservation and management of the population and the reconstruction of the community are also made.

Key words *Parashorea chinensis*; population structure; population dynamics; succession of community

1994-11-10 收稿

第一作者简介: 赵学农, 男, 1962年出生, 硕士, 助理研究员, 现主要从事植物种群生态和资源生态研究。

*国家自然科学基金及中国科学院昆明生态研究所所长基金资助项目

望天树 (*Parashorea chinensis*) 是国家一级保护的珍稀濒危植物, 热带雨林的重要标志种和代表种^[1]。研究其种群结构动态及群落的演替, 对于正确认识该物种在热带雨林中的地位和作用, 进一步开展热带森林生态系统的结构和功能研究, 热区生物资源的合理开发利用和生物多样性监测, 以及热带雨林的修复和重建具有重要的理论和应用价值。

1 自然地理及植被简况

望天树仅局部分布在滇南的勐腊县, 滇东南的河口县和桂西南的那坡, 田阳, 都安, 龙州和巴马等县, 目前除勐腊县南腊河流域的补蚌地区 ($21^{\circ}25' \sim 21^{\circ}28' N$, $101^{\circ}34' \sim 101^{\circ}52' E$) 尚有较集中的分布外, 其它分布区数量都较少, 十分零星。本研究在补蚌地区进行。

补蚌地区望天树林主要顺沟谷呈间断分布, 垂直海拔 700~1 000 m。该区域处于热带北缘, 常年高温, 年均温 $20^{\circ}C$ 左右, 全年无霜, 年降雨量 1 500 mm, 相对湿度 86%; 有明显的干湿季之分, 是典型的季风气候区。地带性土壤为砖红壤性红壤。

望天树林具有典型的热带雨林的基本结构和外貌。乔木层大致可以分为 4 层, 第 1 层高 35~50 m, 几乎全由望天树组成最高一层不完全连续的林冠, 郁闭度约 0.4; 第 2 层高 20~25 m, 郁闭度 0.5 左右, 组成种类较多, 除望天树外, 常见的还有番龙眼 (*Pometia tomentosa*), 高山榕 (*Picus altissima*), 红光树 (*Knema furfuracca*), 缅甸漆 (*Semecarpus reticulata*) 等; 第 3 层高 10~20 m, 郁闭度 0.3, 常见的有肉豆蔻 (*Myristica yunnanensis*), 云树 (*Garcinia cowa*), 金勾花 (*Pseuduvaria indochinensis*) 等, 在上层缺乏望天树时, 此层及第 4 层望天树小树相对较多; 第 4 层高 1~5 m, 郁闭度 0.3, 常见有披针叶楠木 (*Phoebe lanceolata*), 假海桐 (*Pittosporos kerrii*), 木奶果 (*Baccaurea ramiflora*) 等。树种在各层间有交叉。灌木草本均不发达, 种类较少, 常见有染木 (*Saprosma ternatum*), 抱茎山丹 (*Ixora amplexicaulis*), 木冬叶 (*Phrynium capitatum*) 等。木质藤本数量多且粗大, 常见有扁担藤 (*Tetrastigma planicaule*), 弯刺山黄皮 (*Randia bispinosa*) 等。在乔木大树上常附生有大量的附生和半附生植物, 常见有鸟巢蕨 (*Neottopter somonsiana*), 爬树龙 (*Raphidophora decursiva*) 等。

2 研究方法

2.1 样地的选择与调查

根据望天树的分布现状, 采用相邻格子样方法进行野外取样, 调查了补蚌地区望天树相对较为集中的 11 块样地, 基本代表了该区域望天树种群的所有分布类型。样方根据种群级大小分为 $10 m \times 10 m$ (样地 1~样地 8) 和 $20 m \times 20 m$ (样地 9~样地 11) 两种。合计调查面积 $18 600 m^2$ 。样方调查对乔木进行每木调查, 每一样方右下角用 $2 m \times 2 m$ 的小样方调查幼苗幼树。乔木记录各个体的胸径、高度、冠幅、生活力等; 幼苗记录苗高、地径等。

2.2 种群环境调查

对每一块样地进行群落学调查, 记录群落的分层情况, 每层的郁闭度、主要种类、生活力及物候特征, 种群所在群落所处的自然环境状况。包括地理位置、海拔、坡向、坡度、坡位、土壤特征、小气候状况、人为影响程度和方式等 (表 1)。

表 1 西双版纳望天树种群及其环境因素
Table 1 The data of *Parashorea chinensis* population and its environmental factors in Xishuangbanna, Yunnan, China.

样地号 No. of plot	地理位置 Geographical site	海拔高度 Elevation above sealevel (m)	坡向 Aspect	坡度 Slope	样方数 Number of plots	基本样方面积 Basic area of plot (m ²)	样地面积 Sampling area (m ²)	群落高度 Height of community (m)	上层优势种 Dominant species	种群径级高 Size of population (cm)	种群密度 Density of population (stems/ha)	群落盖度 Coverage of community	土壤湿度 Soil humidity	人为影响 Disturbing
P ₁	灰阴河	870	SE 30°	30°	5	100	500	42	Pc.Pt. Pl. Gc.	65.70	5 600	90~95	+++	+
P ₂	灰阴河	880	SE 35°	35°	10	100	1 000	45	Pc.Gc. Ay. Sw.	62.83	5 580	90~95	+++	+
P ₃	灰阴河	880	SE 35°	30°	10	100	1 000	45	Pc.Gc. Kf. Cb.	61.94	2 300	90~95	+++	+
P ₄	灰阴河	880	SE 35°	25°	10	100	1 000	48	Pc. Gc. Sr. Bm.	68.12	7 490	90~95	+++	+
P ₅	灰阴河	870	SE 30°	15°	10	100	1 000	40	Gc. Pc. Lf. Pb. Ap. Ev.	31.26	5 670	85~90	+++	+
P ₆	斑松箐	830	NE 50°	25°	10	100	1 000	42	Pc. Cp. Sr. Mi.	78.75	8 040	90~95	+++	+
P ₇	斑松箐	860	NE 50°	10°	10	100	1 000	18	Ap. Es. Ci. Dg. Ag. Md.	12.99	34 310	70~85	++	+
P ₈	斑松箐	780	SE 10°	20°	9	100	900	24	Ac. Dg. Ci. Md.	3.95	26 034	70~80	++	++
P ₉	北沙河	850	NW 65°	25°	12	400	4 800	45	Pc. Bm. Pt. Tb.	115.99	50 274	85~90	+++	++
P ₁₀	北沙河	860	NW 50°	20°	8	400	3 200	45	Pc. Bm. Gc. Pt.	114.40	20 352	85~90	+++	++
P ₁₁	披毛山箐	780	NE 80°	30°	8	400	3 200	48	Pc. Pt. Pi. Sr.	122.99	52 128	90~95	+++	+

注: note: Pc. 望天树 *Parashorea chinensis*; Pi. 金勾花 *Pseuduraria indochinensis*; Pt. 番龙眼 *Pometia tomentosa*;

Gc. 云杉 *Garcinia cowa*; Ay. 云南岩樟 *Amoora yunnanensis*; Sw. 黄木荷 *Schinus wallitchii*;

Kf. 红光树 *Kaema furfuracea*; Cb. 竹竿树 *Carallia brachiata*; Sr. 细漆 *Semecarpus reticulata*;

Bm. 金刀木 *Barringtonia macrostachya*; Lf. 勐海石栎 *Lithocarpus fohaiensis*; Pb. 山桂花 *Parmitichelia baillonii*;

Ap. 长柄油丹 *Alseodaphne petionolaris*; Ev. 滇印杜英 *Elaeocarpus varunua*; Cp. 黄樟 *Cinnamomum porrectum*;

Mi. 火烧花 *Mayodendron igneum*; Es. 黄杞 *Engelhardtia* sp.; Ci. 印度栲 *Castanopsis indica*;

Dg. 八宝树 *Duabanga grandiflora*; Ag. 山柃 *Aphanamixis grandifolia*; Md. 中平树 *Mearnsia denticulata*;

Ac. 团花 *Anthocephalus chinensis*; Tb. 毗黎勒 *Terminalia bellieria*.

表 2 望天树种群样地分级资料
Table 2 The stratified data of *Parashorea chinensis* population for plots in Xishuangbanna, Yunnan, China.

样地号 No. of plot	项目 Item	大小级 Size classes										合计 Sun. (N)
		S1 H>33 (N)	S2 33<H <200 (N)	S3 H>200 D<2.5 (N)	S4 2.5<D <7.5 (N)	S5 7.5<D <22.5 (N)	S6 22.5< D<50 (N)	S7 50<D <80 (N)	S8 80<D <110 (N)	S9 110<D <140 (N)	S10 140<D <170 (N)	
P ₁	Xx	3 000	2 000	320	140	20	60	20	20	20	0	5 600
	%	53.57	35.71	5.71	2.50	0.36	1.07	0.36	0.36	0.36	0	100.00
	InXx	8.006 4	7.600 9	5.768 3	4.941 6	2.995 7	4.094 3	2.995 7	2.995 7	2.995 7	/	
P ₂	Xx	3 500	1 750	70	10	120	90	30	10	0	0	5 580
	%	62.72	31.36	1.25	0.18	2.15	1.61	0.54	0.18	0	0	99.90
	InXx	8.160 5	7.467 4	4.248 5	2.302 6	4.787 5	4.499 8	3.401 2	2.302 6	/	/	
P ₃	Xx	1 750	250	20	30	100	90	60	0	0	0	2 300
	%	76.09	10.87	0.87	1.30	4.35	3.91	2.61	0	0	0	100.00
	InXx	7.467 4	5.521 5	2.995 7	3.401 2	4.605 2	4.499 8	4.093 4	/	/	/	
P ₄	Xx	4 000	3 000	230	50	50	80	70	0	0	0	7 480
	%	53.48	40.11	3.07	0.67	0.67	1.07	0.94	0	0	0	100.01
	InXx	8.294 0	8.006 4	5.438 1	3.912 0	3.912 0	4.382 0	4.248 5	/	/	/	
P ₅	Xx	2 250	2 500	400	360	120	40	0	0	0	0	5 670
	%	39.68	44.09	7.05	6.35	2.12	0.71	0	0	0	0	100.00
	InXx	7.718 7	7.824 0	5.991 5	5.886 1	4.787 5	3.688 9	/	/	/	/	
P ₆	Xx	5 500	2 250	120	40	40	30	40	20	0	0	8 040
	%	68.41	27.99	1.49	0.50	0.50	0.37	0.50	0.25	0	0	100.01
	InXx	8.612 5	7.718 7	4.787 5	3.688 9	3.688 9	3.401 2	3.688 9	2.995 7	/	/	
P ₇	Xx	6 750	24 750	2 330	430	50	0	0	0	0	0	34 310
	%	19.67	72.14	6.79	1.25	0.25	0	0	0	0	0	100.00
	InXx	8.817 3	10.117	7.753 6	6.063 8	3.912 0	/	/	/	/	/	
P ₈	Xx	10 000	15 556	256	222	0	0	0	0	0	0	26 034
	%	38.41	59.75	0.98	0.85	0	0	0	0	0	0	99.99
	InXx	9.210 3	9.652 2	5.545 2	5.402 7	/	/	/	/	/	/	
P ₉	Xx	45 000	3 750	550	550	125	100	125	50	25	0	50 275
	%	89.51	7.46	1.09	1.09	0.25	0.20	0.25	0.10	0.05	0	100.00
	InXx	10.714	8.229 5	6.309 9	6.309 9	4.828 3	4.605 2	4.828 3	3.912 0	3.218 0	/	
P ₁₀	Xx	17 188	2 500	350	100	0	100	38	50	13	13	20 352
	%	84.45	12.28	1.72	0.49	0	0.49	0.19	0.25	0.06	0.06	99.99
	InXx	9.752 0	7.824 0	5.857 9	4.605 2	/	4.605 2	3.637 6	3.912 0	2.564 9	2.564 8	
P ₁₁	Xx	44 688	5 625	863	425	150	150	100	63	63	0	52 127
	%	85.73	10.79	1.66	0.82	0.29	0.29	0.19	0.12	0.12	0	100.01
	InXx	10.708	8.635 0	6.760 4	6.052 1	5.010 6	5.010 6	4.605 2	4.143 1	4.143 1	/	

注 Note: Xx: 种群数量 Number of population (stems / ha);

H: 苗木高度 Height of sapling(cm);

D: 树木胸径 Diameter at breast high (cm).

3 结果与分析

3.1 种群结构及类型

根据望天树的种群生物学特性、径级分布特点及其与生活史的关系⁽²⁾, 并参照曲仲湘(1952)林木级划分法⁽³⁾, 将望天树种群个体划分为 10 个大小等级阶段(表 2): 即幼苗株高 0~33 cm, 33~200 cm 为第 1 和第 2 级; 幼树株高大于 2 m, 胸径小于 2.5 cm 为第 3 级; 第 4、5、6 级胸径分别为 2.5~7.5 cm, 7.5~22.5 cm, 22.5~50 cm; 大于 50 cm 的乔木个体按胸径每增加 30 cm 为一级划分。结果望天树种群大小级结构如图 1 所示。根据 11 个样地所示的年龄结构, 望天树种群在不同的分布点可以分成四种类型:

类型 I: 初始增长型种群, 包括 P₇、P₈ 两块样地。年龄结构成凸型, 只有小径级个体而缺乏大径级个体, 幼苗占总数的 90% 以上, 但第 1 级幼苗较少, 第 2 级幼苗较多, 可能是第 2 级幼苗量大且占有有利空间而造成对第 1 级幼苗的抑制。样地内未发现径级大于 20 cm 的个体, 种群不具有繁殖能力。样地种群密度约为 26 000~34 000 株/hm², 数量较大, 径级度 4~13 cm, 存活曲线(图 2, P₇、P₈)略有凸型而接近于直线, 伴生树种主要有八宝树、印度栲、团花、黄杞、长柄血桐、山楝、中平树等。Leak W. B. 指出, 乔木种群存活曲线若为一直线则表示种群是稳定种群; 若为“凹型”, 则为增长种群; 若为“凸型”, 为下降种群⁽⁴⁾。因此类型 I 是处于增长种群的初期类型。这类种群常分布于人为开垦雨林后丢荒而附近有望天树母树的沟谷两侧土壤湿润阳光充足的坡地上, 如样地 7, 样地 8。

类型 II: 增长型种群前期类型, 包括 P₅。年龄结构呈金字塔状, 幼苗占总数的 84%, 其中 1~2 a 生幼苗占 40%, 缺乏大径级个体(胸径大于 50 cm), 种群无繁殖能力。样地种群密度 5 670 株/hm², 径级度仅有 31 cm, 存活曲线(图 2, P₅)略有凹陷而接近于直线, 伴生树种主要有云树、山桂花、滇南杜英、长柄油丹等。这类种群分布于沟谷两侧土壤湿润且附近有望天树母树种群的地段。

类型 III: 增长型种群, 包括 P₁、P₂、P₃、P₄ 和 P₆ 五块样地。种群年龄结构呈典型金字塔状

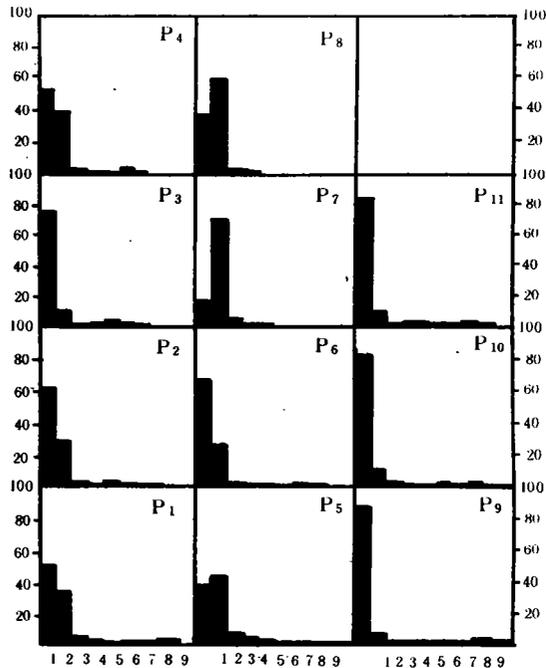


图 1 大小级

图 1 望天树种群各样地大小级结构图

Fig. 1 The size structure of *Parashorea chinensis* population for every plot

(图 2, P_1, P_2, P_3, P_4 , 和 P_6), 在样地内从幼苗到成年大树各大小级个体均有, 且幼苗数量占总数的 87%~96%, 有较多的小径级个体和较少的大径级个体, 样地内种群密度 2 300~8 000 株 / hm^2 , 径级度在 62~79 cm 之间, 各立木级个体呈逐渐减少趋势, 且存活曲线均有一个凹陷处, 分别在第 3 级至第 5 级处, 各样地不尽相同, 这是由于先前侵入的望天树个体处于旺盛生长阶段且无繁殖能力, 以及适于外来个体侵入的林窗空隙缺乏所造成的间隙所致; 随着这批个体进入上层且具有繁殖能力, 由于对原处于冠层的其它喜阳树种的荫蔽, 使得部分处于衰老阶段的其它树种个体死亡倒伏, 为望天树新的幼苗、小树留下可以生存的林窗空间, 因此存活曲线的中部有一凹陷处。这类种群分布于沟谷两侧土壤较为湿润、坡度为 25~30° 的东坡中下坡位, 如灰阴河, 斑松箐河的局部地段。伴生树种主要有云树、金刀木、金勾花、云南岩摩、红光树、缅甸漆等, 乔木层有四层。

类型IV: 稳定型种群, 包括 P_9, P_{10}, P_{11} 三块样地。种群年龄结构也呈金字塔状, 各径级个体均有, 但小径级幼苗所占比例高达 96.5%~97%, 其中 1~2 a 生幼苗占 85% 以上, 大径级个体所占比例较少, 但绝对数量较类型III多(表 2)。样地内种群密度达 20 000~50 000 株 / hm^2 , 径级度高达 114~123 cm, 存活曲线(图 2, P_9, P_{10}, P_{11}) 均略有凹陷而与直线较为接近, 表明这类种群处于从增长种群至稳定种群的过渡阶段而接近于稳定种群, 即预顶级阶段。这类种群分布于沟谷两侧土壤较为湿润, 坡度为 20~30° 的北坡的中下坡位, 如北沙河、斑松菁局部地段。伴生树种主要有金刀木、番龙眼、金勾花、缅甸漆、毗黎勒和云树等。

3. 2 种群结构动态与群落演替模式

补蚌地区分布的望天树是热带东南亚雨林占优势的龙脑香科的最北缘的种类之一, 其分布区处于热带雨林向亚热带季风常绿阔叶林的过渡地带, 具有适应季节性干季和喜阳喜湿润的明显特点, 更新方式以迹地更新为主⁽⁵⁾。

望天树种群结构动态与以望天树为优势种的群落演替过程有着密切的联系。种群大小结构随着群落演替发生变化, 群落演替现存各阶段在空间上的差异可以反映种群在时间上的进程⁽²⁾。因此可用望天树群落的不同阶段中望天树种群大小结构的差异来表示其大小结构在时间上的动态

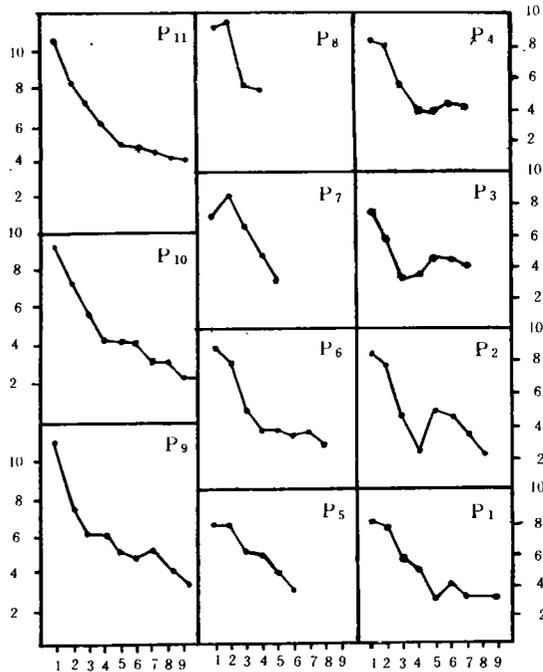


图 2 大小级

图 2 望天树种群各样地存活曲线
Fig. 2 The survivorship curve of *Parashorea chinensis* population for every plot

过程(表3、图3)。

热带雨林被砍伐或垦殖几年后的弃耕地, 一般首先被以飞机草等为绝对优势的热带灌草丛所占领; 随后由于水土条件的改善, 以中平树为代表的喜阳树种侵入形成中平树藤冠群落; 进而以团花、八宝树等为代表的速生喜阳树种侵入形成以团花、八宝树等为优势的次生热带雨林; 随着水土条件进一步改善,

为以望天树为代表的典型雨林树种的侵入创造了条件, 望天树幼苗的不断生长, 它们逐步在群落

表3 望天树种群结构类型表
Table 3 The typical table of population structure for *Parashorea chinensis*

种群大小结构类型	类型I	类型II	类型III	类型IV
The type of size structure of population	Type I	Type II	Type III	Type IV
样地 Plot	P7, P8	P5	P ₁ , P ₂ , P ₃ P ₄ , P ₆	P ₉ , P ₁₀ , P ₁₁

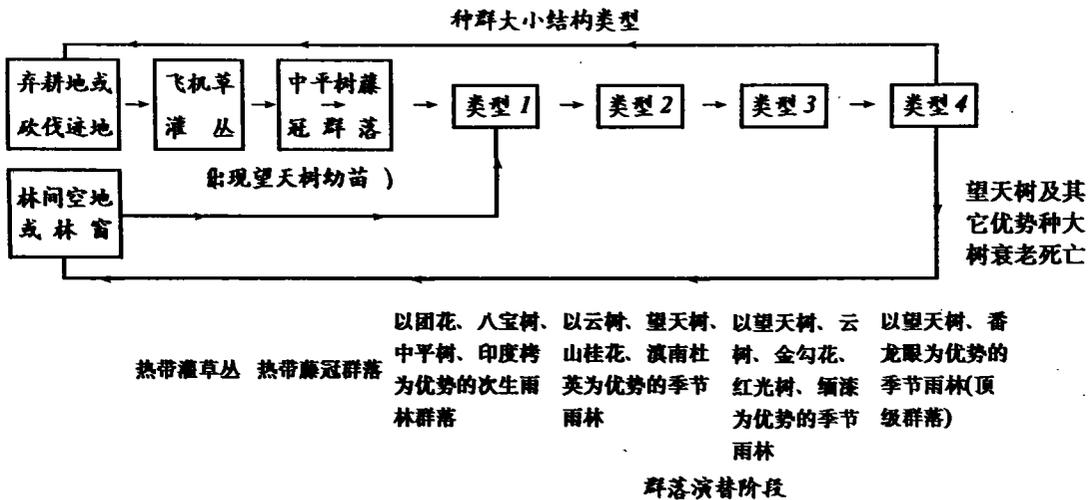


图3 不同生境和不同演替阶段中望天树种群的大小级结构及群落演替模式

Fig. 3 The size structure and community successional model of *P. chinensis* population in different habitats and successional stages

中的乔木下层占有一定份额, 种群结构为类型I, 即初始增长型。由于望天树和其它典型热带雨林树种的不断生长并逐步侵入群落的乔木中层, 使得群落内的环境条件朝着更接近热带雨林方面发展, 以团花、八宝树为代表的强阳性树种(次生树种)逐渐失去生存条件, 以至衰老死亡退出群落, 种群结构为类型II, 即增长种群前期类型。当望天树和其它典型热带雨林树种生长到乔木第一、二层并有繁殖能力后, 群落便具有了热带雨林的特征, 此时种群处于典型的生长型种群阶段, 即类型III。当望天树不断增长, 并突出群落, 完全占有乔木第一层时, 群落几乎发展到该区域的顶级群落阶段, 此时望天树种群为稳定型种群, 即类型IV, 它具有在一定区域内通过林窗迹地进行不断的循环更新能力(图3)。

4 结论与讨论

望天树是我国热带雨林的标志树种和主要优势种之一, 采用空间代替时间和相邻格子取样阐明其种群结构类型和群落演替过程是可靠而适合的。研究表明, 西双版纳补蚌地区的望天树种群

结构可分为四个类型:即初始增长型种群(类型I),增长型种群前期类型(类型II),增长型种群(类型III),稳定型种群(类型IV)。各类型之间有交叉和过渡,不能严格区分。以望天树为优势的群落其更新模式遵循于类型I——类型II——类型III——类型IV,即热带雨林更新镶嵌和循环的特点^[6]。随着群落演替过程的继续,各层次的优势种类不断进行更替和变换,从以中平树、团花、八宝树等喜阳耐旱的种类逐步过渡到以云树、山桂花、滇南杜英、金勾花等为代表的雨林种类,最后到以望天树、番龙眼、金刀木、缅漆等为代表的典型东南亚热带雨林种类。

望天树林过去在该区域是连续的群落,由于人类活动的不断加强及开发利用的不合理,使得望天树林呈间断分布并且仅有局部残存。因此只有在绝对保护现有群落的基础上,根据其种群结构特点及在群落中的更替过程模式,种群与其它热带雨林优势种的关系,辅以合乎其生物生态特性的人工措施,使望天树这一珍贵的种质资源得以较好的保存,为热带雨林的合理保护和生存发展创造条件,使之产生更大的经济和生态效益。

参 考 文 献

- 1 云南植被编写组. 云南植被. 北京: 科学出版社, 1987, 140~143
- 2 赵学农, 曹 敏, 和爱军. 望天树种群动态的初步研究. 云南植物研究, 1990 12 (4): 405~414
- 3 曲仲湘, 王焕校, 吴玉树等. 植物生态学(第二版). 北京: 高等教育出版社, 1983, 180~181
- 4 Leak W B. Age distribution in virgin red spruce and northern hardwoods. *Ecol.* 1975, 56: H1451~1454
- 5 殷寿华, 帅建国. 望天树种子散布、萌发及其种群龄级配备的关系研究. 云南植物研究, 1990, 12 (4): 415~420
- 6 理查斯P W 著(张宏达等译). 热带雨林. 北京: 科学出版社, 1959