



ISSN 1005-264X  
www.plant-ecology.com

# 植物生态学报

Chinese Journal of Plant Ecology

第41卷 第7期 2017年7月 Vol. 41 No. 7 July 2017



主办单位：中国科学院植物研究所  
中国植物学会

Sponsors: Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences  
Botanical Society of China

# 广西弄岗喀斯特季节性雨林藤本种子植物多样性及繁殖习性

蒋裕良 李先琨\* 郭屹立 丁涛 王斌 向悟生\*

广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室, 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西桂林 541006; 广西友谊关森林生态系统国家定位观测研究站, 广西凭祥 532600

**摘要** 藤本植物是森林生物多样性的重要组成部分,但在生物多样性丰富的喀斯特森林中,藤本植物的组成和繁殖物候等特征鲜为人知。为此,作者通过长期的调查监测,对弄岗喀斯特季节性雨林藤本种子植物的种类组成、物种分布、开花和结实时间以及种实类型进行了整理和分析。结果表明:该区藤本种子植物种类丰富,共有333种,隶属56科145属,其中藤状灌木119种,草质藤本88种,木质藤本126种。不同生活型的藤本在不同地貌部位的种数分布有所差异,草质藤本较多分布在洼地,藤状灌木和木质藤本较多分布在坡地。藤本种子植物的开花结实表现出一定的季节性,开花高峰期在4–9月,结实高峰期在7–12月,其中藤状灌木的季节性相对较弱。藤本种子植物的开花比率与降水量和气温呈极显著的正相关关系,每年雨季即为藤本种子植物的开花高峰期。结实高峰期比开花高峰期滞后约3个月,出现在雨季末期或雨季结束后。在木质藤本中,翅果比率与风速极显著正相关,与降水量和气温极显著负相关,说明了翅果型木质藤本趋于在高空风速的干旱季节结实。总之,弄岗喀斯特季节性雨林藤本种子植物的多样性和繁殖特征与生境资源的时空变异相关联。

**关键词** 喀斯特; 季节性雨林; 种子植物; 藤本植物; 生活型; 开花; 结实; 生境资源

**引用格式:** 蒋裕良, 李先琨, 郭屹立, 丁涛, 王斌, 向悟生 (2017). 广西弄岗喀斯特季节性雨林藤本种子植物多样性及繁殖习性. 植物生态学报, 41, 716–728. doi: 10.17521/cjpe.2016.0364

## Diversity of climbing seed plants and their reproductive habit in a karst seasonal rain forest in Nonggang, Guangxi, China

JIANG Yu-Liang, LI Xian-Kun\*, GUO Yi-Li, DING Tao, WANG Bin, and XIANG Wu-Sheng\*

Guangxi Key Laboratory of Plant Conservation and Restoration Ecology in Karst Terrain, Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin, Guangxi 541006, China; and Guangxi Youyiguan National Forest Ecosystem Research Station, Pingxiang, Guangxi 532600, China

### Abstract

**Aims** Diversity of climbing seed plants and their reproductive habits and characteristics are central for the understanding of community structure and dynamics of forests and hence are important for forest protection. However, little is known about the climbing seed plants in northern tropical karst seasonal rain forests. Here, using the data of the species diversity and reproductive habits of climbing seed plants in Nonggang, Guangxi, China, we aim to 1) explore the species diversity and distribution of climbing seed plants in northern tropical karst seasonal rain forests, 2) study the flowering and fruiting phenology and 3) the associations of reproductive characteristics to the environment.

**Methods** Species composition, preferred habitat, flowering time, fruiting time and fruit types of climbing seed plants were surveyed. The seasonality of flowering and fruiting were analyzed by concentration ratio and circular distribution. Climbing seed plants were divided into three groups according to their growth forms and places in spatial forest structure: bush ropes, herbaceous vines and lianas. Monthly flowering ratios, fruiting ratios, fruit types and their ratios in different groups were determined. These relationships of flowering ratio, fruiting ratio, fruit type and its ratio to meteorological factors were investigated using Pearson correlation analysis.

**Important findings** There were a total of 333 species of climbing seed plants in Nonggang karst seasonal rain forest, belonging to 145 genera and 56 families. Bush ropes, herbaceous vines and lianas contained 119, 88 and 126 species, respectively. At species level, herbaceous vines were more abundance in valleys, while bush ropes

收稿日期Received: 2016-11-29 接受日期Accepted: 2017-04-05

\* 共同通信作者Co-author for correspondence (E-mail: xiankunli@163.com; xwusheng@qq.com)

and lianas were more abundance on slopes. Flowering and fruiting of climbing seed plants occurred seasonally, with flowering peaking in April to September, while fruiting peaking in July to December. The seasonality of flowering and fruiting in bush ropes was weaker than in herbaceous vines and lianas. Flowering ratio was significantly positively correlated with rainfall and air temperature, which suggest that flowering peaks in monsoon season. Peak time for fruiting was about three months later than the peak time of flowering, around the end of monsoon season. The ratio of samara species to all fruiting species in lianas was significantly positively correlated with wind speed, but negatively correlated with rainfall and air temperature. It showed that samara in lianas tended to occur in dry season with high wind speed. In conclusion, species diversity and the seasonal features of reproduction of climbing seed plants in Nonggang karst seasonal rain forest were closely related to the spatial and temporal variations of habitat resources.

**Key words** karst; seasonal rain forest; seed plant; climbing plant; growth form; flowering; fruiting; habitat resource

**Citation:** Jiang YL, Li XK, Guo YL, Ding T, Wang B, Xiang WS (2017). Diversity of climbing seed plants and their reproductive habit in a karst seasonal rain forest in Nonggang, Guangxi, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 716–728. doi: 10.17521/cjpe.2016.0364

藤本植物是森林物种多样性的重要组分, 在热带森林中极为丰富(Gentry, 1991; Schnitzer *et al.*, 2012), 在亚热带森林中也占有十分重要的地位(蔡永立和宋永昌, 2000; 颜立红等, 2006; Hu *et al.*, 2010)。藤本是植物界中较为进化的类群, 在生长、繁殖、适应性和竞争力上具有独特的优势(祁承经等, 2007), 在森林群落中常会降低树木生产力、增加树木死亡率, 延缓林木更新, 对森林结构、动态和演替过程具有重要的影响(Schnitzer & Carson, 2010; Tymen *et al.*, 2016)。

藤本植物多样性和多度与多种生态因子相关, 其中温度和降水量被认为是最关键的非生物因子(Gentry, 1991; Schnitzer & Bongers, 2002; Hu *et al.*, 2010)。藤本植物的导管比较宽大, 其水分运输易受低温和干旱胁迫的影响, 因而比较适宜热量丰富、雨量充沛的气候条件(胡亮, 2011)。但是, 藤本植物通常能够利用比树木更深层的土壤水, 避开旱季的干旱压力, 而且具有更高的水分利用效率(Chen *et al.*, 2015), 因此, 季节性干旱显著的热带森林往往具有非常高的藤本植物丰富度(Gentry, 1991; Schnitzer, 2005)。藤本植物的繁殖物候节律响应季节性森林的干湿季节变化, 例如委内瑞拉热带稀树草原藤本植物的开花结实呈现明显的季节性, 大量的藤本植物在雨季开花、在雨季后期结实, 而熟果期集中在旱季(Ramirez, 2002)。大多数植物的繁殖时间及特性暗示着对环境因子的适应(van Schaik *et al.*, 2003; Batalha & Martins, 2004), 所以掌握森林藤本植物的繁殖时间规律及相关特性有助于揭示藤本植物的生态适应机制, 可为森林生态系统的保护和管

理提供科学依据, 但目前这方面的研究还较少。

喀斯特是一种季节性干旱比较明显的生境(肖兴艳等, 2015), 藤本植物分布十分丰富, 例如广西喀斯特地区的植被有较独特的藤刺灌丛类型, 在96个植被群系中, 藤刺灌丛占了28个(李先琨等, 2003), 充分显示了藤本植物在喀斯特植被中的普遍性和重要性。但目前关于喀斯特森林藤本植物的研究很少, 对喀斯特森林藤本植物多样性和生态学特性等仍缺乏深入的了解。喀斯特季节性雨林是中国北热带地区的地域性植被, 其生物多样性丰富, 种类组成不但具有明显的热带性质, 还有许多独特的地方。当前保护较好的喀斯特季节性雨林主要见于广西西南部(孙鸿烈, 2005)。本研究以保存完好的弄岗北热带喀斯特季节性雨林为研究区域, 依托广西友谊关森林生态系统国家定位观测研究站进行了长期的植物调查和环境监测, 通过整理和分析藤本种子植物的种类组成、开花和结实时间、种实类型, 以及生境分布等数据, 拟探究以下问题: (1)该区域藤本种子植物多样性及分布特征如何? (2)这些藤本植物开花和结实在时间分布上是否有规律? (3)这些藤本植物开花或结实的发生及种实类型与环境因子的关联。

## 1 研究方法

### 1.1 研究区域概况

广西弄岗国家级自然保护区地处中越边境的广西壮族自治区龙州和宁明县境内(106.71°–107.08° E, 22.23°–22.55° N), 呈东南至西北向, 总面积10 080 hm<sup>2</sup>。该保护区保存着世界上少有的面

doi: 10.17521/cjpe.2016.0364

积较大、生态系统最为完整的典型北热带喀斯特季节性雨林(李先琨等, 2003)。区内地貌主要为碳酸盐岩上发育的峰丛洼地和峰丛谷地, 石峰密集, 基岩裸露, 陡峻, 地形复杂而破碎, 最高海拔约700 m。

该区属于热带季风气候, 春夏主要受印度洋北部西南季风影响, 风向偏南, 湿热多雨; 夏秋受赤道季风影响, 风向偏东风, 气候炎热、雨量充沛; 冬春受大陆高压东北季风影响, 风向偏东, 气温偏低, 干燥少雨。全年降水量1 150–1 550 mm, 降水量分布不均匀, 其中6、7、8三个月的降水约占全年降水量的50%, 12、1、2三个月的降水仅占全年降水量的6.5% (图1)。由于喀斯特峰丛洼地的特殊地貌, 夏季强降雨会因为排水不畅造成洼地淹水; 而山坡和山脊由于含水层浅薄, 即使在雨季也时常出现地质性干旱。全年日照时数1 500–1 800 h, 年平均日照百分率35%–41%; 9月份日照时数最多, 平均184–208 h, 2–3月份日照时数最少, 平均63–68 h。该区热量丰富, 累年稳定>10 °C的积温平均为7 433–7 930 °C, 最冷月平均气温在13 °C以上, 个别年份极端最低气温可至0 °C以下, 年最高气温可达39 °C, 4–10月平均气温在22 °C以上。风速的地理变化为南部、北部大, 年平均风速1.4–1.5 m·s<sup>-1</sup>, 西部最小, 平均0.8 m·s<sup>-1</sup>, 东部大于西部(林区外围数据)。通常林区风速比外围小1.0–2.0 m·s<sup>-1</sup>, 而风向往往与谷向一致(农绍勤, 1988)。

保护区内森林植被保存完好, 植物资源丰富, 共计维管植物1 752种, 隶属184科810属。其中蕨类

植物29科51属150种, 双子叶植物126科611属1 337种, 单子叶植物25科143属255种, 裸子植物4科5属10种, 栽培或逸生植物42科73属81种。植物区系地理成分以热带性质的为主, 尤其是适应热带北缘喀斯特生境的植物; 植物特有现象突出, 其中喀斯特特有植物278种, 广西特有植物101种(梁畴芬等, 1988; 黄俞淞等, 2013)。

## 1.2 资料收集

以研究区域的植物调查和采集记载(梁畴芬等, 1988; 吴望辉, 2011; 黄俞淞等, 2013)为依据, 统计藤本种子植物的数量, 全国和地方植物志未收录的新种不包括在内。参照吴征镒等(2003)世界种子植物各科的分布区划分, 确定藤本种子植物的地理成分及科的分布区类型。

藤本植物分为草质和木质两种类型, 其中木质类型包括木质藤本(lianas)和藤状灌木(bush ropes) (Putz, 2012)。根据2013年7–8月、2014年7月和11月、2015年1–2月和4–10月、2016年7–11月的路线和样地调查, 结合前人的植物采集记录和志书对藤本植物生长形态和花果期的记述, 将研究区域藤本植物种子植物划分为藤状灌木(B)、草质藤本(H)和木质藤本(L)三种生活型类群(周远瑞, 1984; Putz, 2012), 确定每个物种的开花、结实时间和分布生境, 并统计不同类群(B、H、L)在不同地貌部位(山顶、坡地、洼地或谷地)(王斌等, 2014; 黄甫昭等, 2016)的种数分布。

## 1.3 数据分析

对不同类群藤本种子植物的开花、结实情况进行分月统计。比如, 细圆藤(*Pericampylus glaucus*)为木质藤本, 属L类群; 花期4–6月, 果期9–10月, 统计L类群的开花种数时在4、5和6月各加1种, 统计结实种数时在9和10月各加1种(颜立红, 2007)。按不同类群进行分类汇总, 计算各月份的开花、结实比率。

采用集中度*M*值分析藤本植物开花、结实在时间上的集中程度。*M*的计算方法为:

$$x = 1/2(r_2 + r_6 - r_8 - r_{12}) + \sqrt{3}/2(r_3 + r_5 - r_9 - r_{11}) + (r_4 - r_{10});$$

$$y = 1/2(r_3 - r_5 - r_9 + r_{11}) + \sqrt{3}/2(r_2 - r_6 - r_8 + r_{12}) + (r_1 - r_7);$$

$$M = \sqrt{x^2 + y^2}$$

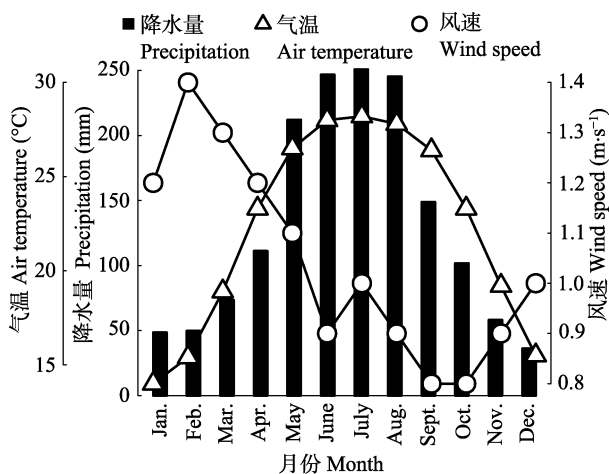


图1 弄岗北热带喀斯特区域月平均降水量、风速、气温的变化(改编自王斌等, 2014)。

Fig. 1 Monthly variations of precipitation, wind speed and air temperature in Nonggang northern tropical karst area (adapted from Wang et al., 2014).



式中 $r$ 表示开花或结实比率, 右下角标示月份。 $M$ 值为0表示无季节性; 在0–0.3之间表示时间分布比较均匀; 在0.3–0.5之间表示有一定的季节性; 在0.5–0.7之间表示有较强的季节性; 在0.7–0.9之间表示有很强的季节性; 在0.9以上表示有严格的季节性(山若青等, 2006)。

以藤本植物开花或结实的月份作为变量, 以某一月份开花或结实的藤本植物种数作为频数, 应用圆形分布法进行处理, 分析藤本植物开花或结实是否集中于某一时间。通过公式计算平均角、圆形标准差和Rayleigh  $z$ 值, 并用Rayleigh test检验平均角是否存在(Zar, 1999)。如果 $z$ 值大于相应的 $z_{0.05} (z_{0.05, \infty} = 2.995)$ , 则平均角存在, 说明藤本植物开花或结实在时间上有集中趋势; 反之不然。由平均角和圆形标准差推算藤本植物开花或结实的高峰日和高峰期。采用Watson's  $U^2$ 检验(Zar, 1999)比较藤本植物不同类群之间开花或结实时间的差别, 取显著水平为 $\alpha = 0.05$ 。

对各月份结实物种的种实进行归类, 并计算种实类型的构成比率。本研究的种实包含被子藤本植物的果实和裸子藤本植物种子。根据果皮有无和果皮性质将种实分成肉果和干果两大类(周云龙, 2004), 如肉果有浆果、核果和梨果等, 干果有荚果、蓇葖果、蒴果、瘦果、翅果、坚果和裸子藤本植物种子等。

对1971年至2000年广西弄岗国家级自然保护区的气象数据进行统计分析, 计算降水量、气温和风速的平均值。采用Pearson相关系数分析藤本植物开花、结实比率及各种实类型的比率与气象因子的相关性。计算藤本植物在山顶、坡地和洼地分布的种数变异系数 $CV_j = MN_j/SD_j$ , 其中 $MN$ 为藤本植物于山顶、坡地和洼地分布的种数平均数,  $SD$ 为标准偏差,  $j = \{1, 2, 3\}$ , 分别标识B、L和H。

## 2 结果

### 2.1 种类组成、科的区系组成及物种分布

本次统计藤本种子植物共有333种, 隶属56科145属, 占本研究区种子植物总种数的20.8%; 双子叶藤本植物49科134属299种, 单子叶藤本植物6科10属31种, 裸子藤本植物1科1属3种(表1)。B类群有119种, 隶属27科55属, 木犀科、萝藦科、鼠李科占其种数的30.3%; H类群有88种, 隶属20科51属, 葫芦科、防己科、薯蓣科占其种数的46.6%; L类群有126种, 隶属31科60属, 葡萄科、苏木科、毛茛科占其种数的31.0%。这些藤本种子植物科的分布区有8个类型, 主要为热带广布型(30科); 热带性科占66.1%, 温带性科占10.7%, 其余的23.2%为世界分布性科(表2)。

B、H、L类群在山顶、坡地和洼地(谷地)的种数分布统计结果表明: B类群在不同地貌部位的种数分布相对匀称, 种数变异系数为0.49, 而H和L类群分别为0.72和0.53; B、H、L类群分别有54.6%、56.8%、52.4%的物种局限于某一地貌部位分布, 说明了B类群能较大幅度地利用不同的生境空间, 多数物种有各自主要的分布生境, 在地形上存在的分异相对较明显(图2)。B类群中于山顶分布的常见种有吊山桃(*Secamone sinica*)、羽叶金合欢(*Acacia pennata*)、球兰(*Hoya carnosa*)等, 于坡地分布的常见种有扭肚藤(*Jasminum elongatum*)、多花勾儿茶(*Berchemia floribunda*)、粉背菝葜(*Smilax hypoglauca*)等, 于洼地分布的常见种有黔桂悬钩子(*Rubus feddei*)、阔叶瓜馥木(*Fissistigma chloroneurum*)等。H类群中于洼地分布的物种占较大的组分, 如乌菝葜(*Cayratia japonica*)、金钟藤(*Merremia boisiana*)、凹萼木鳖(*Momordica subangulata*)、光叶薯蓣(*Dioscorea glabra*)等, 于山顶分布的物种所占组分较小, 仅调查到9种, 如眼树莲(*Dischidia chinensis*)、

表1 弄岗喀斯特季节性雨林藤本种子植物的多样性组成及其占本地区种子植物的比例  
Table 1 The diversity of climbing seed plants and their proportion in seed plants of Nonggang karst seasonal rain forest

类群 Type		藤本种子植物 Climbing seed plants					种子植物 Seed plants					藤本种子植物占种子植物的比例 Proportions of climbing seed plants in seed plants (%)							
		科	Family	属	Genus	种	Species	科	Family	属	Genus	种	Species	科	Family	属	Genus	种	Species
裸子植物	Gymnosperm		1		1		3		4		5		10		25.0		20.0		30.0
被子植物	单子叶植物	Monocotyledon	6		10		31		25		143		255		24.0		7.0		12.2
Angiosperm	双子叶植物	Dicotyledon	49		134		299		126		611	1	337		38.9		21.9		22.4
合计	Total		56		145		333		155		759	1	602		36.1		19.1		20.8

表2 弄岗喀斯特季节性雨林藤本种子植物科的组成及分布区类型

Table 2 The families containing climbing seed plants and their areal-types in Nonggang karst seasonal rain forest

科名 Family	属数 Genus No.	B种数 Species No. of B	H种数 Species No. of H	L种数 Species No. of L	总种数 Total species No.	分布区类型 Areal type
萝藦科 Asclepiadaceae	13	12	5	9	26	2
蝶形花科 Papilionaceae	13	8	6	8	22	1
葫芦科 Cucurbitaceae	13	0	20	2	22	2
葡萄科 Vitaceae	5	0	5	17	22	2
防己科 Menispermaceae	10	0	12	7	19	2
木犀科 Oleaceae	1	13	0	5	18	1
夹竹桃科 Apocynaceae	10	6	0	9	15	2
茜草科 Rubiaceae	4	5	2	5	12	1
苏木科 Caesalpiniaceae	3	0	0	12	12	2 (2-2)
鼠李科 Rhamnaceae	5	11	0	0	11	1
毛茛科 Ranunculaceae	2	0	1	10	11	1
蔷薇科 Rosaceae	2	10	0	0	10	1
旋花科 Convolvulaceae	6	2	5	2	9	1
番荔枝科 Annonaceae	4	8	0	1	9	2
菝葜科 Smilacaceae	2	8	1	0	9	2
薯蓣科 Dioscoreaceae	1	0	9	0	9	2
天南星科 Araceae	4	0	8	0	8	2
桑科 Moraceae	3	6	0	1	7	1
芸香科 Rutaceae	1	2	0	4	6	2
白花菜科 Capparidaceae	1	5	0	0	5	2
马兜铃科 Aristolochiaceae	1	0	2	3	5	2
卫矛科 Celastraceae	2	4	0	0	4	2
西番莲科 Passifloraceae	2	0	4	0	4	2
忍冬科 Caprifoliaceae	1	0	0	4	4	8
翅子藤科 Hippocrateaceae	2	0	0	3	3	3
金虎尾科 Malpighiaceae	2	1	0	2	3	2
菊科 Compositae	1	3	0	0	3	1
买麻藤科 Gnetaceae	1	0	0	3	3	2 (2-2)
五味子科 Schisandraceae	1	0	0	3	3	9
紫金牛科 Myrsinaceae	1	3	0	0	3	2
棕榈科 Arecaceae	1	0	0	3	3	2
使君子科 Combretaceae	2	1	0	1	2	2
远志科 Polygalaceae	2	2	0	0	2	1
胡椒科 Piperaceae	1	0	1	1	2	2
胡颓子科 Elaeagnaceae	1	2	0	0	2	8 (8-4)
桔梗科 Campanulaceae	1	0	2	0	2	1
猕猴桃科 Actinidiaceae	1	0	0	2	2	14
青藤科 Illegiaceae	1	0	0	2	2	2
清风藤科 Sabiaceae	1	0	0	2	2	7
百部科 Stemonaceae	1	0	1	0	1	5
百合科 Liliaceae	1	0	1	0	1	8
大戟科 Euphorbiaceae	1	1	0	0	1	2
大麻科 Cannabaceae	1	0	1	0	1	8
大血藤科 Sargentodoxaceae	1	0	0	1	1	7 (7-4)
含羞草科 Mimosaceae	1	1	0	0	1	2
蓼科 Polygonaceae	1	0	1	0	1	1
落葵科 Basellaceae	1	0	1	0	1	2
马鞭草科 Verbenaceae	1	1	0	0	1	3
牛栓藤科 Connaraceae	1	0	0	1	1	2
漆树科 Anacardiaceae	1	0	0	1	1	2
紫茉莉科 Nyctaginaceae	1	1	0	0	1	3
山柚子科 Opiliaceae	1	1	0	0	1	2
梧桐科 Sterculiaceae	1	0	0	1	1	2
五桠果科 Dilleniaceae	1	0	0	1	1	2 (2-1)
斜翼科 Plagiopteraceae	1	1	0	0	1	7 (7-3)
玄参科 Scrophulariaceae	1	1	0	0	1	1
总计 Total	145	119	88	126	333	

B, 藤状灌木; H, 草质藤本; L, 木质藤本。分布区类型: 1, 世界广布; 2, 热带广布; 2-1, 热带亚洲-大洋洲和热带美洲; 2-2, 热带亚洲-热带非洲-热带美洲; 3, 东亚(热带、亚热带)及热带南美洲间断; 5, 热带亚洲至热带大洋洲; 7, 热带亚洲; 7-3, 缅甸、泰国至华西南分布; 7-4, 越南(或中南半岛)至华南或西南分布; 8, 北温带; 8-4, 北温带和南温带间断分布; 9, 东亚及北美间断; 14, 东亚。

B, bushy ropes; H, herbaceous vines; L, lianas. Areal-type: 1, widespread; 2, pantropic; 2-1, tropical Asia-Australasia and tropical America; 2-2, tropical Asia-tropical Africa-tropical America; 3, tropical and subtropical East Asia and tropical South America disjunct; 5, tropical Asia to tropical Australasia Oceania; 7, tropical Asia; 7-3, Myanmar, Thailand to Southwest China; 7-4, Vietnam or Indochinese Peninsula to South or Southwest China; 8, North Temperate; 8-4, North Temperate and South Temperate disjunct; 9, East Asia and North America disjunct; 14, East Asia.

华千金藤 (*Stephania sinica*)、粪箕笃 (*Stephania longa*)、藤桔 (*Pothos chinensis*)等。L类群以于坡地分布的物种为主, 有较多物种于山顶、坡地和洼地均有分布, 如毛青藤 (*Illigera rhodantha*)、暗消藤 (*Streptocaulon juvenas*)、二籽扁索藤 (*Pristimera arborea*)、小木通 (*Clematis armandii*)等。

2.2 开花结实季节性和种实类型组成

B、H和L类群的 $z$ 值均大于相应的 $z_{0.05}$ , 表明藤本种子植物开花或结实倾向特定时间集中, 存在高峰日和高峰期。Watson's  $U^2$ 检验表明, B、H、L类群两两之间的开花或结实高峰时间无显著性差别( $U^2 < U^2_{0.05}$ ,  $p > 0.05$ )。整体的开花高峰期为4月4日至9月10日, 峰值在6月21日前后; 结实高峰期为7月7日至12月19日, 峰值在9月25日前后(表3)。

B类群开花、结实的 $M$ 值均小于0.3, 表明其开花和结实的时间分布比较均匀, 时间聚集性较差。而H和L类群开花、结实的 $M$ 值均在0.3–0.5之间, 表明有一定的季节性(表3)。从月开花比率的变化上看, B类群的变化幅度最小(13.6%–53.4%), L类群的变化幅度最大(7.1%–57.9%); 月结实比率的变化也以B类群的变化幅度最小(21.9%–55.9%), L类群的变

化幅度最大(8.7%–69.0%) (图3)。

本次统计的藤本种子植物种实有瘦果、坚果、蒴果、荚果、蓇葖果、浆果、核果、翅果和裸子藤本植物种子9个类型, 裸子藤本植物种子类型仅限于L类群中存在, 坚果类型于L类群中不存在, 翅果类型于H类群中不存在。B、H和L类群的种实构成及比率月变化呈现一定的差异(图4)。1–12月B类群中肉果丰富度均大于干果; 2–11月H类群中肉果丰富度均大于干果, 1月和12月则相反; 6月L类群中肉果丰富度仅稍大于干果, 其他月份均小于干果(图5)。总体上, B类群的肉果丰富度最大, 而L类群的干果丰富度最大。

2.3 开花结实与气象因子的相关性

藤本种子植物的开花、结实比率与气象因子存在一定的相关关系(表4)。B、H、L类群的开花比率与气温和降水量极显著正相关( $p < 0.01$ ), 与风速的相关关系不显著( $p > 0.05$ )。B、H、L类群的结实比率与气温和降水量的相关关系不显著( $p > 0.05$ ), 与风速呈极显著的负相关关系( $p < 0.01$ )。另外, 在L类群中翅果比率与风速呈极显著正相关关系( $p < 0.01$ ), 与气温和降水量呈极显著负相关关系( $p < 0.01$ )。

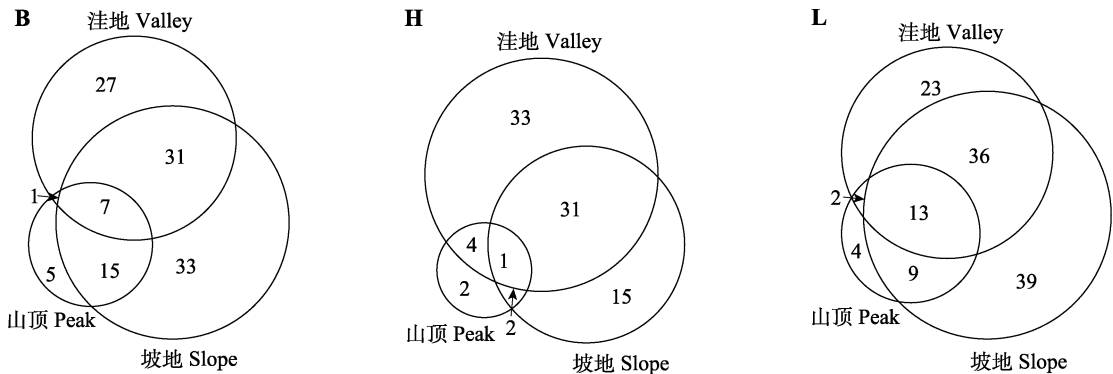


图2 不同类群藤本种子植物在不同地貌部位的种数分布示意图。B、H和L见表2。  
Fig. 2 Sketch for species numbers of different groups of climbing seed plants in different topography positions. B, H and L see Table 2.

表3 不同类群藤本种子植物开花结实的季节性及高峰时间  
Table 3 Seasonality and peak time of flowering and fruiting in different groups of climbing seed plants

类群 Group	开花 Flowering				结实 Fruiting			
	集中度 Concentration ratio ( $M$ )	高峰日 Peak day (month-day)	高峰期 Peak season (month-day–month-day)	$z$	集中度 Concentration ratio ( $M$ )	高峰日 Peak day (month-day)	高峰期 Peak season (month-day–month-day)	$z$
B	0.29	6-13	3-15–9-14	31.18	0.23	9-20	6-16–12-30	22.79
H	0.45	7-5	5-24–9-18	68.87	0.43	9-28	7-18–12-14	64.78
L	0.46	6-17	4-7–8-30	69.19	0.44	9-25	7-16–12-11	79.20
B & H & L	0.39	6-21	4-4–9-10	172.62	0.36	9-25	7-7–12-19	169.86

B、H和L见表2。  
B, H and L see Table 2.

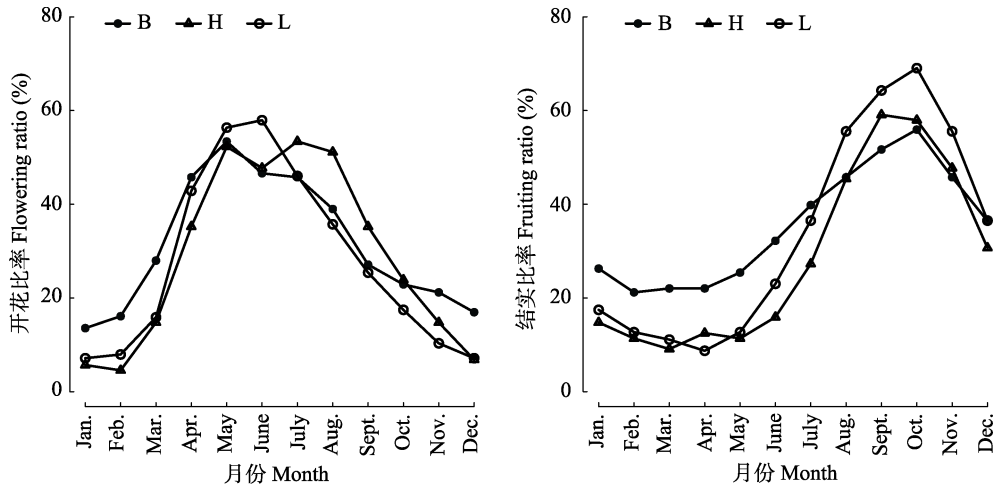


图3 弄岗喀斯特季节性雨林各月份藤本种子植物开花和结实比率。B、H和L见表2。  
Fig. 3 Monthly flowering and fruiting ratios in climbing seed plants of Nonggang karst seasonal rain forest. B, H and L see Table 2.

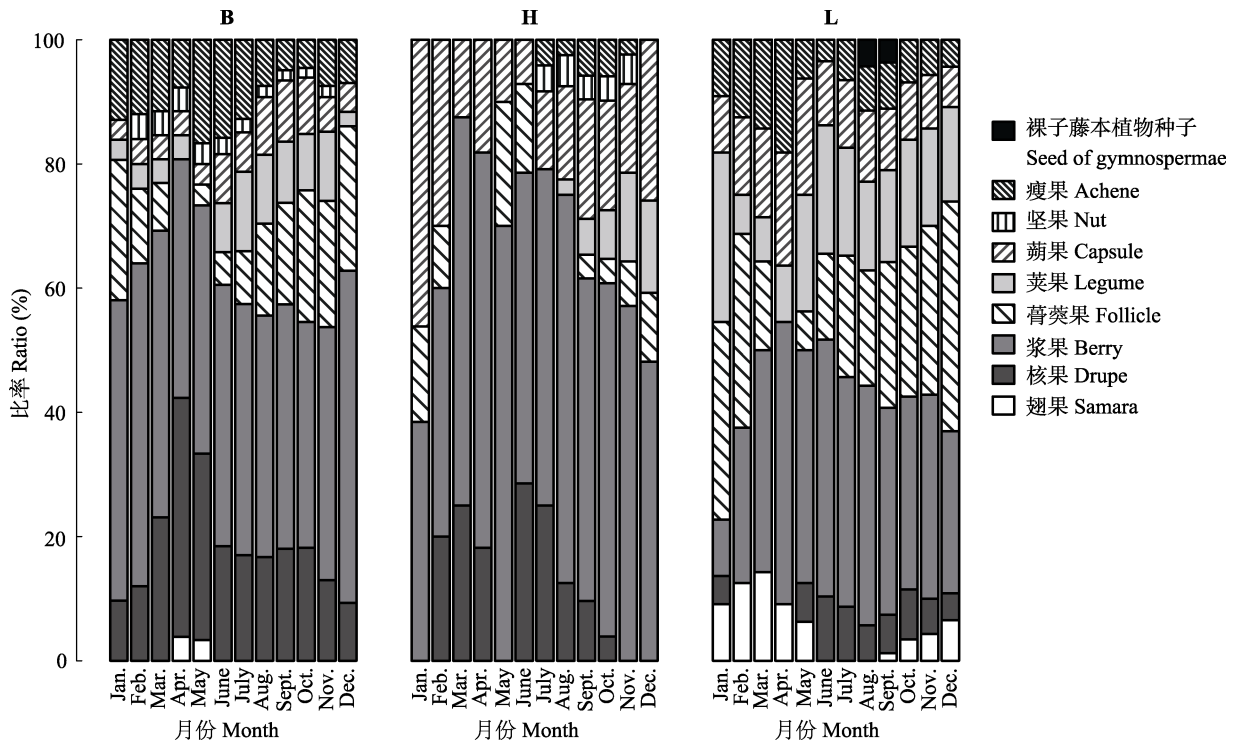


图4 弄岗喀斯特季节性雨林各月份不同类群藤本种子植物的种实构成比率。B、H和L见表2。  
Fig. 4 Monthly variation in the ratios of species with different fruit types in climbing seed plants in Nonggang karst seasonal rain forest. B, H and L see Table 2.

### 3 讨论

#### 3.1 藤本种子植物的多样性特征

弄岗喀斯特季节性雨林中藤本种子植物占种子植物的比例较高,与相近纬度的不同森林类型相比,所占比例高于滇南西双版纳喀斯特季节性雨林(20.5%)、喀斯特季节性湿润林(15.1%)(Zhu *et al.*, 2003)、沟谷雨林(16.3%–16.7%)(Zhu, 2008)和山地雨

林(5.0–15.5%)(李宗善等, 2005; Zhu, 2008),但低于一些半原始片段化的低丘雨林(15.6%–27.4%)(朱华等, 2000)。这种现象可能与弄岗喀斯特季节性雨林干湿季节变化、生境的特殊性及其保存的完好程度有关。在滇南西双版纳相同或相似植被的比较中,藤本植物的比例是以干湿季节变化更加明显的喀斯特季节性雨林高于喀斯特季节性湿润林(Zhu *et al.*, 2003),受一定干扰的低丘雨林高于干扰较少和过



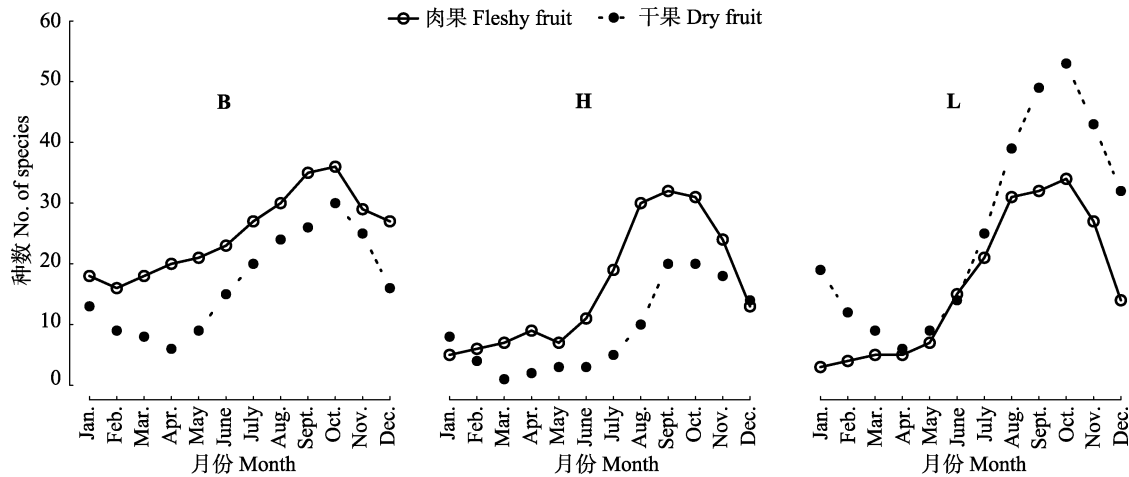


图5 弄岗喀斯特季节性雨林各月份不同类群藤本种子植物果肉与干果的丰富度。B、H和L见表2。

Fig. 5 Monthly richness of species with fleshy and dry fruits in different groups of climbing seed plants in Nonggang karst seasonal rain forest. B, H and L see Table 2.

表4 不同类群藤本种子植物开花结实比率及木质藤本的翅果比率与气象因子的相关系数

Table 4 Coefficients of correlations between meteorological factors and flowering and fruiting ratios in different groups of climbing seed plants and the ratio of samara species to all fruiting species in lianas

气象因子 Meteorological factor	开花 Flowering			结实 Fruiting		
	B	H	L	B	H	L
气温 Air temperature	0.833**	0.963**	0.854**	0.380	0.269	0.296 (−0.747**)
降水量 Precipitation	0.838**	0.960**	0.880**	0.189	0.042	0.103 (−0.715**)
风速 Wind speed	−0.142	−0.426	−0.217	−0.906**	−0.835**	−0.860** (0.876**)

\*\* $p < 0.01$ . 括号内为木质藤本的翅果比率与气象因子的相关系数。B、H和L见表2。

\*\* $p < 0.01$ . The numbers in bracket are the coefficients of correlations between meteorological factors and the ratio of samara species to all fruiting species in lianas. B, H and L see Table 2.

度干扰的低丘雨林(朱华等, 2000)。有关地形对桂西南喀斯特森林地表植物多样性及分布格局的影响研究表明, 海拔、坡向、坡度等地形因子对藤本植物种类的解力度要高于草本和灌木(袁铁象等, 2014), 由此可以说明喀斯特森林地形与藤本种子植物多样性有着重要的联系。喀斯特森林地形地貌复杂, 有土面、石面、石沟、石缝等多样的小生境类型, 以及水、热、土壤养分等生态因子的时空变化形成的异质性环境(杨瑞等, 2008; 张忠华等, 2011), 可为不同生态适应性的植物提供各自需求的生存条件(郭柯等, 2011), 促成群落物种丰富和结构多样化特点(郭屹立等, 2015; 黄甫昭等, 2016), 同时也成为藤本种子植物多样性形成的重要因素。

弄岗喀斯特季节性雨林地处热带北缘, 从科的层次上看, 藤本种子植物的热带区系成分所占比重达到了66.1%, 含藤种数较多的科有萝藦科、蝶形花科、葫芦科、葡萄科等, 含种属最多的科与新热带(Gentry, 1991)、华南南部和中部(周远瑞, 1984)相一致, 说明了该区藤本种子植物有明显的热带性质。

全球木质藤本植物总的分布趋势是多样性随纬度降低而增加, 与乔木、灌木和草本等植物类群相似, 但其增加的比例更大(Schnitzer & Bongers, 2002)。该区有木质藤本植物B和L类群共245种, 占该区藤本植物(包含了5种藤本蕨类植物)的72.5%; 与亚热带地区的贵州梵净山(200种, 占该区藤本植物的79.1%)(张玉武和杨红萍, 2001)和福建藤山(156种, 占该区藤本植物的75.6%)(黎维英等, 2003)相比, 体现了木质藤本植物种的数量优势, 同时也呈现出草质藤本植物在横向比较中的数量优势。

### 3.2 藤本植物开花结实的季节性及其相关驱动因子

藤本种子植物的开花结实表现出一定的季节性, 开花高峰期在4–9月, 结实高峰期在7–12月, 其中B类群的季节性相对较弱, 这可能与其相对较明显的生境空间分异有关, 不同物种适应于各自特定的生境条件, 易于形成多样的繁殖物候(陈心胜, 2008)。不同生活型植物开花或结实的高峰时间往往表现出差异(Krishnan, 2002; Ramirez & Briceno, 2011)。虽然本研究中藤本植物不同生活型类群的开花高峰期

也有所差异,以B类群最早,H类群最滞后,但是显著性检验表明B、H和L类群之间的差异并不显著,大体上高峰时间是一致的。尽管如此,我们发现H类群中大多数物种分布在洼地,而B和L类群大多数物种分布在坡地,它们之间生境分布的差异很可能与开花高峰期的细微差距存在某种联系。由于地质构造和地貌上的特点,研究区地表水缺乏而埋藏的地下水相当丰富(胡长庚,1988),因地处低洼,洼地较为潮湿,植被以湿性类型为主,而坡地和山顶除了海拔提高,还有裸露岩石多、土层浅薄、土被分布不连片等特点,容易形成干燥环境,植被以耐旱类型为主(苏宗明等,1988)。有研究表明较早开花对于干旱生境中物种的种子形成具有重要的意义(Franks *et al.*, 2007),B和L类群开花高峰时间相对提前可以认为是适应干旱生境的一种繁殖对策。

藤本种子植物开花比率与降水量和气温呈极显著的正相关关系,每年雨季即为藤本种子植物的开花高峰期。结实高峰期比开花高峰期滞后约3个月,出现在雨季末期或雨季结束后,与干湿季对比非常明显的热带稀树草原藤本植物相似(Ramirez, 2002)。由于特殊的空间二元结构和水分的快速漏失,近期的降雨成为喀斯特地区植物的主要水源(聂云鹏等,2011; Deng *et al.*, 2012),而在热带季风气候的影响下,弄岗喀斯特地区植物水分资源的季节性变化十分明显。藤本种子植物集中于雨季开花,可充分利用季节性的水分资源,以保障繁殖成功。Lasky等(2016)认为热带干旱森林进取型植物(acquisitive species)集中于雨季开花结实,这类植物木质密度低,有较高的水分运输效率和较强的储水能力以及高的生长速度;然而Lasky等(2016)对瓜尼卡干旱森林树木的研究结果未能完全证明该观点。藤本植物拥有上述特征(陈亚军等,2007; 祁承经等,2007),所以本研究结果支持Lasky等(2016)的观点。Chen等(2015)的研究表明,旱季喀斯特森林木质藤本植物能够比树木利用更深土层内的土壤水,有更强的生理适应性调整。因此,季节性的干旱维持了木质藤本植物的丰富度。弄岗喀斯特季节性雨林藤本种子植物开花结实季节性特点适应于气候条件以及生境水分的季节性变化,是环境自然选择的结果。

虽然总体来看,藤本种子植物结实比率与降水量和气温的相关关系不显著,与风速存在极显著的负相关关系。但是在L中翅果比率与风速极显著正

相关,与降水量和气温极显著负相关。翅果是一类由风散播的风播果实,多见于L类群中,B类群少有,而H类群没有。受峰丛洼地封闭地形的影响,洼地部位风速低,不利于翅果散播,而H类群有78.4%的物种分布于洼地,B和L类群只有55.5%和58.7%。再者,林内风速常常小于林外(农绍勤,1988; 徐云蕾等,2012);B、H和L类群在森林群落空间上各处于不同的生态位,B类群攀援形态不稳定,或以自支持的灌木状存在或攀援生长,部分个体能到达林冠层;H类群茎干纤细,于地面蔓生或树冠下层攀援生长,很少能进入林冠层;L类群依靠外界支持物攀援生长,茎干坚韧,往往能攀登至林冠顶上(周远瑞,1984)。因此,L类群比B和H类群更具备风播条件。结实高峰期紧随着开花高峰期,期间降水量和气温由峰值逐月减小,而风速先减小后增大,9–10月风速最低。相应地,从9月开始,L类群中翅果比率逐月增多,直至次年雨季临近。总之,翅果型木质藤本植物趋于高风速的干旱季节结实。综上所述,弄岗喀斯特季节性雨林藤本种子植物的繁殖特征与生境资源的时空变异相关联。区域气候的改变和森林生境的破坏可能会引起藤本种子植物繁殖事件的异常发生,从而可能导致物种组成和群落结构功能的改变。

### 3.3 本研究的不足及下一步工作设想

历年来在广西弄岗国家级自然保护区范围采集的植物标本多达6 849号,共有50队约120人次参与采集(吴望辉,2011)。但是在分类学方面还存在较多问题,仍有一些标本未处理。再者,保护区内地形地貌特殊、群落结构复杂,至今还不能完全清楚该区的植物多样性组成(黄俞淞等,2013)。本研究基于4年的野外调查来确定藤本种子植物的生活型、生境分布、开花和结实时间,但4年调查仍然未能获取全部物种开花、结实的物候数据,部分只能参考《中国植物志》和《广西植物志》等的记载,所收集的数据可能有一定的局限性。

保存完好的弄岗喀斯特季节性雨林为很多野生动物提供了良好的生存条件,其中的植物为森林动物提供食物和生境,对其生存和种群发展具有重要影响(黄中豪等,2010)。该区动物种类丰富,有白头叶猴(*Trachypithecus leucocephalus*)、黑叶猴(*Trachypithecus francoisi*)、熊猴(*Macaca assamensis*)等多种珍稀动物(龙国珍,1988),探讨动物与植物的互作关系有助于揭示该区森林生态系统生物多样性的形

成和维持机制。有关弄岗黑叶猴和猕猴(*Macaca mulatta*)的觅食生态学研究表明, 作为食物的藤本植物占猴群采食植物种的35.1%–56.5% (唐华兴, 2008; 黄中豪等, 2010)。施泽攀(2015)的研究指出, 每年的9–10月是弄岗鸟兽活动的高峰期, 该时节果实的成熟和动物对食物的收集储存可能是动物活动增加的原因。果实是动物喜食的食物(Zhou *et al.*, 2006), 植物以果实为动物提供食物, 同时通过动物的搬运使种子得以散播从而实现种群扩散, 在进化过程中形成了互惠的协同关系(白冰等, 2011)。因而结实时间能体现植物与动物的协同进化关系(Plein *et al.*, 2013)。藤本种子植物的结实最高峰在9月下旬, 那么, 在每年的这个时期是否能产出大量的种实, 能否为森林动物提供丰富的食物? 这个问题还不清楚, 值得进一步研究。

种实类型是植物长期适应生物和非生物环境的进化结果, 比如肉果的丰富度与植物生长环境的水分供应正相关, 同时又与动物的取食有很大的关系(方伟伟和于顺利, 2013)。本研究L类群的肉果丰富度低于干果, B和H类群则相反(图5), 表现为林冠上藤本植物的肉果比重低而林冠下肉果比重高。这种差异是因为水分供应的限制还是动物取食的利益权衡(彭闪江等, 2003)或是其他原因, 有待进一步探讨。B类群结实的季节性较弱, 肉果丰富度月变化幅度相对较小, 并且丰富度明显高于干果。B类群的肉果在动物食谱中的地位以及B类群与动物之间的互作关系也值得重点探讨。

**基金项目** 国家科技基础性工作专项(2015FY2102-00-14)、国家自然科学基金(NSFC31660130和31760131)、广西自然科学基金(2014GXNFSBA-118081)和广西重点研发计划项目(桂科AB163802-56)。

## 参考文献

- Bai B, Li N, Lu CH (2011). Influence of habitat fragmentation on frugivores and their seed dispersal. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 2613–2620. (in Chinese with English abstract) [白冰, 李宁, 鲁长虎 (2011). 生境破碎化对食果动物及种子传播的影响. *生态学杂志*, 30, 2613–2620.]
- Batalha MA, Martins FR (2004). Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). *Australian Journal of Botany*, 52, 149–161.
- Cai YL, Song YC (2000). Diversity of vines in subtropical zone of east China. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 18, 390–396. (in Chinese with English abstract) [蔡永立, 宋永昌 (2000). 中国亚热带东部藤本植物的多样性. *武汉植物学研究*, 18, 390–396.]
- Chen XS (2008). *Community Level Plant Reproductive Traits of Tropical Rain Forest in Xishuangbanna, SW China*. PhD dissertation, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Xishuangbanna. 30–58. (in Chinese with English abstract) [陈心胜 (2008). 西双版纳热带雨林植物群落的繁殖生物学特性研究. 博士学位论文, 中国科学院西双版纳热带植物园, 西双版纳. 30–58.]
- Chen YJ, Cao KF, Schnitzer SA, Fan ZX, Zhang JL, Bongers F (2015). Water-use advantage for lianas over trees in tropical seasonal forests. *New Phytologist*, 205, 128–136.
- Chen YJ, Chen JW, Cai ZQ (2007). Lianas and their functions in tropical forests. *Chinese Bulletin of Botany*, 24, 240–249. (in Chinese with English abstract) [陈亚军, 陈军文, 蔡志全 (2007). 木质藤本及其在热带森林中的生态学功能. *植物学通报*, 24, 240–249.]
- Deng Y, Jiang ZC, Qin XM (2012). Water source partitioning among trees growing on carbonate rock in a subtropical region of Guangxi, China. *Environmental Earth Sciences*, 66, 635–640.
- Fang WW, Yu SL (2013). Fruit ecology: Its concepts, research advances, and research perspectives. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 2238–2244. (in Chinese with English abstract) [方伟伟, 于顺利 (2013). 果实生态学的概念、研究现状及研究方向. *生态学杂志*, 32, 2238–2244.]
- Franks SJ, Sim S, Wels AE (2007). Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 1278–1282.
- Gentry AH (1991). The distribution and evolution of climbing plants. In: Putz FE, Mooney HA eds. *The Biology of Vines*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 3–52.
- Guo K, Liu CC, Dong M (2011). Ecological adaptation of plants and control of rocky-desertification on karst region of Southwest China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 991–999. (in Chinese with English abstract) [郭柯, 刘长成, 董鸣 (2011). 我国西南喀斯特植物生态适应性与石漠化治理. *植物生态学报*, 35, 991–999.]
- Guo YL, Wang B, Xiang WS, Ding T, Lu SH, Huang YS, Huang FZ, Li DX, Li XK (2015). Spatial distribution of tree species in a tropical karst seasonal rainforest in Nonggang, Guangxi, southern China. *Biodiversity Science*, 23, 183–191. (in Chinese with English abstract) [郭屹立, 王斌, 向悟生, 丁涛, 陆树华, 黄俞淞, 黄甫昭, 李冬兴, 李先琨 (2015). 广西弄岗北热带喀斯特季节性雨林监测样地种群空间点格局分析. *生物多样性*, 23, 183–191.]
- Hu CG (1988). A report on the investigation of hydrogeology

- from Nonggang Natural Reserve. *Guihaia*, 8(Suppl. 1), 17–32. (in Chinese with English abstract) [胡长庚 (1988). 弄岗自然保护区水文地质考察报告. 广西植物, 8(增刊1), 17–32.]
- Hu L (2011). Distribution and diversity of climbing plants in temperate East Asia. *Biodiversity Science*, 19, 567–573. (in Chinese with English abstract) [胡亮 (2011). 东亚温带藤本植物多样性及其格局. 生物多样性, 19, 567–573.]
- Hu L, Li M, Li Z (2010). Geographical and environmental gradients of lianas and vines in China. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 554–561.
- Huang FZ, Ding T, Li XK, Gou YL, Wang B, Xiang WS, Wen SJ, Li DX, He YL (2016). Species diversity for various associations along an altitudinal gradient in the karst seasonal rainforest in Nonggang. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 4509–4517. (in Chinese with English abstract) [黄甫昭, 丁涛, 李先琨, 郭屹立, 王斌, 向悟生, 文淑均, 李冬兴, 何运林 (2016). 弄岗喀斯特季节性雨林不同群丛物种多样性随海拔的变化. 生态学报, 36, 4509–4517.]
- Huang YS, Wu WH, Jiang RH, Liu SY, Liu Y, Li XK (2013). Primary study on species diversity of plant in Nonggang National Natural Reserve of Guangxi. *Guihaia*, 33, 346–355. (in Chinese with English abstract) [黄俞淞, 吴望辉, 蒋日红, 刘晟源, 刘演, 李先琨 (2013). 广西弄岗国家级自然保护区植物物种多样性初步研究. 广西植物, 33, 346–355.]
- Huang ZH, Huang CM, Zhou QH, Wei H, Meng YJ (2010). Diet and the seasonal changes of the Francois' langur (*Trachypithecus francoisi*). *Acta Ecologica Sinica*, 30, 5501–5508. (in Chinese with English abstract) [黄中豪, 黄乘明, 周岐海, 韦华, 蒙渊君 (2010). 黑叶猴食物组成及其季节性变化. 生态学报, 30, 5502–5508.]
- Krishnan RM (2002). Reproductive phenology of a wet forest understorey in the Western Ghats, South India. *Global Ecology & Biogeography*, 11, 179–182.
- Lasky JR, Uriarte M, Muscarella R (2016). Synchrony, compensatory dynamics, and the functional trait basis of phenological diversity in a tropical dry forest tree community: Effects of rainfall seasonality. *Environmental Research Letters*, 11, 115003. doi: 10.1088/1748-9326/11/11/115003.
- Li WY, Lin DQ, Lin ZS, Yan RY (2003). Studies on the diversity of lianas in Tengshan Nature Reserve of Fujian. *Journal of Fujian Forestry Science and Technology*, 30(1), 28–33. (in Chinese with English abstract) [黎维英, 林道清, 林致盛, 鄢仁杨 (2003). 福建藤山自然保护区藤本植物多样性研究. 福建林业科技, 30(1), 28–33.]
- Li XK, Su ZM, Lü SH, Ou ZL, Xiang WS, Ou Z, Lu SH (2003). The spatial pattern of natural vegetation in the karst regions of Guangxi and the ecological signal for ecosystem rehabilitation and reconstruction. *Journal of Mountain Science*, 21, 129–139. (in Chinese with English abstract) [李先琨, 苏宗明, 吕仕洪, 欧祖兰, 向悟生, 区智, 陆树华 (2003). 广西岩溶植被自然分布规律及对岩溶生态恢复重建的意义. 山地学报, 21, 129–139.]
- Li ZS, Tang JW, Zheng Z, Li QJ, Duan WY, Zhu SZ, Guo XM, Zhao JW, Zeng R (2005). Coenological characteristics of tropical montane rain forest in Xishuangbanna. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 23, 319–326. (in Chinese with English abstract) [李宗善, 唐建维, 郑征, 李庆军, 段文勇, 朱胜忠, 郭贤明, 赵建伟, 曾荣 (2005). 西双版纳热带山地雨林群落学特征分析. 武汉植物学研究, 23, 319–326.]
- Liang CF, Liang JY, Liu LF, Mo XL (1988). A report on the floristic survey on the Nonggang Natural Reserve. *Guihaia*, 8(Suppl. 1), 83–184. (in Chinese with English abstract) [梁畴芬, 梁健英, 刘兰芳, 莫新礼 (1988). 弄岗自然保护区植物区系考察报告. 广西植物, 8(增刊1), 83–184.]
- Long GZ (1988). Terrestrial vertebrates in the Nonggang Natural Reserve. *Guihaia*, 8(Suppl. 1), 267–275. (in Chinese with English abstract) [龙国珍 (1988). 弄岗自然保护区陆栖脊椎动物调查报告. 广西植物, 8(增刊1), 267–275.]
- Nie YP, Chen HS, Wang KL (2011). Seasonal variation of water sources for plants growing on continuous rock outcrops in limestone area of Southwest China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1029–1037. (in Chinese with English abstract) [聂云鹏, 陈洪松, 王克林 (2011). 石灰岩地区连片出露石丛生境植物水分来源的季节性差异. 植物生态学报, 35, 1029–1037.]
- Nong SQ (1988). A report on the climatological survey from the Nonggang Natural Reserve. *Guihaia*, 8(Suppl. 1), 74–82. (in Chinese with English abstract) [农绍勤 (1988). 弄岗自然保护区气候资源考察报告. 广西植物, 8(增刊1), 74–82.]
- Peng SJ, Huang ZL, Peng SL, Xu GL (2003). The processes and mechanisms of the dispersal of fleshy-fruited plants at different spatial scales. *Acta Ecologica Sinica*, 23, 777–786. (in Chinese with English abstract) [彭闪江, 黄忠良, 彭少麟, 徐国良 (2003). 不同空间尺度下的肉果植物扩散过程和机理. 生态学报, 23, 777–786.]
- Plein M, Längsfeld L, Neuschulz EL, Schultheiss C, Ingmann L, Töpfer T, Böhning-Gaese K, Schleuning M (2013). Constant properties of plant-frugivore networks despite fluctuations in fruit and bird communities in space and time. *Ecology*, 94, 1296–1306.
- Putz FE (2012). *Vine Ecology*. <http://www.ecology.info/vines.htm>. Cited: 2016-11-28.
- Qi CJ, Yan LH, Peng CL (2007). Lianas as a new, suddenly arisen force—Description and review of lianas literatures. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 25, 381–395. (in Chinese with English abstract) [祁承经, 颜立红, 彭春良 (2007). 异军突起的藤本植物. 武汉植物学研究, 25, 381–395.]

- Ramirez N (2002). Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central plain. *American Journal of Botany*, 85, 836–842.
- Ramirez N, Briceno H (2011). Reproductive phenology of 233 species from four herbaceous-shrubby communities in the Gran Sabana Plateau of Venezuela. *AoB PLANTS*, 3, plr014. doi: 10.1093/aobpla/plr014.
- 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 & Evolution*, 17, 223–230.
- Schnitzer SA, Carson WP (2010). Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. *Ecology Letters*, 13, 849–857.
- Schnitzer SA, Mangan SA, Dalling JW, Baldeck CA, Hubbell SP, Ledo A, Muller-Landau H, Tobin MF, Aguilar S, Brassfield D, Hernandez A, Lao S, Perez R, Valdes O, Yorke SR (2012). Liana abundance, diversity, and distribution on Barro Colorado Island, Panama. *PLOS ONE*, 7(12), e52114. doi: 10.1371/journal.pone.0052114.
- Shan RQ, Xu Y, Xue DY (2006). The application of the concentration ratio and the circular distribution in the analysis of seasonality of infectious diseases. *Disease Surveillance*, 21, 589–591. (in Chinese with English abstract) [山若青, 徐毅, 薛大燕 (2006). 应用集中度和圆形分布分析传染病的季节性. 疾病监控, 21, 589–591.]
- Shi ZP (2015). *Diversity of Mammals and Birds and Their Ecology in the Nonggang Forest Dynamic Plot, China*. Master degree dissertation, Guangxi Normal University, Guilin. (in Chinese with English abstract) [施泽攀 (2015). 基于红外相机对弄岗森林动态监测样地及周边的鸟兽多样性及生态学研究. 硕士学位论文, 广西师范大学, 桂林.]
- Su ZM, Zhao TL, Huang QC (1988). The vegetation of Longgang Natural Reserve in Guangxi. *Guihaia*, 8(Suppl. 1), 188–214. (in Chinese with English abstract) [苏宗明, 赵天林, 黄庆昌 (1988). 弄岗自然保护区植被调查报告. 广西植物, 8(增刊1), 185–214.]
- Sun HL (2005). *Chinese Ecosystem*. Science Press, Beijing. 327–365. (in Chinese) [孙鸿烈 (2005). 中国生态系统. 科学出版社, 北京. 327–365.]
- Tang HX (2008). *Feeding Ecology of the Rhese Macaque (Macaca mulatta) at Nonggang National Nature Reserve, China*. Master degree dissertation, Guangxi Normal University, Guilin. (in Chinese with English abstract) [唐华兴 (2008). 弄岗猕猴(*Macaca mulatta*)的觅食生态学. 硕士学位论文, 广西师范大学, 桂林.]
- Tymen B, Réjou-Méchain M, Dalling JW, Fauset S, Feldpausch TR, Norden N, Phillips OL, Turner BL, Viers J, Chave J (2016). Evidence for arrested succession in a liana-infested Amazonian forest. *Journal of Ecology*, 104, 149–159.
- van Schaik CP, Terborgh JW, Wright SJ (2003). The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 24, 353–377.
- Wang B, Huang YS, Li XK, Xiang WS, Ding T, Huang FZ, Lu SH, Han WH, Wen SJ, He LJ (2014). Species composition and spatial distribution of the 15 ha northern tropical karst seasonal rain forest dynamic plot in Nonggang of Guangxi Southern China. *Biodiversity Science*, 22, 141–156. [王斌, 黄俞淞, 李先琨, 向悟生, 丁涛, 黄甫昭, 陆树华, 韩文衡, 文淑均, 何兰军 (2014). 弄岗北热带喀斯特季节性雨林15 ha监测样地的树种组成与空间分布. 生物多样性, 22, 141–156.]
- Wu WH (2011). *Studies on the Flora and Phytogeography of Nonggang Nature Reserve of Guangxi, China*. Master degree dissertation, Guangxi Normal University, Guilin. (in Chinese with English abstract) [吴望辉 (2011). 广西弄岗国家级自然保护区植物区系地理学研究. 硕士学位论文, 广西师范大学, 桂林.]
- Wu ZY, Zhou ZK, Li DZ, Peng H, Sun H (2003). The areal types of the world families of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica*, 25, 245–257. (in Chinese with English abstract) [吴征镒, 周浙昆, 李德铎, 彭华, 孙航 (2003). 世界种子植物科的分布区类型系统. 云南植物研究, 25, 245–257.]
- Xiao XY, Liu F, Yao B, Shu YG (2015). Research progress of soil moisture in karst area of southwest China. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 30, 958–964. (in Chinese with English abstract) [肖兴艳, 刘方, 姚斌, 舒英格 (2015). 中国西南喀斯特土壤水分研究进展. 云南农业大学学报, 30, 958–964.]
- Xu YL, Zeng FP, Song TQ, Peng WX, Lu LX, Yu Z, Liu Y (2012). Study on microclimate characteristics of a secondary forest in depression between karst hills. *Research of Agricultural Modernization*, 33, 239–244. (in Chinese with English abstract) [徐云蕾, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 卢凌霄, 俞孜, 刘艳 (2012). 喀斯特峰丛洼地次生林小气候特征研究. 农业现代化研究, 33, 239–244.]
- Yan LH (2007). Sexual system and environmental adaptability of vines in Hupingshan Mountain, Hunan Province. *Journal of Northeast Forestry University*, 35(7), 35–36, 39. (in Chinese with English abstract) [颜立红 (2007). 湖南壶瓶山藤本植物的有性系统及其环境适应性. 东北林业大学学报, 35(7), 35–36, 39.]
- Yan LH, Qi CJ, Liu XX (2006). A study on the flora of the seed vines in central China region. *Bulletin of Botanical Research*, 26, 497–507. (in Chinese with English abstract) [颜立红, 祁承经, 刘小雄 (2006). 华中地区藤本种子植物区系的研究. 植物研究, 26, 497–507.]
- Yang R, Yu LF, An MT (2008). Analysis on microhabitat characteristic in karst region—Taking Maolan Nature



- Reserve as an example. *Guizhou Agricultural Sciences*, 36(6), 168–169. (in Chinese with English abstract) [杨瑞, 喻理飞, 安明态 (2008). 喀斯特区小生境特征现状分析: 以茂兰自然保护区为例. *贵州农业科学*, 36(6), 168–169.]
- Yuan TX, Zhang HP, Ou ZY, Tan YB (2014). Effects of topography on the diversity and distribution pattern of ground plants in karst montane forests in southwest Guangxi, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 2803–2810. (in Chinese with English abstract) [袁铁象, 张合平, 欧芷阳, 谭一波 (2014). 地形对桂西南喀斯特山地森林地表植物多样性及分布格局的影响. *应用生态学报*, 25, 2803–2810.]
- Zar JH (1999). *Biostatistical Analysis*. 4th edn. Prentice-Hall, Upper Saddle River, USA. 616–621.
- Zhang YW, Yang HP (2001). The studies on flora and ecological features of liana in Fanjing Mountain National Nature Reserve, Guizhou, China. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 19, 269–298. (in Chinese with English abstract) [张玉武, 杨红萍 (2001). 贵州梵净山国家级自然保护区藤本植物的研究. *武汉植物学研究*, 19, 269–298.]
- Zhang ZH, Hu G, Zhu JD, Ni J (2011). Spatial heterogeneity of soil nutrients and its impact on tree species distribution in a karst forest of Southwest China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1038–1049. (in Chinese with English abstract) [张忠华, 胡刚, 祝介东, 倪健 (2011). 喀斯特森林土壤养分的空间异质性及其对树种分布的影响. *植物生态学报*, 35, 1038–1049.]
- Zhou QH, Wei FW, Li M, Huang CM, Luo B (2006). Diet and food choice of *Trachypithecus francoisi* in the Nonggang Nature Reserve, China. *International Journal of Primatology*, 27, 1441–1460.
- Zhou YL (2004). *Plant Biology*. 2nd edn. Higher Education Press, Beijing. 224–228. (in Chinese) [周云龙 (2004). *植物生物学*. 第二版. 高等教育出版社, 北京. 224–228.]
- Zhou YR (1984). Ecological characteristics of vines in the region of South China. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica*, 8, 199–206. (in Chinese with English abstract) [周远瑞 (1984). 华南藤本植物的生态学特性. *植物生态学与地植物学丛刊*, 8, 199–206.]
- Zhu H (2008). Species composition and diversity of lianas in tropical forests of southern Yunnan (Xishuangbanna), south-western China. *Journal of Tropical Forest Science*, 20, 111–122.
- Zhu H, Wang H, Li BG, Sirirugsa P (2003). Biogeography and floristic affinities of the limestone flora in southern Yunnan, China. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 90, 444–465.
- Zhu H, Xu ZF, Wang H, Li BG, Long BY (2000). Effects of fragmentation on the structure, species composition and diversity of tropical rain forest in Xishuangbanna, Yunnan. *Acta Phytoecologica Sinica*, 24, 560–568. (in Chinese with English abstract) [朱华, 许再富, 王洪, 李保贵, 龙碧云 (2000). 西双版纳片段热带雨林的结构、物种组成及其变化的研究. *植物生态学报*, 24, 560–568.]

责任编辑: 任海 责任编辑: 王葳



扫码向作者提问