

热带森林中的斑块动态与物种多样性维持^{*}

曹敏¹ 付先惠¹ 杨一光² 唐勇¹ 何永涛¹

1(中国科学院西双版纳热带植物园森林生态研究室, 昆明 650223)

2(云南大学生态学与地植物学研究所, 昆明 650091)

摘要 斑块作为景观要素之一,直接影响到景观结构的空间格局及其内部各要素之间的相互关系,其动态也将导致景观格局的变化。异质性的斑块在自然森林中是普遍存在的,这就是说,顶极森林中仍然存在着由不同种类或不同生长时期的植物种群组成的森林斑块。由自然或人为干扰所驱动的森林生长循环导致了这些斑块在空间上的镶嵌,对于特定的地域片段,也导致了不同生长时期的森林斑块的周期性循环。

在热带森林中,森林的生长循环由林窗期(gap phase)、建群期(building phase)和成熟期(mature phase)构成。在成熟林中,大林窗的出现创造了生境的异质性,光照的增强、温度的升高以及湿度的降低不利于顶极树种的生长,而先锋树种则常常成为林窗空地的成功占领者,这就改变了斑块的质地和属性。随着森林斑块的发育,短命速生的先锋树种所形成的林冠又为顶极树种的生长创造了有利条件,由于先锋树种本身不能在自己的林冠下更新,使得林窗中的树种成分发生替代和变化,最终将恢复到近似于先前成熟林的结构,从而实现了森林斑块的循环。

显而易见,森林动态的过程也意味着物种成分的循环。在林窗期、建群期和成熟期的不同生境条件的选择下,物种结构出现相应的替代和轮回,因此,热带森林景观中物种多样性的维持机制应该是一个动态的过程,这一循环特性同时也是我们监控和预测热带自然森林景观格局变化的一个重要依据。

关键词 景观,斑块动态,物种多样性,热带森林

Patch dynamics in tropical forests and the maintenance of tree species diversity/ CAO Min¹⁾, FU Xian-Hui¹⁾, YANG Yi-Guang²⁾, TANG Yong¹⁾, HE Yong-Tao¹⁾

Abstract As one of the elements contributing to landscape, patches have direct effects on the spatial patterns of landscape and functional interactions among the landscape cells. Patch dynamics leads to the change in landscape patterns. Heterogeneous patches commonly occur in tropical forests. This is to say, climax forest also maintains patches of different species composition and community structure. Forest growth cycle induced by natural events or human disturbance brings about the spatial mosaic of different patches. In any spot of forest, the patches at different growth phases, i. e., gap phase, building phase and mature phase, turn over. In the process of the growth cycle, the replacement of floristic elements takes place, too. These patches, on the other hand, shift on the forest background. The species diversity of tropical forests is maintained in the dynamics of forest patches.

Key words landscape, patch dynamics, species diversity, tropical forest

Authors' address 1) Department of Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223

2) Institute of Ecology and Geobotany, Yunnan University, Kunming 650091

据估计,热带森林维持了全球50%以上的物种,而其面积仅占全球陆地面积的7%(Wilson, 1988)。因此,作为物种多样性高度富集的生态系统,热带森林在维护全球生物多样性中

^{*} 云南省自然科学基金项目(1999C0089M)和中国科学院九五重点项目(KZ952-S1-101)资助
收稿日期:1999-09-27;修改稿收到日期:2000-02-29
曹敏 e-mail: caom@public.km.yn.cn

的作用是不可估量的。物种是构成森林生态系统的主体成分。长期的生物演化历史使得生态系统中的各物种之间、物种与环境之间建立了相互适应和相互依存的关系,而这种关系又反映在物种的生活史对策中,进而导致了森林生态系统多样化的生态学过程,这就是自然森林维持物种多样性的机制和原理。由于热带地区的高温高湿环境,这些过程在热带森林中得到了充分的发挥和表现。本文讨论了热带森林中的斑块成因、动态规律及其在维持森林物种多样性中的作用。

1 斑块的成因

本文论及的热带森林中的斑块是指在外貌上、结构上和种类组成上与顶极森林有所不同的异质性群落片段。在热带森林中,有三类原因能够导致斑块的形成,即林冠树木正常的生物死亡、极端的自然事件或自然灾害以及人为干扰。

树木自然死亡的频率往往取决于森林的性质。在顶极森林中,由于林冠树种的寿命相对较长(有时长达数百年),因此,自然死亡的频率往往是很低的。而次生林(演替群落)的优势树种常常是由先锋树种组成,这些树种的特性是生长迅速,但寿命短暂。经过5年的观测资料显示,巴拿马的Barro Colorado岛上的热带半落叶林成熟林中径围60 cm以上的树木死亡率是每年0.8%~1.3%,平均林冠期望寿命是96.5年,而次生林的死亡率是每年2%左右,平均林冠期望寿命是56.6年(Putz & Milton, 1982)。在热带美洲的雨林中,树木每年的死亡率为0.7%~3.1%(Phillips & Gentry, 1994)。在印度喀拉拉邦的热带湿性常绿林中,每年每公顷平均有1.13个林窗形成,林窗的循环周期为83年(Chandrashekara & Ramakrishnan, 1994)。西双版纳的先锋树种山黄麻(*Trema orientalis*),能够在经过刀耕火种后的休闲地上快速侵占并形成单优的森林斑块。与周围的雨林植被(本底)相比,此类斑块具有较矮的林冠(通常是5~10 m)、均匀整齐的外貌和单一的林冠树种,群落的物种成分也相对贫乏(Zhang & Cao, 1995; Cao & Zhang, 1996)。然而山黄麻的寿命也很短,一般仅达20~30年(在当地又称短命树),在其死亡后将被其它树种甚至群落替代,导致了新的森林斑块的形成。

许多自然事件或灾害都能导致异质性森林斑块的出现,如风暴、干旱、火灾、地震、滑坡等。Whitmore(1978)报道过剧烈的风暴在马来西亚沙捞越的森林中形成了大量的林窗,总面积达80 hm²。同样,在澳大利亚东北部(Webb, 1958)、所罗门岛、加勒比地区(Crow, 1980)也频繁发生飓风和热带气旋的干扰。据估计,澳大利亚东北部的森林遭热带气旋破坏的间隔是3~40年(Webb, 1958),而热带飓风袭击波多黎各森林的频率是每10~30年一次(Wadsworth & Englerth, 1959)。1983年的干旱,导致了东加里曼丹Kutai国家公园原始森林的破坏,在坡地和山脊上37%~71%的林冠树木死亡,在沟谷中有11%的树木死亡。1982年12月中旬至1983年4月中旬,巴拿马中部地区发生严重干旱,降雨量仅为88 mm,而当地往年同期的降雨量则约为215 mm。这次干旱的结果导致了Barro Colorado岛上的热带湿性森林的树木死亡率高达每年3%(1982~1985年),然而在后来的5年中(即1985~1990年,降雨量恢复正常后)树木死亡率则下降到每年2%(Condit et al., 1995)。1989年9月,波多黎各的漫滩棕榈森林受到了名为“Hugo”的热带飓风的袭击,5年之后,其地上树木的生物量积累速率是飓风袭击前的3倍多,有13个以前在林冠中没有的树种通过更新进入了林冠层,并且森林树木的死亡

率是飓风袭击时的2倍,表明了树木死亡率的滞后效应(Frangi & Lugo, 1998)。厄尔尼诺现象的周期性出现,常常导致干旱与强烈降雨的迭加,进而对赤道热带森林造成周期性的破坏(Hartshorn & Bynum, 1999)。可以看出,这些事件的结果往往是在森林中形成林窗(即森林中的空洞或空隙),从而改变森林的林下环境,破坏了原有物种成分的平衡,使得森林中的树木在种群竞争中再次出现新的格局,并且新一轮的竞争过程将要维持若干年,其结果就实现了森林的更新(Vandermeer et al., 1996)。

随着现代科技的高速发展和社会进步,人口数量也快速增长,同时人类改变自然的能力也在不断提高,结果之一就是加大了人类对森林的压力。在对森林的利用过程中,人类的各种经济活动不可避免地对森林产生着越来越大的影响,从而导致了不同类型的森林干扰的出现。一项来自印度尼西亚爪哇地区的研究表明,采集薪炭、木材以及饲料等人类活动已经对当地森林的结构产生了明显的影响。在交通便捷的景观单元中,森林林冠的郁闭度已低于20%,而在相对偏远的景观单元中,森林林冠的郁闭度则高于60%(Smiet, 1992)。即使是目前残留的热带原生森林也已经不同程度地受到了自然和人为方式的复合干扰,尽管有些干扰是短暂的,但其生态学影响是深远的(Foster et al., 1999)。在我国的西双版纳地区,经过40年的开发,当地的原生林覆盖率已从50年代初的60%减少到了90年代初的27%。即使在现存的森林植被中,其群落结构和物种成分也或多或少地发生了变化(Zhang & Cao, 1995)。刀耕火种是当地山民普遍采用的传统耕作方式之一,在人口稀少、森林广袤的地区,经过砍伐火烧后也能够形成人为的干扰斑块。不可否认,干扰(无论是人为的还是非人为的)已经成为森林生态系统固有的一个重要过程,而不同的干扰方式和强度将产生不同的生态学后果(Barnes et al., 1998),甚至导致多元化的演替途径(Cook, 1996)。

2 两类重要的生态学种组

在热带森林中存在着两组极端的森林树种,即先锋树种(pioneer species)和顶极树种(climax species)。由于它们具有明显不同的生物生态学特性,使得他们分别出现在森林的不同发育阶段,而正是由于这两组树种的相互替代,导致了森林生长循环的实现。

先锋树种是需光植物,它们的种子只能在林窗中萌发,幼苗生长也需要强烈的光照条件,因此在林冠覆盖下的荫蔽环境中是找不到先锋树种的。而顶极树种是耐荫植物,它们的种子能够在林冠下萌发(很少在全日照下萌发),幼苗也能在林冠下生长并形成幼苗库(Swaine & Whitmore, 1988)。由于这两组树种的生态学特性不同(表1),使得它们在森林生态系统过程中所起的作用也不相同。一般说来,先锋树种对于大林窗或林间旷地具有较强的侵占能力,并且由于它们的种子体型小、具有休眠特性,因此能够进入土壤种子库,等候林窗的出现。顶极树种的种子体型较大,含水量高,通常不具有休眠机制,能够在林冠下迅速萌发,并形成受抑制的幼苗库(Whitmore, 1990)。从时间尺度上讲,先锋树种出现于森林更新的早期阶段,而顶极树种出现于森林更新的中、后期阶段。

当然,除了上述两组树种之外,仍然存在着一些居中的类群,它们在不同的时空尺度上也参与了森林的动态过程。例如,某些耐荫的树种也能在全日照环境下生长,尽管其生长速率已经明显降低;一些需要强光生长条件的树种有时也出现在小林窗中,但只有耐荫的树种能够在这—环境中持续生长(Denslow, 1996)。有些树种无论在弱光照条件下还是在强光照条件下都能够迅速生长(Poorter, 1999)。

表 1 热带雨林中先锋树种与顶极树种的某些主要特征

Table 1 Some main characters of pioneer and climax tree species in tropical rain forests

	先锋树种 Pioneer	顶极树种 Climax
常见的其他名称 Common alternative names	需光种、不耐荫种、次生种 Light-demander , (shade-) intolerant , secondary	耐荫种、原生种 Shade-bearer , primary
萌发特性 Germination	仅在具有全日照的林窗中萌发 Only in canopy gaps open to the sky which receive some full sunlight	通常在林冠下 Usually below canopy
幼苗 Seedlings	在荫蔽的林冠下不能存活 Cannot survive below canopy in shade , never found there	能够在荫蔽的林冠下存活 ,形成幼苗库 Can survive below canopy , forming a "seedling bank"
种子 Seeds	种子小 ,数量多 ,有时连续生产种子 ,早熟 Small , produced copiously and more or less continuously , and from early in life	种子通常很大 ,数量不多 ,每年 (或者更长时间) 结一次种子 ,仅在完成高生长之后结种子 Often large , not copious , often produced annually or less frequently and only on trees that have (almost) reached full height
种子库 Soil seed bank	在土壤种子库中大量出现 Many species	很少 Few species
散布 Dispersal	风播或动物传播 ,距离可达很远 By wind or animals , often for a considerable distance	多种方式 ,包括重力传播 ,距离一般很近 By diverse means , including gravity , sometimes only a short distance
休眠 Dormancy	具有休眠能力 (正统型种子) ,因此常见于森林土壤种子库中 Capable of dormancy (orthodox) , commonly abundant in forest soil as a seed bank	通常不具备休眠能力 (顽拗型种子) ,很少在森林土壤种子库中出现 Often with no capacity for dormancy (recalcitrant) , seldom found in soil seed bank
生长速率 Growth rate	固碳率、相对生长速率很高 Carbon fixation rate , unit leaf rate , and relative growth rates high	这些速率相对很低 These rates lower
光补偿点 Compensation point	高 High	低 Low
高生长 Height growth	快 Fast	通常很慢 Often slow
叶片寿命 Leaf life	短 ,循环速率高 Short , high turn-over rate	长 ,循环速率低 Long , slow turn-over rate
虫食特征 Herbivory	叶片敏感 ,柔软 ,化学防御能力弱 Leaves susceptible , soft , little chemical defense	叶片有时不太敏感 ,因为叶片较硬 ,或具备毒性化学成分 Leaves sometimes less susceptible due to mechanical toughness or toxic chemical
木材 Wood	颜色淡 ,密度低 ,不硅质化 Usually pale , low density , not siliceous	淡色到深色 ,密度从低到高 ,有时硅质化 Variable , pale to very dark , low to high density , sometimes siliceous
生态幅 Ecological range	宽 Wide	有时很窄 Sometimes narrow
寿命 Longevity	常常很短 Often short	有时很长 Sometimes very long

From Whitmore (1990)

3 森林的生长循环

林窗的出现创造了森林环境的异质性。与林冠下的荫蔽环境相比,林窗中辐射状况的变化及温湿度的差异导致了森林小环境(包括土壤理化性质)的改变,原先的顶极树种的幼苗不能在大林窗中更新。而这一环境则有利于埋藏在土壤种子库中以及随种子雨进入的先锋树种的种子萌发,其幼苗将迅速侵占林窗,并逐渐填充林窗空间。由于先锋树种生长迅速,短期内能够形成密闭的林冠覆盖,这就为顶极树种的更新创造了有利环境。然而,由于先锋树种的种子不能在林冠环境下萌发,幼苗不能良好生长,加之先锋树种的寿命短暂,所以最终将被顶极树种取代,从而回复到类似于先前森林的群落结构和环境,这就是森林的生长循环(Whitmore, 1978, 1989, 1990)。

事实上, Watt (1947) 已经将上述的森林生长循环过程划分为三个时期(阶段),即林窗期、建群期、成熟期。这三个时期无论是在树种成分、群落结构和森林环境等方面都互不相同,并且具有循环轮回的特征,其结果导致了不同生长时期的森林片段在空间上的镶嵌分布格局,这一观点又被称之为森林更新的镶嵌循环理论(Richards, 1952)。可以看出,林窗期无疑是森林更新的起始时期,而干扰则成为森林动态的重要驱动因素。当然,循环不仅仅是发生在热带森林中, Russell (1998) 指出,所有的生物学系统都存在着时间和空间上的循环过程,并且这种循环可以在不同的尺度上得到测定和模拟。

4 森林斑块与物种多样性维持

如果将构成森林生长循环过程的林窗期、建群期和成熟期的相应森林片段看作异质性的森林斑块,这一过程将具有重要的景观生态学意义。首先,在热带森林景观中,斑块是动态的,并且在时间上存在着一个由干扰引起的周期性循环,表现为林窗期、建群期、成熟期的森林斑块的循环(Cao, 1998)。从理论上讲,由于森林的循环速率(即在森林中的特定位置上两次林窗出现之间的平均时间间隔)是可以测定的(Hartshorn, 1978; Brokaw, 1982a, 1982b; Denslow, 1987),因此森林的镶嵌结构和斑块的循环速率也是可以预测的(Martinez-Ramos et al., 1988)。其次,从空间分布来看,不同生长时期的森林斑块是镶嵌分布的,并且这些斑块可以在森林背景上漂移,而斑块的这种运动规律也是可以预测的。Petraitis & Latham (1999) 指出,要实现种组之间的相互替代就需要启动一个“开关(switch)”,而启动这个开关需要两个条件:1) 出现一个能够清除原有物种的干扰,而原有的正反馈过程是靠这些物种来维持的;2) 其它物种个体的到来,它们能够将开关转换到由另外一个种组维持的生态学过程。清除物种的这一个干扰过程的尺度必须足够大,并且应有足够的时间允许其它种组的个体在此定居,因此,种组相互替代之间的“开关”是由“尺度(scale)”控制的。也就是说,我们可以通过操纵干扰的时空尺度对其进行实验研究。

需要注意的是,森林斑块的循环是植物种类相互替代的结果(即先锋树种、顶极树种及其它树种的相互替代)。当然,由于植物种类的生活史对策不同,加上干扰带有随机事件的特征,因此对于大多数种类来说,目前还很难具体预测每一个物种在替代过程中的作用,但对于一个特定的地区来说,仍然可以看到一些普遍的规律(Burrows, 1990)。Saldarriaga et al. (1988) 在哥伦比亚和委内瑞拉的 23 块年龄不同的森林样地中的研究发现,在森林演替开始的 10~20 年中,先锋树种是优势种;在 30~40 年的时期,先锋树种被速生长命的树种取代,这些树种在随后的 50 年中成为优势种,并且常常生长在成熟森林中;在 60~80 年的阶段,由于大树死亡、

不同面积的林窗开始出现,又导致了树种成分的再次改变。因此,在特定的时间和空间范围内,先锋树种与顶极树种均共存于不同的森林斑块中,这也许就是热带森林维持物种多样性的重要机制。在分析了 25 个来自世界不同大陆的热带成熟林的样地动态和树种丰富度数据的基础上,Phillips et al. (1994) 发现,样地树木的年平均循环速率与树种丰富度之间存在着强烈的相关趋势,这就是说,样地动态参数(如年平均循环速率等)可以指示森林的树种丰富度,暗示了一定尺度的干扰对于维持热带森林的多样性是十分重要的,尽管他们认为循环速率转而又是被初级生产力所驱动。一项来自哥斯达黎加的研究也表明,坡地上的森林样地循环速率高于山脊上的,这使得树木密度和生境异质性增加,最终导致了较高的树种多样性(Denslow, 1995)。较多的研究显示,在热带森林中,单位面积上的木本种类数量是与树木循环速率呈正相关的(Givnish, 1999)。对巴拿马 Barro Colorado 岛和马来西亚 Pasoh 保护区 50 hm² 森林样地动态数据的比较分析显示,频率控制过程(frequency-dependent processes)和随机事件(机遇)在树种多样性的维持中起到了重要的作用(Wills & Condit, 1999)。

由于强调了干扰对森林循环的驱动作用,这一动态的观点与解释物种多样性共存机制的非平衡理论(non-equilibrium hypothesis)具有共同之处。此类理论认为群落的物种组成很难达到平衡状态,高度的物种多样性是通过物种成分的不断变化过程来维持的。例如,当干扰的频率和强度处于中度水平时,群落的物种多样性最高,因为干扰阻碍了竞争排斥,清除了优势种,提供了物种入侵的机会,这就是所谓的“中度干扰假说”(intermediate disturbance hypothesis) (Grime, 1973; Horn, 1975; Connell & Slatyer, 1977; Connell, 1978; Huston, 1979; Denslow, 1980; Wilkinson, 1999)。逐渐变化的环境,不断改变着物种竞争能力的排序,如果环境变化的时间尺度与达到竞争排斥所要求的尺度基本一致,这就使得群落中的种间竞争排斥过程很难完成。也就是说,竞争排斥的速度与环境变化的速度有一定的联系,这就是“环境渐变假说”(gradual change hypothesis) (Hutchinson, 1961; Chesson & Huntly, 1997)。如果将中度干扰假说的时间尺度放大到进化生物学的时间尺度,甚至有人提出了“对于特定的进化分支和干扰类型来说,处于中度干扰水平下的物种起源应该是达到最高水平”的观点(Allmon et al., 1998)。可以看出,上述假说的前提条件都是建立在干扰和环境变化对群落中生态学过程的影响基础上的,因此由干扰导致的异质性森林环境,在不同的时间阶段选择了具有不同特性的生态学种组,形成了不同性质的森林斑块,不仅改变了森林景观的格局,而且通过这些斑块在时间上的循环以及空间上的镶嵌也实现了森林中物种多样性的维持。当然,在不同的空间尺度上(如景观、斑块、立地),应该对“中度干扰”作出具体的表述,以便于对物种多样性实施最优化管理(Roberts & Gilliam, 1995)。从生态系统生态学的观点来看,动态的多样性格局对于生态系统网络在时空上的组织过程也是至关重要的(Pahl-Wostl, 1995)。反过来,较高的植物多样性也能够提高生态系统的初级生产力,导致生产者对异质性的环境资源更加充分的利用(生态位分异效应),有利于生态系统抵御外来种的入侵(Tilman, 1999)。不言而喻,对这一相互作用过程的深入探讨将为我们监控和预测热带森林的物种多样性动态趋势提供新的思路。

参 考 文 献

- Allmon W D, Morris P J, McKinney M L, 1998. An intermediate disturbance hypothesis of maximal speciation. In: McKinney M L, Drake J A (eds.), *Biodiversity Dynamics: Turnover of Populations, Taxa and Communities*, New York: Columbia University Press, 349 ~ 376
- Barnes B V, Zak D R, Denton S R, Spurr S H, 1998. *Forest Ecology* (4th edition). New York: John Wiley & Sons, Inc, 409 ~ 442

- Brokaw N V L, 1982a. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica*, **14**: 158 ~ 160
- Brokaw N V L, 1982b. Treefalls, frequency, timing and consequences. In: Leigh E G Jr, Rand A S, Windsor D M (eds.), *The Ecology of a Tropical Forest—Seasonal Rhythms and Long-term Changes*, Washington D. C.: Smithsonian Institution Press, 101 ~ 108
- Burrows C J, 1990. Processes of Vegetation Change. London: Unwin Hyman, 330 ~ 358
- Cao Min, 1998. Canopy gap, soil seed bank and tropical forest dynamics. In: Jiang Hanqiao, Ou Xiaokun (eds.), *Biodiversity Conservation and Sustainable Development in the Biosphere Reserves*, Kunming: Yunnan University Press, 220 ~ 229
- Cao Min, Zhang Jianhou, 1996. An ecological perspective on shifting cultivation in Xishuangbanna, SW China. *Wallaceana*, **78**: 21 ~ 27
- Chandrashekhara U M, Ramakrishnan P S, 1994. Vegetation and gap dynamics of a tropical wet evergreen forest in the Western Ghats of Kerala, India. *Journal of Tropical Ecology*, **10**: 337 ~ 354
- Chesson P, Huntly N, 1997. The role of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. *American Naturalist*, **15**: 519 ~ 553
- Condit R, Hubbell S P, Foster R B, 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs*, **65**(4): 419 ~ 439
- Connell J H, 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199**: 1302 ~ 1309
- Connell J H, Slatyer R O, 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *American Naturalist*, **111**: 1119 ~ 1144
- Cook J E, 1996. Implications of modern successional theory for habitat typing: a review. *Forest Science*, **42**(1): 67 ~ 75
- Crow T R, 1980. A rain forest chronicle: a 30 year record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. *Biotropica*, **1**: 42 ~ 55
- Denslow J S, 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia*, **46**: 18 ~ 21
- Denslow J S, 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**: 431 ~ 451
- Denslow J S, 1995. Disturbance and diversity in tropical rain forests: the density effect. *Ecological Applications*, **5**: 962 ~ 968
- Denslow J S, 1996. Functional group diversity and responses to disturbance. In: Oriens G H, Dirzo R, Cushman J H (eds.), *Biodiversity and Ecosystem Processes in Tropical Forests*. Berlin: Springer-Verlag, 127 ~ 151
- Foster D R, Fluet M, Boose E R, 1999. Human or natural disturbance: landscape-scale dynamics of the tropical forests of Puerto Rico. *Ecological Applications*, **9**(2): 555 ~ 572
- Frangi J L, Lugo A E, 1998. A flood plain palm forest in the Luquillo Mountains of Puerto Rico five years after hurricane Hugo. *Biotropica*, **30**(3): 339 ~ 348
- Givnish T J, 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology*, **87**: 193 ~ 210
- Grime J P, 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, **242**: 244 ~ 247
- Hartshorn G, Bynum N, 1999. Tropical forest synergies. *Science*, **286**: 2093 ~ 2094
- Hartshorn G S, 1978. Treefalls and tropical forest dynamics. In: Tomlinson P B, Zimmermann M H (eds.), *Tropical Trees as Living Systems*, Cambridge: Cambridge University Press, 617 ~ 638
- Horn H S, 1975. Markovian properties of forest succession. In: Cody M L, Diamond J (eds.), *Ecology and Evolution of Communities*, Cambridge, Mass.: Belknap, 196 ~ 211
- Huston M, 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, **113**: 81 ~ 101
- Hutchinson G E, 1961. The paradox of the plankton. *American Naturalist*, **95**: 137 ~ 145
- Martinez-Ramos M, Sarukhan J, Pinero D, 1988. The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics: the case of *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas tropical rain forest. In: Davy A J, Hutchings M J, Watkinson A R (eds.), *Plant Population Ecology*, Oxford: Blackwell Scientific Publications, 293 ~ 313
- Pahl-Wostl C, 1995. The Dynamic Nature of Ecosystems: Chaos and Order Entwined. New York: John Wiley & Sons, Inc, 30 ~ 43
- Petraitis P S, Latham R E, 1999. The importance of scale in testing the origins of alternative community states. *Ecology*, **80**(2): 429 ~ 442
- Phillips O L, Gentry A H, 1994. Increasing turnover through time in tropical forests. *Science*, **263**: 954 ~ 958
- Phillips O L, Hall P, Gentry A H, Sawyer S A, Vasquez R, 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings National Academy of Sciences USA*, **91**: 2805 ~ 2809
- Poorter L, 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of mor-

- phological and physiological traits. *Functional Ecology*, **13**: 396 ~ 410
- Putz F E, Milton K, 1982. Tree mortality rates on Barro Colorado Island. In: Leigh E G Jr, Rand A S, Windsor D M (eds.), *The Ecology of a Tropical Forest—Seasonal Rhythms and Long-term Changes*. Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press, 95 ~ 100
- Richards P W, 1952. The Tropical Rain Forest. Cambridge: Cambridge University Press, 49 ~ 53
- Roberts M R, Gilliam F S, 1995. Patterns and mechanisms of plant diversity in forested ecosystems: implications for forest management. *Ecological Applications*, **5**(4): 969 ~ 977
- Russell G J, 1998. Turnover dynamics across ecological and geological scales. In: McKinney M L, Drake J A (eds.), *Biodiversity Dynamics: Turnover of Populations, Taxa, and Communities*, New York: Columbia University Press, 377 ~ 404
- Saldarriaga J G, West D C, Tharp M L, Uhl C, 1988. Long term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology*, **76**: 938 ~ 958
- Smiet A C, 1992. Forest ecology on Java: human impact and vegetation of montane forest. *Journal of Tropical Ecology*, **8**: 129 ~ 152
- Swaine M D, Whitmore T C, 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, **75**: 81 ~ 86
- Tilman D, 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, **80**(5): 1455 ~ 1474
- Vandermeer J, Boucher D, Perfecto I, de la Cerda I G, 1996. A theory of disturbance and species diversity: evidence from Nicaragua after hurricane Joan. *Biotropica*, **28**(4a): 600 ~ 613
- Wadsworth F H, Englerth G H, 1959. Effect of the 1956 hurricane on forests in Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science*, **20**: 38 ~ 51
- Watt A S, 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, **35**: 1 ~ 22
- Weaver P L, 1986. Hurricane damage and recovery in the montane forests of the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science*, **22**: 53 ~ 70
- Webb L J, 1958. Cyclones as an ecological factor in tropical lowland forest, North Queensland. *Australian Journal of Botany*, **6**: 220 ~ 228
- Whitmore T C, 1978. Gaps in the forest canopy. In: Tomlinson P B, Zimmermann M H (eds.), *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge: Cambridge University Press, 639 ~ 655
- Whitmore T C, 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, **70**(3): 536 ~ 538
- Whitmore T C, 1990. An Introduction to Tropical Rain Forests. Oxford: Clarendon Press, 23 ~ 28, 99 ~ 132
- Wilkinson D M, 1999. The disturbing history of intermediate disturbance. *Oikos*, **84**: 145 ~ 147
- Wills C, Condit R, 1999. Similar non-random processes maintain diversity in two tropical rainforests. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **266**: 1445 ~ 1452
- Wilson E O, 1988. The current state of biological diversity. In: Wilson E O, Peter F M (eds.), *Biodiversity*, Washington, D. C.: National Academy Press, 3 ~ 18
- Zhang Jianhou, Cao Min, 1995. Tropical forest vegetation of Xishuangbanna, SW China and its secondary changes, with special reference to some problems in local nature conservation. *Biological Conservation*, **73**(3): 229 ~ 238

(本文责任编辑:孙大川)