

哀牢山中山湿性常绿阔叶林木质藤本植物的多样性与空间分布

袁春明^{1,2} 刘文耀^{3*} 杨国平³

1 (云南省林业科学院, 昆明 650204)

2 (国家林业局云南珍稀濒危森林植物保护和繁育重点实验室, 云南省森林植物培育与开发利用重点实验室, 昆明 650204)

3 (中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223)

摘要: 木质藤本植物是热带、亚热带山地森林重要的组成部分之一, 在森林动态、生态系统过程和森林生物多样性形成与维持等方面具有重要作用。本文调查了哀牢山中山湿性常绿阔叶林木质藤本植物的多样性及其在垂直和水平空间上的分布规律。在20个20 m × 50 m的样地中共调查到DBH ≥ 0.2 cm的木质藤本植物1,145株, 隶属于19科25属29种, 其中物种最丰富的科为菝葜科(4种)和蔷薇科(3种), 但多度最高的科为葡萄科(363株, 占总株数的31.7%)。研究发现林下木质藤本(通常DBH < 1 cm)拥有较高的物种丰富度和多度, 对木质藤本植物多样性具有较大的贡献。有55.7%的个体分布在林下层, 林冠层占28.8%, 亚冠层只有15.5%。木质藤本的垂直空间分布在不同径级、不同攀援类型之间具有明显的差异。从水平空间分布来看, 地形是影响木质藤本的一个重要因素: 沟谷木质藤本的物种丰富度、多度和基面积分别是坡面的171%, 420%和606%; 有12个物种只分布在沟谷生境。这表明哀牢山中山湿性常绿阔叶林木质藤本植物对生境具有偏好性。

关键词: 木质藤本, 多样性, 多度, 攀援类型, 空间分布, 亚热带

Diversity and spatial distribution of lianas in a mid-montane moist evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains, SW China

Chunming Yuan^{1,2}, Wenyao Liu^{3*}, Guoping Yang³

1 Yunnan Academy of Forestry, Kunming 650204

2 Key Laboratory for Conservation of Rare, Endangered and Endemic Forest Plants in Yunnan of State Forestry Administration, Yunnan Provincial Key Laboratory for Cultivation and Utilization of Forest Plant, Kunming 650204

3 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223

Abstract: Lianas are an important component of tropical and subtropical forests, and influence forest dynamics, ecosystem processes, and the formation and maintenance of forest biodiversity. In the present study, liana diversity and their vertical and horizontal spatial distribution were investigated in a mid-montane moist evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains, SW China. A total of 1,145 individuals of 29 liana species (DBH ≥ 0.2 cm) were recorded in twenty 20 m × 50 m plots. In the forest the most species-rich families were the Smilacaceae (4 species) and Rosaceae (3 species). Vitaceae was the most abundant family represented by 363 individuals (31.7% of total individuals). The understory lianas (usually DBH < 1 cm) had greater species richness and abundance than subcanopy and canopy lianas. The majority of lianas individuals (55.7%) were found in the understory, 28.8% were in the canopy, and only 15.5% were in the subcanopy. The vertical distribution of lianas showed obvious differences among stem diameter-classes and climbing mechanisms. In terms of the horizontal spatial distribution, topography was an important factor governing the diversity and distribution of lianas. The species richness, abundance and basal area in the valley were 171%, 420% and 606% greater, respectively, than hillslope sites. A total of 12 species grew exclusively in valley

收稿日期: 2014-10-21; 接受日期: 2015-01-22

基金项目: 国家自然科学基金(U1133605, 31160136)和中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-YW-N-066-03)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liuw@xtbg.ac.cn

sites. These results suggest that lianas have habitat preferences in the mid-montane moist evergreen broad-leaved forests of the Ailao Mountains.

Key words: liana, diversity, abundance, climbing type, spatial distribution, subtropical

木质藤本植物是热带、亚热带山地森林重要的结构性组分,使其在林相上明显区别于温带森林(曲仲湘, 1964; Richards, 1996)。它们在森林动态、生态系统过程和森林生物多样性的形成与维持等方面起着非常重要的作用(Schnitzer & Carson, 2001; Schnitzer & Bongers, 2002)。了解森林群落中木质藤本植物的多样性与分布是森林生物多样性研究的重要基础性工作。

热带雨林中木质藤本个体密度和物种丰富度通常占木本植物的10–25%,但在不同类型的热带森林中差异极大(Schnitzer & Bongers, 2002)。木质藤本的多样性和多度与生境因子密切相关,并随降雨量及其季节分配模式、土壤类型、地形条件及干扰状况等的不同而变化。研究表明,木质藤本的多度与年平均降雨量成负相关,与降雨的季节性成正相关(Schnitzer, 2005; DeWalt *et al.*, 2010)。地形强烈影响木质藤本的多度与分布。例如,在日本冲绳的次生常绿林中,木质藤本趋向于分布在因地形引起的土壤水分、养分富集的凹状生境(Kusumoto *et al.*, 2008)。但是,土壤肥沃程度对木质藤本多样性与分布的影响并不显著(Schnitzer & Bongers, 2002)。干扰通常能增加木质藤本植物的多样性或多度,如在林窗(Putz, 1984; Schnitzer & Carson, 2001)、片断化森林的边缘(Laurance *et al.*, 2001)、演替恢复早期的森林中(DeWalt *et al.*, 2000; Yuan *et al.*, 2009)木质藤本较丰富。

在同一类型的森林中,木质藤本的组成、多样性与分布也存在明显的差异(Putz & Chai, 1987; 陈亚军和文斌, 2008)。由于不同攀援类型对支柱木大小的要求不同(Putz, 1984; 袁春明等, 2010b),导致森林垂直高度上不同攀援类型个体比例间存在显著差异(赵科等, 2010)。已有研究表明,木质藤本对不同大小支柱木的要求及其与森林群落结构的相互作用影响着其在森林中的空间分布(Putz, 1984; Balfour & Bond, 1993; Nabe-Nielsen, 2001)。然而,作为森林群落中的层间植物,木质藤本植物的垂直空间分布并未受到应有的关注(Kurzel *et al.*, 2006;

赵科等, 2010),且以往的相关研究主要集中于热带低地雨林。

亚热带常绿阔叶林是我国的一种主要森林类型,占有较大的区域。一些学者对区域尺度乃至全国尺度藤本植物的多样性与生态习性进行了统计分析(蔡永立和宋永昌, 2000; 颜立红等, 2006; 胡亮等, 2010),也有学者开展了不同类型森林中藤本植物组成与多样性的比较研究(易俗等, 2001; 颜立红和祁承经, 2007; Yuan *et al.*, 2009; 袁春明等, 2010a),但对于森林群落中木质藤本植物的组成、多样性与空间分布特征的了解还不够深入。位于我国西南部的哀牢山国家级自然保护区由于其独特的地理和气候特点,保存有我国面积最大的原生中山湿性常绿阔叶林(邱学忠和谢寿昌, 1998),其中木质藤本植物丰富(金振洲, 1983)。本文对该区域木质藤本植物的多样性与分布进行了调查,主要探讨:(1)木质藤本植物多样性及其组成特征;(2)木质藤本植物在垂直空间和水平空间上的分布格局。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

研究工作在云南哀牢山国家级自然保护区的徐家坝地区进行,地理位置为23°35′–24°44′ N, 100°30′–100°54′ E,海拔2,000–2,650 m。年平均气温11.3℃,年均降雨量1,931.1 mm,其中雨季(5–10月)占年降雨量的85%,年蒸发量1,485.9 mm(邱学忠和谢寿昌, 1998)。研究区域属典型的山地季风气候,土壤为山地黄棕壤。原生中山湿性常绿阔叶林是该地区的主要森林植被类型。林冠层的优势树种主要有木果柯(*Lithocarpus xylocarpus*)、变色锥(*Castanopsis rufescens*)、硬壳柯(*Lithocarpus hancei*)和南洋木荷(*Schima noronhae*)等。乔木层高约20–25m,盖度达90%以上,林相完整。

1.2 调查方法

在中山湿性常绿阔叶林的坡面和沟谷地段分别设置10个20 m × 50 m的样地(共计20个,面积2 ha),每个样地再划分为10个10 m × 10 m的样方。野

外调查按照Gerwing等(2006)的方法,在每个样地内对根生于该样地内胸径(DBH) (距地面1.3 m长度处) ≥ 0.2 cm、长度 ≥ 2 m的木质藤本植物测定其胸径,并记录其种类、攀援类型和株数。木质藤本植物的多度定义为样地中的个体数。按照Kurzel等(2006)的方法将每株木质藤本分为冠层(攀援高度达到森林冠层的顶部)、亚冠层(攀援高度在森林冠层顶部以下至地上5 m以上)和林下藤本(攀援高度在地上5 m以下)。同时,在野外实际观测的基础上,依据攀援器官和攀援方式,并参考Putz (1984)的划分方法,将所调查到的木质藤本分为茎缠绕(stem twiners)、卷须攀援(tendrils climbers)、根攀援(root climbers)、钩刺攀援(hook climbers)和依附攀援(scramblers) 5种类型。

1.3 数据分析

采用单因素方差分析(ANOVA)方法检验木质藤本植物的多样性指数在垂直空间上的差异性,用最小显著差异法(LSD)进行多重比较,显著性水平为0.05;物种丰富度、多度和基面积在水平空间上即沟谷和坡面样地间的差异性采用 t 检验方法。

多样性的测度采用以下几个多样性指数(Magurran, 1988):

Shannon-Wiener指数: $H' = -\sum P_i \ln P_i$

Simpson多样性指数: $D = -\sum P_i^2$

Pielou均匀度指数: $E = H'/H_{\max} = H'/\ln S$

Fisher's α 指数: $S = \alpha \ln(1 + N/\alpha)$

式中, $P_i = n_i/N$, n_i 为种 i 的个体数, N 为所有种的个体数之和, S 为物种数。

数据分析及作图分别采用SPSS 13.0和SigmaPlot 10.0软件。

2 结果

2.1 木质藤本植物的多样性与组成特征

在哀牢山中山湿性常绿阔叶林2 ha样地中共调查到DBH ≥ 0.2 cm和长度 ≥ 2 m的木质藤本植物1,145株(表1),隶属于19科25属29种,其中DBH ≥ 1 cm的402株(隶属于16科21属23种)。木质藤本植物中物种最丰富的科为菝葜科(4种)和蔷薇科(3种);但多度最高的科为葡萄科(有363株),其次为菝葜科(175株)和蔷薇科(170株)。木质藤本植物优势种现象

非常明显,多度最高的前5个物种分别为三叶爬山虎(*Parthenocissus himalayana*, 295株)、常绿蔷薇(*Rosa longicuspis*, 102株)、华肖菝葜(*Heterosmilax chinensis*, 95株)、毛狭叶崖爬藤(*Tetrastigma obiectum*, 68株)和园锥悬钩子(*Rubus paniculatus*, 65株),它们的株数占总株数的54.3%,其中三叶爬山虎占总株数的25.8%。有11个物种(占总物种数的37.9%)的个体数小于10株。

所调查到的29种木质藤本植物包括了5种攀援类型,其中茎缠绕类型的物种最丰富(占总物种数的44.8%) (图1a),而根攀援的个体数最多(占总个体数的32.6%) (图1b)。依附攀援的物种只有1种1株。DBH ≥ 1 cm的木质藤本植物中,茎缠绕类型的物种数和个体数均占优势(分别占总物种数和总个体数的34.5%和40.6%),而卷须攀援的物种数和个体数均最少(图1)。

2.2 木质藤本植物的垂直空间分布

垂直空间上,有55.7%的个体分布在林下层,林冠层占28.8%,亚冠层只有15.5% (表2)。林下层也拥有最多的物种数(27种),其次为亚冠层(20种)和冠层(15种)。木质藤本的物种丰富度指数在林下层显著高于冠层和亚冠层($F_{2,57} = 10.88$, $P < 0.001$)。亚冠层木质藤本的Simpson指数显著高于林下层和冠层($F_{2,57} = 2.41$, $P = 0.099$),但Shannon-Wiener指数显著低于林下层和冠层($F_{2,57} = 7.41$, $P = 0.01$)。Pielou均匀度指数在各层中的差异不显著($F_{2,57} = 2.15$, $P = 0.13$)。

木质藤本植物的垂直空间分布与径级和攀援类型之间存在一定的关系。由图2可知, DBH ≥ 3 cm的木质藤本均能攀援至森林的冠层, 2–3 cm的木质藤本主要分布在冠层, 1–2 cm的木质藤本主要分布在亚冠层,而DBH < 1 cm的木质藤本主要分布在林下层(图2a)。其次,卷须攀援的木质藤本主要分布在林下层(占94.3%),茎缠绕和钩刺攀援的木质藤本主要分布在冠层和林下层,而根攀援的木质藤本在林下层、亚冠层和冠层均有一定数量,并随森林层次高度的增加而减少(图2b)。

2.3 木质藤本植物的水平空间分布

调查到的29种木质藤本植物在沟谷样地均能发现,而坡面样地只发现了其中的17种。沟谷样地中木质藤本的物种丰富度和Fisher's α 指数显著高于坡面(图3a, b; 物种丰富度: $t = -6.50$, $df = 18$, $P <$

表1 哀牢山中山湿性常绿阔叶林2 ha样地中调查到的DBH≥0.2 cm、长度≥2 m的木质藤本植物及个体数
Table 1 Collective list of lianas and number of individuals (DBH≥0.2 cm and L≥2 m) identified over the total 2 ha area in the mid-montane moist evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains. ST, Stem twiners; TC, Tendril climbers; HC, Hook climbers; RC, Root climbers; S, Scramblers.

种 Species	科 Family	攀援类型 Climbing type	DBH (cm)				合计 Total
			< 1	1-2	≥2.0		
三叶爬山虎 <i>Parthenocissus himalayana</i>	葡萄科 Vitaceae	根攀援 RC	234	13	48		295
毛狹叶崖爬藤 <i>Tetrastigma obtectum</i>	葡萄科 Vitaceae	卷须攀援 TC	66	2	0		68
华肖菝葜 <i>Heterosmilax chinensis</i>	菝葜科 Smilacaceae	卷须攀援 TC	95	0	0		95
短柱肖菝葜 <i>H. yunnanensis</i>	菝葜科 Smilacaceae	卷须攀援 TC	38	4	0		42
肖菝葜 <i>H. japonica</i>	菝葜科 Smilacaceae	卷须攀援 TC	30	0	0		30
粗糙菝葜 <i>Smilax lebrunii</i>	菝葜科 Smilacaceae	卷须攀援 TC	7	1	0		8
常绿蔷薇 <i>Rosa longicuspis</i>	蔷薇科 Rosaceae	钩刺攀援 HC	21	1	80		102
圆锥悬钩子 <i>Rubus paniculatus</i>	蔷薇科 Rosaceae	钩刺攀援 HC	31	6	28		65
红毛悬钩子 <i>R. pinfaensis</i>	蔷薇科 Rosaceae	钩刺攀援 HC	1	2	0		3
石宝茶藤 <i>Euonymus vagans</i>	卫矛科 Celastraceae	根攀援 RC	28	13	9		50
南蛇藤 <i>Celastrus angulatus</i>	卫矛科 Celastraceae	茎缠绕 ST	7	0	37		44
川西尾叶素馨 <i>Jasminum urophyllum</i>	木犀科 Oleaceae	茎缠绕 ST	61	1	0		62
丛林素馨 <i>J. fuchsiaefolicnn</i>	木犀科 Oleaceae	茎缠绕 ST	5	0	1		6
山羊桃 <i>Actinidia callosa</i>	猕猴桃科 Actinidiaceae	茎缠绕 ST	8	7	44		59
五风藤 <i>Holboellia latifolia</i>	木通科 Lardizabalaceae	茎缠绕 ST	23	0	25		48
柳叶蓬菜葛 <i>Gardneria lanceolata</i>	马钱科 Loganiaceae	茎缠绕 ST	29	2	0		31
冷饭团 <i>Kadsura coccinea</i>	五味子科 Schisandraceae	茎缠绕 ST	3	1	21		25
翼梗五味子 <i>Schisandra henryi</i>	五味子科 Schisandraceae	茎缠绕 ST	3	0	0		3
冠盖绣球 <i>Hydrangea anomala</i>	虎耳草科 Hydrangeaceae	根攀援 RC	15	6	2		23
钻地风 <i>Schizophragma integrifolium</i>	虎耳草科 Hydrangeaceae	根攀援 RC	4	0	1		5
高山花椒 <i>Zanthoxylum alpinum</i>	芸香科 Rutaceae	钩刺攀援 HC	7	9	7		23
香花崖豆藤 <i>Millettia dielsiana</i>	蝶形花科 Papilionaceae	茎缠绕 ST	9	0	10		19
云南清风藤 <i>Sabia yunnanensis</i>	清风藤科 Sabiaceae	茎缠绕 ST	4	2	7		13
密花胡颓子 <i>Elaeagnus conferta</i>	胡颓子科 Elaeagnaceae	钩刺攀援 HC	2	1	5		8
葡萄酸藤子 <i>Embelia procumbens</i>	紫金牛科 Myrsinaceae	茎缠绕 ST	7	0	0		7
园头牛奶菜 <i>Marsdenia tsaiana</i>	萝藦科 Asclepiadaceae	茎缠绕 ST	0	0	5		5
昆明马兜铃 <i>Aristolochia kunningsis</i>	马兜铃科 Aristolochiaceae	茎缠绕 ST	4	0	0		4
合苞铁线莲 <i>Clematis mapanlensis</i>	毛茛科 Ranunculaceae	卷须攀援 TC	1	0	0		1
云南旌节花 <i>Stachyurus yunnanensis</i>	旌节花科 Stachyuraceae	依附攀援 S	0	1	0		1
合计 Total			743	72	330		1,145

表2 哀牢山中山湿性常绿阔叶林木质藤本植物在垂直空间上的个体数及多样性指数
Table 2 Number of individuals and diversity indices of lianas in vertical spatial in the mid-montane moist evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains

垂直层次 Vertical layer	个体数 Number of Individuals (%)	物种数 Number of species	多样性指数(平均数±标准差) Diversity index (Mean ± SD)			
			物种丰富度 Species richness	Simpson index	Shannon- Wiener index	Pielou evenness index
冠层 Canopy	330 (28.8%)	15	4.35 ± 3.08 ^a	0.41 ± 0.26 ^{ab}	1.06 ± 0.66 ^{ab}	0.73 ± 0.33 ^a
亚冠层 Subcanopy	177 (15.5%)	20	2.85 ± 2.43 ^a	0.49 ± 0.35 ^a	0.69 ± 0.64 ^a	0.53 ± 0.42 ^a
林下 Understory	638 (55.7%)	27	7.30 ± 3.59 ^b	0.29 ± 0.21 ^b	1.46 ± 0.61 ^b	0.73 ± 0.28 ^a
合计 Total	1,145 (100%)	29				

各列数值上标的不同字母表示差异显著(LSD检验, $P < 0.05$)。
Superscripts within a column indicate significantly different determined by LSD tests ($P < 0.05$).

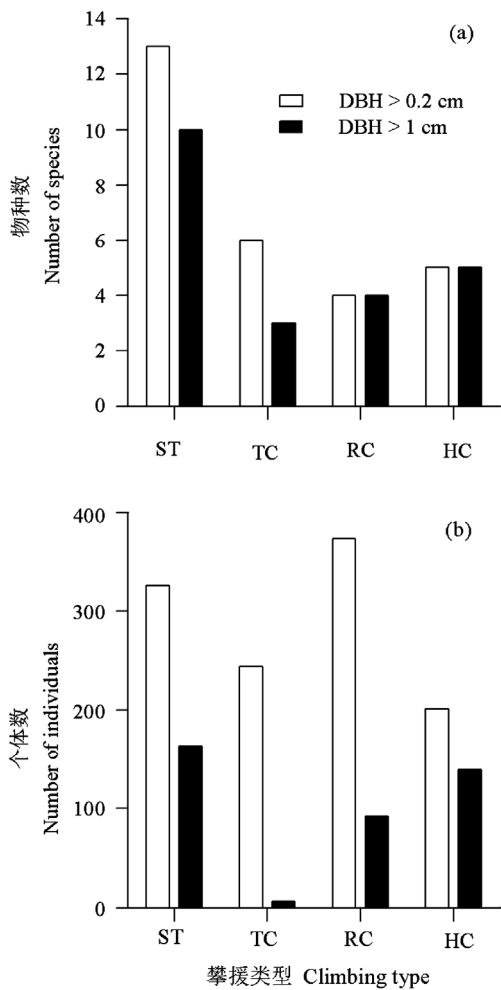


图1 哀牢山中山湿性常绿阔叶林木质藤本植物的攀援类型。ST: 茎缠绕; TC: 卷须攀援; HC: 钩刺攀援; RC: 根攀援; 依附攀援因其只有1株而未列出。
Fig. 1 Climbing types of lianas in the mid-montane moist evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains. ST, Stem twiners; TC, Tendril climbers; HC, Hook climbers; RC, Root climbers. Scramblers were not included because it has only single individual.

0.001; Fisher's α 指数: $t = -2.94$, $df = 18$, $P = 0.011$)。沟谷中木质藤本的多度和基面积分别是坡面的420%和606% (图3c, d; 多度: 沟谷= $925 \pm 257.2/\text{ha}$, 坡面= $220 \pm 175.4/\text{ha}$; $t = -7.16$, $df = 18$, $P < 0.001$; 基面积: 沟谷= $1.03 \pm 0.50 \text{ m}^2/\text{ha}$, 坡面= $0.17 \pm 0.14 \text{ m}^2/\text{ha}$; $t = -5.32$, $df = 18$, $P < 0.001$)。从木质藤本的多度来说, 三叶爬山虎在沟谷和坡面均占优势(分别占总株数的25.2%和28.2%); 沟谷基面积最高的木质藤本植物为常绿蔷薇(占沟谷总基面积的28.7%),

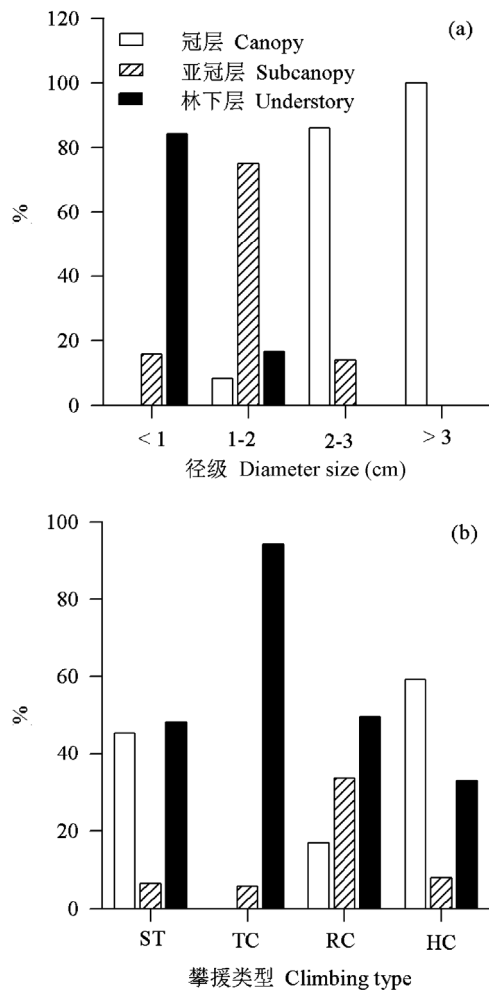


图2 哀牢山中山湿性常绿阔叶林木质藤本植物的垂直空间分布与径级(a)和攀援类型(b)的关系。ST: 茎缠绕; TC: 卷须攀援; HC: 钩刺攀援; RC: 根攀援; 依附攀援因其只有1株而未列出。
Fig. 2 Vertical distribution of lianas based on diameter size (a) and climbing types (b) in the mid-montane moist evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains. ST, Stem twiners; TC, Tendril climbers; HC, Hook climbers; RC, Root climbers. Scramblers were not included because it has only single individual.

坡面基面积最高的物种则为南蛇藤(*Celastrus angulatus*, 占坡面总基面积的36.6%)。

3 讨论

3.1 木质藤本植物的物种多样性与组成特征

本研究表明, 哀牢山中山湿性常绿阔叶林木质藤本植物具有较高的物种多样性。在2 ha样地中调查到DBH $\geq 0.2 \text{ cm}$ 和长度 $\geq 2 \text{ m}$ 的木质藤本植物

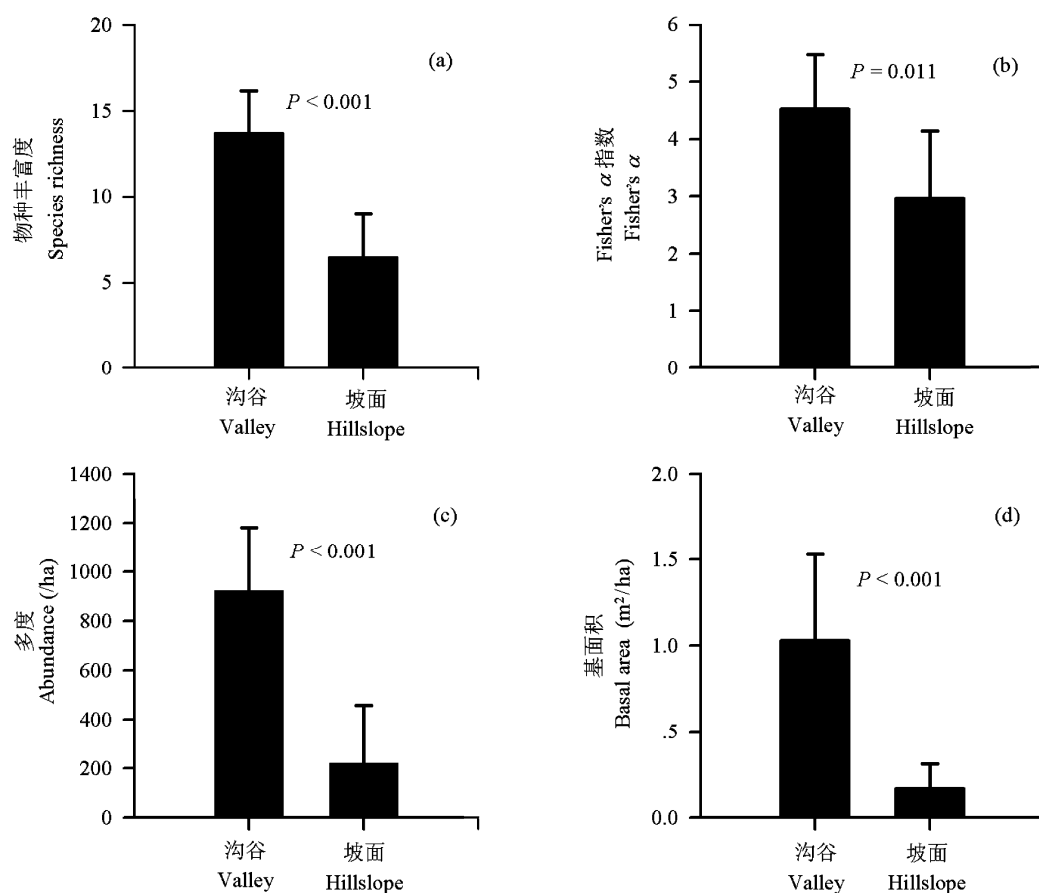


图3 哀牢山中山湿性常绿阔叶林沟谷和坡面木质藤本植物的物种丰富度(a)、Fisher's α 多样性指数(b)、多度(c)和基面积(d) (平均值±标准差)

Fig. 3 Species richness (a), Fisher's α diversity index (b), abundance (c), and basal area (d) of lianas in valley and hillslope sites in the mid-montane moist evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains (Mean \pm SD)

29种, 其物种丰富度与澳大利亚新南威尔士 (Chalmers & Turner, 1994)和印度科罗曼德尔海岸 (Reddy & Parthasarathy, 2003)的热带干性森林相当 (24–29种)。木质藤本的物种组成与生物地理因素有关 (Gentry, 1991; Rice *et al.*, 2004)。Gentry (1991)对新热带、热带非洲和热带亚洲低地雨林的研究发现, 木质藤本的优势科在各大洲具有相似性。哀牢山中山湿性常绿阔叶林木质藤本植物在科、属组成上与哀牢山低海拔季风常绿阔叶林相似 (袁春明等, 2010a), 与云南乃至我国的常绿阔叶林也是相似的, 如菝葜科、蔷薇科、葡萄科、木犀科、五味子科、蝶形花科、卫茅科及其相关的属均为所有常绿阔叶林中所习见 (金振洲, 1983)。与该森林群落中的林木不同 (巩合德等, 2011), 木质藤本植物优势种现象非

常明显。这与热带森林的研究结果一致, 可能是木质藤本植物的一个普遍特性 (Burnham, 2002; 陈亚军和文斌, 2008; Cai *et al.*, 2009)。本研究中, 茎缠绕类型木质藤本的物种最丰富, 而根攀援的个体数最多。这是因为茎缠绕方式在进化上是一种比较原始的类型, 在大多数森林中均常见 (Hegarty, 1991)。另一方面, 哀牢山中山湿性常绿阔叶林的原生林中多数大径级林木 (作为支柱木) 的存在使得根攀援类型的木质藤本在个体数量上占优势。因此, 三叶爬山虎成为本研究森林群落中多度最高的物种。

林下木质藤本是哀牢山中山湿性常绿阔叶林木质藤本植物群落的重要组成部分。本研究表明, 林下木质藤本植物拥有较高的物种丰富度和多度, 这可能是因为木质藤本植物大多具有喜光而耐阴的特

性即较强的生态适应性。这些林下木质藤本一旦遇到森林的干扰如林窗等,就能迅速攀援至森林上层,属于“等待型”。本研究中有13个物种(占总物种数的41.4%)的个体几乎完全生长在林下(表1中DBH < 1 cm的个体),其中只有5.8%的个体达到了亚冠层。尽管林下这些小型木质藤本在森林中的重要性不如大型木质藤本(Richards, 1996),但它们对木质藤本植物多样性却有较大的贡献,因此,在群落调查中不应忽略它们。

3.2 木质藤本植物的垂直空间分布

哀牢山中山湿性常绿阔叶林木质藤本植物的多度在林下层最高、亚冠层最低,这可能与该森林群落的结构特点有关。对该森林及其不同演替阶段群落木质藤本与林木多度的相关分析表明(Yuan *et al.*, 2009),木质藤本的多度与大径级林木的多度成负相关,而与中、小径级林木的多度成正相关,大径级木质藤本和大径级林木的多度之间存在显著的正相关性。因为本研究的森林群落属原生的老龄林,林窗是其主要的干扰方式,林冠郁闭,林中合适的中、小径级支柱木缺乏,所以木质藤本难以向森林的上层攀援。林冠层主要为大型木质藤本,可能是林窗干扰后长期演替的结果。

林下层木质藤本的物种丰富度指数显著高于冠层和亚冠层。亚冠层木质藤本的Simpson指数显著高于林下层和冠层,但Shannon-Wiener指数显著低于林下层和冠层。Magurran (1988)指出,Shannon-Wiener指数强调稀有种对物种多样性的贡献,Simpson指数则强调优势种的贡献。本研究中,亚冠层分布的木质藤本主要为根攀援的物种(图2b),其中的三叶爬山虎为优势种,因此亚冠层木质藤本的Simpson指数最高。

木质藤本的垂直空间分布在不同径级和不同攀援类型之间表现出明显的差异。本研究中DBH ≥ 2 cm的木质藤本主要分布在冠层,这与Kurzel等(2006)的研究结果基本相似,可能随森林类型的不同而变化。卷须攀援的木质藤本由于只能攀援小径级的支柱木(Putz, 1984; 袁春明等, 2010b),因而主要分布在林下层。茎缠绕和钩刺攀援的木质藤本在亚冠层分布较少,可能与该原生老龄林中缺乏合适的中、小径级的支柱木有关。根攀援类型的木质藤本由于不受支柱木大小的限制(Putz & Chai, 1987; 袁春明等, 2010b),因而在森林的冠层、亚冠层和林

下层均有一定数量的分布;并且根攀援类型木质藤本的多度随森林垂直高度的增加而减少,这一变化趋势与海南霸王岭热带山地雨林的研究结果相反(赵科等, 2010)。这可能是因为本研究中根攀援木质藤本的优势种为三叶爬山虎,属喜光而耐阴的物种。根据对林外、林缘和林内3种生境的叶片解剖结构和光合生理特性的研究发现,三叶爬山虎对异质生境具有很强的生态适应性(吴涛等, 2014)。因此,三叶爬山虎在林下层有较多分布。

3.3 木质藤本植物的水平空间分布

本研究发现,在水平空间分布上,地形是影响木质藤本的一个重要因素。同一类型森林中木质藤本的物种组成、丰富度和多度在沟谷和坡面生境中的分布存在明显的变化。沟谷木质藤本植物的物种丰富度、多度和基面积显著高于坡面,分别是坡面的171%, 420%和606%,相似的结果在其他热带森林中也有报道(Putz & Chai, 1987; 陈亚军和文斌, 2008)。Putz和Chai (1987)认为水淹干扰和肥沃的土壤可以解释这种差异。虽然土壤的肥沃程度可以解释一些森林中木质藤本的分布;但也有研究发现物种多样性与土壤肥沃性没有明显的关系,而土壤水分对木质藤本的分布起着重要作用(Appanah & Putz, 1984; Gentry, 1991; Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos, 2002)。例如, Ibarra-Manríquez和Martínez-Ramos (2002)在墨西哥东南的Lacandon地区研究了不同类型的土壤和地形的立地条件下木质藤本群落局部和景观的变化,发现木质藤本的物种多样性与土壤肥力之间没有关系,但土壤水分以及林窗动态、支柱木的种类和多度等起着重要的作用。考虑到哀牢山中山湿性常绿阔叶林受人为干扰少,并且林木的物种丰富度、密度和基面积在沟谷和坡面样地间的差异不显著(袁春明等, 2010b),因此,土壤水分可能是影响哀牢山亚热带常绿阔叶林木质藤本植物多样性与分布的一个重要的限制因子。这一现象与热带低地雨林的报道恰好相反,因为热带低地雨林中水分不是限制因子,季节性越强的雨林中木质藤本的多度越高(Gentry, 1991; Schnitzer, 2005; DeWalt *et al.*, 2010)。另外,本研究中,冷饭团(*Kadsura coccinea*)等12个物种只分布在沟谷生境,说明哀牢山中山湿性常绿阔叶林木质藤本植物对生境有偏好性。

参考文献

- Appanah S, Putz FE (1984) Climber abundance in virgin dipterocarp forest and the effect of pre-felling climber cutting on logging damage. *Malaysian Forester*, **47**, 335–342.
- Balfour D, Bond W (1993) Factors limiting climber distribution and abundance in a southern Africa forest. *Journal of Ecology*, **6**, 93–99.
- Burnham RJ (2002) Dominance, diversity and distribution of lianas in Yasuni, Ecuador: who is on top? *Journal of Tropical Ecology*, **18**, 845–864.
- Cai YL (蔡永立), Song YC (宋永昌) (2000) Diversity of vines in subtropical zone of east China. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), **18**, 390–396. (in Chinese with English abstract)
- Cai ZQ, Schnitzer SA, Wen B, Chen YJ, Bongers F (2009) Liana communities in three tropical forest types in Xishuangbanna, southwest China. *Journal of Tropical Forest Science*, **21**, 252–264.
- 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. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, **114**, 73–90.
- Chen YJ (陈亚军), Wen B (文斌) (2008) Liana diversity and abundance of a tropical montane rainforest in Mengsong, southern Yunnan, China. *Guihaia* (广西植物), **28**, 67–72. (in Chinese with English abstract)
- DeWalt SJ, Schnitzer SA, Denslow JS (2000) Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology*, **16**, 1–19.
- DeWalt SJ, Schnitzer SA, Chave J, Bongers F, Burnham RJ, Cai ZQ, Chuyong G, Clark DB, Ewango CEN, Gerwing JJ, Gortaire E, Hart T, Ibarra-Manríquez G, Ickes K, Kenfack D, Macia MJ, Makana J, Martínez-Ramos M, Mascaro J, Moses S, Muller-Landau HC, Parren MPE, Parthasarathy N, Perez-Salicrup DR, Putz FE, Romero-Saltos H, Thomas D (2010) Annual rainfall and seasonality predict pan-tropical patterns of liana density and basal area. *Biotropica*, **42**, 309–317.
- Gentry AH (1991) The distribution and evolution of climbing plants. In: *The Biology of Vines* (eds Putz EF, Mooney HA), pp. 3–49. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gerwing JJ, Schnitzer SA, Burnham RJ, Bongers F, Chave J, DeWalt S, Ewango CEN, Foster R, Kenfack D, Martínez-Ramos M, Parren M, Parthasarathy N, Perez-Salicrup D, Putz FE, Thomas DW (2006) A standard protocol for liana censuses. *Biotropica*, **38**, 256–261.
- Gong HD (巩合德), Yang GP (杨国平), Lu ZY (鲁志云), Liu YH (刘玉洪) (2011) Diversity and spatial distribution patterns of trees in an evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains, Yunnan. *Biodiversity Science* (生物多样性), **19**, 143–150. (in Chinese with English abstract)
- Hegarty EE (1991) Vine-host interactions. In: *The Biology of Vines* (eds Putz EF, Mooney HA), pp. 357–375. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hu L (胡亮), Li MG (李鸣光), Li Z (李贞) (2010) The diversity of climbing plants in the spermatophyte flora of China. *Biodiversity Science* (生物多样性), **18**, 198–207. (in Chinese with English abstract)
- Ibarra-Manríquez G, Martínez-Ramos M (2002) Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology*, **160**, 91–112.
- Jin ZZ (金振洲) (1983) On the characteristic and nature of the evergreen broad-leaved forest in Xujiaba region, Ailao Mts. In: *Research of Forest Ecosystems on Ailao Mountains* (云南哀牢山森林生态系统研究) (ed. Wu CY (吴征镒)), pp. 204–214. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese with English abstract)
- Kurzel BP, Schnitzer SA, Carson WP (2006) Predicting liana crown location from stem diameter in three Panamanian lowland forests. *Biotropica*, **38**, 262–266.
- Kusumoto B, Enoki T, Watanabe Y (2008) Community structure and topographic distribution of lianas in a watershed on Okinawa, south-western Japan. *Journal of Tropical Ecology*, **24**, 675–683.
- Laurance WF, Perez-Salicrup DR, Delamonica P, Fearnside PM, Angelo SD, Jerozolinski A, Pohl L, Lovejoy TE (2001) Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology*, **82**, 105–116.
- Magurran AE (1988) *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- Nabe-Nielsen J (2001) Diversity and distribution of liana in a Neotropical rain forest, Yasuni National Park, Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*, **17**, 1–19.
- Putz FE (1984) The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, **65**, 1713–1724.
- Putz FE, Chai P (1987) Ecological studies on lianas in Lambir National Park, Sarawak, Malaysia. *Journal of Ecology*, **75**, 523–531.
- Qiu XZ (邱学忠), Xie SC (谢寿昌) (1998) *Studies on the Forest Ecosystem in Ailao Mountains* (哀牢山森林生态系统研究). Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese)
- Qu ZX (曲仲湘) (1964) Preliminary observations of twining climbing plants on mountains in southern China. *Acta Phytocologia et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学丛刊), **2**, 1–9. (in Chinese)
- Reddy MS, Parthasarathy N (2003) Liana diversity and distribution in four tropical dry evergreen forests on the Coromandel coast of south India. *Biodiversity and Conservation*, **12**, 1609–1627.
- Richards PW (1996) *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rice K, Brokaw N, Thompson J (2004) Liana abundance in a Puerto Rican forest. *Forest Ecology and Management*, **190**, 33–41.

- Schnitzer SA (2005) A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *The American Naturalist*, **166**, 262–276.
- Schnitzer SA, Bongers F (2002) The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 223–230.
- Schnitzer SA, Carson WP (2001) Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology*, **82**, 913–919.
- Wu T (吴涛), Geng YF (耿云芬), Chai Y (柴勇), Hao JB (郝佳波), Yuan CM (袁春明) (2014) Response of leaf anatomical structure and photosynthesis characteristics of *Parthenocissus himalayana* to three habitat types. *Ecology and Environmental Sciences* (生态环境学报), **23**, 1586–1592. (in Chinese with English abstract)
- Yan LH (颜立红), Qi CJ (祁承经), Peng CL (彭春良) (2006) Species diversity and ecological characteristics of vines in Hunan and Hubei provinces. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), **42**(11), 17–22. (in Chinese with English abstract)
- Yan LH (颜立红), Qi CJ (祁承经) (2007) Vine diversity of Huping Mountain in Hunan Province. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), **43**(6), 20–26. (in Chinese with English abstract)
- Yi S (易俗), Huang ZL (黄忠良), Ouyang XJ (欧阳学军) (2001) Study on the species diversity of interlayer plants of Dinghushan Biosphere Reserve. *Biodiversity Science* (生物多样性), **9**, 56–61. (in Chinese with English abstract)
- Yuan CM, Liu WY, Tang CQ, Li XS (2009) Species composition, diversity and abundance of lianas in different secondary and primary forests in a subtropical mountainous area, SW China. *Ecological Research*, **24**, 1361–1370.
- Yuan CM (袁春明), Liu WY (刘文耀), Li XS (李小双), Chen JW (陈军文) (2010a) A comparison of diversity and distribution of lianas between monsoon and moist evergreen broad-leaved forests on western slope of Ailao Mountains, SW China. *Journal of Mountain Science* (山地学报), **28**, 687–694. (in Chinese with English abstract)
- Yuan CM (袁春明), Liu WY (刘文耀), Yang GP (杨国平), Li XS (李小双) (2010b) Liana species diversity and relationships with its host trees in the moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains, southwest China. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), **46**(1), 15–22. (in Chinese with English abstract)
- Zhao K (赵科), Tao JP (陶建平), Hao JH (郝建辉), Wu YN (乌玉娜) (2010) Vertical structure of lianas in a tropical montane rain forest in Bawangling Nature Reserve, Hainan Island, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **30**, 3173–3181. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 王希华 责任编辑: 黄祥忠)