

西双版纳望天树林树种分布与 生境相关性研究

胡跃华^{1, 2}, 兰国玉^{1, 2}, 曹敏^{1*}, 朱华¹, 王洪¹, 周仕顺¹, 邓晓保¹, 崔景云¹, 黄建国³, 刘林云³, 许海龙³, 宋军平³, 何有才³

(¹中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223, ²中国科学院研究生院, 北京 100039, ³西双版纳国家级自然保护区管理局, 景洪 666100)



- 前言
- 样地概况及方法
- 结果分析
- 讨论



前言

- 热带雨林拥有如此高的生物多样性，但是其维持机制至今仍然未能揭示。
- 各种各样的假说如Janzen and Connell 假说(Connell, 1978)、中性理论假说(Harms *et al.*, 2001)和生态位分化假说(Plotkin *et al.*, 2000; Wright, 2002)等。
- 定量分析地形生态位分化与树种分布的相关性是目前的趋势。



样地概况及方法 ——研究区概况

- 西双版纳位于我国西南部($21^{\circ} 09' \sim 22^{\circ} 33' \text{ N}$, $99^{\circ} 58' \sim 101^{\circ} 50' \text{ E}$), 南与老挝、缅甸接壤, 西、北、东三面与滇西南山原、山地相连, 属于横断山系南端无量山脉和怒山山脉的余脉, 受到热带季风的影响呈现出明显的季节性气候(Cao *et al.*, 2006)。
- 海拔范围从最低处澜沧江河谷550 m至最高峰2, 429.5 m。
- 西双版纳在连接东南亚热带和喜马拉雅东南部外延的亚热带之间作为一个生态交错区, 并且被认为是中国生物多样性保护的优先区域(Zhang & Cao, 1995)。

样地概况及方法 ——样地概况

- 样地的地理位置为 $21^{\circ} 36' 42'' - 58''$ N, $101^{\circ} 34' 26'' - 47''$ E, , 样地面积为20 ha($400\text{ m} \times 500\text{ m}$), 东西长500 m, 南北长400 m, 整个样地向西偏斜 19° 。

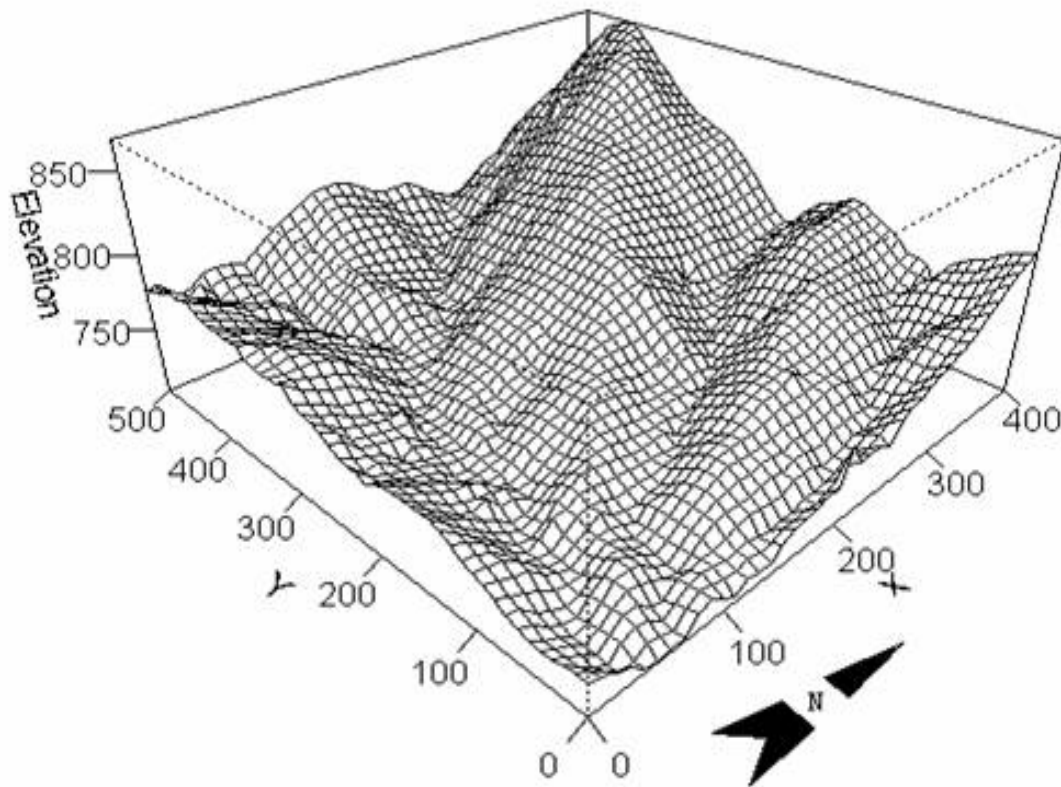


Fig. 1 Topography of the 20 ha forest dynamics plot (all scales in metres) in Bubeng, Xishuangbanna.

图 1 西双版纳补蚌 20ha 动态监测大样地地形图(所有单位为米)

样地概况及方法 —— 生境分类

- 山谷Valley (坡度 $<S_m$, 海拔 $<E_m$);
- 低坡Low-slope (坡度 $\geq S_m$, 海拔 $<E_m$);
- 高坡High-slope (坡度 $\geq S_m$, 海拔 $\geq E_m$, 凹凸值 >0);
- 高谷High-gully (坡度 $\geq S_m$, 海拔 $\geq E_m$, 凹凸值 <0);
- 山脊High-plateau (坡度 $\leq S_m$, 海拔 $\geq E_m$, 凹凸值 >0);
- 林窗Gap (上述5种生境中任意一个 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 样方内林窗开阔地面积累加 $\geq 200\text{ m}^2$ 便替换为林窗生境)。

样地概况及方法 —— 生境分类图

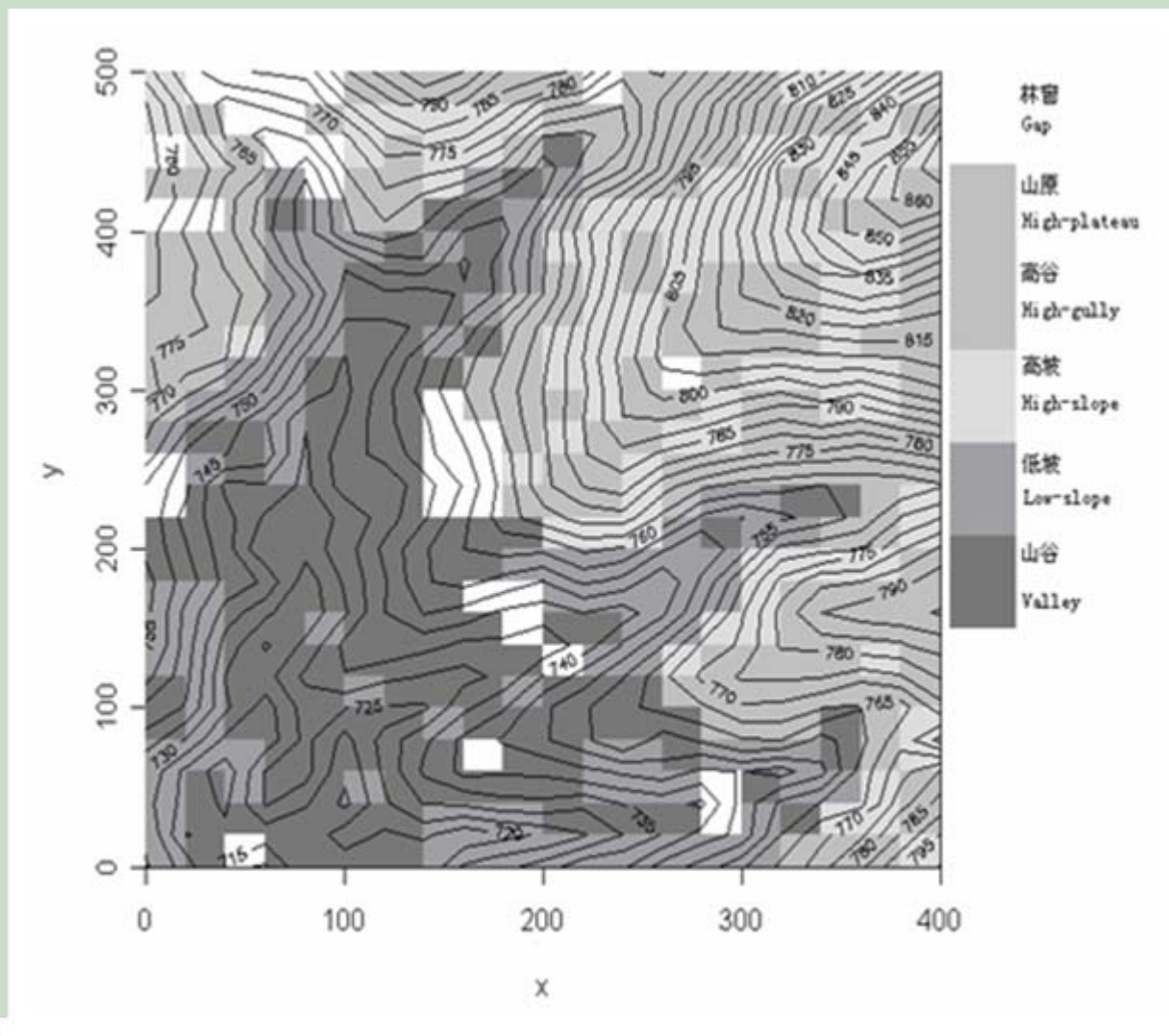


Fig. 2 The distribution map of habitats with 20m x 20m quadrat (all scales in metres).

图 2 样地 20m x 20m 生境分类分布图(所有单位为米).

样地概况及方法——相关性检验

■ 生境相关性卡方检验

$$E_{ij} = T_i \frac{T_j}{T}$$

E_{ij} : 表为物种*i* 在生境*j* 中的理论分布数;

T_i : 物种*i* 在整个样地中的个体总数;

T_j : 在*j* 生境中所有物种的个体总合;

T : 整个样地所有物种个体的总合。



样地概况及方法—— Torus-translation检验

- 树种分布与生境的相关性通过Torus-translation检验确定(Harms *et al.*, 2001)。
- Torus-translation模拟是通过在平面上的四个主要方向上以20 m为增值，移动2维生境产生500个新生境。
- 对某一树种，通过对比其在某一生境中其实际相对密度与理论相对密度的差异来检验其显著性。
- 一个物种与该小生境正相关的条件：该物种在模拟地图中的相对密度小于实际观测地图中的相对密度的次数所占比例 $\geq 97.5\%$ （等同于 $\alpha=0.05$ 的显著性单尾检验）。
- 一个物种与该小生境负相关的条件：该物种在模拟地图中的相对密度大于实际观测地图中的相对密度的次数所占比例 $\geq 97.5\%$ 。

结果分析——样地物种多样性和多度和群落特征

Table 1 Tree abundance and diversity in the Bubeng 20 ha Forest Dynamics Plot, in three DBH categories

表 1 补蚌动态监测大样地三个不同径级的树木多度和多样性结果

	DBH class 胸径级	Basal area 基面积(m ²)	Individuals 个体数	Species 物种数	Shannon index
Full plot 样地	≥1cm	824.07	95834	468	4.07
Mean/quadrat 均值/样方		1.64	191.70	50.27	3.10
SD/quadrat 标准差/样方		0.84	53.09	9.47	0.40
Full plot 样地	≥10cm	730.60	12331	339	4.59
Mean/quadrat均值/样方		1.46	24.66	15.53	2.50
Sd/quadrat 标准差/样方		0.84	6.60	4.30	0.38
Full plot 样地	≥30cm	496.23	2232	215	4.19
Mean/quadrat均值/样方		1.02	4.58	3.65	1.12
SD/quadrat 标准差/样方		0.83	2.23	1.73	0.54

结果分析——生境相关性检验群落特征

- 纳入生境相关性检验的树种共161个属于46科108属。树木平均胸径为5.27cm，总基面积为662.25 m²。
- 根据物种重要值的计算公式：种重要值（*IVI*）= 相对频度(*RF*) + 相对优势度(*RD*) + 相对密度(*RA*)计算(Cao *et al.*, 1996)。



Table 2 Top ten species with the highest important value for habitat associations
表 2 生境相关性检验中重要值居前十位的物种

Name 种名	相对密度 (RA)	相对频 度 (RF)	相对优势 度 (RD)	重要值 (IVI)	Mean DB H 平均胸径 (cm)	Mean basal area 平均基面积 (cm ²)	Abundanc e 多度
假海桐 <i>Pittosporopsis kerrii</i> Craib	22.92	2.30	4.29	29.51	3.46	13.59	20918
望天树 <i>Shorea wantianshuea</i> Y.K. Yang & J.K. Wu	8.68	2.04	17.14	27.85	5.23	143.33	7919
云树 <i>Garcinia cowa</i> Roxb.	4.75	2.25	2.90	9.89	5.34	44.30	4333
蚁花 <i>Mezzettiopsis creaghii</i> Ridl.	3.62	1.40	3.80	8.82	6.88	76.19	3300
毛猴欢喜 <i>Sloanea tomentosa</i> (Benth.) Rehder & E.H. Wilson	0.55	1.08	6.23	7.87	19.16	822.50	502
木奶果 <i>Baccaurea ramiflora</i> Lour.	3.52	2.07	2.10	7.69	5.76	43.20	3212
短刺锥 <i>Castanopsis echidnocarpa</i> Hook. f. & Thomson ex Miq.	0.97	0.49	5.88	7.34	18.17	442.29	881
红光树 <i>Knema furfuracea</i> (Hook. f. & Thomson) Warb.	3.46	2.07	1.69	7.22	4.11	35.40	3160
绒毛番龙眼 <i>Pometia tomentosa</i> (Blume) Teijsm. & Binn.	0.53	1.13	3.56	5.22	14.02	491.34	480
染木树 <i>Saprosma ternata</i> Hook. f.	2.96	1.92	0.15	5.02	1.99	3.73	2698

结果分析——生境间群落结构差异

- 样地生境划分结果显示山谷的面积最大，为5.6 ha，最小的是面积只有1.24 ha的林窗。
- 各个生境中20 m×20 m样方密度最高的高坡达到了211，林窗生境的密度最小为150，密度差值为61。



Table 3 Density, basal area and diversity of different habitats within the 20 ha Forest Dynamics Plot of Bubeng, Xishuangbanna

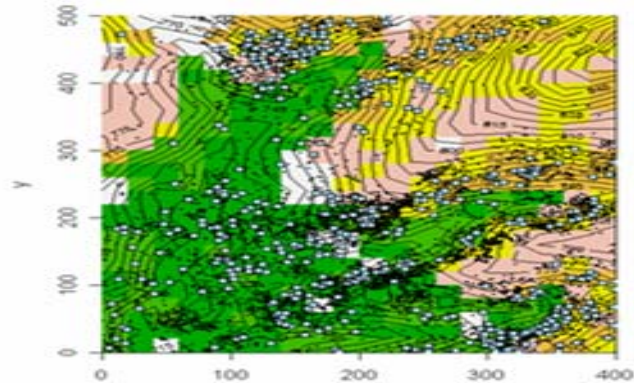
表 3 西双版纳补蚌动态监测大样地不同生境间的密度、基面积及多样性

Habitat	Valley	Low-slope	High-slope	High-gully	High-plateau	Gap
生境	山谷	低坡	高坡	高谷	山原	林窗
Area (ha)	5.6	3.64	3.56	2.36	3.6	1.24
Density/quadrat 密度/样方	172	181	211	189	179	150
Basal area(m ² /quadrat) 基面积(m ² /样方)	1.40	1.39	1.39	1.55	1.08	0.85
Species number in total 总物种数	159	159	160	160	160	149
Species/quadrat 物种数/样方	43	46	45	45	40	39
Shannon index	3.74	3.79	3.57	3.73	3.60	3.79
Simpson index	0.94	0.94	0.90	0.92	0.91	0.93
Pielou index	0.74	0.75	0.70	0.73	0.71	0.76

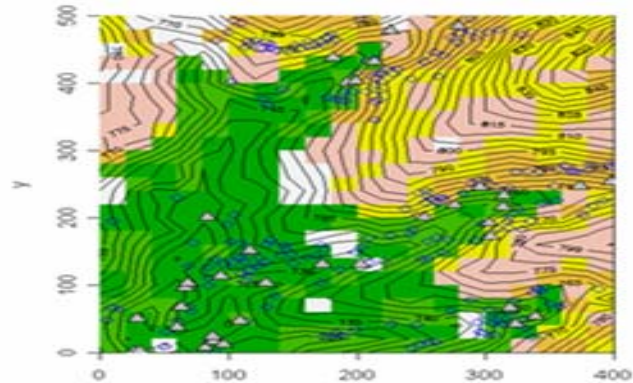
结果分析——卡方检验和Torus-translation检验

- 在161个树种与6种生境存在的966种配对关系中。卡方检验结果分布与生境显著数为367种/次，Torus-translation检验显著相关数为199种/次。
- 因为卡方检验需要树木间相互独立的假设前提，所以卡方检验时对于由树木种内和种间相互影响所产生的对树木分布的影响不能排除，这是卡方检验的显著性数量几乎接近Torus-translation检验结果的两倍的原因所在(Harms *et al.*, 2001)

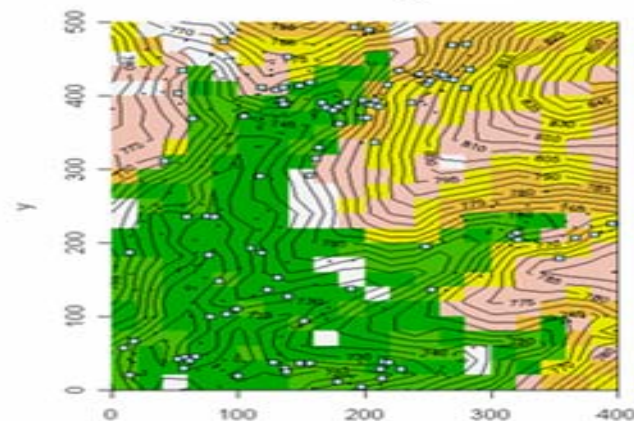




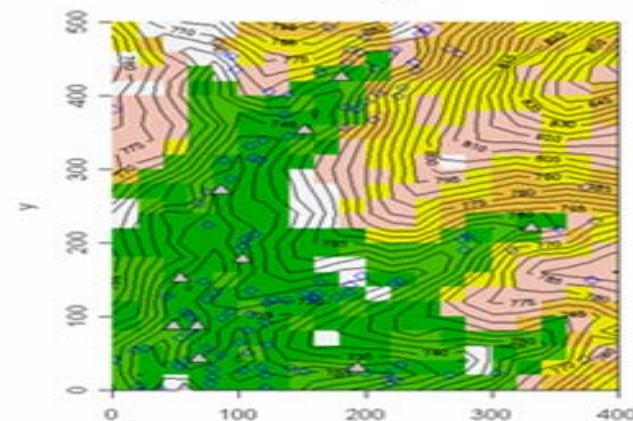
(a)



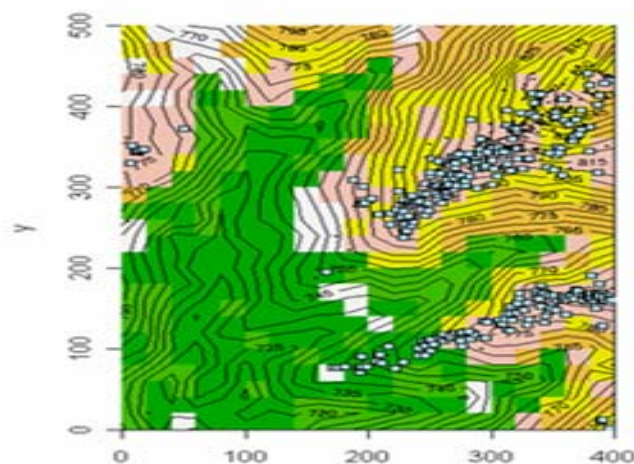
(b)



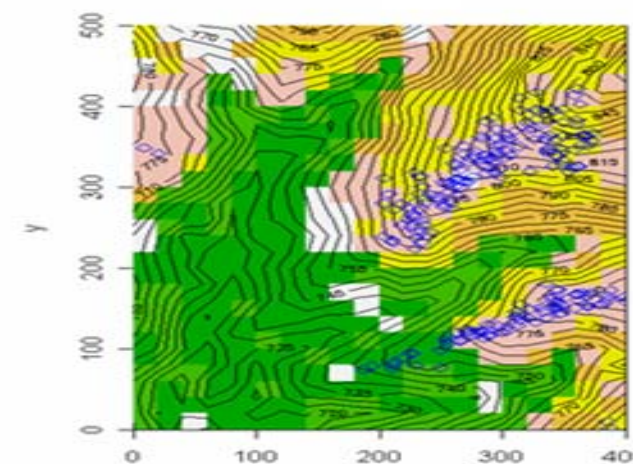
(c)



(d)



(e)



(f)



补蚌动态监测大样地
三个优势树种不同径
级个体分布图。
(a) (b) 望天树,
(c) (d) 毛猴欢喜,
(e) (f) 短刺锥,
1山谷, 2低坡, 3 高坡,
4高谷, 5 山原, 6 林窗,
7 DBH<10cm,
8 10cm≤DBH<30cm,
9 30cm≤DBH<100cm,
10 100cm≤DBH



Table 4 Chi-square, Torus-translation test for habitat associations on the 20 ha Forest Dynamics Plot of Bubeng, Xishuangbanna. Sp. is short for species. The second column for each test contains results for 50 most abundant species, all of which had ≥ 320 stems.

表 4 卡方和Torus-translation检验的相关性结果。每一种检验结果的第2列表示样地内个体数大于等于320的多度排序前50位树种的相关性结果。sp.是species的缩写。

Habitat 生境	Chi-square卡方检验		Torus positive 正相关		Torus negative负相关	
	161 sp.	50 sp.	161 sp.	50 sp.	161 sp.	50 sp.
Valley 山谷	84	32	16	8	16	4
Low-slope 低坡	65	33	15	10	29	8
High-slope 高坡	71	32	6	3	25	15
High-gully 高谷	47	24	11	3	6	2
High-plateau 山原	78	37	25	8	34	17
Gap 林窗	22	12	11	0	5	1
Total 总计	367	170	84	32	115	47

讨论 —— 优势种与生境

- 优势树种占据山谷和低坡是因为这两种生境在土壤养分含量上较高海拔的生境含量更高(薛敬意 *et al.*, 2003)。
- 优势种之中也有如短刺锥、红锥和披针叶楠与山原显著正相关的树种，因为短刺锥和红锥是属于常绿阔叶林的优势树种，山原相对干燥的环境更适合其生长。
- 树种与生境的相关性与多度有较大的关系。因为多度前50位树种出现与生境相关性的概率是后111位的1.46倍。前50位树种出现与生境相关性的概率是后111位的1.46倍。

讨论 —— 树种分布格局与生境关系

- 补蚌望天树群落的树种分布与生境高度的特异化，使得补蚌大样地树种的分布也表现出受生境所影响的斑块式分布格局。从检验结果看，**161**个被检验树种中有**76**个树种仅仅单一地与一种生境显著正相关可以说明。
- 高度专一性和多生境排斥性是形成该群落内的现有分树种布格局的基本原因。
- 树种群镶嵌组合分布的方式在一定程度上使这些树种共存于同一片森林。



Table 5 Cross-tabulations of habitat associations according to torus-translation test. Each subtable is a single pair-wise comparison for two habitats of the distribution of 161 species among three associations of categories (“+”=significant positive association; “-”=significant negative association; “N”=neutral association):Vol=valley;

Los=low-slope; His=high-slope; Hig=high-gully; Hip=high-plateau; Gap=gap

表 5 生境相关性torus-translation检验列联表。每个子表是161种在所选的两种生境中对比所得的三种相关性结果(“+”=显著正相关; “-”=显著负相关; “N”=中性相关): Val=山谷; Los=低坡; His=高坡; Hig=高谷; Hip=山原; Gap=林窗

	Los +	Los N	Los -		Gap +	Gap N	Gap -
Val +	4	12	0	Los +	0	15	0
Val N	20	98	20	Los N	2	104	2
Val -	0	7	9	Los -	0	26	3
	His +	His N	His -		Hig +	Hig N	Hig -
Val +	0	5	11	His +	0	6	0
Val N	14	110	14	His N	4	116	4
Val -	1	15	0	His -	1	22	2
	Hig +	Hig N	Hig -		Hip +	Hip N	Hip -
Val +	0	13	3	His +	0	6	0
Val N	3	116	3	His N	22	83	22
Val -	1	15	0	His -	0	13	12
	Hip +	Hip N	Hip -		Gap +	Gap N	Gap -
Val +	0	4	12	His +	0	6	0
Val N	22	88	22	His N	5	116	5
Val -	6	10	0	His -	2	23	0

续上表

	Gap +	Gap N	Gap -		Hip +	Hip N	Hip -
Val +	0	16	0	Hig +	0	8	3
Val N	3	115	3	Hig N	29	92	29
Val -	0	14	2	Hig -	2	2	2
	His +	His N	His -		Gap +	Gap N	Gap -
Los +	0	8	7	Hig +	0	11	0
Los N	18	95	18	Hig N	5	128	5
Los -	2	27	0	Hig -	0	6	0
	Hig +	Hig N	Hig -		Gap +	Gap N	Gap -
Los +	0	14	1	Hip +	0	24	1
Los N	4	102	4	Hip N	4	89	
Los -	0	28	1	Hip -	2	32	0
	Hip +	Hip N	Hip -				
Los +	0	5	10				
Los N	24	87	24				
Los -	19	10	0				



讨论——与其它样地比较

Table 6 A comparison of torus-translation results for three Forest Dynamics Plot of BCI, Sinharaja and BB.

表 6 补蚌、BCI和Sinharaja三个动态监测大样地的torus-translation检验结果比较

Plot site样地	BB 补蚌	BCI	Sinharaja
Total species in plot 总物种数	468	303	205
Total species in test 检验物种数	161	171	125
Area (ha) 面积	20	50	25
Habitat categories 生境数量	6	5	8
Positive 正相关	84	97	94
Negative 负相关	115	74	81
Total significant 显著相关总数	199	171	175

- 同巴拿马BCI和斯里兰卡Sinharaja类似的试验结果比较(表 6)(Gunatilleke *et al.*, 2006; Harms *et al.*, 2001): 补蚌动态监测大样地的面积最小, 但生境相关性torus-translation检验结果得到的显著性数量却最高。 114个树与至少一种种显著相关。
- 如果有更多的物种有足够的数据进行生境相关性检验, 预测可以得到更高显著相关性结果。
- 对于与其余47个分布与生境没有显著相关性的树种而言, 我们认为其中一些树种可能会因为取样个体数较少影响了其显著性结果。



讨论——总体分析

- 物种的分布本身是一个极其复杂的过程，有植物本身生理特征、形态特征和生活史特征等内在因素影响；也有外因如地形生境、中间中内作用、自然灾害和随机出现的外界因素；以及内因和外因结合的影响 (Harms *et al.*, 2001)
- 在这个生境多样化的区域，物种长期适应这种由于地形分化形成的光、温、水和气等分化的微环境，这种影响将通过地质历史长期作用于物种进化，最终形成高度丰富的物种多样性。
- 地形生态位分化作用虽不是直接对热带雨林的物种多样性共存的起促进作用，但是在长期的进化过程中，地形生态位分化间接地起到了维持热带雨林高物种多样性的作用，并且这种作用一直客观存在。

谢谢！

请提宝贵意
见！

