

# 外界支持物对绞股蓝种群觅养行为和繁殖对策的影响

何维明, 钟章成

(西南师范大学生命科学学院, 重庆 400715)

**摘要:** 绞股蓝 (*Gynostemma pentaphyllum*) 是一种攀援植物, 自然条件下攀附其它植物向上生长。利用实验生态学方法, 设置两种处理, 即有外界支持物 (简称支持物) 的直立生长和无支持物的伏地生长 (模拟绞股蓝寻找到和找不到支持物的两种生长情况), 以探讨支持物对绞股蓝种群觅养行为和繁殖对策的影响。结果表明: (1) 支持物能显著影响叶片生物量比、卷须生物量比、分枝率、比叶面积、叶生物量/支持结构生物量比和叶柄角度, 这些影响既体现了绞股蓝种群对异质光环境的生态适应, 又反映了伏地生长种群对支持物的“寻找”; (2) 支持物能显著影响繁殖分配、繁殖指数、繁殖效率指数、繁殖比率和繁殖产量, 这暗示了支持物可显著影响绞股蓝种群的繁殖对策; (3) 绞股蓝种群的不同性状对支持物的敏感性存在差异; (4) 支持物正是通过改变绞股蓝种群的光资源环境和生长方式进而影响其觅养行为和繁殖对策。

**关键词:** 绞股蓝种群; 攀援植物; 外界支持物; 觅养行为; 繁殖对策

## Effects of external support on the foraging behavior and reproductive strategies in *Gynostemma pentaphyllum* populations

HE Wei-Ming, ZHONG Zhang-Cheng (Faculty of Life Sciences, Southwest China Normal University, Chongqing 400715, China)

**Abstract:** *G. Pentaphyllum*, as a climbing plant, utilizes its surrounding plants as external support for upright growth under natural conditions. To examine the effects of the external support on foraging behavior and reproductive strategies in the *G. pentaphyllum* populations, two types of treatments, i. e. erect growth with external support, and prostrate growth without external support, were created to simulate their success and failure in encountering support using experimental ecological methods. The results showed as follows: (1) External support could significantly affect blade biomass ratio, tendril biomass ratio, branching ratio, specific leaf area, blade biomass/support biomass, and petiole angle. The influences can embody the ecological adaptation of *G. pentaphyllum* populations to heterogeneous light environments, and reflect the “research” of the population with prostrate growth for support as well. (2) External support could significantly influence reproductive allocation, reproductive index, reproductive efficiency index, reproductive ratio, and reproductive output. It implies that external support may significantly affect reproductive strategies of the populations. (3) The different characteristics of the populations had various sensitivity to external support. (4) It was through changing their light resource environments and growth means that external support affected foraging behavior and reproductive strategies in the *G. pentaphyllum* populations.

**Key words:** *G. pentaphyllum* populations; climbing plant; external support; foraging behaviour; reproductive strategies

文章编号: 1000-0933(2001)01-0047-04 中图分类号: Q145, Q948. 1 文献标识码: A

基金项目: 国家自然科学基金项目资助 (批准号: 39870160)

收稿日期: 1998-10-12; 修订日期: 1999-04-17

作者简介: 何维明 (1970-), 男, 四川人, 博士。主要从事植物生态学研究。

攀援植物(Climbing plants)是一个特殊的类群。维管植物中,近一半的科包含有一种以上的攀援植物<sup>[1]</sup>。由于攀援植物缺乏直立生长能力,因此它们通常利用自然群落中的其它植物向上生长,直到植冠表面。所以能否找到适合的外界支持物以及能否有效地攀援则是制约攀援植物生长行为的重要因素,外界支持物的可利用性和空间位置决定了它们在植物群落中的空间分布格局<sup>[2,3]</sup>。19世纪以来,国外许多生物学家、生态学家相继研究过攀援植物,涉及对象主要集中在热带藤本和温带木质藤本,而对其它攀援植物的研究较少<sup>[2]</sup>。国内仅有极少数学者开展过这方面研究<sup>[4]</sup>。虽然绞股蓝作为一种常见的攀援植物广泛分布在我国南方各省,但对其种群生态学的研究刚开始,如数量动态、次生代谢产物等<sup>[5,6]</sup>。

为研究外界支持物和光资源的可利用性对绞股蓝种群行为的影响,开展了一些野外实验。本文报告外界支持物对它的影响。通过提供支持物和无支持物两种处理,模拟绞股蓝寻找到支持物和找不到支持物的两种生长方式,以探讨外界支持物对绞股蓝种群生物量分配、形态特征、生长和繁殖特征的影响。

随着行为生态学的迅速发展,“foraging”一词频繁出现在生态学领域。Slade等<sup>[7]</sup>、Hutchings等<sup>[8]</sup>、de Kroon等<sup>[9]</sup>、Silvertown<sup>[10]</sup>等先后对此术语给予过明确定义。由于国内学者对此术语的理解存在差异,因此有不同翻译,如觅养、觅食<sup>[11,12]</sup>。繁殖对策(Reproductive strategies)是植物在生活史过程中,通过最佳资源分配,以其特有的繁殖属性去适应环境,提高适合度的自组织过程<sup>[13,14]</sup>。

## 1 材料和方法

**1.1 研究物种** 绞股蓝为葫芦科绞股蓝属多年生攀援植物,是该属中分布最广、变化最大的一个种,主要分布于海拔300~3200 m的地区。西南地区是它分布与分化的中心<sup>[15]</sup>。

**1.2 实验设计** 1996年春,在重庆缙云山选择一个同质的旷地(10 m×10 m),从中挑选大小相近的绞股蓝40株进行标记,并随机选择20株以竹(直径为0.5~1.0 cm)作为外界支持物让其沿竹杆直立生长,所有的直立绞股蓝植株构成实验种群1(有支持物种群);另外20株缺乏支持物而伏地生长,构成实验种群2(无支持物种群)。实验期间人工管理,确保实验植株正常生长。9月上旬从每一实验种群中选择10株绞股蓝,测量其分枝角度并收割,用塑料袋封装迅速带回室内。将植株分成叶片、叶柄、卷须、主茎、花序5部分,用δ-T面积仪(荷兰生产)测定叶面积(精度为0.01 cm<sup>2</sup>),然后将各部分放入80℃干燥箱烘至恒重,用电子天平(精度为0.001 g)称叶片、叶柄、卷须、主茎和花序干重。计算下列指标:生物量分配比(Biomass allocation ratio)=某一部分生物量/总生物量;平均相对生长速率(Mean relative growth rate)=单位时间单位参照量对应的增加量,它包括生物量平均相对生长速率和叶面积平均相对生长速率<sup>[2]</sup>;分枝率(Branching ratio, BR)=单位主茎长度上的侧枝数;比叶面积(Specific leaf area, SLA)=叶面积/叶生物量<sup>[2]</sup>;繁殖分配(Reproductive allocation, RA)=繁殖器官生物量/总生物量<sup>[16]</sup>;繁殖效率指数(Reproductive efficiency index, REI)=繁殖单元数量/总生物量<sup>[17]</sup>;繁殖指数(Reproductive index, RI)=繁殖器官生物量/非繁殖器官生物量<sup>[17]</sup>;繁殖比率(Reproductive ratio, RR)=总花数/总生物量<sup>[18]</sup>。

**1.3 统计分析** 利用成组比较法(STATISTICA软件包)分析外界支持物对绞股蓝种群觅养行为和繁殖对策的影响是否显著,用Pearson积矩相关系数法确定繁殖特征间的相关性。

## 2 结果与分析

### 2.1 外界支持物对生物量分配的影响

种群2的叶片生物量比和卷须生物量比显著大于种群1( $p<0.05$ ),而两种群在叶柄、主茎和支持结构(包括叶柄、卷须和主茎)中的生物量投资比例无显著差异( $p>0.05$ )(表1)。种群2伏地生长,增加卷须投资意味着增大了它寻找到外界支持物的可能性。种群2的叶片生物量比显著增大( $p<0.05$ ),这与生境中光资源的空间分布密切相关,因为有支持物时植物向上生长,叶片相互遮荫较少,受光良好,相反,叶片间相互阴蔽增多,种群2通过增大光合结构的投资来捕获必需的光资源,即改变生物量分配格局对光环境作出有效响应。因此,这些差异可能是绞股蓝种群适应不同环境而在生物量分配上表现出的差别响应。

### 2.2 外界支持物对形态特征的影响

外界支持物对绞股蓝影响分枝率、比叶面积、叶生物量/支持结构生物量比和叶柄角度( $p<0.05$ )(表2)。无支持物(种群2)时,绞股蓝通过分枝率的提高而增大寻找到外界支持物的可能性。种群间比叶面积的显

著差异表明:有支持物(种群 1)时,种群通过增大单位生物量的叶面积捕获光能,无支持物(种群 2)时,通过增加叶片厚度适应弱光环境。叶生物量/支持结构生物量比的显著差别则体现了种群间生物量再分配格局的差异。叶柄角度的显著差异则意味着,有支持物时,叶片斜向上生长,相反则直立生长。

表 1 外界支持物对绞股蓝种群生物量分配(%)的影响

Table 1 Effects of external support on biomass allocation in *G. pentaphyllum* populations

种群 Population	叶片生物量比 BBR	叶柄生物量比 PBR	卷须生物量比 TBR	主茎生物量比 MSBR	支持结构生物量比 SBR
种群 1 Population 1	44.60±4.54% b	5.56±0.67% a	2.79±0.25% b	23.55±2.01% a	31.90±1.95% a
种群 2 Population 2	51.86±5.54% a	5.03±0.55% a	3.41±0.32% a	22.08±1.84% a	30.52±3.81%a

相同字母表示种群间差异不显著,不同字母表示差异显著( $p=0.05$ )。所有数值均为平均值±1 标准误( $n=10$ )。The values sharing the same letter are not significant, and vice versa ( $p=0.05$ ). Data = means ± 1SE ( $n=10$ ). BBR = balde biomass ratio, PBR = petiole biomass ratio, TBR = tendril biomass ratio, MSBR = main stem biomass ratio, SBR = support biomass ratio

表 2 外界支持物对绞股蓝种群形态特征的影响

Table 2 Effects of external support on morphological characteristics in *G. pentaphyllum* populations

种群 Population	分枝率 BR(No/cm)	比叶面积 SLA(m <sup>2</sup> /kg)	叶生物量/支持结构生物量 Leaf biomass/support biomass(g/g)	叶柄角度 Petiole angle(°)
种群 1 Population 1	0.26±0.03 b	38.37±5.24 a	1.42±0.21 b	45.50±7.75 b
种群 2 Population 2	0.42±0.07 a	31.93±4.23 b	1.73±0.33 a	82.46±9.28 a

相同字母表示种群间差异不显著,不同字母表示差异显著( $p=0.05$ )。所有数值均为平均值±1 标准误( $n=10$ )。The values sharing the same letter are not significant, and vice versa ( $p=0.05$ ). Data = means ± 1SE ( $n=10$ )

2.3 外界支持物对平均相对生长速率的影响

两种种群间生物量平均相对生长速率和叶面积平均相对生长速率均无显著差异( $p>0.05$ )(表 3)。这种格局表明:生物量或叶面积的相对增加量较为稳定,外界支持物对平均相对生长速率无显著影响,因此平均相对生长速率可能具有种的特异性。

2.4 外界支持物对繁殖特征的影响

从表 4 可知,外界支持物对绞股蓝种群的繁殖分配、繁殖指数、繁殖效率指数、繁殖比率、繁殖产量(包括总花数和花序生物量)均有明显促进作用( $p<0.05$ )。由于这些特征与植物的潜在繁殖能力和繁殖资源利用效率密切相关,因此外界支持物对绞股蓝种群的潜在繁殖能力和繁殖资源利用效率也有显著影响,从而深刻影响其繁殖对策(表 4)。

表 3 外界支持物对绞股蓝种群平均相对生长速率的影响

Table 3 Effects of external support on mean relative growth rate in *G. pentaphyllum* population

种群 Population	生物量平均 相对生长速率 Mean relative growth rate of biomass (mg/g·d)	叶面积平均 相对生长速率 Mean relative growthrate of leaf area(mm <sup>2</sup> /cm <sup>2</sup> ·d)
种群 1 Population 1	18.35±5.75 a	203.25±45.39 a
种群 2 Population 2	17.67±5.961 a	215.47±39.89 a

相同字母表示种群间差异不显著,不同字母表示差异显著( $p=0.05$ )。所有数值均为平均值±1 标准误( $n=10$ )。The values sharing the same letter are not significant, and vice versa ( $p=0.05$ ). Data = means ± 1SE ( $n=10$ ).

3 讨论

外界支持物通过改变绞股蓝种群的光资源环境和生长方式,进而影响其行为特征。叶片和卷须生物量分配的显著差异一方面反映了绞股蓝种群对异质光环境的生态适应,另一方面揭示了无支持物绞股蓝种群通过提高攀援结构(卷须)的资源投资,增大“获得”外界支持物可能性的生物学特性。达尔文曾经指出:攀援植物把更多的资源分配到茎的长度而不是直径上<sup>[3]</sup>,因为茎的延长有利于攀援植物寻找到外界支持物,到达冠层表面。因此,生物量分配的可塑性具有适应意义。

外界支持物能显著影响绞股蓝种群的形态特征(表 2)。比叶面积和叶柄角度的改变,是绞股蓝种群对不同光环境积极响应的具体体现,分枝率的显著提高则是无支持物绞股蓝种群“希望”得到外界支持物的一种表现。

表 4 外界支持物对绞股蓝种群繁殖特征的影响

Table 4 Effects of external support on reproductive traits in *G. pentaphyllum* populations

种群 Population	繁殖分配 RA(g/g)	繁殖指数 RI(g/g)	繁殖效率指数 REI(No/g)	繁殖比率 RR(No/g)	花序生物量(g) Inflorescence biomass	总花数(No) Total flowers
种群 1 Population 1	0.24±0.04 a	0.33±0.08 a	1.22±0.22 a	5.20±0.41 a	462.6±102.5 a	2324±371 a
种群 2 Population 2	0.17±0.06 b	0.22±0.09 b	0.81±0.27 b	4.62±0.42 b	302.7±152.4 b	1396±704 b

相同字母表示种群间差异不显著,不同字母表示差异显著( $p=0.05$ )。所有数值均为平均值±1 标准误( $n=10$ )。The values sharing the same letter are not significant, and vice versa( $p=0.05$ ). Data=means±1SE( $n=10$ ).

觅养行为是植物具有的基本行为特征,是同资源获得对策相联系的一个术语<sup>[9]</sup>。den Dubbelden 认为:分配格局和形态特征可塑性可能是攀援植物对寻找外界支持物的适应性反应<sup>[2]</sup>。本文结果证实了这一点。此外,生物量分配、形态特征和生长反应的差别响应意味着绞股蓝种群的不同性状对外界支持物的敏感性存在差异。

支持物的有无对绞股蓝种群的繁殖特征具有显著效应(表 4)。繁殖对策的改变体现了绞股蓝种群对不同生长环境的响应,因为繁殖对策是生态对策的一个方面。有支持物时,绞股蓝种群的繁殖适应特征是低消耗,高效率;反之为高消耗,低效率。相关分析表明繁殖特征间,具有极好的相关性( $r=0.99$ )。

攀援植物是一个特殊的类群,是长期进化、自然选择的结果,支持物是它正常生长的需要。因此,外界支持物是攀援植物必需的一种资源,它们正是通过特殊的“迁移”和“选择”方式获得这种资源。支持物的支持方式多种多样,从水平到直立,不同的支持角度都是连续变化的因素,垂直向上生长和伏地生长仅代表生长方式的两个极端,在它们中间可能存在一系列连续过渡体,对此有待开展广泛、深入的研究。

参考文献

[1] Gnetry A. The distribution and evolution of climbing plants. In: F E Putz, *et al*, eds. *The Biology of Vines* Cambridge University Press, Cambridge, 1991. 3~42.

[2] den Dubbelden K. Growth and allocations in herbaceous climbing plants. Ph D thesis, Utretch University, the Netherlands, 1994, 1~75.

[3] den Dubbelden K, Oosterbeek M J. The availability of external support affects allocation patterns and morphology in herbaceous climbing plants. *Functional Ecology*, 1995, **9**(4): 628~634.

[4] 曲仲湘. 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*, 1964, **2**(1): 1~9.

[5] 何维明, 钟章成. 绞股蓝枝种群的数量动态特征. *西南师范大学学报*, 1998, **23**(3): 311~316.

[6] 何维明, 钟章成. 绞股蓝种群次生代谢产物的动态及其生态学意义. *云南植物研究*, 1998, **20**(4): 434~438.

[7] Slade A J, Hutchings M J. The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *J. Eco.*, 1987, **75**(1): 95~112.

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

[9] de Kroon H, Hutchings M J. Morphological Plasticity in clonal plants: The foraging concept reconsidered. *J. Eco.*, 1995, **83**(1): 143~152.

[10] Silvertown J. Plant phenotypic plasticity and non-cognitive behaviour. *TREE*, **13**(7): 255~256.

[11] 王昱生, 盖晓春. 羊草无性系植物种群觅养生长格局与资源分配的研究. *植物生态学报*, 1995, **19**(4): 293~301

[12] 董 鸣. 资源异质性生境中的植物克隆生长: 觅食行为. *植物学报*, 1996, **38**(10): 825~935.

[13] 何维明, 钟章成. 植物繁殖对策的概念及其研究内容. *生物学杂志*, 1997, **14**(4): 1~3.

[14] 钟章成. 植物种群的繁殖对策. *生态学杂志*, 1995, **14**(1): 37~42.

[15] 吴征镒, 陈书坤. 中国绞股蓝属的研究. *植物分类学报*, 1983, **21**(4): 355~367.

[16] Bazzaz F. Reproductive allocation and reproductive effort in plants. In: M Fenner, ed. *Seeds: The Ecology of regeneration in plant communities*. C A B, Wallingford, Oxon, UK. 1992, 1~26.

[17] Aronson J, Kigel J, Shmida A. Reproductive strategies in desert and Medeterranean populations of annual plants with and without water stress. *Oecologia*, 1993, **93**(3): 336~342.

[18] Garbutt K, Bazzaz F A. The effects of elevated CO<sub>2</sub> on plants. III. Flower, fruit and seed production and abortion. *New Phytol.*, 1984, **98**(3): 433~446.