



•研究报告•

# 海南尖峰岭热带山地雨林60 ha大样地 木本植物性别系统数量特征

王颖灿<sup>1</sup> 林家怡<sup>1</sup> 许 涵<sup>2\*</sup> 林明献<sup>3</sup> 李意德<sup>2</sup>

1(华南农业大学林学与风景园林学院, 广州 510642)

2(中国林业科学研究院热带林业研究所, 广州 510520)

3(中国林业科学研究院热带林业研究所试验站, 海南乐东 572542)

**摘要:** 热带山地雨林中植物不同性别系统的数量和空间分布特征如何? 是否受自然环境条件影响? 这些问题的回答有助于更深入理解群落物种多样性是如何形成的。本文以海南尖峰岭热带山地雨林60 ha大样地中胸径大于1 cm的木本植物为研究对象, 描述了样地内木本植物性别系统的数量特征, 分析了雌雄异株植物空间分布与地形因子的相关关系。结果表明: 大样地内289种木本种子植物中有两性花植物176种, 单性花植物113种; 在单性花植物中, 51种为雌雄同株, 62种为雌雄异株。单性花植物植株数占所有植株总数的36.2%; 雌雄异株植物植株数占所有植株总数的21.5%, 占单性花植物植株数的59.5%。在20 m × 20 m样方的空间尺度, 雌雄异株植物呈现聚集分布的物种共有31种。以20 m × 20 m样方为分析单元, 雌雄异株植物种类的性别比例与海拔、凹凸度和坡度呈弱正相关; 个体相对多度仅和海拔呈弱正相关, 与坡度和凹凸度无相关; 而3个性别系统多样性指数与海拔、凹凸度和坡度均无显著关联。可见雌雄异株植物在海南热带山地雨林中占据了较大的比例, 但大部分种类种群较小, 其数量分布特征与地形因素紧密相关, 雌雄异株植物的存在对群落物种多样性的形成有较大贡献。

**关键词:** 海南; 热带雨林; 固定样地; 多样性; 雌雄异株植物; 地形

## Numerical characteristics of plant sexual system of the woody plants in the 60 ha plot in the tropical rain forest in Jianfengling, Hainan Island

Yingcan Wang<sup>1</sup>, Jiayi Lin<sup>1</sup>, Han Xu<sup>2\*</sup>, Mingxian Lin<sup>3</sup>, Yide Li<sup>2</sup>

1 College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642

2 Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520

3 Experimental Station of Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Ledong, Hainan 572542

**Abstract:** How plants with different sexual systems grow and distribute in the community? Are they influenced by environmental factors? The answer to these questions is helpful to understand how species diversity is shaped in the plant community. This study summarized the numerical characteristics of sexual systems and the relationship between the distribution of dioecious plants and the topographical factors. Results showed that of the 289 woody seed plants recorded in the 60 ha plot, 176 species are bisexual plants and 113 species are unisexual plants. Of the 113 unisexual species, 51 are monoecious and 62 are dioecious plants. The abundance of unisexual plants accounts for 36.2% of all individuals recorded in the whole plot. The dioecious plants account for 21.5% of all individuals recorded and 59.5% of all individuals of unisexual plants in the plot. At the 20 m × 20 m quadrat spatial scale, 31 dioecious species showed aggregated distribution. Proportion of number of dioecious species of all species showed weak and positive correlation with altitude, convex and slope, but relative abundance of dioecious plants only showed weak and positive correlation with altitude. Furthermore, three diversity indices of plant sexual system did not show significant correlation with altitude, convex and slope. In sum, dioecious plants occupy a large proportion but most

研究报告

species only have relatively small population in the tropical mountain rain forest in Hainan, which are closely correlated with the topographical factors by the changes of numerical characteristics. The existence of dioecious plants has important contribution to the formation of species diversity in the plant community.

**Key words:** Hainan; tropical rainforest; permanent plot; diversity; dioecious plants; topography

自然界中大多数种子植物都以有性繁殖的方式繁育后代,不同植物类群具有不同形态构造的繁殖器官,繁殖器官的功能也存在巨大差异,这就形成了各式各样的植物性别类型(李同华等,2004; Pannell, 2017)。雄蕊和雌蕊是植物繁殖器官的两个重要组成部分,当繁殖器官不完整,例如缺乏雄蕊或雌蕊时,都可能会对植物的繁殖及后代的更新演替带来一定的影响(Robinson, 2008)。形态上,一朵花同时具雄蕊和雌蕊的称为两性花(bisexual flower),缺乏雌蕊或雄蕊则的称为单性花(unisexual flower)(James, 1991);另外,虽然有一些花形态上呈现为两性花,但功能上却表现为单性花。根据花的形态,植物的性别系统类型可以分为两性花、雌雄异株和雌雄同株。

群落中不同植物性别系统的丰富程度与植物有性生殖的质量、种群的适应性以及群落的分布格局紧密相关,也会影响植物种群的动态、群落的发展进化方向等(颜立红,2007)。大体上来说,群落中两性花植物通常占最大比例,而雌雄同株和雌雄异株植物的比例会有较大差异,这种差异与植物所处的生境或植物群落类型息息相关(Ramirez & Brito, 1990; Chen et al, 2004; Ramirez, 2005; Machado et al, 2006)。近年来,人们对雌雄异株植物性别系统进化及其多样性特征的研究越来越重视(陈心胜,2008; Hultine et al, 2016),探索不同地域或不同类型群落中植物性别系统的数量特征及其空间分布格局形成的影响因素,对于揭示群落物种多样性形成机制和群落结构稳定性等有重要意义(龙茹,2011; Maxime & Pierre-Olivier, 2015)。

热带雨林作为全球生物多样性研究的热点区域,具有丰富的植物和动物资源,吸引了许多学者在此开展与雌雄异株植物相关的研究(Chen & Li, 2008; Maxime & Pierre-Olivier, 2015)。尖峰岭位于海南岛西南部,植被类型丰富,具有典型的热带北缘雨林特征,海拔从低到高有热带半落叶季雨林、热带常绿季雨林、热带山地雨林和山顶苔藓矮林等,其中以热带山地雨林的分布面积最大(李意德等,

2002; 陶晶等,2011)。我国虽然已经在其他森林区域不同植被类型中对雌雄异株植物开展了一系列研究,对于热带森林与性别系统有关的传粉生物学也一直极为关注,但是对海南岛热带雨林区域雌雄异株植物的研究却比较缺乏。

本文以海南尖峰岭地区热带山地雨林建立的1个面积为60 ha的大样地内所有胸径大于1 cm的木本植物为研究对象,描述该大样地内不同植物性别系统的数量特征及其空间分布特点,进一步分析在20 m × 20 m小样方水平地形因子与雌雄异株植物的物种性别比例、相对多度和3个性别系统多样性指数间的相关关系,以期阐明该热带山地雨林区域的植物性别系统数量特征,为探索热带森林多物种维持机制提供更多证据。

## 1 研究区域概况与研究方法

### 1.1 研究区域概况

尖峰岭地区位于海南省南部乐东黎族自治县和东方市交界处( $18^{\circ}20' - 18^{\circ}57' N$ ,  $108^{\circ}41' - 109^{\circ}12' E$ ),总面积约640 km<sup>2</sup>。地貌类型为丘陵台地占10%,山地占90%。尖峰岭地属低纬度热带岛屿季风气候,干湿季明显,雨季从5—10月,旱季从11月至次年4月。热带山地雨林是尖峰岭地区分布面积最大的植被类型,这里保存着较完整的热带原始森林(蒋有绪和卢俊培,1991; 曾庆波等,1997; 李意德等,2002, 2012)。

60 ha大样地附近自动气象观测站2010—2012年观测数据显示(站区海拔820 m),年降水量介于1,305—3,686 mm之间,年平均气温为19.8℃,最冷月和最热月平均温度为10.8℃和27.5℃(许涵等,2015a)。

### 1.2 样地设置与植被调查

样地整体地势为从较为平缓的西南角向东北角陡峭的山脊逐渐过渡抬升。将样地用全站仪定位分隔成1,500个20 m × 20 m的样方,记录每个样方内胸径 ≥ 1.0 cm的木本植物、藤本植物、枯立木和

倒木的种类、分枝或萌条状况、生长状态, 测量每个植株在样方内的相对坐标、胸径和树高等(许涵等, 2015b)。

### 1.3 植物物种性别系统的确定

植物名称确定参考《中国植物志》和*Flora of China* ([www.efloras.org](http://www.efloras.org))。目前, 依据花的雌蕊和雄蕊有无等属性, 可以细致地将植物物种性别系统划分为: 两性花(hermaphroditism)、雌雄同株(monoecy)、雌雄异株(dioecy)、雄全同株(andromonoecy)、雌全同株(gynomonoecy)、雄全异株(androdioecy)、雌全异株(gynodioecy)、三性花同株(trimonoecy)、三性花异株(trioecy)共9种(黄双全和郭友好, 2000; Renner, 2014)。但在实际划分时, 因为后6种在自然界的物种数量相对较少, 可以将植物的性别系统类型分成3大类型: 两性花、雌雄异株(指具单性花的种子植物的雌花和雄花分别生长在不同植株, 包括雄全异株、雌全异株、三性花异株)、雌雄同株(指具单性花的种子植物的雄花和雌花生于同一植株, 包括雄全同株、雌全同株、三性花同株)(陈心胜, 2008)。

### 1.4 群落物种及性别系统多样性指标

(1) 物种丰富度指数: 即样方内的物种数(McIntosh, 1967)。

(2) 种群重要值:

$$IV_i(\%) = [DR_i(\%) + FR_i(\%) + CR_i(\%)]/3 \quad (1)$$

式中,  $IV_i$ 、 $DR_i$ 、 $FR_i$ 、 $CR_i$ 分别为第*i*种性别系统或第*i*种植物的重要值、相对密度、相对频度和相对胸高断面积。第*i*种性别系统的相对密度、相对频度、相对胸高断面积是第*i*种性别系统的多个种相加后所得, 因此第*i*种性别系统重要值也是多个种相加后得到的(龙茹, 2011)。

(3) 相对多度:  $P_i(\%) = 100 \times$  样方中某性别系统植株数/样方植株总数  $\quad (2)$

(4) 多样性指数:

Shannon-Wiener指数(Shannon, 1949):

$$H = -\sum P_i P_i \quad (3)$$

Simpson指数(Simpson, 1949):

$$D = 1 - \sum P_i^2 \quad (4)$$

Pielou均匀度指数(Pielou, 1975):

$$J = H/\ln S \quad (5)$$

式中,  $P_i$ 为第*i*种植物性别系统类型的相对多度,  $S$ 为

物种数或植物性别系统类型总数。

(5) 性别比例: 某样方雌雄异株植物的物种数占该样方总物种数的百分比。

$$\text{性别比例}(\%) = 100 \times \frac{\text{样方内雌雄异株植物的物种数}}{\text{样方内总物种数}} \quad (6)$$

(6) 样方水平的性别系统多样性指数: 根据公式(2)–(4)分析, 但公式中的*i*指第*i*种性别系统,  $S$ 代表性别系统的种数(龙茹, 2011)。

### 1.5 物种空间格局分布形式分析

采用Ripley的L函数来进行空间格局和空间关系分析, 通过 $L(t) = K(t)/\pi - t$ 进行单变量空间分布格局分析, 采用99次Monte Carlo随机模拟构建99%置信区间。当 $L(t)$ 大于上包迹线, 变量在0.01水平上时, 表示物种呈显著聚集分布;  $L(t)$ 位于上下包迹线之间, 表示物种呈随机分布;  $L(t)$ 小于下包迹线, 表示物种呈均匀分布(Diggle, 1983; 杜荣骞, 2009; 许涵等, 2015b)。

### 1.6 雌雄异株植物与地形因子的关联性分析

样方水平的地形因子(海拔高度、坡度、凹凸度等)计算方法参考Yamakura等(1995)。

统计样方水平雌雄异株植物的物种性别比例、相对多度、3个性别系统多样性指数, 并与各个样方的海拔、坡度、凹凸度进行偏相关分析, 通过分析得到的相关系数 $r$ 来判断两者间的关系(杜荣骞, 2009)。当 $0 \leq |r| < 0.3$ 时, 两者无相关; 当 $0.3 \leq |r| < 0.5$ 时, 两者呈弱相关; 当 $0.5 \leq |r| < 0.8$ 时, 两者呈显著相关; 当 $0.8 \leq |r| \leq 1.0$ 时, 两者呈高度相关。

## 2 结果

### 2.1 群落物种的基本组成

60 ha大样地内共记录到439,676株确定分类地位的存活乔灌木植株(胸径 $\geq 1.0$  cm), 除61个植株未确定种名外, 其他分属于290个物种(含黑桫椤 *Alsophila podophylla*)、155属和62科(含桫椤科)。大样地内重要值大于2.0的有6个种, 即: 大叶蒲葵 (*Livistona saribus*)、白颜树(*Gironniera subaequalis*)、厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)、油丹(*Alseodaphne hainanensis*)、四蕊三角瓣花(*Prismatomeris tetrandra*)和海南韶子(*Nephelium topengii*)。其中, 单性花植株共159,292株, 占所有植株数量的36.2%; 雌雄异株植物有94,701株, 占所有植株数量的21.5%, 占单性

花植株总数的59.5%。

## 2.2 物种和科水平的植物性别系统概况

在61个木本种子植物科中，有34个科全部是两性花植物；7个科全部是雌雄异株植物(罗汉松科、交让木科、榆科、冬青科、无患子科、漆树科、柿科)；5个科全是雌雄同株植物(桦木科、壳斗科、橄榄科、槭树科、胡桃科)；其余15个科的植物包括两种以上的性别系统，其中棕榈科包含了3种性别系统。

在289种木本种子植物中，有176种(60.9%)属于两性花植物，113种(39.1%)属于单性花植物；雌雄同株的物种有51种，雌雄异株的物种有62种，分别占总物种数的17.7%和21.5%。

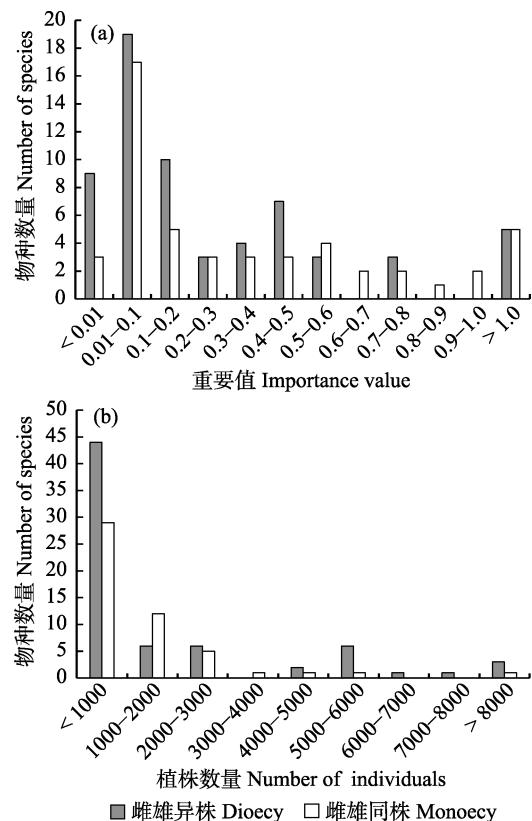
表1列出了样地内重要值 $\geq 1.0$ 的雌雄同株和雌雄异株的植物。绝大多数单性花植物种类的重要值在0.01–0.1之间(图1a)，雌雄同株性别系统的重要值累加为19.3，雌雄异株性别系统的重要值累加为20.0。大样地中大多数单性花植物的植株数量在1,000以下，而只有1个雌雄同株物种和3个雌雄异株物种的植株数量在8,000以上(图1b)。说明大部分单性花植物在大样地内种群相对较小。

## 2.3 样方水平的植物性别系统对应的植株数量和相对多度

1,500个样方中有648个样方植株数目在

**表1 60 ha大样地内重要值 $\geq 1.0$ 的雌雄同株和雌雄异株植物**  
Table 1 Monoecious and dioecious species with importance value larger than 1.0 in the 60 ha plot

性别系统 Sexual system	种名 Species	植株数量 No. of individuals	重要值 Importance value
雌雄同株 Monoecy	红柯 <i>Lithocarpus fenzlianus</i>	1,752	2.0
	变色山槟榔 <i>Pinanga baviensis</i>	14,753	1.4
	杏叶柯 <i>Lithocarpus amygdalifolius</i>	1,360	1.3
	托盘青冈 <i>Cyclobalanopsis patelliformis</i>	1,207	1.1
	海南蕈树 <i>Altingia obovata</i>	1,793	1.1
雌雄异株 Dioecy	白颜树 <i>Gironniera subaequalis</i>	10,035	3.0
	海南韶子 <i>Nephelium topengii</i>	11,878	2.1
	香果新木姜子 <i>Neolitsea ellipsoidea</i>	15,747	1.9
	东方肖榄 <i>Platea parvifolia</i>	6,423	1.3
	海岛冬青 <i>Ilex goshiensis</i>	4,550	1.1



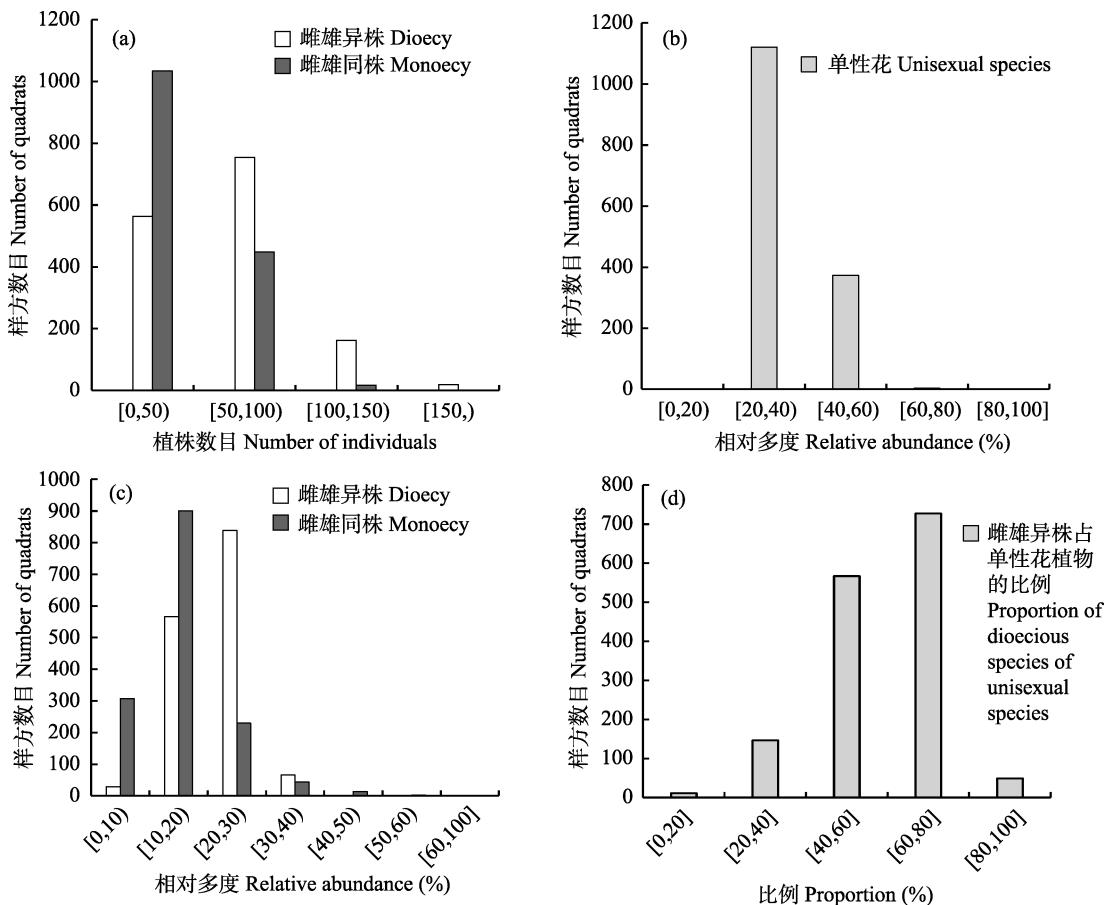
**图1 60 ha大样地内不同重要值(a)和不同植株数量(b)的雌雄异株和雌雄同株植物的物种数量**

Fig. 1 Number of dioecious and monoecious species with different importance value (a) and number of individuals (b) in the 60 ha plot

200–300株之间(密度0.5–0.75株/m<sup>2</sup>)，最多的样方有701个植株(密度1.75株/m<sup>2</sup>)，最少的样方有96个植株(密度0.24株/m<sup>2</sup>)。单性花植株数目最多的样方有290个植株(密度0.725株/m<sup>2</sup>)，最少的样方有21个植株(密度0.05株/m<sup>2</sup>)。

样方内雌雄同株植株数目在50个(密度0.125株/m<sup>2</sup>)以下的样方有1,034个，超过150个(密度0.375株/m<sup>2</sup>)的样方仅有1个(图2a)；植株数目最多的样方有197个植株(密度0.49株/m<sup>2</sup>)，最少的样方有3个植株(密度0.0075株/m<sup>2</sup>)。样方内雌雄异株植株在50–100个(密度0.125–0.25株/m<sup>2</sup>)的样方最多，为755个(图2a)；植株数目最多的样方有196个植株(密度0.49株/m<sup>2</sup>)，最少的样方有10个植株(密度0.025株/m<sup>2</sup>)。

图2b直观地显示出单性花植株的分布状况：相对多度集中在20%–40%和40%–60%间。相对多度最高的样方为75.0%，最低的样方仅有17.2%。单性花所占比例超过50%的样方有42个，占所有样方的



**图2 60 ha大样地内20 m × 20 m样方水平各植物性别系统属性的样方数分布。(a)不同性别系统植株数量的样方数分布; (b)单性花植物相对多度的样方数分布; (c)不同性别系统相对多度的样方数分布; (d)雌雄异株植物占单性花比例的样方数分布。**

Fig. 2 Characteristics of number of quadrats for different plant sexual systems at the 20 m × 20 m quadrat scale in the 60 ha plot. (a) Characteristics of number of quadrats and number of individuals for different sexual systems; (b) Characteristics of number of quadrats and relative abundance for unisexual species; (c) Characteristics of number of quadrats and relative abundance for different sexual systems; (d) Characteristics of number of quadrats and proportion of dioecious species of unisexual species.

2.8%。可见在大多数样方中依然是两性花占优势。但相对多度在20%以下的样方仅有2个,说明样方内的单性花植株也是占有一定比例的。

所有样方内的雌雄异株植株的相对多度集中在10%–30%间(图2c);平均不到50%,最高38.0%,最低4.0%;而雌雄同株植株的相对多度超过50%的有4个样方,最高68.4%,最低1.7%。

从图2d来看,雌雄异株植物在单性花植物中具有一定优势,比例集中在60%–80%和40%–60%间;大于50%的样方有1,148个(76.5%),比例最高达到92.1%,最低为6.7%。

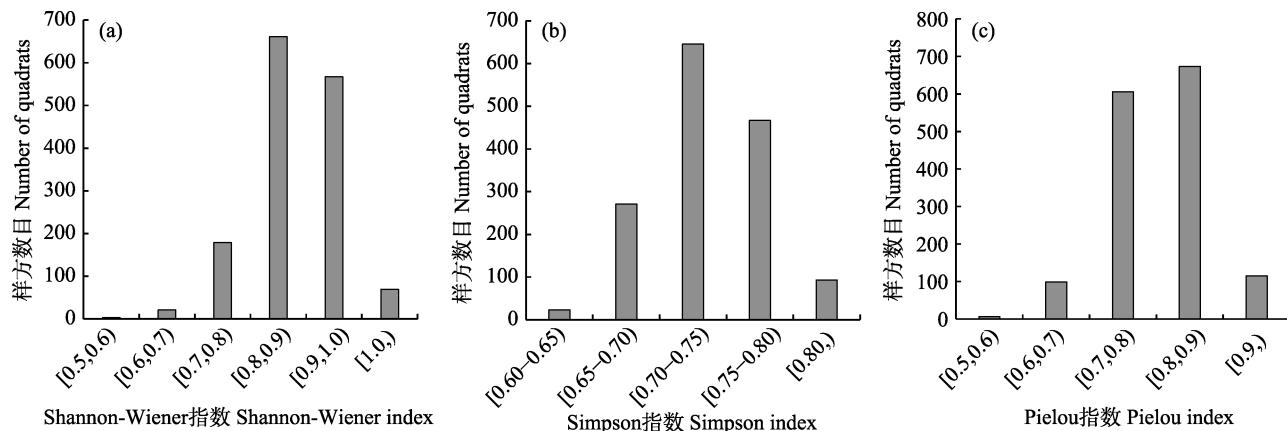
#### 2.4 样方水平的植物性别系统多样性

整个大样地性别系统的Shannon-Wiener指数为0.8992, Simpson指数为0.7290, Pielou均匀度指数为0.8185。

各样方的性别系统多样性指数与样方数量的关系结果显示:样方Shannon-Wiener指数集中在0.8–1.0间(图3a),最高1.0685,最低为0.5553,Shannon-Wiener指数超过整个大样地水平的样方有646个(43.07%)。样方Simpson指数集中在0.7–0.8间(图3b),最高0.8877,最低为0.6194,Simpson指数超过整个大样地水平的样方有831个(55.4%)。样方Pielou均匀度指数集中在0.7–0.9间(图3c),最高0.9726,最低为0.5054,Pielou均匀度指数超过整个大样地水平的样方共有646个(43.07%)。

#### 2.5 与国内外其他4个森林群落的比较

表2比较了海南尖峰岭热带雨林大样地与国内外其他4处森林的不同植物性别系统的比例。结果显示,两性花比例为:国内湖北大老岭落叶阔叶林>海南尖峰岭热带雨林>云南西双版纳热带



**图3 60 ha大样地内20 m × 20 m样方水平的性别系统Shannon-Wiener指数、Simpson指数、Pielou均匀度指数的样方数分布**  
Fig. 3 Number of quadrats with different Shannon-Wiener index, Simpson index, Pielou index for sexual system diversity at the 20 m × 20 m quadrat scale in the 60 ha plot

**表2 海南尖峰岭热带雨林性别系统与国内外4个森林群落的比较**

Table 2 Sexual system comparison among Jianfengling tropical rainforest and four forest communities in China and other countries

地点及植物群落 Site and plant community	物种数 No. of species	不同性别系统占比 Proportion of different sexual systems of total number of species (%)		
		两性花 Hermaphroditic species	雌雄同株 Monoecy	雌雄异株 Dioecy
湖北大老岭落叶阔叶林, 中国 Deciduous broad-leaved forest in Hubei, China (Long, 2011)	306	67.0	20.6	12.4
云南西双版纳热带雨林, 中国 Tropical rainforest in Xishuangbanna, Yunnan, China (Chen & Li, 2008)	394	54.0	19.5	26.1
海南尖峰岭热带雨林, 中国 Tropical rainforest in Jianfengling, Hainan, China	290	60.0	17.7	21.5
拉塞尔瓦热带雨林, 哥斯达黎加 Tropical rainforest in La Selva, Costa Rica (Chen & Li, 2008)	333	65.0	11.4	23.1
砂拉越州热带雨林, 马来西亚 Tropical rainforest in Central Sarawak, Malaysia (Chen & Li, 2008)	711	60.0	14.0	26.0

雨林, 而国外哥斯达黎加和马来西亚的热带雨林居中; 雌雄同株比例为: 国内湖北大老岭落叶阔叶林 > 云南西双版纳热带雨林 > 海南尖峰岭热带雨林, 三者比纬度更低的哥斯达黎加和马来西亚的热带雨林具有更高的雌雄同株比例。雌雄异株比例为: 国内云南西双版纳热带雨林 > 海南尖峰岭热带雨林 > 湖北大老岭落叶阔叶林, 而哥斯达黎加和马来西亚的热带雨林总体上具有较高的雌雄异株比例, 但没有呈现出明显的纬度梯度分布规律。

## 2.6 雌雄异株植物的空间分布格局及其与地形因子的关系

在20 m × 20 m空间尺度上, 大样地内雌雄异株植物聚集分布的物种有31种, 占所有聚集分布物种(127种)的24.4%; 随机分布的雌雄异株植物共有22种, 占所有随机分布物种(155种)的14.2%; 均匀分

布的雌雄异株植物有6种, 占所有均匀分布物种(8种)的75%。此外, 杂色榕(*Ficus variegata*)、微毛柃(*Eurya hebeclados*)、齿叶冬青(*Ilex crenata*)3种植物在大样地里均仅发现1株。

在20 m × 20 m的空间尺度上, 大样地的3个地形因子均和雌雄异株植物的性别比例呈弱正相关; 而相对多度仅与海拔呈弱正相关, 与坡度和凹凸度无相关(表3)。此外, 3个地形因子与各个样方的性别系统3个多样性指标均无显著关联。

## 3 讨论

### 3.1 不同性别系统植物的空间分布

本研究结果显示, 雌雄异株和雌雄同株植物比例在不同区域存在比较明显的变化。与亚热带落叶阔叶林群落相比, 尖峰岭热带雨林大样地雌雄异株

**表3 60 ha大样地地形因子与雌雄异株植物多样性的关联性分析**

Table 3 Relationships among topographical factors and diversity indices of dioecious plants in the 60 ha plot

指标 Indices	海拔 Altitude	坡度 Slope	凹凸度 Convex
性别比例 Proportion of dioecious species of all species in the 60 ha plot	0.487 (+)	0.344 (+)	0.313 (+)
相对多度 Relative abundance of dioecious species of all individuals	0.408 (+)	0.278 (n)	0.275 (n)
Simpson指数 Simpson index	-0.019 (n)	-0.162 (n)	0.192 (n)
Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index	-0.012 (n)	0.163 (n)	-0.187 (n)
Pielou均匀度指数 Pielou index	-0.012 (n)	0.163 (n)	-0.187 (n)

+ 正相关; n: 无相关性。+ Positive correlation with  $P < 0.05$ ; n, No correlation.

植物比例较高, 而雌雄同株植物比例较低; 而与西双版纳、东南亚及美洲的热带雨林相比则相反, 雌雄异株植物比例较低, 而雌雄同株植物比例较高。如果将这种差异与各地的纬度梯度联系起来(纬度梯度: 大老岭 > 西双版纳 > 尖峰岭 > 拉塞尔瓦 > 砂拉越州), 从一定程度上揭示出, 雌雄同株植物物种数目的比例可能与所处的气候带紧密相关, 特别是与纬度梯度相关; 但雌雄异株植物的比例沿纬度梯度没有呈现出明显规律。当然, 不同研究中, 不同学者对雌雄异株植物定义存在一些争议, 这也可能影响不同区域间的相互比较。未来可以采用统一的雌雄异株植物定义标准, 通过进一步综合全球大样地数据及一些已有的森林样地分析结果, 确定是否在全球尺度上雌雄异株和同株植物呈现纬度梯度规律(Chen & Li, 2008)。

### 3.2 雌雄异株植物的分布与生境的关联

影响雌雄异株植物分布和生长的环境因素是较为复杂多样的(胥晓等, 2007; Juvany & Munné-Bosch, 2015), 本研究虽然探讨了雌雄异株植物与生境因子的关联, 但是仅初步分析了大样地的3种主要地形因子(海拔、坡度、凹凸度)与雌雄异株植物物种种性别比例、相对多度和性系统多样性指数的相关性。结果显示, 决定雌雄异株植物多度的主要地理因素是海拔梯度, 3个地形因子与物种种性别比例也有一定关联性, 而地形因子对3个性别系统多样性指数无影响。国内外的一些研究也发现单性花植物更倾向于在高海拔的环境中生存, 在干旱等胁

迫环境中, 雄性植株的比例也会增加(Darwin, 1877; Jing & Coley, 1990; 胥晓等, 2007; Chen et al, 2017)。因此, 除地形因子之外, 未来有必要关注大样地内其他土壤、气候或生物等因素(Graff et al, 2013), 探讨不同雌雄异株或同株植物如何适应生境的筛选。海南尖峰岭还是台风的多发区, 台风的干扰是改变群落组成、结构、物种多样性的重要因素(许涵等, 2008), 因而也可以在未来的进一步研究中探讨台风对雌雄异株植物空间分布和数量特征动态变化的影响。

### 3.3 稀少雌雄异株植物种群的维持

稀少植物的存在是热带雨林高生物多样性得以维持和群落构建的关键。除了环境因素对雌雄异株植物种群维持的影响外, 我们认为还需要关注物种本身种群大小和性别属性对种群维持的影响。图1显示大部分单性花植物在大样地内种群相对较小, 特别是一些雌雄异株植物在样地中非常稀少, 例如在大样地有3种雌雄异株植物(杂色榕、微毛柃、齿叶冬青)均仅有1株。雌雄异株植物需要足够的两种性别的植株才能完成繁衍过程, 那这3种植物以及样地内其他较稀少的雌雄异株植物的繁殖和种群维持就是一个值得关注的问题。

另外, 物种本身的生物学特性及其与其他生物的相互作用也会对植物种群维持产生影响。有研究指出, 尽管严格的雌雄异株可以避免自体受精(self-fertilization)和雌雄功能之间的干扰(male-female interference) (Henry et al, 2018), 但雌雄异株植物的进化只有在传粉者可靠的情况下才变得可能(张大勇, 2004)。这就需要了解雌雄异株植物的传粉方式以及花的更多形态特征, 必要时还需要研究大样地内昆虫和大型动物的活动以及物候等因素在植物繁殖过程中的作用, 比如确定传粉者在性别系统进化中所扮演的角色和重要程度。而对于较为稀少的雌雄异株植物这些传粉过程不易实现, 物种要完成后代繁殖面临更多的挑战。

### 3.4 研究展望

本研究仅在物种水平区分了物种的雌雄异株或同株属性, 进一步研究可以区分某些雌雄异株植物个体水平的雌或雄的性别属性, 再将雌或雄植物个体水平的空间分布与生境或其他生物学特征联系起来。一些种类基于DNA水平的分子标记已经成功应用于鉴定个体水平的雌雄性状, 但对于自然界

大量存在的雌雄异株种类则普及度不高，无法大批量对所有物种的不同个体性别进行鉴定，有待进一步探索合适的分子标记(尹春英和李春阳, 2007; Heikrujam et al, 2015)。未来，随着分子地理学、遗传多样性研究的大量开展，基于分子水平对于性系统的研究将得到更深入的发展，有望解决一些性别鉴定和性别分化的来源问题，为群落中植物性别系统数量特征研究提供更多方法。

致谢：感谢中山大学何玉琳对文献的核对与补充。

## 参考文献

- Chen J, Flemming TH, Zhang L, Wang H, Liu Y (2004) Patterns of fruit traits in a tropical rainforest in Xishuangbanna, SW China. *Acta Oecologica*, 26, 157–164.
- Chen J, Han QQ, Duan BL, Korpelainen H, Li CY (2017) Sex-specific competition differently regulates ecophysiological responses and phytoremediation of *Populus cathayana* under Pb stress. *Plant and Soil*, 421, 203–218.
- Chen XS (2008) Community Level Plant Reproductive Traits of Tropical Rain Forest in Xishuangbanna, SW China. PhD dissertation, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Xishuangbanna, Mengla, Yunnan. (in Chinese with English abstract) [陈心胜 (2008) 西双版纳热带雨林植物群落的繁殖生物学特性研究. 博士学位论文, 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊.]
- Chen XS, Li QJ (2008) Sexual systems and ecological correlates in an azonal tropical forests, SW China. *Biotropica*, 40, 160–167.
- Darwin C (1877) *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*. John Murray, London.
- Diggle PJ (1983) *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. Academic Press, New York.
- Du RQ (2009) *Biostatistics*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [杜荣骞 (2009) 生物统计学. 高等教育出版社, 北京.]
- Graff P, Rositano F, Aguiar MR (2013) Changes in sex ratios of a dioecious grass with grazing intensity: The interplay between gender traits, neighbour interactions and spatial patterns. *Journal of Ecology*, 101, 1146–1157.
- Heikrujam M, Sharma K, Prasad M, Agrawal V (2015) Review on different mechanisms of sex determination and sex-linked molecular markers in dioecious crops—A current update. *Euphytica*, 201, 161–194.
- Henry IM, Akagi T, Tao R, Comai L (2018) One hundred ways to invent the sexes: Theoretical and observed paths to dioecy in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 69, 553–575.
- Huang SQ, Guo YH (2000) Progress in pollination biology. *Chinese Science Bulletin*, 45, 225–237. (in Chinese with English abstract) [黄双全, 郭友好 (2000) 传粉生物学的研究进展. 科学通报, 45, 225–237.]
- Hultine KR, Grady KC, Wood TE, Shuster SM, Stella JC, Whitham TG (2016) Climate change perils for dioecious plant species. *Nature Plants*, 2, 16109.
- James DM (1991) *Botany: An Introduction to Plant Biology*. Saunders College Publishing, Austin.
- Jiang YX, Lu JP (1991) *Ecosystem of Tropical Forest of Jianfengling Mountain, Hainan Island, China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [蒋有绪, 卢俊培 (1991) 中国海南岛尖峰岭热带林生态系统. 科学出版社, 北京.]
- Jing SW, Coley PD (1990) Dioecy and herbivory: The effect of growth rate on plant defense in *Acer negundo*. *Oikos*, 58, 369–377.
- Juvany M, Munné-Bosch S (2015) Sex-related differences in stress tolerance in dioecious plants: A critical appraisal in a physiological context. *Journal of Experimental Botany*, 66, 6083–6092.
- Li TH, Jiang J, Chen JM, Fan SB (2004) The sexual polymorphism of seed plant. *Journal of Northeast Forestry University*, 32, 48–52. (in Chinese with English abstract) [李同华, 姜静, 陈建名, 范士波 (2004) 种子植物性别的多态性. 东北林业大学学报, 32, 48–52.]
- Li YD, Chen BF, Zhou GY, Wu ZM, Zeng QB, Luo TS, Huang SN, Xie MD, Huang Q (2002) *Research and Conservation of Tropical Forest and the Biodiversity: A Special Reference to Hainan Island, China*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [李意德, 陈步峰, 周光益, 吴仲民, 曾庆波, 骆土寿, 黄世能, 谢明东, 黄全 (2002) 中国海南岛热带森林及其生物多样性保护研究. 中国林业出版社, 北京.]
- Li YD, Xu H, Luo TS, Chen DX, Lin MX (2012) *Bio-Checklist of Jianfengling Station*. China Agricultural Press, Beijing. (in Chinese) [李意德, 许涵, 骆土寿, 陈德祥, 林明献 (2012) 尖峰岭生态站生物物种数据集. 中国农业出版社, 北京.]
- Long R (2011) *Study on Community Structure of Deciduous Broad-Leaf Forests and Their Plant Sexual System Diversity in Dalaoling, Hubei Province*. PhD Dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. (in Chinese with English abstract) [龙茹 (2011) 湖北大老岭落叶阔叶林群落结构和植物性系统多样性研究. 博士学位论文, 北京林业大学, 北京.]
- Long R, Shang C, Qu S, Zhang ZX (2011) Distribution pattern of plant sexual system diversity in *Populus lasiocarpa* Oliv. community. *Journal of Beijing Forestry University*, 33, 34–41. (in Chinese with English abstract) [龙茹, 尚策, 曲上, 张志翔 (2011) 大叶杨群落植物性系统多样性的分布格局. 北京林业大学学报, 33, 34–41.]
- Machado LC, Vlópolis A, Sazima M (2006) Plant sexual systems and review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany*, 97, 277–287.

- Maxime RM, Pierre-Olivier C (2015) High incidence of dioecy in young successional tropical forests. *Journal of Ecology*, 103, 725–732.
- McIntosh RP (1967) The continuum concept of vegetation. *The Botanical Review*, 33, 130–187.
- Pannell JR (2017) Plant sex determination. *Current Biology*, 27, 191–197.
- Pielou EC (1975) *Ecological Diversity*. John Wiley & Sons, New York.
- Ramirez N (2005) Plant sexual systems, dichogamy, and herkogamy in the Venezuelan Central Plain. *Flora Jena*, 200, 30–48.
- Ramirez N, Brito Y (1990) Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan Llanos. *American Journal of Botany*, 77, 1260–1271.
- Renner (2014) The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: Dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. *American Journal of Botany*, 101, 1588–1596.
- Robinson J (2008) The Evolution of Flower Size and Flowering Behaviour in Plants: The Role of Pollination and Pre-dispersal Seed Predation. Master dissertation, University of Southampton, UK.
- Shannon CE (1949) Communication theory of secrecy systems. *The Bell System Technical Journal*, 28, 656–715.
- Simpson EH (1949) Measurement of diversity. *Nature*, 163, 688.
- Tao J, Zang RG, Li YD, Mao PL, Lin MX (2011) Characteristic of plant functional groups based on ecophysiological traits in a tropical montane rain forest of Hainan Island, South China. *Scientia Silvae Sinicae*, 47(8), 14–18. (in Chinese with English abstract) [陶晶, 臧润国, 李意德, 毛培利, 林明献 (2011) 海南尖峰岭热带山地雨林生理生态功能群特征. *林业科学*, 47(8), 14–18.]
- Xu H, Li YD, Lin MX, Wu JH, Luo TS, Zhou Z, Chen DX, Yang H, Li GJ, Liu SR (2015a) Community characteristics of a 60 ha dynamics plot in the tropical montane rain forest in Jianfengling, Hainan Island. *Biodiversity Science*, 23, 192–201. (in Chinese with English abstract) [许涵, 李意德, 林明献, 吴建辉, 骆土寿, 周璋, 陈德祥, 杨怀, 李广建, 刘世荣 (2015a) 海南尖峰岭热带山地雨林60 ha动态监测地群落结构特征. *生物多样性*, 23, 192–201.]
- Xu H, Li YD, Luo TS, Chen DX, Lin MX, Wu JH, Li YP, Yang H, Zhou Z (2015b) Jianfengling Tropical Mountain Rain Forest Dynamic Plot: Community Characteristics, Tree Species and Their Distribution Patterns. *China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese)* [许涵, 李意德, 骆土寿, 陈德祥, 林明献, 吴建辉, 李艳朋, 杨怀, 周璋 (2015b) 海南尖峰岭热带山地雨林——群落特征、树种及其分布格局. 中国林业出版社, 北京.]
- Xu H, Li YD, Luo TS, Lin MX, Chen DX, Mo JH, Luo W, Huang H (2008) Influence of typhoon Damrey on the tropical montane rain forest community in Jianfengling, Hainan Island, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 32, 1323–1334. (in Chinese with English abstract) [许涵, 李意德, 骆土寿, 林明献, 陈德祥, 莫锦华, 罗文, 黄豪 (2008) 达维台风对海南尖峰岭热带山地雨林群落的影响. *植物生态学报*, 32, 1323–1334.]
- Xu X, Yang F, Yin CY, Li CY (2007) Research advances in sex-specific responses of dioecious plants to environmental stresses. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18, 2626–2631. (in Chinese with English abstract) [胥晓, 杨帆, 尹春英, 李春阳 (2007) 雌雄异株植物对环境胁迫响应的性别差异研究进展. *应用生态学报*, 18, 2626–2631.]
- Yamakura T, Kanzaki M, Itoh A, Ohkubo T, Ogino K, Chai EOK, Lee HS, Ashton PS (1995) Topography of a large-scale research plot established within a tropical rain forest at Lambir, Sarawak. *Tropics*, 5, 41–56.
- Yan LH (2007) Sexual system and environmental adaptability of vines in Hupingshan Mountain, Hunan Province. *Journal of Northeast Forestry University*, 35, 35–36, 39. (in Chinese with English abstract) [颜立红 (2007) 湖南壶瓶山藤本植物的有性系统及其环境适应性. *东北林业大学学报*, 35, 35–36, 39.]
- Yin CY, Li CY (2007) Gender differences of dioecious plants related sex ratio: Recent advances and future prospects. *Chinese Journal of Applied Environmental Biology*, 13, 419–425. (in Chinese with English abstract) [尹春英, 李春阳 (2007) 雌雄异株植物与性别比例有关的性别差异研究现状与展望. *应用与环境生物学报*, 13, 419–425.]
- Zeng QB, Li YD, Chen BF, Wu ZM, Zhou GY (1997) *Research and Management of Tropical Forest Ecosystem*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [曾庆波, 李意德, 陈步峰, 吴仲民, 周光益 (1997) 热带森林生态系统研究与管理. 中国林业出版社, 北京.]
- Zhang DY (2004) *Plant Life-History Evolution and Reproductive Ecology*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张大勇 (2004) 植物生活史进化与繁殖生态学. 科学出版社, 北京.]

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 时意专)