

·专题介绍·

木质藤本及其在热带森林中的生态学功能

陈亚军^{1,2}, 陈军文^{1,2}, 蔡志全^{1*}

¹ 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; ² 中国科学院研究生院, 北京 100039

摘要 木质藤本是热带森林的一个重要组分, 直接或间接地影响着森林中树木的生长和更新, 改变森林树木的种类组成, 并且可以通过改变森林碳固定量等方式在生态系统水平上发挥作用。全球气候的变化, 以及热带森林片段化程度的加剧, 将很大程度上影响着木质藤本的多样性和丰富度, 其特殊的生物学特性将在森林动态中发挥更加重要的作用。本文结合国内外目前木质藤本研究现状, 概述了木质藤本的一般知识(包括木质藤本的定义和生物学特性等), 介绍了木质藤本全球分布格局、其多样性维持机理以及木质藤本在森林生态系统中的功能与作用, 并就存在的一些问题以及需进一步开展的工作展开了讨论。

关键词 多样性, 功能, 木质藤本, 热带森林

陈亚军, 陈军文, 蔡志全 (2007). 木质藤本及其在热带森林中的生态学功能. 植物学通报 24, 240–249.

木质藤本在热带地区种类繁多, 是热带森林重要的外貌特征, 丰富的木质藤本被认为是区别热带森林与温带森林的重要特征(Croat, 1978; Richards, 1996)。然而, 由于独特的生长模式导致其野外物种鉴定困难, 对木质藤本这一特殊功能类群的研究相对较少, 对其生物学、生态学特性及其在森林生态系统中功能的研究还远落后于其它维管植物(Putz and Mooney, 1991; Schnitzer and Bongers, 2002)。木质藤本能够通过缠绕树木从而增加树木死亡率(Putz, 1984a; Stevens, 1987), 减缓树木生长(Perez-Salicrup and Barker, 2000)并且造成树木茎干畸形等进而降低木材的商业价值(Pinard and Putz, 1994; Vidal et al., 1997; Schnitzer et al., 2004)。近年来, 随着大量相关研究的开展, 人们更加深入了解木质藤本在树木生长和更新、物种多样性的维持和森林生态系统动态变化过程中所发挥的重要作用, 相关的研究结果不断发表在国际重要学术刊物上(Putz, 1984a; Stevens, 1987; Aide and Zimmermann, 1990; Laurance et al., 2001; Perez-Salicrup, 2001; Phillips et al., 2002, 2005; Wright et al., 2004; Schnitzer, 2005)。Schnitzer 和 Bongers (2002)综述了木质藤本在森林生态系统中的作用。

Phillips 等(2002)在 *Nature* 上撰文报道, 在过去 20 多年里, 亚马逊森林木质藤本的优势度和平均个体大小不断增加, 其结果必将会造成整个森林碳固定的减少, 他推测导致这种变化的原因可能与全球气候变化有关, 该文的发表引起了全世界生态学家对木质藤本研究的高度关注。我国热带、亚热带森林类型多样, 木质藤本植物种类丰富(曲仲湘, 1964; 王宝荣, 1997; 蔡永立和宋永昌, 2000; 朱华, 2000), 为木质藤本研究提供了丰富的资源。近年来, 国内对于草质藤本已经有了相当多的研究(何维明和钟章成, 1999; 钟章成, 2005), 但关于热带和亚热带的木质藤本研究仅有少量报道(黄展帆, 1985; 王宝荣, 1997; 朱华, 2000), 尤其对于木质藤本的生物学和生态学特性、木质藤本与树木的相互关系, 以及木质藤本在森林生态系统中的作用等方面的深入研究较少。本文结合国内外最新研究进展, 对木质藤本植物的生态学、全球分布格局、多样性维持机理以及在森林生态系统中的作用和功能等作一系统介绍。

1 木质藤本概况

木质藤本是指不能单独直立、需要借助其它植物或支

收稿日期: 2006-06-12; 接受日期: 2006-11-20

基金项目: 国家自然科学基金(No. 30500065)

* 通讯作者。E-mail: czq@xtbg.org.cn

撑物才能直立生长, 并有特化或非特化的攀援器官和明显攀援行为的木本植物。木质藤本外形上与树木有明显的差异, 具有较大的长度与胸径比。其植株生物量分配格局和树木显著不同(Putz and Mooney, 1991), 与树木相比, 木质藤本支撑结构生物量所占比重较小, 相对分配到叶片和根的生物量所占比重较大(Darwin, 1867; Castellanos, 1991; Putz and Mooney, 1991)。

木质藤本主要有 4 种攀援方式: 茎缠绕(stem-twiners)、枝缠绕(branch-twiners)、卷须攀缘(tendrils)以及多刺种(spiny species), 部分木质藤本同时具有多种攀援方式。木质藤本的生理适应能力与不同攀援机制有关, 具有特化攀援器官的种类(如: 具有特化的卷须等)往往比不具特化攀援器官的木质藤本(如: 茎缠绕)种类在生理上有更强的适应能力(Carter and Teramura, 1988)。各攀援方式种普遍存在于各种热带森林(Hegarty and Caballe, 1991; Perez-Salicrup, 2001), 但森林类型、森林演替阶段和干扰因素会直接影响木质藤本这一功能类群中不同攀援方式的相对比例(DeWalt et al., 2000; Laurance et al., 2001)。木质藤本的攀援机制与支撑树木的胸径大小具有明显的相关性, 茎缠绕种类主要攀援较细的树木, 枝缠绕和具有不定根的种类可以攀援粗大的树木(Putz, 1984b; Putz and Chai, 1987; Hegarty and Caballe, 1991)。虽然有研究表明木质藤本对支撑树木种类有一定的选择性(蔡永立和郭佳, 2000), 但多数学者认为树种与木质藤本的攀援方式无特定联系, 而更多地依赖森林演替状态(Perez-Salicrup, 2001)。

2 木质藤本的生物学特性

2.1 叶片、茎和水分运输

叶片是绝大多数植物与环境接触面积最大的器官, 也是植物进行光合作用的主要器官。与树木相比, 木质藤本叶生物量所占比重较大(Castellanos, 1991; Holbrook and Putz, 1996)。在一些热带森林中, 木质藤本的生物量通常不足森林总生物量的10%, 但其叶生物量可达冠层叶片生物量的40%, 并且绝大部分叶片集中在树冠

顶层, 形成一层致密的地毯式结构, 能够最大限度地增加对光的接受面积(Putz, 1984a; Putz and Chai, 1987; Schnitzer and Bongers, 2002)。有研究表明, 在叶片水平上湿季木质藤本和树木之间的光合速率、气孔导度和蒸腾速率无显著差异(Castellanos, 1991; Avalos and Mulkey, 1999), 但在干季, 木质藤本能够比树木维持更高的光合能力, 使其在干季的生长速率高于树木, 从而为木质藤本在干湿季分明的季雨林里占据优势提供了生理基础(Castellanos, 1991; Schnitzer et al., 2005)。木质藤本茎的横向增粗很慢。Lang 和 Knight(1983)在巴拿马Barro Colorado Island上对不同年龄森林中树木与木质藤本胸径增长速率的研究结果表明, 胸径在30–50 cm 之间的树木平均每年增加 9.0 mm, 而木质藤本平均每年仅增加 1.4 mm。与横向生长相比, 木质藤本细长的茎往往表现出较高的纵向生长速率(Darwin, 1867; Castellanos, 1991; Putz and Mooney, 1991)。茎的快速伸长使其叶片更快达到冠层, 具有较大的地上竞争优势, 同时, 某些种类可以快速改变叶片方位以适应新的环境, 从而有效地利用光能和占据空间(Penalosa, 1984; Putz and Chai, 1987)。

木质藤本与树木在导管的解剖结构和水分传导等方面已有大量的对比研究(Fisher and Ewers, 1995; Holbrook and Putz, 1996; Tyree and Ewers, 1996; Tomlinson et al., 2001; Fisher et al., 2002)。木质藤本(尤其是一些棕榈科木质藤本)具有粗大的导管和较高的水分运输效率, 其宽大的导管具有较强的储水能力, 能高效地为叶片输送水分, 补偿叶片蒸腾引起的水分亏缺(Gartner et al., 1990), 因而在很多研究中木质藤本小的导管的功能往往被忽视(Carlquist, 1991)。最近的研究表明, 在水分充足时, 大导管更有效地传输水分, 而在水分胁迫时, 它们易于空穴化(cavitation) (Tyree and Sperry, 1989)。在大导管失去功能时, 小导管也可能提供一定的传导能力保证生长活动的进行(Tyree and Ewers, 1991; Tyree, 2001)。树木靠近心材的木质部导管会随树木生长而逐渐丧失传导功能, 因而其导管的运输功能一般只能维持几年, 最终转为机械组织, 相比而言, 木质藤本导管功能期较长, 使其具有长期高效的水分

运输能力(Clark and Clark, 1990; Fisher et al., 2002)。

2.2 生长模式和更新策略

木质藤本具有独特的生长模式。在整个生活史中,许多木质藤本种类要经历类似灌木状直立生长或者匍匐生长的阶段,有些直立的灌木状幼苗长至近2 m后才开始攀援。支持物是限制藤本攀援习性的主要因素。在无法获得合适支持物的情况下,一些种类的匍匐枝可以在地面蔓延相当长的距离而不呈现出任何攀援的趋势。有些藤本的匍匐茎能以极快的速度伸长(文献报道最快达 $13.6\text{ cm}\cdot\text{d}^{-1}$),这种速度可以持续到开始攀援或者其分生组织被破坏为止(Putz, 1984a; Balfour and Bond, 1993)。

无性繁殖是木质藤本重要的繁殖方式之一。木质藤本产生不定芽的能力很强,在伐木林中,木质藤本往往可以通过不定芽的萌生获得更新,这是木质藤本在受伐木干扰森林中具有较高丰富度的主要原因之一(Schnitzer et al., 2000)。除此之外,木质藤本长距离开拓新生境可能更需要依靠风力传播的种子来完成(Cook, 1985; Stevens, 1987)。调查发现,在一些森林中,木质藤本比树木风力传播种子的比例更高(Gentry, 1991; Ibarra-Manriquez et al., 1991; Solorzano et al., 2002),这些种子在林窗着陆的可能性更高(Augsburger, 1988)。种子和幼苗是植物生活史中早期的重要环节,是新生命的开始。幼苗的建立常常是制约植物种群大小的“瓶颈”(Grubb, 1977),它关系到种群的命运。由于木质藤本常常在林缘和林窗中分布,一般认为,木质藤本更新需要强光环境,属喜光种(Putz, 1984a; Hegarty and Caballe, 1991),但一些木质藤本的幼苗(非克隆苗)也能在林下找到,表明它们的种子能在荫处萌发,且苗木能在林下存活(Putz, 1984a; Baars and Kelly, 1996; Nabe-Nielsen, 2002)。因此,木质藤本中常常有生活史的分异(Gerwing, 2004)。最近,作者在对西双版纳热带森林40多种木质藤本种子在野外萌发实验发现,只有极少数几种木质藤本需要依赖强光更新,而绝大多数种的幼苗是耐阴的。尽管木质藤本的更新需求一直存有争议,木质藤本同时有高光需求和耐阴种

的特征,即木质藤本建立可能依赖林窗的形成,但一旦成功建立,它们可以在林冠郁闭后的林下存在。事实上有些树种具有同样的更新策略(Dalling, 2001; Poorter et al., 2005)。在森林中,林下和不同大小林窗的微环境对幼苗的生长和维持有着十分重要的影响(Gray and Spies, 1996; Schnitzer et al., 2005)。迄今为止,国内外有关木质藤本在森林不同微环境中幼苗存活状况的研究报道较少。因此,加强这方面研究,积累木质藤本对环境适应的基本资料,有助于为进一步开展其种群生态学研究奠定基础。

3 木质藤本多样性和丰富度

3.1 木质藤本分布状况

近20年来,全球范围内开展了大量有关木质藤本丰富度和多样性的基础研究。例如,在亚洲的马来西亚(Appanah and Putz, 1984; Putz and Chai, 1987)、中国(朱华, 2000; 蔡永立和郭佳, 2000; 张玉武, 2000)和印度(Parthasarathy and Pia, 1997; Muthuramkumar and Parthasarathy, 2000; Reddy and Parthasarathy, 2003),以及非洲(Balfour and Bond, 1993; Parren and Bongers, 2001)、澳大利亚(Chalmers and Turner, 1994)、拉丁美洲(Putz, 1984a; Perez-Salicrup et al., 2001; Burnham, 2004; Rice et al., 2004)等地区开展了关于木质藤本植物丰富度和多样性的大量研究。与其它植物类群相似,木质藤本总的分布趋势是其多样性随纬度降低而增加(Schnitzer and Bongers, 2002; Schnitzer, 2005),但木质藤本丰富度和多样性随纬度降低而增加的比例比其它主要生活型(如:乔木、灌木和草本)更大(Schnitzer and Bongers, 2002)。例如,以总植物区系来看,从温带到热带雨林,木质藤本物种丰富度增加了近5倍,其所占总木本植物种类的比例从温带的10%增至热带的25%(Gentry, 1991; Hegarty and Caballe, 1991; Schnitzer and Bongers, 2002)。木质藤本的丰富度和多样性在不同地区差异很大,在马来西亚的Semengoh和Sarawak地区,木质藤本占总木本植物种类的比例不足10%,而在亚马逊盆地边缘的玻利维

亚东北部, 这个比例可高达44%(Gentry, 1991; Appanah et al., 1993; Perez-Salicrup et al., 2001; Schnitzer, 2005)。相对而言, 非洲热带森林木质藤本具有较高的多样性和丰富度(Schnitzer and Bongers, 2002)。例如, 在厄瓜多尔 Yasuni 国家公园的12个0.2 hm²的样地里, 木质藤本达到311个种(胸径大于1 cm) (Burnham, 2004), 而在玻利维亚亚马逊流域热带森林的1 hm²样地木质藤本达51个种, 密度达到2 471株/hm²(胸径大于2 cm), 是迄今为止文献报道木质藤本密度最高的地区(Perez-Salicrup et al., 2001)。另外, 温带的一些地区也可能出现丰富的木质藤本群落(Schnitzer, 2005), 如在频繁遭受洪水干扰的温带森林中, 木质藤本的密度可能很高(Hegarty and Caballe, 1991)。

3.2 影响木质藤本多样性与丰富度的因素

一般认为, 木质藤本多样性和丰富度主要决定于几类关键的非生物因子。如: 温度、降雨、土壤肥力、森林干扰和大气中CO₂的浓度等(Balfour and Bond, 1993; Laurance et al., 2001; Schnitzer and Bongers, 2002; Phillips et al., 2002)。温度是限制木质藤本向高纬度分布的主要原因之一。木质藤本宽大的导管在冬季低温下面临着空穴化甚至结冰的危险(葡萄科的一些种例外), 从而阻碍水分运输, 限制了其往高纬度的分布, 这被认为是木质藤本丰富度随纬度升高而急剧下降的主要原因(Balfour and Bond, 1993; Tyree and Ewers, 1996; Schnitzer, 2005)。最新研究表明, 木质藤本的丰富度与年降水量呈负相关, 与森林的季节性强弱呈正相关。在具有明显干湿季的季节性森林中木质藤本具有较高的丰富度, 这种趋势与大多数植物类群的分布规律相反(Schnitzer, 2005)。在西双版纳热带季节雨林中, 作者调查发现木质藤本的丰富度比其它类型森林高很多(189.4 ± 13.7株·0.1 hm⁻², n=5)。在巴拿马热带季节性森林中, 干季木质藤本高度的增加率是树木的7倍, 而在湿季仅为2倍, 长期的干季生长优势, 致使这些干湿季明显的森林中木质藤本具有很高的丰富度(Schnitzer, 2005)。在热带地区, 木质藤本的丰富度往往随土壤肥力而增加(Putz and Chai, 1987), 但这种关系较弱

(Laurance et al., 2001)。也有报道表明, 森林土壤的肥沃度并不影响木质藤本丰富度(Ibarra-Manriquez and Martinez-Ramos, 2002)。另外, 森林干扰(砍伐、火灾等)可以增加森林木质藤本的丰富度, 从而导致木质藤本的丰富度和多样性在干扰频率较高的林缘显著高于森林内部(Balfour and Bond, 1993; Laurance et al., 2001)。在过去20多年里, 亚马逊森林木质藤本的优势度每年增加1.7%–4.6%, 木质藤本的密度、基面积和平均个体大小也不断增加(Phillips et al., 2002)。导致这种变化的可能原因或许与地区气候变化和CO₂浓度的增加有关。进一步的研究得出, 在一定范围内, CO₂浓度升高能显著影响木质藤本的生长(Granados and Korner, 2002)。

4 木质藤本的生态学功能

4.1 对树木生长和更新的影响

一般认为, 木质藤本对树木存在许多负面影响。例如: 木质藤本会对树木造成机械伤害和减小树木对病虫害、森林火灾的抵抗力等(Putz, 1984a; Stevens, 1987; Schnitzer and Bongers, 2002)。木质藤本影响树木的繁殖能力、减小树木的生长和结实率, 甚至影响其生存(Putz, 1984a; Stevens, 1987; Kainer et al., 2006)。多年来, 木质藤本和树木之间的竞争关系一直引起生态学家和林学家的强烈兴趣(Putz and Mooney, 1991; Perez-Salicrup and Barker, 2000; Schnitzer et al., 2005)。在热带森林中, 光被认为是决定苗木生长和存活的主要非生物因子。许多研究表明, 光合有效辐射的增强可减小地上竞争因而增加苗木的生长和存活率(Popma and Bongers, 1988), 植物间的地下竞争对苗木的更新作用很小(Denslow et al., 1990)。但最近的研究表明, 喜光树种和耐阴树种间的地下营养竞争和地上光资源竞争同样重要(Lewis and Tanner, 2000)。很少有研究能清晰地解释木质藤本和树木之间的关系以及木质藤本对树木作用的确切机制。长期以来有关木质藤本和树木相互作用的研究认为, 地上竞争起着主要作用(Stevens, 1987; Campbell and Newbery, 1993)。

然而,随着对森林林下苗木间地下竞争的认识,研究者发现木质藤本和树木间的地下竞争同样很重要(Dillenburg et al., 1995; Schnitzer et al., 2005)。如: Dillenburg 等(1993, 1995)在通过对2种木质藤本(金银花和五叶地锦)和1种树木(北美苏合香)地上和地下竞争的相对强度研究,发现地下竞争(特别是土壤N,而不是地上竞争光)显著减小了树木生长率。在季节性森林的干季, Perez-Salicrup 和 Barker (2000)发现在除去木质藤本1天后,支持树木的叶片水势就表现出显著升高,表明木质藤本和支持树木强烈竞争土壤水分。近期,通过设置不同的光强及挖沟处理,作者发现在弱光环境下木质藤本地上竞争对树木幼苗生长产生显著作用,而在高光下这种影响较弱;与此相反,地下部分竞争在高光下对树木幼苗生长产生了极显著的作用,并且,在弱光环境中,喜光树种对木质藤本地上部竞争更为敏感。所有这些不同的结论可能与地上和地下资源的相对有效性有关(Coomes and Grubb, 2000; Lewis and Tanner, 2000)。

木质藤本与树木竞争水分、营养或者直接造成机械损伤从而限制树木生长,甚至可能导致树木死亡(Barker and Perez-Salicrup, 2000)。但有趣的是,并不是对所有树木都表现出这种效应。一些研究表明,木质藤本对树木的影响程度随不同物种而有所不同(Schnitzer et al., 2000; Laurance et al., 2001),对生长缓慢、耐阴的树种有较大影响,而不影响(甚至间接促进)先锋树种的生长(Putz, 1984b; Laurance et al., 2001)。这种不对称的效应会改变树种间的相对竞争能力和增加某些树木的死亡率,从而改变森林群落树种的构成(Putz, 1984a, 1984b; Schnitzer et al., 2000; Laurance et al., 2001; Perez-Salicrup, 2001)。

4.2 森林生物多样性和林窗更新

木质藤本加强了森林树木之间的联系,为林内动物提供通道,花与果实为动物提供了食物,其宽大的林冠也为动物提供了栖息地,增加了森林资源的丰富性(Putz, 1984a; Schnitzer and Bongers, 2002)。木质藤本有多样的传粉途径和种子传播机制,与树木相比,木质藤本表现出不同的花期和结实模式,通常不表现出开花和结

实的高峰,或与树木有明显的区别(Leighton and Leighton, 1983; Putz and Windsor, 1987; Ibarra-Manriquez et al., 1991)。因而,在树木缺少花和果的时期,木质藤本可以为许多动物提供食物,这对森林生物多样性的维持和结构复杂性起着十分重要的作用。

在森林中,林窗为竞争力不同的树种提供异质性的资源,林窗的形成对于森林更新至关重要,长期被认为是维持森林物种多样性的主要途径之一(Denslow, 1987; Schnitzer et al., 2000)。但在有关林窗假说的研究中,大多数仅仅只涉及树木,木质藤本的作用往往被忽略(Schnitzer and Carson, 2001; Schnitzer and Bongers, 2002)。事实上,在一部分林窗中,树木并没有轻易地长成大树而使林窗愈闭,由于木质藤本的存在,林窗更新还可能遵循另一种演替途径:林窗中木质藤本占优势,树木可能被藤本覆盖压抑相当长的时间(Schnitzer et al., 2000)。研究表明,在林窗和非林窗之间,耐阴树种的密度和物种丰富度没有差别,但先锋树种和木质藤本密度和物种丰富度在林窗里明显增高,表明林窗不维持耐阴物种的多样性,但能促使木质藤本多样性的增加(Schnitzer and Carson, 2001)。由于木质藤本和先锋树种在森林林窗中占很大比例,因此对木质藤本的研究可以为林窗维持热带森林维管植物多样性的假说提供强有力的证据。

4.3 森林生态系统碳库

木质藤本是热带森林生态系统中碳固定的重要组成部分之一。Phillips 等(2002)发现在过去20多年里,在没有片断化的亚马逊森林中木质藤本的优势度增加。由于木质藤本提高了树木的死亡率和抑制树木生长,且木质藤本的生物量通常较小(Putz, 1983),树木生物量的丢失不能被木质藤本生物量的增加所弥补,且随着森林片断化的加剧,木质藤本丰富度的继续增加可能改变森林的群落结构,使得先锋树种相对比例增高(Schnitzer and Carson, 2001)。这意味着,从长远看,木质藤本会导致森林对CO₂固定能力的降低,森林储存的碳库将可能减小。但木质藤本对森林碳固定的贡献率可能随森林生产率的增加、气候的变化和干扰导致其丰富度的增加

而变化(Laurance et al., 1997, 2001)。

5 木质藤本的经济价值和管理措施

很多木质藤本是非常重要的经济植物资源, 在药品、食物、工艺品和建筑材料等方面被当地居民广泛利用(Bongers et al., 2002)。例如, 在非洲象牙海岸, 有114种当地木质藤本被利用, 其中被作为药材的多达83种(Tra et al., 2002)。有些木质藤本具有较高经济价值, 如喀麦隆的一种木质藤本 *Ancistrocladus korupensis*, 含有可以抑制艾滋病病毒(human immunodeficiency virus, HIV)活性的生物碱(Thomas, 1994; Foster and Sork, 1997), 使之成为十分珍贵的植物资源。在我国热带地区, 省藤、臭菜、见血飞、买麻藤、油瓜和通光散等是当地被广泛利用的经济类木质藤本。但森林中大量木质藤本的存在往往对森林管理和经济效益带来负面影响(Parren and Bongers, 2001; Perez-Salicrup et al., 2001), 为此人们采取了积极的应对措施。先前广泛采用的地毯式人工砍伐的确可以迅速降低木质藤本密度, 但成本较高, 并且可能会降低森林保护的价值(Vidal et al., 1997; Parren and Bongers, 2001; Perez-Salicrup et al., 2001)。如何管理森林中的木质藤本以及提高木质藤本的砍伐效率是许多林学家和生态学家多年来一直关注的焦点。为了减轻地毯式砍伐后带来的潜在负面效应, 有人提出了选择性砍伐, 即把需砍伐的树木上的木质藤本砍掉, 或者将直径大于某一水平的木质藤本砍掉, 另外还可以将需砍伐的树木某一半径范围内的木质藤本砍掉(Gerwing and Vidal, 2002)。鉴于人工砍伐的利弊, 砍伐木质藤本必须建立在充分的调查和认真细致研究的基础上。这样不仅可以减少人力物力的消耗, 同时可以最小限度地减少砍伐对整个生态系统的破坏, 从而获得最大净经济效益。

6 研究展望

在热带森林中, 木质藤本在森林更新、物种多样性的维持和森林生态系统动态变化过程中起重要作用。近年

来的研究开始着眼于木质藤本多样性维持机理, 木质藤本对树木影响的确切机制, 地上竞争、地下竞争的相对重要性的研究。然而, 现在还面临着许多重要的问题。例如, 干扰对木质藤本多样性维持的确切机制? 多大比例的木质藤本是真正耐阴的, 仅仅在早期阶段耐阴还是整个生活史都耐阴? 在不同森林生态系统中, 木质藤本对树木的影响到底如何? 全球气候变化下, 木质藤本的增加对整个森林系统碳收支平衡的影响程度如何? 随着全球森林片断化加剧, 木质藤本数量明显上升, 木质藤本在整个森林动态中扮演的角色和作用将日益明显(Wright et al., 2004)。通过长期野外、室内观察实验, 从而对其个体生态学行为、微观结构及生理特征进行研究, 并且结合在种群和生态系统水平上对木质藤本的研究将有助于我们对木质藤本有更好的认识, 从而对其更好地利用和保护。

参考文献

- 蔡永立, 郭佳 (2000). 藤本植物适应生态学研究进展及存在问题. 生态学杂志 **19**, 28-33.
- 蔡永立, 宋永昌 (2000). 中国亚热带东部藤本植物的多样性. 武汉植物学研究 **18**, 390-396.
- 何维明, 钟章成 (1999). 土壤肥力对绞股蓝种群行为的影响. 植物学报 **16**, 425-428.
- 黄展帆 (1985). 鼎湖山的藤本. 热带亚热带森林生态系统研究 **3**, 42-59.
- 曲仲湘 (1964). 我国南方森林中缠绕藤本植物的初步观察. 植物生态学与地植物学丛刊 **2**, 1-6.
- 王宝荣 (1997). 西双版纳热带雨林藤本植物行为多样性. 云南植物研究 (增刊), 70-76.
- 张玉武 (2000). 贵州梵净山自然保护区藤本植物攀援方式及类型的研究. 广西植物 **20**, 301-312.
- 钟章成 (2005). 攀援植物行为生态学的理论与研究方法. 北京: 科学出版社.
- 朱华 (2000). 西双版纳龙脑香热带雨林生态学与生物地理学研究. 云南: 云南科技出版社. pp. 1-244.
- Aide MT, Zimmermann J (1990). Patterns of insect herbivory growth and survivorship in juveniles of a neotropical liana. *Ecology* **71**, 1412-1421.
- Appanah S, Gentry AH, LaFrankle JV (1993). Liana diversity

- and species richness of Malaysian rain forests. *J Trop For Sci* **6**, 116–123.
- Appanah S, Putz FE** (1984). Climber abundance in virgin dipterocarp forest and the effect of pre-felling climber cutting on logging damage. *Malaysian Fores* **47**, 335–342.
- Augspurger CK** (1988). Mass allocation, moisture content and dispersal capacity of wind-dispersed tropical diaspores. *New Phytol* **108**, 357–368.
- Avalos G, Mulkey SS** (1999). Seasonal changes in liana cover in the upper canopy of a neotropical dry forest. *Biotropica* **31**, 186–192.
- Baars R, Kelly D** (1996). Survival and growth responses of native and introduced vines in New Zealand to light availability. *New Zeal J Bot* **34**, 389–400.
- Balfour DA, Bond WJ** (1993). Factors limiting climber distribution and abundance in a southern African forest. *J Ecol* **11**, 93–99.
- Barker MG, Perez-Sallicrup D** (2000). Comparative water relations of mature mahogany (*Swietenia macrophylla*) trees with and without lianas in a subhumid, seasonally dry forest in Bolivia. *Tree Physiol* **20**, 1167–1174.
- Bongers F, Schnitzer SA, Traore D** (2002). The importance of lianas and consequences for forest management in west Africa. *Bioterre* 59–70.
- Burnham RJ** (2004). Alpha and beta diversity of lianas in Yasuni, Ecuador. *For Ecol Manage* **190**, 43–55.
- Campbell EJF, Newbery DM** (1993). Ecological relationships between lianas and trees in lowland rain forest in Sabah, East Malaysia. *J Trop Ecol* **9**, 469–490.
- Carlquist S** (1991). Anatomy of vine and liana stems: a review and synthesis. In: Putz EE, Mooney AH eds. *The Biology of Vines*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 127–160.
- Carter GA, Teramura AH** (1988). Vine photosynthesis and relationships to climbing mechanics in a forest understory. *Am J Bot* **75**, 1011–1018.
- Castellanos AE** (1991). Photosynthesis and gas exchange in vines. In: Putz EE, Mooney AH eds. *The Biology of Vines*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 181–203.
- Chalmers AC, Turner JC** (1994). Climbing plants in relation to their supports in a stand of dry rainforest in the Hunter Valley, New South Wales. *Proc Linn Soc NSW* **114**, 73–90.
- Clark DB, Clark DA** (1990). Distribution and effects of tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rican tropical wet forest. *J Trop Ecol* **6**, 321–331.
- Cook RE** (1985). Growth and development in clonal plant populations. In: Jackson JBC, Buss LW, Cook RE eds. *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. New Haven: Yale University Press. pp. 259–296.
- Coomes DA, Grubb PJ** (2000). Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Monograph* **70**, 171–207.
- Croat TB** (1978). *Flora of Barro Colorado Island*. California: Stanford University Press. pp. 943–943.
- Dalling JW, Winter K, Nason JD, Hubbell SP, Murawski DA, Hamrick JL** (2001). The unusual life history of *Alseis blackiana*: a shade-persistent pioneer tree? *Ecology* **82**, 933–945.
- Darwin C** (1867). On the movements and habits of climbing plants. *J Linn Soc* **9**, 1–118.
- Denslow JS** (1987). Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annu Rev Ecol Syst* **18**, 431–451.
- Denslow JS, Schultz JC, Vitousek PM, Strain BR** (1990). Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology* **71**, 165–179.
- Dewalt SJ, Schnitzer SA, Denslow JS** (2000). Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *J Trop Ecol* **16**, 1–19.
- Dillenburg LR, Whigham DF, Teramura AH, Forseth IN** (1993). Effects of below- and aboveground competition from vines *Lonicera japonica* and *Parthenocissus quinquefolia* on the growth of the tree host *Liquidambar styraciflua*. *Oecologia* **93**, 48–54.
- Dillenburg LR, Teramura AH, Forseth IN, Whigham DF** (1995). Photosynthetic and biomass allocation responses of *Liquidambar styraciflua* (*Hamamelidaceae*) to vine competition. *Am J Bot* **82**, 454–461.
- Fisher JB, Ewers FW** (1995). Vessel dimensions in liana and tree species of *Gnetum* (Gnetales). *Am J Bot* **82**, 1350–1357.
- Fisher JB, Hugh TW, Tan LPL** (2002). Xylem of rattans: vessel dimensions in climbing palms. *Am J Bot* **89**, 196–202.
- Foster PF, Sork VL** (1997). Population and genetic structure of the west African rain forest liana *Ancistrocladus korupensis* (*Ancistrocladaceae*). *Am J Bot* **84**, 1079–1091.
- Gartner BL, Bullock SH, Mooney HA, Brown VB, Whitbeck**

- JL (1990). Water transport properties of vine and tree stems in a tropical deciduous forest. *Am J Bot* **77**, 742–749.
- Gentry AH (1991). The distribution and evolution of climbing plants. In: Putz EE, Mooney AH eds. *The Biology of Vines*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 3–49.
- Gerwing JJ (2004). Life history diversity among six species of canopy lianas in an old-growth forest of the eastern Brazilian Amazon. *For Ecol Manage* **190**, 57–72.
- Gerwing JJ, Vidal E (2002). Changes in liana abundance and species diversity eight years after liana cutting and logging in an eastern Amazonian forest. *Conserv Biol* **16**, 544–548.
- Granados J, Korner C (2002). In deep shade, elevated CO₂ increases the vigor of tropical climbing plants. *Glob Change Biol* **8**, 1109–1117.
- Gray AN, Spies TA (1996). Gap size, within-gap position and canopy structure effects on conifer seedling establishment. *J Ecol* **84**, 635–645.
- Grubb P (1977). The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol Rev* **52**, 107–145.
- Hegarty EE, Caballe G (1991). Distribution and abundance of vines in forest communities. In: Putz EE, Mooney AH eds. *The Biology of Vines*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 313–336.
- Holbrook M, Putz FE (1996). Physiology of Tropical Vines and Hemiepiphytes: Plants that Climb up and Plants that Climb Down. in *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. New York: Chapman and Hall Publishing Co. pp. 363–394.
- Ibarra-Manriquez G, Martinez-Ramos M (2002). Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecol* **160**, 91–112.
- Ibarra-Manriquez G, Sanchez-Garlas B, Gonzalez-Garcia L (1991). Fenologia de lianas y arboles anemocoros en una selva calido-humeda de Meaxico. *Biotropica* **23**, 242–254.
- Kalner KA, Wadt LHO, Gomes-Silva DAP, Capunua M (2006). Liana loads and their association with *Bertholletia excelsa* fruit and nut production, diameter growth and crown attributes. *J Trop Ecol* **22**, 147–154.
- Lang GE, Knight DH (1983). Tree growth, mortality recruitment and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology* **64**, 1075–1080.
- Laurance WF, Laurance SG, Ferreira LV, Rankin de Merona JM, Gascon C, Lovejoy TE (1997). Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* **278**, 1117–1118.
- Laurance WF, Perez-Salcrup D, Delamonica P, Fearnside P, D'Angelo S, Jerozolinski A, Pohl L, Lovejoy T (2001). Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology* **82**, 105–116.
- Leighton M, Leighton DR (1983). Vertebrate responses to fruiting seasonality within a Bornean rainforest. In: Sutton SL, Whitmore TC, Chadwick AC eds. *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. pp. 181–196.
- Lewis SL, Tanner EVJ (2000). Effects of above- and belowground competition on growth and survival of rain forest tree seedlings. *Ecology* **81**, 2525–2538.
- Muthuramkumar S, Parthasarathy N (2000). Alpha diversity of lianas in a tropical evergreen forest in the Anamalais, Western Ghats, India. *Divers Distrib* **6**, 1–14.
- Nabe-Nielsen J (2002). Growth and mortality rates of the liana *Machaerium cuspidatum* in relation to light and topographic position. *Biotropica* **34**, 319–322.
- Parran M, Bongers F (2001). Does climber cutting reduce felling damage in southern Cameroon? *For Ecol Manage* **141**, 175–188.
- Parthasarathy N, Pia S (1997). Trees and liana species diversity and population structure in a tropical dry evergreen forest in south India. *J Trop Ecol* **38**, 19–30.
- Penalosa J (1984). Basal branching and vegetative spread in two tropical rain forest lianas. *Biotropica* **16**, 1–9.
- Perez-Salcrup DR (2001). Effect of liana cutting on tree regeneration in a liana forest in Amazonian Bolivia. *Ecology* **82**, 389–396.
- Perez-Salcrup DR, Barker MG (2000). Effect of liana cutting on water potential and growth of *Senna multijuga* (Caesalpiniodae) trees in a Bolivian tropical forest. *Oecologia* **124**, 369–475.
- Perez-Salcrup DR, Pinard MA, Putz FE (2001). Cost and efficiency of cutting lianas in a lowland liana forest of Bolivia. *Biotropica* **33**, 324–329.
- Phillips OL, Martinez RV, Arroyo L, Barker TR, Killeen T, Lewis SL, Malhi Y, Monteagudo AM, Neill B, Vargas PN, Alexiades M, Carson C, Flore AD, Erwin T, Jardim A,

- Palacios W, Saldias M, Vinceti B (2002). Increasing dominance of large lianas in Amazonian forest. *Nature* **418**, 770–774.
- Phillips OL, Martinez RV, Mendoza AM, Baker TR, Vargas PN (2005). Large lianas as hyperdynamic elements of the tropical forest canopy. *Ecology* **86**, 1250–1258.
- Pinard MA, Putz FE (1994). Vine infestation of large remnant trees in logged forest in Sabah, Malaysia: biomechanical Facilitation in Vine Succession. *J Trop For Sci* **6**, 302–309.
- Poorter L, Bongers F, Sterck FJ, Woll HJ (2005). Beyond the regeneration phase: differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. *J Ecol* **93**, 256–267.
- Popma J, Bongers F (1988). The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia* **75**, 625–632.
- Putz FE (1983). Liana biomass and leaf area of a “Tierra Firme” forest in the Rio Negro Basin, Venezuela. *Biotropica* **15**, 185–189.
- Putz FE (1984a). The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* **65**, 1713–1724.
- Putz FE (1984b). How trees avoid and shed lianas. *Biotropica* **16**, 19–23.
- Putz FE, Chal P (1987). Ecological studies of lianas in Lambir National Park, Sarawak, Malaysia. *J Ecol* **75**, 523–531.
- Putz FE, Mooney HA (1991). The Biology of Vines. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 1–353.
- Putz FE, Windsor DM (1987). Liana phenology on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* **19**, 334–341.
- Reddy MS, Parthasarathy N (2003). Liana diversity and distribution in four tropical dry evergreen forests on the Coromandel coast of south India. *Biodivers Conserv* **12**, 1609–1627.
- Rice K, Brokaw N, Thompson J (2004). Liana abundance in a Puerto Rican forest. *For Ecol Manage* **190**, 33–41.
- Richards PW (1996). The Tropical Rain Forest: an Ecological Study, 2nd edn. Cambridge: Cambridge University Press. pp.
- Schnitzer SA (2005). A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *Am Nat* **166**, 262–276.
- Schnitzer SA, Bongers F (2002). The ecology of lianas and their role in forests. *Trends Ecol Evol* **17**, 223–230.
- Schnitzer SA, Carson WP (2001). Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* **82**, 913–919.
- Schnitzer SA, Dalling JW, Carson WP (2000). The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *J Ecol* **88**, 655–666.
- Schnitzer SA, Parren MPE, Bongers F (2004). Recruitment of lianas into logging gaps and the effects of pre-harvest liana cutting in a lowland forest in Cameroon. *For Ecol Manage* **190**, 87–98.
- Schnitzer SA, Kuzee M, Bongers F (2005). Disentangling above- and belowground competition between lianas and trees in a tropical forest. *J Ecol* **93**, 1115–1125.
- Solorzano S, Ibarra-Manriquez G, Oyama K (2002). Liana diversity and reproductive attributes in two tropical forests in Mexico. *Biodivers Conserv* **11**, 197–212.
- Stevens GC (1987). Lianas as structural parasites: the *Bursera simaruba* example. *Ecology* **68**, 77–81.
- Thomas DW (1994). Sustainable harvest of *Ancistrocladus korupensis* (Ancistrocladaceae) leaf litter for research on HIV. *Econ Bot* **48**, 413–414.
- Tomlinson PB, Fisher JB, Spangler RE, Richer RA (2001). Stem vascular architecture in the rattan palm calamus (Arecaceae-Calamoideae-Calaminae). *Am J Bot* **88**, 797–809.
- Tra BIFH, Kouame FN, Traore D (2002). Utilization des lianes dans deux Forêts Classees de l’Ouest de la Cote d’Ivoire. Chapitre dans le livre Bongers & Traore.
- Tyree MT (2001). Capillarity and sap ascent in a resurrection plant: does theory fit the facts? *New Phytol* **150**, 9–11.
- Tyree MT, Ewers FW (1996). Hydraulic architecture of woody tropical plants. In: Mulkey SS, Chazdon RL, Smith AP eds. Tropical Forest Plant Ecophysiology. New York: Chapman and Hall. pp. 217–243.
- Tyree MT, Sperry JS (1989). Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* **40**, 19–36.
- Vidal E, Johns J, Gerwing JJ, Barretto P, Uhl C (1997). Vine management for reduced-impact logging in eastern Amazonia. *For Ecol Manage* **98**, 105–114.
- Wright SJ, Calderon O, Hernandez A, Paton S (2004). Are lianas increasing in importance in tropical forests? A 17-year record from Panama. *Ecology* **85**, 484–489.

Lianas and Their Functions in Tropical Forests

Yajun Chen^{1, 2}, Junwen Chen^{1, 2}, Zhiqian Cai^{1*}

¹ Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Yunnan Mengla 666303, China

² Graduate School of Chinese Academy Sciences, Beijing 100039, China

Abstract As an important component of tropical forests, lianas directly and indirectly affect the growth and regeneration of many trees. Moreover, they may change the composition of tree species, and they play an important role in ecosystem-level processes such as biodiversity and carbon sequestration in tropical forests. With global climate change and habitat fragmentation, the importance of lianas in the dynamics of tropical forests is widely recognized. This review summarizes some basic information from recent research findings on liana's biological characteristics, distribution pattern, and mechanisms responsible for maintenance of species' diversity and their functions in forest ecosystems. The knowledge gap and perspective of the research on lianas are also discussed.

Key words diversity, functions, lianas, tropical forests

Chen YJ, Chen JW, Cai ZQ (2007). Lianas and their functions in tropical forests. *Chin Bull Bot* 24, 240–249.

* Author for correspondence. E-mail: czq@xtbg.org.cn

(责任编辑: 孙冬花)

科学出版社生命科学编辑部新书推介 II

《生物技术概论(原书第四版)》

郑平等译 7-03-017503-4 定价: 30.00 元 2006 年 9 月出版

生物技术是 21 世纪的主要技术。基因工程、基因组学和蛋白质组学的兴起以及转基因作物和动物的产生,使许多人类活动发生了革命性的变化。在本版中, John Smith 再次深入浅出地阐述了生物技术,特别是基因操作的奥秘,为学生和普通读者介绍了现代生物技术的历史、技术和应用。本书涵盖了生物技术的各个方面,包括它对人类社会的潜在利益。同时,也介绍了公众对生物技术的理解以及由此引发的伦理和安全问题。本书既可作为生物技术专业本科生的教学参考书,也可供相关专业的研究人员使用。

《三峡工程生态与环境检测实施规划研究》

黄真理 吴炳方 敖良桂 著 7-03-016879-8/X.0164 定价: 198.00 元 2006 年 10 月出版

本书是国内第一部关于三峡工程生态与环境监测系统的学术专著,从规划层面对三峡工程生态与环境监测系统进行了初步研究和总结。本书介绍了三峡工程对生态与环境的影响,总结了国内外大型水利工程环境保护和监测的经验,构建了三峡工程生态与环境监测系统的总体结构、各子系统和信息系统,讨论了监测系统建设过程中的关键技术难题及已经取得的本底监测成果。本书可供高等院校、科研单位从事环境保护和监测的科技人员,生态与环境监测单位(部门)的专业人员,政府相关部门的管理人员以及对三峡工程生态与环境问题感兴趣的读者使用。

地址: 北京东黄城根北街 16 号科学出版社科学分社 邮编: 100717 联系人: 阮芯

电话(传真): 010-64034622

欢迎各界人士邮购科学出版社各类图书(免费)。书目详见网站 www.lifescience.com.cn