热带森林植物多样性及其维持机制

项华均 安树青* 王中生 郑建伟 冷欣 卓元午

(南京大学生命科学学院, 南京 210093)

摘要: 热带森林具有地球上最丰富的植物多样性。关于热带森林植物多样性的维持机制, 虽有众多假说, 但均未形成完善的理论体系。不同的学者从不同的角度出发得出了许多结论, 但也引起了不少争议。本文主要简述了 4 种经常被用来解释热带森林高植物多样性的机制: 生态位分化、取食压力、生活史负相关和随机竞争, 每一种机制都有大量的证据支持。热带森林植物沿微环境梯度的非随机空间分布表明其生态位分化很明显, 并对其多样性起重要作用。动物的取食降低母树周围同种幼苗的生长率和存活率, 为其他物种存活提供了机会, 这就是取食压力假说。这是一个极有前景但仍需大量实验验证的假说。生活史负相关使得热带森林的许多植物能够共存。冠层植物的抑制使得随机性在林下植物的建立过程中起决定作用。

关键词: 植物多样性 热带森林 生态位分化 取食压力 生活史负相关 随机竞争

中图分类号: S718.5 文献标识码: A 文章编号: 1005-0094(2004)02-0290-11

Plant diversity and the mechanism for its maintenance in tropical forests

XIANG Hua-Jun, AN Shu-Qing, WANG Zhong-Sheng, ZHENG Jian-Wei, LENG Xin, ZHUO Yuan-Wu
College of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210093

Abstract: It is well known that plant species diversity is highest in tropical forests. With regard to the mechanisms for the maintenance of tropical plant diversity, different hypotheses have been put forward, but until now, no convincing theory has appeared. Different researchers have obtained different conclusions, from which has arisen heated debate. This review discusses four mechanisms that are frequently invoked to explain the coexistence of the great number of plant species in tropical forests, these being Niche differentiation, Predatory pressure, Life history tradeoffs, and Lottery competition. Niche differentiation is evident from the non-random spatial distributions along micro-environmental gradients and plays an important role in sustaining high biodiversity. Pests reduce the survival and growth rate of seedlings near conspecific adults, thereby freeing space for other plant species. Pest pressure remains a promising but not widely proven mechanism for plant coexistence in tropical forests. Life history tradeoffs do occur among tropical forest plants, and thus allow a large number of species to coexist. Suppressed by the canopy, understory plants rarely come into competition with one another, and chance becomes an important determinant of the recruitment of understory plants.

Key words: plant diversity, tropical forest, niche differentiation, grazing pressure, life history tradeoffs, lottery competition

1 引言

热带森林具有极丰富的植物多样性, 65% 的有花植物、75% 的藓类植物和 92% 的蕨类植物生长在热带(Prance, 1977)。已调查的热带森林最高植物物种饱和度为 365 种/1000 m²(Gentry & Dodson,

1987); 1 hm² 的亚马逊森林平均有超过 280 个胸径大于 10 cm 的树种(Valencia *et al.*, 1994; Oliveira & Mori, 1999); 我国海南五指山热带山地雨林 1 hm² 有 177 个乔木树种, 吊罗山 0.5 hm² 的样地有 118 个树种(安树青等, 1999; 王峥峰等, 1999); Borneo 龙脑香林 1 个 0.52 km² 的样地和马来半岛热带森

基金项目: 国家自然科学基金项目(30070134)
收稿日期: 2003-06-25; 接受日期: 2003-12-29
作者简介: 项华均, 男, 1978 年出生, 主要从事植物生态学研究。E-mail: laoding616@sina.com
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: anshq@nju.edu.cn

林 1 个 0.50 km² 的样地分别有 1175 和 817 个胸径大于 1 cm 的树种(LaFrankie ,1995 ;Condit *et al.* , 1996)。局部低地雨林的植物多样性可能超过非热带地区整个大陆森林的植物多样性 ,如整个亚洲、欧洲和北美 4.2 × 10⁶ km² 的温带森林只有 1166 个树种(Latham & Ricklefs ,1993) ,而我国海南尖峰岭地区约 470 km² 的热带森林内有 2087 种种子植物(蒋有绪 ,1991)。在热带雨林地区树木种类只占植物种类的 25%(Gentry & Dodson ,1987) ,可见热带雨林的植物多样性超过了其他任何类型的植被(Gentry ,1988)。

Terborgh(1973)认为热带森林的高植物多样性是由于分布在热带气候区的森林面积较大。Terborgh 发现在相同纬度跨度内的森林面积 ,以热带地区最大 ,并沿极地方向逐渐减小。Rosenzweig (1992)研究发现热带森林的面积是亚热带、温带或极地森林的 4 倍多。在热带森林中被子植物占绝对优势(Prance ,1977) ,Wright(2002)认为热带森林的高植物多样性可能与植物的进化历史尤其是被子植物的进化历史有关。

热带森林中成千上万的物种为什么能够共存呢 ? 到目前为止 ,有 100 多种机制来解释物种共存现象(Wright 2002)。国内外对生物多样性形成与维持机制的研究多集中在物种多样性与生物及非生物因子之间的关系方面 ,据此可将这些机制进行粗

略的分类(表 1)。本文着重论述了四种可以促进大量植物物种共存的机制。之所以选择这四种机制 ,是因为 (1)在热带森林中这四种机制被研究得最多 (2)每一种机制都有大量实验数据支持。

2 生态位分化假说

生态位分化假说(niche differentiation hypothesis)认为 ,当资源存在空间差异并且每一物种都在其有竞争优势的位置定居时 ,大量物种可以共存 (Whittaker ,1965 ;Connell ,1978 ;Wilson ,1990)。在平衡群落内 ,如果物种对有限资源的利用途径有足够的差异 ,物种就可以稳定地共存(Ashton ,1969 ;MacArthur ,1969)。Tilman(1982 ,1988)发现只要资源供应点在群落内有足够的空间变异 ,多个物种就可以在同一区域内实现稳定共存 ,或者说 ,不同植物种在不同资源供应比例下拥有各自的竞争优势。

倒木形成林内的空间异质性。在倒木区的中央光照强度最大 ,靠近冠层及冠层以下光照强度最低。倒木也造成土壤的异质性 :深层土壤被倒木的树根带到地表 ,而倒木的树冠部分由于枝叶的分解 ,营养成分会大量积累。热带森林植物可能会沿着倒木形成的光和土壤梯度产生相互隔离的聚集(臧润国等 ,2001 ;Ricklefs ,1977 ;Connell ,1978 ;Denslow ,1980 ,1987 ;Orians ,1982 ;Platt & Strong ,1989)。

倒木形成的空间异质性为倒木林窗假说提供了

表 1 物种多样性维持机制分类表
Table 1 The classification of the mechanism for the maintenance of species diversity

分类因子 Classification factor		代表机制(假说) Typical mechanism (hypothesis)
生物因子 Biotic factor	生产力 Productivity	生产力假说 Productivity hypothesis(Sanders ,1968 ;Brown ,1988) ;中等生产力假说 Intermediate productivity hypothesis(Grime ,1973 ;Tilman ,1982)等
	生物量 Biomass	生物量假说 Biomass hypothesis 等(Guo & Berry ,1998)
	种间关系 Species interactions	生活史差异 Life history differences hypothesis(Wilson ,1990) ;复杂相互作用 Complex interactions (Wilson ,1992) ;取食压力 Pest pressure(Wilson ,1990) ;Janzen-Connell 假说 Janzen-Connell hypothesis(Janzen ,1970 ;Connell ,1971) ;主要捕食者假说 Keystone predators hypothesis (Samson <i>et al.</i> , 1992)等
非生物因子 Abiotic factor	干扰 Disturbance	林窗动态 Gap dynamics(Grubb ,1977 ;Denslow ,1987) ;中度干扰 Intermediate disturbance (Connell ,1978)等
	环境因子 Environmental factor	气候稳定(变化)假说 Climatic stability (variation) hypothesis(Sanders ,1968) ;资源比例假说 Resource ratio hypothesis(Ashton ,1993 ;Tilman & Pacala ,1993) ;生态位分化 Niche differentiation(Whittaker ,1965 ;Connell ,1978 ;Wilson ,1990)等

一定的证据(Ricklefs ,1977 ;Denslow ,1980 ;Orians , 1982)。一些物种的更新确实受倒木林窗大小及其内部光强度的制约(Brokaw ,1987)。然而 ,大范围的样地调查结果显示 ,许多树种幼苗的空间分布与倒木林窗没有关系(Hubbell & Foster ,1986 ;Lieberman *et al.* ,1995 ;Hubbell *et al.* ,1999)。在巴拿马对 250 000 个树木个体的长期调查中发现 ,只有 5% 的树种的幼苗依赖倒木环境更新(Welden *et al.* , 1991)。大部分的树种在倒木林窗内和郁闭层下同样存活与生长。Brown & Jennings(1998)认为倒木林窗假说没有考虑林内耐阴物种的幼苗。耐阴树苗在林窗形成后 ,有 80% 存活下来(Uhl *et al.* ,1988 ;Fraver *et al.* ,1998)。这些耐阴物种幼苗在数量上的优势可以抵消林窗内萌发的先锋树种的高生长率(Brown & Whitmore ,1992 ;Grubb ,1996)。植物多样性和种类组成与林窗的大小和形成无关(Lieberman *et al.* ,1995 ;Hubbell *et al.* ,1999)。倒木形成的空间异质性并没有为大部分热带森林物种提供足够的更新生态位 ,因而对热带森林植物物种多样性的贡献有限。

对倒木林窗假说的扩展把倒木的频率和森林生产力联系在一起。Grubb (1986)和 Phillips *et al.* (1994)认为在生产力高的森林中 ,森林周转率和倒木林窗的形成速率也高。热带森林的生产力随降雨量增加而增高(Brown & Lugo ,1982 ;Gentry ,1988 ;Clinebell *et al.* ,1995) ,热带森林树木的死亡率随降雨量增加而增大(Grubb , 1986 ;Phillips *et al.* , 1994)。树木死亡率高 ,林窗的形成速率高 ,森林内光环境的空间异质性也就高。因为植物对光照条件的要求存在差异 ,这种空间异质性就增加了热带森林的生物多样性(Grubb ,1986 ;Phillips *et al.* , 1994)。然而 ,热带森林植物对光照条件的要求差异并不十分显著。但 Phillips *et al.* (1994)的假说把热带森林的生物多样性与降雨量联系在一起 ,很值得深入研究。

与地形和地质相关的土壤资源变化也可能产生空间异质性 ,从而促进物种的共存。许多热带森林植物严格地沿着土壤湿度和肥力梯度分布(Hebbell & Foster ,1983 ;Lieberman *et al.* ,1985 ;Baillie *et al.* , 1987 ;Tuomisto & Ruokolainen ,1994 ;Swaine ,1996 ;Sollins ,1998)。然而 ,一些研究也表明 ,更多物种的分布与土壤梯度无关。

Tilman(1982)给出了三种状况下植物物种密度和土壤肥力的关系 (1)土壤肥力差 ,很少物种存活 (2)土壤肥力中等且存在空间差异 (3)土壤肥力好 ,可以有效地削弱空间异质性。从贫瘠土壤到中等肥沃的土壤 ,物种多样性增加 ,在肥力好的土壤上 ,由于空间异质性的下降和竞争作用的增强 ,物种多样性下降。Huston(1980 ,1993 ,1994)的研究表明 ,热带森林植物物种密度和土壤肥力呈负相关 ,热带森林降雨量增加 ,植物物种密度会变大 ,就会导致土壤肥力的下降(Clinebell *et al.* ,1995。Clinebell *et al.* (1995)却认为热带森林物种多样性和土壤肥力毫无关系。上述研究考虑的土壤深度通常不超过 40 cm ,而其研究对象通常是根系较深的木本或藤本植物 ,这些实验可能忽略了土壤深层营养物质的作用。根系较浅的灌木和草本植物的密度与土壤肥力的关系较大 ,秘鲁热带森林中蕨类和野牡丹科植物 (绝大部分是灌木)的密度随土壤肥力增加而增大 (Tuomisto & Poulsen ,1996 ;Tuomisto & Ruokolainen , 1994)。

总体上讲 ,热带森林资源的空间异质性和植物物种的生态隔离现象非常的明显。毫无疑问 ,生态位分化促进了热带森林的植物多样性。然而热带森林中也存在着相当多的生态位相似物种(Hubbell & Foster ,1986 ;Gentry , 1988 ;Wright , 1992) ,而且并没有证据表明热带森林物种生态位分化与其他森林系统存在显著区别 ,因此生态位分化机制并不能完全解释热带森林的高生物多样性 ,其他的一些机制一定也在其中发挥着作用。

3 取食压力假说

微生物、真菌和动物取食植物的器官或组织 (种子、叶、根、花等)。取食压力假说 (Grazing or pest pressure hypothesis)认为 ,如果丰富度高或竞争力强的物种被取食和破坏的机率高 ,则这些损害性的取食有利于促进多物种的共存(Gillett ,1962 ; Wilson ,1990)。热带森林中取食压力非常大。在湿地雨林中 ,植食性昆虫平均消耗林下植物叶子的 11%(Coley & Barone ,1996) ;取食种子和幼苗的哺乳动物则大大降低了热带森林中幼苗的更新、存活和生长速率(Dirzo & Miranda ,1991 ;Osunkjoya *et al.* ,1992 ;Terborgh&Wright ,1994 ;Asquith *et al.* , 1997) ,病菌能成片地杀死幼苗 ,同样也可以杀死相

当数量的成年树(Augspurger, 1984 ;Gilbert *et al.* , 1994)。那些损害寄主植物却不致命的病菌并没有引起生态工作者的广泛注意,但它们有可能对生物多样性的维持非常重要。尽管热带森林植物在防御动物取食方面投入了更多的能量,但热带森林中的植食性动物消耗的叶子远比温带森林中植食性动物消耗得多(Coley & Aide, 1991 ;Coley & Barone, 1996)。许多生态学家认为热带森林严重的取食压力是造成其多样性比其他林型高的主要原因(Connell, 1984 ;Okuda *et al.* ,1997 ;Webb & Peart, 1999 ; Harms *et al.* , 2000)。

Janzen (1970)和 Connell(1971)认为动物取食降低了母树下同种的种子的聚集密度和幼苗更新的成功率,这就为其他物种的更新提供了空间。许多研究发现母树附近同种的种子、幼苗与幼树的死亡率很高(Clark & Clark, 1984 ;Hubbell *et al.* ,1999 ; Nathan, 2000 ;Packer & Clay, 2000 ;Gilbert, 2001)。在群落中,动物取食是否能降低大多数物种母树周围同种幼苗的更新率?这种降低能否影响群落的生物多样性?在热带森林已经进行的 4 个群落水平上的研究中,3 个研究表明动物取食可以降低群落中母树周围同种幼苗的更新率(Connell, 1984 ;Hubbell *et al.* ,1999 ;Harms *et al.* ,2000)。而 Condit *et al.* (1992)在巴拿马 Barro Colorado 岛的研究表明,动物取食只能降低少数物种母树周围同种幼苗的更新。Wright(2002)认为 Condit *et al.* (1992)的结论值得考虑。因为母树下种子密度很高,而且有适合更新的微环境,取食对更新的降低可能不会抵消这些优势造成的更新的增长(Hamill & Wright, 1986 ;Harms *et al.* , 2000)。Harms *et al.* (2000)在实验中比较了母树周围同种幼苗更新的降低对群落生物多样性的影响,他们认为即使母树周围同种幼苗的更新部分降低也会大大提高生物多样性。Wright(2002)认为现在的研究严重低估了动物取食在降低母树周围同种幼苗生长率和存活率中的作用,取食压力可能在热带森林植物多样性的维持中起着重要作用。

关键捕食者通过对被捕食者的损害来控制群落的结构(Paine, 1966)。Terborgh (1992)提出假说认为猫科动物和肉食性鸟类是热带森林的关键捕食者。这个假说包括两部分内容(1)猫科动物和肉食鸟类可以限制中等大小的陆地哺乳动物的数量;(2)如果这些哺乳动物的数量不被捕食限制,它们

会改变森林的更新过程。这个假说有着深刻的含义,猫科动物和肉食鸟类可能间接地控制着热带森林的植物多样性。

然而一些研究表明 Terborgh 假说的第二部分是错误的。Terborgh & Wright (1994)在秘鲁 Cocha Cashu(生物区系完整)和巴拿马 Barro Colorado 岛(大型食肉动物消失)的实验中,用栅栏来阻挡哺乳动物对种子和幼苗的取食,结果发现两地幼苗的存活率都显著提高。显然取食种子和幼苗的哺乳动物改变了植物的更新过程,但是猫科动物和肉食鸟类的存在与否对其没有影响。

Wright(1999)认为如果降雨量增加,取食压力会加大,对植物多样性可能有提高作用。许多微生物、真菌和昆虫对干旱十分敏感,假设季节性的温度和降雨量变化会降低害虫的种群密度,那么湿润森林会有比干旱森林更大、更稳定的取食压力。湿润森林中相对丰富或竞争力强的物种被动物破坏的程度更高,植物多样性会提高。然而在热带地区,干旱森林中植食性动物的取食活动要比湿润森林多(Coley & Brone, 1996)。这种假说似乎并不能解释热带湿润森林植物多样性比干旱森林高的原因。

总之,热带森林中的取食压力比其他任何林型都高,动物取食在维持热带森林生物多样性中的作用往往被低估,可能是因为已进行的一些实验只观察了小范围、短时间内动物取食对生物多样性的影响。长期的动物取食在降低母树周围幼苗更新率之中的作用可能比现在的生态学者所了解的要大得多。Harms *et al.* (2000)证明即使母树周围同种幼苗的更新部分降低也会对生物多样性的提高产生巨大的作用,取食压力机制可能在热带森林的生物多样性维持中起着重要的作用。

4 生活史负相关假说

固着生物在群落内有着严格的空間结构。每一个个体占据着一个位置,它与周围物种直接的相互作用被限制。物种的定居能力、竞争能力以及定居后的生长能力决定了其更新的成功与否。生活史负相关或生活史平衡假说(life history tradeoff hypothesis)认为这些能力间的负相关可能促进多物种的共存(Wilson, 1990 ;Pacala & Tilman, 1994 ;Kohyama, 1994)。例如定居能力强的物种的竞争力比较弱。

热带森林植物有生活史负相关现象。植物产生

的种子数量和种子大小成反比。一般地,产生大量种子的物种,其种子扩散范围广,种子进入适合生境的可能性就大;产生少数大种子的物种,其种子进入适合生境的机率要小,但大种子往往可以耐受较差的环境(Hammond & Brown, 1995)。就叶子而言,光合作用能力与叶子寿命也呈负相关(Reich *et al.*, 1992);具有长寿命叶子的物种比较能适应弱光环境,而叶子寿命短的物种,在强光条件下,其竞争力比长寿命叶子的物种强。就个体来讲,最大潜在生长率与在阴暗条件下的存活率成反比(Kitajima, 1994)。通常植物在防御害虫方面投入了能量就必然限制其生长率,但这可以提高其在阴暗环境下的存活率。这些负相关机制可以促进物种的共存。

Tilman(1994)认为,如果物种的寿命、散布种子的能力以及竞争能力之间存在着严格的负相关关系,无限的物种可以共存。然而在热带森林中,这种空间竞争假说的一个关键前提并不成立:Tilman 假设物种的寿命和竞争能力之间存在严格的负相关,即竞争力强的物种寿命短,反之亦然。而实际上热带森林中竞争力强的物种,幼苗期比较耐阴,长大后又遮挡阳光限制其他物种的更新。这些物种在抵御害虫方面投入的能量很多,有着长寿命的叶子,生长率和死亡率都低(Kitajima, 1994)。Tilman 也承认可能存在寿命长同时竞争力强的物种,空间竞争假说的正确性就被否定了。

Hurtt & Pacala(1995)认为如果种子传播会限制物种的更新,那么大量的物种可以共存。成树死亡后留下的空间被到达该地的竞争力最强的物种占据。如果竞争力最强的物种没有到达,其他竞争力弱的物种就会乘虚而入。Hurtt & Pacala 认为多样性高低与传播限制间是正反馈关系:多样性越高的群落传播限制的作用越重要,因为物种的密度变得更低,产生的繁殖体更少,空间分布范围更小,有利于多样性的维持。Hubbell *et al.*(1999)在巴拿马 Barro Colorado 岛 13 年的研究发现,每年 314 个树种中只有 3 个树种的种子在全部 200 个种子收集器中出现,88% 的树种的种子没有在任何一个收集器中出现。Hubbell *et al.*(1999)认为传播限制在热带森林中广泛存在。Wang & Smith(2002)在与 Hubbell *et al.* 的研究结果后,认为传播限制在热带森林生物多样性维持中的进行比较作用要比林窗干扰大。然而并没有足够的证据表明传播限制在热带森林中广

泛存在,Wright(2002)认为当种子的传播效率增加、树木的结实量增加或结实的树木增加时,传播限制会减弱。如果一个竞争力强的物种的密度变大,其种子可能到处散布,只有密度小、竞争力弱的物种的种子传播被限制。在巴拿马 Barro Colorado 岛, *Trichilia Tuberculata* 占冠层树种的 13%(Muller-Landau *et al.*, 2002),该树种的种子空间散布范围很广,在 1 个 50 hm² 的样地中,200 个随机放置的种子收集器中超过 90% 的有该种的种子(Wright *et al.*, 1999)。该种的竞争力很强,其幼苗在郁闭层和林窗内都可以很好地存活与生长。即使在物种多样性极高的热带森林中,该物种也逃脱了传播限制(Muller-Landau *et al.*, 2002)。Wright(2002)认为传播限制可能对稀有种的作用更大,对像 *Trichilia Tuberculata* 这样物种丰富度高、种子传播能力强、幼苗耐阴的物种,可能有其他的机制限制其物种丰富度的增加。

经验模拟模型可能可以解释植物多样性和生活史之间的负相关关系。Pacala *et al.*(1996)成功运用此方法来研究了北美森林的 9 个树种。模型的输入信息包括种子传播距离、光依赖生长率、依赖生长的死亡率和光截取量,这些数据完全来自经验与观察。模型追踪每个树种个体的更新、生长、死亡等情况。结果显示最大潜在生长率和种子传播、光截取量、郁闭环境下的存活率之间的负相关关系非常明显。在物种极其丰富的热带森林中,这种方法可以用来确定生活史中哪些负相关可以促进物种共存。

5 随机竞争假说

生态等值种是指生态系统内占据相同生态位,具有相同生态需求的物种(Federov, 1966; Gentry & Emmons, 1987)。许多生态学家提出假说认为大部分热带森林植物是生态等值种(Federov, 1966; Hubbell, 1979; Hubbell & Foster, 1986; Gentry, 1988; Wright, 1992)。如果种群足够大,出生和死亡过程随机,生态等值种可以长时间共存(Hubbell, 1979; Hubbell & Foster, 1986)。生态等值种可能源自共同的祖先(Federov, 1966; Van Steenis, 1969)或是适应多种竞争而产生一种普遍性适应的趋同进化(Hubbell & Foster, 1986)或林下植物的随机动态(Gentry & Emmons, 1987; Wright, 1992)。

随机竞争或抽彩竞争假说(lottery competition

hypothesis) 认为虽然物种之间的竞争力差异不明显, 但发生竞争的机会很小, 不会出现竞争排斥, 物种可以共存(Warner & Chesson, 1985)。竞争排斥需要物种相互竞争, 并且竞争力强的物种永远是胜利者。森林生态系统的层结构非常不对称, 大树与藤本植物形成冠层, 并且强烈影响着林下的环境。在热带森林中, 树木与藤本植物截取了大约 99.5% 的到达冠层的光合有效辐射(Chazdon & Pearcy, 1991), 并且它们的根控制着地下环境。树木和藤本植物抑制着林下植物, 因此, 林下植物之间直接的相互作用变得很微弱。林下环境不能满足上述引起竞争排斥的前提条件。

第一, 地表植物之间的竞争是微弱的。动物的取食作用限制了林下植被的密度, 使植物之间的直接竞争减弱。在人为移走植食性哺乳动物后, 林下植被的密度大大增加(Dirzo & Miranda, 1991; Osunkoya *et al.*, 1992; Terborgh & Wright, 1994)。在巴拿马人为排除昆虫和脊椎动物后, 林下灌木的生长率成倍增长(Sagers & Coley, 1995)。对林下植被密度的人为操作实验为林下植物之间竞争的有限性提供了直接的证据。在哥斯达黎加一处热带雨林中, 把林下胸径小于 5 cm 的植物全部清除后, 幼苗的更新与存活率并没有改变(Marquis *et al.*, 1986)。冠层植物的抑制限制了林下植物之间的直接竞争作用。

第二, 是随机性而不是竞争能力决定哪个物种的个体可以在林下成功建立。这种随机性是由强烈的光限制引起的。林下的光线有两种成分——散射光和直射光。散射光遍布整个林下层, 而直射光以光斑的形式出现。在郁闭森林中, 光斑提供的能量完成的光合作用占林下植被日光合作用的 32% - 65%(Chazdon & Pearcy, 1991)。光斑的出现依赖于入射光途径与冠层开口的重合, 云可以散射太阳直射光, 风会吹动植被, 改变冠层的开口。热带森林光斑的数量虽多, 但都很小(成千上万个, 每个面积几个平方厘米左右)。光斑的强度与位置会随着太阳位置、风向、云的位置和冠层开口的变化而变化(Chazdon & Pearcy, 1991)。光斑使得随机性成为林下植被建立的主要决定因素。

倒木林窗形成的随机性增强了林下植被建立的随机性。冠层树木死亡后形成林窗, 林下植物暂时摆脱了冠层的抑制(Denslow, 1987)。对林下植被来

讲, 林窗的形成是随机的。在林窗郁闭之前, 林下植物之间并不发生竞争排斥作用, 因此林下植物的更新呈随机性(Uhl *et al.*, 1988; Fraver *et al.*, 1998)。光斑和林窗发生的随机性增强了随机性在林下植被的建立过程中的作用。

动物的取食降低了地表植被的密度, 使得地表植物之间的竞争减弱, 而随机性的光斑和倒木林窗决定了哪个物种的个体可以成功更新。对终生生长在林下的草本植物和灌木或冠层下的幼苗和小树, 竞争能力的差异从来没有体现出来(Wright, 1999)。林下植物间竞争的缺失以及随机性在植被更新过程中的决定作用可能是所有类型森林物种共存的主要原因。

即使在没有干扰的情况下, 随机的种群动态可能促进生态等值种的共存。Hubbell(1979, 1997) 建立的群落漂移模型(Community drift model) 证明, 当出生和死亡过程是随机的, 生态位相同的物种可以长期共存。近期对群落漂移模型的批判主要集中在其假设群落内所有的物种在生态学上完全相似。在群落漂移模型中, 每一个个体有相同的死亡率, 每一个存活个体具有相同的成功繁殖可能。然而在现实的森林内, 随机性和物种特异性同时影响着物种的更新和死亡。Zhang & Lin(1997) 和 Yu *et al.* (1998) 的研究表明, 如果考虑物种特异性对物种更新和死亡的影响, 群落漂移模型并不能解释物种的长期共存。Wright(2002) 在理论上证明在热带森林中如果由随机性引起的种群统计事件的比例小于 80%, 随机的出生和死亡对促进物种共存作用很小。

很显然, 随机竞争在热带森林林下层多样性的维持中起着重要作用。但整个群落动态并不全是随机过程, 因此随机竞争机制并不能完全解释热带森林有着极丰富植物多样性的原因。

由于每个假说不能独立揭示热带森林高植物多样性的维持机制, 那么一定存在着综合的机制。我们初步认为: 在中度干扰下, 热带森林形成小面积、随机分布的林窗; 森林中不同时段林窗及其恢复的植被提供了丰富的环境生态位; 而取食压力限制了优势种的作用和侵占能力, 进一步加强了生态位的异质性和弱竞争力物种的存活; 小林窗导致物种的低密度、随机分布的林窗增加物种分布的随机性, 物种呈现随机竞争; 而生活史负相关进一步弱化可能发生的竞争。以上原因使得热带森林具有许多共

存的物种和极高的植物多样性。

6 展望与建议

自从 1992 年联合国环境与发展大会上《生物多样性公约》签署后,生物多样性的保护及持续利用问题引起了世界各国政府及各界人士的重视,已成为国际社会关注的中心议题。Loreau *et al.* (2001) 在总结了有关生物多样性与生态系统功能的大量研究后认为,一定的物种多样性对维持生态系统的稳定性起着重要的作用,因而保护生物多样性有着重要的意义。生物多样性形成与变化机制则成为生物多样性保护的核心问题之一(Abrams, 1995)。Rosenzweig (1995) 认为热带森林高度集中的生物多样性已经对现代生态学提出了挑战。热带森林生物多样性的维持机制一直是生态研究的热点。我国对热带森林生物多样性形成机制方面的研究还刚刚起步,与国际发展趋势相比略有滞后,但蒋有绪、臧润国、安树青等在海南岛对热带森林生物多样性的形成机制进行了不少探索性的研究。主要研究成果有:阐述了海南岛热带森林生物多样性的历史发生规律、生物多样性的区系学规律、海南岛现代生境对热带林群落类型及物种多样性的影响规律等;臧润国等还提出的老龄天然林物种多样性的自然干扰维持假说(蒋有绪 2002)。目前有关热带森林物种竞争共存和多样性维持机制的理论很多,许多来源于人为控制实验和自然现象的数学模拟。因此,这些理论和假说一方面需要在自然群落中得到进一步验证,另一方面揭示特定自然群落不同机制的相对重要性与探讨各种机制本身是同等重要的。Tilman (1994, 2000) 指出在自然群落中可能有几种多样性维持机制在共同发挥作用。

目前在热带森林进行的实验证明了许多机制和假说在生物多样性的维持中起作用。然而由于热带森林面积大、种群密度低、世代时间长,使得我们在了解这些机制如何影响物种的共存上存在着困难。

未来的研究应当从以下三个方面入手 (1) 害虫对植物是否有寄主专一性? 动物的取食是否会随树木密度以及结实量而变化? 在不同的森林生态系统中,取食压力是否存在变化? (2) 郁闭层下的幼苗和小树占热带森林物种的 90%(Wright 1999),生活史负相关是否在这些植物中发生? (3) 这些幼苗和小树的成功更新是否需要倒木或其他干扰造成的

环境异质性? 弄清这些问题,将对我们对热带森林植物多样性维持机制的进一步研究有着巨大的意义,也为生物多样性的保护方法提供理论依据。

参考文献

Abrams, P. A. 1995. Monotonic or unimodal diversity productivity gradients: What does competition theory predict? *Ecology*, **76**(7): 2019 – 2027.

An, S. Q. (安树青), Zhu, X. L. (朱学雷), Wang, Z. F. (王峥嵘), Campbell, D. G., Li G. Q. (李国旗) and Chen, X. L. (陈兴龙). 1999. The plant species diversity in tropical montane rain forest on Wuzhi Mountain, Hainan. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **19**(6): 803 – 809. (in Chinese)

Ashton, P. S. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. In: Lowe-McConnell, R. H. (ed.), *Speciation in Tropical Environment*. Academic Press, London, 155 – 196.

Ashton, P. S. 1993. Species richness in plant communities. In: Fiedler, P. L. and Jain, S. K. (eds.), *Conservation Biology*. Chapman and Hall, New York, 4 – 22.

Asquith, N. M., Wright, S. J. and Claus, M. J. 1997. Does mammal community composition control seedling recruitment in neotropical forests? Evidence from islands in central Panama. *Ecology*, **78**: 941 – 946.

Augspurger, C. K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps and pathogens. *Ecology*, **65**: 1705 – 1712.

Baillie, I. C., Ashton, P. S., Court, M. N., Anderson, J. A. R., Fitzpatrick, E. A. and Tinsley, J. 1987. Site characteristics and the distribution of tree species in mixed dipterocarp forest on Tertiary sediments in central Sarawak, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*, **3**: 201 – 220.

Brokaw, N. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology*, **75**: 9 – 19.

Brown, J. H. 1988. Species diversity. In: Myers, A. A. and Giller, P. S. (eds.), *Analytical Biogeography*. Chapman and Hall, New York, 57 – 89.

Brown, N. D. and Jennings, S. 1998. Gap-size niche differentiation by tropical rainforest trees: a testable hypothesis or a broken-down bandwagon. In: Newbery, D. M., Prins, H. H. T. and Brown, N. D. (eds.), *Dynamics of Tropical Communities*. Blackwell, Oxford, 79 – 94.

Brown, S. and Lugo, A. E. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in global carbon cycle. *Biotropica*, **14**: 161 – 184.

Brown, N. D. and Whitmore, T. C. 1992. Do dipterocarp seed-

- lings partition tropical rain forest gap? *Philosophical Transactions of the Royal Society* (London B), **335**: 369 – 378.
- Chazdon, R. L. and Pearcy, R. W. 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience*, **41**: 760 – 766.
- Clark, D. A. and Clark, D. B. 1984. Spacing dynamics of rain forest tree: evaluation of Janzen-Connell model. *American Naturalist*, **124**: 769 – 788.
- Clinebell, R. R., Phillips, O. L., Gentry, A. H., Stark, N. and Zuuring, H. 1995. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation*, **4**: 56 – 60.
- Coley, P. D. and Aide, T. M. 1991. A comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forest. In: Price, P. W., Lewinsohn, T. M., Fernandes, G. W. and Benson, W. W. (eds.), *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. Wiley, New York, 25 – 49.
- Coley, P. D. and Barone, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**: 305 – 335.
- Condit, R., Hubbell, S. P. and Foster, R. B. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *American Naturalist*, **140**: 261 – 286.
- Condit, R., Hubbell, S. P., LaFrankie, J. V., Sukumar, R., Manokaran, N., Foster, R. B. and Ashton, P. S. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology*, **84**: 549 – 562.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: den Boer, P. J. and Gradwell, G. R. (eds.), *Dynamics of Populations*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, the Netherlands, 298 – 313.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, **199**: 1302 – 1309.
- Connell, J. H., Tracey, J. G. and Webb, L. J. 1984. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. *Ecological Monographs*, **54**: 141 – 164.
- Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica*, **12**(suppl.): 47 – 55.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**: 431 – 451.
- Dirzo, R. and Miranda, A. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. In: Price, P. W., Lewinsohn, T. M., Fernandes, G. W. and Benson, W. W. (eds.), *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. Wiley, New York, 273 – 287.
- Federov, A. A. 1966. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. *Journal of Ecology*, **54**: 1 – 11.
- Fraver, S., Brokaw, N. V. L. and Smith, A. P. 1998. Delimiting the gap phase in the growth cycle of a Panamanian forest. *Journal of Tropical Ecology*, **14**: 673 – 681.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **75**: 1 – 34.
- Gentry, A. H. and Dodson, C. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica*, **19**: 149 – 156.
- Gentry, A. H. and Emmons, L. H. 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of neotropical forests. *Biotropica*, **19**: 216 – 227.
- Gilbert, G. S., Hubbell, S. P. and Foster, R. B. 1994. Density and distance-to-adult effects of a canker disease of trees in a moist tropical forest. *Oecologia* (Berlin), **98**: 100 – 108.
- Gilbert, G. S. 2001. Effects of seedlings size, El Niño drought, seedlings density, and distance to nearest conspecific adult on 6-year survival of *Ocotea Whitei* seedlings in Panama. *Oecologia*, **127**(4): 509 – 516.
- Gillett, J. B. 1962. Pest pressure, an underestimated factor in evolution. *Systematics Association Publication*, **4**: 37 – 46.
- Grime, J. P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, **242**: 344 – 347.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **52**: 107 – 145.
- Grubb, P. J. 1986. Global trends in species-richness in terrestrial vegetation: a view from the northern hemisphere. In: Gee, J. H. R. and Giller, P. S. (eds.), *Organization of Communities Past and Present*. Blackwell Scientific, London, 99 – 118.
- Grubb, P. J. 1996. Rainforest dynamics: the need for new paradigms. In: Edwards, D. S. (ed.), *Tropical Rainforest Research—Current Issues*. Kluwer, Dordrecht, 215 – 233.
- Guo, Q. F. and Berry, W. L. 1998. Species richness and biomass: dissection of the hump-shaped relationships. *Ecology*, **79** (7): 2555 – 2559.
- Hamill, D. N. and Wright, S. J. 1986. Testing the dispersion

- of juveniles relative to adults: a new analytic method. *Ecology*, **67**: 952 – 957.
- Hammond, D. S. and Brown, V. K. 1995. Seed size of woody plant in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology*, **76**: 2544 – 2561.
- Harms, K. E., Wright, S. J., Calderon, O., Hernandez, A. and Herre, E. A. 2000. Pervasive density—dependence recruitment enhance seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, **404**: 493 – 495.
- Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, **203**: 1299 – 1309.
- Hubbell, S. P. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs*, **16**: S9 – S21.
- Hubbell, S. P. and Foster, R. B. 1986. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In: Diamond, J. and Case, T. J. (eds.), *Community Ecology*. Harper and Row, New York, 314 – 329.
- Hubbell, S. P., Foster, R. B., O'Brien, S. T., Harms, K. E., Condit, R., Weschler, B., Wright, S. J. and Loo, de Lao S. 1999. Light gap disturbance, recruitment limitation in a neotropical forest. *Science*, **283**: 554 – 557.
- Hurt, G. C. and Pacala, S. W. 1995. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive difference between plants. *Journal of Theoretical Biology*, **176**: 1 – 12.
- Huston, M. 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. *Journal of Biogeography*, **7**: 147 – 157.
- Huston, M. 1993. Biological diversity, soils, and economics. *Science*, **262**: 1676 – 1680.
- Huston, M. 1994. *Biological Diversity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist*, **104**: 501 – 528.
- Jiang, Y. X. (蒋有绪). 1991. *Studies on the Tropical Forest Ecosystem of Jianfengling, Hainan* (海南尖峰岭热带林生态系统研究). Science Press, Beijing, 18 – 202. (in Chinese)
- Jiang, Y. X. (蒋有绪), Wang, B. S. (王伯荪), Zang, R. G. (臧润国), Jin, J. H. (金建华) and Liao, W. B. (廖文波). 2002. *Tropical Forest Biodiversity and Its Forming Mechanism in Hainan Island* (海南岛热带林生物多样性及其形成机制). Science Press, Beijing, 369 – 378. (in Chinese)
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, **98**: 419 – 428.
- Kohyama, T. 1994. Size-structure-based models of forest dynamics to interpret population- and community-level mechanisms. *Journal of Plant Research*, **107**: 107 – 116.
- LaFrankie, J. 1995. Initial findings from Lambir: trees, soils and community dynamics. Center for Tropical Forest Science Fall: 5. (<http://www.ctfs.si.edu/newsletters/in-side1995/lafrankie1995.htm>)
- Latham, R. E. and Ricklefs, R. E. 1993. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity. In: Ricklefs, R. E. and Schluter, D. (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago, 294 – 314.
- Lieberman, M., Lieberman, D., Peralta, R. and Hartshorn, G. S. 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest trees at La Selva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, **11**: 161 – 177.
- Lieberman, M., Lieberman, D., Hartshorn, G. S. and Peralta, R. 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *Journal of Ecology*, **73**: 505 – 516.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hopper, D. U., Huston, M. A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. and Wardle, D. A. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, **294**: 804 – 808.
- MacArthur, R. H. 1969. Patterns of communities in the tropics. *Biological Journal of the Linnean Society*, **1**: 19 – 30.
- Marquis, R. J., Young, H. J. and Braker, H. E. 1986. The influence of understory vegetation cover on germination and seedling establishment in a tropical lowland wet forest. *Biotropica*, **18**: 273 – 278.
- Muller-Landau, M., Wright, S. J., Calderon, O., Hubbell, S. P. and Foster, R. B. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods, and case study from a tropical forest. In: Levey, D. J., Silva, W. R. and Galetti, M. (eds.), *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CAB International, Oxford, 35 – 53.
- Nathan, R. 2000. Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* trees. *Ecology*, **81**(8): 2156 – 2169.
- Okuda, T., Kachi, N., Yap, S. K. and Manokaran, N. 1997. Tree distribution pattern and fate of juveniles in a lowland tropical rain forest – implications for regeneration and maintenance of species diversity. *Plant Ecology*, **131**: 155 – 171.
- Oliveira, A. A. de and Mori, S. A. 1999. A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on pool soil. *Biodiversity and Conservation*, **8**: 1219 – 1244.
- Orians, G. H. 1982. The influence of tree-falls in tropical for-

- ests in tree species richness. *Tropical Ecology*, **23**: 225 – 279.
- Osunkjoya, O. O., Ash, J. E., Hopkins, M. S. and Graham, A. W. 1992. Factors affecting survival of tree seedlings in North Queensland rainforests. *Oecologia* (Berlin), **91**: 569 – 578.
- Pacala, S. W. and Tilman, D. 1994. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments. *American Naturalist*, **143**: 222 – 257.
- Pacala, S. W., Canham, C. D., Saponara, J., Silander, J. A., Kobe, R. K. and Ribbens, E. 1996. Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs*, **66**: 1 – 43.
- Packer, A. and Clay, K. 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature*, **404**: 278 – 281.
- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, **100**: 65 – 75.
- Phillips, O. L., Hall, P., Gentry, A. H., Sawyer, S. A. and Vaquez, R. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forest. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, **91**: 2809 – 2905.
- Platt, W. J. and Strong, D. R. 1989. Special feature: gaps in forest ecology. *Ecology*, **70**: 535 – 576.
- Prance, G. T. 1977. Floristic inventory of the tropics: where do we stand? *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **64**: 659 – 684.
- Reich, P. B., Walters, M. B. and Ellsworth, D. S. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, **62**: 365 – 392.
- Ricklefs, R. E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *American Naturalist*, **111**: 376 – 381.
- Rosenzweig, M. L. 1992. Species diversity gradients: we know more or less than we thought. *Journal of Mammalogy*, **73**: 715 – 730.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sagers, C. L. and Coley, P. D. 1995. Benefits and costs of defense in a neotropical shrub. *Ecology*, **76**: 1835 – 1843.
- Samson, D. A., Philippi, T. E. and Davidson, D. W. 1992. Granivory and competition as determinants of annual plant diversity in the Chihuahuan desert. *Oikos*, **65**: 61 – 80.
- Sanders, H. L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist*, **102**: 243 – 282.
- Sollins, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology*, **79**: 23 – 30.
- Swaine, M. D. 1996. Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. *Journal of Ecology*, **84**: 419 – 428.
- Terborgh, J. 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. *American Naturalist*, **107**: 481 – 501.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica*, **24**: 283 – 292.
- Terborgh, J. and Wright, S. J. 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two neotropical forests. *Ecology*, **75**: 1829 – 1833.
- Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D. 1988. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D. and Pacala, S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. In: Ricklefs, R. E. and Schluter, D. (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago, 13 – 25.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, **75**: 2 – 16.
- Tilman, D. 2000. Cause, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, **405**: 208 – 211.
- Tuomisto, H. and Poulsen, A. D. 1996. Influence of edaphic specialization on Pteridophyte distribution in neotropical rain forest. *Journal of Biogeography*, **23**: 283 – 293.
- Tuomisto, H. and Ruokolainen, K. 1994. Distribution of Pteridophyte and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science*, **5**: 25 – 34.
- Uhl, C., Clark, K., Dezzee, N. and Maquirino, P. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology*, **69**: 751 – 763.
- Van Steenis, C. G. G. J. 1969. Plant speciation in Malesia, with special reference to the theory of non-adaptive saltatory evolution. *Biological Journal of the Linnean Society*, **1**: 97 – 133.
- Valencia, R., Balslev, H. and Paz y, Miño G. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation*, **3**: 21 – 28.
- Wang, B. C. and Smith, T. B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**(8): 379 – 385.
- Wang, Z. F. (王峥峰), An, S. Q. (安树青), Campbell, D. G., Yang, X. B. (杨小波) and Zhu, X. L. (朱学雷). 1999. Biodiversity of the montane rain forest in Diaoluo Mountain, Hainan. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **19** (1): 61 – 67. (in Chinese)
- Warner, R. R. and Chesson, P. L. 1985. Coexistence media-

- ted by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effects. *American Naturalist*, **125**: 769 – 787.
- Webb, C. O. and Peart, D. R. 1999. Seedling density dependence promotes coexistence of Bornean rain forest trees. *Ecology*, **80**: 2006 – 2017.
- Welden, C. W., Hewett, S. W., Hubbell, S. P. and Foster, R. B. 1991. Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology*, **72**: 35 – 50.
- Whittaker, R. H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, **147**: 250 – 260.
- Wilson, D. S. 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*, **73**: 1984 – 2000.
- Wilson, J. B. 1990. Mechanisms of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson's 'Paradox of the Plankton': evidence from New Zealand plant communities. *New Zealand Journal of Ecology*, **13**: 17 – 42.
- Wright, S. J. 1992. Seasonal drought, soil fertility, and the species diversity of tropical forest plant communities. *Trends in Ecology and Evolution*, **7**: 260 – 263.
- Wright, S. J. 1999. Plant diversity in tropical forests. In: Pugnaire, F. I. and Valladares, F. (eds.), *Handbook of Functional Plant Ecology*. Dekker, New York, 449 – 472.
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forest: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, **130**: 1 – 14.
- Wright, S. J., Carrasco, C., Calderón, O. and Paton, S. 1999. The El Niño Southern Oscillation, variable fruit production and famine in a tropical forest. *Ecology*, **80**: 1632 – 1647.
- Yu, D. W., Terborgh J. W. and Potts M. D. 1998. Can high tree species richness be explained by Hubbell's null model? *Ecology Letters*, **1**: 193 – 199.
- Zang, R. G. (臧润国), Jiang, Y. X. (蒋有绪) and Yang, Y. C. (杨彦承). 2001. Study on the regeneration niche of major tree species in a tropical montane rain forest in Bawangling, Hainan Island. *Forest Research (林业科学)*, **14**(1): 17 – 22. (in Chinese)
- Zhang, D. and Lin, K. 1997. The effects of competitive asymmetry on the rate of competitive displacement: how robust is Hubbell's community drift model? *Journal of Theoretical Biology*, **188**: 361 – 367.

(责任编辑:孙大川 时意专)