

西双版纳勐养自然保护区沟谷热带季节雨林 藤本植物的行为研究*

王宝荣

(云南大学生态学与地植物学研究所, 昆明 650091)

摘要 西双版纳热带沟谷季节雨林藤本植物的行为具有丰富的多样性。茎枝幼嫩部份有富于变化的填充特性, 据此, 攀援方式分为自身缠绕、依附攀援和复式攀援, 表现出藤本植物在演替上的次生性质。这是植物之间、植物与环境之间长期演化、适应的结果。

关键词 西双版纳, 沟谷季节雨林, 藤本植物行为

A STUDY ON THE LIANA ACTION OF RAVINE TROPICAL SEASONAL RAIN FOREST IN XISHUANGBANNA

WANG Bao-Rong

(Institute of Ecology and Geobotany, Yunnan University, Kunming 650091)

Abstract The various actions of liana in the ravine tropical seasonal rain forest are more abundant than that in the tropical moist rain forest, and the young parts of stems possess variable characteristics in filling space. The climbing styles of liana can be divided into three types: self-twiner, climbing depending on other species and compound climbing. All of three actions show the secondary features in the succession of liana, and they are the results of longterm evolution and adaptation among plants and between plant and environment.

Key words Xishuangbanna, Ravine tropical seasonal rain forest, Action of liana

热带雨林是陆地生态系统生物多样性最丰富的植被类型, 不仅生物种类多, 而且生物之间, 生物与环境之间的关系也很复杂。本文通过勐养自然保护区沟谷季节雨林藤本植物的行为, 即攀援方式富于变化的填充特性, 茎枝幼嫩部份在生长发育过程中的行为说明藤本植物在演替上的次生性和演化上的进步性。藤本植物不同程度地存在于各种天然湿润的森林植物群落。在热带雨林中, 它的种类和数量都远较其它的植物群落多, 成为热带雨林生态的突出特征之一。沈克 (Schenck, 1892) 估计过全部藤本的十一分之十分布于热带, 在西印度群岛凡是与雨林相类似的群系, 木质藤本组成了全部有花植物的百分之八 (Richards, 1952)。西双版纳的热带雨林尽管地处亚洲热带雨林分布的北部边缘, 亦同样具有藤本发达的主要特征。在勐养江边寨沟谷热带季节雨林 25 块样地 2 500 m² 面积中有种子植物 219 种, 其中藤本植物有 40 种, 占总数的 18.26%。木质藤本有 36 种, 占种子植物总数的 16.44%。藤本植物的高比例增加了雨林中物种多样性内容。就群落演替而言, 一般沟谷雨林受到砍伐破坏后, 首先出现藤灌群落。藤本中的绝大多数是喜光植物, 在生长的早期能忍受稍荫蔽的阴湿环境, 当光照改善和增强时, 就迅速生长和加

*云南省教委基金重点资助项目; 加拿大国际发展研究中心(IDRC)资助项目

1996-06-27 收稿, 1996-09-10 修回

粗。在正常的未受干扰的雨林中, 藤本植物远不及有充分光照的河岸林缘和干扰过的雨林那样丰富。当乔木砍去、老树死亡形成林窗, 藤本植物会很快生长填满林窗或林缘, 使小树难以生长, 林缘和河岸附近藤本植物自大树悬挂下来成屏幕状, 格外醒目。

沟谷热带季节雨林高大的乔木有利于藤本植物习性的发挥, 藤本植物明显的习性向上、向光的迅速生长, 转变方向, 争取达到上层以获得良好的光照, 这都与藤本植物的行为密切相关。

藤本植物行为的多样性

藤本植物营养器管的现状是长期进化的结果, 其营养器管的多样性超过其它任何一类植物, 从而决定它的植物行为多样性和变化性。本文的藤本植物行为主要是指其攀援的方式。

过去一些学者在研究热带雨林时, 对藤本植物作过分类和描述 (Darwin, 1875; Shimper, 1898; Richards, 1952; 曲仲湘, 1964), 他们的各种分类说明藤本植物不同的上升过程, 各有特色。曲仲湘依据在支柱木上向上升高的方式把藤本植物分为 11 类。事实上, 藤本植物行为时所起的作用并无严格的界限。本文根据茎、枝幼嫩部份的行为, 按攀援方式分为三类, 即主茎缠绕、依附攀援和复式攀援。

1. 主茎缠绕式

这类藤本植物不具特化的攀援器官, 而是靠主茎缠绕其它树木向上生长。这类植物的茎具有能波动前进、帮助它们爬行的幼嫩部份, 幼嫩的茎尖以一定的方式作卷曲运动, 使植物体能够完全地缠绕住支持物(图 1), 缠绕方向有不同。在样地内有番荔枝科的多脉瓜馥木 (*Fissistigma balansae*)、排骨灵 (*F. bracteolatum*)、梧桐科的刺果藤 (*Byttneria grandifolia*)、五味子科的菠萝香藤 (*Kadsura anamosma*)、防己科的大叶藤 (*Tinomisium tonkinense*)、苍白称钩风 (*Diploclisia glaucescens*)、卫矛科的绿独子藤 (*Celastrus virens*)、独子藤 (*C. monosperma*)、使君子科的阔叶风车子 (*Combretum latifolium*)、夹竹桃科的鹿角藤 (*Chonemorpha eriostylis*) 等木质藤本。其它还有防己科的地不容 (*Stephania delavayi*)、薯蓣科的参薯 (*Dioscorea alata*) 等。

具木质茎的缠绕藤本紧紧地缠绕着支持它的树干, 随着树干的加粗, 二者都受到挤压。有的藤本紧贴树干的部份呈扁形, 背面呈圆形,



图 1 缠绕茎 (a. 刚缠上; b. 紧紧缠绕; c. 被缠绕树干畸形) (张文逸绘)

Fig.1 Twining stem (a. start twining; b. closely twining; c. abnormal trunk by twining)

其强度大多总是超过树木。当支持乔木死亡后, 藤本植物趋向拉直。如排骨灵缠绕在高大乔木上的接合部扁化, 以后拉直呈麻花状 (照 1, 附后 3-6)。有的缠绕茎外表木栓层发达, 如木樨科的大叶素馨 (*Jasminum robustifolium*), 木栓层呈 4~5 棱的翅状木栓, 中间是木质极坚硬的圆茎 (图 2)。参薯的茎基部四方形, 茎部以上有四翅 (图 3)。



图2 大叶素馨的缠绕茎(翅状木栓)(张文逸绘)

Fig. 2 Twining stem of *Jasminum robustifolium*
(wing-like cork)

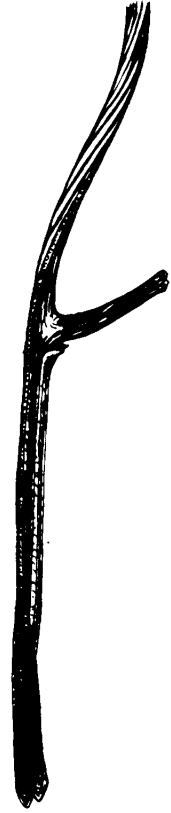


图3 参薯的缠绕茎(四翅)(张文逸绘)

Fig. 3 Twining stem of *Dioscorea alata* (four wings)

2. 依附攀援式

这类藤本植物具有特别感觉的附着器管或有助于攀援它物的构造,如成直角、交互对生的水平分枝,弯刺,卷须和气生根等。

(1) 具特别感觉的附着器管 这类植物多用叶和枝条进行攀援,它和一般的叶、枝条的区别仅在于敏感性。如裸子植物买麻藤科的买麻藤(*Gnetum montanum*)是常绿木质大藤本,单叶,全缘对生,叶片革质,有膨大的节,节上枝条交互对生,水平侧枝攀援它物。马钱科的牛目椒(*Strychnos cathayensis* 狭叶马钱)水平生长的侧枝尖端一经碰到支持物,就呈螺旋状缠绕支持物,并迅速增粗,常可达下面正常枝的三倍以上(图4)。

(2) 具弯刺 弯刺能帮助藤本攀上支持物。如含羞草科的木质藤本藤金合欢(*Acacia rugata*)枝、叶柄上都散生多数倒钩刺,茎有5棱,棱上亦有倒钩锐刺(图5)。芸香科的假山枇杷(*Zanthoxylum dissitoides*)枝、叶背下中脉有倒钩皮刺,幼嫩茎长达70 cm、无叶,只有较密的钩刺以攀援它物,而不缠绕(图6)。两面针(*Z. nitidum*)的叶面、叶背、中脉均有刺。有的钩刺攀往支持物后就会显著地增粗,如马钱科的滇南马钱(*Strychnos nitida*),木质藤本,叶腋具成对弯刺。(图7)。同属的牛目椒亦有成对的刺钩。

(3) 具有卷须 有的围绕着支持物缠绕,有的挂在支持物表面,形态多样。有的学者认为简单卷须起源于叶子,分枝卷须是带叶小枝的变态。有的根据卷须的外表特征分,有的根据它们着生的位置分。沟

谷热带季节雨林的这类植物有葡萄科的多花崖豆藤 (*Tetrastigma floribunda*) 卷须与叶对生, 叶互生, 扁担藤 (*T. planicaule*) 扁茎宽 7 cm, 厚 2 cm, 有不分枝的粗壮卷须 (图 8), 锈毛白粉藤 (*Cissus adnata* 贴生白粉藤) 主要是缠绕茎。翅子藤科的二籽扁蒴藤 (*Pristimera arborea*) 叶柄呈螺旋状卷曲、粗壮, 卷曲的叶柄上长叶片 (图 9)。菝葜科的牛尾菜 (*Smilax riparia*) 叶柄基部有二叉卷须。鼠李科的副萼翼核藤 (*Ventilago denticulata*) 具细的螺旋状扭卷器管。

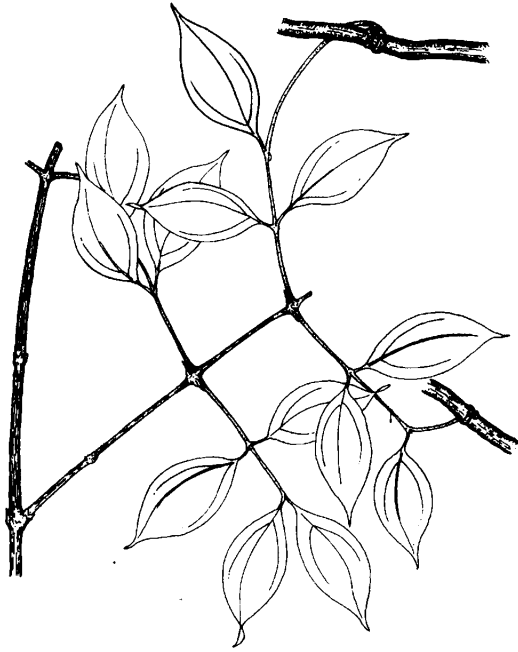


图 4 牛目椒敏感的枝尖(张文逸绘)

Fig. 4 The sensitive shoot apex of *Strychnos cathayensis*

香子兰 (*Vanilla siamensis*) 等。

(4) 具气生根的 这类植物靠气生根或不定根攀援。藤本植物中这种情况很少, 调查地只有桑科的藤榕 (*Ficus hederacea*) 是藤状灌木, 节上生气生根。其它具气根植物多是附生植物。

3. 复式攀援

藤本植物行为的多样性在这类植物中表现最明显。如夹竹桃科的藤状灌木小花藤 (*Microchites polyantha*), 萝藦科的劲腊藤 (*Goniotemma punctatum*) 它们既是缠绕茎, 又有气生根。前面提到的马钱科牛目椒具成对腋生弯刺, 又有触觉敏感的小枝顶端。葡萄科的景洪崖爬藤 (*Tetrastigma jinghongense*) 茎上有卷须, 着地的茎节又可生不定根。百部科的大百部 (*Stemona tuberosa*) 是多年生缠绕草木, 茎上又常分出发达敏感的侧枝。木樨科的大叶素馨是缠绕茎, 接地的茎节也可生根。有的介于藤木和附生植物之间, 称之为附生藤本植物, 如天南星科的狮子尾 (*Rhaphidophora hongkongensis*), 兰科的滇南

产生这种行为多样性的原因

藤本植物行为的表现具有其营养生长生物学特性, 与其它植物、环境, 特别是与食草动物、传粉者之间相互依赖, 共同演化的复杂相关性。下面就观察到的一些现象作初步探讨。

1. 营养生长

营养生长要适应呼吸、贮藏和利用环境。这些活动是在充满竞争、合作、与食草动物和气候、土壤等多变环境下进行的。大多数温带、亚热带植物以同种植物为近邻, 竞争或合作者的生活型单一, 大多表现为种内竞争或种内协同作用 (即群落内部环境)。而热带雨林植物多是其它种的个体一起生存, 几乎同一小生境都有不同种类的藤本植物为特征, 表现为生存空间的种间竞争和种间协同作用, 即相互抑制和相互利用。

(1) 藤本性 茎都是藤, 有发达的输导组织运送水份, 没有木质沉积, 地上部份能视周围情况改变生长方向, 靠枝条弯曲、倒钩刺、卷须、爬行上升获取生存的最佳条件。具缠绕茎的多数是木质藤本, 茎顺一定的方向缠绕支持物。在没有接触支持物时, 由于茎端的不均衡生长, 就进行着旋转运动。

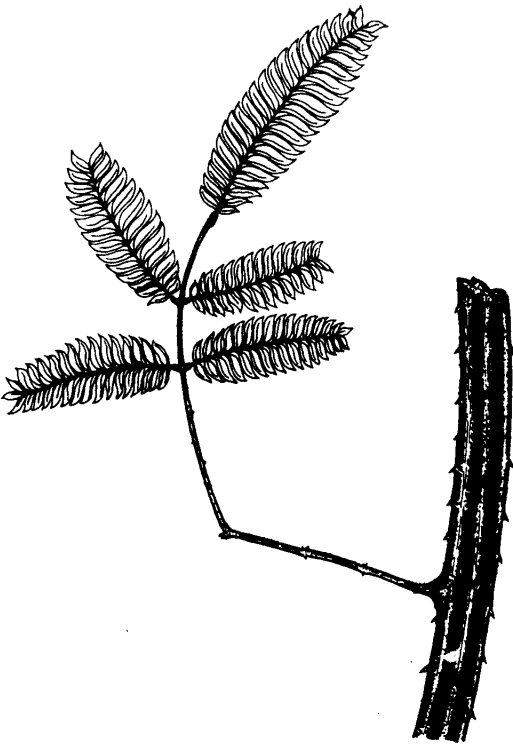


图5 藤金合欢茎枝上的倒钩锐刺(张文逸绘)

Fig. 5 The reverse sharp thorn in shoot stem of *Acacia rugata*

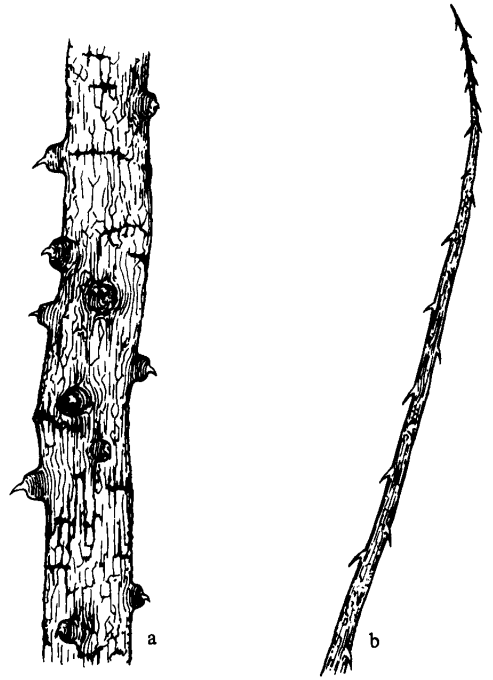


图6 假山批把 a. 老茎; b. 茎尖、枝尖(张文逸绘)

Fig. 6 *Zanthoxylum dissitoides*
a. old stem; b. stem apex, shoot apex

(2) 填充性 茎、枝、叶都有填充性。灵活的中型单叶(单叶植物 36 种)和复叶(复叶植物 4 种,如十字崖爬藤(*Tetrastigma cruciatum*)、扁担藤、托叶黄檀(*Dalbergia stipulacea*)和藤金合欢),或卷曲的叶柄、或卷须、或敏感地交互对生的水平枝条等,都在寻找一切可利用的机会和空隙发展自己,扩大生存空间。

(3) 对支持物的破坏性 大藤本植物的幼苗初期是直立的,外貌上和灌木没有区别,后来,上部的节间开始伸长,嫩茎常具有很长的节间和非常小的叶。一般藤本植物的生长速度较快,当它的生长超过支持物时就向更高的支持物攀附。粗大的藤本,沉重的藤冠常使支持它的乔木被压抑、压断。藤本的年龄较长是热带雨林藤本丰富的一个重要原因。

(4) 成熟部份和幼嫩部份的明显差异 主茎成熟以后,由于生理上的原因往往失去它的特殊附着器官。大的木质藤本主干是不分枝的,当达到上层树冠,就普遍分枝布满树冠,这时的叶片和基生叶、嫩叶常有明显差异,以致错把它看成不同的种。开花亦必须到达一定位置后才开始。

(5) 茎在次生生上的特殊性 沈克(Richards, 1952)认为茎的构造类型与攀登的方法没有联系,反常的构造只见于伸长的藤本茎而不见于枝冠上的“阳生茎”,在主轴上的木质部常由多个部份或全部分离的束所组成,包藏于柔软组织中,因此藤本茎的内部和外部一样,很象绳缆,具有扭曲性,亦有伸张力,这两种性质都是有特殊生活方式植物的必备装置。

藤本植物的地下部份没有特别的特性。具气生根的藤本附生植物,如天南星科植物有两种根,有附着的,又有营养的,附着根多少是背着光呈水平方向生长,机械组织比较发达,而营养根有强烈的正向地

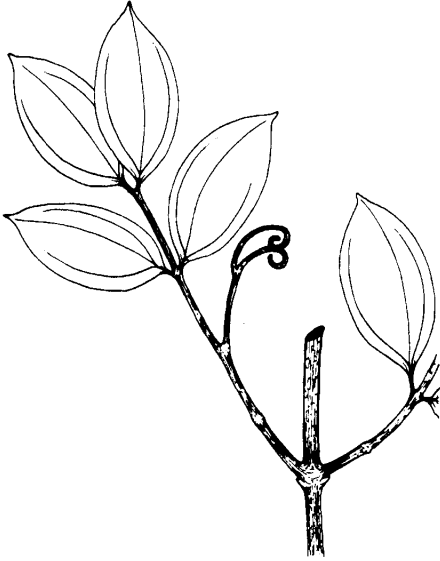


图7 滇南马钱生于叶腋的成对钩刺(张文逸绘)

Fig. 7 *Strychnos nitida* with a couple of thorn in its leaf

axil

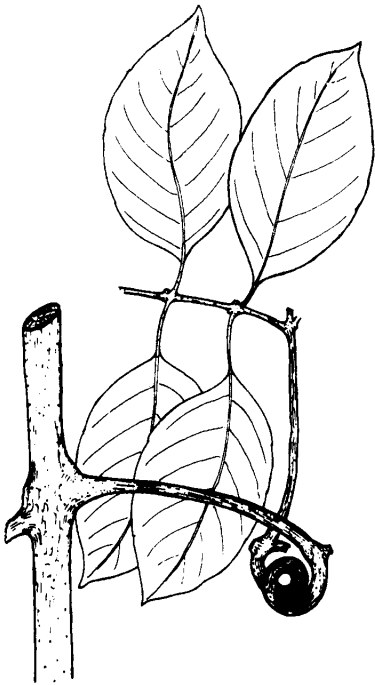


图9 二籽扁蒴藤粗壮的叶柄螺旋状(张文逸绘)

Fig. 9 *Pristimera arborea* with spiral thickset petiole

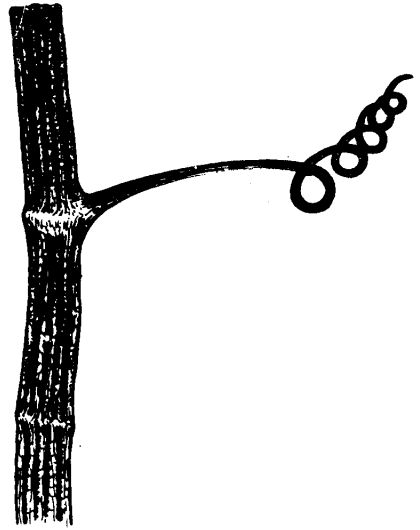


图8 扁担藤不分枝的粗壮卷须(张文逸绘)

Fig. 8 *Tetrastigma planicaule* with thickset tendril in

simple shoot

性, 输导组织较发达。

2. 生殖生长

藤本植物多数为小花型的风媒植物。如翅子藤科的二籽扁蒴藤, 梧桐科的刺果藤, 葡萄科的扁担藤等都是阳性种, 必须爬到上层林冠处才开始开花, 这样有利于风媒传粉。

果型多样。鼠李科的副萼翼核藤 (*Ventilago denticulata*), 花小, 坚果, 有种子一颗具长方形翅。翅子藤科的多籽五层龙 (*Salacia polysperma*) 是浆果, 种子有棱无翅, 与鸟类、昆虫传播种子有关。

调查地只有极少数是大花藤本, 如夹竹桃科的木质藤本鹿角藤 (*Chonemorpha eriostylis*), 爵床科的山牵牛 (*Thunbergia grandiflora*)。

3. 与动物的关系

观察到的现象主要是与食叶昆虫的关系。景洪沟谷季节性雨林绝大多数的种子植物都有叶片被昆虫啃食的现象。藤本植物中的葡萄科、蝶形花科、翅子藤科、卫矛科叶片被昆虫啃食特别严重。萝藦科的勐腊藤, 防己科的大叶藤, 菝葜科的牛尾菜、番荔枝科的排骨灵叶片很少被虫食,

它们主要是一些有毒植物和有乳汁的科属。防己科植物均含生物碱, 是重要的药用植物群和有毒植物, 大

叶藤含乳状胶液，苍白称钩风根治毒蛇咬伤。夹竹桃科的思茅藤 (*Epigynum auritum*)、小花藤枝叶、树皮有大毒、鹿角藤含胶乳，老茎药用。萝藦科勐腊藤茎中白色乳汁极为丰富，药用治拉肚子。它们都未发现被虫食过的叶片。而梧桐科刺果藤虽是富有粘液的木质大藤本，叶片仍有虫食现象。化学防护取决于所含的化学物质。

一般热带雨林乔木树种的树皮都比较薄，普遍在 0.5 cm 以内。而木质藤本茎干的树皮相对来说就比较粗糙，说明藤本是热带雨林发育初期次生灌丛上的阳性种类，是对这些地方动物活动频繁适应的。典型的有木樨科的大叶素馨，缠绕茎木栓化程度很高，有 4~5 棱木栓翅，中间是木质化程度很高的圆茎。葡萄科的锈毛白粉藤木栓层较厚。芸香科的假山枇杷茎粗 3.5 cm，上面就长有高 2.5 cm，长 2.5 cm，顶部有锐刺的木栓化皮刺。菝葜科的牛尾菜叶片厚草质等。

总之，藤本植物细长的茎干富于变化，行为的多样性使其适应环境的能力大为增强。藤本植物在林内、林缘都有丰富的种类组成和一定的个体数量，尤其在破坏后的林地和干扰较大的林缘，藤本植物特别丰富和多样，增添了雨林的物种多样性。藤本植物的这种次生性质对热带沟谷季节雨林的恢复和抚育，采伐很难说有什么建设性作用。但是，作为一类资源，藤本植物中的一些种类在药用、纤维、香料、乳胶、旅游等方面有广阔的利用前景。

致谢 本文线条图均由张文逸先生绘制。参加野外工作的有本所金振洲、黄瑞复、党承林、欧晓昆、苏文华、江望高以及西双版纳自然保护区管理局刘林云等诸位先生，对于他们的协助，表示谢意。

参 考 文 献

- 中国科学院昆明植物研究所编, 1984. 云南种子植物名录上下册. 昆明: 云南人民出版社.
- 曲仲湘, 1964. 我国南方森林中缠绕藤本植物的初步观察. 植物生态学与地植物学丛刊, 1~9
- 詹曾 D H 著, 姚壁君、鲍显诚译, 1982. 热带植物生态学. 北京: 科学出版社.
- Darwin C, 1875. *The Movements and Habits of Climbing Plants*. London: John Murray (张肇骞译, 1957. 攀援植物的运动和习性. 北京: 科学出版社, 1~103)
- Richard P W, 1952. *The Tropical Rain Forest*. London: Cambridge University Press (张宏达等译, 1959. 热带雨林. 北京: 科学出版社, 1~532)
- Schimper A F W, 1960 (reprinted). *Plant-Geography upon a Physiological Basis*. Weinheim: H. R. Engelmann (J.Cramer) and Wheldon Wesley, Ltd, 1~839