热带森林的低密度种及其形成与维持机制

卓元午 安树青* 项华均 覃凤飞 郑建伟 王中生

(南京大学生命科学学院, 南京 210093)

摘要: 低密度种指在热带森林中存在的成年个体密度很低的物种, 是热带森林中树种的主要存在形式。对低密度种的认识和保护是热带森林生物多样性保育的关键之一。与稀有种相比, 低密度种的含义更为广阔, 它还包括那些密度低、分布范围广和绝对个体数量大的物种。低密度种形成的主要原因是母树附近的幼苗和种子的存活率较低, 密度制约和有限更新也是低密度种形成的重要原因。维持低密度种最重要的外部原因是昆虫较强的飞行能力和传粉能力, 而其最重要的内部原因是低密度种的生殖特性。

关键词: 低密度种, 热带森林, Janzen-Connell 假说, 传粉能力

中图分类号: Q 948.15 文献标识码: A 文章编号: 1005 - 0094(2003)02 - 0147 - 08

Low-density species and the mechanism of their formation and maintenance in tropical forests

ZHUO Yuan-Wu, AN Shu-Qing*, XIANG Hua-Jun, QIN Feng-Fei, ZHENG Jian-Wei, WANG Zhong-Sheng

College of Life Science, Nanjing University, Nanjing 210093

Abstract : Low-density species are species that occur with a low density of mature individuals. They are the most common species in tropical forests. Knowledge and protection of low-density species are key to biodiversity conservation in tropical forests. The meanings of low-density species is broader than that of rare species. Low-density species also include species that have low density, wide distribution range and a huge number of mature individuals. Low survivorship of seeds and seedlings near the parent individual is an important mechanism of creation of low-density species. Low-density species probably arise from intraspecific density-dependent effects and limited population recruitment. The possible mechanisms of maintenance of low-density species lie in both external factors, such as capacities of insect pollinating, and inner factors, including flower number and flowering duration of tropical plants. Some tropical species are self-fertilized, compensating for the decline in opportunity for cross-breeding due to extreme low-density. Up to now, few studies have been carried out in this field. We should design more detailed research in combination with research on the properties of tropical forests, so that we can provide a theoretical basis and practical advice for biodiversity conservation in tropical forests of our country.

Key words : low-density species, tropical forest, Janzen-Connell hypothesis, pollination ability

低密度种或低密度种群(low-density species, low-density population)主要指在热带森林(包括热带雨林, 热带季雨林和热带山地雨林)中存在的、成年个体密度很低的一些树种(Hubbell, 1979; Stacy *et al.*, 1996; Pitman *et al.*, 1999; Lepsch-Cunha & Mori, 1999; Pitman *et al.*, 2001; 安树青等, 1999a;

1999b)。由于调查的样地和胸径(diameter at breast height, DBH)等方面的区别, 不同的生态学家对于低密度种的定义有着不同的标准。Hubbell (1986)把密度低于 1 个/ hm^2 ($\text{DBH} \geq 5 \text{ cm}$)的树种确定为低密度种。Pitman (1999)把在 21 个样地(面积从 0.8675 ~ 2.5 hm^2 不等)的每个样地中的密度都小

基金项目: 国家自然科学基金项目(30070134, 39830310)
收稿日期: 2002 - 10 - 08; 接受日期: 2003 - 02 - 13
作者简介: 卓元午, 男, 1978 年出生, 硕士研究生, 生态学专业。
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: anshq@nju.edu.cn

于或等于 1 个/hm² (DBH ≥ 10 cm) 的树种确认为低密度种。安树青调查的海南五指山和吊罗山植物群落中,把单个体种(singleton)(1 个/hm²)和双个体种(doubleton)(2 个/hm²)(DBH ≥ 5 cm)确认为低密度种(安树青等,1999a,1999b)。

热带雨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面积的 7%(约 1.5 × 10⁷ km²),但是拥有全世界 50% 以上的物种(陈昌笃,1997)。低密度种占热带森林树种中的绝大多数,已成为热带森林的显著特征之一(Pitman *et al.*, 1999; 2001; 安树青等,1999a,1999b)。相对于群落中的优势种来说,有些低密度种由于个体少且零散分布,更容易受到各种胁迫的影响而在群落中灭绝。另外,很多珍稀濒危树种在群落中呈现低密度形式:如海南的二级保护植物海南三尖杉(*Cephalotaxus hainanensis*)、野茶树(*Camellia sinensis*)等一些树种都呈现低密度形式(安树青,1999a,1999b),更表明了保护低密度种的重要性。因而,对低密度种的了解将是热带雨林生物多样性保育的关键之一。

1 低密度种现象

低密度种现象很早就引起了生态学家的兴趣。早在 1878 年 Wallace 就描述了在马来西亚热带雨林中的低密度现象(Pitman *et al.*, 1999)。Black (1950)曾描述过:在亚马逊热带雨林中,一半甚至更多的物种的种群密度可能低于 1 个/hm²。在 1953 年,Dobzhansky 更进一步认为亚马逊热带雨林的绝大多数物种密度低于 1 个/hm² (Hubbell, 1979)。Pitman *et al.* (1999)在秘鲁 Manu 国家公园 400 km² 范围内设立的总面积为 36.375 hm² 的样地中,DBH ≥ 10 cm 的 829 个物种中有 88% 的物种平均密度小于 1 个/hm²,而且其中有 253 个物种在样地中仅出现 1 次。在厄瓜多尔的面积为 15 hm² 的样地中(包括 15 个 1 hm² 的小样地),Pitman *et al.* (2001)发现 1017 个物种中有 867 个(85.7%)物种的密度低于 1 个/hm²,而且有 274 个(26.9%)在样地中仅出现了 1 次。在秘鲁样地中(面积为 13.875 hm²),有 176 个(25.4%)物种仅出现了 1 次。在亚马逊热带雨林的其他地方也有类似的现象(Stacy *et al.*, 1996; Lepsch-Cunha & Mori, 1999)。

海南山地雨林与典型的热带雨林相比,除了林木的高度和种类组成的纯热带性(主要指龙脑香科

的种类较少)稍为逊色外,其余的热带森林特征均十分明显(李意德,1997)。在海南山地雨林中也存在这种低密度种现象。安树青指出在海南五指山和吊罗山热带山地雨林群落中,1 hm² 样地内个体数小于 10 株的树种占样地总种数的 78.0% ~ 85.0%,其中,单个体种和双个体种(DBH ≥ 5 cm),占样地总种数的 43.9% ~ 60.0% (安树青等,1999a,1999b)。余世孝等(2001)研究表明,当 DBH ≥ 5 cm 时,单个体种所占比例为 33.33%。在海南西部热带山地雨林的研究表明,许多植物也以低密度种群的形式存在(余世孝,1989; 蒋有绪,1991; 李意德,1997; 臧润国等,1999)。低密度种在海南山地雨林物种中占有主体地位。

虽然 Hubbell(1979)指出,低密度种有可能是由于取样面积过小造成的,即由于热带森林中的很多物种为集聚分布,因此对小块样地的取样可能会造成物种密度下降,而就相对大的面积来说,密度还是比较高的。但大规模的样地调查表明了物种的非聚集分布和低密度特征是热带森林的普遍现象(Clark *et al.*, 1995; Pitman *et al.*, 1999; 2001; 安树青等,1999a,1999b)。低密度种是热带森林中物种存在的主要形式,是热带雨林的显著特征之一。

2 低密度种和稀有种的特点与区别

稀有种(rare species)是一个广泛应用的概念。从不同的角度出发,对稀有种的定义和划分各不相同。Rabinowitz (1981)根据物种的地理分布范围、栖息地专化程度和局部种群密度,把物种分成 8 类(表 1)。除了将符合分布广、栖息地专化程度低和局部种群密度高等 3 个条件的一类物种视为常见种外,另外 7 类均在某种程度上视为稀有种。Cody (1986)根据群落多样性的类型把稀有种分成 3 类: α 稀有种,指在一个群落内的稀有种,受群落资源的限制; β 稀有种,是栖息地高度专化的物种; γ 稀有种,是地理分布范围狭窄的物种。世界自然保护联盟(The International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, IUCN)的濒危物种等级及标准红皮书 3.1 版本(IUCN, 2001)从物种保护的重要程度出发,把稀有种进一步细分为严重濒危(critically endangered)、濒危(endangered)、易危(vulnerable)、受威胁(near threatened)几种。总之,稀有种是在群落中出现频率很低的物种,多半是由于

表 1 Rabinowitz 对稀有种的分类(Rabinowitz , 1981)
Table 1 Rabinowitz's classification for rare and common species

分布范围 Geographic range	广 Wide				窄 Narrow			
栖息地专化程度 Habitat specificity	低 Low		高 High		低 Low		高 High	
局部种群密度 Local population density	高 High	低 Low	高 High	低 Low	高 High	低 Low	高 High	低 Low
物种类型 Species type	△		▲		▲		▲	

注 note : △ , 常见种 Common species ; ▲ , 稀有种 Rare species

种群本身数量稀少的缘故 ,也有可能是人们偶然带入的物种因某种条件改变而侵入的物种或是衰退中的残余种。

Pitman *et al.*(1999)指出热带雨林中大多数低密度种的分布范围很广 :在调查的 829 种植物中有 506 种的分布超出了秘鲁的 Manu 国家森林公园(总面积为 78415 km²)。Pitman *et al.*(2001)认为秘鲁和厄瓜多尔热带雨林中的物种组成有很大部分是相同的。Gentry (1992)认为亚马逊热带雨林中的地方特有种主要被限制在加勒比海的小岛、群山围绕的小山谷和小山顶这种相对封闭的生境中。Pitman *et al.*(1999)根据低密度种的分布范围进一步认为 ,以 Manu 国家森林公园为例 ,按照森林覆盖率为 90% 计算 ,即使是样地中密度最低的物种(1 个/36. 375 hm²) ,其成体(DBH ≥ 10 cm)个数也将达到 200 000 株。由此 ,低密度种在某些方面比稀有种的涵义更为广阔 ,不仅包括个体数量稀少的物种 ,也包括那些密度低、分布范围广、绝对个体数量大的物种(表 2)。

表 2 稀有种和低密度种比较
Table 2 Comparison between rare species and low-density species

	稀有种 Rare species	低密度种 Low-density species
分布区域 Geographic range	没有限制 No limit	热带森林 Tropical forests
成年个体数量多 Large no. of mature individuals	×	√
成年个体数量少 Small no. of mature individuals	√	√
分布范围广 Wide geographic range	√	√
分布范围窄 Narrow geographic range	√	√
栖息地专化程度高 High habitat specificity	√	√
栖息的专化程度低 Low habitat specificity	√	√
局部种群密度高 Local abundant	√	×
局部种群密度低 Local scarce	√	√

注 : “ × ”指不可能具有的特点 ; “ √ ”可能具有的特点
Note : “ × ” means impossible characteristic ; “ √ ” means possible characteristic

3 低密度种的形成

热带森林中的高多样性和低密度现象是紧密相连的。在亚马逊热带雨林中 1 hm² 林地中拥有 300 个物种是很常见的 ,而基面积(basal area)相对稳定 ,一般为 30 m²(DBH ≥ 10 cm)左右 (Pitman *et al.* , 1999 ; 2001)。高多样性和低密度伴随而生 ,可以解释高多样性维持的机制 ,在一定程度上也可以用来解释低密度是如何形成的。

Janzen-Connell 假说最早是用来解释热带雨林中低密度现象和均匀分布格局的。Janzen (1970)认为由于专一性捕食者对母树附近种子的高强度捕食 ,使得与母树有一定距离的种子有更高的萌发机会。Connell (1971)也发现在其他成树下的幼苗比在母树下的幼苗存活率更高。Janzen 和 Connell 都认为由于母树吸引了捕食者 ,从而使靠近母树的种子和幼苗的存活率更低 ,因此种群密度较低。Hammond & Brown (1998)在对主要捕食者为昆虫的 19 个植物种群的研究中发现 :在 15 个种群中 ,靠近母树的种子和幼苗的存活率比较低。其他一些学者的工作也在不同程度上证实了 Janzen-Connell 假说的正确性 (Bohning-Gaese ,1999 ; Nathan ,2000 ; Gilbert ,2001)。但 Hubbell (1979)对此提出了不同的看法 :认为种子和幼苗的密度并没有随着与母树距离的增加而上升 ,而是保持一个相对固定的密度 ,甚至有相反的趋势。Hubbell(1980)认为 Janzen-Connell 机制对于种子萌发和幼苗生长的影响是很小的。

Janzen-Connell 机制的有效性受到两个因素的影响 (1)种子密度差异的影响。由于植物散布种子的能力有限 ,绝大部分种子散布在母树附近 ,这种密度的差异在多大程度上减弱了 Janzen-Connell 机制的影响 ,需要做进一步的研究 (2)空间异质性的影响。一般来说母树的生长环境比较适合相同物种个体的生长 ,因此可能会减弱 Janzen-Connell 机制的影响。但 Harms *et al.* (2000)指出 ,即使是不充分的 Janzen-

Connell 机制,对保持物种多样性也有很大的作用,或者说为低密度种的存活提供了空间。Wright (2002)认为 Janzen-Connell 机制的作用被严重低估了:现在的实验只是验证该机制在植物更新中某段时期的作用(如种子期,不同阶段的幼苗期),而没把该机制对植物更新中长时间的作用累加起来。Wright 认为从长期来看,Janzen-Connell 机制对于减少母树周围幼苗的生长和存活的作用是非常大的,它对于降低种群密度的作用将远远超过现在的预期。

密度制约 (density dependence) 是热带森林中低密度种形成的重要原因。在 50 个 1 hm² 的样地中, Hubbell & Foster (1986) 调查了 48 个常见物种,发现其中最常见的 1 种具有强烈的密度制约效应,20 种物种具有较弱的密度制约效应。Christopher (1997) 在巴拿马的实验发现,84 种最常见的物种中有 67 种具有明显的密度制约,54 种物种的内禀增长率受到明显的影响。Condit (1994) 和 Silva (1999) 的研究也发现了密度制约对优势种的作用是明显的。Hubbell & Foster (1986) 认为热带雨林中的大多数物种的密度太低了,以至于密度制约不可能对大多数低密度物种起作用。Christopher *et al.* (1997) 更进一步指出,种内竞争远比种间竞争来得更激烈、更常见,优势种内的密度制约为低密度种的形成提供了一定的空间。

有限更新 (recruitment limitation) 是热带雨林中普遍存在的现象。在巴拿马为期 13 年的工作基础上,Hubbell *et al.* (1999) 指出,调查的 260 个树种的 1.3×10^6 颗种子中,有 88% 的物种种子没有在总计为 200 个种子收集器的任何一个中出现,6% 的物种种子只在 6 个甚至更少的种子收集器中出现,仅有 7 个物种的种子在超过 150 个种子收集器中出现。Hubbell 认为种子的有限分布甚至植物更新限制在热带森林中是普遍现象。有限更新对低密度种的形成有多大作用,存在很大疑问。Muller-Landau *et al.* (2002) 在对优势种 *Trichilia tuberculata* 的研究中发现,*Trichilia tuberculata* 能有效地避免更新限制,而 Wright (2002) 认为有限更新对稀有种的影响更大。

4 低密度种的维持

异交是热带森林中最主要的生殖方式。热带森林中绝大多数植物都是虫媒花,低密度的维持在很大程度上取决于昆虫的传粉能力。植物的生殖特性也是低密度种维持的重要原因。

4.1 异交是热带森林中最主要的生殖方式

Stacy *et al.* (1996) 在对低密度种藤黄科长叶红厚壳 (*Calophyllum longifolium*), 漆树科槟榔青属的 *Spondias mombin* 和 *Iurpinia occidentalis* 的研究中发现,这 3 个种是完全异交的。Lepsch-Cunha & Mori (1999) 对 *Couratari multiflora* 的研究也表明 *Couratari multiflora* 是 100% 异交的。O'Malley & Bawa (1987) 认为在哥斯达黎加雨林中的两性花 *Pithecellobium pedicellare* 的异交率高达 95%。Boshier *et al.* (1995) 的研究也指出 *Cordia alliodora* 具有很高的异交率。Murawski (1991) 对巴拿马境内 9 种热带植物的研究发现,其中有 3 种是完全异交的,只有 2 种的异交率低于 70%。热带森林中的异交率较高主要是由于高比例的雌雄异株和两性花的自交不亲和引起的。Bawa (1974), Bawa *et al.* (1985b) 发现在巴拿马干燥森林 (dry forest) 中有 22% 的植物为雌雄异株,在湿润雨林 (moist forest) 中有 23% 的植物为雌雄异株,而在马来西亚 Sarawak 森林中,这个比例为 26%。Bawa *et al.* (1985a) 对 28 种两性花的研究中发现,其中 24 种表现出自交不亲和。其他对于热带森林的研究也表明,很多的两性花具有很高的自交不亲和性 (Murawski, 1991; Murawski *et al.*, 1994; O'Malley *et al.*, 1988)。

4.2 昆虫的飞行能力是低密度种维持的重要原因

低密度种在同种成体距离较远的情况下,还保持相当高的异交率,其中一个很重要的原因是由于热带地区绝大多数植物是单一的虫媒花,而且传粉动物大多都具有很强的飞行能力。Webb & Bawa (1983) 发现两种通过蝴蝶传粉的植物 *Cnidoscolus urens* 和 *Psiguria warszewiczii* 其花粉的最大传播距离为 600 m,由蜂鸟传粉的植物 *Malvaviscus arboreus* 的花粉可传播 225 m。运用基因标记和亲本识别技术,Hamrick (1990) 发现雌雄同体的木本植物 *Platyopodium elegans* 和 *Tachigali versicolor* 的花粉传播距离至少有 20% 超过 700 m,而且另外有 25% 的花粉传播距离超过 500 m。对另外一种由蜜蜂和蝴蝶传粉的热带植物 *Cordia alliodora* 的研究中, Boshier *et al.* (1995) 发现虽然大部分花粉的传播距离不超过 75 m,但明显有一部分花粉的传播距离达到了 280 m。Chase *et al.* (1996) 采用简单重复序列 (simple sequence repeats, SSRs) 对热带的林冠树种 *Pithecellobium elegans* 的有效居群大小和基因流的研究表明,28 株成体基

因流的平均距离为 142 m,并认为这一数据还可能低估了实际的花粉流距离。Stacy *et al.* (1996)研究了 3 种低密度种的花粉散布情况,多位点父系排除法分析表明了藤黄科长叶红厚壳至少有 62% 的有效花粉的传播距离超过了 210 m。据 1992 和 1993 两年的研究数据,漆树科檳榔青属植物 *Spondias mombin* 的花粉中,传播距离超过 300 m 的分别占花粉总数的 5.2% 和 2.5%。Stacy 指出这几种植物的花粉散布距离远远超出了相邻繁殖个体之间的距离。Lepsch-Cunha & Mori (1999)报道 *Couratari multiflora* 的传粉距离达到了 1000 m,超过了同种开花个体之间 600 ~ 1000 m 的平均距离。Hamrick (1990)更进一步证明对于 *Tachigalia versicolor* 和 *Platypodium elegans* 这两个低密度种,成体间 500 ~ 1000 m 的距离不会抑制植物花粉的传播。而 Nilsson *et al.* (1992)等对 6 种热带榕属(*Ficus*)植物的研究表明,这些种的花粉传播距离甚至达到了 5.8 ~ 14.2 km。

另外,Bawa *et al.* (1985a, 1985b)的实验表明,热带森林中有 46% 的物种的花粉是由中到大型的蜜蜂、天蛾和黄蜂、蝙蝠传播的,而这几类动物都有很大的活动范围。比如天蛾的传粉范围超过 200 m,甚至可达到几公里,中到大型的蜜蜂的传粉范围为 1 ~ 2 km 甚至更远,蝙蝠的范围为几公里。Kalin de Arroyo (1976)认为,热带植物的种群密度在某种程度上是由于传粉动物的飞行能力决定的。

4.3 低密度种的生殖特性也是低密度种维持的重要原因

Kalin de Arroyo (1976)根据前人的工作,提出了低密度种提高异交率的 3 种可能途径(1)植物有大量额外小花,但是每朵花只有很少的花蜜和花粉。由于每朵花的回报较少,传粉动物只有访问更多的花才能得到足够的资源,从而提高了植物的异交率(2)植物具有很多小的非特化的花,通过吸引不同种类的传粉动物来提高异交率(3)植物具有高度特化的花,而且在相同时间内只有少数的花成熟,从而促使高度专化的传粉动物扩大取食范围,从而提高异交率。

Couratari multiflora 是分布在亚马逊流域的异交低密度种,密度非常低,大约为 1 个/10 hm² (DBH ≥ 20 cm)。Lepsch-Cunha & Mori (1999)对 *Couratari multiflora* 生殖现象进行研究发现,同种个体间的平均距离与同时开花的个体数量呈正相关:当同时开花

的个体数量较少的时候,花期比较长,而同时开花的个体数量较多时则花数量多且花期短。Frankie *et al.* (1974)发现,在雨林中至少有 86% 的物种为同步开花,而在季雨林中的 113 种树种中开花不同步的树种仅有 2 种。Janzen (1967)发现热带雨林中昆虫活动最频繁的时候,也就是各种植物开花最多的时候。O'Malley (1987)认为由于物种低密度的状况所引起的传粉机会的减少,可以通过同时开花个体数量的增加来弥补。因此,低密度状况引起的传粉机会的减少可以通过低密度种的繁殖特性得到一定程度的弥补。

4.4 自交亲和是植物对过低密度的补偿措施

在温带森林研究中人们发现,自交率随密度的降低而出现升高的趋势。Farris & Mitton (1984)发现,在低密度的美国黄松(*Pinus ponderosa*)林丛中自交率大约为 15%,而在高密度的林分中自交率只有 4% 左右。Karron *et al.* (1995)对自交的裂口沟酸浆(*Mimulus ringens*)的研究发现,在低密度下其自交率有所增加。He (1998)对我国云南地区木根麦冬(*Ophiopogon xylorrhizus*)的 3 个种群的研究发现,自交率和植物密度呈显著的负相关。陈小勇和宋永昌 (1997)对青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)的研究中也表明,造成青冈种群中较高的自交率的部分原因是由于种群密度较低。这表明植物在低密度状态下通过提高自交率来增加传粉机会。在热带森林也有类似的现象,Bawa *et al.* (1985b)发现在密度非常低的两性花植物中,其自交亲和率相当高。Murawski (1991)对巴拿马的 Barro Colorado 岛上的 9 个树种交配系统的研究也表明,不同物种之间异交率与其密度呈正相关,也就是说密度低的物种异交率比较低,密度高的物种异交率比较高。*Cavanillesia platanifolia* 的 3 个不同密度的种群同样也表现出密度跟异交率的正相关。Karron *et al.* (1995)对不同密度的 *Mimulus ringens* 种群调查中发现,最高的异交率出现在密度最高的两个种群中。Krueger & Knapp (1991)对由蜜蜂传粉的植物 *Cuphea lutea* 的研究发现,在低密度种群中异交率为 17% ~ 26%,而在高密度种群中为 36% ~ 54%。由熊蜂(*bombus*)传粉的 *Salvia pratensis* 的不同密度种群中也出现密度和异交率的正相关:在低密度种群中异交率为 72% ~ 88%,在高密度种群中异交率为 94% ~ 96%。Murawski (1991)指出,当植物密度低到一定程度时,自交不亲和系统将减弱或失去作用。

如果没有这个机制的作用,在空间上隔离的异交个体的生殖能力将受到限制。

因此,热带森林中低密度种的维持在很大程度上取决于其生殖特性和传粉者的飞行能力,在某一个临界值(对于不同的树种,临界值不同)之内,低密度种中个体距离增大并不会影响树种的传粉机会,或者影响不大,而当个体间距离超出临界值时,将会减少树种从同种其他个体得到花粉的机会,促使树种减弱或放弃自交不亲和系统来提高传粉机会。

5 展望与建议

虽然低密度现象早已引起了生态学家的注意,但是针对这方面的研究工作却进行得很少,许多问题没有解决。如低密度种群是如何形成的?在群落中是如何维持的?低密度种群零散分布的个体之间有无遗传分化现象?它们是否来源于同一个种子库?自然扰动和人为干扰是如何影响低密度种群存活的?……等等。这些问题均是亟待解决的科学问题。这些问题的解决无疑将对整个热带森林的生物多样性保育有重要的指导作用。

国内的研究工作刚刚起步。安树青(1999a, 1999b)分析了海南低密度种群在生物多样性保护中的重要地位,低密度种的科属分布,砍伐对低密度种丧失的影响,提出低密度种群的形成可能与林窗的周转有关。余世孝等(2001)提出单个体物种的比率随着胸径增加而增加。但以上研究工作非常初步。受自然条件影响,海南和云南的热带森林表现出高度丰富的生物多样性,按照区系分布类型划分,这部分森林包含多种成分,如泛热带成分、旧世界热带成分、热带亚洲成分、全球分布成分、中国特有成分、北温带成分、东亚北美成分、南美热带成分,热带亚洲—大洋洲成分等,而且具有大量的地区特有属和特有种。目前,我国热带森林都是经过砍伐和垦殖残留下来的疏林(蒋有绪等 2002),扩大和加速建立自然保护区是当前最迫切的任务。海南的保护区一般面积为几千公顷甚至更小,人为划定的保护区可能起不到应有的保护作用。如何合理地确定保护区的面积?这就需要 对森林片断化效应、低密度种的空间分布以及其生殖特性,特别是最小可生殖单元(breeding unit)进行研究,确定物种保护所需的面积和空间格局。建议根据海南和云南热带森林的特点进行专题研究,为我国热带森林生物多样性保育提供理论基础和指导。

参考文献

An S-Q (安树青), Zhu X-L (朱学雷), Wang Z-F (王峥峰), Campbell D. G., Li G-Q (李国旗) and Chen X-L (陈兴龙). 1999a. 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)

An S-Q (安树青), Wang Z-F (王峥峰), Zhang H-D (张宏达) and Wang B-S (王伯荪). 1999b. Biodiversity of tropical montane rain forest on Diaoluo Mountain, Hainan. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni* (中山大学学报), **35** (6): 78 – 83. (in Chinese)

Bawa K. S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution*, **28**: 85 – 92.

Bawa K. S., Perry D. R. and Beach J. H. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany*, **72**: 331 – 345.

Bawa K. S., Bullock S. H., Perry D. R., Coville R. E. and Grayum M. H. 1985b. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *American Journal of Botany*, **72**: 346 – 356.

Black G. A. and Dobzhansky T. 1950. Some attempts to estimate species diversity and population density of trees in Amazonian forests. *Botanical Gazette*, **111**: 413 – 425.

Bohning-Gaese K. 1999. Importance of primary and secondary seed dispersal in the Malagasy tree *Commiphora guillaumini*. *Ecology*, **80** (3): 821 – 832.

Boshier D. H., Chase M. R. and Bawa K. S. 1995. Population genetics of *Cordia alliodora* (Boraginaceae), a neotropical tree. III. Gene flow, neighborhood, and population sub-structure. *American Journal of Botany*, **82**: 484 – 490.

Chase M. R., Moller C., Kessell R. and Bawa K. S. 1996. Distant gene flow in tropical trees. *Nature*, **383** (3): 398 – 399.

Chen C-D (陈昌笃). 1997. *National Reports of China's Biodiversity* (中国生物多样性国情报告). China Environmental Science Press, Beijing, 63 – 67. (in Chinese)

Chen X-Y (陈小勇) and Song Y-C (宋永昌). 1997. Mating system and inferred inbreeding depression of a *Cyclobalanopsis glauca* population in Diaoluo, Huangshan. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **17**(5): 462 – 468. (in Chinese)

Christopher W., Condit R., Foster R. B. and Hubbell S. P. 1997. Strong density- and diversity-related effects help to maintain tree species diversity in a neotropical forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **94**: 1252 – 1257.

Clark D. A., Clark D. B. and Sandovai R. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain

- forest palms. *Ecology*, **76**: 2581 – 2594.
- Cody M. L. 1986. Diversity, rarity and conservation in Mediterranean-climate regions. In: Esoule M. (eds.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. INC Publishers, Sunderland, 122 – 152.
- Condit R. 1994. Density dependence in two understory tree species in a neotropical forest. *Ecology*, **75**: 671 – 680.
- 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 Agriculture Publishing and Documentation, Wageningen, the Netherlands, 141 – 164.
- Farris M. A. and Mitton J. B. 1984. Population density, outcrossing rates, and heterozygote superiority in *Ponderosa* pine. *Evolution*, **38**: 1151 – 1154.
- Frankie G. W., Baker H. G. and Opler P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *Journal of Ecology*, **62**: 881 – 919.
- Gentry A. H. 1992. Tropical forest biodiversity distributional patterns and their conservational significance. *Oikos*, **63**(1): 19 – 28.
- Gilbert G. S. 2001. Effects of seedling size, El Nino drought, seedling density, and distance to nearest conspecific adult on 6-year survival of *Ocotea whitei* seedlings in Panama. *Oecologia*, **127** (4): 509 – 516.
- Hammond D. S. and Brown V. K. 1998. Disturbance, phenology and life-history characteristics: factors influencing distance/density-dependent attack on tropical seeds and seedlings. In: Newbery D. M. and Tprins H. H. (eds.), *Dynamics of Tropical Communities*. Blackwell, Oxford, 51 – 78.
- Harmrick J. L. 1990. The breeding structure of tropical tree population. *Plant Species Biology*, **5**: 157 – 165.
- Harms K. E., Wright S. J., Claderón O., Hernández A. and Herre E. A. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in tropical forest. *Nature*, **404**: 493 – 495.
- He T-H, Rao G-Y and You R-L. 1998. Mating system of *Ophiopogon xylorrhizus* (Liliaceae), an endangered species in Southwest China. *International Journal of Plant Science*, **159**: 44 – 445.
- Henderson D. 1995. *Field Guide to the Palms of the Americas*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Hubbell S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, **203**: 1299 – 1309.
- Hubbell S. P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos*, **35**: 214 – 229.
- Hubbell S. P. and Foster R. B. 1986. Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree community. In: Diamond J. and Case T. J. (eds.), *Community Biology*. Harper and Row, New York, 314 – 329.
- Hubbell S. P., Foster R. B., O'Brien S. T., Harms K. E., Condit R., Wechsler B., Wright S. J. and Loo de lao S. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, **283**: 554 – 557.
- IUCN. 2001. Red List Categories and Criteria (Version 3.1). (<http://www.IUCN.org>)
- Janzen D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in central America. *Evolution*, **21**: 620 – 637.
- 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, 112 – 130. (in Chinese)
- Kalin de Arroyo M. T. 1976. Geitonogamy in animal pollinated tropical angiosperms: a stimulus for evolution of self-incompatibility. *Taxon*, **25**: 543 – 548.
- Karron J. D., Thumser N. N. and Tucker R. 1995. The influence of population density on outcrossing rates in *Mimulus ringens*. *Heredity*, **75**: 175 – 180.
- Krueger S. K. and Knapp S. J. 1991. Mating systems of *Cuphea laminuligera* and *Cuphea lutea*. *Theoretical and Applied Genetics*, **82**: 221 – 226.
- Lepsch-Cunha N. and Mori S. A. 1999. Reproductive phenology and mating potential in low density tree population of *Couratari multiflora* (Lecythidaceae) in central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, **15**: 97 – 121.
- Li Y-D (李意德). 1997. Community characteristics of tropical montane rain forest in Jianfengling, Hainan Island. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), **5**(1): 18 – 26. (in Chinese)
- Muller-Landau M., Wright S. J., Calderon O., Hubbell S. P. and Foster R. B. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods, and case studies 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.
- Murawski D. A. 1991. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. *Heredity*, **67**: 167 – 174.
- Murawski D. A., Dayanandan B. and Bawa K. S. 1994. Out-

- crossing rates of two endemic species from Sri Lankan tropical forests. *Biotropica*, **26**: 23 – 29.
- Nathan R. 2000. Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* trees. *Ecology*, **81** (8): 2156 – 2169.
- Nilsson L. A., Rabakonandrianina E. and Pettersson B. 1992. Exact tracking of pollen transfer and mating in plants. *Nature*, **360** (17): 666 – 669.
- O'Malley D. M. and Bawa K. S. 1987. Mating system of a tropical rain forest tree species. *American Journal of Botany*, **74**: 1143 – 1149.
- O'Malley D. M., Buckley D. P., Prance G. T. and Bawa K. S. 1988. Genetics of Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl., Lecythidaceae) 2. Mating system. *Theoretical and Applied Genetics*, **76**: 929 – 932.
- Pitman N. C. A., Terborgh J. W., Silman M. R. and Nunez P. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology*, **80**(8): 2651 – 2661.
- Pitman N. C. A., Terborgh J. W., Silman M. R., Nunez P., Neill D. A., Ceron C. E., Palacios W. A. and Aulestia M. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian Terra Firme forests. *Ecology*, **82** (8): 2101 – 2117.
- Rabinowitz D. 1981. Seven forms of rarity. In: Syngé H. (eds.), *The Biological Aspect of Rare Plant Conservation*. Wilsy, New York, USA, 205 – 217.
- Silva M. D. M. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology*, **80**: 2635 – 2650.
- Stacy E. A., Hamrick J. L., Nason J. D., Hubbell S. P., Foster R. B. and Condit R. 1996. Pollen dispersal in low-density populations of three neotropical trees species. *The American Naturalist*, **148**(2): 275 – 298.
- Webb C. J. and Bawa K. S. 1983. Pollen dispersal by hummingbirds and butterflies: a comparative study of two lowland tropical plants. *Evolution*, **37** (6): 1258 – 1270.
- Wright S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, **130**: 1 – 14.
- Yu S-X (余世孝). 1989. Elevation distribution of tropical rain forest communities on Bawangling Mountain. *Ecological Science*(生态科学), **2**: 118 – 123. (in Chinese)
- Yu S-X (余世孝), Zang R-G(臧润国) and Jiang Y-X(蒋有绪). 2001. Species richness-abundance relationships in four tropical forests on altitudinal gradient in Bawangling Nature Reserve, Hainan. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), **25**(3): 291 – 297. (in Chinese)
- Zang R-G(臧润国), Yang Y-C(杨彦成), Liu J-Y(刘金燕) and Yu S-X (余世孝). 1999. Gaps and their natural disturbance regimes in the tropical montane rain forest of Hainan Island. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), **35**(1): 2 – 8. (in Chinese)

(责任编辑:孙大川)