# 海南岛霸王岭热带天然林景观中木本植物功能型 分布的影响因素

张志东<sup>1,2</sup> 臧润国<sup>1\*</sup>

(1国家林业局森林生态环境重点实验室,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中国科学院烟台海岸带可持续发展研究所,山东烟台 264003)

摘 要 为了探讨在热带天然林景观中不同因素对木本植物(限于乔木和灌木)功能型分布的影响,在对海南岛霸王岭的热带天然林进行样方调查的基础上,运用数量分类方法对热带天然林的木本植物进行了功能型划分,并运用冗余度分析(Redundancy analysis, RDA)分别探讨了功能型出现与否、功能型物种丰富度和功能型木本植物多度 3 个矩阵与环境、空间和干扰因素之间的关系。运用偏冗余度分析对影响功能型分布变化的环境、干扰、空间及其交互作用等因素进行了定量分解。结果表明:利用木材密度和潜在最大高度两个指标划分出的 9 个功能型,能较好的区分功能型间对生境的适应响应差异;因子分解表明,纯环境、纯人为干扰和混合的环境-人为干扰是影响 3 个功能型矩阵分布变化的主要因素,纯空间和与空间位置相耦合的因素相对较低;在诸多因子中,干扰类型、地形因子、土壤类型、砂砾含量、土层厚度以及经纬度坐标是影响功能型分布变化的主导因子;RDA排序分析表明,一般来讲,便木功能型多在生境条件好和远离人为干扰的立地高发生。软木功能型则更多地出现于生境条件恶劣和人为干扰频繁的立地。而中等硬度功能型则生态幅度较宽。但除了软木灌木功能型外,其它功能型物种丰富度和木本植物多度多在土层深厚和生境条件较好的立地较高。

关键词 木本植物功能型 空间格局 生态因子 因子分离 热带雨林

# INFLUENCE OF ECOLOGICAL FACTORS ON DISTRIBUTION OF WOODY PLANT FUNCTIONAL TYPES IN A NATURAL TROPICAL FOREST LANDSCAPE, BAWANGLING, HAINAN ISLAND, SOUTH CHINA

ZHANG Zhi-Dong<sup>1,2</sup> and ZANG Run-Guo<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Key Laboratory of Forest Ecology and Environment, the State Forestry Administration, Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China, and <sup>2</sup> Yantai Institute of Coastal Zone Research for Sustainable Development, Chinese Academy of Sciences, Yantai, Shandong 264003, China

Abstract Aims The relative influence of ecological factors on the distribution of woody plant functional types in a natural tropical forest landscape is rarely explored. The three major objectives of this study were to 1) determine the relative importance of environment, anthropogenic disturbance and spatial influences on the distribution of woody plant functional types, 2) determine which variables influence distribution of woody plant functional types, and 3) examine the distribution of woody plant functional types in different habitats.

Methods Using data from 135 plots in a natural tropical forest landscape of Hainan Island, South China, we classified woody plant functional types using the characteristics of species wood density and potential maximum height. Three sets were used, presence-absence, species richness and abundance. Their relations to environment, anthropogenic disturbance and spatial factors were analyzed with redundancy analysis (RDA). We then used a partial RDA with variation partitioning to specify which proportion of the variation in functional types distribution pattern is explained by each of the three factors individually and which proportion is attributable to interactions between factors.

Important findings We found that environmental influence, anthropogenic disturbance and interaction between environmental and anthropogenic disturbance factors were of similar importance in functional types distribution. However, spatial influence and interaction between spatial and other factors were less important. Furthermore, we found that anthropogenic disturbance types, topographical factors, soil types, grit content, soil

收稿日期: 2006-04-17 接受日期: 2006-07-22

基金项目: 国家自然科学基金(30430570 和 30340047)和国家林业局 948 项目(2002-54)

外业调查过程中得到了海南霸王岭林业局的杨秀森高工、林瑞昌主任、陈小敏及王进强的大力帮助,在此一并表示感谢

<sup>\*</sup>通讯作者 Author for correspondence E-mail: zangrung@forestry.ac.cn

depth and X, Y coordinates all impacted the distribution of functional types. Generally, hardwood functional types are abundant in better, undisturbed sites, but softwood functional types occur in opposite settings. The distributional range of medium hardwood functional types is wider than the other two. Except for softwood shrub functional types, the others have high species richness and abundance in better sites, especially where soils are deep. This study suggests that the plant functional type approach enhances understanding of the relative influence of environment, anthropogenic disturbance and spatial factors on species distribution. Environment and anthropogenic disturbance are more important than spatial influence in the variation of species distribution. These conclusions can aid in developing large-scale conservation and management policies in tropical rainforest areas.

**Key words** woody plant functional types, spatial pattern, ecological factors, variation partitioning, RDA, tropical rain forest

物种分布格局的产生是许多生态过程相互作用的结果,而这些过程往往又是由物种所在群落、生态系统或景观等所特有的自然条件、干扰历史以及物种之间的相互作用等因素支配的。因此,如何更好地对物种分布格局及其导致此格局产生的生态因子进行理解,进而对生物多样性保护提供理论基础,一直是生物多样性保育领域所开展的基础工作之一(Noss, 1990)。

决定物种分布格局形成的因素是相当复杂的, 有些人强调单一生态因子集的作用,如环境决定论 (Clark et al., 1999; Webb & Peart, 2000),中度干扰 假说(Connell, 1978)等,而有些研究者则更强调物种 分布格局的形成是多个因子集之间相互作用的结果 (Marrs & Le Duc, 2000; Michael & Thomas, 2001; Svenning et al., 2004), 目前, 多因子决定论已越来 越被大多数生态学家所接受。然而,保护学家则更 关注于各部分因子对物种分布格局的相对贡献大 小,以有针对性的对保护区进行有效蹬保护和管理。 利用限制排序方法(Constrained ordination)进行因子 分解(Variation partitioning)(Borcard et al., 1992)对 确定单一的或者交互的因子集相对贡献大小成为了 可能。当前应用因子分解方法大多数仅限于对两个 因子集的分析(Økland, 2003),如环境和干扰 (Michael & Thomas, 2001)及环境和空间(Borcard et al., 1992; Clark et al., 1999; 沈泽昊和张新时, 2000),而对3个因子集的分析还很少,目前只有为 数不多的几篇文献,如 Svenning 等(2004)在森林景 观尺度上对植物群落分布进行了环境、干扰和空间 因子分析。研究表明,采用环境、干扰和空间3个因 子集进行分析,对揭示物种分布格局具有重大的理 论和现实意义。

热带雨林的一个显著特点就是其具有高的物种 多样性,相对温带和寒带森林,对其进行研究要困难 得多。功能型(Functional type)作为对资源利用和外 界因素(包括环境、干扰等)波动具有相似反应的物 种的组合,近年来,在生态学研究中的作用引起了广 泛关注(Blondel, 2003),特别对于研究热带雨林给生 态学家提供了新的视角。研究发现,环境因子的变 化、不同的干扰方式直接影响着各功能型内物种的 组合、分离及其组成比例,以及景观中不同功能型的 分布格局和数量配比。如 Breshears 和 Barns (1999) 研究表明土壤因子通过影响生态系统的养分循环, 对不同功能型的组成和功能具有非常显著的影响。 可以说利用功能型进行分析物种多样性和群落结构 在不同的空间尺度以及环境波动和人为干扰后的格 局变化更加表明其意义的重大(Lavorel & Cramer, 1999; Mcintyre et al., 1999)。而且 Gondard 等 (2003)也认为功能型可起到由于人为活动和环境波 动后植被变化程度的指示作用,进而有利于天然林 的可持续管理和利用。

针对影响或反应生态系统功能的不同,对功能 型划分通常有两种途径,即基于效应的途径和反应 的途径。也就是一些学者所称的效应型(Effect types)和反应型(Response types)(Lavorel & Garnier, 2002)。效应型主要是从物种对生态系统过程的响 应机制来考虑的,对生态系统过程具有共同效应的 物种被聚为相同的群。鉴于它和生态系统功能直接 相关,因此一些反映个体水平上生理等方面的"硬" 特征常用于作为效应型的测度指标(Chapin et al., 1993; Herbert et al., 1999); 而反应型则是在景观或 群落水平上,对某一或某一些生物或非生物因素具 有相似反应的物种被聚为相同的群,通常用一些形 态、行为等方面的"软"特征来测度。鉴于"软"特征 这些数据比较容易获得,因此基于反应的途径比较 适合于对大量物种进行研究(Lavorel & Garnier, 2002)。Hooper等(2002)认为对功能反应型进行识 别能帮助我们更好地理解和预测环境波动和干扰等 非生物因素对生态系统过程的影响。限于数据获得

的难易程度以及思考角度不同,对物种有3种不同 的划分功能型的方法,即主观途径、演绎途径和数量 分类途径(Gitay & Noble, 1997)。主观途径是基于 对群落或生态系统进行详细观察,同时对植物的生 活史以及生长的不同阶段对光需求能力的差异进行 分类,比如惯用的先锋种、中期演替种及后期演替种 的划分;演绎途径是对重要的过程或特定的某一生 态系统功能特性先知(如采用模型方法)基础上的分 类,如以种子维持和分散机制所划分的风传播种和 动物传播种等;数量分类途径是用多变量技术,如采 用分类方法对数据集进行划分。目前,在景观水平, 为了方便大范围的植被分布和动态的研究同时为了 突出实用的原则,在数据容易获得的前提下,学者多 采用数量分类方法对一、两个涉及功能特性的直接 或间接指标进行功能型划分(Prentice & Webb, 1998; Paruelo et al., 2001)。海南岛热带雨林是我 国比较典型的热带雨林植被之一,半个多世纪以来, 海南岛的热带天然林多次受到了严重的破坏,天然 林覆盖面积从 1956 年的 86.33 万 hm² 减少到 1980 年的33.13万 hm²,年递减率为2%。目前,海南岛 天然林景观是由不同程度退化系统组成的镶嵌体。 另一方面,海南岛全岛中高周低,地貌地势既复杂多 变又有明显的规律性,岛内生态因子、生境、生物群 落类型呈现明显的受不同方位影响的水平格局和垂 直梯度变化规律。霸王岭林区作为上述特征的典型 代表为我们开展格局研究提供了良好的地点,一些 学者曾对该区热带林的区系、结构、生物多样性和生 态系统功能等方面作过系统的研究(蒋有绪等, 2002;臧润国等,2004),但在景观水平上从功能型角 度研究尚处于空白阶段。本文在对热带天然林木本 植物(限于乔木和灌木)功能型划分的基础上,着重 探讨以下3个方面的问题:1)在霸王岭林区环境、人 为干扰和空间因素是否因功能型出现与否、功能型 内物种数和个体数分布的不同而表现出明显的差 异? 2)影响功能型分布的具体指标是否因功能型出 现与否、功能型内物种数和个体数分布的不同而存 在差异? 3)不同的功能型对生境的要求是否表现出 明显的不同?

# 1 研究区概况与研究方法

## 1.1 研究区域自然概况

研究区域位于海南省西南部昌江县和白沙县境内的霸王岭林区,总面积  $7.1 \, \text{万} \, \text{hm}^2$ ,地理坐标为  $18^{\circ}53' \sim 19^{\circ}20' \, \text{N}, 108^{\circ}58' \sim 109^{\circ}53' \, \text{E}, 地形复杂,以$ 

山地为主,海拔在50~1654 m。该地区属热带季风 气候,干湿季明显。年均温为 24.2 ℃,年平均降水 量 1 677.1 mm, 但分布不均, 5~11 月为雨季、12 月 ~ 翌年 4 月为旱季,土壤以砖红壤为代表类型,随海 拔的增加逐渐过渡为山地红壤、山地黄壤和山地草 甸土。低地雨林、山地雨林、山地常绿林和高山矮林 为其地带性优势植被类型(陆阳等,1986;蒋有绪等, 2002)。低地雨林和山地雨林是该地区分布最广的 两个主要植被类型。低地雨林是以青梅(Vatica mangachapoi)、荔枝(Litchi chinensis)和海南嘉赐 (Homalium hainanense)等为优势种的植被类型(胡玉 佳和李玉杏,1992),但如今消失殆尽。以陆均松 (Dacrydium pierrei)、鸡毛松(Podocarpus imbricatus)为 优势种的山地雨林分布海拔较高,人为干扰强调较 小,因而至今仍保存一定面积的原始山地雨林植被 (臧润国等,2004)。但霸王岭林区大部分的原始森 林都经过了刀耕火种和商业性采伐的破坏,自1994 年海南岛实施全岛森林禁伐以来,霸王岭的热带森 林大部分都处于自然恢复状态,本文调查研究的就 是霸王岭林区的天然林(包括残留原始林、干扰后的 原始林,或过伐林、天然次生林及不同程度的退化森 林和疏林地)(臧润国等,2005)。

# 1.2 调查方法

群落调查样方的布设采用在海南岛霸王岭林区 的森林景观类型中按公里网格机械布设的方法。根 据地形图,把霸王岭林区按照公里网格分区,机械设 置群落调查样地,即以每个1 km × 1 km 的网格的 节点处为中心,各设置 1 个 20 m × 20 m 群落调查 样地,在整个景观中共调查了135个天然林样地,共 计5.4 hm<sup>2</sup>。每个样地的调查内容包括:1)群落特 征:在每个样地内利用样绳分成 4 个 10 m × 10 m 的小样方,在每个小样方内记录所有胸径(DBH)≥ 1 cm 乔木和灌木的种名(无法确认的种则先采集后 制成标本,再进行鉴定)、胸径(1.3 m处)、高度和冠 幅,辨别植株是否为实生或萌生苗木,对萌生的木本 植物记萌生枝条(Ramet)个数;2)地理坐标:利用 GPS,在样地的中心位置(即样绳的交叉线位置)记 录样地的经纬度坐标;3)地形与土壤因子:测量记录 样地所在位置海拔(m)、坡度(°)、坡向、坡位、土壤类 型、土壤厚度(cm)、石粒含量(%)、母岩类型和土壤 表层大石的有无,其中海拔、坡向采用 GPS 上所带 有的海拔表和罗盘仪实测,坡度采用坡度仪实测,土 壤类型、土壤厚度和石粒含量采用在每个样地的代 表位置(一般指样地中心)挖取土壤剖面的方法进行 常规土壤测定,土壤厚度是指从土壤表层到母质层之间的深度;4)干扰因素:样地所在植被干扰类型,如皆伐、径级择伐等,这部分指标通过查阅霸王岭林业局相关档案资料获得。

### 1.3 功能型划分

依据 Verburg 和 van Eijk-Bos(2003)及 Köhler 等 (2000)对功能型的划分方法,本文选用最大潜在高 度和木材的气干容重两个指标共划分了9个功能型 (严格的定义为功能反应型)(表1)。依据生长型对 木本植物功能型进行了命名。最大潜在高度数据来 源于对 135 个样地树种的统计数据,具体做法是按 照每个树种的现实高度进行排序,选择现实最大树 高定为潜在最大高度,并依据相关文献(陈焕镛, 1964,1965;广东省植物研究所,1974,1977)的数据进 行了修正,当调查的现实最大高度小于参考书籍上 的数值时,以书上的数值为准;木材密度数据主要来 源于海南木材研究联合工作组(1966)等资料。其中 对木材密度等级的确定参考了 Reves 等(1992)对亚 洲热带雨林木本植物的划分标准,他根据木材密度 类的频率分布,认为树种的木材密度小于 0.5 g·cm-3划分为软木比较适宜,而木材密度大于0.8 g·cm<sup>-3</sup>宜确定为硬木。对最大潜在高度等级的确定, 参考了一些学者对亚洲热带雨林的划分标准(Köhler et al., 2000; Verburg & van Eijk-Bos, 2003),另外依据 霸王岭天然林的垂直分层结构,确定了3级:灌木组、 林冠下层乔木组、主林层和超冠层乔木组。

#### 1.4 变量的确定及解释

本文用于因子分解分析的因素包括了环境、人为干扰及空间位置3个因子集。为了满足 CANOCO for Windows, Version 4.5 软件的输入数据要求及用

于分析的目的,对于定量变量采用实测值表示,定性 变量又分两种情况,虚变量(Dummy variables)采用 0 和1赋值的形式。如以岩石类型为例,本次调查共 涉及了两种岩石类型,为花岗岩和石灰岩,当样地中 含有花岗岩时,赋值为1,而石灰岩赋值为0。对于 同一类别的所有虚变量,确保相加之和为1。对于 有序多变量数据,如坡向,从阴坡到阳坡,共划分了 5级,并按顺序分别赋值为1~5,从1到5表明了样 地接受光照水平不断增强。环境和人为干扰因子的 确定和解释相对容易一些,具体情况见表 2。空间 因子的确定相对复杂一些,根据样地中心的地理坐 标,衍生出了7个空间因子,也即3次方趋势面多项 式的组成成份,通过对空间因子的分析有助于捕获 大尺度的空间趋势(Legendre & Legendre, 1998),这 确保不仅仅物种分布的线性响应能够获得,更加复 杂的响应机制也能够通过对基本的  $X \setminus Y$  数据进行 二次方或者三次方变换以及它们的相互乘积形式获 得(Borcard et al., 1992)。这样,用于分析的环境因 子为13个,人为干扰因子为5个,空间因子为9个, 共计27个解释变量。

#### 1.5 数据分析

本文采用了 3 个数据文件,即功能型出现与否 P-A(Presence-Absence)、各功能型内的物种丰富度数据 (Species richness, SR) 和各功能型内的木本植物 SE度数据 (Stem abundance, SA)。鉴于去趋势对应分析(DCA)其排序轴反映了物种变化的程度(以平均标准差(SD)来反映),用 DCA 估计排序轴梯度长度(Lengths of gradient, LGA)比较适宜(Legendre & Legendre, 1998)。理论上讲,梯度长度(LGA) < 2.5适合线性排序方法, LGA > 2.5 适合采用非线性排序

表 1 木本植物功能型划分结果表 Table 1 Woody plant functional types

功能型 Functional types	潜在高度 Potential height (m)	木材密度 Wood density (g·cm <sup>-3</sup> )	物种个数 Species richness	相对多度 Relative stem abundance (%)
软木灌木 Softwood shrub (L1)	2 ~ 5	0.12 ~ 0.49	18	2.21
软木次林层乔木 Softwood understory (L2)	5 ~ 15		37	6.95
软木主林层或超冠层乔木 Softwood canopy or emergent (L3)	15 ~ 40		20	3.06
中等硬木灌木 Medium wood shrub (M1)	2~5	0.49 ~ 0.79	33	11.36
中等硬木次林层乔木 Medium wood understory (M2)	5 ~ 15		158	18.43
中等硬木主林层或超冠层乔木 Medium wood canopy or emergent (M3)	15 ~ 40		109	21.59
硬木灌木 Hardwood shrub (H1)	2~5	0.79 ~ 1.02	36	8.36
硬木次林层乔木 Hardwood understory (H2)	5 ~ 15		114	18.28
硬木主林层或超冠层乔木 Hardwood canopy or emergent (H3)	15 ~ 40		54	9.75

表 2 环境、人为干扰和空间变量选择和定义

Table 2 Selection and definition of environmental, disturbance and spatial variables

变量 Variable	
环境 Environmental	
ELEV	LATO
SLOP	SODE
ASPE	GRIT
POSI	BIST
YELO	GRAN
YESL	GRST
YECL	
人为干扰 Anthropogenetic disturbance	
NODI	SECU
BURN	PLAG
CLCU	
空间位置 Spatial situation	
X	$X^2 Y$
Y	$XY^2$
XY	$X^3$
$X^2$	Y <sup>3</sup>
$Y^2$	

ELEV:海拔 Elevation (m) SLOP:坡度 Slope (°) ASPE:坡向,1 (阴坡)到5(阳坡) Aspect, 1 (Shady slope) to 5 (Sunny slope) POSI:坡位,1(谷底)到6(脊顶) Position, 1 (Valley bottoms) to 6 (Ridgetops) YELO:黄壤土 Yellow loam (0,1) YESL:砂黄壤土 Yellow sand loam (0,1) YECL:粘黄壤土 Yellow clay loam (0,1) LATO:砖红壤土 Latosol (0,1) SODE:土壤厚度 Soil depth (cm) GRIT:砂砾含量 Grit (percent) BIST:土壤表层大石的有无 Presence or abundance of big stone (0,1) GRAN:花岗岩 Granite (0,1) GRST:砂岩 Gritstone (0,1) NODI:无干扰 No-disturbance (0,1) BURN:刀耕火种 Slash-and-burning (0,1) CLCU:皆伐 Clear cutting (0,1) SECU:径级择伐 Selective cutting (0,1) PLAC:恢复时间 Plot age (a) X:经度 Longitude (m) Y:纬度 Latitude (m)

方法。通过初步对 P-A、SR 和 SA 3 个数据文件(非转换)进行 DCA 分析,结果表明排序轴最大的梯度长度分别为 1.226、1.519 和 2.143,均小于 2.5,表明 3 个数据文件均具有较好的线性反应,也即功能型对生态梯度的响应是线性的,对此 3 个数据矩阵利用线性响应模型分析(如 RDA 和 partial RDA 等)比较适宜。本文利用约束直接梯度分析方法 RDA 和 partial RDA 进行功能型分布格局研究。

在用 RDA 和 partial RDA 进行分析之前,为了满足解释变量的正态要求及减小异常值对分析的影响,我们对数据进行了标准化处理,所用公式如下: $z_{i,j} = (x_{i,j} - \mu_j)/\sigma_j$ (其中  $i = 1 \sim 135$ ;  $j = 1 \sim 13$ );功能型的 3个数据文件中,由于零值的高频率出现,我们对数据进行了对数转换,所用公式如下: $Y = \log(10 \times Y + 1)$ ,样方没有中心化,物种经过了中心化和标准化处理,其它以 CANOCO 软件的默认形式执行。

为了验证每个变量对功能型分布格局的影响程度,随后我们利用 CANOCO 软件的自动向前选择程

序(Automatic forward selection procedure)对变量因子进行逐一的筛选,利用 Monte Carlo 检验(Using 999 permutations)判断候选变量的解释效果(即对总解释方差的贡献程度),当候选变量  $p \ge 0.05$  时,予以排除。鉴于具有高的变异膨胀因子(Variance inflation factors, VIF)与其它的变量具有高的多重共线性,对模型的贡献很少,对人选的变量我们又利用 VIF 进行进一步的筛选,当 VIF > 20 时予以排除。

## 1.6 因子分解的实现

考虑到环境变量、干扰因素和空间结构的综合 作用,功能型分布格局的变化可以分离成以下几个 部分:1) 总解释变异(The total amount of variation explained by all variables, R<sub>t</sub>):全部变量参与分析;2) 部分变异:纯环境解释部分(The proportion of the variation explained exclusively by environmental variables, Rpe)、纯人为干扰解释部分(The proportion of the variation explained exclusively by anthropogenetic disturbance variables, Rpd)、纯空间解释部分(The proportion of the variation explained exclusively by spatial variables,  $R_{\rm ps}$ ), 混合的环境-人为干扰解释部分(The amounts of variation attributable exclusively to the interaction of environmental and anthropogenetic disturbance variables,  $R_{\rm ed}$ ), 混合的环境-空间解释部分(The amounts of variation attributable exclusively to the interaction of environmental and spatial variables,  $R_{\rm es}$ )、混合的人为干扰-空间解 释部分(The amounts of variation attributable exclusively to the interaction of anthropogenetic disturbance and spatial variables, R<sub>ds</sub>)以及混合的环境-人为干扰-空间 解释功能型出现与否部分(Variation exclusively shared by the interaction of environmental, anthropogenetic disturbance and spatial variables presence absence,  $R_{\rm eds}$ ). 各部分的计算过程如下: Rpe是在各功能型矩阵中以 环境变量做为解释变量而干扰和空间因素作为协变 量,从而得出环境因素独立解释的功能型变化; $R_{rd}$ 和  $R_{ps}$ 类似于  $R_{pe}$ ,即分别以干扰因素和空间因素作 为解释变量而以余下的两个因素作为协变量,从而 得出干扰因素和空间因素独立解释的功能型变化;  $R_{\rm ed}$ 是用  $R_{\rm t}$  - Rs -  $R_{\rm pe}$  -  $R_{\rm pd}$ 计算所得,其中 Rs 是用 空间因子矩阵为约束得出的空间因素能够解释的功 能型的变化部分,相类似, $R_{es}$ 、 $R_{ds}$ 分别是用  $R_{t}$  -  $R_{d}$  $-R_{pe}-R_{ps}$ 以及  $R_t-R_e-R_{pd}-R_{ps}$ 计算所得,其中  $R_d$  和  $R_e$  分别是用干扰和环境矩阵为约束得出的全 部干扰因子和全部环境因子能够解释的功能型的变 化部分;  $R_{\text{eds}}$ 是用  $R_{\text{t}}$  - ( $R_{\text{pe}}$  +  $R_{\text{pd}}$  +  $R_{\text{ps}}$  +  $R_{\text{ed}}$  +  $R_{\text{es}}$   $+ R_{ds}$ )计算所得。

# 2 实验结果

# 2.1 功能型组成结构

本次调查到的物种和木本植物多度总计分别为579和58225,分属82个科247个属;在9个功能型的物种数量分布中,65.8%的物种分布于M2、M3和H2,其中M2所含的物种数最高,为158(表1)。L2、

M1、H1和H3物种分布比较平均,所含物种数分别为37、33、36和54,而L1和L3所含物种数较少,分别为18和20;各功能型的木本植物多度分布和物种数量分布比较一致,物种分布比较集中的M2、M3和H2,同样含有高的个体数,所占比例分别为总数的18.43%、21.59%和18.28%(表1)。物种数量分布最少的L1和L3,个体数分布也最少,仅占总分布的2.21%和3.06%。而其它的功能型个体数量分布相

表 3 对影响功能型分布的解释变量线性冗余度分析结果

Table 3 Linear redundancy analysis (RDA) of the environment-anthropogenetic disturbance-spatial influences of functional types distributions

数据集*	典范特征值总和 Sum of all canonical	前四轴累计贡献百分比 Cumulative percentage of canonical variance accounted for by axes 1 – 4				
Data set	Oata set eigenval	eigenvalues	I	II	Ш	IV
P-A	0.002	0.31	66.0	87.6	94.7	96.8
SR	0.002	0.48	82.3	89.3	94.2	96.6
SA	0.002	0.43	70.2	85.8	90.8	95.1

\*: 参与分析的包括了全部 13 个环境变量、5 个人为干扰变量和 9 个空间解释变量 The full set of 13 environmental, 5 anthropogenetic disturbance, and 9 spatial explanatory variables was used p:通过 999 次运算,第一典范排序轴和全部典范排序轴均达到了极显著水平,且数值相等 Based on 999 permutations, tests of significance of the first canonical axis vs. all canonical axes gave identical results P-A; 功能型出现与否 Presence-absence SR: 物种丰富度 Species richness SA: 个体数 Stem abundance

表 4 解释变量与排序轴的相关系数

Table 4 Correlation of explanatory variables with the first two ordination axes of redundancy analysis

变量 Variables	P-A		S	SR		SA		
	轴一 Axis 1	轴二 Axis 2	轴一 Axis 1	轴二 Axis 2	轴一 Axis 1	轴二. Axis 2		
X	0.335 0	-0.141 3	0.421 8	- 0.017 8	0.427 1	-0.0548		
Y	- 0.125 1	0.158 7	- 0.116 2	0.113 5	-0.063 1	0.065 3		
XY	0.337 9	-0.118 1	0.434 6	0.0068	0.452 6	- 0.044 7		
$X^2$	0.333 8	-0.1420	0.4200	-0.019 1	0.424 9	-0.055 0		
$Y^2$	-0.1248	0.158 6	- 0.115 7	0.113 0	- 0.062 8	0.0649		
$X^2 Y$	0.337 2	-0.131 5	0.428 7	-0.0071	0.4397	-0.050 3		
$XY^2$	0.324 6	~ 0.085 8	0.428 1	0.034 4	0.459 6	-0.0312		
$X^3$	0.332 5	- 0. 142 7	0.418 3	-0.0204	0.422 6	-0.055 3		
$Y^3$	-0.1246	0.158 5	-0.115 2	0.1125	-0.0624	0.0644		
ELEV	-0.1995	-0.0927	-0.323 5	0.294 1	-0.2704	0.188 8		
SLOP	0.0106	0.0566	-0.053 6	0.176 6	-0.0402	0.225 8		
ASPE	0.143 0	-0.161 2	0.124 3	-0.0204	0.1360	-0.079 1		
POSI	0.064 1	- 0.157 1	-0.0052	0.128 2	- 0.044 7	-0.048 2		
YESL	- 0.083 1	0.0209	- 0.113 0	-0.0195	- 0.098 6	-0.078 5		
YELO	0.003 5	0.159 5	0.0124	0.1498	0.037 7	0.2029		
YECL	-0.0820	- 0.092 3	-0.125 4	-0.0394	- 0. 147 3	- 0.025 6		
LATO	0.1599	- 0. 184 1	0.216 1	- 0.151 3	0.176 7	- 0.153 4		
SODE	- 0.470 5	- 0.076 4	-0.5177	- 0.125 1	- 0.572 1	- 0.067 1		
GRIT	0.4062	-0.098 2	0.432 2	-0.2209	0.398 7	- 0.127 3		
BIST	- 0.035 6	0.0163	0.011 1	0.057 0	0.073 3	0.094 2		
GRAN	- 0. 102 9	0.117 6	- 0.209 4	0.1100	-0.135 8	0.053 0		
GRST	0.1029	- 0.117 6	0.2094	-0.1100	0.135 8	- 0.053 0		
NODI	-0.0122	0.035 7	0.104 0	-0.050 5	0.1174	-0.0522		
BURN	0.5205	0.1843	0.5667	0.225 7	0.5546	0.276 0		
CLCU	0.171 9	-0.1090	0.2597	- 0.065 9	0.215 1	- 0. 223 2		
SECU	- 0.335 2	-0.0821	-0.5196	-0.034	-0.5068	0.014		
PLAG	-0.0666	0.018 3	0.044 9	-0.070 3	0.049 8	-0.1008		

符号含义同表 2 中的一致 The abbreviations in the table are the same as in the Table 2 P-A、SR、SA: 见表 3 See Table 3

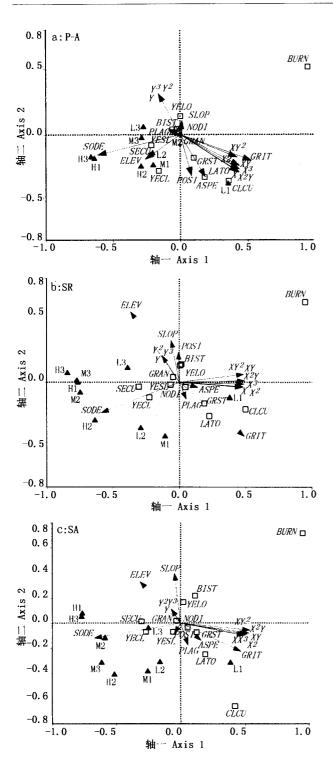


图 1 解释变量和功能型的冗余度分析(RDA)得分 Fig. 1 Redundancy analysis (RDA) scores for explanatory variables and functional types

▲: 功能型 Functional type □:定性环境变量 Nominal environmental variables →:定量环境变量 Quantitative environmental variables 图中的简写同表 1、表 2 中的一致 The abbreviations on the panels are the same as in Tables 1 and 2 P-A、SR、SA: 见表 3 See Table 3

对平均,具体情况见表1。

# 2.2 排序及因子分解

由表 3 可知,约 31%的木本植物功能型的 P-A 分布变化是由环境、人为干扰和空间变量共同决定的,而各功能型内 SR 和 SA 分布变化,环境、人为干扰和空间变量可解释能力较高,升至了总变异的43%~48%。由前 4 个排序轴所占的总信息量来看,3 个木本植物功能型的分布数据矩阵均达到了较高的水平,前两个排序轴均占到了总信息量的85%以上,可见功能型的分布变化完全可由前两个排序轴进行解释。

由图 1 和表 4 可知,对于功能型 P-A 分布格局, 第一轴更多的反映了以刀耕火种、径级择伐干扰、以 土壤厚度和土壤中砂砾含量相关较大的土壤因素以 及主要以 X 坐标和由其演绎出的空间位置为主导 的综合因子的影响。第二轴更多的反映了在刀耕火 种干扰、砖红壤、黄壤、坡位、坡向以及与 X 坐标不 相关的Y坐标和由其演绎出的空间位置梯度上的变 化;对于功能型内 SR 分布格局,第一轴与功能型 P-A分布格局类似,更多的反映了在刀耕火种和径级 择伐、以土壤厚度相关较大的土壤因素以及主要以 X坐标和由其演绎出的空间位置为主导的综合因子 的影响。第二轴则主要体现了以刀耕火种干扰、海 拔和坡度为主的地形因素、以砂砾含量、砖红壤为主 的土壤因素和与 X 坐标不相关的 Y 坐标和由其演 绎出的空间位置梯度上的变化;对于功能型内 SA 分布格局,第一轴则主要反映了在海拔梯度上的地 形条件、在砂砾含量和土壤厚度变化梯度上的土壤 条件、在刀耕火种和径级择伐强调梯度上的干扰因 素和主要以 X 坐标和由其演绎出的空间位置为主 导的综合因子的影响。第二轴则主要反映了在海拔 和坡度变化梯度上的地形条件、黄壤为主的土壤条 件和在刀耕火种、皆伐梯度上的干扰因素的影响。 不同的功能型或即使同一个功能型的 P-A、SR 和 SA 分布变化受不同的环境、人为干扰和空间梯度的影 响,这可从图1中功能型与排序轴的关系上明确的 体现。对于功能型的 P-A 分布格局,功能型 L3、M3、 H1、H3 受轴一的影响较大,而 L2、M1、H2、L1 则与轴 二的关系更密切一些,而 M2 位于原点附近,说明了 其在轴一和轴二梯度空间没有明确的格局分布;对 于功能型的 SR 分布格局,除了 L2、M1 分布更多的 受轴二的影响, H2 受轴一和轴二的共同作用外, 其 它的功能型分布则更偏向于受轴一的影响;对于功 能型的 SA 分布格局, H1、H3、L3、M2 的分布与轴一 的相关性较大, M1、L2 与轴二的关系更密切些, 而 M3、H2 以及 L1 分布更多的受轴一和轴二共同作用 的影响。

利用自动向前选择程序,本文对影响功能型分布的主要因子进行了筛选,筛选变量按贡献大小顺序如下:对于功能型 P-A 分布,主要影响的变量有刀耕火种、砂砾含量、土壤厚度、Y 坐标和海拔;对于功能型 SR 分布,主要影响的变量有刀耕火种、径级择伐、土壤厚度、海拔、Y 坐标、坡位、砂砾含量、无干扰和黄粘壤;对于功能型 SA 分布,主要影响的变量有刀耕火种、土壤厚度、海拔、X 坐标、坡位、坡向、砂砾含量、砖红壤和径级择伐。其中刀耕火种、砂砾含量、土壤厚度和海拔对功能型 P-A、SR 和 SA 均具有重要的影响。

由表 5 可知, 无论是功能型 P-A 分布、SR 分布

还是 SA 分布,纯环境( $R_{pe}$ )、纯人为干扰( $R_{pd}$ )和混合的环境-人为干扰( $R_{ed}$ )是影响功能型分布的主要因素,均占到了总解释变异的 20%以上。相对于功能型 SR 和 SA 分布,纯环境因素( $R_{pe}$ )对功能型 P-A 分布的影响更大一些,占到了总解释变异的36.13%。混合的空间-人为干扰因素( $R_{sd}$ )相对于其它组分来讲,对3个功能型矩阵的贡献均最小,其引起的功能型分布变化均不足总变化的1%,甚至对于功能型 SR 分布变化, $R_{ds}$ 基本不起作用。3个功能型矩阵分布变化不可解释的部分,均占到了总变异的50%以上,可见,除了环境、人为干扰和空间位置因素外,尚有其它因素在支配功能型分布上起重要的作用。

表 5 利用冗余度分析(RDA)进行 3 个功能型矩阵的因子分解结果

Table 5 Partitioning of the variation by linear redundancy analysis (RDA) of three data matrix

变异解释构成	P-A		SR		SA	
Variance components fractions	TV	TVE (%)	TV	TVE (%)	TV	TVE (%)
纯环境 Purely environmental ( R <sub>pe</sub> )	0.102	36.13	0.115	23.96	0.117	27.21
纯于扰 Pure disturbance ( R <sub>pd</sub> )	0.072	23.23	0.105	21.88	0.102	23.72
纯空间 Purely Spatial ( R <sub>ps</sub> )	0.039	12.58	0.040	8.33	0.034	7.91
混合的环境-干扰 Environmental-disturbance(Red)	0.064	20.65	0.134	27.92	0.092	21.40
混合的环境-空间 Environmental-spatial (R <sub>es</sub> )	0.015	4.84	0.036	7.50	0.038	8.84
混合的空间-于扰 Spatial-disturbance ( R <sub>sd</sub> )	0.003	0.97	0.000	0.00	0.001	0.23
混合的环境-空间-干扰 Environmental-spatíal-disturbance(R <sub>eds</sub> )	0.015	4.83	0.050	10.42	0.046	10.70
残差 Residuals	0.690		0.520		0.570	

TV:总变异 Total variance TVE:总变异解释部分 Total variance explained

#### 3 讨论

#### 3.1 关于功能型划分

本文划分的功能型反映了演替地位的差异,这 可从我们选择的两个指标上间接的体现。木材密度 是与生长率直接相关的。很多学者发现,热带树种 高的生长率是与低的木材密度呈正相关的(Suzuki, 1999; ter Steege & Hammond, 2001),因而它是一个有 效的指标进行区分速生树种和慢生树种。此外,ter Steege 和 Hammond(2001)也通过对圭亚那热带雨林 树种的研究,发现木材密度与种子质量也在一定程 度上呈正相关关系。正因为存在以上关系,这也正 是有些学者倾向于把低和中等木材密度树种归为先 锋种,而把高木材密度树种归为顶极种的原因所在 (Swaine & Whitmore, 1988)。而我们在搜集数据时 发现,一些熟知的先锋种,木材密度变化范围很大, 如厚皮树 (Lannea coromandelica) 木材密度为 0.12 g·cm<sup>-3</sup>,而黄牛木(Cratoxylum ligustrinum)木材密度 为 0.849 g·cm<sup>-3</sup>,这一现象也有学者发现(Köhler et

al., 2000),同时,在低的木材密度树种组中,也包含了后期演替种,如白木香(Aquilaria sinensis),其木材密度为 0.310 g·cm<sup>-3</sup>,这与有些学者认为的在同一软木组中,既包含了真正的先锋种,也包含了顶极种的观点一致(Verburg & van Eijk-Bos, 2003),这可能是由于短寿命和长寿命的树种之间的差异造成的。更进一步验证了 ter Steege 和 Hammond(2001)的观点,木材密度在生物进化上可能更趋向扮演着弹性很强的角色。潜在最大高度反映了树种在垂直层次上所处的地位,也即反映了树种之间在垂直生态位上的差异,因此,为了更好的反映树种组之间演替生态位上的差异,在用木材密度进行树种组划分的基础上,有必要利用潜在最大高度进行进一步细分。这也正是本文利用这两个指标进行划分功能型的原因。

# 3.2 环境、人为干扰和空间因素对功能型分布格局的影响

通过本文的分析,功能型分布变化不可解释的

部分占到了总变异的绝大部分,但比较 Svenning 等 (2004)对巴拿马的巴罗科罗拉多岛屿一个热带雨林景观植物群落结构进行分析时,环境、人为干扰及空间因素,它们独立及彼此交互作用对树种出现与否和密度分布格局的贡献总共解释了 22.3%和37.7%,而分别有 77.7%和 62.3%的部分不能解释。通过比较可以说明,本文的解释程度还是较高的。另外,有些学者认为高的不可解释部分,也在一定程度上归因于不全面的解释变量、取样的影响(Clark et al., 1999)、生物之间的相互作用(Borcard et al., 1992)以及随机因素的影响等等。

纯环境因素是引起功能型出现与否和功能型内 木本植物多度分布变化的主要因素,而对于影响功 能型内物种丰富度分布变化也是仅次于混合的环境 -干扰相互作用的第二大因素(表 5)。通过图 1 反映 的因素与排序轴之间的关系以及自动向前选择程序 筛选出的环境变量的个数,也可以看出环境异质性 在支配功能型分布格局时的重大作用,这是与霸王 岭地势地貌复杂多变的地理特点紧密联系的。Keddv (1992)认为,环境可起到类似"过滤器"的作用,缺 乏某些适应特征的物种组在一定的环境条件下,将 被"过滤"掉。比如 Chapin 等 (1993) 通过研究发现, 在恶劣的环境条件下,往往适宜一些生长率低、营养 利用效率高的物种生长。从本文功能型与环境的适 应性来看,H1和H3对环境条件的要求较严,主要出 现在土层深厚的地方(图 1a), H2 和 M1 更多的出现 在海拔较高以及黄粘壤分布多的地方(图 1a);而对 于功能型物种丰富度和木本植物多度分布,所受环 境梯度影响大体相似,除了 L1 和 L3 对土层厚度要 求不严外,其它的功能型在土层深厚的地方物种丰 富度和木本植物多度较高,另外 M1、L2 高的物种丰 富度和木本植物多度发生也是与低海拔、土壤砂砾 含量多目比较贫瘠紧密相关(图 1b、1c)。

纯人为干扰因素也是引起功能型分布变化的主要因素(表 5),这是与霸王岭长期的开发历史紧密相关的。从 1957 到 1994 年,先后经历了皆伐、径级择伐和采育择伐等不同的采伐方式和采伐强度,期间又进行了多次复采(陈永富和杨秀森,2001),给当地植被造成了严重的破坏。由于霸王岭特殊的干扰历史,其对木本植物分布格局的影响远大于其它的研究,比如 Svenning 等(2004)研究人为干扰对树种出现与否和密度分布格局的影响仅占总解释部分的3.1%和 2.1%。由于刀耕火种和径级择伐发生的面积大,持续时间长而且发生频繁,是干扰因素中引

起功能型分布变化的主要因子,这可从图 1 和自动向前选择程序筛选出的变量中明确的表示。干扰因素除了刀耕火种与各功能型分布格局呈显著的负相关外(图 1),其它干扰因子均和环境或空间因素相耦合共同影响功能型分布变化。

纯空间因素在很大程度上表明功能型分布变化 的空间自相关特性。Borcard 等(1992)认为空间矩阵 在一定程度上可作为不可预测过程的指示器作用, 不可预测过程包括外在因素以及生物作用等等。正 因为它耦合了非控因素,因此它常常导致物种或物 种组分布的非随机过程(Real et al., 2003)。某个功 能型在特定地区缺失可能并不是因为局部生境条件 的限制或是生物之间的相互排斥,而是仅仅因为它 还没有到达。相反,一个种或功能型在特定地区出 现,仅仅是因为它距适宜分布区很近,而并不能表明 此位置的生境条件适合它。从表5可看出,功能型 出现与否分布变化相对于物种丰富度和木本植物多 度来讲空间因素对其影响更强一些(TVE = 12.58%),而空间因素对功能型物种丰富度和木本 植物多度的影响相对一致, TVE 分别为 8.33% 和 7.91%。另一方面,由于空间因子的多重共线性问 题,自动向前选择程序筛选出的空间因子并不多,对 于功能型出现与否和物种丰富度分布变化,起作用 的主要是 Y 坐标,也即在南北方向上功能型分布格 局明显。对于功能型木本植物多度分布变化,起作 用的主要是 X 坐标,功能型木本植物多度在东西方 向上相对变化明显。从图 1 可看出,各功能型单独 受空间因素的作用较弱,均和其它环境或干扰因素 耦合影响各功能型的分布变化。

在  $R_{\rm ed}$ 、 $R_{\rm es}$ 、 $R_{\rm ds}$ 以及  $R_{\rm eds}$ 混合作用影响功能型的分布变化中(表 5),显然  $R_{\rm ed}$ 是影响功能型出现与否(TVE=20.65%)、物种丰富度(TVE=27.92%)和木本植物多度(TVE=21.40%)分布变化的主要因素,这是与霸王岭环境异质性较强以及其独特的干扰历史紧密相关的。和空间相关的相互作用( $R_{\rm es}$ ,  $R_{\rm ds}$ )对功能型分布格局的贡献均较小,在影响功能型物种丰富度的格局变化中,甚至  $R_{\rm ds}$ 的影响为零,这就说明单一环境因子集或人为干扰因子集的影响由于受空间位置的分割,而大大的削弱了。相反 $R_{\rm eds}$ 由于环境和人为干扰交互作用,对功能型物种丰富度(TVE=10.42%)和木本植物多度(TVE=10.70%)分布影响反而受空间位置分割抵消较小。这就进一步说明环境和人为干扰是影响该地区功能型分布格局的主要因素。各个功能型分布绝大多数

还是受环境、人为干扰和空间相互作用的影响。如在霸王岭东部、土壤类型为砖红壤、砂砾含量比较多且多发生皆伐干扰的地区经常导致 L1 功能型出现以及物种丰富度和木本植物多度高发生(图 1a、1b、1c)。 L3、M3 和 L2 的出现是与径级择伐、恢复时间长、土层厚度中等的生境紧密相关的,且多发生在霸王岭偏西北部地区(图 1a)。

# 4 结 论

- 1) 各功能型内物种丰富度和木本植物多度分布变化,环境、人为干扰和空间因素可解释能力较高,而功能型出现与否分布变化,环境、人为干扰和空间因素可解释能力相对较低;此外,纯环境( $R_{pe}$ )、纯人为干扰( $R_{pd}$ )和混合的环境-人为干扰( $R_{ed}$ )是影响功能型分布变化的主要因素,纯空间和与空间位置相耦合的因素相对较低。
- 2) 刀耕火种、皆伐干扰因子,环境因素中的地形因子及其与土壤相关的土层厚度、土壤类型和 X、Y 坐标空间因子是影响功能型出现与否和物种丰富度分布的主要因素。而对于功能型木本植物多度分布格局,地形因子、砂砾含量,刀耕火种、皆伐干扰因子和经线方向上的变化是引起其变化的主要因素。
- 3) 硬木功能型 H1 和 H3 更多的在生境条件较好、远离干扰的立地发生,同时也常常导致物种丰富度和多度较高;相反,软木功能型 L1 高发生则常是与光照充足、生境条件恶劣、海拔较低的立地紧密相关;M2 的发生则对生境条件要求最低,但在土层深厚、土壤肥沃的地方其物种丰富度和木本植物多度较高;L3 常常发生在海拔不高、土层厚度偏薄且遭受径级择伐的森林景观,但其在干扰后恢复中前期,物种丰富度和木本植物密度较高;其它功能型发生对生境条件要求不高,但共性都是在土层深厚的地方物种丰富度和木本植物多度最高。

以上结果揭示了利用功能型途径能极大的加深 我们对环境、人为干扰和空间因素影响物种分布格 局的理解。在霸王岭地区环境异质性和人为干扰对 物种分布产生了巨大的影响,而空间隔离影响较小, 显示了较强的地域性特征。此外,利用木材密度和 潜在最大高度划分的功能型,体现了对生境条件的 适应响应差异。以上结论,对我们制定资源监测和 评估体系是大有益处的,同时也有助于我们有针对 性的对热带雨林进行保护和恢复。

# 参考文献

- Blondel J (2003). Guilds or functional types: does it matter? Oikos, 100, 223 231.
- Borcard DP, Legendre P, Drapeau P (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73, 1045 1055.
- Breshears DD, Barns FJ (1999). Interrelationships between plant functional types and soil moisture heterogeneity for semiarid land-scapes within the grassland/forest continuum: a unified conceptual model. *Landscape Ecology*, 14, 465 478.
- Chen YF (陈永富), Yang XS (杨秀森) (2001). Sustainable Management for Natural Tropical Forests in Hainan Island of China (中国海南岛热带森林可持续经营). China Science and Technology Press, Beijing, 251 252. (in Chinese)
- Chapin FS III, Autumn K, Pugnaire F (1993). Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist*, 142, S78 – S92.
- Chun WY(陈焕镛)(1964). Flora Hainanica, Volume I (海南植物志,第一卷). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Chun WY(陈焕镛)(1965). Flora Hainanica, Volume II (海南植物志,第二卷). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Clark DB, Palmer MW, Clark DA (1999). Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*, 80, 2662 2675.
- Connell JH (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199, 1302 1310.
- Gitay H, Noble IR (1997). What are functional types and how should we seek them? In: Smith TM, Shugart HH, Woodward FI eds. Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change. Cambridge University Press, Cambridge, 3-19.
- Gondard H, Sandrine J, James A, Sandra L (2003). Plant functional types: a promising tool for management and restoration of degraded lands. Applied Vegetation Science, 6, 223 – 234.
- Guangdong Institute of Botany(广东省植物研究所)(1974). Flora Hainanica, Volume Ⅲ (海南植物志,第三卷). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Guangdong Institute of Botany(广东省植物研究所)(1977). Flora Hainanica, Volume IV (海南植物志,第四卷). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Herbert DA, Rastetter EB, Shaver GR, Agren GI (1999). Effects of plant growth characteristics on biogeochemistry and community composition in a changing climate. *Ecosystems*, 2, 367 382.
- Hooper DU, Solano M, Symstad A, Díaz S, Gessner MQ, Buchmann N, Degrange V, Grime P, Hulot F, Mermillod-Blondin F, Roy J, Spehn E, van Peer L (2002). Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning. In: Loreau M, Naeem S, Inchausti P eds. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives. Oxford University Press, New York, 195 208.

31 卷

- Hu YJ (胡玉佳), Li YX (李玉杏) (1992). Tropical Rain Forest of Hainan Island (海南岛热带雨林). Guangdong Higher Education Press, Guangzhou, 159 - 161. (in Chinese)
- Jiang YX (蒋有绪), Wang BS (王伯荪), Zang RG (臧润国), Jin JH (金建华), Liao WB (廖文波) (2002). Biodiversity and Mechanism of Maintenance of the Tropical Forest in Hainan Island (海南岛热带林生物多样性及其形成机制). Science Press, Beijing, 219 – 324. (in Chinese)
- Joint Working Group on Hainan Timber Research(海南木材研究 联合工作组)(1966). Hainan Timber: Identification, Feature and Utilization (海南木材:鉴别、材性及利用). Forestry Bureau of Guangdong Province, Guangzhou, 15 - 356. (in Chinese)
- Keddy PA (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. Journal of Vegetation Science, 3, 157 - 164.
- Köhler P. Ditzer T. Huth A (2000). Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and application to Sabah's lowland rain forest. Journal of Tropical Ecology, 16, 591 - 602.
- Lavorel S, Cramer W (1999). Functional response of vegetation to land use and disturbance. Journal of Vegetation Science, 10, 604 - 732.
- Lavorel S, Garnier E (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. Functional Ecology, 16, 545 - 556.
- Legendre P, Legendre L (1998). Numerical Ecology: Developments in Environmental Modelling. Elsevier, Smsterdam, the Netherlands.
- Lu Y (陆阳), Li MG (李鸣光), Huang YW (黄雅文), Chen ZH (陈章和), Hu YJ (胡玉佳) (1986). Vegetation of Bawangling gibbon natural reserve, in Hainan Island. Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica (植物生态学与地植物学学 报), 10, 106 - 114. (in Chinese with English abstract)
- Marrs RH, Le Duc MG (2000). Factors controlling vegetation change in long-term experiments designed to restore heathland in Breckland, UK. Applied Vegetation Science, 3, 135 - 146.
- Mcintyre S, Lavorel S, Landsberg J, Forbes TDA (1999). Disturbance response in vegetation towards a global perspective on functional traits. Journal of Vegetation Science, 10, 621-630.
- Michael CW, Thomas AS (2001). Influences of environment and disturbance on forest patterns in coastal Oregon watersheds. Ecology, 82, 1443 - 1459.
- Noss RF (1990). Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. Conservation Biology, 4, 355 - 364.
- Paruelo JM, Jobbágy EG, Sala OE (2001). Current distribution of ecosystem functional types in temperate South America. Ecosys-

- tems, 4, 683 698.
- Prentice IC, Webb TI (1998). BIOME 6000: reconstructing global mid-Holocene vegetation patterns from palaeoecological records. Journal of Biogeography, 25, 997 - 1005.
- Økland RH (2003). Partitioning the variation in a plot-by-species data matrix that is related to n sets of explanatory variables. Journal of Vegetation Science, 14, 693 – 700.
- Real R, Barbosa AM, Porras D, Kin MS, Márquez AL, Guerrero JC, Palomo IJ, Justo ER, Vargas JM (2003) Relative importance of environment, human activity and spatial situation in determining the distribution of terrestrial mammal diversity in Argentina. Journal of Biogeography, 30, 939 - 947.
- Reyes G, Brown S, Chapman J, Lugo AE (1992). Wood Densities of Tropical Tree Species. General Technical Report SO-88, LA. USDA Forest Service, Washington DC, New Orleans, 1-14.
- Shen ZH (沈泽昊), Zhang XS (张新时)(2000). The spatial pattern and topographic interpretation of the forest vegetation at Dalaoling region in the Three Gorges. Acta Botanica Sinica (植 物学报), 42, 1089 - 1095. (in Chinese with English abstract)
- Suzuki E (1999). Diversity in specific gravity and water content of wood among Bornean tropical rainforest trees. Ecological Research, 14, 211 - 224.
- Svenning JC, Kinner DA, Stallard RF, Engelbrecht BMJ, Wright SJ (2004). Ecological determinism in plant community structure across a tropical forest landscape. Ecology, 85, 2526 - 2538.
- Swaine MD, Whitmore TC (1988). On the definition of ecological species groups in tropical forests. Vegetatio, 75, 81 - 86.
- ter Steege H, Hammond DS (2001). Character convergence, diversity, and disturbance in tropical rain forest in Guyana. Ecology, 82, 3197 - 3212.
- Verburg R, van Eijk-Bos C (2003). Effects of selective logging on tree diversity, composition and plant functional type patterns in a Bornean rain forest. Journal of Vegetation Science, 14, 99 -110.
- Webb CO, Peart DR (2000). Habitat associations of trees and seedings in a Bornean rain forests. Journal of Ecology, 88, 464 - 478.
- Zang RG (臧润国), An SQ (安树青), Tao JP (陶建平), Jiang YX (蒋有绪), Wang BX (王伯荪) (2004). Biodiversity and Mechanism of Maintenance of the Tropical Forest in Hainan Island (海南岛热带林生物多样性维持机制). Science Press, Beijing, 1 – 169. (in Chinese)
- Zang RG (臧润国), Cheng KW (成克武), Li JQ (李俊清), Zhang WY(张炜银), Chen XF (陈雪峰), Tao JP (陶建平) (2005). Conservation and Restoration of Biodiversity in Natural Forest (天然林生物多样性保育与恢复). China Science and Technology Press, Beijing, 4-6. (in Chinese)