

文章编号: 1008-2786-(2008)1-29-07

哀牢山湿性常绿阔叶林林窗木质藤本植物的物种组成与多样性

袁春明^{1,2}, 刘文耀^{1,3*}, 杨国平¹

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 昆明 650223 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039
3. Curtin University of Technology, Perth WA 6845)

摘要: 木质藤本植物是热带和亚热带森林中重要的植被和生态的组分。通过对哀牢山山地湿性常绿阔叶林中30个林窗的调查,探讨了林窗-林窗边缘-林内的梯度上,以及不同大小和演替阶段的林窗中藤本植物的物种组成与多样性的变化。结果表明:阳性种藤本植物主要出现在林窗中,而且对不同大小和演替阶段林窗环境的反应存在明显的差异;耐荫种藤本植物则主要出现在林内,林窗边缘以及中、小面积的林窗和处于演替中、后期的林窗中。从林窗中心到林窗边缘和林内藤本植物的多样性(Fisher's α 多样性指数)和多度呈降低的趋势。此外,藤本植物的多样性在中等大小和处于演替中、后期的林窗中较高,而其多度在小林窗和处于演替中期的林窗中较高。该研究指出藤本植物物种间生活史特性存在明显的差异,阳性种藤本植物的物种多样性是由林窗来维持的。

关键词: 林窗; 藤本植物; 物种组成; 多样性; 山地湿性常绿阔叶林; 哀牢山

中图分类号: Q948

文献标识码: A

藤本植物是森林尤其是热带、亚热带森林群落中重要的组分^[1,2]。许多研究表明,在热带森林中木质藤本植物通常占木本植物个体密度和物种丰富度的25%左右,最高的可达木本植物物种丰富度的44%,因而藤本植物在森林植物的多样性,以及森林的更新与动态等方面具有较大的贡献和作用^[3]。林窗是指森林群落中一株或数株冠层树木的死亡而形成的林间空隙,很早以来人们就认识到林窗是森林更新和演替的一个重要过程,在维持森林的生物多样性等方面起着非常重要的作用^[4-6]。

林窗的出现改变了林内局部的生态环境和植物种类组成及结构。通常,在林窗等受自然或人为干扰后的生境中,藤本植物生长繁盛,种类丰富,因而藤本植物是森林生态系统物种多样性格局形成的重

要组成部分^[3,6,7]。热带低地雨林的有关研究表明,藤本植物的多样性是由林窗来维持的^[6],而且林窗中丰富的藤本甚至还能根本地改变林窗更新的状态^[7]。在新近形成的林窗中藤本植物较为丰富,但随着林窗恢复时间的增加藤本植物的多度呈现逐渐降低的趋势^[8],林窗大小和年龄影响藤本植物的物种多样性和多度^[9]。然而,目前有关亚热带森林林窗干扰和森林更新的研究中,很少涉及藤本植物这一丰富而多样的植物类群^[10,11]。

哀牢山国家级自然保护区保存着目前我国亚热带地区面积最大,且以云南特有植物种为优势的原生的中山湿性常绿阔叶林,其中藤本植物是该类森林群落的重要的组成类群^[12]。虽然过去一些学者对该区森林群落林窗干扰的特征^[13],林窗中森林树

收稿日期(Received date): 2007-10-01; 改回日期(Accepted): 2007-12-20.

基金项目(Foundation item): 国家自然科学基金项目(30470305); 中国科学院“百人计划”项目(BRH2002098)。[Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30470305) and the program of Hundreds of Talent Scientists of the Chinese Academy of Sciences (BRH2002098)]

作者简介(Biography): 袁春明(1964-),男,湖南攸县人,博士研究生,副研究员,主要从事植物生态学和恢复生态学等方面的研究。Tel 0871-5218002 E-mail yuanchuming1@yahoo.com.cn [Yuan Chunming(1964-), male, born in Hunan, PhD candidate, associate professor, research fields: plant ecology and restoration ecology]

* 通讯作者(correspondent author): 刘文耀,博士,研究员,主要研究方向:森林生态和恢复生态。Tel 0871-5153787 E-mail Liwuyao@xtbg.ac.cn [Liu Wenyaoyao, PhD, professor, mainly research in forest ecology and restoration ecology.]

种的更新^[14],以及林窗小气候的空间分布特征^[15]等方面做过一些调查研究,但对该类山地常绿阔叶林林窗中藤本植物的组成、物种多样性及其变化特征了解不多。本文通过对该类森林群落中林窗-林窗边缘-林内梯度上,以及不同大小和演替阶段林窗中藤本植物的组成、数量与物种多样性特征及其动态规律的研究,以揭示藤本植物这一特殊的植物类群对林窗干扰的响应,为进一步了解林窗干扰维持森林生物多样性机制及森林动态的认识提供理论基础。

1 研究地概况

研究地点选择在哀牢山国家级自然保护区的徐家坝地区,地理位置为 $23^{\circ}35' \sim 24^{\circ}44'N$, $100^{\circ}54' \sim 100^{\circ}30'E$,海拔 2 000~2 650 m。受来自印度洋的西南季风影响,降水丰沛,年平均降雨量 1 931 mm,其中雨季(5~10月)占年降雨量的 85%,年蒸发量 1 485.9 mm,年平均相对湿度 86%;年平均气温 $11.3^{\circ}C$,最冷月平均气温(1月) $5.4^{\circ}C$,最热月平均气温(7月) $15.6^{\circ}C$,绝对最高气温 $23.5^{\circ}C$,绝对最低气温 $-6.3^{\circ}C$, $\geq 10^{\circ}C$ 的活动积温 $3\ 420^{\circ}C$ 左右^[12]。林地土壤为山地黄棕壤。

以木果石栎 (*Lithocarpus xylocarpus*)、腾冲栲 (*Castanopsis wattii*)、景东石栎 (*L. jingdongensis*)和滇木荷 (*Schinus noronhae*)等为优势的山地湿性常绿阔叶林的原生林是徐家坝地区的主要植被类型。据测定,乔木层高 20~25 m,胸径 30~40 cm。森林林冠郁闭,林相完整,苔藓及藤本等森林层间植物丰富。林下灌木层以箭竹 (*Sinarundinaria nitida*)为主,层盖度 60%~70%,草本层以滇西瘤足蕨 (*Plagiogyria communis*)、细梗苔草 (*Carex teinogyne*)等组成。

2 研究方法

2.1 林窗调查

在徐家坝西坡三棵树附近的湿性常绿阔叶林的原生林中寻找林窗,并测定每个林窗的冠空隙和扩展林窗的面积。林窗面积的计算采用了椭圆面积公式: $A = \pi LW / 4$ 式中 L 为林窗中最长的直径, W 为与 L 垂直的最大直径,其相交点作为林窗的中心点。并分别在每个林窗的中心(冠空隙),沿基本方位

(东、南、西、北)的林窗边缘(扩展林窗边缘向两侧至冠林窗边缘及至林内 5 m)、林内(距扩展林窗边缘 10 m 外)三处各设置 $4\text{ m} \times 4\text{ m}$ 的样方 1 个,调查统计高度 $> 2.0\text{ m}$ 和胸径 $< 4\text{ cm}$ 的所有藤本植物的种类、攀援类型、株数,并测定其 dbh。林窗演替阶段的划分主要是根据林窗中倒木或枯立木腐烂级并参照 1957~1958 年修建徐家坝水库时遗留下的伐倒木和 1989 年因水库扩建后其部分边缘地带被水淹没而死亡的林木的腐烂程度,以及林窗中更新状况大致估测。所有调查的林窗的年龄均不超过 50

a。

2.2 数据处理

由于所调查的林窗处在不同的演替阶段,而扩展林窗具有不随时间而改变的特性^[16],因此在进行不同大小林窗的比较时以扩展林窗为对象,且根据其大小分布的特点,分为小($100 \sim 200\text{ m}^2$)、中($200 \sim 300\text{ m}^2$)和大($> 300\text{ m}^2$)林窗三个等级,其所占比例分别为 36.67%、43.33%和 20.00% (最小的林窗为 103.86 m^2 ,最大的林窗为 583.19 m^2 ,平均为 239.56 m^2)。林窗演替的阶段,以 15 a 为一个年龄级划分为早期林窗($< 15\text{ a}$)、中期林窗($15 \sim 30\text{ a}$)和后期林窗($> 30\text{ a}$) 3 个时期。为了比较分析林窗内外梯度上以及不同大小和演替阶段的林窗中藤本植物在物种组成上的差异,计算了每个物种的重要值 (IV)。 $IV = RA + RD + RF$, 式中 RA 相对多度, RD 相对显著度, RF 相对频度。其次,针对不同大小和年龄阶段林窗的面积的不同而可能影响到物种丰富度和多样性的可比性^[17],因此对所调查各类林窗以及林窗内外梯度上藤本植物多样性的测度采用 Fisher's α 多样性指数,因为该指数不受取样面积大小的影响^[18]; Fisher's α 多样性指数 (α) 的计算式为: $S = \alpha \ln(1 + N/\alpha)$, 式中 N 为所有种的个体数之和, S 为物种数。藤本植物的多度为 $4\text{ m} \times 4\text{ m}$ 小样方的平均值。

2 研究结果

2.1 林窗-林窗边缘-林内梯度上藤本植物的物种组成与多样性

在林窗、林窗边缘和非林窗样地内分别调查到 20 24 和 12 种藤本植物。在林窗中最重要的物种为常绿蔷薇 (*Rosa longicuspis*), 林窗边缘和非林窗中最重要的物种均为三叶爬山虎 (*Parthenocissus hi-*

malayana)。根据藤本植物在林窗和非林窗中重要值的差异(表 1), 可将哀牢山山地湿性常绿阔叶林中藤本植物种分为 2 类: (1) 林窗内的重要值远高于非林窗林分或林窗外没有出现的物种。这一类藤本植物多为阳性种 (*Photophytes*) 或先锋种 (*Pioneer species*), 如常绿蔷薇、山羊桃 (*Actinidia callosa*)、园头牛奶菜 (*Marsdenia tsaiana*)、园锥悬钩子 (*Rubus paniculatus*)、云南清风藤 (*Sabia yunnanensis*)、南蛇藤 (*Celastrus angulatus*)、白叶莓 (*Rubus innotatus*) 和红毛悬钩子 (*Rubus pinfaensis*) 等。(2) 林窗外的重要值变化不大或林窗外的重要值远高于林窗内的藤本植物。这一类藤本植物多为耐荫种 (*Skio-phytes*), 如三叶爬山虎、石宝茶藤 (*Euonymus vagans*)、川西尾叶素馨 (*Jasminum urphyllum*)、毛狭叶崖爬藤 (*Tetrastigma obtectum*)、短柱肖菝葜 (*Heterosmilax yunnanensis*)、葡萄酸藤子 (*Embelia procumbens*)、肖菝葜 (*Heterosmilax japonica*) 和冠盖绣球 (*Hydrangea anomala*) 等。在调查到的所有 26 个藤本植物种中, 只有 10 个物种在林窗和非林窗中均有分布, 另有 10 个和 2 个物种只分别出现在林窗、林窗边缘和非林窗中。

从林窗中央到林窗边缘和林内藤本植物多样性 (Fisher's α 多样性指数) 逐渐降低, 其值依次为 8.9、5.7 (不同方位林窗边缘总体统计) 和 4.0 但东、南、西、北不同方位林窗边缘的多样性变化不完全一致, 东部林窗边缘的多样性要高于其他三个方位, 并按东 (6.2)、南 (5.4)、西 (5.0)、北 (4.5) 的次序递减 (图 1a)。藤本植物多度的变化趋势基本上与多样性指数的变化相一致 (图 1b), 即从林窗中央到林窗边缘和林内依次递减, 但南部林窗边缘藤本植物的多度要低于其他三个方位的林窗边缘, 并与林内藤本植物的多度大致相当。不同方位林窗边缘藤本植物的多度按东 (5.3)、北 (5.0)、西 (4.9)、南 (4.1) 的次序递减。藤本植物多度的变化在林窗内外的差异性显著 ($F_{1, 58} = 8.76, p = 0.04$), 而不同方位林窗边缘与林内之间变化的差异性不显著 ($F_{4, 145} = 1.05, p = 0.38$)。

2.2 不同大小的林窗中藤本植物的物种组成与多样性

由表 1 还可知, 大多数喜光的藤本植物种可出现在不同大小的林窗中, 而且大林窗中的藤本植物主要为喜光的物种所组成; 随林窗面积的增加, 常绿蔷薇、山羊桃、园头牛奶菜和五风藤 (*Holboellia liti-*

folia) 等喜光的藤本植物种类的重要值呈明显增加的趋势, 但园锥悬钩子、云南清风藤等种类则有所减少; 三叶爬山虎、川西尾叶素馨和毛狭叶崖爬藤等一些耐荫种主要出现在中、小面积的林窗中; 此外, 粗糙菝葜 (*Smilax lebrunii*)、肖菝葜 (*Heterosmilax japonica*)、金银花 (*Lonicera japonica*) 和昆明马兜铃 (*Aristolochia kumingensis*) 等只出现在中等大小的林窗内。

藤本植物的多样性 (Fisher's α 多样性指数) 在中等大小的林窗中最高 (8.3), 小林窗 (6.1) 又高于大林窗 (4.2 图 1c)。大林窗中藤本植物的多样性指数最低, 其物种组成单一, 主要是由阳性藤本植物种所组成; 中、小面积的林窗中阳性种和耐荫种共存, 尤其是在中等面积大小的林窗中藤本植物的物种组成更为丰富。藤本植物的多度在小林窗中略高于大林窗和中等面积大小的林窗, 其值依次为 5.0、3.8 和 4.0 (图 1d), 但变化的差异性不显著 ($F_{2, 27} = 0.68, p = 0.52$)。

2.3 不同演替阶段的林窗中藤本植物的物种组成与多样性

林窗形成后随其恢复演替时间的延长, 林窗逐渐郁闭, 林窗内光照等生态因子将发生变化, 从而影响到林窗内藤本植物及其他植物的种类组成与数量, 其重要值也发生相应变化。从表 1 可看出, 随林窗恢复演替时间增加, 常绿蔷薇、园锥悬钩子等阳性藤本种类的重要值降低, 但园头牛奶菜、云南清风藤、南蛇藤和五风藤等种类的变化不大, 而山羊桃在 15~30 a 的林窗中较高, 早、后期阶段的林窗中则相对较低。此外, 白叶莓 (*Rubus innotatus*) 和红毛悬钩子 (*Rubus pinfaensis*) 等只出现在 30 a 以内的早、中期阶段的林窗中。一些耐荫种如三叶爬山虎、川西尾叶素馨和毛狭叶崖爬藤等主要出现在中、后期阶段的林窗中。随林窗的演替, 林窗中阳性种藤本植物仍然存在且始终保持其在林窗中的优势地位。

林窗形成后, 先锋种藤本植物首先进入林窗, 达到较高的多度, 随着林窗的恢复演替和物种间竞争, 只留下少量大型、长寿的藤本物种攀援向上生长; 同时, 耐荫的藤本植物的种类和数量不断增加。以不同年龄阶段林窗中藤本植物的多样性变化比较, 自林窗形成后藤本植物的 Fisher's α 多样性指数呈逐渐增加的趋势, 至中、后期阶段的林窗中变化不大 (图 1e); 而藤本植物的多度在中期阶段的林窗中达到最大, 在后期阶段的林窗中又有所降低 (图 1f),

但它们之间的差异水平不显著 ($F_{2, 27} = 0.75, p = 0.48$)。

3 结论与讨论

哀牢山山地湿性常绿阔叶林藤本植物的多样性和多度在林窗中显著地高于林内, 这一结果与新、旧热带低地雨林林窗的研究结果是一致的^[6, 7, 9]。林

窗的形成, 局部光照的增加, 以及较多的小径支持林木的出现, 这些条件对大多数藤本植物来说是极其重要的^[8, 20], 因为藤本植物通常被认为是需光的物种^[1], 且藤本植物自身不能直立而需要借助于其他植物的支撑才能向上生长并达到森林的冠层, 而大多数藤本植物如卷须攀援植物只能有效地利用较小径级的支持木, 钩刺攀援植物则适应存在较密的支持林木的生境^[8, 19]。

表 1 哀牢山山地湿性常绿阔叶林林窗、林窗边缘和非林窗林分, 以及不同大小和演替阶段的林窗中藤本植物的物种组成及其重要值

Table 1 Species composition and importance values of lianas in the gradient of gap, forest-gap edge and non-gap stands and in gaps of different size and successional phase in the montane moist evergreen broadleaved forest in Ailao Mts

| 种名 Species | 科名 Family | 林窗梯度 | | | 林窗大小 | | | 林窗演替阶段 | | |
|--|------------------|-----------------------------------|------------------|----------------|------------|-------------|------------|------------------------|--------------|------------|
| | | Gap gradient from gap to interior | | | Gap size | | | Gap successional phase | | |
| | | 林窗 Gap | 林窗边缘 Gap edge | 林内 Interior | 小 Small | 中 Medium | 大 Large | 早期 Early | 中期 Middle | 后期 Late |
| 常绿蔷薇 <i>Rosa longicuspis</i> | Rosaceae | 61.68 | 9.92 | | 40.44 | 55.02 | 95.61 | 106.11 | 40.22 | 62.13 |
| 山羊桃 <i>Actinidia callosa</i> | Actinidiaceae | 35.66 | 28.57 | | 10.57 | 36.19 | 64.27 | 17.83 | 51.68 | 22.68 |
| 园头牛奶菜 <i>Marsdenia tsaiiana</i> | Asclepiadaceae | 33.84 | 15.80 | | 24.86 | 24.24 | 45.06 | | 36.98 | 36.37 |
| 圆锥悬钩子 <i>Rubus panialatus</i> | Rosaceae | 29.45 | 10.97 | | 65.25 | 6.65 | 14.92 | 58.03 | 31.32 | 10.92 |
| 云南清风藤 <i>Sabia yunnanensis</i> | Sabiaceae | 22.05 | 14.25 | | 35.50 | 23.91 | 14.11 | | 28.23 | 27.08 |
| 三叶爬山虎 <i>Parh mocisus himalayana</i> | Vitaceae | 17.37 | 61.61 | 61.31 | 26.65 | 21.74 | | | 22.05 | 25.36 |
| 川西尾叶素馨 <i>Jasminum urophyllum</i> | Oleaceae | 15.99 | 28.14 | 40.94 | 20.60 | 20.49 | | 9.10 | 7.41 | 34.28 |
| 毛狭叶崖爬藤 <i>Tetrastigma obtectum</i> | Vitaceae | 13.25 | 22.95 | 40.23 | 11.56 | 21.26 | | | 21.43 | 13.75 |
| 华肖菝葜 <i>Heterosmilax chinensis</i> | Smilacaceae | 12.38 | 14.04 | 23.65 | 8.46 | 22.81 | | 25.18 | 7.65 | 9.47 |
| 南蛇藤 <i>Celastrus angulatus</i> | Celastraceae | 10.79 | 8.75 | 4.67 | 12.93 | 15.55 | | 10.88 | 11.24 | 11.55 |
| 五风藤 <i>Holboellia latifolia</i> | Lardizabalaceae | 10.41 | 3.94 | | 8.03 | | 37.39 | 9.61 | 13.22 | 8.15 |
| 短柱肖菝葜 <i>Heterosmilax yunnanensis</i> | Smilacaceae | 7.52 | 6.66 | 25.56 | 13.63 | 8.53 | | 24.43 | | 9.95 |
| 粗糙菝葜 <i>Smilax lebrunii</i> | Smilacaceae | 6.83 | 2.31 | 3.38 | | 18.08 | | | | 21.48 |
| 白叶莓 <i>Rubus immanitatus</i> | Rosaceae | 5.46 | | | 10.09 | | 12.12 | 18.08 | 5.50 | |
| 红毛悬钩子 <i>Rubus pinfaensis</i> | Rosaceae | 3.85 | | | 11.43 | | | | 8.87 | |
| 冠盖绣球 <i>Hydrangea anomala</i> | Saxifragaceae | 3.17 | 3.77 | 3.79 | | | 16.52 | | 7.65 | |
| 肖菝葜 <i>Heterosmilax japonica</i> | Smilacaceae | 3.00 | 4.44 | 9.31 | | 7.39 | | 11.65 | | |
| 金银花 <i>Lonicera japonica Thunb.</i> | Caprifoliaceae | 2.87 | 0.82 | | | 7.51 | | | 6.55 | |
| 昆明马兜铃 <i>Aristolochia kumingensis</i> | Aristolochiaceae | 2.23 | 1.84 | | | 5.38 | | 9.10 | | |
| 葡萄酸藤子 <i>Embelia procumbens</i> | Mysinaceae | 2.20 | 9.28 | 18.13 | | 5.256.83 | | | | |
| 高山花椒 <i>Zanthoxylum alpinum</i> | Rutaceae | | 16.15 | 16.74 | | | | | | |
| 石宝茶藤 <i>Euonymus vagans</i> | Celastraceae | | 9.63 | 52.29 | | | | | | |
| 冷饭团 <i>Kadsura coccinea</i> | Schisandraceae | | 14.38 | | | | | | | |
| 密花胡颓子 <i>Elaeagnus conferta</i> | Elaeagnaceae | | 8.73 | | | | | | | |
| 含苞铁线莲 <i>Clematis mapanensis</i> | Ranunculaceae | | 0.72 | | | | | | | |
| 钻地风 <i>Schizophragma integrifolium</i> | Saxifragaceae | | 2.33 | | | | | | | |
| 合计 Total | | 300.00 | 300.00 | 300.00 | 300.00 | 300.00 | 300.00 | 300.00 | 300.00 | 300.00 |

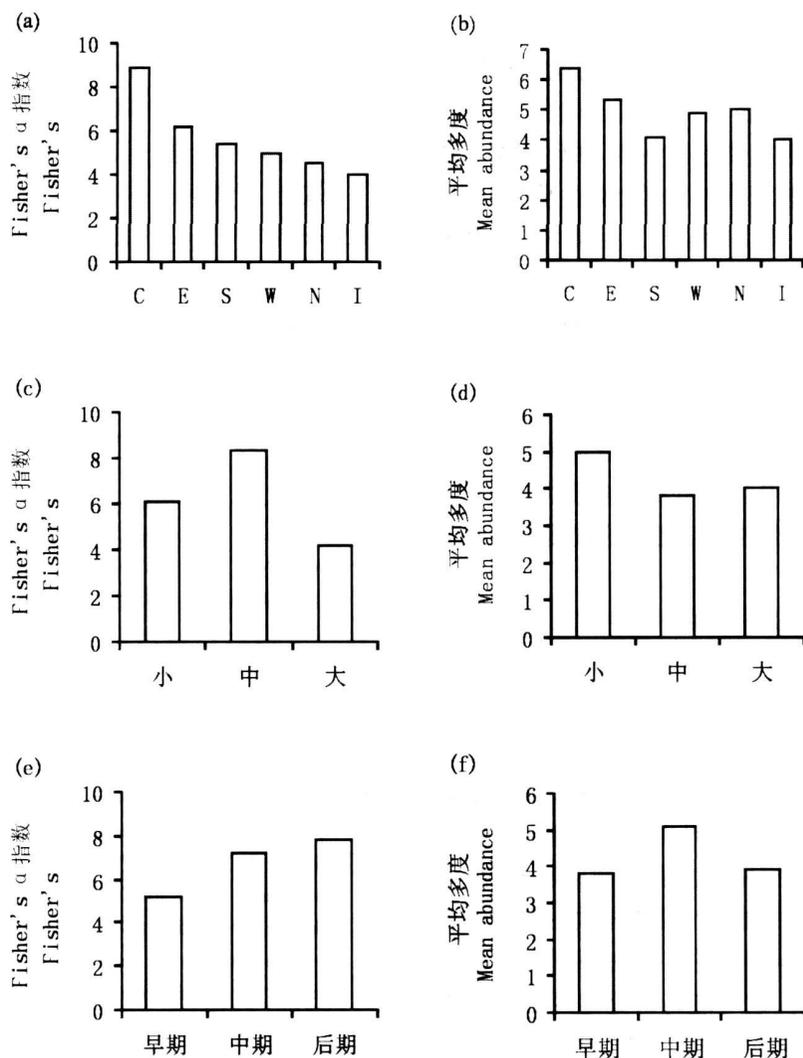


图 1 哀牢山山地湿性常绿阔叶林的林窗-林窗边缘-林内梯度上, 以及不同大小和演替阶段林窗中藤本植物的多样性与多度 (C 代表林窗中央, I 为林内, E、S、W 和 N 分别指东、南、西和北部林窗边缘)

Fig. 1 Diversity and mean abundance (in 4 m × 4 m) of liana in the gradient of gap-forest-gap edge and non-gap stands and in gaps of different size and successional phase in them on tane moist evergreen broad leaved forest in Ailao Mts. C represents central gap I represents forest interior; and E, S, W and N refer to east, south, west and north edges of gaps respectively

本研究中采用空间代替时间的方法, 对哀牢山徐家坝地区森林群落的 30 个林窗样地的调查结果初步揭示了藤本植物组成、数量与物种多样性对林窗干扰响应的一些特征。总体上, 耐荫的藤本植物主要出现在林内, 以及中、小林窗和处于演替中、后期的林窗中, 藤本植物种类及数量在林窗-林窗边缘-林内梯度上也存在一定的变化, 如耐荫性较强的物种如石宝茶藤和高山花椒等只在林内或林窗的边缘出现, 而耐荫性较弱的物种则还可出现在林窗中。而阳性藤本种类主要出现在林窗中, 且对不同大小和演替阶段林窗环境的响应也具多样性, 如园锥悬钩子、云南清风藤和南蛇藤等物种主要出现在中、小林窗中, 常绿蔷薇、山羊桃、园头牛奶菜和五风

藤等强阳性物种多出现较大面积的林窗中, 金银花和昆明马兜铃等物种常出现在中等面积大小的林窗中; 而小型、短命的阳性藤本植物如白叶莓和红毛悬钩子等只出现于演替早、中期的林窗中。不同生态种组之间及组内物种间对林窗干扰的反应表明, 虽然藤本植物通常被认为是一个具有相同生长型的类群, 但其物种间生活史特性存在显著的差异。藤本植物之间本身具有不同的竞争能力, 它们能够分配干扰后产生的丰富而异质的资源, 因而林窗干扰能够维持藤本植物的多样性。本研究进一步指出阳性藤本植物的物种多样性是由林窗来维持的。

林窗干扰最显著的特征是增加了光照等条件^[21], 促进了一些喜光的先锋种类进入和生长发

育^[22],如在哀牢山徐家坝森林群落中常绿蔷薇、山羊桃、园头牛奶菜、园锥悬钩子、云南清风藤和红毛悬钩子等阳性物种的幼苗和幼树只出现在林窗内,而林内的藤本植物则主要是由耐荫种所组成。其次,林窗的形成导致林窗内外梯度上微生境光、温因子的差异^[23 15],在哀牢山徐家坝地区森林中,由于受太阳高度和林窗边缘树木的共同影响,光因子的时、空分布上呈现出 E-W 向的峰值位移现象和 N-S 向的空间不对称性^[15],从而对藤本植物的物种多样性、多度及其分布产生一定的影响。例如东、西和北向林窗边缘藤本植物的多度均比林内的要高,而南部林窗边缘与林内藤本植物的多度大致相当,这与本区林窗光照强度的时空变化的观测结果基本吻合^[15]。

林窗面积的大小是林窗的重要特征,很大程度上决定了林窗内生态因子的状况,特别是光照强度的强弱^[20],而光强对林窗内物种的组成和分布具有重要的作用^[24]。哀牢山山地湿性常绿阔叶林林窗的调查结果表明,大林窗中藤本植物的多样性指数最低,其物种组成单一,主要是由阳性藤本植物种所组成;中、小面积的林窗中阳性种和耐荫种共存,尤其是在中等面积大小的林窗中藤本植物的物种组成更为丰富。然而,藤本植物的多度在不同大小的林窗中的差异性不显著,这可能与研究地区的林窗干扰为小林窗干扰为主有关。

林窗形成后,随恢复演替时间的增加,林窗内的光照将逐渐减弱,林窗内不同藤本植物种的更新生长也会随之发生变化。林窗发生的初期,阳性种逐渐侵入其中,如果存在合适的外界支持木,则随林窗逐渐郁闭这些物种可能始终保持在森林的冠层而存活很长的时间,例如在哀牢山徐家坝地区森林群落中南蛇藤、常绿蔷薇、山羊桃、园头牛奶菜和园锥悬钩子等在林内以大型个体形式存在,但少数早期演替的物种如白叶莓和红毛悬钩子等将退出林窗,同时耐荫种将逐渐得到恢复。茂兰喀斯特森林林窗的调查结果也表明藤本植物的物种丰富度也出现随林窗的演替而增加的趋势^[11]。与此相反,热带低地雨林林窗中,新近形成的林窗(3~5 a)藤本植物最丰富^[8 9],而哀牢山山地湿性常绿阔叶林的林窗却并非如此,藤本植物似乎是逐渐侵入林窗的。此外,哀牢山徐家坝地区山地湿性常绿阔叶林的林窗演替过程中藤本植物的多度并不是很高,还可能与林窗中其它植物如箭竹的大量存在而加剧物种间相互竞争

有关。箭竹根蘖繁殖快、生长迅速,且在林窗内密植丛生,可能抑制到藤本植物的定居和生存。但有关森林林窗更新过程中物种间的相互作用关系等方面的内容还有待于进一步的研究证实。

致谢:野外调查中得到了中国科学院哀牢山森林生态系统研究站的支持;中国科学院西双版纳热带植物园刘伦辉研究员和云南大学陆树刚教授鉴定了部分标本。谨此致谢!

参考文献 (References)

- [1] Richards P W. The Tropical Rain Forest[M]. Cambridge Cambridge University Press 1952: 102~108
- [2] Qu Zong-xiang. Preliminary observations of twining climbing plants on mountains in southern China[J]. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 1964, 2(1): 1~9 [曲仲湘. 我国南方山地森林中缠绕藤本植物的初步观察[J]. 植物生态学与地植物学丛刊, 1964, 2(1): 1~9]
- [3] Schnitzer S A, Bongers F. The ecology of lianas and their role in forests[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2002, 17: 223~230
- [4] Watt A S. Pattern and process in the plant community[J]. *Journal of Ecology*, 1947, 35: 1~22
- [5] Denslow J S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1987, 18: 431~451
- [6] Schnitzer S A, Carson W P. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest[J]. *Ecology*, 2001, 82: 913~919
- [7] 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[J]. *Journal of Ecology*, 2000, 88: 655~666
- [8] Putz F E. The natural history of lianas on Barro Colorado Island Panama[J]. *Ecology*, 1984, 65: 1713~1724
- [9] Babweteera F, Plumptre A, Obua J. Effect of gap size and age on climber abundance and diversity in Budongo Forest Reserve Uganda[J]. *African Journal of Ecology*, 2000, 38: 230~237
- [10] Wang Zhou-ping, Li Xu-guang, Shi Sheng-you, et al. A comparison study on the species diversity between the gap and non-gap in Jinyun Mountain[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(1): 7~10 [王周平, 李旭光, 石胜友, 等. 缙云山森林林窗与非林窗物种多样性比较研究[J]. 应用生态学报, 2003, 14(1): 7~10]
- [11] Long Cai-ling, Yu Shi-xiao, Xiong Zhi-bin, et al. Species diversity and regeneration in forest gaps of the Karst forest in Maolan national nature reserve Guizhou Province[J]. *Biodiversity Science*, 2005, 13(1): 43~50 [龙翠玲, 余世孝, 熊志斌, 等. 茂兰喀斯特森林林窗的植物多样性与更新[J]. 生物多样性, 2005, 13(1): 43~50]
- [12] Qin Xuezhong, Xie Shouchang. Studies on the Forest Ecosystem in Ailao Mountains[M]. Kunming Yunnan Science and Technology Press 1998: 1~11 [邱学忠, 谢寿昌. 哀牢山森林生态系统研究[M]. 昆明: 云南科技出版社, 1998: 1~11]
- [13] Li Gu-cai, He Yong-tao, Han Xing-guo. Features of gaps of middle mountain moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountain[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2003, 22(3): 13~17 [李贵

- 才, 何永涛, 韩兴国. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林林窗特征研究 [J]. 生态学杂志, 2003, 22(3): 13~17]
- [14] He Yong-tao, Li Gu-cai, Cao Min, *et al.* Regeneration in gaps of the middle-mountain moist broad-leaved forest of Ailao Mountains [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(9): 1399~1404 [何永涛, 李贵才, 曹敏, 等. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林林窗更新研究 [J]. 应用生态学报, 2003, 14(9): 1399~1404]
- [15] Zhang Yiping, Ma Youxin, Liu Yuhong *et al.* Characteristics of spatial distribution of microclimate in the gap of evergreen broad-leaved forest in the north of Ailao mountain in Yunnan [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2001, 23(4): 80~83 [张一平, 马友鑫, 刘玉洪, 等. 哀牢山北部常绿阔叶林林窗小气候空间分布特征 [J]. 北京林业大学学报, 2001, 23(4): 80~83]
- [16] Runkle JR. Gap dynamics in an Ohio *Acer-Fagus* forest and speculations on the geography of disturbance [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1990, 20: 632~641
- [17] Zang Run-gua, Wang Bo-sun, Liu Jin-yan. Tree species diversity in gaps of different sizes and developmental stages in lower subtropical evergreen broadleaved forest South China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11(4): 485~488 [臧润国, 王伯荪, 刘静艳. 南亚热带常绿阔叶林不同大小和发育阶段林窗的树种多样性研究 [J]. 应用生态学报, 2000, 11(4): 485~488]
- [18] Magurran A E. *Ecological diversity and its measurement* [M]. Princeton: Princeton University Press, 1988: 61~80
- [19] Putz F E, Holbrook N M. *Bio-mechanical studies of vines* [A]. In: Putz F E, Mooney H A (eds). *The Biology of Vines* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1991: 73~97
- [20] Balfour D, Bond W. Factors limiting climber distribution and abundance in a southern Africa forest [J]. *Journal of Ecology*, 1993, 6: 93~99
- [21] Chazdon R L, Fetcher N. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica [J]. *Journal of Ecology*, 1984, 72: 553~564
- [22] Whitmore T C. Canopy gaps and the two major groups of forest trees [J]. *Ecology*, 1989, 70: 536~538
- [23] Denslow JS, Schultz JC, Vitousek P M, *et al.* Growth response of tropical shrubs to treefall gap environments [J]. *Ecology*, 1990, 71(1): 165~179
- [24] Spies T A, Franklin J F. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest [J]. *Ecology*, 1989, 70: 543~545

Species Composition and Diversity of Lianas in Forest Gaps of Montane Moist Evergreen Broadleaved Forest in Ailao Mts., Yunnan, China

YUAN Chunming^{1,2}, LIU Wenyao^{1,3}, YANG Guoping¹

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Science, Kunming 650223 China;

2. Graduate University of the Chinese Academy of Science, Beijing 100039 China;

3. Curtin University of Technology, Perth WA 6845 Australia)

Abstract Lianas (woody vines) are important floristic and ecological elements both in tropical and in subtropical forests. In the present study, the changes of species composition and diversity of lianas were studied in the gradient of gap, forest-gap edge, and non-gap stands, and in gaps of different size and successional phase, based on the investigation of 30 treefall gaps in montane moist evergreen broadleaved primary forest in Ailao Mountains, Yunnan, China. Sample plots of 4 m × 4 m were respectively set up in the central part of the gaps, forest-gap edges of cardinal directions of east, south, west and north, and non-gap stands, and those lianas with ≥ 2 m in height and ≤ 4 cm diameter at breast height (dbh) were enumerated. Lianas were defined as woody climbing plants that permanently rooted in the ground, and thus hemi-epiphytes and strangers were excluded. The result showed that photophytic species occurred in gaps with different response to gaps of different size and successional phase, while shade-tolerant species were primarily present in forest interior, forest-gap edges, small and medium size gaps, and middle and late successional phase gaps. Liana diversity (Fisher's α) and abundance decreased in the gradient of gap, forest-gap edge and non-gap stands. Furthermore, lianas diversity was relatively higher in gaps of intermediate size, and middle and late successional phase, while liana abundance was slightly higher in gaps of small and middle successional phase. Our findings suggest that there were considerable variation among species in life history traits of lianas, and the species diversity of photophytic lianas were maintained by treefall gaps.

Key words treefall gaps, lianas, species composition, diversity, montane moist evergreen broadleaved forest, Ailao Mountains