

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2016.40547

吴怀栋, 刘奇, 谭运洪, 张教林. 元江干热河谷木质藤本的多样性及其与宿主树木的关系 [J]. 植物科学学报, 2016, 34(4): 547~554
 Wu HD, Liu Q, Tan YH, Zhang JL. Liana diversity and its relationship with host trees in the Yuanjiang Dry-Hot Valley, Yunnan, China [J]. Plant Science Journal, 2016, 34(4): 547~554

元江干热河谷木质藤本的多样性及其与宿主树木的关系

吴怀栋^{1,2}, 刘奇^{1,2}, 谭运洪¹, 张教林^{1*}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 木质藤本是森林生态系统的重要组分。本研究在元江干热河谷地区随机设置了 30 个 20 m × 20 m 的样方, 调查样方中胸径 ≥ 0.5 cm 的木质藤本多样性及其与宿主树木之间的关系。结果显示: 30 个样方中记录到胸径 ≥ 0.5 cm 的木质藤本植物共 945 株(隶属于 22 种 20 属 11 科), 其中, 豆科木质藤本的丰富度和多度最高; 胸径 ≤ 2 cm 的木质藤本占个体总数的 63.7%; 茎缠绕类木质藤本的个体数最多。样方中胸径 ≥ 5 cm 的树木共有 1060 株(隶属于 38 种 31 属 16 科), 36.0% 的树木上至少附藤 1 株。不同径级和不同树皮粗糙度的树木被木质藤本侵扰的百分比之间存在极显著差异 ($P < 0.001$)。随着宿主树木平均枝下高的增加, 附藤率呈下降趋势。76.5% 的木质藤本选择离其根生长点最近的树木进行攀援。表明元江干热河谷中的木质藤本以小径级占优势, 树木胸径、枝下高、树皮粗糙度和木质藤本根生长点到树木的距离是影响木质藤本侵扰树木的重要因素, 支持木质藤本对宿主树木的侵扰具有选择性的假说。研究结果对中国西南干热河谷退化植被的恢复与物种多样性保护具有重要意义。

关键词: 干热河谷; 宿主树木; 木质藤本; 相互关系; 物种多样性

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2016)04-0547-08

Liana Diversity and Its Relationship with Host Trees in the Yuanjiang Dry-Hot Valley, Yunnan, China

WU Huai-Dong^{1,2}, LIU Qi^{1,2}, TAN Yun-Hong¹, ZHANG Jiao-Lin^{1*}

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China;
 2. University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 10049, China)

Abstract: Lianas constitute an important component of forest ecosystems. In this study, we investigated liana diversity and their relationship with host trees in 30 plots (20 m × 20 m) set in a dry-hot savanna valley of Yuanjiang county, Yunnan Province, Southwest China. In total, 945 liana individuals with diameters at breast height (DBH) ≥ 0.5 cm were recorded, representing 22 species in 20 genera and 11 families. Legume lianas were the most abundant. Stem twining was the most predominant climbing mechanism. The DBH of 63.7% of liana individuals was ≤ 2 cm. We also recorded 1060 host trees with DBH ≥ 5 cm, belonging to 38 species in 31 genera and 16 families, 36.0% of which were climbed by at least one liana. There were significant differences in the percentage of trees infested by lianas among different tree size and bark roughness ($P < 0.001$). With the increase in average branch-free bole height, the percentage of tree infestation by lianas decreased. In addition, 76.5% of lianas selected the nearest tree to climb. These results indicated that in the Yuanjiang dry-hot valley,

收稿日期: 2016-03-10, 退修日期: 2016-03-31。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31270453, 31470470)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31270453, 31470470).

作者简介: 吴怀栋(1989-), 男, 硕士研究生, 研究方向为木质藤本生态学研究(E-mail: wuhd12@163.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: zjl@xtbg.org.cn)。

lianas with small DBH were dominant. Tree size, branch-free bole height, bark roughness, and distance from liana rooting point to the closest host tree were the most important factors influencing host tree selection, supporting the hypothesis that lianas exhibited host preference. These findings are important for the rehabilitation of degraded ecosystems and biodiversity conservation in the dry-hot valleys of southwestern China.

Key words: Dry-hot valley; Host-tree; Lianas; Liana-tree interactions; Species diversity

木质藤本(Lianas)是一类不能直立，通过缠绕等攀援方式向上生长的木本植物类群。木质藤本从热带到温带都有分布，但主要分布在热带，尤其在热带雨林中丰富度和多样性最高^[1-3]。木质藤本不仅增加了森林的物种多样性，同时也为动物提供了丰富的食物来源以及空中廊道^[4]。木质藤本对宿主树木的缠绕会导致宿主的物理损伤，还会与其竞争有限的资源(如水分、养分和光)^[5,6]。木质藤本通过影响共存树木的补充、生长、死亡、多样性、碳贮存和固定^[7-13]，进而影响整个森林生态系统更新的速度、方向和结果。

在国内，曲仲湘^[14]较早探讨了缠绕性木质藤本与森林群落发展之间的关系，之后的研究则主要关注木质藤本植物的区系、攀援方式、多样性、功能性状和园林绿化应用等方面^[15-17]，而对木质藤本与宿主树木相互关系的研究则较少^[18,19]。国际上，Featherly^[20]较早探讨了葡萄的攀援对其支撑树木死亡的影响。最近 30 年间，关于木质藤本与宿主树木关系的研究相继出现，相关假说主要有两类：随机假说和选择性假说。随机假说认为，木质藤本对树木的侵扰是一种随机过程，即木质藤本对树木的侵扰没有差异^[21]；而选择性假说则认为木质藤本对树木的侵扰具有选择性，但是这种选择性并不是特定的，主要受藤本和树木本身的特征以及环境因素的影响^[22-26]。木质藤本的攀援方式、光适应特性、树皮的特征(化感作用、粗糙度、脱落性)^[22]、枝下高^[23]、树木的叶片大小和树木的韧度^[24]、距离^[25]、林窗等都可能影响木质藤本对宿主树木的选择。Putz^[26]对巴拿马 BCI 样地的调查发现，木质藤本在树皮粗糙的树木上更多。Campbell 和 Newbery^[23]对马来西亚沙巴州热带低地雨林的调查中发现，随着枝下高增加，树木附藤的可能性下降。Roeder 等^[25]发现，滇南勐宋热带山地雨林的木质藤本倾向于选择离其根生长点近的树木进行攀援。总体来看，木质藤本与宿主树木

相互选择的研究仍比较缺乏，其中的机制还有待进一步研究。

20 世纪 90 年代，金振洲和欧晓昆对云南四大典型干热河谷植被进行了群落调查，其中也包括木质藤本的多样性^[27]，但他们的研究没有考虑藤本与树木的相互关系。张晓凯等^[28]对怒江干热河谷地区的种子植物区系进行了调查，Zhang 等^[29]近期对元江干热河谷中一种大戟科(Euphorbiaceae)木质藤本的光合特性进行了研究。我们对干热生境下木质藤本与树木的相互关系仍知之甚少。本文以元江干热河谷稀树草原中的木质藤本与宿主树木为研究对象，目的是：(1) 揭示元江干热河谷木质藤本的多样性及其组成特征；(2) 验证木质藤本对树木的侵扰是否具有选择性的假说。本文的研究结果可以为我国西南干热河谷地区木质藤本的多样性研究提供基础资料，也可以为干热河谷退化植被的恢复提供重要数据。

1 材料和方法

1.1 研究区域自然概况

元江干热河谷位于云南高原的中南部，东南走向，河谷深陷。其西南一侧有与大江平行的哀牢山脉和无量山脉，山脉屏障峰线均在 3000 m 左右，阻挡着来自孟加拉湾的西南暖湿气流，使暖湿气流在迎风坡丢失水分，越过山脊后下沉绝热增温和降湿形成雨影效应，加上河谷受热后散热差，在谷底形成焚风效应的干热气候。河谷中的植被类型被称作萨王纳植被。元江干热河谷是中国西南最典型的干热河谷，主要包括云南省的元江、红河、石屏等 12 个县市^[27]。本研究的地点位于中国科学院西双版纳热带植物园元江干热河谷生态站附近($23^{\circ}27'56''N, 102^{\circ}10'40''E$)，海拔 481 m。该地年平均降雨量 662.1 mm，年均温 24.9℃，雨季(5—10 月)的降水量占全年降水量的 85%(2012—2014，数据由元江干热河谷生态站提供)。

1.2 样方设置与调查方法

在元江干热河谷生态站附近随机设置 30 个 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 的样方(共 1.2 hm^2)。样方均设置在南坡, 坡度范围为 $20^\circ \sim 30^\circ$, 优势树种为厚皮树(*Lannea coromandelica* (Houtt.) Merr.)和霸王鞭(*Euphorbia royleana* Boiss.)。参考 Schnitzer 等^[30,31]建立的木质藤本普查规程, 我们调查了每个样地中木质藤本的种类、数量、大小、攀援方式、与宿主树木的最近距离以及宿主树木的特征。胸径测定按照 Gerwing 等^[30]提出的方法进行, 对于非圆柱形的木质藤本, 其胸径的计算通过公式 $\sqrt{d_1 d_2}$ (d_1 和 d_2 分别为茎最宽和最窄长度)得到。记录这些木质藤本攀援树木的特征(见下)。根据调查, 把木质藤本的攀援方式分为茎缠绕、卷须缠绕、钩刺类、小枝缠绕、搭靠类, 对于一种木质藤本采用多种攀援方式的, 只记录其最主要攀援方式。以木质藤本根生长点为原点, 测定离其最近树木的距离以及到其所攀援树木的距离。对一株木质藤本攀援多株树木的情况, 只记录其最先开始攀援的宿主树木的相关数据。

对木质藤本进行普查的同时对样方中胸径 $\geq 5\text{ cm}$ 的树木测定胸径、树皮粗糙度(分为光滑、微粗糙、粗糙三类)及枝下高, 并鉴定到种^[32]。在每个样方的四个角和中心点用土钻采集 $0 \sim 20\text{ cm}$ 表层土壤, 以此代表该样地的土壤养分状况。土壤风干研磨后过 60 目筛, 送中国科学院西双版纳热带植物园中心实验室测定相关养分含量(表 1)。

1.3 数据处理方法

1.3.1 木质藤本重要值的计算

重要值(Importance value)是以综合数量指标来表示某个物种在群落中的地位和作用, 一般由相对密度(RD)、相对频度(RF)、相对显著度(RA , 用胸高断面积表示)来计算。

$$IV = (RF + RA + RD)/3;$$

$$RD = \text{某个种的密度}/\text{所有种密度总和};$$

$RF = \text{某个种的频度}/\text{所有种频度总和};$

$RA = \text{某个种的胸高断面积总和}/\text{所有种胸高断积总和}.$

1.3.2 数据处理

将木质藤本个体大小分为 3 个径级: $0.5 \sim 2\text{ cm}$, $2 \sim 5\text{ cm}$, $\geq 5\text{ cm}$; 同样将树木个体大小划分为 3 个径级: $5 \sim 10\text{ cm}$, $10 \sim 20\text{ cm}$, $\geq 20\text{ cm}$ 。将一株木质藤本侵扰一棵树木视为一对藤-树组合, 将所有的藤-树组合按数量分为 4 个等级, $0 \sim 10$, $10 \sim 30$, $30 \sim 50$, ≥ 50 , 用线条的粗细表示数量等级, 作图分析是否存在特定的藤-树组合。用卡方检验比较不同径级的树木附藤比例之间以及不同粗糙度的树木附藤比例之间的差异显著性($P \leq 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 木质藤本的物种多样性、攀援方式、径级分布及其重要值

在元江干热河谷生态站附近调查的 30 个样方中, 胸径 $DBH \geq 0.5\text{ cm}$ 的木质藤本共 945 株(平均 $788\text{ 株}/\text{hm}^2$), 隶属于 22 种 20 属 12 科(表 1)。其中豆科的木质藤本丰富度(6 种)和多度(374 株)均最高, 其次为夹竹桃科(5 种、219 株), 这两个科的木质藤本种数占总木质藤本种数的 50%, 它们的株数占总木质藤本总株数的 62.8%。多度最高的木质藤本为豆科的美丽相思子(*Abrus pulchellus* Wall.) (200 株, 占木质藤本总株数的 21.2%)。由于大叶白粉藤(*Vitis yunnanensis* Vahl.)的个体普遍较大, 它的重要值最高。有 9 种木质藤本(占总种数的 40.9%)的个体数小于 10 株, 仅占总株数的 2.9%, 个体数最少的木质藤本为长叶虫豆(*Cajanus mollis* (Benth.) Vaniot der Maesen.), 仅发现 1 株。此外, 由野外调查数据可知, 样方中 $DBH \geq 5\text{ cm}$ 的树木共有 1060 株, 隶属于 38 种 31 属 16 科, 优势度高的树木是

表 1 样地土壤养分状况
Table 1 Soil nutrient status in study plots

pH 值	总氮 Total nitrogen (g/kg)	总磷 Total phosphorus (g/kg)	总钾 Total Potassium (g/kg)	水解性氮 Hydrolysable nitrogen (mg/kg)	有效磷 Available phosphorus (mg/kg)	速效钾 Available potassium (mg/kg)	有机质 Organic matter (g/kg)
8.8 ± 0.06	3.96 ± 0.22	1.30 ± 0.09	12.72 ± 0.27	206.8 ± 11.7	13.0 ± 1.7	579.2 ± 24.8	87.7 ± 5.3

注: 数据为平均值 \pm 标准误。

Note: Data are means \pm SE, $N = 150$.

表2 元江干热河谷1.2 hm²样方中木质藤本组成特征及重要值Table 2 Liana composition characteristics and importance values in 1.2 hm² plots in the Yuanjiang dry-hot valley

物种 Species	缩写 Abbreviation	科 Family	攀援类型 Climbing type	个体数 Individuals	径级分布(cm)			重要值 IV(%)
					< 2	2 ~ 5	> 5	
大叶白粉藤 <i>Vitis yunnanensis</i> Vahl.	Vy	Vitaceae	茎缠绕	134	15	68	51	26.0
美丽相思子 <i>Abrus pulchellus</i> Wall.	Ap	Fabaceae	茎缠绕	200	194	5	1	11.3
吊山桃 <i>Secamone sinica</i> Hand. Mazz.	Ss	Apocynaceae	茎缠绕	143	98	45	0	10.5
土蜜藤 <i>Bridelia stipularis</i> (L.) Bl.	Bs	Euphorbiaceae	搭靠类	48	15	25	8	8.2
亮叶素馨 <i>Jasminum sequinii</i> Lev.	Js	Oleaceae	茎缠绕	84	56	27	1	8.1
大翅老虎刺 <i>Pterolobium macropterum</i> Kurz.	Pm	Fabaceae	钩刺	57	17	32	8	6.6
龙须藤 <i>Bauhinia championii</i> (Benth.) Benth.	Bch	Fabaceae	卷须	64	49	12	3	6.4
古钩藤 <i>Cryptolepis buchananii</i> Roem. et Schult.	Cb	Apocynaceae	茎缠绕	44	20	23	1	4.7
石山羊蹄甲 <i>Bauhinia calciphila</i> Craib.	Bca	Fabaceae	卷须	49	44	5	0	3.6
南山藤 <i>Dregea volubilis</i> (L. f.) Benth. ex Hook. f.	Dv	Apocynaceae	茎缠绕	14	2	8	4	3.4
菝葜 <i>Smilax china</i> L.	Sc	Smilacaceae	卷须	46	46	0	0	3.3
圆叶西番莲 <i>Passiflora henryi</i> Hemsl.	Ph	Passifloraceae	卷须	19	19	0	0	1.6
翅果藤 <i>Myriopteron extensum</i> (Wight) K. Schnum.	Me	Apocynaceae	茎缠绕	16	16	0	0	1.3
灰毛白鹤藤 <i>Argyreia osyrensis</i> var. <i>cinerea</i> Hand. Mazz.	Ao	Convolvulaceae	茎缠绕	7	0	5	2	1.2
小果叶下珠 <i>Phyllanthus reticulatus</i> Poir.	Pr	Euphorbiaceae	茎缠绕	3	0	2	1	1.1
广州山柑 <i>Capparis cantoniensis</i> Lour.	Cc	Capparaceae	搭靠类	2	0	0	2	0.6
翅子藤 <i>Loeseneriella merrilliana</i> A. C. Smith.	Lm	Hippocrateaceae	枝缠绕	4	3	1	0	0.5
越南风筝果 <i>Hiptage benghalensis</i> (Linn.) Kurz var. <i>tonkinensis</i> (Dop) S. K. Chen	Hb	Malpighiaceae	茎缠绕	2	0	2	0	0.3
西南轮环藤 <i>Cyclea wattii</i> Diels.	Cw	Menispermaceae	茎缠绕	3	3	0	0	0.3
相思子 <i>Abrus precatorius</i> L.	Ap	Fabaceae	茎缠绕	3	3	0	0	0.3
匙羹藤 <i>Gymnema sylvestre</i> (Retz.) Schult.	Gs	Apocynaceae	茎缠绕	2	2	0	0	0.3
长叶虫豆 <i>Cajanus mollis</i> (Benth.) Vaniot der Maesen.	Cm	Fabaceae	茎缠绕	1	1	0	0	0.3
合计 Total				945	603	260	82	100

厚皮树、霸王鞭，其次为细基丸(*Polyalthia cerasoides* (Roxb.) Benth.)和滇榄仁(*Terminalia franchetii* Gagnep.)等。

所调查的22种木质藤本中茎缠绕类的多度和物种丰富度最高，共有656株，分属14种。卷须类木质藤本共178株，仅4种。依靠搭靠、钩刺和小枝缠绕进行攀援的木质藤本个体数和种类都较少。

2.2 木质藤本攀附与树木径级的关系

随着树木径级增加，树木被木质藤本攀援的数量降低，但百分比却增加(图1)。3个不同径级的树木(胸径分别为5~10, 10~20, ≥20 cm)被攀援的百分比和数量依次为26.1% (131株)、41.2% (162株)和51.8% (85株)，径级间差异极显著($\chi^2 = 43.36$, $df = 2$, $P < 0.001$)。36.0%的树木上至少附藤1株。虽然DBH ≥ 20 cm的树木被攀援的比例最大，但是胸径在10~

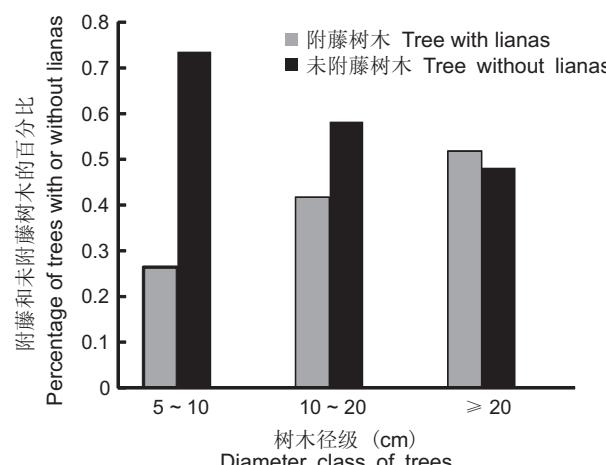


图1 样方中树木的径级分布及其附藤比例
Fig. 1 Diameter class distribution of trees with or without liana infestation

20 cm树木被木质藤本攀援的数量最多。

附藤1株的树木最多，共166株，占总附藤树木数量的43.5%，附藤最多的树木上附有13株

藤本(图2)。随着每木附藤数的增加,附藤树木的数量也逐渐减少,附藤3株及以下的树木共301棵,占总附藤树木的78.8%。随着每木附藤数的增加, $DBH \geq 10\text{ cm}$ 的树木的所占比例也逐渐增加。

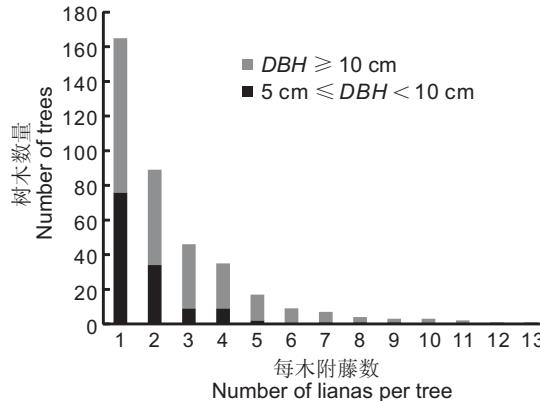


图2 两种径级树木被木质藤本攀援的数量分布

Fig. 2 Frequency distribution of lianas on host trees of two size classes

2.3 附藤率与树种特性的关系

随着平均枝下高的增加,树种的附藤率有下降的趋势,但是这种趋势不显著($P = 0.26$,图3)。3种不同树皮粗糙度(光滑、微粗糙、粗糙)的树木被木质藤本攀援的百分比分别为22.2%、26.1%和41.7%,树皮粗糙度间差异显著($\chi^2 = 27.7$, $df = 2$, $P < 0.001$)。

58.8%(556株)的木质藤本的攀援距离小于1 m,82.4%(779株)木质藤本植物的攀援距离小于2 m,攀援距离大于5 m的木质藤本株数占总株数的1.5%(14株,图4)。由调查数据知,76.5%(723株)的木质藤本选择最近的宿主树木

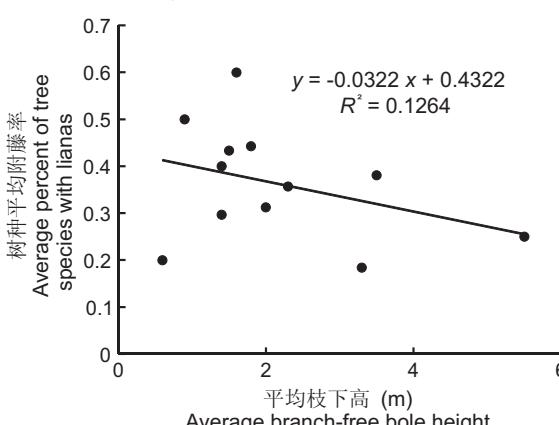


图3 12种树木的平均枝下高与其附藤率的关系

Fig. 3 Relationship between average branch-free bole height and average percentage of 12 tree species with lianas

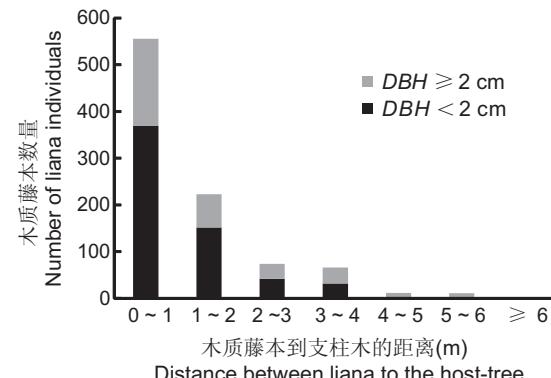


图4 木质藤本到最近宿主树木之间的距离分布

Fig. 4 Frequency of distance between liana and the nearest host tree

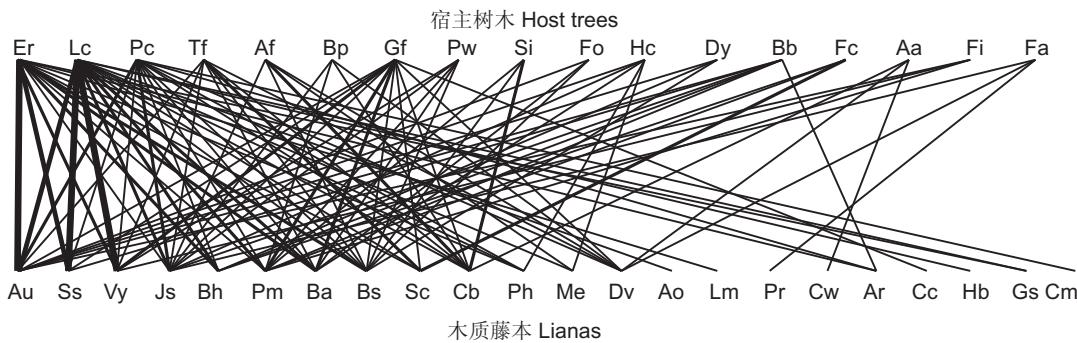
进行攀援,且随着木质藤本个体大小的增加,距离宿主树木的距离越远。

2.4 木质藤本和树木网状关系

对树木而言,多度越高,其上攀援的木质藤本物种数和个体数越多(图5)。对木质藤本而言,多度高,往往选择的宿主树木物种数更多。对于物种多度较低的几种木质藤本,更倾向于选择优势树种攀援。从图5中未发现特定的藤-树组合存在。

3 讨论

元江干热河谷木质藤本的优势科为豆科(Fabaceae)和夹竹桃科(Apocynaceae)(表1),与加纳Kunst植物园半落叶雨林^[33]和滇南勐宋热带山地雨林^[34]的优势科相同,与云南哀牢山湿性常绿阔叶林不同(该地蔷薇科Rosaceae占优势)^[18]。本地区木质藤本植物的多度低于阿根廷西北部的亚热带山地森林(285株/ hm^2 , $DBH \geq 2\text{ cm}$),但是物种丰富度相对较高(分别为22种/ hm^2 , 12种/ hm^2)^[21]。与澳大利亚新南威尔士的热带干性森林相比,多度(572株/ hm^2 , 520株/ hm^2 , $DBH \geq 1\text{ cm}$)较高,但物种丰富度相对较低(18种/ hm^2 , 27种/ hm^2)^[35],且物种丰富度和多度均远低于热带低地雨林^[23]。木质藤本的多样性和多度通常受多种非生物因素(如降雨量、气温、土壤、地形等)^[36]和生物因素(林冠开度和高度、树木的多度和径级分布)^[37]的影响。在元江干热河谷干热少雨的环境下,木质藤本多度相对较高的原因可能是:(1)该地干扰较为严重,而干扰有利于维持丰富的木质藤本^[7];(2)该地区树木较稀疏,光照环境好,且小径级支柱木较



图例: — 0~10; — 10~30; — 30~50; — ≥50 藤—树组合。

Figure legends: — 0~10; — 10~30; — 30~50; — ≥ 50 pairs of liana-host tree combinations.

本图共显示 917 对木质藤本-宿主树木组合, 占总数的 97%, 未包括附藤少于 2 株的宿主树木。藤本、树木按多度高低从左到右排列。宿主树木: 霸王鞭(Er); 厚皮树(Lc); 细基丸(Pc); 滇榄仁(Tf); 顶果木(Af); 重阳木(Bp); 白头树(Gf); 清香木(Pw); 异序乌柏(Si); 直脉榕(Fo); 心叶木(Hc); 云南柿(Dy); 鞍叶羊蹄甲(Bb); 雅榕(Fc); 肖蒲桃(Aa); 榕树(Fi); 瘤枝榕(Fa)。木质藤本种名缩写见表 2。

The figure shows 917 combinations of liana-host trees, accounting for 97% of total pairs. Trees with infestation by ≤ 2 liana individuals were excluded. Both host trees and lianas were aligned from high to low abundance from left to right.

Host-trees: *Euphorbia royleana* (Er); *Lannea coramandelica* (Lc); *Polyalthia cerasoides* (Pc); *Terminalia franchetii* (Tf); *Acrocarpus fraxinifolius* (Af); *Bischofia polycarpa* (Bp); *Garuga forrestii* (Gf); *Pistacia weinmannifolia* (Pw); *Sapium insigne* (Si); *Ficus orthoneura* (Fo); *Haldina cordifolia* (Hc); *Diospyros yunnanensis* (Dy); *Bauhinia brachycarpa* (Bb); *Ficus concinna* (Fc); *Acmena acuminatissima* (Aa); *Ficus microcarpa* (Fi); *Ficus macclandii* (Fa).

See Table 1 for liana abbreviations.

图 5 木质藤本和树木的网状关系
Fig. 5 Nested associations between lianas and host trees

多, 有利于木质藤本的攀援; (3)该地区降雨的季节性较强, 与树木相比, 木质藤本的根系更深, 能利用更深层的水分, 因而在旱季有更高的生长速率^[38]。

本研究发现, 胸径较大的树木被木质藤本攀援的比率更高, 数量更多。随着树木径级的增加, 树木被侵扰的比例也增加(图 1)。此外, 随着每木附藤数的增加, 附藤树木中径级较大的树木所占比例逐渐增加, 这说明径级较大的树木被更多木质藤本攀附的可能性更大(图 2)。径级较大意味着树木存活时间更长, 就有更多机会被木质藤本侵扰, 并且当树木被一株木质藤本攀援后, 也同时增加了被其它木质藤本植物攀援的可能性^[39]。

树木枝下高越低越有利于木质藤本的攀附。本文的调查结果发现, 随着树种枝下高的增加, 附藤率有下降的趋势(图 3)。虽然这种趋势不显著, 但是树木的枝下高可能是影响木质藤本成功攀援的一个重要因素^[23], 尤其是对搭靠类、钩刺类和卷须类木质藤本影响较大。另一方面, 枝条的干枯脱落也会对藤本的攀援造成不利影响^[23]。

木质藤本倾向于攀援树皮粗糙的宿主树木。从不同粗糙度树木被木质藤本侵扰的结果可以看出, 树皮的粗糙度对木质藤本的侵扰具有重要意义。

可能的原因是粗糙的树皮可以增加木质藤本攀附时的摩擦力, 尤其是对茎缠绕类或利用吸器进行攀援的木质藤本(如大叶白粉藤), 可以提高其攀附的成功率。反之光滑的树皮不利于木质藤本的攀援^[8, 22]。

离木质藤本根生长点越近的树木被侵扰的可能性越大。支柱木的可利用性主要包括数量的多少以及距离的远近。本文调查了木质藤本根生长点到最近树木的距离以及到其攀援树木的距离, 发现 76.5% (723 株) 的木质藤本选择离其最近的树木攀援; 58.8% (556 株) 的木质藤本植物的攀援距离小于 1 m, 82.4% (779 株) 木质藤本植物的攀援距离小于 2 m, 攀援距离大于 5 m 的木质藤本仅占总株数的 1.5%。因此, 干热生境中木质藤本采取就近攀援的策略攀援树木, 这与 Roeder 等^[25]在西双版纳勐宋地区的研究结果相似。但是本研究发现, 随着攀援距离的增加, $DBH \geq 2 \text{ cm}$ 的木质藤本植物所占的比例增加, 这一点是与之相反的。

上述结果表明, 宿主树木的特性影响木质藤本的攀援。通过对木质藤本和树木之间的网状关系分析, 除长叶虫豆(仅 1 株)外, 并不存在特定的木质藤本-宿主树木一对一的选择关系(图 5)。Sfair

等^[40]对巴西东南部地区三种不同森林类型(热带雨林、热带季节性干旱森林和稀树草原)中木质藤本和树木网状关系进行分析后发现不存在特定的藤-树组合。因此,木质藤本对宿主树木的选择是对树木某些性状的选择,而不是种-种之间的特定选择。霸王鞭、厚皮树和细基丸作为干热河谷的优势树种,被藤本攀附的数量多(图5),主要是因为霸王鞭多度高、枝下高低且侧枝较多;而厚皮树多度高,树皮粗糙、枝下高较低;细基丸多度较高且树皮粗糙。

4 结论

综上所述,我们发现元江干热河谷地区木质藤本多样性和多度均较高,其中小径级木质藤本占优势。木质藤本更倾向于选择胸径较大、树皮粗糙、枝下高低且距离较近的树木进行攀援。木质藤本对宿主树木的选择不存在特定的藤-树组合,木质藤本更倾向于依靠树木的特性对宿主树木进行攀援。

致谢:感谢刀万有在物种鉴定上给予的帮助,岩当和高辉参加野外调查,元江干热河谷生态站提供支撑和保障。

参考文献:

- [1] Schnitzer SA, Bongers F. The ecology of lianas and their role in forests [J]. *Trends Ecol Evol*, 2002, 17(5): 223–230.
- [2] Schnitzer SA. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution [J]. *Am Nat*, 2005, 166(2): 262–276.
- [3] Schnitzer SA, Bongers F. Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms [J]. *Ecol Lett*, 2011, 14(4): 397–406.
- [4] Dunn JC, Asensio N, Arroyo-Rodriguez V, Schnitzer S, Cristóbal-Azkarate J. The ranging costs of a fallback food: liana consumption supplements diet but increases foraging effort in howler monkeys [J]. *Biotropica*, 2012, 44(5): 705–714.
- [5] 陈亚军, 曹坤芳, 蔡志全. 两种光强下木质藤本和树木幼苗的竞争关系 [J]. 植物生态学报, 2008, 32(3): 639–647.
Chen YJ, Cao KF, Cai ZQ. Above- and below-ground competition between seedlings of lianas and trees under two light irradiances [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2008, 32(3): 639–647.
- [6] Van der Heijden GMF, Phillips OL. Environmental effects on Neotropical liana species richness [J]. *J Biogeogr*, 2009, 36(8): 1561–1572.
- [7] Schnitzer SA, Carson WP. Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps [J]. *Ecol Lett*, 2010, 13(7): 849–857.
- [8] Carsten LD, Juola FA, Male TD, Cherry S. Host associations of lianas in a south-east Queensland rain forest [J]. *J Trop Ecol*, 2002, 18(1): 107–120.
- [9] Toledo-Aceves T, Swaine MD. Above- and below-ground competition between the liana *Acacia kamerunensis* and tree seedlings in contrasting light environments [J]. *Plant Ecol*, 2008, 196(2): 233–244.
- [10] Van der Sande MP, Lourens, Schnitzer S, Markesteijn L. Are lianas more drought-tolerant than trees? A test for the role of hydraulic architecture and other stem and leaf traits [J]. *Oecologia*, 2013, 172(4): 961–972.
- [11] Laurance WF, Andrade AS, Magrach A, Camargo JLC, Valsko JJ, Campbell M, Fearnside PM, Edwards W, Lovejoy TE, Laurance SG. Long-term changes in liana abundance and forest dynamics in undisturbed Amazonian forests [J]. *Ecology*, 2014, 95(6): 1604–1611.
- [12] Addo-Fordjour P, Rahmad ZB, Shahrul AMS. Impacts of forest management on community assemblage and carbon stock of lianas in a tropical lowland forest, Malaysia [J]. *Trop Conser Sci*, 2014, 7(2): 244–259.
- [13] Martinez-Izquierdo L, Garcia MM, Powers JS, Schnitzer, SA. Lianas suppress seedling growth and survival of 14 tree species in a Panamanian tropical forest [J]. *Ecology*, 2016, 97(1): 215–224.
- [14] 曲仲湘. 我国南方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.
Qu ZX. Preliminary observation of twisted liana in southern forest of China [J]. *Acta Phytocology Geobotanica Sinica*, 1964, 2(1): 1–9.
- [15] 蔡永立, 宋永昌. 中国亚热带东部藤本植物的多样性 [J]. 武汉植物学研究, 2000, 18(5): 390–396.
Cai YL, Song YC. Diversity of vines in subtropical zone of east China [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2000, 18(5): 390–396.
- [16] Zhu H. Species composition and diversity of lianas in tropical forests of southern Yunnan (Xishuangbanna), southwestern China [J]. *J Trop Forest Sci*, 2008, 20(2): 111–122.
- [17] 丁凌子, 陈亚军, 张教林. 热带雨林木质藤本植物叶片性状及其关联 [J]. 植物科学学报, 2014, 32(4): 362–370.
Ding LZ, Chen YJ, Zhang JL. Leaf traits and their associations among liana species in tropical rainforest [J]. *Plant Science Journal*, 2014, 32(4): 362–370.
- [18] 袁春明, 刘文耀, 杨国平, 李小双. 哀牢山湿性常绿阔叶林木质藤本植物的物种多样性及其与支柱木的关系 [J]. 林业科学, 2010, 46(1): 15–22.
Yuan CM, Liu WY, Yang GP, Li XS. Liana species

- diversity and relationships with its host trees in the moist evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains, southwest China [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2010, 46(1): 15–22.
- [19] 刘晋仙, 陶建平, 王玉平, 何泽, 乌玉娜, 郭庆学. 海南霸王岭山地原始林与伐后林中木质藤本与支持木的多样性及其相互关系[J]. 林业科学, 2012, 48(5): 15–19.
Liu JX, Tao JP, Wang YP, He Z, Wu YN, Guo QX. Species diversity and tree-liana relationship in the tropical montane primary forest and post logged forest of Bawangling, Hainan Island, China [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2012, 48(5): 15–19.
- [20] Featherly HT. The effect of grapevines on trees [J]. *Oklahoma Acad Sci Proc*, 1941, 21: 61–62.
- [21] Malizia A, Grau HR. Liana-host tree associations in a subtropical montane forest of north-western Argentina[J]. *J Trop Ecol*, 2006, 22(3): 331–339.
- [22] Talley SM, Lawton RO, Setzer WN. Host preferences of *Rhus radicans* (Anacardiaceae) in a southern deciduous hardwood forest[J]. *Ecology*, 1996, 77(4): 1271–1276.
- [23] Campbell EJF, Newbery DM. Ecological relationships between lianas and trees in lowland rain forest in Sabah, East Malaysia[J]. *J Trop Ecol*, 1993, 9(4): 469–490.
- [24] Putz FE. How trees avoid and shed lianas[J]. *Biotropica*, 1984, 16(1): 19–23.
- [25] Roeder M, Slik JWF, Harrison RD, Paudel E, Tomlinson KW. Proximity to the host is an important characteristic for selection of the first support in lianas[J]. *J Veg Sci*, 2015, 26(6): 1054–1060.
- [26] Putz FE. Nature history of lianas and their influence on tropical [D]. Cornell University, N. Y. 1982.
- [27] 金振洲, 欧小昆. 元江、怒江、金沙江、澜沧江干热河谷植被[M]. 昆明: 云南科技出版社, 2000: 1–13.
Jin ZZ, Ou XK. Yuanjiang, Nujiang, Jinshajiang, Lancangjiang Vegetation of Dry-hot Valley [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press, 2000: 1–13.
- [28] 张晓凯, 杜凡, 陈建设, 周丹. 云南怒江河谷种子植物区系的特有现象[J]. 植物科学学报, 2015, 33(3): 302–310.
Zhang XK, Du F, Chen JS, Zhou D. Endemism in the flora of seed plants in Nu river valley of Yunnan Province [J]. *Plant Science Journal*, 2015, 33(3): 302–310
- [29] Zhang SB, Zhang JL, Cao KF. Difference in the photosynthetic efficiency and photorespiration of co-occurring Euphorbiaceae liana and tree in a Chinese savanna [J]. *Photosynthetica*, 2016, <http://dx.doi.org/10.1007/s11099-016-0188-8>.
- [30] Gerwing JJ, Schnitzer SA, Burnham RJ, Bongers F, Chave J, DeWalt SJ, Ewango CEN, Foster R, Kenfack D, Martínez-Ramos M, Parren M, Parthasarathy N, Pérez-Salicrup DR, Putz FE, Thomas DW. A standard protocol for liana censuses [J]. *Biotropica*, 2006, 38(2): 256–261.
- [31] Schnitzer SA, Rutishauser S, Aguilar S. Supplemental protocol for liana censuses [J]. *For Ecol Manag*, 2008, 255(3–4): 1044–1049.
- [32] Wright DD, Jessen JH, Burke P, de Silva Garza HG. Tree and liana enumeration and diversity on a one-hectare plot in Papua New Guinea[J]. *Biotropica*, 1997, 29(3): 250–260.
- [33] Addo-Fordjour P, Anning AK, Atakora EA, Agyei PS. Diversity and distribution of climbing plants in a semi-deciduous rain forest, KUNST Botanic Garden, Ghana [J]. *Int J Bot*, 2008, 4(2): 186–195.
- [34] 陈亚军, 文斌. 滇南勐宋热带山地雨林木质藤本多样性研究[J]. 广西植物, 2008, 28(1): 67–72.
Chen YJ, Wen B. Liana diversity and abundance of a tropical montane rainforest in Mengsong, southern Yunnan, China [J]. *Guizhou Botanical Research*, 2008, 28: 67–72.
- [35] Chalmers AC, Turner JC. Climbing plants in relation to their supports in a stand of dry rainforest in the Hunter valley, New South Wales[J]. *Proc Linn Soc N S W*, 1994, 114(2): 73–90.
- [36] Van der Heijden GMF, Phillips OL. What controls liana success in Neotropical forests? [J]. *Global Ecol Biogeogr*, 2008, 17(3): 372–383.
- [37] Ewango CE, Bongers F, Makana JR, Poorter L, Sosef MS. Structure and composition of the liana assemblage of a mixed rain forest in the Congo Basin [J]. *Plant Ecol Evol*, 2015, 148(1): 29–42.
- [38] Chen YJ, Cao KF, Schnitzer SA, Fan ZX, Zhang JL, Bongers F. Water-use advantage for lianas over trees in tropical seasonal forests[J]. *New Phytol*, 2014, 205(1): 128–136.
- [39] Nabe-Nielsen J. Diversity and distribution of lianas in a neotropical rain forest, Yasuni National Park, Ecuador [J]. *J Trop Ecol*, 2001, 17(1): 1–19.
- [40] Sfair JC, Rochelle ALC, Rezende AA, van Melis J, Weisser VDL, Martins FR. Nested liana-tree network in three distinct neotropical vegetation formations[J]. *Perspect Plant Ecol*, 2010, 12(4): 277–281.