

• 研究论文 •

哀牢山中山湿性常绿阔叶林木质藤本 对边缘效应的响应

袁春明^{1,2} 耿云芬^{1,2} 柴 勇¹ 郝佳波^{1,2} 吴 涛^{1,2*}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利用重点实验室, 昆明 650204)

摘要: 全球范围内森林片段化现象日益严重。与其他木本植物(乔木和灌木)相比, 木质藤本更趋向于分布在片段化森林的边缘, 因而了解木质藤本对边缘效应的响应对于进一步了解其对森林动态的影响极其必要。本文对哀牢山中山湿性常绿阔叶林林缘到林内环境梯度上木质藤本的变化进行了调查。在形成年龄分别为13年、35年和53年的3种类型的林缘, 设置从林缘向林内连续延伸的长方形样地(20 m × 50 m)各10个(总面积3 ha), 每个样地再划分为5个20 m × 10 m的样方。在每个样方内对胸径 ≥ 0.2 cm且长度 ≥ 2.0 m的木质藤本进行了每木调查。在3 ha的林缘样地中共记录到木质藤本植物2,426株, 隶属于14科19属31种。木质藤本的物种丰富度和多度均随距林缘距离的增加而降低, 边缘效应深度在35年林缘的边缘为30 m, 13和53年林缘的边缘则为20 m; 它们的胸高断面积在53年林缘的边缘效应深度为20 m, 但在13和35年林缘的不同距离上差异不显著。木质藤本对边缘效应的响应在物种水平上存在显著差异, 主要呈现正向和中性的响应格局, 包括只分布于林缘的物种, 和从林缘到林内环境梯度上密度逐渐降低的物种; 也有对边缘效应不敏感的物种。典范对应分析(CCA)表明, 林冠开度、边缘形成年龄和土壤水分是决定木质藤本在片段化森林边缘分布的重要影响因子。

关键词: 木质藤本; 群落; 物种; 边缘效应; 亚热带森林

Response of lianas to edge effects in mid-montane moist evergreen broad-leaved forests in the Ailao Mountains, SW China

Chunming Yuan^{1,2} Yunfen Geng^{1,2} Yong Chai¹ Jiabo Hao^{1,2} Tao Wu^{1,2*}¹ Yunnan Academy of Forestry, Kunming 650204² 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 Plants, Kunming 650204

Abstracts: Forests are becoming increasingly fragmented worldwide. Compared to other woody plants (i.e., trees and shrubs), lianas are more concentrated near the edge than in the forest interior. Therefore, understanding how lianas respond to edge effects is important for predicting the impacts of lianas on forests dynamics. In this study, change of lianas on the edge-to-interior gradients was investigated in a subtropical mid-montane moist evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains, SW China. Ten 20 m × 50 m transect sample plots were established in 13-, 35- and 53-year forest edges along the gradient situated perpendicular to the edges. Each plot was divided into five 20 m × 10 m quadrats, and those lianas with ≥ 2.0 m in length and ≥ 0.2 cm in diameter at breast height (DBH) were measured. We recorded a total of 2,426 individual lianas in the 3-ha sample plots, representing 31 species in 19 genera and 14 families. Our results are as follows: (1) Liana species richness and abundance decreased with increasing distance from the edge; the distance of edge effects for the 35-year forest edge was 30 m, and 20 m for 13- and 53-year forest edges. Liana breast height area in the 53-year forest edge was significantly higher within 20 m of the forest edge than in the forest interior, whereas there was no significant difference along the edge to interior gradient in the 13-

收稿日期: 2015-09-15; 接受日期: 2015-12-08

基金项目: 国家自然科学基金(31160136)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: ynafw@126.com

and 35-year forest edges; (2) Liana species responded differently to edge effects, including species present exclusively at or near the edges (within 20 m of the edge), species density decreased with increasing distance from the edge, and species were insensitive to edge effects, which showed minor variation or random fluctuation throughout the gradient; and (3) Results from the canonical correspondence analysis (CCA) indicated that canopy openness, edge age and soil moisture were the most important factors that determined the distribution of lianas at the forest edges.

Key words: lianas; community; species; edge effects; subtropical forest

由于人口的不断增长和人为活动的加剧, 全球范围内森林片断化的现象日益普遍(Laurance, 1999)。森林片断化极大地影响其生境。与林内相比, 森林边缘太阳辐射强、风速大、气温高、土壤湿度小(Chen et al, 1993, 1995; Matlack, 1993; Gehlhausen et al, 2000; 刘文杰等, 2001)。在片断森林的边缘, 微生境因子和动植物在从林缘到林内的环境梯度上表现出随距林缘距离的远近而变化, 即所谓的边缘效应(Murcia, 1995)。已有研究表明, 边缘效应在森林动态、物种组成和丰富度、多度、生物入侵以及其他生态系统过程中起着重要作用(Saunders et al, 1991; Laurance et al, 2002; Harper et al, 2005)。

木质藤本植物是热带和亚热带森林中一类丰富多样而又具有共同生长策略(攀援生长)的植物类群。由于它们需要的结构支持较少, 且主要表现在冠层的发育和根茎的伸长上(Schnitzer & Bongers, 2002), 因而对变化的生境能够快速作出响应, 如在森林林窗(Putz, 1984; Schnitzer & Carson, 2001)和受到干扰的森林中木质藤本极为丰富(Hegarty & Caballe, 1991; DeWalt et al, 2000; Yuan et al, 2009)。木质藤本在片断森林的边缘大量增加(Laurance et al, 2001; Zhu et al, 2004; Londre & Schnitzer, 2006; 乌玉娜等, 2010), 导致林缘树木被其攀援的比率显著高于林内(Laurance et al, 2001; 乌玉娜等, 2010), 还使得林缘物种组成改变、林木更新受到抑制、树木死亡加速、森林生物量和碳贮藏减少(Laurance et al, 2001)。

与其他木本(乔木和灌木)植物相比, 木质藤本更趋向于分布在片断化森林的边缘(Londre & Schnitzer, 2006)。然而, 在物种水平上木质藤本对边缘效应的响应尚不清楚。木质藤本通常在受干扰生境中大量分布, 一般认为它们是喜光物种(Richards, 1996); 但一些研究也证实了耐阴木质藤本的存在(Putz, 1984; Carter & Teramura, 1988; Sanches & Válio, 2002; 袁春明等, 2015)。因此, 我们假设木质藤本对边缘效应的响应在不同物种之间可能存在差异。

本文对哀牢山中山湿性常绿阔叶林木质藤本植物在从林缘到林内环境梯度上的变化进行了调查, 主要探讨群落和物种水平上木质藤本对边缘效应的响应格局以及决定其分布的影响因子。

1 方法

1.1 研究地概况

研究地点位于云南哀牢山国家级自然保护区的徐家坝地区(23°35′–24°44′ N, 100°30′–100°54′ E), 海拔2,000–2,650 m。这里年平均气温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%, 年均蒸发量1,485.9 mm (邱学忠和谢寿昌, 1998)。研究区属典型的山地季风气候, 土壤为山地黄棕壤, 主要森林植被类型为原生湿性常绿阔叶林。森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20–25 m, 盖度达90%以上, 林相完整、外貌常绿。林内附生植物、木质藤本较为发达是该湿性常绿阔叶林的重要特征之一(金振洲, 1983)。

由于过去交通闭塞, 特别是在20世纪80年代初保护区成立以后得到地方政府的较好保护, 因此原生森林植被保存完好。本文调查的林缘主要由以下事件形成: (1) 1958年徐家坝水库重建时, 水库附近的部分原生林被砍伐; (2) 20世纪70、80年代, 在保护区边缘地带, 当地居民为了种植玉米(*Zea mays*)、马铃薯(*Solanum tuberosum*)和小麦(*Triticum aestivum*)等, 砍伐了一些原生林(Li et al, 2010); (3) 1999年水库部分沿岸地带被水淹没而造成林木的死亡。

1.2 调查方法

调查工作于2012年11月至2013年4月进行。以哀牢山徐家坝地区湿性常绿阔叶林为对象, 在形成年龄分别为13年、35年和53年的3种类型边缘, 选择没有新近形成或无明显林窗干扰的边缘生境, 各设置10个从林缘向林内连续延伸的长方形样地(20 m

× 50 m)。每个样地再划分为5个20 m × 10 m的样方。在每个样方内对根生于该样方内、直径 ≥ 0.2 cm且长度 ≥ 2.0 m的木质藤本测定其胸径(DBH) (距地面1.3 m长度处), 并记录其种类和攀援类型等。木质藤本的多度定义为样方中的个体数(株)。每株木质藤本包括具有同一根系的所有无性系分株, 其胸径为其中最粗藤茎的胸径。野外木质藤本的具体调查方法详见Gerwing等(2006)。

对每个样方测定以下生境因子: (1)海拔: 采用手持GPS (佳明Oregon® 550, 台湾国际航电股份有限公司)在每个样方内随机测量5个样点, 取其平均值。(2)坡向: 采用磁方位角度数, 用佳明Oregon® 550手持GPS测定, 然后应用Kusumoto等(2008)的方法, 将其转换为坡向指数(SAI)的形式使之定量化: 当 $0 \leq a \leq 180$, $SAI = (a/180) \times 100$; 当 $180 < a \leq 360$, $SAI = (360 - a)/180 \times 100$, 这里 a 为磁方位角度数(0° – 360°), 该指数的最小和最大值分别出现在北坡和南坡, 其值为0和100。(3)林冠开度: 采用冠层光照指数, 该指数采用人为评判的方法, 能较好地反映侧向光的影响。该指数分为1.0, 1.5, 2.0, 2.5, 3.0, 4.0和5.0等7级, 具体评判方法详见Keeling和Phillips(2007)。在每个样方内随机观测5个样点, 取其平均值。(4)土壤水分: 旱季在每个样方内随机选择5个样点, 采用环刀法在表土20 cm以内取样, 带回室内测定含水量。(5)边缘年龄: 边缘形成的年龄通过咨询徐家坝水库管理站工作人员或当地群众确定。

1.3 数据分析

通过物种丰富度、多度和胸高断面积描述群落水平上木质藤本对边缘效应的响应; 为了比较其在物种水平上对边缘效应响应的差异, 计算了在林缘到林内环境梯度上不同距离内(即0–10 m、10–20 m、20–30 m、30–40 m和40–50 m)每种木质藤本的密度。边缘效应深度的确定采用单因素方差分析(ANOVA)和最小显著差异(LSD)多重比较的方法(Chen et al, 1995; Gehlhausen et al, 2000), 分析其物种丰富度、多度、胸高断面积和密度在林缘到林内环境梯度上不同距离之间的差异。边缘效应深度或称边缘影响的距离, 是指某一生境或生物变量在林缘到林内的环境梯度上不再随距林缘距离的增加而发生显著变化的某点的距离。数据分析在统计软件SPSS 19.0中完成, 显著性水平为 $P < 0.05$ 。

为了分析林缘木质藤本的分布与生境因子的

关系, 应用CANOCO (Version 4.5)软件, 采用典范对应分析(CCA)方法对木质藤本植物群落与生境因子如海拔、坡向、林冠开度、土壤水分和边缘形成年龄进行直接排序(张金屯, 2004)。在进行CCA分析时去除个体数少于5株的物种。

2 结果

2.1 群落水平上木质藤本对边缘效应的响应

在30个20 m × 50 m的林缘样地中, 共记录到DBH ≥ 0.2 cm且长度 ≥ 2 m的木质藤本植物2,426株, 隶属于14科19属31种。木质藤本的物种丰富度和多度均随距林缘距离的增加而降低, 但边缘形成的年龄对边缘效应深度有显著影响: 13年和53年林缘的边缘效应深度为20 m, 而35年林缘的边缘效应深度达30 m (图1a, b)。木质藤本的胸高断面积在53年林缘的边缘效应深度为20 m, 但在13年和35年林缘的不同距离上差异不显著(图1c)。

2.2 物种水平上木质藤本对边缘效应的响应

根据从林缘到林内环境梯度上密度的变化, 木质藤本对边缘效应的响应表现出多样的格局(表1)。14个物种对边缘效应不敏感(即差异不显著), 表现为从林缘到林内环境梯度上密度变化较小, 或在环境梯度上波动而没有一致的变化趋势。这14个物种是: 短柱肖菝葜(*Heterosmilax yunnanensis*)、华肖菝葜(*H. chinensis*)、肖菝葜(*H. japonica*)、香花崖豆藤(*Millettia dielsiana*)、山羊桃(*Actinidia callosa*)、丛林素馨(*Jasminum fuchsiaefolium*)、葡萄酸藤子(*Embelia procumbens*)、川西尾叶素馨(*J. urophyllum*)、冠盖绣球(*Hydrangea anomala*)、石宝茶藤(*Eunonymus vagans*)、高山花椒(*Zanthoxylum alpinum*)、锈毛忍冬(*Lonicera ferruginea*)、昆明马兜铃(*Aristolochia kunmingensis*)和冷饭团(*Kadsura coccinea*)。7个物种只分布于片断化森林的边缘(0–20 m), 它们是钻地风(*Schizophragma integrifolium*)、山红豆花(*Apios carnea*)、常春藤(*Hedera nepalensis*)、防己叶菝葜(*Smilax menispermoides*)、红毛悬钩子(*Rubus pinfaensis*)、毛木通(*Clematis buechaniana*)和白叶莓(*Rubus innominatus*), 但这些物种的个体数较少(1–13株)。其余10个物种的密度从林缘到林内显著减少, 但它们的边缘效应深度不同。例如, 常绿蔷薇(*Rosa longicuspis*)为10 m; 南蛇藤(*Celastrus angulatus*)、五风藤(*Holboellia latifolia*)、云南清风

表 1 哀牢山中山湿性常绿阔叶林从林缘到林内环境梯度上木质藤本密度的变化(平均值±标准差)

Table 1 Density of lianas along the edge-to-interior gradient in the mid-montane moist evergreen broad-leaved forests in the Ailao Mountains (mean ± SD)

种名 Species	科名 Family	物种代码 Species code	个体数 No. of individuals	0–10 m	10–20 m	20–30 m	30–40 m	40–50 m
园椎悬钩子 <i>Rubus paniculatus</i>	蔷薇科 Rosaceae	RUPA	497	381.7 ± 439.3 ^a	205.0 ± 333.3 ^b	130.0 ± 234.0 ^{bc}	70.0 ± 115.7 ^{bc}	41.7 ± 83.1 ^c
南蛇藤 <i>Celastrus angulatus</i>	卫矛科 Celastraceae	CEAN	350	238.3 ± 463.3 ^a	158.3 ± 309.4 ^{ab}	80.0 ± 139.3 ^b	75.0 ± 163.3 ^b	31.7 ± 58.0 ^b
常绿蔷薇 <i>Rosa longicuspis</i>	蔷薇科 Rosaceae	ROLO	185	183.3 ± 183.5 ^a	43.3 ± 55.3 ^b	38.3 ± 71.5 ^b	23.3 ± 46.9 ^b	20.0 ± 42.8 ^b
短柱苣荬菜 <i>Heterosmilax yunnanensis</i>	菝葜科 Smilacaceae	HEYU	173	76.7 ± 127.8 ^a	61.7 ± 109.6 ^a	61.7 ± 108.0 ^a	48.3 ± 78.2 ^a	40.0 ± 60.7 ^a
毛茛叶崖爬藤 <i>Tetrasigma obtectum</i>	葡萄科 Vitaceae	TEOB	159	83.3 ± 106.9 ^a	75.0 ± 76.3 ^a	48.3 ± 63.6 ^{ab}	36.7 ± 54.0 ^b	21.7 ± 42.9 ^b
华苣荬菜 <i>Heterosmilax chinensis</i>	菝葜科 Smilacaceae	HECH	159	33.3 ± 57.7 ^a	45.0 ± 78.1 ^a	48.3 ± 101.3 ^a	58.3 ± 118.2 ^a	80.0 ± 127.0 ^a
粗叶悬钩子 <i>Rubus alceifolius</i>	蔷薇科 Rosaceae	RUAL	131	96.7 ± 404.7 ^a	45.0 ± 184.9 ^b	43.3 ± 183.70 ^b	31.7 ± 122.1 ^b	1.7 ± 9.1 ^c
三叶爬山虎 <i>Parthenocissus himalayana</i>	葡萄科 Vitaceae	PAHI	116	75.0 ± 93.5 ^a	45.0 ± 104.5 ^{ab}	36.7 ± 71.8 ^{ab}	25.0 ± 94.5 ^b	11.7 ± 38.7 ^b
五风藤 <i>Holboellia latifolia</i>	木通科 Lardizabalaceae	HOLA	109	66.7 ± 137.3 ^a	63.3 ± 73.0 ^a	21.7 ± 53.6 ^b	18.3 ± 30.8 ^b	11.7 ± 31.3 ^b
云南清风藤 <i>Sabia yunnanensis</i>	清风藤科 Sabiaceae	SAYU	97	90.0 ± 166.3 ^a	51.7 ± 145.9 ^{ab}	8.3 ± 26.5 ^b	6.7 ± 25.4 ^b	5.0 ± 15.3 ^b
肖菝葜 <i>Heterosmilax japonica</i>	菝葜科 Smilacaceae	HEJA	88	33.3 ± 54.7 ^a	31.7 ± 58.0 ^a	28.3 ± 42.9 ^a	28.3 ± 50.3 ^a	25.0 ± 48.7 ^a
粗糠菝葜 <i>Smilax lebrunii</i>	菝葜科 Smilacaceae	SMLE	70	53.3 ± 95.5 ^a	26.7 ± 64.0 ^{ab}	13.3 ± 26.0 ^b	21.7 ± 42.9 ^b	1.7 ± 9.1 ^b
香花崖豆藤 <i>Millettia dielsiana</i>	蝶形花科 Papilionaceae	MIDI	58	23.3 ± 67.9 ^a	23.3 ± 72.8 ^a	20.0 ± 75.0 ^a	16.7 ± 66.1 ^a	13.3 ± 49.0 ^a
四川清风藤 <i>Sabia schumanniana</i>	清风藤科 Sabiaceae	SASC	43	55.0 ± 211.9 ^a	15.0 ± 82.2 ^{ab}	1.7 ± 9.1 ^b	0.0 ± 0.0 ^b	0.0 ± 0.0 ^b
山羊桃 <i>Actinidia callosa</i>	猕猴桃科 Actinidiaceae	ACCA	27	15.0 ± 41.8 ^a	13.3 ± 55.6 ^a	8.3 ± 26.5 ^a	5.0 ± 27.4 ^a	3.3 ± 12.7 ^a
从林素馨 <i>Jasminum fuchsiaeifolium</i>	木犀科 Oleaceae	JAFU	21	11.7 ± 46.8 ^a	5.0 ± 15.3 ^a	3.3 ± 12.7 ^a	5.0 ± 15.3 ^a	10.0 ± 24.2 ^a
葡萄酸藤子 <i>Embelia procumbens</i>	紫金牛科 Myrsinaceae	EMPR	21	3.3 ± 18.3 ^a	10.0 ± 33.2 ^a	10.0 ± 33.2 ^a	3.3 ± 12.7 ^a	8.3 ± 32.4 ^a
川西尾叶素馨 <i>Jasminum urophyllum</i>	木犀科 Oleaceae	JAUR	20	3.3 ± 18.3 ^a	8.3 ± 45.6 ^a	5.0 ± 20.1 ^a	8.3 ± 45.6 ^a	8.3 ± 37.3 ^a
冠盖绣球 <i>Hydrangea anomala</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	HYAN	19	5.0 ± 27.4 ^a	21.7 ± 82.7 ^{ab}	0.0 ± 0.0 ^{bc}	3.3 ± 12.7 ^a	1.7 ± 9.1 ^a
石宝茶藤 <i>Euonymus vagans</i>	卫矛科 Celastraceae	EUVA	13	5.0 ± 15.3 ^a	8.3 ± 23.1 ^a	1.7 ± 9.1 ^a	0.0 ± 0.0 ^a	6.7 ± 25.4 ^a
钻地风 <i>Schizophragma integrifolium</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	SCIN	13	15.0 ± 60.4 ^a	6.7 ± 36.5 ^a	0.0 ± 0.0 ^a	0.0 ± 0.0 ^a	0.0 ± 0.0 ^a
高山花椒 <i>Zanthoxylum alpinum</i>	芸香科 Rutaceae	ZAAL	11	1.7 ± 9.1 ^a	10.0 ± 30.5 ^{ab}	0.0 ± 0.0 ^{bc}	3.3 ± 18.3 ^a	3.3 ± 18.3 ^a
红毛悬钩子 <i>Rubus pinfaensis</i>	蔷薇科 Rosaceae	RUPI	11	18.3 ± 65.0 ^a	0.0 ± 0.0 ^b	0.0 ± 0.0 ^b	0.0 ± 0.0 ^b	0.0 ± 0.0 ^b
锈毛忍冬 <i>Lonicera ferruginea</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	LOFE	11	6.7 ± 21.7 ^a	5.0 ± 20.1 ^a	3.3 ± 12.7 ^a	1.7 ± 9.1 ^a	1.7 ± 9.1 ^a
昆明马兜铃 <i>Aristolochia kunningensis</i>	马兜铃科 Aristolochiaceae	ARKU	9	0.0 ± 0.0 ^a	3.3 ± 18.3 ^a	5.0 ± 27.4 ^a	5.0 ± 20.1 ^a	1.7 ± 9.1 ^a
冷饭团 <i>Kadsura coccinea</i>	五味子科 Schisandraceae	KACO	6	0.0 ± 0.0 ^a	6.7 ± 36.5 ^a	0.0 ± 0.0 ^a	0.0 ± 0.0 ^a	3.3 ± 12.7 ^a
常春藤 <i>Hedera nepalensis</i>	五加科 Araliaceae	HENE	3	5.0 ± 27.4 ^a	0.0 ± 0.0 ^a	0.0 ± 0.0 ^a	0.0 ± 0.0 ^a	0.0 ± 0.0 ^a
防己叶菝葜 <i>Smilax menispermoides</i>	菝葜科 Smilacaceae	SMME	2	1.7 ± 9.1 ^a	1.7 ± 9.1 ^a	0.0 ± 0.0 ^a	0.0 ± 0.0 ^a	0.0 ± 0.0 ^a
毛木通 <i>Clematis buchananiana</i>	毛茛科 Ranunculaceae	CLBU	2	1.7 ± 9.1 ^a	1.7 ± 9.1 ^a	0.0 ± 0.0 ^a	0.0 ± 0.0 ^a	0.0 ± 0.0 ^a
白叶莓 <i>Rubus imominatus</i>	蔷薇科 Rosaceae	RUIN	1	1.7 ± 9.1 ^a	0.0 ± 0.0 ^a	0.0 ± 0.0 ^a	0.0 ± 0.0 ^a	0.0 ± 0.0 ^a
山红豆花 <i>Apios carnea</i>	蝶形花科 Papilionaceae	APCA	1	1.7 ± 9.1 ^a	0.0 ± 0.0 ^a	0.0 ± 0.0 ^a	0.0 ± 0.0 ^a	0.0 ± 0.0 ^a
合计 Total			2,426					

各行数值后上标的不同字母表示差异显著(LSD检验, $P < 0.05$)。

Superscripts within a line indicate significantly different determined by LSD tests ($P < 0.05$).

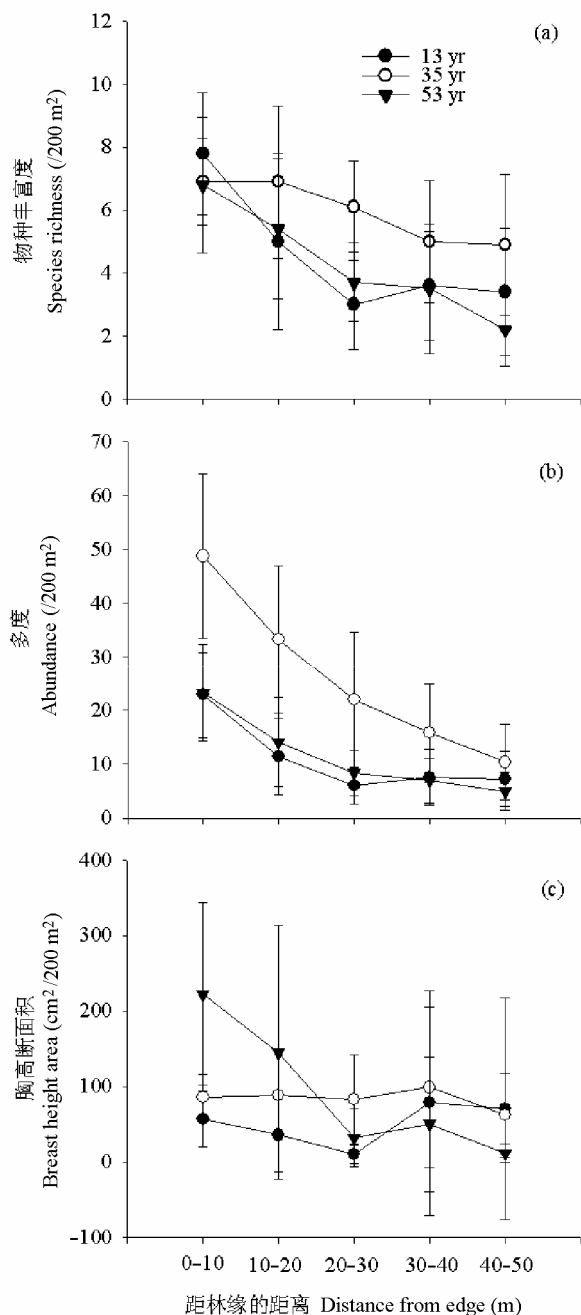


图1 哀牢山中山湿性常绿阔叶林从林缘到林内环境梯度上木质藤本的变化: (a)物种丰富度、(b)多度和(c)胸高断面积(平均值 \pm 标准差)

Fig. 1 Variation of lianas' species richness (a), abundance (b) and breast height area (c) along the edge-to-interior gradient in the mid-montane moist evergreen broad-leaved forests in the Ailao Mountains (means \pm SD)

藤(*Sabia yunnanensis*)、粗糙菝葜(*Smilax lebrunii*)、四川清风藤(*Sabia schumanniana*)和园锥悬钩子(*Rubus paniculatus*)为20 m; 毛狭叶崖爬藤(*Tetrastigma*

obtectum)和三叶爬山虎(*Parthenocissus himalayana*)为30 m; 而粗叶悬钩子(*Rubus alceifolius*)则超过了50 m。

2.3 影响木质藤本植物分布的生境因子

木质藤本物种与环境变量的双序图反映了物种沿环境变量的梯度分布(图2)。各特征值及环境变量与典范对应分析(CCA)前3个排序轴的相关系数见表2。林冠开度与第一轴之间有很强正相关, 而边缘形成年龄和土壤水分与第二轴之间的相关性较高, 坡向和海拔高度与第三轴之间的相关性较高。林冠开度与第二轴也是正相关, 但关系不是十分密切。边缘形成年龄与第二轴是强负相关, 而土壤水分与第二轴强正相关, 但二者均与第一轴呈负相关关系。第一、第二和第三轴的特征值分别为0.350、0.176和0.131。前3个排序轴的累积值占特征值总和的85.9%, 表明前3个排序轴集中了全部排序轴所反映的物种-环境关系信息的绝大部分, 调查的5个环境变量可较合理地解释物种的分布。

3 讨论

3.1 群落水平上木质藤本植物对边缘效应的响应

本研究表明, 木质藤本植物的物种丰富度和多度均随距林缘距离的增加而降低, 但边缘形成的年龄对边缘效应深度有显著影响。以往也有相似的报告, 如海南岛霸王岭天然次生林中木质藤本植物在形成年限为17年和13年林缘的边缘效应深度也不相同(乌玉娜等, 2010)。在本研究中, 木质藤本物种丰富度和多度的边缘效应深度随边缘形成年龄的增加而呈单峰型变化, 这与片断化森林边缘的发育及侧向光的渗透性规律相符, 即片断化森林边缘形成的早期林缘开阔, 林内侧向光增强, 木质藤本植物逐渐侵入, 但一定时间后随着边缘的封闭林内侧向光减弱, 木质藤本植物的侵入能力会降低, 因此, 木质藤本植物边缘效应深度也随边缘形成年龄的增加而降低。

哀牢山中山湿性常绿阔叶林在距林缘一定距离内(20–30 m), 木质藤本的物种丰富度和多度随距林缘距离的增加而减少, 之后则趋于稳定。这与大多数对林木边缘效应的研究结果一致(Murcia, 1995)。例如, 在亚马逊中部片断雨林的边缘100 m内, 木质藤本的多样性和多度显著地高于林内(Laurance et al, 2001); 美国威斯康星州南部温带森

表2 特征值及环境变量与典范对应分析(CCA)前3个排序轴的相关系数
Table 2 Eigenvalues and correlation coefficients between the first three axes and environmental variables in the canonical correspondence analysis (CCA)

项目 Items	排序轴1 Axis 1	排序轴2 Axis 2	排序轴3 Axis 3
特征值 Eigenvalues	0.350	0.176	0.131
变化的累积百分比 Cumulative percentage variance			
物种数据 Species data	6.3	9.4	11.7
物种-环境关系 Species-environment relation	45.8	68.7	85.9
环境变量 Environmental variables			
坡向 Aspect	0.2348	-0.0557	0.8233
海拔 Altitude	0.2724	-0.2123	-0.5633
林冠开度 Crown illumination	0.9655	0.1555	-0.0541
土壤水分 Soil moisture	-0.3979	0.5921	-0.4261
边缘年龄 Edge age	-0.0992	-0.6194	-0.0546

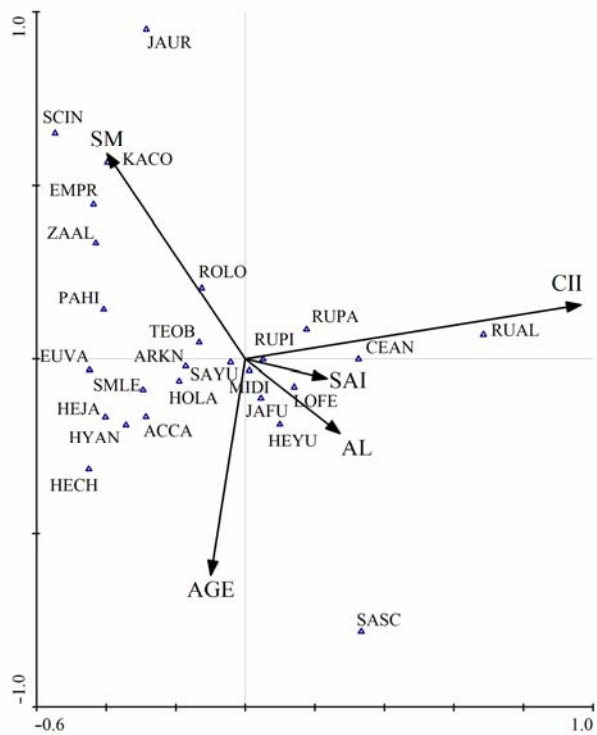


图2 基于30个样地木质藤本植物多度的典范对应分析排序图。CII, 林冠开度; SM, 土壤水分; SAI, 坡向; AGE, 边缘年龄; AL, 海拔高度。物种代码见表1。
Fig. 2 Ordination diagrams from the canonical correspondence analysis of liana species abundance data on 30 plots. CII: crown illumination index; SM: soil moisture; SAI: slope aspect index; AGE: edge age; AL: altitude. Species codes are as defined in Table 1.

林的林缘, 木质藤本的多度在边缘附近的40 m内随林缘深度的增加而减少(Londre & Schnitzer, 2006)。造成上述结果差异的原因可能在于研究方法的不

同: 前者比较了林缘(距林缘100 m内)和林内的差异, 而后者只调查了林缘到林内前15 m的梯度, 再与距林缘40 m外的林内样方进行比较。另外, 片断森林的大小、植被类型、林缘的结构、方位、形成年龄、地形等都会影响边缘效应的深度(Matlack, 1993; Murcia, 1995; Didham & Lawton, 1999; 刘文杰等, 2001)。

木质藤本植物的胸高断面积在13年和35年林缘不同距离上的差异不显著(图1c), 说明木质藤本植物胸高断面积边缘效应的时滞较长。与物种丰富度和多度的边缘效应不同, 木质藤本植物胸高断面积的边缘效应随边缘形成年龄的增加而逐渐显著; 但在片断森林边缘形成的早期, 胸高断面积在林缘和林内的不同距离之间差异并不显著, 这是因为林缘附近尽管木质藤本植物多度迅速增加, 但大多是小型个体(Laurance et al, 2001; 王玉娜等, 2010), 而林内虽然多度较低但以大型个体占优势。虽然木质藤本植物粗度的生长缓慢, 但随边缘形成年龄的不断增长, 其胸高断面积也不断地生长和累积, 最终将导致这一面积在林缘显著高于林内, 产生边缘效应。

3.2 物种水平上木质藤本植物对边缘效应的响应

本文的研究表明, 物种水平上木质藤本植物对边缘效应的响应存在不同的格局, 包括正向和中性的响应。这与森林中不同树种对林缘效应的响应一致(Murcia,1995; Gehlhausen et al, 2000)。已有研究表明, 木质藤本植物中既有喜光物种又有耐阴物种, 还包括介于此二者之间的种类(Putz, 1984; Schnitzer & Bongers, 2002)。木质藤本与树木一样也

存在生活史分异,即存在先锋种、演替早期与演替后期的物种(Gerwing, 2004),木质藤本植物与树木在快速生长但低的存活率和缓慢生长但高的存活率连续谱的分布上也具有相似性(Gilbert et al, 2006)。

木质藤本物种间对边缘效应响应的差异可能源自其自身生理生态耐受性的差异(Murcia, 1995)。在林缘到林内环境梯度上,藤本植物的密度降低的物种主要是一些喜光的种类,如粗叶悬钩子、常绿蔷薇、圆锥悬钩子、南蛇藤、五风藤、三叶爬山虎、云南清风藤和四川清风藤等;只分布于森林边缘的物种应属于先锋种,如红毛悬钩子、白叶莓和山红豆花等。在林缘到林内环境梯度上对边缘效应不敏感的木质藤本主要是一些耐阴的种类,如华肖菝葜、葡萄酸藤子、石宝茶藤、冠盖绣球、川西尾叶素馨等(Yuan et al, 2009; 袁春明等, 2015)。

3.3 影响木质藤本植物分布的生境因子

典范对应分析(CCA)表明,林冠开度、边缘年龄和土壤水分是决定木质藤本在片断森林边缘分布的重要影响因子。其中,光照(即林冠开度)是最主要的影响因子,因为林缘梯度上光照被认为是引起其他环境因子(如气温、湿度和土壤水分等)变化的驱动因子(Matlack, 1993)。排序轴的第一轴反映了各物种所在环境的光梯度,即沿CCA第一轴从左到右,光照逐渐增强,大多数调查到的物种沿此轴附近分布(图2)。对边缘效应具有中性响应的物种分布在此轴的左侧,具有正向响应的一些喜光物种如粗叶悬钩子、圆锥悬钩子、南蛇藤和红毛悬钩子分布在此轴的右侧。然而,也有一些喜光的物种如五风藤和三叶爬山虎等分布在此轴的左侧。这可能是由于林内异质生境的存在(例如早期林窗干扰)导致一些喜光木质藤本的出现,因为一旦它们在林窗中定居并生长到胸径达2 cm时即可能到达森林的冠层(Kurzel et al, 2006; 袁春明等, 2015),从而可在林内长期生存。

除光因子外,其他生境因子(例如边缘形成年龄和土壤水分)对边缘效应的影响也很重要(Murcia, 1995; Ewers & Didham, 2006)。边缘形成年龄的作用是间接的,随着边缘形成年龄的增加,林缘逐渐郁闭,侧向光逐渐减弱,进而影响其他生境因子及木质藤本对边缘效应的响应。冷饭团和常绿蔷薇的分布可能与土壤水分有关,特别是冷饭团主要分布在

沟谷地段(袁春明等, 2015)。四川清风藤、锈毛忍冬、丛林素馨和短柱肖菝葜的分布可能与海拔有关,它们主要分布在海拔较低的保护区边缘地带。此外,林缘的方位决定了其所能接受到的太阳辐射的时间和数量,对不同方位林缘小气候的观测表明,西向和南向林缘的边缘效应要大于东向和北向林缘(Palik & Murphy, 1990; Chen et al, 1995; Gehlhausen et al, 2000)。所有这些生境因子都可能影响木质藤本在片断森林边缘的分布。

致谢: 野外调查工作得到中国科学院袁牢山亚热带森林生态系统研究站李达文先生的大力支持,责任编辑和二匿名审稿人在论文修改过程中提出了宝贵建议,特此致谢!

参考文献

- Carter GA, Teramura AH (1988) Vines photosynthesis and relationships to climbing mechanics in a forest understory. *American Journal of Botany*, 75, 1011–1018.
- Chen J, Franklin JF, Spies TA (1993) Contrasting microclimates among clearcut, edge, and interior of old-growth Douglas-fir forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 63, 219–237.
- Chen J, Franklin JF, Spies TA (1995) Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth Douglas-fir forests. *Ecological Applications*, 5, 74–86.
- DeWalt SJ, Schnitzer SA, Julie S, Denslow JS (2000) Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology*, 16, 1–19.
- Didham RK, Lawton JH (1999) Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica*, 31, 17–30.
- Ewers RM, Didham RK (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Conservation*, 81, 117–142.
- Gehlhausen SM, Schwartz MW, Augspurger CK (2000) Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology*, 147, 21–35.
- Gerwing JJ (2004) Life history diversity among six species of canopy lianas in an old-growth forest of the eastern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*, 190, 57–72.
- Gerwing JJ, Schnitzer SA, Burnham RJ, Bongers F, Chave J, DeWalt S, Ewango CEN, Foster R, Kenfack D, Martinez-Ramos M, Parren M, Parthasarathy N, Perez-Salicrup D, Putz FE, Thomas DW (2006) A standard protocol for liana censuses. *Biotropica*, 38, 256–261.
- Gilbert B, Wright SJ, Muller-Landau HC, Kitajima K, Hernandez A (2006) Life history trade-offs in tropical trees and lianas. *Ecology*, 87, 1281–1288.
- Harper KA, Macdonald SE, Burton PJ, Chen JQ, Brosfokske

- KD, Saunders SC, Euskirchen ES, Roberts D, Jaiteh MS, Esseen P (2005) Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 19, 768–782.
- Hegarty EE, Caballe G (1991) Distribution and abundance of vines in forest communities. In: *The Biology of Vines* (eds Putz EF, Mooney HA), pp. 263–282. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jin ZZ (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* (ed. Wu ZY), pp. 204–214. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese with English abstract) [金振洲 (1983) 论哀牢山徐家坝地区常绿阔叶林的特征和性质. 见: 云南哀牢山森林生态系统研究. 吴征镒主编, pp. 204–214. 云南科技出版社, 昆明.]
- Keeling HC, Phillips OL (2007) A calibration method for the crown illumination index for assessing forest light environments. *Forest Ecology and Management*, 242, 431–437.
- 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 (1999) Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation*, 91, 109–117.
- Laurance WF, Lovejoy TE, Vasconcelos HL, Bruna EM, Didham RK, Stouffer PC, Gascon C, Bierregaard RO, Layrancel SG, Sampaio E (2002) Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*, 16, 605–618.
- Laurance WF, Perez-Saliciup 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.
- Li XS, Liu WY, Chen JW, Tang CQ, Yuan CM (2010) Regeneration pattern of primary forest species across forest-field gradients in the subtropical mountains of southwestern China. *Journal of Plant Research*, 123, 751–762.
- Liu WJ, Tang JW, Bai KJ (2001) Microclimate edge effects within and between *Shorea chinensis* forest fragments in Xishuangbanna. *Acta Phytocologica Sinica*, 25, 616–622. (in Chinese with English abstract) [刘文杰, 唐建维, 白坤甲 (2001) 西双版纳片断化望天树林小气候边缘效应比较研究. *植物生态学报*, 25, 616–622.]
- Londre RA, Schnitzer SA (2006) The distribution of lianas and their change in abundance in temperate forests over the past 45 years. *Ecology*, 87, 2973–2978.
- Matlack GR (1993) Microenvironmental variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation*, 66, 185–194.
- Murcia C (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 58–62.
- Palik BJ, Murphy PG (1990) Disturbance versus edge effects in sugar-maple/beech forest fragments. *Forest Ecology and Management*, 32, 187–202.
- Putz FE (1984) The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, 65, 1713–1724.
- Qiu XZ, Xie SC (1998) Studies on the Forest Ecosystem in Ailao Mountains. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [邱学忠, 谢寿昌 (1998) 哀牢山森林生态系统研究. 云南科技出版社, 昆明.]
- Richards PW (1996) *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, Cambridge
- Sanches MC, Válio IFM (2002) Seed and seedling survival of some climber species in a southeast Brazilian tropical forest. *Biotropica*, 34, 323–327.
- Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5, 18–32.
- 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 YN, Tao JP, Zhao K, Hao JH (2010) Edge effects of a natural secondary forest on liana communities in Bawangling, Hainan Island. *Scientia Silvae Sinicae*, 46(5), 1–6. (in Chinese with English abstract) [乌玉娜, 陶建平, 赵科, 郝建辉 (2010) 海南霸王岭天然次生林边缘效应下木质藤本的变化. *林业科学*, 46(5), 1–6.]
- 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, Liu WY, Yang GP (2015) Diversity and spatial distribution of lianas in a mid-montane moist evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains, SW China. *Biodiversity Science*, 23, 332–340. (in Chinese with English abstract) [袁春明, 刘文耀, 杨国平 (2015) 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. *生物多样性*, 23, 332–340.]
- Zhang JT (2004) *Quantitative Ecology*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张金屯 (2004) 数量生态学. 科学出版社, 北京.]
- Zhu H, Xu ZF, Wang H, Li BG (2004) Tropical rain forest fragmentation and its ecological and species diversity changes in southern Yunnan. *Biodiversity and Conservation*, 13, 1355–1372.

(责任编辑: 王希华 责任编辑: 黄祥忠)