

海南岛霸王岭热带山地雨林木质藤本垂直结构特征

赵 科,陶建平*,郝建辉,乌玉娜

(西南大学生命科学学院 三峡库区生态环境教育部重点实验室 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室,重庆 400715)

摘要: 木质藤本植物是热带森林结构和功能的重要组成部分,但对于其垂直分布的研究较少。通过对海南岛霸王岭热带山地雨林坡地 8 条样带内胸径 $\geq 0.5\text{cm}$ 的攀援木质藤本进行调查,比较分析了其多度、物种丰富度、径级结构、攀援方式组成、物种组成的垂直结构特征。结果表明:(1)随着高度级增加,木质藤本多度和物种丰富度都呈现出一种先增加后降低的单峰型曲线变化规律。(2)随着高度级增加,木质藤本个体趋于分布在更大径级。在森林底层($0 < 5\text{m}$)和林冠层($\geq 15\text{m}$)分别以 $0.5 - < 1\text{cm}$ 和 $\geq 2\text{cm}$ 径级的木质藤本占优。(3)不同高度级间,不同攀援方式木质藤本个体比例存在显著差异。主茎缠绕类木质藤本在各高度级都占优势,卷须类木质藤本个体比例随高度增加显著降低,根攀类木质藤本呈现相反趋势。(4)随着高度级增加,木质藤本物种优势度明显发生变化。总体来看,木质藤本呈现出一种复杂、有序的垂直结构,这可能决定其对森林动态的影响。

关键词: 木质藤本; 热带山地雨林; 海南岛; 垂直分布; 攀援方式; 径级结构; 物种组成

Vertical structure of lianas in a tropical montane rain forest in Bawangling Nature Reserve, Hainan Island, China

ZHAO Ke, TAO Jianping*, HAO Jianhui, WU Yuna

Key Laboratory of Plant Ecology and Resources of Three Gorges Reservoir Region, Key Laboratory of Eco-environments of Three Gorges Reservoir Region, Ministry of Education, School of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: Lianas (woody vines) are an important component of tropical forests, with a strong impact on forest dynamics. However, the vertical structure of liana communities has been understudied. In the present study, the vertical distribution of liana ($dbh \geq 0.5\text{cm}$) abundance, species richness, size structure, climbing mechanism and species composition were investigated along eight ridge transects in a tropical montane rain forest in Bawangling Nature Reserve, Hainan Island. The results showed that, firstly, both liana abundance and species richness reach their peak at the intermediate height class. With increasing height class, more liana individuals distributed in the larger diameter classes. The individuals in diameter classes of $0.5 - < 1\text{cm}$ and $\geq 2\text{cm}$ are dominant in the forest understorey and canopy, respectively. There are significant differences in stem proportion of different climbing mechanisms among different height classes. Stem twiner represent the chief mechanism in all height classes. The stem proportion of tendrill climbers significantly decreases with increasing height class, while the stem proportion of root climbers increase with increasing height class. Species dominance ranking changes markedly with increasing height class. Generally, lianas show complex but ordered vertical structure patterns in this kind of tropical montane rain forest, and these patterns may determine their effects on forest dynamics.

Key Words: liana; tropical montane rain forest; Hainan Island; vertical distribution; climbing mechanisms; size structure; species composition

木质藤本是热带森林重要结构组分,可以占到木本植物物种数量的 10%—45%^[1]以及叶面积和叶生产

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30770366)

收稿日期:2009-09-15; 修订日期:2009-12-01

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: taojianping@163.com

力的 40%^[2]。它们能增加支柱树木的死亡率^[3-5]、减少其生长^[4,6-7]和繁殖^[8-9]。更为重要的,它们能够影响森林动态的各个方面,如林窗更新、树种组成^[10]、森林碳循环^[11]和水收支^[7]。

在垂直方向上,森林不同层次木质藤本对森林产生不同的影响。在森林冠层,木质藤本通常形成地毯式覆盖^[12],对森林产生遮阴作用。因此,林冠木质藤本与林冠树木间的光竞争被认为是木质藤本影响森林动态的重要方面^[3,13]。然而,林冠以下木质藤本对森林动态的影响也很重要。它们与林冠下层支持树木产生激烈的地下^[7,14-16]和地上^[6,10]竞争,并对树木树干和树冠产生机械损伤^[17]。此外,在森林底层,未找到支持木的木质藤本在高光环境下(如林窗)侧向生长盘绕从而纠结在一起^[4,18],通过遮阴和机械干扰阻碍并延缓树木的林窗更新^[10]。木质藤本在森林垂直方向上的这种不同影响主要取决于它们在森林各层次分布情况,如数量、大小、攀援方式组成、物种组成等,即垂直结构。因此,研究木质藤本垂直结构有利于我们准确区分和评估木质藤本在垂直方向上对森林不同层次的影响,从而深入了解木质藤本对整个森林动态的影响。

目前对于热带森林木质藤本垂直结构的研究较少^[3-4,13],虽然一些学者已经对不同径级木质藤本多度^[3,13]和生物量^[3]的垂直分布进行了研究,但只侧重于对林冠木质藤本的分析,而对木质藤本垂直分布整体规律的研究还未见报道。霸王岭林区是海南岛保护最好且最典型的热带山地雨林分布区^[19]。本文通过对霸王岭热带原始山地雨林木质藤本的调查,从多度和物种丰富度、径级结构、攀援方式及物种组成等几个方面,研究木质藤本垂直结构特征,为进一步研究木质藤本在不同群落高度层次对森林动态的影响奠定基础。

1 研究区概况

霸王岭自然保护区(18°52'—19°12'N, 108°53'—109°20'E)位于海南省昌江县和白沙县交界处,总面积接近 72,000hm²。气候属于热带季风气候,年平均气温 23.6℃,年平均降雨量 1677.1mm,具有明显的雨季(5—10 月份)和旱季(11 月—4 月份)。热带低地雨林和山地雨林是该地区最主要的植被类型。热带低地雨林主要分布在海边 800m 以下的低山地区,但仅存少量原始林呈斑块状分布在霸王岭保护区。目前霸王岭自然保护区最典型的热带山地雨林,海拔分布从 800—1300m^[20]。植被类型按照主要的优势种,大致可以分为两个群系组,即以罗汉松科(Podocarpaceae)的陆均松(*Dacrydium pierrei*)为主要优势种的群系和以壳斗科(Fagaceae)为优势的群系组^[19]。

本研究具体的调查地点在十字岗长臂猿监测平台附近(海拔 900—1000m,坡度 5—10°)的原始山地雨林,土壤为山地黄壤。植被类型以托盘青冈(*Cyclobalanopsis patelliformis*)、刺栲(*Castanopsis hystrix*)、红栲(*lithocarpus fenzelianus*)、栎子青冈(*Cyclobalanopsis blakei*)、米楮(*castanopsis carlesii*)等壳斗科树种为优势树种,林冠层平均高度约为 25m。

2 研究方法

针对热带原始山地雨林坡地,设置 3 块样地,其中两块样地分别设置 3 条样带,另一块样地由于面积不足而设置 2 条样带,共 8 条样带。每条样带为 20m × 50m,同一样地内样带间最小间距不小于 50m,并尽量避开林窗干扰。本研究以扎根于地下并且和其它茎无明显地上连接的木质藤本作为一株独立个体^[21],并记录扎根于样带内胸径 ≥ 0.5cm 的攀援木质藤本(至少攀附一棵树木)的物种名称、攀援方式并测定其胸径、高度。以木质藤本个体藤冠叶片的最大高度作为木质藤本个体高度^[3,13]。木质藤本胸径测定按照 Gerwing 等^[22]提出的标准方法进行。对于具有不规则茎(如:非圆柱型或扁平型)的木质藤本个体,胸径通过公式 $\sqrt{d_1 d_2}$ 计算得到(d_1 :茎最宽距离, d_2 :茎最窄距离)。本研究将木质藤本攀援方式分为 5 种:主茎缠绕、小枝缠绕、卷须、搭靠(包括刺搭或钩搭)、根攀^[4,23]。虽然一些木质藤本物种可能同时采用多种攀援方式,但仅记录其最主要的攀援方式^[23]。

3 统计分析方法

以 5m 为一个高度级,采用上限外排法,将木质藤本高度划分为 5 个高度级:0—<5m, 5—<10m, 10—<15m, 15—<20m, 20—25m。以每个高度级中值(2.5、7.5、12.5、17.5、22.5m)作为各高度级统计数据。采用上限外排法,将木质藤本胸径划分为 7 个径级:0.5—<1cm, 1—<2cm, 2—<3cm, 3—<4cm, 4—<5cm,

5—<10cm, ≥10cm。

对不同高度级木质藤本径级结构、攀援方式组成比较采用 χ^2 检验 (Chi-square Test)。对木质藤本个体数、物种丰富度或不同攀援方式相对多度 (应变变量) 与高度级 (自变量) 的相互关系, 分别采用一元回归分析, 以每条样带 (0.1hm²) 数据作为基本统计分析单位。统计分析前对不同攀援方式个体比例进行反正弦转换, 保证数据正态分布。所有统计分析采用 spss13.0 软件完成, 显著性水平差异设定为 $P < 0.05$ 。

4 结果

4.1 木质藤本物种组成、攀援方式组成和径级结构

在总面积为 0.8hm² 的样带中, 木质藤本 ($dbh \geq 0.5$ cm) 共 787 株 (984 株 hm⁻²), 属于 48 种, 24 科。多度最高的前 10 种木质藤本依次是藤槐 (*Bowringia callicarpa*) (12.2%)、夜花藤 (*Hypserpa nitida*) (8.1%)、瓜馥木长柄变种 (*Fissistigma oldhami* var. *longistipitatum*) (8%)、盾鳞风车子 (*Combretum punctatum*) (7.8%)、崖藤 (*Albertisia laurifolia*) (6.9%)、冷饭藤 (*Kadsura oblongifolia*) (6.0%)、毛叶丁公藤 (*Erycibe hainanensis*) (4.8%)、杜仲藤 (*Parabarium micranthum*) (4.2%)、光叶菝葜 (*Smilax glabra*) (4.2%)、藤榕 (*Ficus hederacea*) (3.7%)。

从攀援方式上来看, 主茎缠绕类木质藤本的多度和丰富度最高, 共 562 株 (占木质藤本总株数的 71.4%) 和 27 种, 其中多度最高的物种是藤槐 (占该类木质藤本总数的 17.1%)。小枝缠绕类木质藤本共 103 株 (13.1%) 和 6 种, 其中多度最高的物种是瓜馥木长柄变种 (61.2%)。根攀类木质藤本物种丰富度最低, 共 47 株 (5.9%) 和 3 种, 其中多度最高的物种是藤榕 (61.7%)。卷须类木质藤本共 45 株 (5.8%) 和 4 种, 其中多度最高的物种是光叶菝葜 (73.3%)。搭靠类木质藤本多度最低, 共 30 株 (3.8%) 和 7 种, 其中多度最高的物种是钩枝藤 (*Ancistrocladus tectorius*) (46.7%)。

从径级分布来看, 0.5—<1cm 径级内木质藤本占到总株数的 29.2%; 1—<2cm 径级内木质藤本个体分布最多, 占到总株数的 39.1%, 之后随径级的增加而后急骤下降; 胸径 ≥2cm 个体占到总株数的 31.6% (图 1)。

4.2 不同高度级木质藤本多度和物种数

随着高度增加, 木质藤本多度先增加再降低, 呈现单峰型曲线 (图 2), 在 5—<10m 高度级最高 (41.2%)。(图 3)。

随着高度增加, 木质藤本的物种数也先增加再降低, 呈现单峰型曲线 (图 4), 在 5—<10m 高度级最多 (39 种) (图 5)。

4.3 不同高度级木质藤本径级结构

随着高度增加, 木质藤本个体趋于分布在更大径级内 (Chi-square Test, Linear-by-Linear, $\chi^2 = 246.8$, $df = 1$, $P < 0.001$)。在高度 5m 以下 (森林底层), 木质藤本集中分布于 0.5—<1cm 径级内 (67.4%)。在 5—<15m 高度范围内, 1—<2cm 径级个体占优 (46.5%)。随着高度增加, 进入主林层 (15m) 后, 胸径 2cm 以上木质藤本个体占优 (65.1%) (图 6)。

4.4 不同高度级木质藤本攀援方式组成

各高度级间不同攀援方式木质藤本的个体比例存在显著差异 (Chi-square Test, $\chi^2 = 55.451$, $df = 16$, $P < 0.001$)。各高度级都以主茎缠绕类木质藤本个体数占优 (62.7%—73.1%)。但是, 各高度级内次优攀援方式有所不同, 在 0—<5m 高度级内卷须类木质藤本占次优 (12.0%), 在 20—25m 高度级内根攀类木质藤本占次优 (20.3%), 其余高度级都以小枝缠绕类木质藤本占次优 (图 7)。

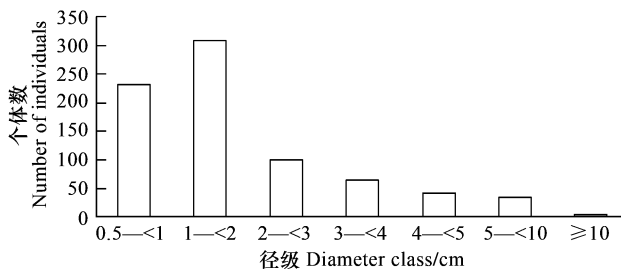


图 1 霸王岭热带山地雨林木质藤本径级分布

Fig. 1 Diameter class distribution of liana individuals in tropical montane rain forest of Bawangling

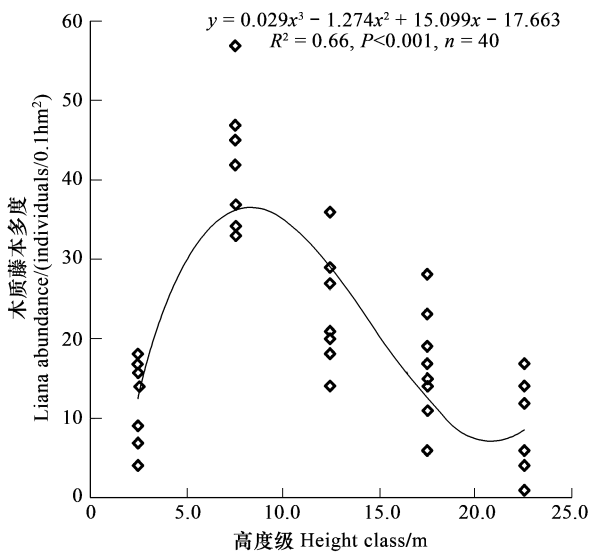


图2 木质藤本多度随高度的变化

Fig. 2 Liana abundance against height class

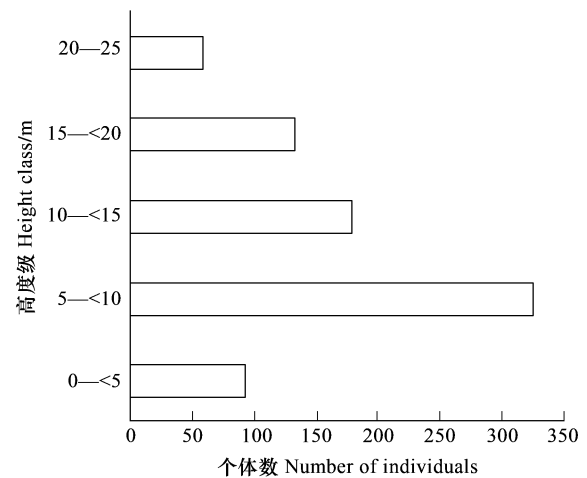


图3 0.8hm² 样地内不同高度级木质藤本个体数

Fig. 3 Distribution of liana abundance in different height classes in 0.8 hm²

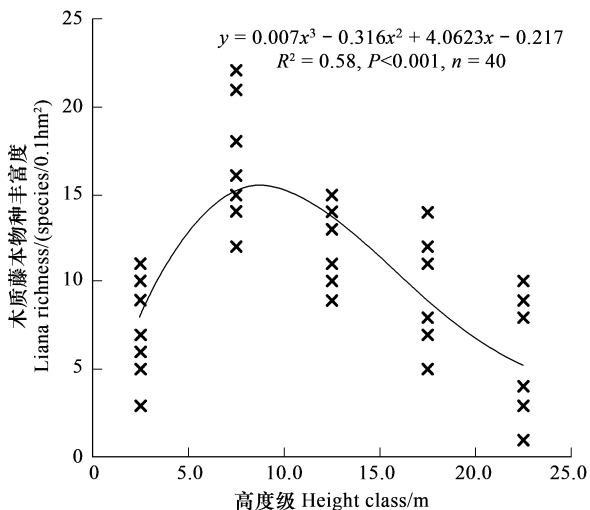


图4 木质藤本物种丰富度随高度的变化

Fig. 4 Liana richness against height class

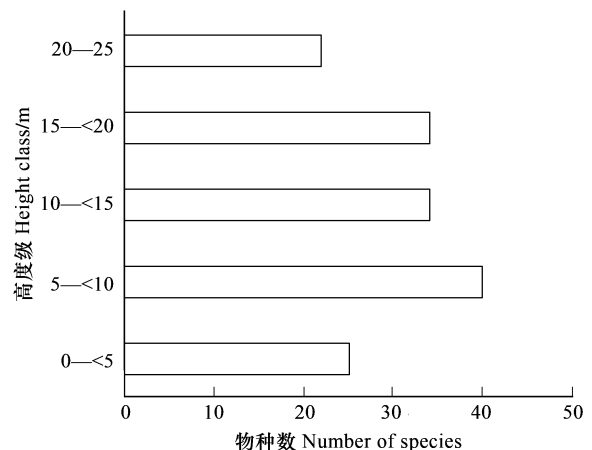


图5 0.8hm² 样地内不同高度级木质藤本物种数

Fig. 5 Distribution of liana richness in different height classes in 0.8 hm²

随着高度增加,卷须类木质藤本比例显著降低($y = -0.005x + 0.110$, $R^2 = 0.269$, $P = 0.001$, $n = 40$) (图 8c),根攀类则呈现相反的趋势($y = 0.014x - 0.059$, $R^2 = 0.148$, $P = 0.014$, $n = 40$) (图 8e),其它攀援方式无显著线性变化($P > 0.05$) (图 8a、b、d)。

4.5 不同高度级木质藤本物种组成

木质藤本物种优势度在相邻的高度级间变化不明显。但是,相间隔的高度级之间物种优势度变化明显 (图 9)。在 0—<5m 高度级,藤槐(占该高度级内木质藤本总数 16.3%)、崖藤(13%)、光叶菝葜(7.6%)共占到了总个体数的 37% (图 9a),3 个物种的优势度随着高度的增加都明显降低,在 20—25m 高度级内分别为 6.8%、6.8% 和 1.7% (图 9e)。在 10—<15m 高度级,夜花藤(12.3%)、盾鳞风车子(10%)、瓜馥木长柄变种(10%)共占到了 32.4% (图 9c),其中夜花藤和瓜馥木长柄变种随高度的增加明显降低,在 20—25m 高度级内分别为 6.8% 和 3.4% (图 9e)。在 20—25m 高度级,藤榕和盾鳞风车子共占到了 30.5% (图 9e)。其中藤

榕从 1% (0—<5m) 增加到 20.3% (20—25m) 成为优势度最高的物种 (图 9e), 而作为次优物种 (10.2%) 的盾鳞风车子在 5m 以上各个高度级都有较高的优势度 (图 9 b-e)。

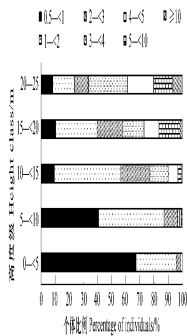


图 6 不同高度级内木质藤本径级结构

Fig. 6 Diameter class of liana individuals distribution in different height classes

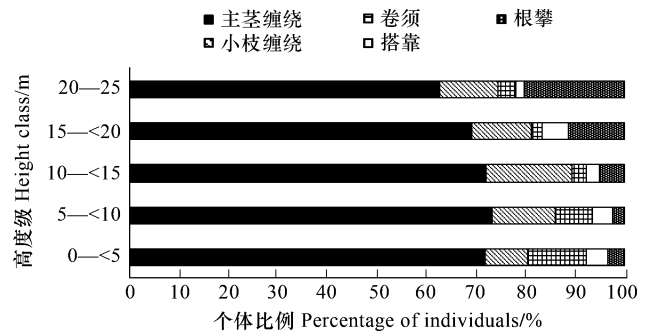


图 7 不同高度级各种攀援方式所占的比例

Fig. 7 Percentage of climbing mechanisms of lianas in different height classes

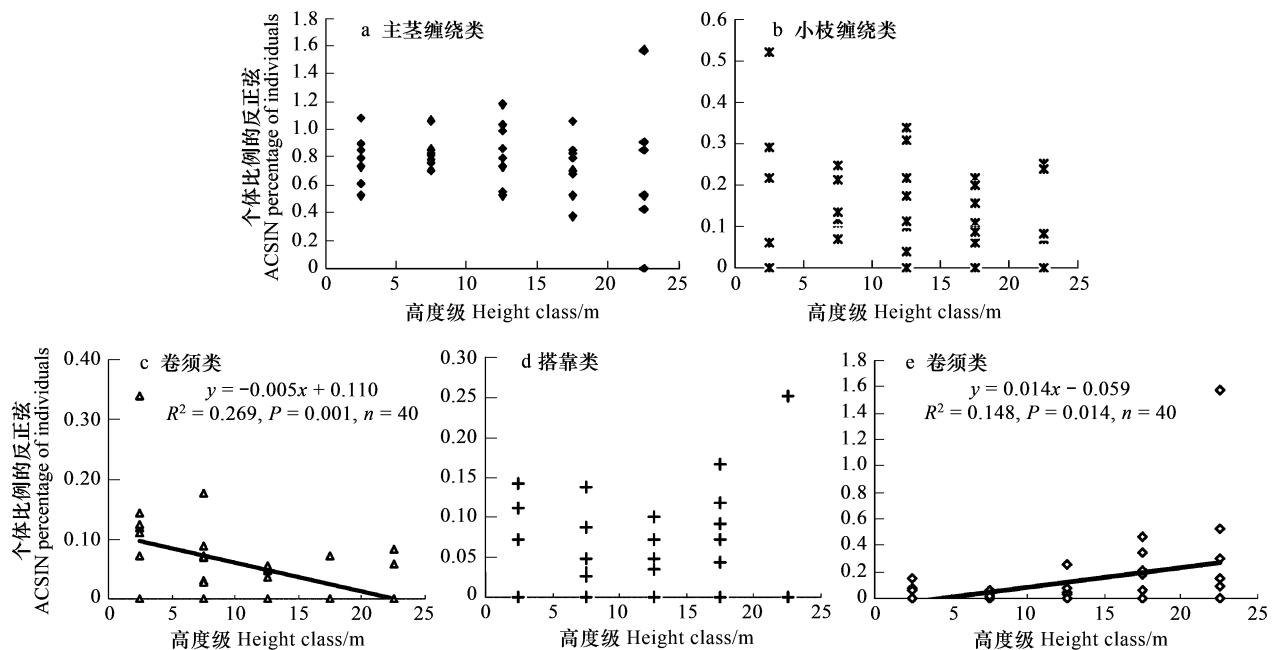


图 8 不同攀援方式木质藤本个体比例随高度的变化

Fig. 8 Proportion of different climb mechanisms of lianas against height classes

仅展示具有显著性的线性回归 ($P < 0.05$); 卷须类: $y = -0.005x + 0.110$, $R^2 = 0.269$, $P = 0.001$, $n = 40$; 根攀类: $y = 0.014x - 0.059$, $R^2 = 0.148$, $P = 0.014$, $n = 40$

5 讨论

5.1 不同高度级木质藤本多度和丰富度

在海南霸王岭热带山地雨林, 随着群落高度的增加, 木质藤本 ($dbh \geq 0.5 \text{ cm}$) 个体数和物种丰富度先增加后降低 (图 2、图 4)。这种分布可能是由光照和树木的垂直分布共同决定。一方面, 木质藤本的建立和生长需要充足的光照, 而光照强度通常随高度增加而增加; 另一方面, 它们在逐步向上攀附的过程中需要不断获得更高大的树木支持, 而树木个体分布在垂直方向上呈现“倒 J”型, 高度越高, 个体数越少^[24]。这意味着随着高度的增加, 尽管光照强度的增加有利于木质藤本的生长和建立, 但树木个体的减少限制了木质藤本生长和

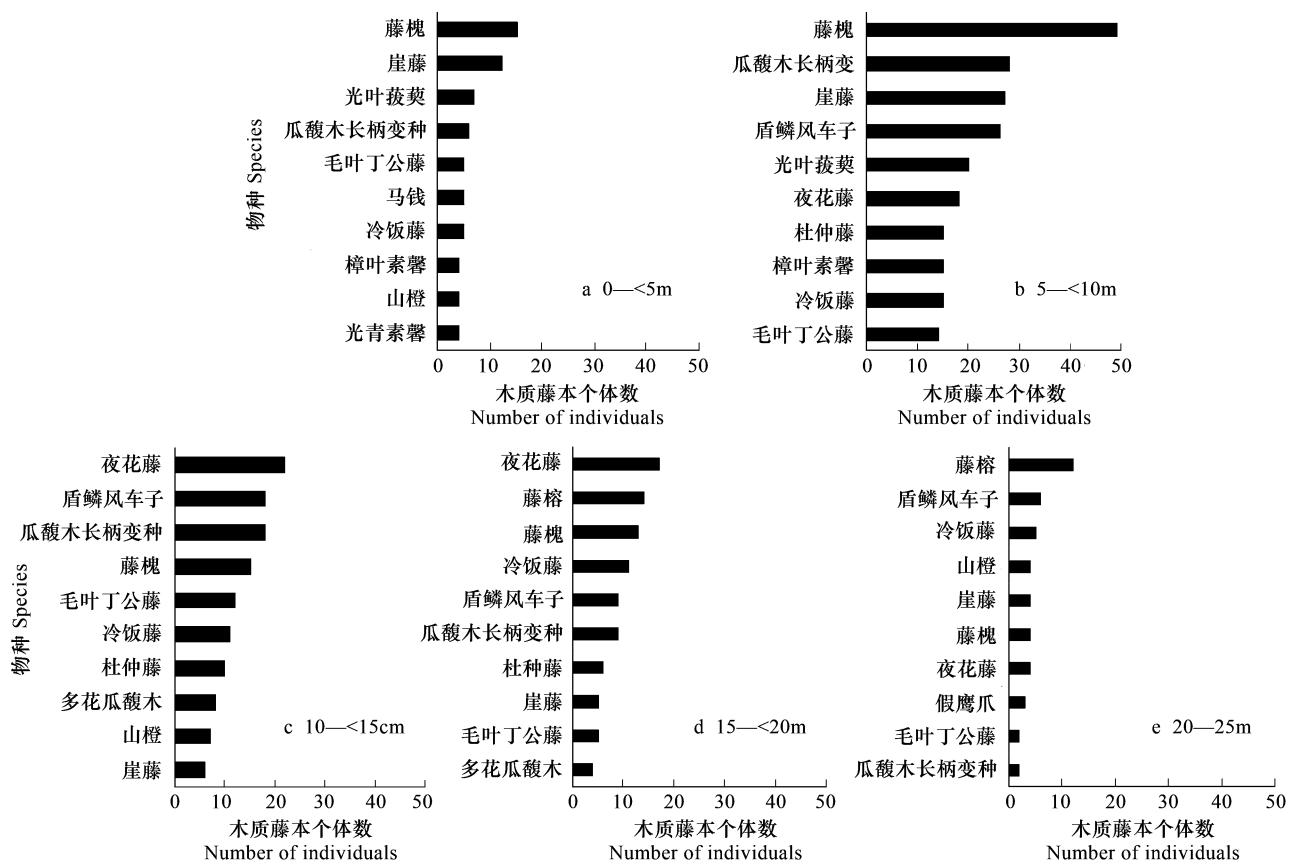


图9 不同高度级多度最高的10个木质藤本物种多度

Fig.9 Number of individuals for the 10 most abundant liana species in different height classes

藤槐 *B. callicarpa*、崖藤 *A. laurifolia*、光叶菝葜 *S. glabra*、瓜馥木长柄变种 *F. oldhami* var. *longistipitatum*、毛叶丁公藤 *E. hainanensis*、马钱 *Strychnos hainanensis*、冷饭藤 *K. oblongifolia*、樟叶素馨 *Jasminum cinnamomifolium*、山橙 *Melodinus suaveolens*、光青素馨 *Jasminum seguinii*、盾鳞风车子 *C. punctatum*、夜花藤 *H. nitida*、杜仲藤 *P. micranthum*、多花瓜馥木 *Fissistigma polyanthum*、藤榕 *F. hederacea*、假鹰爪 *Desmos cochinchinensis*

建立。此外,在向上过程能量的耗损^[25]也是一个重要的限制因素。因此,在森林底层,尽管丰富的小径级树木为木质藤本攀援初期提供了足够的可用支持木,但极低的光照限制了大多数木质藤本的建立和生长,这使得它们很少停留在森林底层,而是迅速向上攀援寻找合适的光环境。随着高度的增加,光照的增强有利于更多的木质藤本的生长和建立。但随着高度的进一步增加,可用支持木的逐渐缺乏和能量的耗损限制了木质藤本的生长和建立。

5.2 不同高度级木质藤本径级组成

在森林底层(5m以下),67.4%的木质藤本($dbh \geq 0.5\text{cm}$)分布在0.5—1cm径级内(图6)。这些木质藤本处在生长初期,对光需求较低,并且具有较低的生物量,通常依靠树木幼苗或小树支撑。随着攀援高度的增加,木质藤本可以依靠更高的支持木来支撑它们的生物量^[3,23]和提供更高的光环境^[3],开始径向生长,并投资更多的能量到叶片和生殖器官上^[1],因此大径级木质藤本个体比例逐渐增加。当进入主林层(15m)后,仅占到水平方向上木质藤本总数31.6%的胸径2cm以上个体却占到了林冠木质藤本总数的65.1%(图6)。林冠木质藤本与林冠树木的光竞争主要取决于其数量和大小^[13]。因此,从数量上而言,在林冠层占优势的胸径2cm以上木质藤本可用于研究本研究区热带山地雨林林冠木质藤本多度、多样性及其对森林动态的影响。同时,在巴拿马热带低地森林的研究中,Kurzel等也提出了以胸径2cm以上木质藤本作为林冠木质藤本的研究对象^[13]。这意味着,可将2cm作为整个热带森林林冠木质藤本的胸径起测点,但尚需更多的对不同类型热带

森林木质藤本垂直分布的研究来支持。另一方面,在亚马逊热带森林的研究中,Phillips 等^[3]从地上生物量的角度,认为应该以占林冠优势 79.7% 的大型木质藤本 ($dbh \geq 10\text{cm}$) 作为研究对象来评估热带森林区域尺度的长期林冠过程。

5.3 不同高度级木质藤本攀援方式组成

主茎缠绕类木质藤本是成熟森林中的主要攀援方式^[25-26],这在本研究中也证实。同时,本研究进一步发现主茎缠绕攀援方式在垂直方向上也是最主要的攀援方式(图 7)。这意味着主茎缠绕类木质藤本是成熟森林中最重要的一类木质藤本。卷须类木质藤本通常在森林演替初期占优,而在成熟或原始森林中很少^[25,27]。但本研究发现,在森林底层(高度 5m 以下)卷须类木质藤本优势度占次优(12.0%) (图 7),随着高度的增加相对优势度才显著降低(图 8c)。这是由于卷须类木质藤本通常只能攀附小径级树木^[4],森林底层丰富的小径级树木为卷须类木质藤本攀援提供了充足的可用支持木,其它研究也发现卷须类木质藤本在小径级支持木丰富的区域具有较高的多度,如演替初期森林^[25,27]、林窗^[4]。随着高度的增加,大径级树木比例的增加可能限制了卷须类木质藤本的多度。相反,根攀类木质藤本主要出现于老龄林或原始森林中^[23,25],因此通常被认为具有较强的耐荫性^[4]。尽管本研究发现根攀类木质藤本相对优势度随高度增加显著上升(图 8e),并主要分布在林冠上层(图 7)。但因为本研究中根攀类木质藤本仅包含 3 个物种,并且优势物种藤榕个体数占到了 61.7%,所以根攀类木质藤本的这种趋势主要反映了藤榕的特征。而实际上,根攀类其它两个物种都主要分布于林冠下层,并且已经有研究通过生理学实验发现其中的华南蒟(*Piper austrosinense* Tseng)具有中等耐荫性^[28]。由于根攀方式不受支持木径级的限制^[4],所以对于根攀类木质藤本而言,树木径级的垂直分布可能并不是其垂直分布的限制因子,而不同木质藤本物种间的生物学特性差异才是决定因素。

5.4 不同高度级木质藤本物种组成

在垂直方向上,木质藤本物种优势度组成在不同高度级明显不同。如光叶菝葜在高度 10m 以下具有较高的优势度,但随着高度的增加优势度明显降低(图 9)。在巴拿马热带森林,Putz 也发现了两种木质藤本 *Paullinia turbacensis* (Sapindaceae) 和 *Hiraea reclinata* (Malpighiaceae) 很少到达林冠并经常在森林底层繁殖^[4]。这些耐阴性木质藤本可能在林窗形成的高光环境中建立,一旦建立之后,即使林窗闭合也能够生长在森林底层^[29]。实际上,这种更新策略在某些树种上已经被发现^[30]。相反,藤榕在林冠层具有极高的优势度(20.3%),而很少停留在森林底层(图 9),显然是典型的非耐荫物种,这与通常所认为的根攀类木质藤本为耐荫物种不一致^[4]。木质藤本各物种优势度组成在垂直方向上的这种变化可能是由一系列种间生物学特性差异所引起的。

6 结论与展望

在霸王岭热带山地雨林,木质藤本多度呈现出一种复杂、有序的垂直结构。木质藤本多度和物种丰富度随高度增加先增加后降低,呈现出一种单峰型曲线的变化模式。木质藤本的径级结构随高度增加趋于分布在更大径级,在森林底层($0 < 5\text{m}$) 和林冠层($\geq 15\text{m}$) 分别以 $0.5 - < 1\text{cm}$ 和 $\geq 2\text{cm}$ 径级的木质藤本占优。在攀援方式组成水平,各个高度层次都以主茎缠绕类木质藤本占优势;随着高度增加,卷须类木质藤本个体比例显著降低,根攀类呈现相反的趋势,其余 3 种攀援方式木质藤本无显著线性变化。在物种组成水平上,木质藤本物种优势度在垂直方向上明显变化。

木质藤本的垂直结构也是一种动态过程。当环境发生变化(如树倒林窗),大量处于森林底层的木质藤本幼苗能够迅速生长攀附支持木到达林冠^[26]。同时,处于林冠层的木质藤本偶然也会掉落到森林底层,并且常常幸免于难^[4,18],再次攀附支持木向上生长。因此,木质藤本垂直结构特征的动态变化是今后研究的一个重要方向。此外,由于支持树木特征^[4,21]、空间分布^[9,23] 都会影响木质藤本的建立和分布,支持木群落结构及空间分布对木质藤本垂直结构的影响也值得进一步研究。更进一步,在森林动力学方面,不同层次的木质藤本会产生不同的影响^[3,6-7,10,12-18],这种影响很大程度上取决于各层次木质藤本的数量、大小、攀援方式和物种组成。因此,研究木质藤本的垂直分布特征有利于准确区分和研究木质藤本在垂直方向上对森林不同层次的

影响,进而深入了解木质藤本对整个森林动态的影响。

致谢:海南省霸王岭林业局杨秀森工程师、王进强等为野外调查提供帮助,Hans 博士润色英文摘要,特此致谢。

Rferences:

- [1] Schnitzer S A. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *The American Naturalist*, 2005, 166 (2) : 262-276.
- [2] Hegarty E E, Caball G. Distribution and abundance of vines in forest communities // Putz F. E, Mooney H A. eds. *The Biology of Vines*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1991: 313-336.
- [3] Phillips O L, Mart nez R V, Mendoza A M, Baker T R, Vargas N P. Large lianas as hyperdynamic elements of the tropical forest canopy. *Ecology*, 2005, 86(5) : 1250-1258.
- [4] Putz, F E. The natural history of lianas on Borro Colorado Island, Panama. *Ecology*, 1984, 65(6) : 1713-1724.
- [5] Putz F E. How trees avoid and shed lianas. *Biotropica*, 1984, 16(1) : 19-23.
- [6] Clark D B, Clark D A. Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa- Rican tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology*, 1990, 6(3) : 321-331.
- [7] Pérez-Salicrup D R, Barker M G. Effect of liana cutting on water potential and growth of adult *Senna multijuga* (Caesalpinioideae) trees in a Bolivian tropical forest. *Oecologia*, 2000, 124(4) : 469-475.
- [8] Stevens G C. Lianas as structural parasites: the *Bursera simaruba* example. *Ecology*, 1987, 68(1) : 77-81.
- [9] Kainer K A, Wadt L H O, Gomes-Silva D A P, Capanu M. Lianas loads and their association with *Bertholletia excelsa* fruit and nut production, diameter growth and crown attributes. *Journal of Tropical Ecology*, 2006, 22(2) : 147-154.
- [10] Schnitzer S A, Dalling J W, Carson W P. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology*, 2000, 88(4) : 655-666.
- [11] Phillips O L, Mart nez R V, Arroyo L, Baker T R, Killeen T, Lewis S L, Malhi Y, Mendoza A M, Neill D, Vargas P N, Alexiades M, Ceron C, Di Fiore A, Erwin T, Jardim A, Palacios W, Saldias M, Vinceti B. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature*, 2002, 418: 770-774.
- [12] Kala'cska M, Bohlman S, Sanchez-Azofeifa G A, Castro-Esau K, Caelli T. Hyperspectra discrimination of tropical dry forest lianas and trees: comparative data reduction approaches at the leaf and canopy levels. *Remote Sensing of Environment*, 2007, 109 (4) : 406 415.
- [13] Kurzel B P, Schnitzer S A, Carson W P. Predicting liana crown location from stem diameter in three Panamanian lowland forests. *Biotropica*, 2006, 38(2) : 262-266.
- [14] Schnitzer S A, Kuzee M E, Bongers F. Disentangling above- and below-ground competition between lianas and trees in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 2005, 93(6) : 1115-1125.
- [15] Toledo-Aceves T, Swaine M D. Above- and below-ground competition between the liana *Acacia kamerunensis* and tree seedlings in contrasting light environments. *Plant Ecology*, 2008, 196(2) : 233-244.
- [16] Chen Y J, Cao K F, Cai Z Q. Above- and below- ground competition between seedlings of lianas and trees under two light irradiances. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(3) : 639-647.
- [17] Lutz H J. Injuries to trees caused by celastus and vitis. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1943, 70(4) : 436-439.
- [18] Penalosa J. Basal branching and vegetative spread in two tropical rain forest lianas. *Biotropica*, 1984, 16(1) : 1-9.
- [19] Yang Y C, Zhang W Y, Lin R C, Yang X S. Study on structure and species diversity in post harvested tropical montane rainforest dominated by *Dacrydium pierrii* in Bawangling, Hainan Island. *Forest Research*, 2008, 21(1) : 37-43.
- [20] Zang R G, Ding Y. Forest recovery on abandoned logging roads in a tropical montane rain forest of Hainan Island, China. *Acta Oecologica*, 2009, 35(3) : 462-470.
- [21] Malizia A, Grau H R. Liana-host tree associations in a subtropical montane forest of north-western Argentina. *Journal of Tropical Ecology*, 2006, 22(3) : 331-339.
- [22] Gerwing J J, Schnitzer S A, Burnham R J, Bongers J, Chave J, Dewalt S J, Ewango C E N, Foster R, Kenfack D, Martinez-Ramos M, Parren M, Parthasarathy N, Pérez-Salicrup D R, Putz F E, Thomas D W. A standard protocol for liana censuses. *Biotropica*, 2006, 38(2) : 256-261.
- [23] Nabe-Nielsen J. Diversity and distribution of lianas in a neotropical rain forest, Yasun National Park, Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*, 2001, 17(1) : 1-19.
- [24] Zang R G, Yang Y C, Jiang Y X. Community structure and tree species diversity characteristics in a tropical montane rain forest in Bangling Nature

- Reserve, Hainan Island. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(3): 270-275.
- [25] DeWalt S J, Schnitzer S A, Denslow J S. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology*, 2000, 16(1): 1-19.
- [26] Chen Y J, Wen B. Liana diversity and abundance of tropical montane rainforest in Mengsong, Southern Yuannan, China. *Guihaia*, 2008, 28(1): 67-72.
- [27] Yuan C M, Liu W Y, Tang C Q, Li X S. Species composition, diversity, and abundance of lianas in different secondary and primary forests in a subtropical mountainous area, SW China. *Ecological Research*, 2009, 24(6): 1361-1370.
- [28] Zeng X P, Zhao P, Cai X A, Rao X Q, Liu H, Ma L, Li C H. Shade-tolerance of 25 low subtropical plants. *Journal of Beijing Forestry University*, 2006, 28(4): 88-95.
- [29] Schnitzer S A, Bongers F. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, 17(5): 223-230.
- [30] Dalling J W, Winter K, Nason J D, Hubbell S P, Murawski D A, Hamrick J L. The unusual life history of *Alseis blackiana*: a shade-persistent pioneer tree?. *Ecology*, 2001, 82(4): 933-945.

参考文献:

- [16] 陈亚军, 曹坤芳, 蔡志全. 两种光强下木质藤本与树木幼苗的竞争关系. *植物生态学报*, 2008, 32(3): 639-647.
- [19] 杨彦承, 张炜银, 林瑞昌, 杨秀森. 海南霸王岭陆均松类热带山地雨林伐后林结构与物种多样性研究. *林业科学*, 2008, 21(1): 37-43.
- [24] 臧润国, 杨彦承, 蒋有绪. 海南岛霸王岭热带山地雨林群落结构及树种多样性特征的研究. *植物生态学报*, 2001, 25(3): 270-275.
- [26] 陈亚军, 文斌. 滇南勐宋热带山地雨林木质藤本多样性研究. *广西植物*, 2008, 28(1): 67-72.
- [28] 曾小平, 赵平, 蔡锡安, 饶兴权, 刘惠, 马玲, 李长洪. 25 种南亚热带植物耐阴性的初步研究. *北京林业大学学报*, 2006, 28(4): 88-95.