

世界热带森林生态系统大样地定位研究进展

兰国玉^{1,2}

(1 中国科学院 西双版纳热带植物园, 昆明 650223; 2 中国科学院 研究生院, 北京 100039)

摘要: 热带森林是世界上生物多样性最为丰富的生态系统, 但人们对此却知之甚少. 为了更好地了解和合理利用热带森林, 美国的史密斯桑尼亚热带研究所成立了热带森林研究中心, 中心联合世界各国科学家和科研机构, 通过建立热带森林动态监测的大样地网络来从事热带森林的科学研究. 该中心于 1980 年在巴拿马 Barro Colorado Island(BCI)建立第一个 50 hm² 的大样地以来, 现加入该中心的森林大样地有 3 个洲的 18 个样地, 共监测了全球已知热带树种的 10% 的物种, 约 6 000 个物种的 300 万植株. 2004 年在中国云南的西双版纳开始筹建我国第一个热带森林大样地的定位研究站. 本文从全球范围内热带森林生态系统定位研究的大样地建立的意义出发, 论述了热带森林大样地的研究方法以及我国热带森林大样地的建立和研究进展.

关键词: 热带森林; 大样地; 研究进展

中图分类号: Q948.1 文献标识码: A

Research Progress on Large, Long term Plot of Tropical Forest Ecosystem in the World

LAN Guo-yu^{1,2}

(1 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, The Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; 2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: The tropical rainforest, the world's most biologically rich ecosystem is most poorly understood. To better understand and manage tropical rainforests, the Center for Tropical Forest Science (CTFS) of the Smithsonian Tropical Research Institute, through a consortium of scientific collaborators and institutions around the world, coordinates a network of long-term research programs in the tropical forest. From the first 50 hm² plot established in Barro Colorado Island in 1980, CTFS has 18 plots including 3 continents, and CTFS is now monitoring more than 3 million trees of 6 000 species, at least 10% of all known tropical tree species. In 2004, the first large, long-term tropical forest plot of China was suggested to be established in Xishuangbanna, Yunnan, China. This paper discussed the meaning, methods and research progress of large, long-term plot of tropical forest in the world in details. At last, the establishment and research progress of the Chinese large, long-term plots were discussed also.

Key words: tropical forest; large and permanent plots; research progress

1 热带森林大样地建立的目的及意义

热带森林的毁坏、物种的消失、全球变暖造成的

严重后果已经被普遍认识到. 然而, 这些问题的解决需要我们首先具有最为基本和较为详尽的科学数据. 史密斯桑尼亚热带研究所的热带森林科学研究

* 收稿日期: 2007-04-17; 修改稿收到日期: 2007-08-01

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-YW-430-03)

作者简介: 兰国玉(1977-), 男, 在读博士研究生, 主要从事森林生态学和保护生物学研究, E-mail: langy@xtbg.ac.cn

中心(The Center for Tropical Forest Science, CTFS)联合世界各国科学家和科研机构,通过在全球范围内建立热带森林生态系统的研究网络来从事热带森林生态系统的科学研究.其宗旨是要解决以下科学问题^[1]:(1)热带森林为什么会有如此高的生物多样性?在人类利用的情况下,热带森林的物种多样性是怎么维持的?(2)热带森林在稳定气候和大气层中的作用是什么?人类如何利用热带森林进行增强其碳储量?(3)决定热带森林生产力的因素有哪些?人类如何可持续利用热带森林资源?这些问题也是热带森林大样地建立的最初目的.另外热带森林植物种类多样性、生境因子多变性和种间关系极其复杂,小样地不能反映整个种群的数量变化.对于稀有物种对气候变化的响应,显然小的样地不能提供理论上的依据.要如实地监测热带森林的动态变化,很有必要建设永久性观测的大样地.

2 热带森林大样地的研究方法

2.1 样地建设

热带森林大样地大小一般为 50 hm^2 ,但各国由于受各种条件的限制,大样地的大小在 $16 \sim 52 \text{ hm}^2$.采用全站仪将整个样地划分为 n 个 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 的样方;测量时,每隔 20 m 设一个基点,插上 PVC(聚氯乙烯)管作标记,并记录两点之间的相对高差、测量方向、斜面距离等指标,并于中间 10 m 处也用 PVC 管进行标记.整个固定样地测定完成后,将每个基点的 PVC 管用 $8 \text{ cm} \times 8 \text{ cm} \times 70 \text{ cm}$ 的水泥桩替换,以备长期使用;根据样地建立时所测资料,并配合 GPS 测量其经纬度和海拔高度,计算样地内每个基点的相对海拔高度,并绘制等高线地形图.

2.2 树种调查

植物调查时以 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 样方为单位,并将其区分成 16 个 $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ 的小样方.每一个样方以其西南角基点坐标命名,依顺时针方向逐步进行,将 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 样方内的小样方,以坐标系统命名为 (1.1) 、 (1.2) 、 (1.3) ..等.记录并鉴定每个 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 样方内胸径大于 1 cm 的所有木本植物(包括胸径大于 1 cm 的藤本植物和灌木),于高度 1.3 m 处漆上红漆,用围尺测量植物的胸径;胸径较大的树木测量周长,在备注栏注明^[2];在每株木本植物钉上不锈钢牌(或铝合金牌)加以编号.并记录植物的编号、树种名称、胸径、样区位置、生长状况.如果植株 1.3 m 以下有分枝,在最粗的分枝 1.3 m 处漆上油

漆,并测量其胸径,钉上不锈钢牌(或铝合金牌);其它分枝的胸径也要测量,并记录^[2].早期大样地的藤本植物并没有列入到调查范围之内,但随后又做了补充调查^[2].藤本植物调查需在整个样地内全面调查,样方的大小为 400 m^2 ^[3],由于藤本植物的胸径测量点(POM, point of measurement)很难确定,调查标准参照 Gerwing 的方法^[4].

2.3 树木编号

固定样地内每个 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 样方内植株的编号规则为:号码共 8 位数,号码前 4 位数是样方的行号和列号,第 5 位数为预留编号,后三位则是样方树牌编号($000 \sim 999$).每一个样方内按顺时针依序挂牌,并不得任意跳号,完成样方调查后所剩牌号留至下次复查时使用,并不得用于其它样方的调查.

2.4 种子动态监测

在样地内离步行道 8 m 处设立种子收集器,种子收集器的规格为 $0.75 \text{ m} \times 0.75 \text{ m}$,离地面的高度为 1 m ,另外在种子收集器 2 m 处设立 3 个 $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ 的小样方用来监测幼苗的动态,如图 1.对小样方内所有木本植物的幼苗编号、鉴定、测量、定位.种子收集器内的种子每周收集一次,收集来的种子用于鉴定其种类.

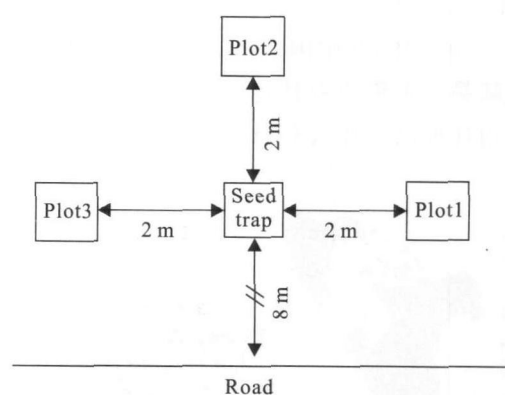


图 1 热带森林大样地内种子收集器的布置

Fig. 1 The arrangement of seed trap in the large, long-term plot of tropical forest

2.5 样地复查

固定样地建立后每隔 5 a 复查一次.死亡的树木要标记出来,新进入起测径阶(1 cm)的小树要测量其胸高、直径和挂牌.

2.6 数据库的建立

用 TXT 文本文件或 Excel 电子表格处理软件建立数据库.主数据库包括树木编号(tag)、物种名称(sp)、树木在样地中的 x 和 y 坐标(gx, gy)、胸径(dbh)、代码(codes,用来描述树木的具体情况)、胸

径测量点(POM)、日期(date). 其它数据库的具体格式见 Condit 1998 年出版的书.

3 世界热带森林大样地的建立、研究热点及研究进展

3.1 世界热带森林大样地的建立

近代关于热带森林的研究很早以前就开展了, 例如 Barro Colorado Island (BCI) 地区从 1923 年以来就成为了人们研究低地热带森林的理想地区^[1]. 森林大样地的定位研究最早是在 1975 年建立在哥斯达黎加的被火侵入或是荒废的 13 hm² 的干旱森林^[1]. 但真正意义的热带森林大样地是随后 Hubbell^[1] 于 1980 年在 Barro Colorado Island (BCI) 地区建立了 50 hm² 的大样地. BCI 早期的研究结果表明, BCI 森林物种的组成是随机变化的(drifts randomly), 也就是大多数的物种具有大致相同的竞争力, 因此这些物种的多度变化是随机的. Ashton 坚持认为 Hubbell 的“SHIFT”模型并不适合物种多样性更为丰富的东南亚热带森林. 于是 1983 年在马来西亚建立了一个 50 hm² 的固定样地^[1]. 此后, 世界各国科学家们围绕着各种科学问题在热带森林建立了各自的大样地, 现在加入 CTFS 的有 18 个样地(图 2), 具体可见专门网站(<http://www.ctfs.si.edu>). 2004 年, 在中国云南的西双版纳开始筹建我国大陆第一个热带森林定位观测的大样地, 中国台湾富山样地已经加入 CTFS 研究中心.



图 2 全球热带森林的 18 个大样地

Fig. 2 18 large, long-term plots of tropical forest in the world

3.2 世界热带森林大样地的研究热点

3.2.1 植物种群的分布格局研究 种群的个体分布一直是生态学理论的中心问题^[5]. 研究种群的分

布格局, 不同的取样尺度会得出不同的结论. 由于取样尺度的局限性, 国内关于热带森林种群的空间分布格局的研究较少. 热带森林乔木树种的分布格局的方法很多, 如点格局分析方法(Ripley's K)可以用来分析群落物种个体间的分布空间格局^[6]. 但是 Ripley's K 方法是不能够将不同尺度的分布格局分离开来, 因此用此方法计算出不同尺度的分布格局是一个累积的分布格局^[7]. 在此基础上 Condit^[7] 发展了相对邻里密度的概念, 并分析了全球 6 个大样地(25~52 hm²) 的热带森林乔木树种的的空间分布格局, 结果表明大部分物种是集群分布而不是随机分布, 稀有种的集群程度要高于常见种. 随后 Plotkin^[8] 发展了以聚类为基础的分布格局的分析方法, 研究了马来西亚热带森林的 6 个物种的分布格局.

3.2.2 热带森林物种多样性的维持机制研究 “中度干扰假说”(intermediate disturbance hypothesis) 认为森林出现中度的干扰(如林窗)时, 便提高了物种的共存机会, 群落的物种多样性随之增加, 这一点在群落生态学中已经普遍认同. Hubbell^[9] 在对巴拿马热带森林长达 13 a 的研究后, 分析了 1 200 个林窗对物种多样性的影响, 结果表明: 林窗虽然能够增加幼苗成活机率和密度, 但森林林窗并不能够增加物种的多样性; 林窗内的物种组成很难预测, 即使是先锋树种. 一些物种只能在林窗中生长. 由此可见“中度干扰假说”在解释热带森林物种多样性具有一定的局限性.

“生态位分化理论”(niche differentiation hypothesis): 以资源为基础的生态位分化理论认为, 生境的异质性才能够增加热带森林的物种多样性. Harms^[10] 以 Barro Colorado Island 的 50 hm² 的大样地为研究对象, 分析了生境与乔木、灌木的关系, 表明局部生境的变化对于物种多样性的维持所起的作用是很有限的. Pyke 等^[11] 对巴拿马运河分水岭低地热带森林的区系组成随环境因子(包括降雨、地形和土壤等)变化的规律进行了研究. Valencia 等^[12] 以厄瓜多尔 25 hm² 的大样地为研究对象, 按照坡度、海拔和凹凸情况将生境分为 5 类, 研究了乔木树种的分布和当地生境变化之间的关系. 研究表明: 地形生态位的分化对亚马逊森林的 α 多样性的影响并不是很大. 由此可见生态位分割理论在解释热带森林物种多样性也具有一定的局限性.

“Janzen 和 Connell 假说”(Janzen-Connell hypothesis) 分别于 1970 年和 1971 年提出, 认为热带

森林中母树周围同种的幼树和幼苗的死亡率较高, 主要原因是动物的取食、病虫害以及种内密度制约效应的结果(图 3). 密度制约效应在热带森林中不仅普遍存在, 在一定程度上还有助于热带森林物种多样性的维持^[13], Condit^[14] 研究了巴拿马 50 hm² 大样地的热带森林下的 2 个物种密度制约性, 结果表明: 在距离 1~4 m 之间存在密度制约性, 表现为胸径为 1~8 cm 的小树数量明显减少; 在 4~6 m 密度制约的作用不是很明显. 热带森林中由密度制约而引起的死亡率也有研究, 如对巴拿马和马来西亚的 2 个 50 hm² 大样地的研究结果表明: 80% 的物种受密度制约的影响, 也就是说密度对于树种的存活率有副作用. 但在马来西亚, 种间密度的增加在一定程度上反而增加了存活机率, 即所谓的物种种群的保护作用(species herd protection)^[15]. 同时研究结果表明稀有种受密度制约效应而产生的副作用要大于常见种^[16]. Harms^[17] 做了从种子雨到幼苗阶段密度制约对幼苗多样性影响的实验, 研究结果表明同种间的密度制约效应普遍存在, 大量种子的幼苗由于密度过大, 成活的机率很低, 因此增加了成活幼苗多样性. 以上研究结果都为“Janzen-Connell 假说”提供了有力证据.

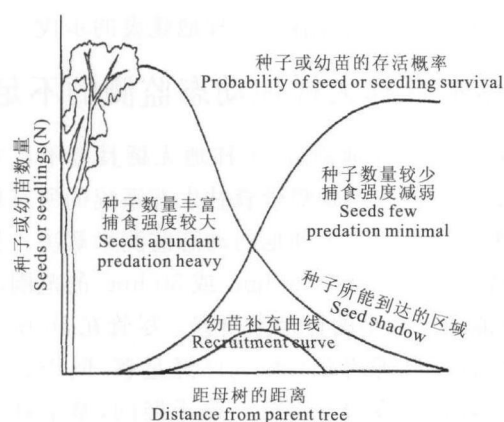


图 3 Janzen-Connell 假说

Fig. 3 Janzen-Connell hypothesis

“幼苗补充限制假说”(recruitment limitation hypothesis): 由于母树的种子传播距离有限, 并不能传播到适合种子发芽生长的所有地段, 便为其它物种的生存提供了生态空间, 因此传播距离的受限对于维持热带森林群落的物种多样性的作用很大^[18, 19]. Jones 利用基因分析的方法确定散布的种子和母树的关系, 同时测定了种子的平均散布距离为 40.11 m (2000 年) 和 58.82 m (2002 年)^[18]. 巴拿马 BCI 由于具有一些阳性物种(种子较小, 一般靠

风力传播), 而在 Pasoh 较少, 因此巴拿马热带森林的幼树幼苗的补充率要大于马来西亚的 Pasoh^[20]. “幼苗补充限制假说”在解释热带森林生物多样性的维持方面有一定的说服力.

3.2.3 气候变化对热带森林影响的研究 在 CO₂ 浓度的增加、气温的升高、降雨等潜在的环境因子中, 降雨量的改变无疑会对热带森林产生巨大的影响, 在 BCI 几乎所有喜湿润的树种, 都会由于降雨量的减少和早期的延长, 物种的多度都会降低^[21]. Condit^[21] 预测了巴拿马热带森林对干旱的反应, 如果持续 4 周的干旱将使得样地内湿润地区 25% 的对干旱敏感的物种局部消失, 如果持续 9 周的干旱, 将使得 40% 的对干旱敏感的物种局部消失. Condit^[22] 研究了气候变化对热带森林树种丰富度的影响, 由于连续 25 a 降雨量的减少, 有 16 种对水分要求严格的灌木和小树在样地内趋于消失.

3.2.4 热带森林中藤本植物的研究 木质藤本在森林, 特别是热带森林的森林更新、多样性、生态系统稳定性中有着非常重要的作用, 并且随着热带森林干扰的增加, 木质藤本在群落中的比例和重要性也会增加^[23, 24]. 由于藤本植物的调查较为困难, 早期建立的大样地藤本植物并没有记录^[2], 但并不意味着藤本植物在热带森林的作用不重要. 相反, 最近几年藤本植物的研究越来越受到生态学家的重视, 如 Parthasarathy 等^[25] 在对总面积为 47 hm² 的样地调查基础上, 分析了印度半岛热带常绿林内藤本植物的多样性格局. Mascaro^[26] 对哥斯达黎加热带湿地雨林的 9 个 864 m² 的固定样地内的藤本植物作了为期 3 a 的调查, 分析了藤本植物的多样性、丰富度和死亡率. Barro Colorado Island (BCI) 样地也于近期开展藤本与树木相互关系群落水平的研究.

3.3 世界热带森林大样地的研究进展

史密斯桑尼亚热带研究所 (STRI) 下属热带雨林科学中心 (CTFS) 的研究范围早已越过巴拿马的国界, 如今由 15 个国家的 20 个研究区域构成的网络正在为 STRI 完成一项长达 5 a 的标准化普查工作. 研究人员将对生活在上述研究区域的约 300 万株树木进行每年一次的测量, 从而提供关于这些森林生长更为精确的变化图谱. 与此同时, 研究人员将采集并称量枯枝落叶层, 并测量土壤层中不同深度的碳含量, 从而最终了解大气二氧化碳含量增加将对热带雨林中的碳循环产生何种影响. CTFS 的下一步工作是在美国和中国建立温带森林研究区域, 从而搞清温带森林和热带雨林在响应气候变化方面

存在哪些差异. 同时扩大其有关气候变化和生物多样性的研究范围, 并进一步开展针对温带森林的研究工作. 此外, 热带雨林科学中心的研究人员还将在巴拿马进行一项大规模的分水岭试验, 目的是了解水分的多与少将会对森林、耕地和草原造成哪些影响以及水循环在森林生态系统中扮演的角色. 通过这项研究还将澄清一个重要的科学问题, 即单一位点的研究是否具有普适性.

4 中国热带森林大样地的建立及研究进展

中国的热带雨林分布范围较窄, 主要分布于中国南部的边界, 从西藏的东南部到云南南部, 扩展到广西的西南部, 包括台湾和海南岛. 到目前为止, 中国的低地成熟热带森林的面积仅有 63.38 万 hm^2 , 而这些大部分分布于云南省南部的西双版纳^[27]. 虽然我国对热带森林已经开始了大量的研究, 也有大量的文章发表, 但是取样面积最大不过 1 hm^2 , 其实远没有达到所谓的最小面积. 对印度西部的加茨山脉 30 hm^2 的热带常绿森林的研究表明: 如果除去

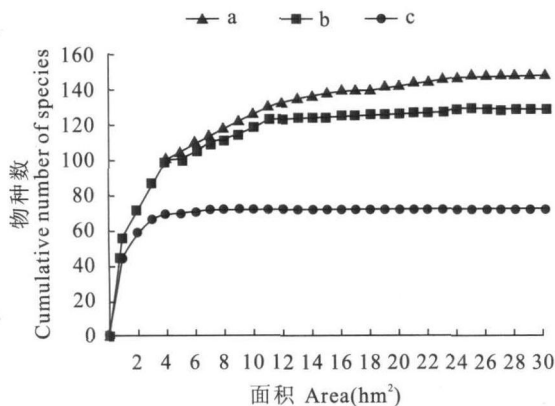


图4 印度加茨山脉 30 hm^2 样地的种-面积曲线

Fig. 4 Species-area curves of tree species plotted for all species (a: triangles) and exclusion of very rare species (b: squares) and rare species (c: circles) in the 30 hm^2 plot of tropical evergreen forest at Varagalaia, Western Ghats. (引自 Ayyappan and Prthasarathy, 1999)

非常罕见的物种, 种-面积曲线也要到 4 hm^2 时才达到平缓状态^[28] (图4). 因此非常有必要在我国生物多样性最丰富地区之一的热带地区, 建设一个永久性观测的大样地开展热带雨林的科学研究.

2004 年, 台湾东海大学孙义方教授与加拿大阿尔波特大学何芳良教授来到大陆, 希望在大陆境内的典型纬度带上建设这种大尺度的森林动态监测大样地. 拟定在中国建立 5 个大尺度的森林监测样地. 这 5 个样地分别为: 长白山、鼎湖山、古田山、天童山和西双版纳. 就森林性质来说, 仅西双版纳的样地为热带森林. 现西双版纳样地完成了样地测量工作, 树种清查与挂牌预计于 2006 年 11 月份至 2007 年 4 月份开展. 2006 年 6 月 28 日至 7 月 16 日, 由中国科学院生物多样性委员会主办, 中国科学院植物研究所承办, 在河北涿州举办了“中国森林生物多样性监测网络研讨会”. 会议以提高大样地研究人员数据分析能力为主要内容和议题. 期间邀请了 Pierre Legendre (University of Montreal)、何芳良 (University of Alberta)、Richard Condit (Center of tropical forest sciences, Smithsonian Institute) 及孙义方 (东海大学) 为样地数据分析, 讲授高级空间生态学、生物多样性分析、用 R 分析样地数据及大样地经典文献选讲. 这次研讨会 (培训会) 在很大程度上推动了我国热带森林大样地建设的步伐.

5 热带森林大样地动态监测的不足

相对于小样地而言, 大样地无疑具有不可置否的优点. 然而并不是热带森林生态系统的所有科学问题都可以由单个大样地的动态监测来解决. 如幼苗的统计不能在整个 20 hm^2 或 50 hm^2 的范围内进行, 只能通过较小的样地来研究. 尽管在 50 hm^2 的样地内进行群落调查与研究已经足够, 但毕竟也只是整个森林群落的一部分. 毫无疑问, 整个群落在更大尺度上的变化是存在的, 只有通过样地和遥感相结合的方法来研究. 另外, 要对某地段群落类型内的所有稀有物种进行统计和研究, 显然通过单个的大样地仍然无法解决^[1].

参考文献:

- [1] CONDIT R. Research in large, long-term tropical forest plot [J]. *Tree*, 1995, 10(1): 18–22.
- [2] CONDIT R. Tropical forest census plots: Methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plot [M]. Springer-Verlag and R. G. Landes Company, 1998.
- [3] RICE K, BROKAW N, THOMPSON J. Liana abundance in a Puerto Rican forest [J]. *Forest Ecology and Management*, 2004, 190: 33–

- 41.
- [4] GERWING J J, SCHNITZER S A, BURNHAM R J, BONGERS F, CHAVE J, DEWALT S J, EWANGO C E N, FOSTER R, KENFACK D, MARTINEZ-RAMOS M, PARREN M, PARTHASARATHY N, PEREZ-SALICRUP D R, PUTZ F E, THOMAS D W. A Standard protocol for liana censuses[J] . *Biotropica*, 2006, **38**(2): 256– 261.
- [5] DALE M R T. Spatial patterns analysis in plant ecology[M] . London: Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1999.
- [6] HE F, LEGENDRE P, LAFRANKIE J V. Distribution patterns of tree species in a Malaysia tropical forest[J] . *Journal of Vegetation Science*, 1997, **8**: 105– 114.
- [7] CONDIT R, ASHTON P S, BAKER P, BUNYAVEJCHEWIN S, GUNATILLEKE S, GUNATILLEKE N, HUBBELL S P, FOSTER R B, ITOH A, LAFRANKIE J V, LEE S L, LOSOSE, MANOKARAN N, SUKUMAR R, YAMAKURA T. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species[J] . *Science*, 2000, **288**: 1114– 1118.
- [8] PLOTKIN J B, CHAVE J, ASHTON P S. Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species[J] . *The American Naturalist*, 2002, **160**(5): 629– 644.
- [9] HUBELL S P, FOSTER R B, O'BREIN S T, HARMS K E, CONDIT R, WECHSLER B, WRIGHT S J, LAO L. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in neotropical forest[J] . *Science*, 1999, **283**: 554– 557.
- [10] HARMS K E, CONDIT R, HUBBELL S P, FOSTER R B. Habitat association of tree and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot[J] . *Journal of Ecology*, 2001, **89**: 947– 959.
- [11] PYKE C R, CONDIT R, AGUILAR S, LAO S. Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest[J] . *Journal of Vegetation Science*, 2001, **12**: 553– 566.
- [12] VALENCIA R, FOSTER R B, VILLA G, CONDIT R, SVENNING J C, HERNANDEZ C, ROMOLEROUX K, LOSOS E, MAGÅRDE, BALSLEV H. Tree species distribution and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador[J] . *Journal of Ecology*, 2004, **92**: 214– 219.
- [13] WILLS C, CONDIT R, FOSTER R B, HUBBELL S P. Strong density- and diversity-related effects help to maintain tree species diversity in a neotropical forest[J] . *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, **94**: 1252– 1257.
- [14] CONDIT R, HUBBELL S P, FOSTER R B. Density dependence in two understory tree species in a neotropical forest[J] . *Ecology*, 1994, **75**(3): 671– 680.
- [15] HALTON A P. Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests[J] . *Ecology Letters*, 2003, **6**: 757– 765.
- [16] HUBBELL S P, AHUMADA J A, CONDIT R, FOSTER R B. Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest[J] . *Ecological Research*, 2001, **16**: 859– 875.
- [17] HARMS K E, WRIGHT S J, CALDERON O, HERNANDEZ A, HERRE E A. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest[J] . *Nature*, 2000, **404**: 493– 495.
- [18] JONES E A, CHEN J, WENG G J, HUBBELL S P. A genetic evaluation of seed dispersal in the neotropical tree *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae)[J] . *The American Naturalist*, 2005, **166**(5): 543– 555.
- [19] SVENNING J C, WRIGHT S J. Seed limitation in panamanian forest[J] . *Journal of Ecology*, 2005, **93**: 853– 862.
- [20] CONDIT R, ASHTON P S, MANOKARAN N. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots[J] . *Philosophic Transactions of the Royal Society of London, B*, 1999, **354**: 1739– 1748.
- [21] CONDIT R. Ecology implications of changes in drought patterns shifts in forest composition in Panama[J] . *Climatic Change*, 1998, **39**: 413– 427.
- [22] CONDIT R, HUBBELL S P, FOSTER R B. Changes in tree species abundance in a neotropical forest: impact of climate change[J] . *Journal of Tropical Ecology*, 1996, **12**: 231– 256.
- [23] SCHNITZER S A, BONGERS F. The ecology of lianas and their role in forests[J] . *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, **17**(5): 223– 230.
- [24] SCHNITZER S A, PARREN M P E, BONGERS F. Recruitment of lianas into logging gaps and the effects of pre-harvest climber cutting in a lowland forest in Cameroon[J] . *Forest Ecology and Management*, 2004, **190**: 87– 98.
- [25] PARTHASARATHY N, MUTHURAMKUMAR S, REDDY M S. Patterns of liana diversity in tropical evergreen forests of peninsular India[J] . *Forest Ecology and Management*, 2004, **190**: 15– 31.
- [26] MASCARO J, SCHNITZER S A, CARSON W P. Liana diversity, abundance, and mortality in a tropical wet forest in Costa Rica[J] . *Forest Ecology and Management*, 2004, **190**: 3– 14.
- [27] CAO M, ZOU X M, WARREN M, ZHU H. Tropical forests of Xishuangbanna, China[J] . *Biotropica*, 2006, **38**(3): 306– 309.
- [28] AYYAPPAN N, PARTHASARATHY N. Biodiversity inventory of tree in a large-scale permanent plot of tropical evergreen forest at Varagalaia, Anamalais, Western Ghats, India[J] . *Biodiversity and Conservation*, 1999, **8**: 1533– 1554.