

浙江天童常绿阔叶林藤本植物的适应生态学研究

II. 攀援能力和单株攀援效率

蔡永立 宋永昌

(华东师范大学资源与环境学院, 城市化生态过程与生态恢复上海市重点实验室, 上海 200062)

摘要 选用节间长、节数和支持木大小作为攀援能力的指标, 单株攀援的支持木种类、数量及水平扩展面积作为单株攀援效率的指标, 对浙江天童常绿阔叶林中 5 类 12 种大中型木质藤本的攀援能力及生态适应性和其中 2 种藤本单株攀援效率进行了分析, 结果发现: 1) 不同攀援类型的节间长和节数存在显著差异, 对支持木大小要求不同, 反映出攀援能力在类型间的差异; 没有一类藤本兼具所有优势, 攀援能力是节间长、节数和支持木大小不同组合的结果; 卷须类的广东蛇葡萄(*Ampelopsis cantoniensis*) 和暗色菝葜(*Smilax lanceifolia* var. *opaca*) 节间最长、节数居中、要求较小支持木; 枝卷类的香港黄檀(*Dalbergia millettii*) 节数和支持木大小与卷须类接近, 但节间较短; 不定根类的中华常春藤(*Hedera nepalensis* var. *sinensis*)、扶芳藤(*Euonymus fortunei*)、薜荔(*Ficus pumila*) 和络石(*Trachelospermum jasminoides*) 以及吸盘类的异叶爬山虎(*Parthenocissus heterophylla*) 节间最短、但节数最多, 要求较大支持木; 茎缠绕类的白花野木瓜(*Stauntonia leucantha*)、羊角藤(*Morinda umbellata*)、忍冬(*Lonicera japonica*) 和薯蓣(*Dioscorea cirrhosa*) 节间长居中, 节数最少, 要求中等但幅度较宽的支持木。2) 同类型不同藤本的节间长、节数和支持木大小的差异反映出由非亲缘关系植物演化形成的藤本具有自身特性的一面; 同种藤本个体间差异反映出植物的可塑性特点, 是个体对群落内异质生境响应的结果。3) 广东蛇葡萄单株平均攀援支持木(乔木) 种类、株数和水平扩展面积大于香港黄檀, 反映出前者单株攀援效率大于后者; 两种藤本的单株攀援效率不与年龄呈正相关, 反映出影响因素的复杂性; 单株攀援效率可用来指示它们在群落中作用大小。

关键词 藤本植物 攀援能力 单株攀援效率 生态适应性

ADAPTIVE ECOLOGY OF LIANAS IN AN EVERGREEN BROAD-LEAVED FOREST OF Tiantong National Forest Park, ZHEJIANG

II. CLIMBING CAPACITY AND CLIMBING EFFICIENCY

CAI Yong-Li and SONG Yong-Chang

(School of Resource & Environment, East China Normal University, Shanghai Key Laboratory for Ecology of Urbanization Process and Eco-Restoration, Shanghai 200062, China)

Abstract Climbing capacity and climbing efficiency of lianas were used to predict their adaptive capacity and performance in an evergreen broad-leaved forest of Tiantong National Forest Park, Zhejiang. We used internode length and number of internodes of the climbing branch and trellis size as indicators of climbing capacity. Climbing efficiency was estimated by the kind, size and quantity of trellises (tree) climbed and the horizontal areal extent of an individual liana plant. Climbing capacity was determined by twelve species of lianas that belonged to five different climbing groups, and the climbing efficiency was determined by two liana species. Climbing capacity of a liana depended on the combination of internode length and number of internodes of its climbing branch and the size of its trellis. There were large differences among lianas with different climbing mechanics in internode length and number of internodes of the climbing branch and size of trellis used. Two tendril-curved lianas (*Ampelopsis cantoniensis* and *Smilax lanceifolia* var. *opaca*) were characterized by having the longest internode, a moderate number of internodes and small trellis. One branch-curved liana (*Dalbergia millettii*) had much shorter internodes than the tendril-curved liana but a similar number of internodes and trellis size. Four adventitious root-climbing lianas (*Euonymus fortunei*, *Hedera nepalensis* var. *sinensis*, *Trachelospermum jasminoides* and *Ficus pumila*) and one adhesive disc-climbing liana (*Parthenocissus heterophylla*) had the shortest internode, the most number of internodes and the largest trellis. Four stem-twining lianas

(*Stauntonia leucantha*, *Morinda umbellata*, *Dioscorea cirrhosa*, and *Lonicera japonica*) had long internodes and moderate trellis size but the least number of internodes. There were also differences in internode length, number of internodes and size of trellis among lianas with the same climbing mechanics most likely due to their different origins. Differences in internode length and number of internodes within the same plant were due to phenotypic plasticity. Phenotypic plasticity, which is controlled by both genetic and environmental factors, is a highly beneficial characteristic for adaptation to the high environmental heterogeneity of the forest. Individuals of *A. cantoniensis* climbed more trellis and occupied more extensive horizontal areas than individuals of *D. millettii*. This indicates that individuals of *A. cantoniensis* had greater climbing efficiency and played a more important role in the forest than individuals of *D. millettii*.

Key words Evergreen broad-leaved forest, Liana, Climbing capacity, Climbing efficiency, Ecological adaptation

藤本是一群喜光的植物, 通常分布于林缘、林隙或树冠等高光环境中 (Putz, 1984; Putz & Mooney, 1991)。由于藤本自身不能自由直立, 其攀高生长需要借助于支持木 (Trellis), 因此藤本对支持木的利用能力和效率决定了它们在群落中可能采取的分布策略和作用大小; 而藤本对支持木的利用能力称之为攀援能力, 主要表现为攀援方式或机制 (Climbing mechanics)、对支持木的要求 (Peñalosa, 1983; Putz & Mooney, 1991) 和攀援茎伸长能力 3 个方面。

攀援方式是藤本特有的生长方式, 是不同植物对相似选择压力长期适应进化的结果 (Putz & Mooney, 1991)。达尔文最早注意到藤本在攀援方式上的差异, 并划分出几种不同的类型 (Darwin, 1867)。后来一些学者把藤本的攀援方式, 同其在群落中的作用联系起来考虑 (Richard, 1952; 曲仲湘, 1964; Putz & Mooney, 1991)。作者根据亚热带藤本的特点将其分为 4 大类、9 小类; 即缠绕类、卷曲类 (包括卷须类、叶柄卷曲类和枝卷类)、吸固类 (包括不定根类、吸盘类) 和搭靠类 (包括枝搭类、钩搭类和刺搭类), 并分析了它们在群落中的分布 (蔡永立和宋永昌, 2000)。

不同攀援方式的藤本对支持木的要求不同, 这是通过攀援器官的选择作用完成的, 攀援器官对支持木的要求越宽, 藤本在群落中获得支持的机会就越多, 反之亦然。缠绕藤本的攀援器官就是缠绕茎 (攀援茎), 其它类型则是攀援茎上的特化或附属结构, 如卷须、不定根和刺等。目前关于藤本对支持木的选择行为已有不少实验分析 (Darwin, 1867; Putz & Mooney, 1991; 陶建平和钟章成, 2003; 陶建平, 2003), 比较一致的看法是藤本对支持木大小的选择有一定范围, 对支持木种类是否有选择尚未定论; 即使是前者, 从群落学角度进行分析比较还不多见 (den Dobbelen & Oosterheek, 1995; Larson, 2000; 蔡永立和宋永昌, 2001a)。

攀援茎的伸长能力也是攀援能力的重要体现, 它反映了能否快速获得支持以及获得多少支持的潜力, 它是由节间长和节的多少决定的。就单芽形成的攀援枝而言, 在节数相同的情况下, 节间越长其攀援速度越快; 反之, 在节间长度相当时, 节数越多, 其攀高能力相对增强。攀援茎形态既是物种的自身特性也容易受到环境的影响。目前有关藤本攀援茎形态适应性的比较主要集中对同种单株在生长过程中的可塑性变化的描述上 (Peñalosa, 1983; Ray, 1992; 蔡永立和宋永昌, 2001b), 缺乏对不同攀援方式藤本攀援茎形态差异和适应性的比较。

藤本对支持木的利用效率称之为单株攀援效率, 它是由单株藤本在群落中攀援支持木种类、数量及水平扩展面积组成, 反映了藤本在群落中的作用。如何评价藤本攀援效率对正确认识藤本在群落中作用的大小和对其有效控制具有重要意义, 但这方面的研究基本缺乏。

本研究以浙江天童常绿阔叶林中常见的 5 种不同攀援方式的 12 种木质藤本为对象, 通过对攀援茎形态、对支持木大小的要求, 以及攀援和扩展面积的比较, 分析其攀援能力和攀援效率的差异, 以便进一步深入探讨亚热带藤本植物的生态适应性。

1 研究方法

1.1 研究地点

见文献 (蔡永立和宋永昌, 2001a)。

1.2 材料

在浙江天童森林公园常绿阔叶林中选择 5 类 12 种大中型木质藤本用于比较, 详细信息见表 1。

1.3 方法

1.3.1 攀援茎形态的测定

本文比较的攀援茎是指单芽形成的当年生攀援茎, 攀援茎形态由节间长和节数两部分组成。于

表 1 浙江天童常绿阔叶林 12 种木质藤本概况
Table 1 Summary of 12 species of lianas in Tiantong National Forest Park, Zhejiang

种类(编码) Species(Code)	攀援机制 Climbing mechanics	生活型 Life-type	在群落中的分布 Distribution in community
羊角藤 (MU) <i>Morinda umbellata</i>	茎缠绕 Stem-twining	中型常绿木质藤本 Medium EL	乔木中下层 Under canopy
薯蓣 (DC) <i>Dioscorea cirrhosa</i>	茎缠绕 Stem-twining	中型常绿木质藤本 Medium EL	乔木亚层 In subcanopy
白花野木瓜 (SL) <i>Stauntonia leucantha</i>	茎缠绕 Stem-twining	大中型落叶木质藤本 Big-medium DL	冠层之上 Above canopy
忍冬 (LJ) <i>Lonicera japonica</i>	茎缠绕 Stem-twining	中型半常绿木质藤本 Medium HEL	林缘 At edge
络石 (TJ) <i>Trachelospermum jasminoides</i>	不定根攀援 Adventitious root-climbing	中型常绿木质藤本 Medium EL	冠层内 In canopy
扶芳藤 (EF) <i>Euonymus fortunei</i>	不定根攀援 Adventitious root-climbing	大型常绿木质藤本 Big EL	冠层内、石壁 In canopy, on stone
中华常春藤 (HS) <i>Hedera nepalensis</i> var. <i>sinensis</i>	不定根攀援 Adventitious root-climbing	大型常绿木质藤本 Big EL	冠层内 In canopy
薜荔 (FP) <i>Ficus pumila</i>	不定根攀援 Adventitious root-climbing	大型常绿木质藤本 Big EL	冠层内、林缘 In canopy, at edge
异叶爬山虎 (PH) <i>Parthenocissus heterophylla</i>	吸盘攀援 Adhesive disc-climbed	大型木质藤本 Big EL	冠层内、林缘 In canopy, at edge
暗色菝葜 (SO) <i>Smilax lanceifolia</i> var. <i>opaca</i>	卷须攀援 Tendrils-curved	大中型常绿木质藤本 Big-medium EL	冠层之上 Above canopy
广东蛇葡萄 (AC) <i>Ampelopsis cantoniensis</i>	卷须攀援 Tendrils-curved	大型落叶木质藤本 Big DL	冠层之上 Above canopy
香港黄檀 (DM) <i>Dalbergia millettii</i>	小枝攀援 Branch-curved	大型落叶木质藤本 Big DL	冠层之上 Above canopy

EL: 常绿木质藤本 Evergreen liana HEL: 半常绿木质藤本 Hemievergreen liana DL: 落叶木质藤本 Deciduous liana

2001 年 11 月中旬, 藤本茎停止生长后, 每种藤本随机选择 10 株、每株选择 2 枝, 测定并记录其所有节间长和节数。对类型间和类型内藤本间数据差异的显著性进行了 *t* 检验。

1.3.2 支持木大小的测定

支持木的大小是根据作者对天童常绿阔叶林藤本分布的群落学调查数据的统计(2000 年 10 月 ~ 2001 年 11 月), 每种藤本攀援的支持木大小的统计数量不少于 30 个样本, 支持木的大小以攀援器官(如缠绕茎、卷须、不定根等)直接攀援的支持木的直径表示, 不定根和吸盘攀援的类型固定在支持物表面, 其攀援器官对支持木大小的要求只有下限, 没有上限(Putz & Mooney, 1991), 这是由于支持木必须有一定大小的表面才能有利于不定根的稳定固定, 因此在统计时只记录遇到的最小支持木的直径。

1.3.3 单株攀援效率的测定

本文以单株藤本在群落中攀援的乔木层树种的种类、数量及水平扩展面积作为藤本单株攀援效率。选择天童常绿阔叶林中分布广、数量多的 2 个大型木质藤本香港黄檀(*Dalbergia millettii*)和广东蛇葡萄(*Ampelopsis cantoniensis*), 测定其单株枝系在群落中

水平方向上扩展的范围, 并记录攀援的支持木的种类、数量和分布层次(2001 年 11 月)。

2 结果与分析

2.1 攀援茎形态的比较

2.1.1 节间长度的比较

由表 2 可以看出, 攀援茎节间长在不同攀援类型之间存在着显著差异, 变异幅度(CV)为 88.3%。不同攀援类型藤本平均节间长大小的排序为: 卷须类(平均为 19.0 cm) > 茎缠绕类(9.0 cm) > 枝卷类(4.6 cm) > 不定根类(3.3 cm) > 吸盘类(1.9 cm)。

节间长在同一类型的不同藤本间也存在着不同程度的差异。变异幅度最大的是不定根类, CV 为 56.8%; 络石(*Trachelospermum jasminoides*)的节间最长, 平均为 6.7 cm; 而薜荔(*Ficus pumila*)最短, 平均为 1.9 cm。其次为缠绕类, CV 为 40.9%, 最长的是羊角藤(*Morinda umbellata*), 平均为 14.0 cm, 最短的是忍冬(*Lonicera japonica*), 平均为 5.1 cm; 卷须类两个藤本之间也存在着明显的差异, 其中暗色菝葜(*Smilax lanceifolia* var. *opaca*)平均为 23.1 cm, 广东蛇葡萄平均为 14.8 cm(表 2)。

表 2 浙江天童 5 类 12 种木质藤本攀援茎形态的比较
Table 2 Comparison of internode length and number of climbing branches among 12 lianas belonged to five climbing mechanics in Tiantong National Forest Park, Zhejiang

种类 Species	节间长度 Internode length (cm) Mean ± SD	变异幅度 CV (%)	最大值 Maximum (cm)	节数 No. of internodes Mean ± SD	变异幅度 CV (%)	最大值 Maximum (cm)
茎缠绕 Stem-twinning						
羊角藤 MU	14.0 ± 5.3 ^a	37.9	24.0	23 ± 12	52.0	38
薯蓣 DC	10.2 ± 2.8 ^{ab}	27.5	19.0	19 ± 7	36.8	27
白花野木瓜 SL	7.9 ± 1.6 ^b	20.3	11.3	15 ± 4 ^a	26.7	26
忍冬 LJ	5.1 ± 2.1 ^c	41.2	7.5	21 ± 5	23.8	28
平均 Mean	9.3 ± 3.8 ^C	40.9		20 ± 3 ^B	15.0	
不定根攀援 Adventitious root-climbing						
络石 TJ	6.7 ± 2.0 ^a	29.9	11.1	24 ± 8 ^a	33.3	34
扶芳藤 EF	3.5 ± 1.0 ^b	28.6	5.0	29 ± 7 ^a	24.1	39
中华常春藤 HS	2.5 ± 0.6 ^b	24.0	3.8	52 ± 5 ^b	9.6	68
薜荔 FP	1.9 ± 0.7 ^c	36.8	3.6	42 ± 16 ^b	38.1	66
平均 Mean	3.7 ± 2.1 ^{B,D}	56.8		37 ± 12 ^C	32.4	
吸盘攀援 Adhesive disc-climbing						
异叶爬山虎 PH	1.9 ± 0.5 ^{B,D}	26.3	2.2	65 ± 4 ^C	6.2	90
卷须攀援 Tendril curling						
暗色菝葜 SO	23.1 ± 5.3 ^a	22.9	33.5	27 ± 8	29.6	35
广东蛇葡萄 AC	14.8 ± 6.0 ^b	40.5	25.5	34 ± 16	47.1	54
平均 Mean	19.0 ± 5.9 ^A	31.1		31 ± 5 ^A	15.8	
小枝攀援 Branch curling						
香港黄檀 DM	4.6 ± 1.2 ^B	26.1	8.5	25 ± 6 ^{A,B}	24.0	39
总平均 Total mean	7.7 ± 6.8	88.3		36 ± 16	44.4	

字母相同者为相互不显著 The difference among lianas with same letter is not significance MU、DC、SL、LJ、TJ、EF、HS、FP、PH、SO、AC、DM: 见表 1
See Table 1

节间长在种内不同个体之间也存在一定差异, 变异幅度在 20.3% ~ 41.2% 之间。但除广东蛇葡萄和忍冬的变异幅度高于类型内种间外, 其它则低于种间和类型间的变异幅度(表 2)。

2.1.2 节数的比较

单芽活动形成的节数在不同攀援类型、不同藤本、以及同一藤本不同个体间也存在着一定的差异, 类型间的变异幅度为 44.4%; 种类间变异幅度最大的是不定根类, 为 32.4%; 株间变异幅度最大的是羊角藤和广东蛇葡萄, 分别为 52.0% 和 47.1%, 超过了类型间和种间的变异幅度。

不同攀援类型藤本单芽当年形成的平均节数的排序为: 吸盘类(平均为 65 节) > 不定根类(37 节) > 枝卷类(36 节) > 卷须类(31 节) > 茎缠绕类(20 节)。

12 种藤本攀援茎节数和节间长呈负相关(图 1), 即节间长的藤本节数少。

2.2 对支持木大小的要求

藤本对支持木大小的要求与攀援方式和攀援器官有关, 具有以下特点(表 3):

1) 不定根类和吸盘类藤本为了保持稳定在固定

支持物表面时通常需要一定大小的表面积, 对支持木大小的要求只有下限, 没有上限(Putz & Mooney, 1991), 本文仅以该类藤本所攀援的最小支持木为统计对象。不定根类要求的最小支持大于 4.0 cm, 吸盘类藤本(异叶爬山虎(*Parthenocissus heterophylla*))由于其吸盘具有较强的吸固能力, 要求的下限又小于前者。比较特殊的是络石, 除了用不定根攀援外, 还缠绕支持木, 因此对支持木的上限也有要求。

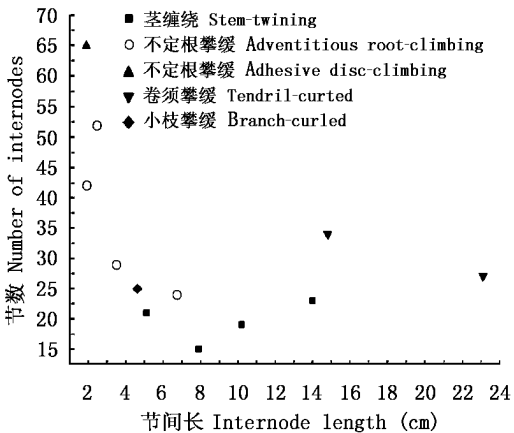


图 1 攀援茎节间长与节数之间的相关性
Fig.1 Correlation between mean internode length and number of internodes

2)茎缠绕类藤本对支持木大小要求具有上下限,而且在不同种类之间存在明显差异,薯蓣(*Dioscorea cirrhosa*)要求的范围最大(0.6~30.0 cm),忍冬的范围最窄(0.5~8.0 cm)。

3)卷须类和枝卷类要求的支持木最小,一般在1.0~2.0 cm之间。

2.3 单株攀援效率的比较

藤本单株攀援效率在这两种藤本间存在着明显差异。广东蛇葡萄个体平均攀援乔木层支持木5种,最多可达13种;可将8株,最多可达25株的树冠打结在一起,形成纵横交错的立体结构;在群落内平均水平扩展面积为120 m²,最大到640 m²。而香

港黄檀单株水平扩展面积平均为42.5 m²,最大为84 m²;平均攀援支持木种类3种(最多4种);平均攀援5株(最多15株);反映出广东蛇葡萄单株攀援效率明显高于香港黄檀,见表4。

两种藤本单株攀援效率(包括支持木种类、数量和扩展面积)并不与藤本的胸径(或年龄)呈显著正相关(图2,图3),反映出影响藤本单株攀援效率因素的复杂性,除了藤本自身因素(如攀援能力、生理特性等)外,小生境的优越程度(包括营养、水分和光照状况,支持木的分布等)也可能是重要的影响因素。

表 3 不同攀援类型藤本对支持木直径大小的要求
Table 3 Sizes of support diameters required by different lianas

种类 Species	样本数 No. of samples	支持木直径 (cm) Support diameter	种类 Species	样本数 No. of samples	支持木直径 (cm) Support diameter
茎缠绕 Stem-twining			薜荔 FP	50	> 4.8
薯蓣 DC	150	0.6~30.0	吸盘攀援 Adhesive disc-climbing		
白花野木瓜 SL	150	0.3~11.0	异叶爬山虎 PH	45	> 2.0
羊角藤 MU	150	0.9~11.0	卷须攀援 Tendril-curved		
忍冬 LJ	65	0.5~8.0	广东蛇葡萄 AC	150	0.8~1.4
不定根攀援 Adventitious root-climbing			暗色拔葵 SO	150	0.8~2.3
络石 TJ	150	4.0~54.0	小枝攀援 Branch curled		
扶芳藤 EF	45	> 5.3	香港黄檀 DM	150	0.9~1.2
中华常春藤 HS	150	> 4.5			

DC、SL、MU、LJ、TJ、EF、HS、FP、PH、AC、SO、DM: 见表1 See Table 1

表 4 广东蛇葡萄和香港黄檀单株攀援效率比较
Table 4 Comparison of climbing efficiency between individual AC liana and individual DM liana

种名 Species	样本数 No. of samples	藤本直径 DBH of individual	支持木种类 Kinds of trellis	支持木数量 No. of trellis	水平扩展面积 Horizontal extensive area (m ²)
香港黄檀 DM	17	4.9±1.1	3.2±1.2	4.9±3.1	42.5±15.1
广东蛇葡萄 AC	15	6.4±1.5	4.8±2.9	8.4±6.2	119.7±160.9

DM、AC: 见表1 See Table 1

3 讨 论

3.1 关于攀援能力及其生态意义

尽管一些藤本在低光时也能采取一定的适应生长,但绝大多数藤本的良好生长和有性生殖需要较强的光照,成功的获得支持对藤本十分重要。藤本在群落中是否能获得支持是由攀援茎的活动完成的,其攀援能力反映了藤本在群落中获得支持的能力。本文把攀援方式、攀援茎形态和攀援器官对支持木的要求作为反映攀援能力大小的指标。过去研究多集中在对不同藤本攀援方式差异的适应性研究上(Darwin, 1867;Richards, 1952; 曲仲湘,1964; Putz

& Mooney, 1991),而对藤本攀援茎形态和对支持木要求差异方面的评论很少,由于藤本并非自然类群,攀援茎形态受遗传和环境两方面的影响将表现出趋同或趋异特征,这可能恰恰反映了藤本攀援能力或者说是对环境适应能力的差异。本文测定的5类12种木质藤本的攀援茎形态(节间长和节数)、对支持木大小的要求在不同类型、同类型不同种类以及同种不同个体之间存在着不同程度的差异就反映出藤本攀援能力的不同,类型间的显著差异可能是相同攀援方式藤本对长期相似的选择压力所采取的趋同适应对策,同类型不同藤本间的差异可能是由非亲缘藤本种类自身特性决定的,而个体间的差异则

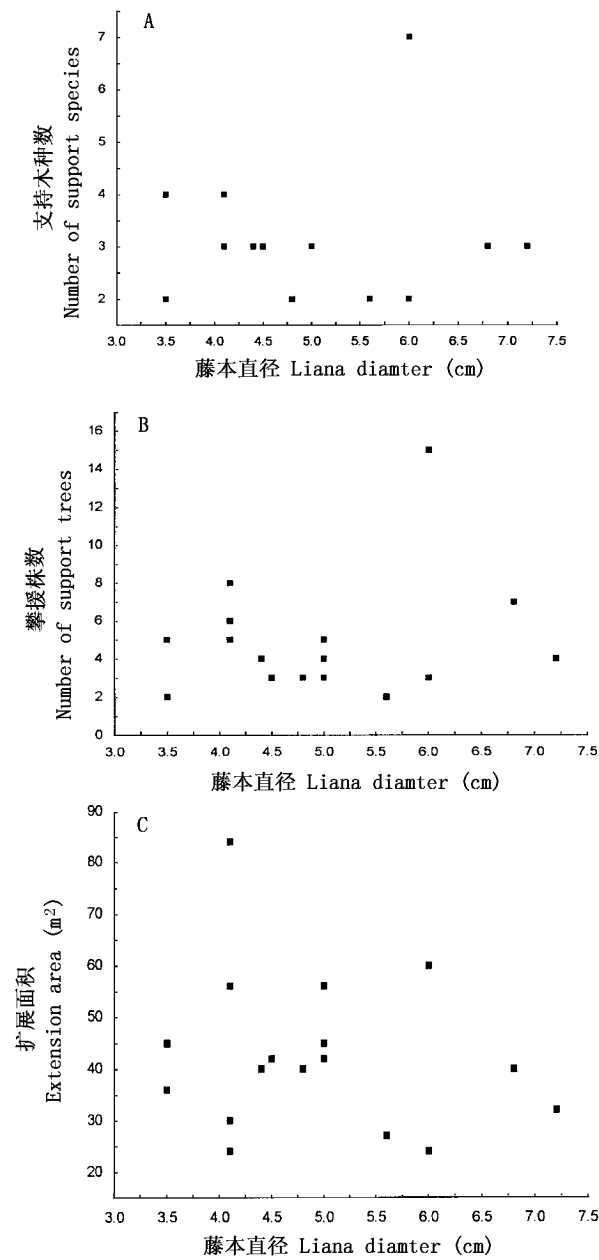


图2 香港黄檀单株攀援效率

Fig.2 Climbing efficiency of individual *Dalbergia millettii* liana

是藤本对经常出现的异质生境的一种对策。

藤本攀援能力并非仅有一种特征反映,而是由多个特征(节间长、节数和支持木大小)综合表现的;但本文所研究的 12 种藤本中没有一种藤本在 3 个方面均占优势,而是一种组合方式,这种组合方式的差异影响到了它们在群落中的分布。卷须类两个藤本(广东蛇葡萄和暗色菝葜)攀援茎节间长、节数居中,显示其较快的攀援速度,但卷须要求的支持木较小和范围较窄,影响到了对群落内广泛支持木的利用,不过由于卷须的高度特化,可以攀附广泛大小

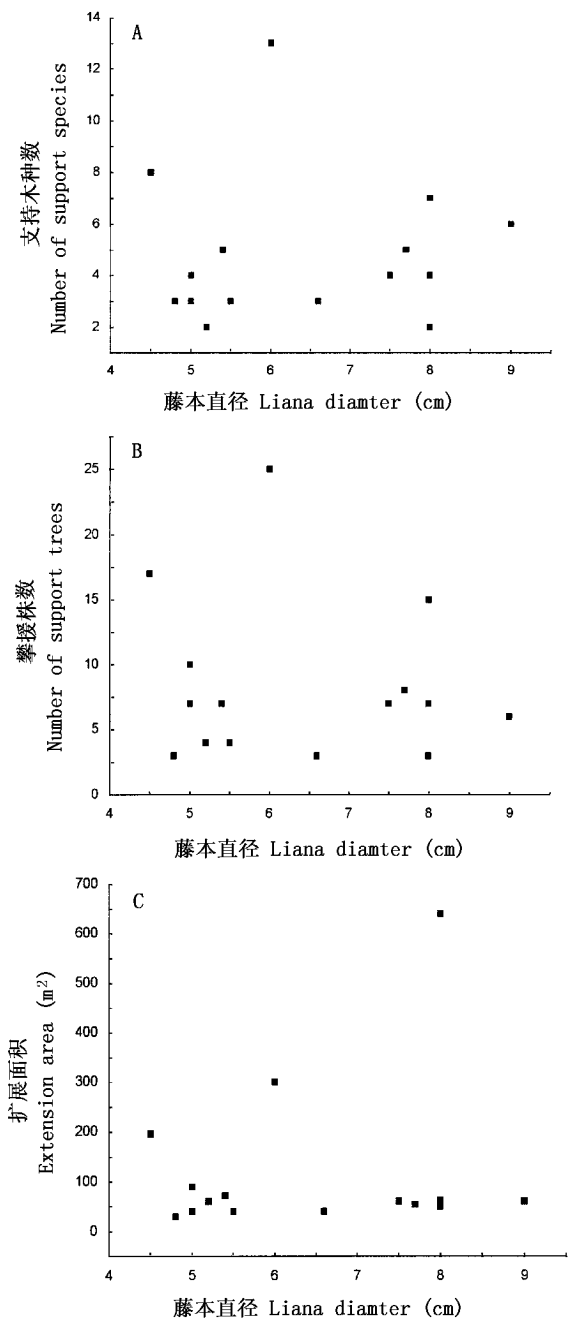


图3 广东蛇葡萄单株攀援效率

Fig.3 Climbing efficiency of individual *Ampelopsis cantoniensis* liana

的支持物表面的突出物(如树皮凸起物等),从而提高了攀援各类支持物的能力,此类藤本被认为是在具有一定林隙环境的多种类型的群落中都能获得成功的类型(Putz & Mooney, 1991)。枝卷类藤本香港黄檀与卷须类的两个藤本同属于卷曲类,但小枝的特化和灵活性显然不如卷须;尽管在节数和对支持木大小的要求上比较接近,但由于节间长明显小于后者,攀援能力弱于卷须类,之所以在群落中还占有

一定的优势,是与其相对直立的藤干和茎刺的搭靠作用的帮助有关。不定根类和吸盘类的 5 个藤本节间较短,攀援速度慢,要求较大的支持木,但节数多,弥补了节间短的不足;此外,由于要求较大的支持木,而且不定根和吸盘固着时通常需要一定的湿度条件,此类藤本通常对演替中、后期具有大型树干和郁闭度较高的群落比较适应 (Putz & Mooney, 1991; 蔡永立和宋永昌, 2000)。茎缠绕类藤本节数较少,要求中等偏小但范围较宽的支持木;尽管节间较长,但由于使用茎缠绕方式攀援,减弱了茎的攀援速度;此类藤本被认为在光照较好、小到中级支持木较多的早中期群落中出现较多 (Putz & Mooney, 1991)。

同类型不同藤本所表现出的攀援茎形态和对支持木要求的差异反映了藤本类群非亲缘关系的一面。而同种藤本株间所表现出来的差异,如忍冬、广东蛇葡萄和羊角藤个体的变异幅度很高,则表现了植物中普遍存在的可塑性 (Phenotypic plasticity) (Bradshaw, 1965; Schlichting, 1986; Scheiner, 1993),这种可塑性以及在植物体个体生长过程中所发生的变化对藤本的适应性来说显得尤为重要,因为藤本的生长过程经历了较其它生长型植物更富变化的异质生境 (Caballe, 1984)。

3.2 关于藤本单株攀援效率

藤本可以在群落的水平和垂直两个方向上穿过不同可利用资源 (Peñalosa, 1983; Putz, 1984),形成三维的空间结构,藤本的这种立体生长能力是通过攀援茎的持续生长完成的 (曲仲湘, 1964)。这一过程包括了茎生长点的定向、对支持木种类和大小的选择以及最终攀援到支持木上。这是一个十分复杂的行为生态学问题,已有不少学者用人工提供支持木的方法探讨了藤本选择行为的机理 (Darwin, 1867; Strong & Ray, 1975; Putz & Mooney, 1991; Larson, 2000; 陶建平和钟章成, 2003; 陶建平等, 2003)。作者通过对香港黄檀的观察发现其对支持木种类的选择是随机的,而对支持木大小的选择存在一定的范围,这与攀援器官攀援能力和生理要求有关 (蔡永立和宋永昌, 2001b)。

尽管攀援茎在群落中的行为过程十分复杂,但攀援茎持续活动的结果则十分清楚,或重新进入林下 (Ray, 1992)或占据群落的冠层,将多个树冠打结在一起,形成群落中特有的三维空间结构 (Castellanos *et al.*, 1992; 蔡永立和宋永昌, 2001b),这种结构常常是群落大块林窗形成的重要原因,因而影响

到群落的更新 (Putz & Mooney, 1991)。如何反映藤本在群落中这些特征,对认识和评价藤本的生态功能具有一定的意义。本文选择藤本攀援支持木的种类、数量和水平扩展面积 3 个指标来指示藤本单株攀援效率是一次尝试。通过对两个大型木质藤本广东蛇葡萄和香港黄檀的测定,我们发现前者的 3 个指标都高于后者,反映出广东蛇葡萄单株攀援效率高于香港黄檀,这基本上反映了两种藤本在群落中作用的大小。两种藤本的 3 个指标并不与藤本的胸径或年龄呈显著正相关,反映出单株攀援效率并不完全由藤本的年龄大小决定的,其影响因素可能十分复杂,包括藤本自身的特性 (如藤本的非无性繁殖能力、攀援能力)和环境因素 (支持木的数量和分布等)等方面都可能影响到单株攀援效率,因此,单株攀援效率不仅可以作为藤本在群落中作用大小的直接指标,也可以间接反映出藤本与环境 (包括支持木)的作用过程,为进一步深入研究藤本与其支持木的相互作用提供依据。

参 考 文 献

- Bradshaw AD (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advanced Genetics*, 13, 115 – 155.
- Caballe G (1984). Essai sur la dynamique des peuplements de lianes ligneuses d'une forêt du Nord-Est du Gabon. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 39, 3 – 35.
- Cai YL (蔡永立), Song YC (宋永昌) (2000). The revision of vine life form system and analysis of life forms of vines in the subtropical zone of East China (SZEC). *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 20, 808 – 814. (in Chinese with English abstract)
- Cai YL (蔡永立), Song YC (宋永昌) (2001a). Adaptive ecology of lianas in Tiantong evergreen broad-leaved forest, Zhejiang, China I. Leaf anatomical characters. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 25, 90 – 98. (in Chinese with English abstract)
- Cai YL (蔡永立), Song YC (宋永昌) (2001b). 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)
- Castellanos RL, Durán R, Guzman S, Briones O, Feria M (1992). Three-dimensional space utilization of lianas: a methodology. *Biotropica*, 24, 396 – 401.
- Darwin C (1867). On the movements and habits of climbing plants. *Journal of the Linnean Society (Botany)*, 9, 1 – 118.
- den Dubbelden KC, Oosterheek B (1995). The availability of external support affects patterns and morphology in herbaceous climbing plants. *Functional Ecology*, 9, 628 – 634.
- Larson KC (2000). Circumnutation behavior of an exotic honey-

suckle vine and its native congener: influence on clonal mobility. *American Journal of Botany*, 87, 533 – 538.

Peñalosa J (1983). Shoot dynamics and adaptive morphology of *Ipomoea phillomega* (Vell.) House (Convolvulaceae), a tropical rainforest liana. *Annals of Botany*, 52, 737 – 754.

Putz FE (1984). The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, 65, 1713 – 1724.

Putz FE, Mooney HA (1991). *The Biology of Vines*. Cambridge Press, Cambridge, 1 – 353.

Qu ZX (曲仲湘) (1964). A preliminary study on the twinning vines in southern mountain forest of China. *Acta Phytoecologica & Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学丛刊), 2, 1 – 9. (in Chinese with English abstract)

Ray TS (1992). Foraging behavior in tropical herbaceous climbers (Araceae). *Journal of Ecology*, 80, 189 – 203.

Richards PW (1952). *Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, London, 102 – 108.

Scheiner SM (1993). Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 24, 35 – 68.

Schlichting CD (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 17, 667 – 693.

Strong DR, Ray TS (1975). Host tree location behavior of a tropical vine (*Monstera gigantea*) by skototropism. *Science*, 190, 804 – 806.

Tao JP (陶建平), Zhong ZC (钟章成) (2003). Effects of support angles on the morphology and growth in the herbaceous climber *Trichosanthes kirilowii*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 23, 1 – 7. (in Chinese with English abstract)

Tao JP (陶建平), Zhong ZC (钟章成), Huang L (黄林) (2003). The responses of *Momordica charantia* at different modular levels to the changes of support diameter. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 27, 86 – 92. (in Chinese with English abstract)

责任编辑：常 杰 责任编辑：刘丽娟