

文章编号: 1674-7054(2022)03-0287-10



海南中部山区天然林物种组成与群落特征变化

李晨笛¹, 李东海¹, 杨小波¹, 史建康²,

赵俊福², 李 龙¹, 陈 琳¹, 张培春¹, 田璐嘉¹

(1. 海南大学生态与环境学院, 海口 570228; 2. 海南省生态环境监测中心, 海口 571126)

摘要: 为了揭示受 20 世纪 50 年代砍伐影响的热带天然林在自然恢复过程中物种组成与群落特征变化趋势, 以海南中部山区山地雨林原始林、低地雨林次生林、山地雨林次生林、云雾林次生林 4 个森林动态样地为对象, 基于 2012—2020 年 2 次植被调查, 从物种组成、区系组成、群落外貌特征等方面分析群落动态特点。结果表明: 2012—2020 年, (1) 山地雨林原始林 Sørensen 群落相似度为 0.960, 物种组成最稳定; 低地雨林次生林为 0.921; 山地雨林次生林为 0.889; 云雾林次生林为 0.794, 物种更替最明显。随着短期演替进行, 各群落间 Sørensen 群落相似度升高, 多年来有更多相同的物种。(2) 各群落排名第 1 的优势种重要值均降低, 云雾林次生林优势种重要值下降明显, 向更为混合的多优势种群落发展。(3) 随着短期演替进行, 群落郁闭度增加, 喜阳的前中期树种逐渐被耐荫的演替中后期种替代, 分布区窄的海南特有种作为补员树种进入群落。(4) 各群落均以热带区分布为绝对优势, 并以热带亚洲(印度-马来西亚)分布为主。随海拔升高, 温度降低, 呈现出热带性减弱、温带性加强的特点。8 年间, 植物区系地理成分更加复杂。(5) 叶性质呈现出以中型叶、单叶、革质叶、全缘叶为主的热带地区典型特点; 8 年间, 中型叶比例增加。通过有效的封山育林, 受干扰的生态系统均得到较好的恢复。

关键词: 群落动态; 物种组成; 群落特征; 区系; 叶性质; 热带天然林

中图分类号: S 796.02 **文献标志码:** A

引用格式: 李晨笛, 李东海, 杨小波, 等. 海南中部山区天然林物种组成与群落特征变化 [J]. 热带生物学报, 2022, 13(3): 287–296. DOI: [10.15886/j.cnki.rdswwb.2022.03.012](https://doi.org/10.15886/j.cnki.rdswwb.2022.03.012)

热带森林是一个重要的生物多样性中心, 虽然其面积仅占地球陆地表面的 7%, 但拥有世界 50% 以上的物种^[1-2]。海南中部山区的热带天然林物种组成丰富、区系复杂, 对海南生态系统稳定具有重要作用。人类活动的干扰使越来越多的热带天然林正在经历着物种组成和群落特征的改变, 是影响生态系统功能正常发挥、影响群落稳定性的主要威胁之一。因 20 世纪 50 年代到 90 年代对海南中部山区热带天然林的大面积砍伐^[3-5], 低地雨林、山地雨林, 甚至是云雾林都受到一定程度的影响。自 1994 年实施天然林保护工程以来, 森林才得到一定程度的恢复。因此, 研究海南中

部山区受砍伐影响的热带天然林在自然恢复过程中的群落动态变化, 对维持海南热带天然林生态平衡、预测群落演替趋势以及制定相应的保护政策具有重要意义。物种组成是群落最基本的特征, 森林群落的乔木层优势种, 很大程度上主导植被演替方向。群落外貌特征有着深刻的生境灵敏指示性, 叶片是植物最敏感的器官之一, 体现了植物与其生境条件相适应的自身特征^[6]。但是, 由于森林物种组成和群落特征动态变化的周期较长, 越来越多的学者开始强调自然森林群落长期重复研究的重要性^[7]。在国际上, 以美国热带森林科学研究中心建立的热带森林监测网络最具代表性^[8]。

收稿日期: 2022-02-14

修回日期: 2022-04-06

基金项目: 中国环境监测总站监测项目(HD-KYH-2012089、HD-KYH-2016040、HD-KYH-2019089); 国家自然科学基金(31760170)

第一作者: 李晨笛(1995-), 女, 海南大学生态与环境学院 2019 级硕士研究生. E-mail: 374326670@qq.com

通信作者: 李东海(1971-), 男, 高级实验师. 研究方向: 植物资源与生态. E-mail: dhlye@163.com

近年来,我国学者在古田山、天童国家森林公园、鼎湖山等地开展了大量有关森林动态的研究^[9-11]。在海南,虽然杨小波、方精云、龙文兴等^[12-14]对海南植物群落的物种组成与结构进行了较全面的研究,但主要基于1次调查的基础上,建立样地跟踪森林动态的研究工作起步相对较晚^[15]。本研究以海南中部山区已建成的4个森林动态样地为对象,基于2012—2020年2次植被调查,探讨受砍伐影响的热带天然林在自然恢复过程中物种组成、区系组成和群落外貌特征变化特点,为研究热带森林恢复过程中物种替换规律、预测海南热带天然林发展趋势提供参考。

1 研究区域及研究方法

1.1 研究区域概况

研究区域位于海南岛中部山区四大林区——五指山、尖峰岭、吊罗山、霸王岭内,地理坐标 18°20′~19°12′N, 108°41′~109°56′E。属热带季风性气候,年平均气温为 22℃,年平均相对湿度为 80%~85%,年平均降水量为 2 651 mm。年内雨量分布不均匀,80%雨量集中在 5—10 月,形成明显的干湿季^[4]。山地雨林原始林动态样地设于以陆均松 (*Dacrydium pectinatum*)—线枝蒲桃 (*Syzygium araiocladum*)—灌丛泡花树 (*Meliosma dumicola*) 为优势的五指山山地雨林原始林内,海拔 1 035 m,土壤为黄色赤红壤,群落保存完好,群落演替已达顶级阶段。低地雨林次生林动态样地设于以九节 (*Psychotria asiatica*)—毛柿 (*Diospyros strigosa*)—华润楠 (*Machilus chinensis*) 为优势的尖峰岭低地雨林内,受人为活动影响属

于次生林,地处沟谷附近,海拔 484 m,处于演替中期。山地雨林次生林动态样地设于以琼南柿 (*Diospyros howii*)—岭南青冈 (*Cyclobalanopsis championii*)—黄叶树 (*Xanthophyllum hainanense*) 为优势的吊罗山山地雨林次生林内,海拔 1 035 m,土壤为山地黄壤,处于演替中期。云雾林次生林动态样地设于以蚊母树 (*Distylium racemosum*)—碟斗青冈 (*Cyclobalanopsis disciformis*)—赤楠蒲桃 (*Syzygium buxifolium*) 为优势的霸王岭云雾林次生林内,海拔 1 365 m,山风强烈、气温低、云雾多,土壤含水量常处于饱和状态,处于演替中期^[14]。

1.2 样地设置与调查

为监测海南中部山区具有典型代表性的热带天然林生态系统的长期动态,2012年在五指山山地雨林原始林、尖峰岭低地雨林次生林、霸王岭云雾林次生林,2014年在吊罗山山地雨林次生林内各建立1块1 600 m²的生态学监测样地。样地设置见表1,每片样地以西南角作为原点,采用“相邻格子法”将整个样地划分为 20 m×20 m 的样方,再将 20 m×20 m 样方划分为 10 m×10 m 小样方。首次调查以胸径 (DBH)≥1 cm 为木本植物起测径阶,采用“每木记账调查法”对每木进行编号、挂牌,记录其胸径、树高、冠幅等。通过查阅《海南植物图志》和 *Flora of China*,对样地内木本植物进行物种鉴定^[16]。参照《海南植物图志》《中国热带主要经济树木栽培技术》中各树种的生境分布特点以及树种对光的耐受特性^[16-17],将样地树种分为阳性、中性、阴性3个类群。2020年调查方法与首次调查相同,并记录新增胸径≥1 cm 的补员个体。

表1 海南中部山区热带天然林森林动态样地设置情况

样地	首次调查时间/年	末次调查时间/年	样地大小/(m×m)	原点坐标	原点海拔/m
山地雨林原始林	2012	2020	40×40	18°54′04″N, 109°41′24″E	1 035±5
低地雨林次生林	2012	2020	20×80	18°42′04″N, 108°50′54″E	484±5
山地雨林次生林	2014	2020	40×40	18°43′32″N, 109°51′48″E	1 035±5
云雾林次生林	2012	2020	40×40	19°05′14″N, 109°12′41″E	1 365±5

1.3 Sørensen群落相似度计算

群落β多样性采用 Sørensen 群落相似度计算^[18],计算公式为:

$$C_s = \frac{2c}{a+b},$$

式中, a 、 b 是 2 个样地中各自的物种数, c 是 2 个样地中的共有种数。

1.4 重要值计算

依据物种的重要值的大小确定样地优势种。物种重要值的计算公式为:

$$\text{重要值} = (\text{相对密度} + \text{相对频度} + \text{相对显著度})/3。$$

1.5 群落区系分析

依据吴征镒等^[19]的种子植物属的分布区类型进行样地群落的植物区系组成分析。

1.6 群落外貌特征分析 依据 Raunkiaer 的叶级划分系统和 Pajimans 叶质分类系统^[20],对样地群落的叶性质进行分析。按叶级将叶划分为鳞叶、微型叶、小型叶、中型叶、大型叶和巨型叶,共6级;按叶型将叶划分为单叶和复叶;按叶质将叶划分为革质叶、纸质叶和膜质叶;按叶缘将叶划分为全缘叶和非全缘叶。

1.7 数据处理 统计分析与制图通过 Microsoft Excel 2021 和 Origin 2021 软件完成。

2 结果与分析

2.1 物种组成动态 2012—2020年海南中部山区热带天然林各群落物种组成变化见表2。山地雨林原始林,2012年共记录木本植物60种1106株,2020年物种组成较2012年增加5种,无物种退出,群落总个体减少了21株。低地雨林次生林,2012年共记录木本植物94种892株,2020年物种组成较2012年增加1种,其中退出7种,新增8种,群落总个体增加了18株。山地雨林次生林,2014年共记录木本植物95种

1380株,2020年物种组成较2014年增加17种,其中退出3种,新增20种,群落总个体增加了199株。云雾林次生林,2012年共记录木本植物54种1382株,2020年物种组成较2012年增加18种,其中退出4种,新增22种,群落总个体增加了207株。4个森林动态样地的 Sørensen 群落相似度分别为0.960、0.921、0.889、0.794,山地雨林原始林物种组成表现出最高的稳定性,随海拔升高,人为干扰减少,热带天然林次生林 Sørensen 群落相似度降低、物种更替明显。随海拔高度差增加,各群落间 Sørensen 群落相似度有降低的趋势(表3),低地雨林次生林和云雾林次生林海拔差最大, Sørensen 群落相似度最低,为0.068~0.120。低地雨林位于较低海拔,地貌、地形和水热条件都与高海拔的云雾林存在较大差异,从而导致了物种分布的差异性。2012—2020年,各样地间 Sørensen 群落相似度多有升高趋势,群落间 Sørensen 群落相似度平均值由首次调查的0.182增长至末次调查的0.217,多年来有更多相同的物种。

表2 海南中部山区热带天然林各群落物种组成变化

样地	年份	科数	属数	种数	总个体数	补员数	死亡数
山地雨林原始林	2012	33	47	60	1106		
	2020	33	48	65	1085	162	183
低地雨林次生林	2012	40	74	94	892		
	2020	40	75	95	910	279	261
山地雨林次生林	2014	38	63	95	1380		
	2020	38	67	112	1579	510	311
云雾林次生林	2012	26	42	54	1382		
	2020	30	47	72	1589	572	365

表3 海南中部山区热带天然林各群落间 Sørensen 群落相似度变化

	低地雨林次生林	山地雨林原始林	山地雨林次生林	云雾林次生林
低地雨林次生林	—	■0.104	■0.138	■0.068
山地雨林原始林	●0.125	—	■0.297	■0.228
山地雨林次生林	●0.135	●0.305	—	■0.255
云雾林次生林	●0.12	●0.292	●0.326	—

注:■为首次调查;●为末次调查。

2.2 优势种动态 森林群落优势种对构建群落起着决定性作用,重要值是客观评估群落中物种

作用和地位的综合指标,可以有效反映群落优势种在2012—2020年的动态变化。海南中部山区

热带天然林各群落优势种重要值变化见图 1, 山地雨林原始林优势种重要值变动不大, 灌丛泡花树由第 3 升至第 1, 陆均松、线枝蒲桃下降, 乐东拟单性木兰 (*Parakmeria lotungensis*) 替代广东山胡椒 (*Lindera kwangtungensis*) 进入前 10 位。低地雨林次生林优势种重要值多有增加趋势, 三稜蒟 (*Alchornea rugosa*)、岭南山竹子 (*Garcinia oblongifolia*) 替代翻白叶 (*Pterospermum heterophyllum*)、黄椿木姜子 (*Litsea variabilis*) 进入前 10, 九节、翻白叶、假苹婆 (*Sterculia lanceolata*)、黄椿木姜子重要值降低。山地雨林次生林优势种重要值多有不同程度的降低, 海南山矾 (*Symplocos hainanensis*) 替代陆均松进入前 10, 四蕊三角瓣花 (*Prismatomeris tetrandra*)、海南山矾重要值增加明显。云雾林次生林优势种重要值多有不同程度的降低, 蚊母树重要值由 23.32 降低至 18.10, 重要值虽降幅明显, 但仍然占绝对优势。五列木 (*Pentaphylax euryoides*)、药用狗牙花 (*Tabernaemontana bovina*) 替代厚边木犀 (*Osmanthus marginatus*)、锈毛杜英 (*Elaeocarpus howii*) 进入前 10, 九节、五列木、药用狗牙花重要值增加。4 个样地首次调查和末次调查优势种重

要值之和占比分别为 62.62%、62.16%; 44.75%、45.35%; 49.55%、49.54%; 62.24%、54.39%。

由此可见, 2012—2020 年海南中部山区热带天然林各群落排名第 1 的优势种重要值均有不同程度的降低, 优势种重要值之和占比较大, 为 44.75%~62.62%, 说明从整体上看, 优势种在群落中具有较高的优势地位。云雾林次生林优势种重要值之和占比下降明显, 表明在短期演替中, 云雾林次生林由蚊母树占绝对优势的单优势种群落向更为混合的多优势种群落发展。其余群落优势种重要值之和占比均保持相对稳定, 表明群落优势种未受到强烈干扰, 处于稳定演替。随着短期演替进行, 喜阳树种重要值多有降低趋势, 如广东山胡椒、翻白叶、蚊母树、紫毛野牡丹 (*Melastoma penicillatum*)、厚边木犀等; 耐荫树种重要值多有升高趋势, 如灌丛泡花树、四蕊三角瓣花等。表明在热带天然林短期演替过程中喜阳树种优势地位降低, 耐荫树种优势地位升高。而岭南山竹子等幼树耐荫、壮龄喜阳、繁殖速度快且生长较迅速的树种, 在生长的各个时期均处于相对适合的环境, 优势地位亦增加明显。

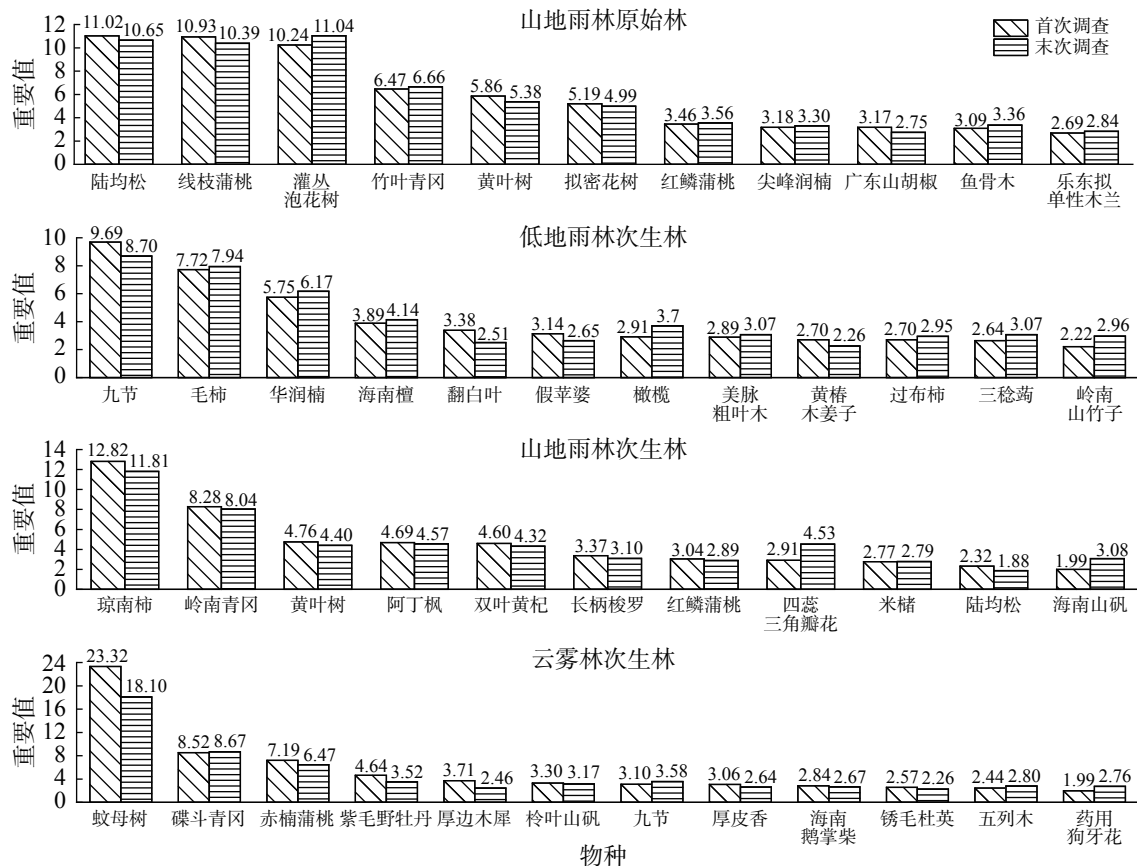


图 1 各群落重要值排名前 10 的物种变化

2.3 物种替代规律 2012—2020年间,海南中部山区热带天然林山地雨林原始林共记录补员个体32种162株,补员最多的个体为灌丛泡花树、尖峰润楠(*Machilus monticola*)、亨氏香楠(*Aidia henryi*)、鱼骨木(*Canthium dicoccum*)、粗叶木(*Lasianthus chinensis*)。新增物种5种,纤枝蒲桃(*Syzygium stenocladum*)、变叶榕(*Ficus variolosa*)、海南鹅掌柴(*Schefflera hainanensis*)、龙船花(*Ixora chinensis*)、山龙眼(*Helicia formosana*)进入群落。死亡个体38种183株,死亡最多的物种为灌丛泡花树、线枝蒲桃、广东山胡椒、拟密花树(*Myrsine affinis*)、腺叶山矾(*Symplocos adenophylla*)。无物种退出。

低地雨林次生林共记录补员个体53种279株,补员最多的个体为九节、三稔蒟、毛柿、粗叶木、美脉粗叶木(*Lasianthus lancifolius*)。新增物种8种,乌材(*Diospyros eriantha*)、山龙眼、海南大风子(*Hydnocarpus hainanensis*)、鲫鱼胆(*Maesa perlarius*)、瓜馥木(*Fissistigma oldhamii*)、牡荊(*Vitex negundo* var. *cannabifolia*)、海南韶子(*Nephelium topengii*)、公孙锥(*Castanopsis tonkinensis*)进入群落。共记录死亡个体61种261株,死亡最多的物种为九节、毛柿、三稔蒟、假苹婆、翻白叶。退出物种7种,箭柊(*Scolopia chinensis*)、乌榄(*Canarium pimela*)、黄桐(*Endospermum chinense*)、罗伞(*Brassaiopsis glomerulata*)、海南蜜茱萸(*Melicope chunii*)、木荷(*Schima superba*)、山乌桕(*Triadica cochinchinensis*)退出群落。

山地雨林次生林共记录补员个体68种510株,补员最多的个体为四蕊三角瓣花、海南山矾、琼南柿、红鳞蒲桃(*Syzygium hancei*)、蜜茱萸(*Melicope patulinervia*)。新增物种20种,罗伞、岭南柯(*Lithocarpus brevicaudatus*)、三桠苦(*Melicope pteleifolia*)、铁仔冬青(*Ilex chuniana*)、刻节润楠(*Machilus cicatricosa*)、狭叶冬青(*Ilex fargesii*)、琼中柯(*Lithocarpus chiungchungensis*)海南狗牙花(*Tabernaemontana bufalina*)、海桐山矾(*Symplocos heishanensis*)、两广梭罗(*Reevesia thyrsoidea*)等树种进入群落。死亡个体60种311株,死亡最多的物种为琼南柿、双叶黄杞(*Engelhardia unijuga*)、四蕊三角瓣花、红鳞蒲桃、

长柄梭罗(*Reevesia longipetiolata*)。退出物种3种,海南冬青(*Ilex hainanensis*)、海南猴欢喜(*Sloanea hainanensis*)、枝花木奶果(*Baccaurea ramiflora*)退出群落。

云雾林次生林共记录补员个体57种572株,补员最多的个体为海南木犀榄(*Olea hainanensis*)、紫毛野牡丹、九节、药用狗牙花、变叶榕。新增物种22种,海南木犀榄、黄毛楸木(*Aralia chinensis*)、广东粗叶木(*Lasianthus curtisii*)、变叶木(*Codiaeum variegatum*)、琼岛染木树(*Saprosma merrillii*)、凸脉冬青(*Ilex kobuskiana*)、山杜英(*Elaeocaepus sylvestris*)、冬青(*Ilex chinensis*)、白背厚壳桂(*Cryptocarya maclurei*)、红楠(*Machilus thunbergii*)等树种进入群落。死亡个体41种365株,死亡最多的物种为蚊母树、紫毛野牡丹、厚边木犀、海南鹅掌柴、九节。退出物种4种,石斑木(*Rhaphiolepis indica*)、山楂(*Crataegus pinnatifida*)、海南越桔(*Vaccinium hainanense*)、剑叶冬青(*Ilex lancilimba*)退出群落。

由此可见,随着短期演替进行,翻白叶、广东山胡椒、厚边木犀、蚊母树等喜阳树种发生过荫死亡,种群死亡个体数量较大;黄桐、木荷、石斑木等喜阳树种退出群落。粗叶木、变叶榕、海南木犀榄等喜阴或幼苗耐荫树种更适应后期生境,种群补员个体数量较大;海南狗牙花、海桐山矾、刻节润楠、两广梭罗、三桠苦、狭叶冬青、变叶榕、白背厚壳桂、红楠、山杜英、冬青等耐荫树种进入群落。随着群落演替,郁闭度增加,群落表现出喜阳的前中期树种逐渐被耐荫的演替中后期种替代的现象。与其他群落相比,云雾林次生林中后期树种更具有耐荫、耐寒、喜湿润的特点,海南木犀榄等喜阴喜湿的树种进入群落后种群快速扩增。调查结果亦显示,随着短期演替进行,纤枝蒲桃、海南韶子、琼中柯、琼岛染木树等分布区窄的海南特有种作为补员树种进入群落,体现出生态位的高度分化。

2.4 区系组成动态 对森林动态样地群落木本植物属的分布区类型研究显示(表4),海南中部山区天然林均以热带区分布占绝对优势,为76.2%~94.7%,热带区类型中以热带亚洲(印度-马来西亚)分布、泛热带分布为主;温带区分布较少,中国特有分布极少,仅见于山地雨林原始林样地。表

表4 海南中部山区热带天然林各群落属的分布区类型变化

分布类型	山地雨林原始林		低地雨林次生林		山地雨林次生林		云雾林次生林	
	2012年	2020年	2012年	2020年	2014年	2020年	2012年	2020年
1.世界分布	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	1(1.6)	1(1.5)	0(0)	0(0)
2.泛热带分布	9(19.1)	9(18.75)	19(25.7)	18(24)	15(23.8)	18(26.9)	11(26.2)	12(25.5)
3.热带亚洲和热带美洲间断分布	3(6.4)	3(6.3)	4(5.4)	4(5.3)	5(7.9)	4(6)	2(4.8)	4(8.5)
4.旧世界热带分布	7(14.9)	7(14.6)	11(14.9)	12(16)	6(9.5)	7(10.4)	4(9.5)	5(10.6)
5.热带亚洲至热带大洋洲分布	6(12.8)	6(12.5)	7(9.5)	8(10.7)	6(9.5)	6(9)	4(9.5)	5(10.6)
6.热带亚洲至热带非洲分布	4(8.5)	5(10.4)	6(8.1)	6(8)	4(6.3)	5(7.5)	3(7.1)	3(6.4)
7.热带亚洲(印度—马来西亚)分布	13(27.7)	13(27.1)	24(32.3)	23(30.7)	21(33.3)	21(31.3)	8(19)	9(19.1)
小计 热带区分布(2~7)	42(89.4)	43(89.6)	71(95.9)	71(94.7)	58(92.1)	62(92.5)	32(76.2)	38(80.9)
8.北温带分布	2(4.3)	2(4.2)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	5(11.9)	3(6.4)
9.东亚和北美洲间断分布	2(4.3)	2(4.2)	2(2.7)	3(4)	4(6.3)	4(6)	3(7.1)	5(10.6)
10.地中海区、西亚至中亚分布	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	1(1.6)	1(1.5)	1(2.4)	1(2.1)
11.东亚分布	0(0)	0(0)	1(1.4)	1(1.3)	0(0)	0(0)	1(2.4)	0(0)
小计 温带区分布(8~11)	4(8.5)	4(8.3)	3(4.1)	4(5.3)	5(7.9)	5(7.5)	10(23.8)	9(19.1)
12.中国特有分布	1(2.1)	1(2.1)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)

注: 括号内数据为占比(%)。

明海南中部山区天然林区系组成具有强烈的热带性质,并具有热带亚洲或印度-马来西亚亲缘,但特有性较弱。随海拔升高,温度降低,呈现出热带成分降低,温带成分增加的特点,低地雨林次生林热带区分布占比最高,云雾林次生林最低。8年间,植物区系地理成分更加复杂,分布区窄的属多有增加趋势。

2.5 群落外貌特征动态 叶性质的变化对反映

植物适应环境的取向具有重要意义,有着深刻的生理适应基础和生境灵敏指示性。由表5可知,各群落基本呈现出以中型叶、单叶、革质叶、全缘叶为主的热带地区典型外貌特征,沿海拔升高,中型叶比例降低,小型叶比例升高。2012—2020年间,山地雨林原始林,中型叶增加1.9%,单叶增加0.03%,革质叶增加2.06%,全缘叶增加0.27%。低地雨林次生林,中型叶增加0.35%,单叶增加

表5 海南中部山区热带天然林各群落叶性质变化

样地	年份	叶级						叶型		叶质			叶缘	
		Le	Na	Mi	Mes	Ma	Meg	Si	Co	1	2	3	E	N
山地雨林原始林	2012	0.18	1.36	43.93	51.37	3.16	0	96.47	3.53	73.15	26.67	0.18	95.21	4.79
	2020	0.28	1.38	42.03	53.27	3.04	0	96.5	3.5	75.21	24.61	0.18	95.48	4.52
低地雨林次生林	2012	0	0	5.61	82.38	11.11	0.9	88.33	11.67	73.85	25.25	0.9	83.73	16.27
	2020	0	0	6.49	82.73	10.01	0.77	89.44	10.56	72.5	26.95	0.55	82.29	17.71
山地雨林次生林	2014	0	1.96	44.67	53.01	0.36	0	92.82	7.18	87.16	12.76	0.07	90.65	9.35
	2020	0	1.33	38.4	58.62	1.65	0	92.84	7.16	82.45	17.49	0.06	88.72	11.28
云雾林次生林	2012	0	4.92	46.31	40.59	8.18	0	90.81	9.19	81.77	18.23	0	90.74	9.26
	2020	0	4.78	42.54	44	7.3	1.38	90.69	9.31	78.29	21.65	0.06	85.71	14.29

注: Le: 鳞叶; Na: 微型叶; Mi: 小型叶; Mes: 中型叶; Ma: 大型叶; Meg: 巨型叶; Si: 单叶; Co: 复叶; 1: 革质; 2: 纸质; 3: 膜质; E: 全缘; N: 非全缘。

1.11%, 革质减少 1.35%, 全缘叶减少 1.44%。山地雨林次生林, 中型叶增加 5.61%, 单叶增加 0.02%, 革质叶减少 4.71%, 全缘叶减少 1.93%。云雾林次生林, 中型叶增加 3.41%, 单叶减少 0.12%, 革质叶减少 3.48%, 全缘叶减少 5.03%。8 年间, 各群落中型叶比例均增加。

3 讨论

3.1 物种组成动态 2012—2020 年, 海南中部山地雨林原始林已演替至顶级阶段, 植物彼此间有很好的配合且排除新的种类, 在组成上并不产生主要的改变, 群落最稳定。低地雨林次生林物种退出较多, 与海拔低群落易受人为干扰有关, 影响了植物繁殖体的定居和生存。山地雨林次生林因海拔高得到较好的恢复, 物种组成增加较快。云雾林次生林物种更替最明显, 可能是因强烈山风而产生的倒木区域为新树种的进入提供了更多机会^[21], 林隙、林窗是群落演替中种群自然更新的驱动因子之一, 不同的光照、湿度、温度和小气候为小径级植株提供了生存空间^[22]。前人研究表明, 演替过渡阶段树种具有繁殖速度快、生命周期短、物种周转率高的特点, 随着群落郁闭度增加、林中微生境异质性增大, 森林结构与功能发生剧烈变化导致物种更替显著^[23]。而群落进入成熟稳定阶段时, 树种多占有稳定生态位, 树木生活史长, 物种更替速率较慢^[23]。云雾林生境恶劣, 物种竞争激烈, 群落优势种主要集中于少数物种, 但随着短期演替进行, 群落排名第 1 的优势种重要值、排名前 10 的优势种重要值之和占比均下降明显。这表明云雾林次生林由蚊母树占绝对优势的单优势种群落向更为混合的多优势种群落发展。随着群落径级的增加, 优势种优势度降低, 群落向着更多物种共存方向发展, 物种均匀度更高, 种群配置更合理^[24]。

β 多样性可以有效度量群落演替过程中不同时间物种组成的变化^[25]。随着时间推移, 各群落间 Sørensen 群落相似度有升高趋势, 多年来有更多相同的物种, 说明在气候相似的地区, 热带雨林群落演替向着相似趋势发展, 与单元顶级学说具有一致性。王泽英^[26]发现, 上海市 3 个近自然森林样地在自然恢复过程中, 其物种组成相似性增加, 初始种植模式相似的 2 个样地, 经过 10 a 的恢复, 物种组成基本趋于一致。

3.2 物种替换规律 补员物种和死亡物种对反映群落演替动态和物种替代规律具有重要意义^[8,27]。在森林演替初期, 群落生境光照优良, 土壤湿度较差, 有利于阳性树种生长^[23]。演替过渡阶段, 随着群落郁闭度增加, 林内水分充足、但林下光照减弱, 使多种阳性树种死亡和种子库种耐荫树种萌发^[23]。本研究结果表明, 随着郁闭度增加, 翻白叶、广东山胡椒、厚边木犀、蚊母树等喜阳树种发生过荫死亡, 种群呈衰退趋势甚至退出群落, 重要值亦降低。陆均松等上层阳性优势种优势地位虽依旧明显, 但更新不良, 高大的上层树木可以获取充足阳光, 但阴湿的林下生境不利于阳性树种幼苗的继续生长。粗叶木、变叶榕、海南木犀榄等演替中后期种规模扩大, 演替中后期种具有喜阴或幼树耐荫的特点, 可以在较郁闭的林下自然更新, 因而更适应后期生境。群落表现出喜阳的前中期树种逐渐被耐荫的演替中后期种替代的现象。丁圣彦和宋永昌^[28]提出, 作为我国中亚热带东部地区常绿阔叶林演替前期优势种的马尾松 (*Pinus massoniana*), 在演替过程中受木荷等喜光但幼苗耐荫的常绿阔叶树种抑制, 使其物质合成能力减弱而分解能力加强, 最后逐渐退出群落。汪殷华^[29]对古田山常绿阔叶林种群更新动态研究显示, 群落阳性树种补员率低, 而阴性树种补员率高, 柳叶蜡梅 (*Chimonanthus salicifolius*) 补员率最高, 每年达 47.51%, 表现出群落郁闭度高林窗少的生境特征。本研究中纤枝蒲桃、海南韶子、琼中柯、琼岛染木树等分布区窄的海南特有种作为补员树种进入群落, 表明随着群落恢复, 生态位表现出高度分化, 有利于珍稀树种的生存。

3.3 区系组成动态 海南中部山区天然林均以热带区分布占绝对优势并以热带亚洲 (印度-马来西亚) 分布为主, 区系组成具有强烈的热带性质, 是印度-马来西亚群系的重要组成部分^[30]。随海拔升高, 温度降低, 呈现出热带成分降低, 温带成分增加的特点, 与苏文苹^[31]对高黎贡山、朱华^[32]对云南种子植物的区系研究结论具有一致性。2012—2020 年, 海南中部山区天然林植物区系地理成分更加复杂。过度人为干扰会导致物种区系成分趋于单一, 造成狭域分布种、特征种减少, 入侵种、广布种增多的现象^[33], 较少的人为干扰有利于区系组成的丰富^[34]。

3.4 群落外貌特征动态 叶片是植物对周围生境最敏感的器官之一,群落演替宏观可见标志之一就是植物叶片性质的变化,是构成群落外貌的重要因素,反映出群落的动态与历史。前人研究结果表明,随着纬度降低,温度与湿度增加,落叶树种减少而喜温暖湿润的常绿树种增多,植物叶性质呈现出小型叶、复叶、革质叶、非全缘叶比例降低,中型叶、单叶、革质叶、全缘叶比例升高的现象^[35]。赖江山等^[36]对世坪常绿阔叶林研究结果显示,群落外貌结构以小型叶(48.97%)、单叶(78.35%)、革质叶(57.22%)为主,全缘叶(51.03%)、非全缘叶(48.97%)比例相差不大,体现了中亚热带北缘常绿阔叶林的特征。本研究中,海南热带天然林外貌结构以中型叶、单叶、革质叶、全缘叶为特征,群落水热条件优良,呈现出热带地区显著特点^[20]。与赤道雨林相比,海南热带林中型叶比例减少、小型叶比例增加、大型叶比例很低,这是由于受热带季风气候影响,海南干湿季明显,水湿条件降低,植物为减少水分消耗和降低蒸发量降低了叶面积^[30]。张坚强等^[37]对珠海淇澳岛次生林研究结果显示,受岛内干季高光、干燥的特殊生长环境影响,淇澳岛次生林呈现出以小型叶(45.3%)、单叶(71.8%)、革质(52.9%)、全缘叶(65.9%)为主的外貌特征。小叶级植物叶片呼吸和蒸腾成本相对较低,同时具有较高的热交换能力,在干燥、炎热、高光的特殊生境下较有优势^[38]。体现出不同生境下,植物与其水热条件相适应的特征。从潮湿、温暖到干燥或寒冷地区叶级呈现出由大变小的趋势^[33]。随海拔升高,温度降低湿度增加,海南热带林叶面积逐渐缩小。低地雨林次生林地处于沟谷附近气候温暖且潮湿,故叶级偏大同赤道雨林相似。云雾林次生林叶级偏小,可能与山风强烈且气温低有关。王希华等^[39]提出退化环境将使常绿阔叶林中蕨类植物减少,而有利于落叶树种生存,随着退化程度的加深群落中大型叶比例减少,革质叶比例增加。本研究中各群落中型叶比例均有增加的趋势,表明经过有效的封山育林,热带天然林得到一定程度的恢复。

参考文献:

- [1] WILSON E O. The diversity of life [J]. *Population & Development Review*, 1993, 19(1): 183.
- [2] 安树青,王峥峰,曾繁敬,等.海南吊罗山山地雨林植物种类多样性研究[J].*中山大学学报(自然科学版)*, 1999, 38(6): 79-84.
- [3] 李意德.海南岛热带森林的变迁及生物多样性的保护对策[J].*林业科学研究*, 1995, 8(4): 455-461.
- [4] 陈伟,杨小波,李时兴,等.海南中部山区植被演变阶段植物物种多样性与群落结构多样性变化规律[J].*热带作物学报*, 2014, 35(4): 784-790.
- [5] 王帅,李佳灵,王旭,等.海南吊罗山热带低地雨林次生林乔木物种多样性研究[J].*热带作物学报*, 2015, 36(5): 998-1005.
- [6] 吕晓波,杨立荣,杨小波,等.海南霸王岭壳斗科植物优势的山地雨林群落特征初步研究[J].*安徽农业科学*, 2012, 40(29): 14300-14303.
- [7] BALVANERA P, PFISTERER A B, BUCHMANN N, et al. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services [J]. *Ecology Letters*, 2006, 9(10): 1146-1156.
- [8] 游诗雪,张超,库伟鹏,等.1996—2012年天目山常绿阔叶阔叶混交林乔木层群落动态[J].*林业科学*, 2016, 52(10): 1-9.
- [9] 汪殷华,米湘成,陈声文,等.古田山常绿阔叶林主要树种 2002-2007年间更新动态[J].*生物多样性*, 2011, 19(2): 178-189.
- [10] 吴洋洋,郭纯子,倪健.天童国家森林公园主要森林植被过去 30 年的动态变化[J].*应用生态学报*, 2014, 25(6): 1547-1554.
- [11] 邹顺,周国逸,张倩媚,等.1992—2015年鼎湖山季风常绿阔叶林群落种间关联动态[J].*生态学报*, 2019, 39(17): 6362-6371.
- [12] 杨小波,吴庆书.海南岛热带地区弃荒农田次生植被恢复特点[J].*植物生态学报*, 2000, 24(4): 477-482.
- [13] 方精云,李意德,朱彪,等.海南岛尖峰岭山地雨林的群落结构、物种多样性以及在世界雨林中的地位[J].*生物多样性*, 2004, 12(1): 29-43.
- [14] 龙文兴,丁易,臧润国,等.海南岛霸王岭云雾林雨季的环境特征[J].*植物生态学报*, 2011, 35(2): 137-146.
- [15] 许涵,李意德,林明献,等.海南尖峰岭热带山地雨林 60ha 动态监测样地群落结构特征[J].*生物多样性*, 2015, 23(2): 192-201.
- [16] 杨小波.海南植物图志(1~14卷)[M].北京:科学出版社,2016.
- [17] 周铁烽.中国热带主要经济树木栽培技术[M].北京:中国林业出版社,2001.
- [18] 龙文兴.植物生态学[M].北京:科学出版社,2016.
- [19] 吴征镒,周浙昆,孙航,等.种子植物分布区类型及其起源和分化[M].昆明:云南科技出版社,2006.
- [20] 王伯荪.植物群落学[M].北京:高等教育出版社,1987.
- [21] 班勇,徐化成,李湛东.兴安落叶松老龄林落叶松林木死亡格局以及倒木对更新的影响[J].*应用生态学报*, 1997, 8(5): 449-454.

- [22] 赵丽娟. 中亚热带石栎-青冈群落结构特征及影响因子研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2014.
- [23] 黄瑾, 杨小波, 龙文兴, 等. 海南单优龙脑香科植物群落特征[J]. 热带作物学报, 2013, 34(3): 578 - 583.
- [24] 李宗善, 唐建维, 郑征, 等. 西双版纳热带山地雨林群落乔木树种多样性研究[J]. 应用生态学报, 2005, 16(7): 1183 - 1188.
- [25] 韩天宇, 沈燕, 王旭, 等. 海南吊罗山低地雨林群落特征分析[J]. 林业与环境科学, 2019, 35(3): 43 - 49.
- [26] 王泽英. 上海城市近自然森林群落恢复与种群更新动态研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2019.
- [27] 张芳, 杜虎, 曾馥平, 等. 喀斯特峰丛洼地原生林群落更新动态[J]. 生态学报, 2019, 39(22): 8516 - 8525.
- [28] 丁圣彦, 宋永昌. 常绿阔叶林演替过程中马尾松消退的原因[J]. 植物学报, 1998(8): 76 - 81.
- [29] 汪殷华. 古田山常绿阔叶林群落结构动态和主要种群更新特征研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2011.
- [30] 胡玉佳, 李玉杏. 海南岛热带雨林[M]. 广州: 广东高等教育出版社, 1992.
- [31] 苏文苹. 高黎贡山南段东西坡中山湿性常绿阔叶林群落学比较研究[D]. 昆明: 西南林学院, 2007.
- [32] 朱华. 云南种子植物区系地理成分分布格局及其意义[J]. 地球科学进展, 2008, 8(8): 830 - 839.
- [33] 程占红, 牛莉芹, 胡亚晴. 五台山风景区人为干扰下湿地植物物种的生态变化[J]. 湿地科学, 2014, 12(1): 89 - 96.
- [34] 巫翠华, 张利利, 乔卫国, 等. 紫柏山自然保护区植物多样性垂直分布格局及其影响因素[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2021, 50(5): 630 - 635.
- [35] 孔祥海, 黄素华, 陈小红, 等. 闽西常绿阔叶林群落特征分析[J]. 福建林学院学报, 2009, 29(4): 351 - 356.
- [36] 赖江山, 张溢, 谢宗强. 三峡库区世坪常绿阔叶林群落特征[J]. 生物多样性, 2006, 14(5): 435 - 443.
- [37] 张坚强, 张琳婷, 赵东铭, 等. 珠海淇澳岛次生植被特征及物种多样性[J]. 西北植物学报, 2019, 39(1): 173 - 184.
- [38] GIVNISH T J. Ecological aspects of plant morphology: Leaf form in relation to environment [J]. Acta Biotheoretica, 1978, 27: 83 - 142.
- [39] 王希华, 闫恩荣, 严晓, 等. 中国东部常绿阔叶林退化群落分析及恢复重建研究的一些问题[J]. 生态学报, 2005(7): 1796 - 1803.

Changes of species composition and community characteristics of tropical natural forests in the central area of Hainan Island

LI Chendi¹, LI Donghai¹, YANG Xiaobo¹, SHI Jiankang²,
ZHAO Junfu², LI Long¹, CHEN Lin¹, ZHANG Peichun¹, TIAN Lujia¹

(1. College of Ecology and Environment, Hainan University, Haikou, Hainan 570228, China;

2. Hainan Ecological Environmental Monitoring Center, Haikou, Hainan 571126, China)

Abstract: In order to study the changes of species composition and community characteristics of tropical natural forests in the central area of Hainan Island, two vegetation surveys were conducted in the primary forest of montane rain forest, secondary forest of lowland rain forest, secondary forest of mountain rain forest and secondary forest of cloud forest from 2012 to 2020. The community dynamic characteristics of the tropical natural forests in the recovery process were analyzed in terms of species composition, flora composition and leaf characteristics. The results showed that from 2012 to 2020 the Sørensen index was 0.960 for the primary forest of montane rain forest, with the species composition being the most stable, 0.921 for the secondary forest of lowland rain forest, 0.889 for the secondary forest of the mountain rain forest, and 0.794 for the secondary forest of the cloud forest, with the species replacement being the most obvious during succession. With the succession the Sørensen index among communities increased, and more species were the same over years. The importance value of the first dominant species decreased in each community. The important value of the dominant species of the secondary forest of the cloud forest decreased significantly, and the secondary forest of the cloud forest tended to develop into communities of multi-dominant species. With the short-term succession, the canopy density of the communities increased. Sun-loving species were gradually replaced by shade-tolerant species. Pioneer species were gradually replaced by transitional species. Hainan endemic species entered into the communities as a supplementary species. The dominant floristic elements of all the forests at the generic levels of woody plants were the tropical distribution, mainly the tropical Asia distribution (India-Malaysia). With the increase of altitude, the temperature decreases and the dominant floristic elements were low in tropical distribution and high in temperate distribution. During the period of eight years, the geographical components of flora were more complex. The leaves of the tropical natural forests showed obvious indigenous characteristics in tropical regions, and they are mainly medium leaves, single leaves, leathery leaves and entire leaves. During the period of 8 years the proportion of the forests with medium leaves increased, which indicates that the tropical natural forests under survey have been restored to some extent due to reduced human disturbance.

Keywords: community dynamics; species composition; community characteristics; flora; leaf characteristics; tropical natural forest.

(责任编辑:罗启香 责任编辑:钟云芳)