苦瓜植株不同构件层次对支持物直径变化的行为反应

陶建平^{1,2} 钟章成¹ 黄林¹

(1 西南师范大学生命科学学院, 重庆 400715) (2 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091)

摘要 采用实验生态学的方法, 在提供不同直径支持物的情况下, 对攀援植物苦瓜(*Momordica charantia*)不同构件层次的形态可塑性反应、生物量积累和生物量配置的变化进行了研究。结果表明: 1) 支持物直径对植株分枝出现的时机无明显影响, 但分枝数量和分枝在主茎上的着生位置受支持物直径影响较大; 2) 植株个体水平比分枝水平对支持物直径的变化有更灵敏的反应, 当支持物直径较大时, 植株个体表现出对支持物较强的寻觅能力; 主茎伸长受阻, 比茎长变大, 分枝数量和分枝率增大, 分枝长度增加, 比叶柄长度增加, 根冠比减小; 3) 分枝形态特征和生物量特征对支持物直径的变化均无显著反应; 4) 苦瓜植株个体水平上的形态特征变化、生物量配置格局的改变以及分枝行为的变化是植株对支持物有效性变化的响应, 有利于增强植株“寻觅”支持物的能力。

关键词 攀援植物 构件 支持物 苦瓜(*Momordica charantia*)

THE RESPONSES OF *MOMORDICA CHARANTIA* AT DIFFERENT MODULAR LEVELS TO THE CHANGES OF SUPPORT DIAMETER

TAO Jian-Ping^{1,2} ZHONG Zhang-Cheng¹ and HUANG Lin¹

(1 School of Life Science, Southwest China Normal University, Chongqing 400715, China)

(2 Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, the Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

Abstract The morphological plasticity of plants occurs due to the changes of modular quantity dynamics, modular patterns and modular morphologies. Climbing plants differ from non-climbing and self-supporting plants in many growth characteristics, which mainly result from biomechanical constraints. The morphology and growth of climbing plants may be affected by external supports to a large extent. External supports are important resources and determine the strategies which climbing plants use to obtain maximum sunlight. The object of this study is to describe the effects of external support diameter on growth, biomass allocation and morphological plasticity of herbaceous climbing plants at different modular levels. Three questions are addressed in this study: 1) Do plants have growth, biomass allocation and morphological plasticity responses at different modular levels on different external support diameters? 2) If so, what is the difference between the various modular levels? 3) What is the meaning of those responses on climbing plants to search and locate the external support? The garden experiment was carried out in the Ecological Garden of Southwest China Normal University with a perennial herbaceous climbing species – *Momordica charantia*.

On 6 May 2000, the seedlings of *M. charantia* with the same size were planted in 40 figuline containers filled with cultivated soil, one seedling per pot. External supports were made of iron line covered with PVC at the beginning of the experiment. All plants were divided into four groups, and each group had supports with 2 mm, 4 mm, 8 mm, 12 mm and 16 mm in diameter, respectively. Each plant was supplied with the same quantity of water and nutrient during the experiment. From 7 June to 6 July, the individual's growth conditions and branch numbers were recorded at 10 day intervals. All individuals were harvested at 25 August and divided into main stem and shoot, the following parameters were measured separately: a) internode length, b) internode diameter, c) petiole length, d) single leaf area, e) the number of primary branch and f) second branch and the distance from primary branch to base of main stem. The individuals were separated into root, main stem, shoot, lamina, petiole, flower and fruit, and cleaned by tap water and oven-dried for 72 h at 84 °C, then weighed separately.

The main results of this study were as follows: 1) The climbing efficiency of plants was significantly affected by support diameters with climbing efficiency reducing with increase in support diameter. The climbing growth rate of plants on the 2 mm, 4 mm, 8 mm, 12 mm and 16 mm supports were 3.00, 3.00, 2.13, 0.88

and 0.75, respectively; 2) The changes of support diameters did not affect the timing of shoot occurring but significantly affected the shoot numbers and shoot sites along stem. The first primary shoot of all individuals sprouted between 13 June and 17 June, the means of primary shoot numbers on the 2 mm, 4 mm, 8 mm, 12 mm and 16 mm supports were 12.3, 10.0, 11.3, 14.3 and 14.6, respectively; 3) The individuals had higher sensitivity to the changes of support diameter than those of shoots. Plants showed powerful capacity of searching external supports when they encountered the large diameter supports. In this case, the stem extension slowed, specific stem length enlarged, shoot number and branching ratio increased, shoot length and petiole length prolonged, while R/S ratio decreased. The biomass accumulation of individuals was affected slightly by different support diameters, the biomass of individuals grown on the 2 mm, 4 mm, 8 mm, 12 mm and 16 mm supports were 43.56 g, 47.29 g, 34.32 g, 50.46 g and 31.44 g, respectively; 4) The changes of external support diameters had no significant effect on morphological characteristics and biomass characteristics of shoots; 5) The changes of morphology, biomass allocation and shoot behavior of individuals were the responses of the climbing plants to the availability of external supports, which would help the individuals to enhance the capacity of foraging supports.

Key words Climbing plant, Modular, External support, *Momordica charantia*

植株的形态具有高度可塑性,它反映了植物对异质环境的适合度(黎云祥等,1995)。植株外形的这种可塑性是通过植株构件数量动态、构件置放格局以及构件的形态改变来实现的,是植物长期对外界环境适应的结果。个体水平上的形态和行为表现,一般只是植物与外界环境作用的结果。通过植株不同构件层次上的形态与行为的研究,则有望提供植株与环境相互作用过程的细节(黎云祥等,1995)。因此,在不同构件层次上对植株与环境之间的适应行为进行研究,有助于理解更高水平上植物的生态适应过程(何维明,1999)。目前,在植物构件数量动态方面对植物多层次构件性及其对外界环境反应的研究开展了较多工作(殷淑燕等,1997;黎云祥等,1998;孙书存等,1998),另外,无性系植物多层次构件性及其对外界环境的反应也是研究的一个重点(Hutchings & de Kroon, 1994;朱志红等,1994;董鸣,1996;陶建平等,1999)。

攀援植物是一类具有特殊生长型的植物,其细长柔弱的攀援茎不足以支撑自身重量,它们必须依赖支持物才能向垂直空间扩展,以获取较大的空间和优越的光环境(蔡永立等,2000)。因此,支持物是攀援植物生长所需的一种重要资源(den Dubbelden & Oosterbeek, 1995;何维明等,2001)。在自然生境中,支持物存在的方式、大小以及本身特性等均有较大差异,攀援植物的不同攀援方式对支持物也有不同的选择和要求(蔡永立等,2001)。因而,攀援植物对不同大小支持物的利用能力和利用程度以及由此引起的生长、行为和适应性的变化应是攀援植物对支持物资源利用的一个重要方面,也应是研究的重要内容。但目前还缺乏这方面的报道。

本文以栽培瓜果类攀援植物苦瓜(*Momordica*

charantia)为材料,采用实验基地内人工栽种、人为控制的方法,研究苦瓜植株个体水平和分枝水平对不同支持物直径的形态反应和生物量配置反应,主要探讨:1)苦瓜植株在个体水平上和分枝水平上对不同直径支持物是否有形态特征、生物量积累和生物量分配方面的反应;2)若存在反应,两个水平上的反应有何差异;3)这些形态变化和生物量分配的改变对植株寻觅和定位支持物有何意义。

1 材料与方法

1.1 实验设计

本实验研究的物种为葫芦科瓜果类攀援植物苦瓜。2000年5月6日,选择大小和生长状况一致的苦瓜幼苗,移栽在深20 cm,直径25 cm的花钵中,每钵一株幼苗,共40钵。移栽土壤为充分混合均匀的农田耕作土。将移栽成活的幼苗平均分成5组,分别提供直径为2 mm、4 mm、8 mm、12 mm和16 mm的支持物,支持物用铁丝外套不同直径的PVC管制成,同地平面的夹角均为30°。在生长初期,人为帮助植株靠近支持物;在生长过程中,植株若攀援失败,则人为将主茎固定在支持物上,使植株攀援生长。6月7日至7月27日,每隔10 d定株记录植株的攀援状况及每一植株的分枝数量。植株攀援状况根据主茎卷须自主卷绕支持物的比例来量化,记为0、1、2、3四个等级。全部卷须均未卷绕为0,少于33%的卷须卷绕为1,33%~66%的卷须卷绕为2,大于66%的卷须卷绕为3。8月25日收获所有盆栽植物,分主茎和每一分枝分别记录:节间长度、主茎(分枝茎)直径、叶柄长度、单叶面积、一级分枝数量、二级分枝数量以及一级分枝距主茎基部的距离。主茎和每一分枝再分为根、茎、叶、叶柄和花果等几个

部分,用自来水冲洗干净,然后 84 ℃ 恒温烘干至恒重,分别称量各部分重量。

整个实验期间,每植株等量提供水肥。栽培实验在西南师范大学生态园内进行。

1.2 数据处理

用 one-way ANOVA 分析不同支持物直径处理植株个体及分枝的形态特征和生物量特征间的差异,并作 LSD 多重比较。

2 结果与分析

2.1 攀援状况和分枝行为

支持物直径的大小影响植株的攀援效率,根据上述定义的攀援状况的量化标准,苦瓜植株在支持物直径为 2 mm、4 mm、8 mm、12 mm 和 16 mm 下的平均自主攀援等级分别为 3.00、3.00、2.13、0.88 和 0.75。可见,支持物直径愈大,它对攀援植物的支撑有效性愈弱,植株的自主攀援效果也就愈差。

在植株攀援生长过程中,不同支持物直径对主茎分枝数量有较大影响,大直径支持物上攀援植株的分枝数量明显多于小直径支持物上攀援植株的分枝数量($p = 0.028$)。不同支持物直径对植株分枝出现的时机无明显影响,各组直径处理植株均在 2000 年 6 月 13 日至 6 月 17 日间出现分枝(图 1)。

支持物的有效性不但影响分枝数量,也影响分枝在主茎上的着生位置(图 2)。攀援效果较差的 16 mm 和 12 mm 处理中,各一级分枝距主茎基部的距离比攀援效果较好的 8 mm 和 4 mm 处理植株的分枝更靠近主茎基部,而且分布也更为集中,相比之下 8 mm 和 4 mm 直径支持物上植株主茎一级分枝分布较为均匀。

主茎不同节位上的分枝具有相对独立性,不同位置一级分枝的单位重量叶面积(比叶面积),单位

图 2 不同支持物上植株一级分枝在主茎上的位置
Fig.2 Position of primary shoots along stem
a :16 mm b :12 mm c :8 mm d :4 mm e :2 mm

重量叶柄长(比叶柄长)和单位重量茎长(比茎长)差异不大,它们受支持物直径的影响较小。同自主攀援较好的植株相比,自主攀援较差的 16 mm 和 12 mm 处理中,靠近主茎基部的 2~3 个一级分枝往往有较大的分枝长度和较多的二级分枝数(图 3)。分枝特征的这些差异可能表明,在支持物直径较大而有效性较差的情况下,植株可以通过增大基部一级分枝和二级分枝数量以及增加一级分枝长度的方式达到进一步搜寻支持物的目的。

2.2 个体水平上的形态特征和生物量特征

支持物直径的大小通过影响植株的攀援状况而对植株的生长施加影响,不同直径支持物上植株的主茎长度有极显著的差异($p = 0.001$),能完全自主攀援成功的植株(2 mm 和 4 mm)的主茎长度显著大于其它几种攀援较差的处理($p < 0.05$)。一级分枝数和一级分枝率的大小在不同支持物处理下也有显著差异(p 值分别为 0.024 和 0.019),攀援状况较差的植株显著比攀援状况较好的植株有较大的分枝率和较多的分枝数。单叶面积和比叶柄长的值在不同支持物直径处理下也有显著差异(p 值分别为 0.034 和 0.021)。平均节间长度、平均叶柄长度、叶数、比叶面积、比茎长等在不同直径支持物处理的各组植株间均无显著差异($p > 0.05$)(表 1)。

支持物直径为 16 mm、12 mm、8 mm、4 mm 和 2 mm 时的平均植株总生物量分别为 31.44 g、50.46 g、34.32 g、47.29 g 和 43.56 g,平均植株总生物量间无显著差异($p = 0.101$)。总生物量对叶片、叶柄、花果和卷须的分配在不同支持物直径处理间均有显著差异(p 值分别为 0.035、0.018、0.049 和 0.034),但分配百分数值在不同处理间大小不定,规律性较差,而在根和茎的分配上则无显著差异(p 值分别为 0.127 和 0.254)(表 2)。

图 1 不同直径支持物处理下苦瓜植株分枝动态
Fig.1 Dynamics of branching of *Momordica charantia* supported by different diameter supports

图 3 沿主茎不同位置上一级分枝的形态特征

Fig.3 Morphological characteristics of primary shoots on different shoot position along stem

表 1 不同支持物直径对苦瓜植株形态特征的影响(平均值±标准差)						
Table 1 Effects of support diameter on morphological characteristics of <i>Momordica charantia</i> (Mean±SD)						
项目 Items	16 mm	12 mm	8 mm	4 mm	2 mm	p
主茎长 Stem length (cm)	295.67±30.92 ^b	299.00±21.00 ^b	203.33±24.06 ^b	359.00±31.79 ^a	407.50±7.78 ^a	0.0007 ^{**}
平均节间长 Internode length (cm)	5.09±0.31	5.16±0.23	5.70±0.66	5.98±1.02	6.36±0.91	0.3471 ^{ns}
平均叶柄长 Petiole length (cm)	6.12±0.85	6.04±1.78	7.90±1.33	7.78±1.26	9.72±1.51	0.0945 ^{ns}
单叶面积 Single leaf area (cm ²)	73.37±7.02 ^a	71.74±5.40 ^a	65.08±2.18 ^a	48.59±9.70 ^b	51.26±6.24 ^b	0.0343 [*]
叶数 Number of leaves	254.37±21.76	208.17±19.95	178.35±22.73	167.54±17.79	213.71±15.92	0.6714 ^{ns}
一级分枝数 Number of primary shoots	14.60±1.53 ^a	14.30±0.78 ^a	11.30±0.53 ^a	10.00±2.64 ^b	12.30±3.51 ^a	0.0238 [*]
一级分枝率 Branching ratio of primary shoots (枝·m ⁻¹)	4.95±1.02 ^a	4.78±0.78 ^a	5.41±0.87 ^a	2.79±0.84 ^b	2.94±0.48 ^b	0.0194 [*]
比叶面积 Specific leaf area (cm ² ·g ⁻¹)	457.53±14.68	488.38±19.15	426.19±8.27	495.20±13.85	497.20±18.27	0.0639 ^{ns}
比叶柄长 Specific petiole length (cm·g ⁻¹)	378.81±5.53 ^a	384.18±7.07 ^a	281.42±16.43 ^b	303.04±13.81 ^b	261.93±18.24 ^b	0.0209 [*]
比茎长 Specific stem length (cm·g ⁻¹)	232.94±10.75	223.65±19.81	217.24±12.97	226.94±18.58	215.33±17.71	0.0667 ^{ns}

不同字母表示均值间差异显著 The values sharing the different letters mean differences at $p < 0.05$ (ns : $p > 0.05$ * : $p \leq 0.05$ ** : $p \leq 0.01$)

表 2 不同支持物直径对苦瓜植株生物量及生物量分配的影响(平均值±标准差)						
Table 1 Effects of support diameter on biomass and biomass allocation of <i>Momordica charantia</i> (Mean±SD)						
项目 Items	16 mm	12 mm	8 mm	4 mm	2 mm	p
总重(g) ToW	31.44±2.53	50.46±8.51	34.32±3.86	47.29±7.05	43.56±0.38	0.1007 ^{ns}
根重/地上重 RW/AW	35.06±8.96	23.23±3.66	42.05±9.08	37.42±6.33	46.51±2.86	0.1975 ^{ns}
根重/总重 RW/ToW	24.53±3.24	18.57±3.94	28.33±8.83	26.63±8.09	31.64±2.70	0.1271 ^{ns}
茎重/总重 SW/ToW	18.76±2.91	13.84±3.98	15.68±0.79	16.07±3.59	16.80±1.36	0.2541 ^{ns}
叶片重/总重 BW/ToW	33.37±6.28 ^a	23.06±4.82 ^b	27.64±1.79 ^b	29.13±3.42 ^a	30.39±2.70 ^a	0.0353 [*]
叶柄重/总重 PW/ToW	5.53±0.48 ^a	3.31±0.66 ^b	4.70±0.07 ^a	5.12±1.84 ^a	5.51±0.72 ^a	0.0176 [*]
花果重/总重 FW/ToW	14.51±1.77 ^c	38.76±7.41 ^a	20.04±0.89 ^b	20.16±3.29 ^b	12.02±3.82 ^c	0.0485 [*]
卷须重/总重 TW/ToW	3.28±0.41 ^a	2.45±0.49 ^b	3.61±0.13 ^a	3.03±0.008 ^a	3.63±0.45 ^a	0.0343 [*]

RW : Roots weight SW : Stem weight BW : Blades weight PW : Petioles weight AW : Aboveground parts weight TW : Tendrils weight FW : Flowers and fruits weight ToW : Total weight 不同字母表示均值间差异显著 The values sharing the different letters mean differences at $p < 0.05$ (ns : $p > 0.05$ * : $p \leq 0.05$ ** : $p \leq 0.01$)

表 3 不同支持物直径对苦瓜分枝形态特征的影响(平均值 ± 标准差)
Table 3 Effects of external support diameter on branch morphological characteristics of *Momordica charantia* (Mean ± SD)

项目 Items	16 mm	12 mm	8 mm	4 mm	2 mm	<i>p</i>
分枝长 Shoot stem length(cm)	77.15 ± 15.77	57.40 ± 10.74	69.56 ± 4.79	60.28 ± 14.73	54.02 ± 10.28	0.4407 ^{ns}
分枝茎径 Shoot stem diameter(cm)	0.18 ± 0.008	0.17 ± 0.006	0.18 ± 0.012	0.17 ± 0.007	0.17 ± 0.005	0.8204 ^{ns}
分枝平均节间长 Internode length of shoots(cm)	4.47 ± 0.55	4.88 ± 0.57	4.84 ± 0.58	4.78 ± 0.85	4.31 ± 0.78	0.1342 ^{ns}
分枝平均叶柄长 Shoot petiole length(cm)	4.59 ± 0.35	10 ± 0.37	3.90 ± 0.17	3.82 ± 0.49	3.92 ± 0.41	0.5911 ^{ns}
分枝单叶面积 Single leaf area of shoots(cm ²)	68.73 ± 14.42	62.27 ± 11.39	51.97 ± 9.31	49.96 ± 5.69	53.84 ± 11.28	0.4714 ^{ns}
分枝叶数 Number of shoot leaves	15.60 ± 3.06	11.41 ± 1.69	12.96 ± 1.85	12.46 ± 2.31	11.11 ± 1.98	0.6094 ^{ns}
二级分枝数 Number of secondary shoots	1.26	1.00	0.67	0.83	0.50	/
二级分枝率 Branching ratio of secondary shoots(枝·m ⁻¹)	1.64	1.75	0.84	1.19	1.00	/
比分枝叶面积 Specific leaf area of shoot(cm ² ·g ⁻¹)	453.00 ± 28.22	489.67 ± 21.83	457.08 ± 14.35	462.90 ± 28.61	418.08 ± 18.78	0.2748 ^{ns}
比分枝叶柄长 Specific petiole length of shoot(cm·g ⁻¹)	839.84 ± 68.76	831.73 ± 70.32	857.92 ± 87.95	877.20 ± 73.33	938.42 ± 85.83	0.8744 ^{ns}
比分枝茎长 Specific stem length of shoot(cm·g ⁻¹)	372.07 ± 35.82	342.27 ± 30.65	345.42 ± 25.27	371.10 ± 38.05	352.67 ± 19.73	0.9302 ^{ns}

ns : *p* > 0.05

表 4 不同支持物直径对苦瓜植株分枝生物量及生物量分配的影响(平均值 ± 标准差)
Table 4 Effects of support diameter on shoot biomass and biomass allocation of *Momordica charantia* (Mean ± SD)

项目 Items	16 mm	12 mm	8 mm	4 mm	2 mm	<i>p</i>
茎重(g)SW	0.38 ± 0.11	0.23 ± 0.06	0.34 ± 0.07	0.37 ± 0.07	0.31 ± 0.07	0.706 ^{ns}
叶片重(g)BW	0.69 ± 0.22	0.39 ± 0.13	0.60 ± 0.11	0.69 ± 0.14	0.64 ± 0.17	0.665 ^{ns}
叶柄重(g)PW	0.12 ± 0.04	0.06 ± 0.01	0.084 ± 0.01	0.082 ± 0.03	0.10 ± 0.03	0.642 ^{ns}
花果重(g)FW	0.084 ± 0.042	0.071 ± 0.036	0.082 ± 0.027	0.067 ± 0.011	0.064 ± 0.022	0.522 ^{ns}
卷须重(g)TW	0.084 ± 0.02	0.046 ± 0.01	0.069 ± 0.01	0.096 ± 0.02	0.080 ± 0.02	0.540 ^{ns}
总重(g)ToW	1.34 ± 0.27	0.80 ± 0.13	1.17 ± 0.37	1.29 ± 0.11	1.19 ± 0.18	0.464 ^{ns}
茎重/总重 SW/ToW	27.32 ± 1.44	28.58 ± 2.14	27.63 ± 0.73	27.38 ± 1.59	26.54 ± 1.38	0.771 ^{ns}
叶片重/总重 BW/ToW	50.16 ± 3.02	43.61 ± 4.01	46.88 ± 3.48	49.62 ± 3.76	47.87 ± 2.51	0.055 ^{ns}
叶柄重/总重 PW/ToW	7.93 ± 0.74	7.52 ± 0.55	6.58 ± 0.63	7.48 ± 1.22	7.31 ± 0.58	0.647 ^{ns}
花果重/总重 FW/ToW	8.82 ± 0.49	13.25 ± 1.17	10.11 ± 0.47	8.70 ± 0.32	11.22 ± 0.58	0.052 ^{ns}
卷须重/总重 TW/ToW	5.76 ± 0.41	7.04 ± 0.62	8.80 ± 0.33	6.82 ± 0.82	7.06 ± 1.09	0.650 ^{ns}

SW , BW , PW , FW ,TW , ToW 同表 2 SW , BW , PW , FW ,TW , ToW See Table 2

2.3 分枝水平上的形态特征和生物量特征

在提供不同直径支持物的情况下,苦瓜植株分枝形态特征、生物量特征以及生物量对分枝各构件的配置均未表现出显著差异(*p* > 0.05)(表 3,表 4)。但是,随着支持物直径的增加,一级分枝长度、分枝叶柄长度、分枝单叶面积、分枝叶数以及二级分枝数和二级分枝率仍然有增加的趋势。这表明,支持物直径(有效性)的变化对攀援植物分枝形态仍然存在着同植株个体水平相似的影响,但分枝形态对支持物有效性的反应不如植株在个体水平上灵敏。支持物直径变化对平均分枝生物量、分枝各构件生物量以及分枝生物量配置的影响也未达到显著水平,这说明分枝水平上的生物量特征对支持物直径变化的反应也不灵敏。

3 讨 论

支持物是攀援植物生长所需的一种重要资源,在自然生境中,植物能否寻觅到合适的支持物以及能否有效地利用支持物进行攀援生长,是制约攀援植物生长和觅食的重要因素(den Dubbelden & Oosterbeek,1995;何维明等,2001)。在已有的报道中,攀援植物对支持物的搜寻和利用仅被认为是植株对光资源充分获取和利用而采取的一种行为方式(den Dubbelden,1994;During *et al.*,1994;den Dubbelden & Oosterbeek,1995;蔡永立等,2001;何维明等,2001),常常忽略支持物作为一种资源,其本身特性的变化对攀援植物生长和行为的影响。攀援生长确实可以改善植株生长所需的光环境,间接通过光照

的改善促进植株的生长和繁殖,但支持物的存在除了改善植株生长的光环境外,其本身的特性也会直接影响植株的生长和行为。在本研究中,人为固定攀附在直径比较大而有效性较差的支持物上的植株同自主攀援良好的植株相比,尽管两者都有相似的光环境,但前者仍然表现出了较后者更强的寻觅支持物的行为。这种寻觅行为的增强同植株感知支持物的有效性有关,是支持物本身特性对植株生长和行为产生影响的一个例子。这种影响可能有较复杂的生理机制,具体产生原因和发生过程还有待于进一步研究。

支持物有效性对分枝的影响主要表现在影响分枝数量和分枝着生位置这两个方面(表1,图3)。直径较大的支持物的支撑有效性较差,其上攀援的苦瓜植株产生较多数量的分枝以增大寻觅支持物的机会,而自主攀援的植株则产生相对较少的分枝。一些草质藤本如野豌豆(*Vicia cracca*)、啤酒花(*Humulus lupulus*)和绞股蓝(*Gynostemma pentaphyllum*)在支持物缺乏的情况下分枝率会显著提高(den Dubbelden & Oosterbeek, 1995; 何维明等, 2001),苦瓜植株的表现与之相似,但一些木质藤本的表现却同苦瓜植株相反,如忍冬属的 *Lonicera periclymenum* 在低光照或支持物缺乏的情况下产生较少较长的分枝(During *et al.*, 1994),香港黄檀(*Dalbergia millettii*)在林内光照较弱时的腋芽抽生率明显高于林缘的腋芽抽生率(蔡永立等, 2001)。表明不同种类的攀援植物对支持物资源可能有着不同的行为表现和觅食策略。den Dubbelden (1994)曾报道几种攀援植物的“搜寻枝”90%~100%均出现在主茎基部4个茎节内,虽然苦瓜植株的分枝集中程度远不如所报道的几个物种,但支持物的有效性确实会对分枝的着生位置产生影响。靠近主茎基部有较多的分枝数量和较长的分枝茎(图3),一方面可能是由于分枝生长时间较长的缘故,另外也可能同基部分枝具有较强的搜寻支持物的能力有关。

不同类群植物或同一类群不同种类的植物都可能对外界环境的差异作出不同的反应,同一植物的不同构件也可能对相同的外界刺激产生不同的反应(何维明, 1999)。在对外界支持物有效性的反应上,苦瓜植物个体水平较分枝水平有更高的灵敏性。在个体水平上,人为被动攀援生长的植株同自主攀援的植株相比,被动攀援植株表现出主茎生长缓慢、分枝数量和分枝率增加、单位重量叶柄长度增加以及根冠比减小等特征。分枝水平上形态特征和生物量

特征在不同直径支持物环境中未表现出显著差异。说明分枝对支持物大小的改变在形态和生物量上的反应不如主茎敏感,植株主要通过分枝数量和分枝着生位置的改变来响应支持物直径的变化。这一现象同克隆植物活血丹(*Glechoma longituba*)对外界环境的反应(陶建平等, 1999)有较大的差异。

特定物种某一构件单位大小的变异一般是较小的(Harper & Bell, 1979),但植株构件数量在不同个体间差异较大,具高度的可塑性(黎云祥等, 1995)。苦瓜植株主要通过分枝数量的增加来增强获得支持物的机会,而分枝形态、分枝生物量积累和生物量分配对支持物直径改变的反应并不显著(表3,表4)。通常认为,攀援植物通过增加对支持结构的生物量分配和增大节间长度以达到增强对支持物搜寻和定位的目的(den Dubbelden, 1994; 何维明等, 2001)。在本研究中,当支持物有效性较差时,苦瓜植株通过减少生殖分配来增加攀援茎的生物量分配和增加单位重量攀援茎的长度(比茎长)(表1,表2),这些变化增强了植株搜寻外界支持物的能力,对植株有效“觅食”外界支持物,成功进行攀援生长有重要意义。

参 考 文 献

- Cai, Y. L. (蔡永立) & J. Guo (郭佳). 2000. Progress and problem of vine adaptive ecology. *Chinese Journal of Ecology* (生态学报), **19**(6): 28~33. (in Chinese with English abstract)
- Cai, Y. L. (蔡永立) & Y. C. Song (宋永昌). 2001. Adaptive characteristics and behavior of *Dalbergia millettii* liana in subtropical evergreen broad-leaved forest of eastern China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **21**: 216~224. (in Chinese with English abstract)
- Dong, M. (董鸣). 1996. Plant clonal growth in heterogeneous habitats: risk spreading. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **21**: 543~548. (in Chinese with English abstract)
- den Dubbelden, K. C. 1994. Growth and allocation in herbaceous climbing plants. Ph. D. distertation of Utrecht University, the Netherland. 1~75.
- den Dubbelden, K. C. & B. Oosterbeek. 1995. The availability of external support affects allocation patterns and morphology of herbaceous climbing plants. *Functional Ecology*, **9**: 628~634.
- During, H. J., R. A. Kwant & M. J. A. Werger. 1994. Effect of light quantity on above-ground biomass investment patterns in the vine *Lonicera periclymenum* and the shrub *Lonicera xylosteum*. *Phytocoenologica*, **24**: 597~607.
- Harper, J. L. & A. D. Bell. 1979. The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. In: Anderson, R. M. ed. *Population dynamics*. Oxford: Blackwell. 29~52.
- He, W. M. (何维明). 1999. Responses of population of *Gynostemma pentaphyllum* along a natural environmental gradient. In: Dong, M (董鸣) & M. J. A. Werger eds. *A spectrum of ecological studies*. Chongqing: Southwest China Normal University Press. 46~53. (in Chinese)
- He, W. M. (何维明) & Z. C. Zhong (钟章成). 2001. Effect of

external support on the foraging behavior and reproductive strategies in *Gynostemma pentaphyllum* populations. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), **21**:47 ~ 50. (in Chinese with English abstract)

Hutchings, M. J. & H. de Kroon. 1994. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research*, **25**:159 ~ 238.

Li, Y. X. (黎云祥), Y. C. Liu (刘玉成) & Z. C. Zhong (钟章成). 1995. Modular theory in population ecology. *Chinese Journal of Ecology*(生态学杂志), **14**(6):35 ~ 41. (in Chinese with English abstract)

Li, Y. X. (黎云祥), L. Chen (陈利), D. L. Du (杜道林) & Y. C. Liu (刘玉成). 1998. The bifurcation ratios and leader-bud dynamics of *Gordonia acuminata*. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), **18**:309 ~ 314. (in Chinese)

Sun, S. C. (孙书存) & L. Z. Chen (陈灵芝). 1998. Leaf demography of *Quercus liaotungensis* in Dongling Mountain. *Acta Phytoecologica Sinica*(植物生态学报), **22**:538 ~ 544. (in Chinese with English abstract)

Tao, J. P. (陶建平) & L. Huang (黄林). 1999. Growth and reproduction of the clonal plant *Glechoma longituba* in different habitats. In: Dong, M. (董鸣) & M. J. A. Werger eds. *A spectrum of ecological studies*. Chongqing: Southwest China Normal University Press. 27 ~ 34. (in Chinese)

Yin, S. Y. (殷淑燕) & Y. C. Liu (刘玉成). 1997. Biomass and leaf area dynamics of modular populations in *Gordonia acuminata*. *Acta Phytoecologica Sinica*(植物生态学报), **21**:83 ~ 89. (in Chinese with English abstract)

Zhu, Z. H. (朱志红), G. Wang (王刚) & S. L. Zhao (赵松龄). 1994. Dynamics and regulation of clonal ramet population in *Komresia humilis* under different stocking intensities. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), **14**:40 ~ 45. (in Chinese with English abstract)

责任编委 : 蒋高明 责任编辑 : 姜联合