第 21 卷第 2 期
2001 年 2 月

生 态 学 报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol. 21, No. 2
Feb., 2001

浙江天童常绿阔叶林香港黄檀的生态适应特征和行为

蔡永立[1,2], 宋永昌[2]

(1. 华东师范大学地理系, 教育部城市与环境遥感考古开放实验室; 2. 华东师范大学环境科学系, 上海 200062)

摘要: 通过对芽的类型和活动、攀援茎的形态、径级分布和格局、攀援能力和立体结构及其与支持木关系的测定分析, 探讨了香港黄檀的生态适应特征和行为。结果如下: ①芽按活动时间分为春芽和夏芽; 两类芽均可形成长枝(攀援枝)或短枝, 但在活动持续时间和抽生攀援的长度方面存在明显差异; 林内不定芽(主要为春芽)的活动和适应生长是老藤更新的重要途径。②攀援枝的节数和节间长度分别为短枝的 7 倍和 6.5 倍, 而且易受光照等条件的影响; 林缘攀援枝的分枝率是林内的 5 倍。③径级分布反映出种群随群落演替而老化, 香港黄檀属群落早期藤本。④对支持木种类表现出一定的选择性, 马尾松是其中被攀援最多的支持木, 这主要与香港黄檀的生理、生长要求和马尾松枝型特点等有较大的关系。⑤具有较强的攀援能力, 单株在群落中平均可攀援乔木层大树 5 株, 最多可达 15 株, 水平扩展面积平均为 54m^2, 最大可达 260m^2; 藤本通过攀援与支持木形成的空间结构, 构成群落的特殊层片, 其群落学意义值得进一步研究。

关键词: 香港黄檀; 生态适应性; 行为; 亚热带常绿阔叶林

Adaptive characteristics and behavior of *Dalbergia millettii* liana in subtropical evergreen broad-leaved forest of eastern China

CAI Yong-Li[1,2], SONG yong-Chang[2] (1. *Department of Geography, East China Normal University Open Research Laboratory of Urban and Environmental Remote Sensing Archeology, Shanghai* 200062, *China*; 2. *Department of Environmental Science, East China Normal University, Shanghai* 200062, *China*)

Abstract: Based on analysis of types and dynamics of buds, morphology and space structure of branches, the ecological adaptation and behavior of *Dalbergia millettii* liana in the subtropical evergreen broad-leaved forest of eastern China were studied. The results are as follows: (1)Both spring bud and summer bud may form the climbing or short branch, but there are great differences in the activity duration of bud and the branch length formed. Regeneration of old liana trunk will be mainly completed by adaptive growth of adventitious buds on it. (2)Node number and internode leggth of climbing branch are 7 and 6.5 times more than those of short branch, respectively. And they are easily influenced by light. Branching ratio of climbing brance at the edge of forest is 5 times greater than that in the inner forest. (3)Age structure of the liana population grows older with the succession of community, and *D. millettii* still belongs to an early liana of community. (4)*D. millettii* has some selective requirement to its hosts, among which *Pinus massaniana* is most often climbed by the liana. (5)The climbing capacity of *D. millettii* is strong. Individual liana may climb 2~15 tree plants and its horizontal expansion area varies from 24m^2 to 260m^2.

Key words: *D. millettii*; Liana; ecological adaptation; behavior; subtropical evergreen broad-leaved forest

文章编号: 1000-0933(2001)02-0216-09 **中图分类号**: Q948.1, S718.5 **文献标识码**: A

藤本植物的特殊生长方式很早就引起达尔文[1]的注意, 其后又有不少学者对藤本的形态和行为展开

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(批准号为 30070136)

收稿日期: 1999-05-20; **修订日期**: 2000-02-25

作者简介: 蔡永立(1968-), 男, 安徽怀远人, 博士, 主要从事植被生态和环境演变方向的研究。

万方数据

了研究[2~10],揭示出藤本中许多有趣的适应生态学和行为生物学问题。藤本植物也是热带、亚热带森林的一个突出而显著的特点[11~13],在群落中具有多方面的作用,如将多个树冠打结在一起[14~18]、形成群落特有的层片;与其他树木竞争营养、是树木死亡的重要原因[17,19],作为动物活动的桥梁和食物的重要组成部分[20,21],在攀援过程中与支持木之间从简单的搭靠到剧烈的竞争[11]等。

藤本植物的形态、行为及其与支持木关系的研究,不仅是一个生态学问题,而且涉及到生物学的基本理论,如运动和行为。但是,由于藤本形态和分布方式的特殊性,给实际操作带来很多不便,过去的研究大多为定性描述,而且主要集中在对热带藤本的研究,系统的、定量的研究不多;对亚热带藤本生态学的研究更显不足。为此,本项研究以亚热带分布较为广泛的香港黄檀为材料,通过对其攀援茎的形成、形态和行为,径级分布和格局及其与支持木之间的关系等较为系统的观察和测定,分析该种藤本的形态和行为特征,以便更深入地探讨亚热带藤本的生态适应机制和行为生物学。

1　材料和方法

1.1　研究区概况

香港黄檀(*Dalbergia millettii*)为长江以南亚热带森林和灌丛中常见的藤木,属小枝卷曲类大型落叶木质藤本[22]。在天童森林公园香港黄檀可见于常绿阔叶林的各个演替阶段,尤以山脊灌丛和有人为干扰的次生林中数量和密度最大,在群落中通常攀援到群落的冠层之上。天童森林公园位于浙江省鄞县东南部,北纬 29°48′N,东径 121°47′E。生境的基本情况见宋永昌[23](1995)。

1.2　研究方法

1.2.1　芽和茎的观测　在样地内随机选择 10 株、每株选择 2 枝上年生枝,挂牌标记,观测芽的活动情况并在枝条停止生长后,每株选择 2 枝当年生枝,统计测定每枝的节数、节的长度和总长。

1.2.2　藤本和支持木分布格局、种间关系的调查和测定　样地设置,由于香港黄檀在群落中总体密度较低,数量不多,为易于比较,本文选择常绿阔叶林演替 3 个阶段香港黄檀分布较集中的地段设置样地,基本情况见表 1。用 5m×5m 的样方取样,并逐株记录、测定香港黄檀的基径、座标,以及攀援的和未被攀援的支持木的种类、高度、胸径和座标。种间相关分析和格局检验按张金屯[24]介绍的方法。

1.2.3　单株或无性系行为和结构的观测　选择样地中香港黄檀单株,用座标法测定主枝和主要侧生攀援枝的生长开始点、转折点及其对地面垂直投影座标,并记录攀援的支持木的种类和分布层次。

表 1　3 块样地的基本情况

Table 1　Summary of three *Dalbergia millettii* stands

样地号 Type	样地面积(m²) Area of stand	海拔(m) Alt.	坡向 Exposure	坡度(°) Slope	数目(株) Number	香港黄檀胸径总和(cm) Sum of *DBH*	密度(株/m²) Density
样地 Ⅰ Stand Ⅰ	1000	140	ES10	30~35	126	305.7	0.126
样地 Ⅱ Stand Ⅱ	825	300	WN	25~30	60	289.3	0.073
样地 Ⅲ Stand Ⅲ	600	450	WS	30	15	59.7	0.025

* *DBH*-Diameter of breast height

2　结果与分析

2.1　枝条的形成

2.1.1　芽的类型和活动　香港黄檀芽的类型可按其抽生枝条的时间不同分为两类,一类为春天抽枝的芽称为春芽,另一类为夏天抽枝的芽称为夏芽。春芽主要由上年生攀援枝的腋芽、短枝的顶芽和腋芽,以及多年生或老藤茎上的不定芽组成。夏芽由当年春天抽生枝条的腋芽、多年生老藤茎上的不定芽组成。春芽和夏芽均可抽生长枝或短枝,长枝的幼嫩部分可用来卷曲缠绕支持木,称之为攀援枝。

春芽活动的高峰期通常在 3 月中下旬,与春天温度的回暖有关;夏芽活动的高峰期则在 8 月上旬左右,这与本区降雨的第 2 个高峰期相对应。两类芽在活动持续的时间,日抽生枝条长度等方面存在着明显的差异(见表 2)。抽生攀援枝的春芽活动持续时间长,在生长期间所遇到的温湿度等生态因子变化大,枝条日增长速度变幅大,春芽抽生的攀援枝的日均增长速度和年均抽枝长度低于夏芽抽生的攀援枝,这主要是

由于夏芽活动期间温度和降雨同期，有利于枝条生长的缘故。

春芽中，老藤茎上的不定芽通常萌生长的攀援枝；上年生攀援枝上的腋芽也以抽生攀援枝为主，但也形成短枝。短枝上的顶芽和腋芽一般继续抽生短枝，但也抽生攀援枝(可能受到某种因素的刺激)。春芽的生长点在不断抽生藤茎的同时，也同时抽生叶和孕育夏芽。夏芽的活动由于处在高温高湿期，因此，抽生的萌枝和攀援枝较多。

表 2 春芽和夏芽活动分析

Table 2 Analysis on activities of spring and summer buds

芽的类型 Type of bud	抽芽时间 Date of sprouting	芽持续时间(月) Duration of bud activity(Month)	攀援枝日均增长率(cm/d) Daily mean growth rate of climbing branch(Maximum)	年均生长长度(cm) Yearly mean growth length of climbing branch Max
春芽 Spring bud	24/3/97	3～4	0.8±0.7(3.8)	55±29(120)
夏芽 Summer bud	10/8/97	2	1.5±0.4(2.3)	78±30(110)

2.1.2 光照对芽活动的影响 顶芽活动一段时间后，下侧腋芽也抽生侧生攀援枝，腋芽的活动明显受到光照的调节。对上年生攀援枝上春芽和当年生春枝上夏芽活动情况的统计发现，处于林缘的攀援枝，其腋芽的抽生率较高，接近 50%；而林内攀援枝腋芽的抽生率不到 10%(表 3)，这可能是林内光照弱，腋芽抽生数量减少有利于节约养料，促进主枝的快速伸长，完成超越生长，以获得适宜的光照。林下抽生的枝条通常比林缘的更为柔弱，因此获得必要的支持对其进一步快速生长是十分重要的，否则不能自立，易被折断。

表 3 林内、林缘攀援枝芽活动分析

Table 3 Analysis on activities of climbing branch buds in inner and at edge of forest

	林缘 At edge of forest		林内 In inner forest	
	休眠芽 Dormant bud	活动芽 Active bud	休眠芽 Dormant bud	活动芽 Active bud
上年生攀援枝①(%)	39.5	60.5	4.8	95.2
当年生春枝②(%)	46.2	53.8	10.2	89.8

①2-year old climbing branch；②1-year old spring climbing branch。

2.1.3 不定芽与老藤茎的更新 老藤茎的更新由不定芽的活动完成。香港黄檀的萌蘖能力很强，这与老藤茎从下至上均有不定芽的活动有关。林下老藤茎上抽生的枝条早期主要靠老藤茎提供养料，叶片的光合功能较弱。枝条的生长方向常不固定，在林内可见水平、迂回等方式生长的枝条，这可能由于枝条在生长过程中需要一定光照，而林内光照又不稳定所致。

通常林内老藤干上有大量的不定芽活动，但形成的大多数枝条寿命较短或发育不良最终转化为供老藤干搭靠使用的枝刺。只有少数突发形成的枝条，靠主干提供的营养快速抽生，遇适宜支持后可攀援生长至森林冠层，形成次生干部，久之可替代主干，完成更新。未遇适宜支持则可在林下适应生存，水平生长，寻找适宜光照，从而形成横向枝系。但也有不少萌枝未遇适合光照和支持，不能持久而渐枯死。

2.2 枝条的形态和活动

无论是春芽，还是夏芽，均可抽生攀援枝和短枝(表 4)。攀援枝的功能就是攀援并超越生长，最终获得冠层空间，因此其形态必须适应这一功能的需要。从发育上看，攀援枝上叶的抽生时间推迟，叶的发育也不够完全。从形态上看，攀援枝节间长度和节数大大超过短枝，分别是后者的 7 倍和 6.5 倍。短枝主要由攀援枝上产生，也可由上年生短枝的顶芽继续抽生形成，短枝在抽生过程中，叶片也同时形成，因此其作为光合营养枝的功能是比较明显的。短枝的节间很短，一般不超过 1.0cm；节数也不多，一般不超过 5 节(表 4)。

攀援枝(包括侧生攀援枝)的前端幼嫩部分象卷须一样具有卷曲攀援的功能，一旦遇到适宜的支持木便螺旋状卷曲缠绕，固定支持木；未遇支持木的特别是侧生攀援枝，头部自卷曲生长，基部未卷曲部位抽叶作为光合枝，顶芽损伤或死亡。若顶芽停止生长或死亡，紧靠顶芽下部的腋芽可代替顶芽继续生长。

光照强弱对枝条形态也有不同程度的影响，相对而言对节数的影响较小，而对节间长度的影响较大；

对短枝的影响较小,对攀援枝的影响较大(见表 4,图 1)。不同年龄攀援枝节间长度有一定的变化,但差异不显著(见图 2)。

表 4　林内和林缘当年生枝节间长度和节数的比较

Table 1　Comparison of internode length and node number of 1-year old branch between in inner and at edge of forest

枝条类型 Type		平均节间长度(cm) Mean internode lengeth (Maximum)	变异幅度 *CV*(%)	单芽当年形成平均节数 Mean node number/bud (Maximum)	变异幅度 *CV*(%)
攀援枝	林内 In inner of forest	4.6±1.2(8.5)	26.1	25±6(42)	24.0
Climbing branch	林缘 At edge of forest	2.1±1.1(5.0)	52.4	23±11(40)	47.8
短　枝	林内 In inner of forest	0.5±0.1(1.0)	20.0	3.5±0.8(5)	22.8
Short branch	林缘 At edge of forest	0.3±0.15(0.6)	50.0	4.0±0.8(5)	20.0

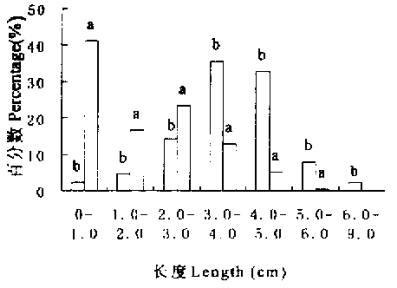

图 1　林内(a)和林缘(b)攀援枝节间长度比较

Fig. 1　Comparison of internode length of climbing branch in inner(a) and at edge(b) of forest

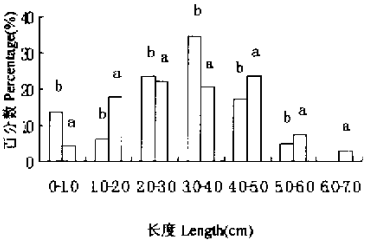

图 2　不同年龄攀援枝节间长度比较

Fig. 2　Comparison of internode length between the one-year(a) and two-years(b) old branch

2.3　径级特征和分布格局

2.3.1　径级特征　香港黄檀的藤干是由攀援茎发育增粗而成,其形成层可能来源于副额形成层,而非由正常的次生形成层形成,茎的形状为多棱形,看不出正常的同心年轮,因此其实际年龄不易确定,径级大小也并非与年龄呈直线相关。尽管如此,本文对径级分布所做的统计分析仍能看出其种群的发展趋势(图 3～图 5)。本文所选的 3 块样地基本上代表了常绿阔叶林的 3 个不同演替阶段(表 1)。香港黄檀的径级分布在群落所处的不同演替阶段显然是不同的。样地 Ⅰ 属常绿阔叶林演替的前期阶段,香港黄檀径级主要以小径级(<3.0cm)为主,从图 3 径级分布图看,属于增长型。样地 Ⅱ 为演替阶段属中前期,群落中仍有一定数量的马尾松分布。其中中等径级的植株占一半以上,径级呈正态分布,年龄结构趋于合理稳定(图 4)。样地 Ⅲ 属常绿阔叶林演替中后期阶段,马尾松退出群落;香港黄檀主要为大径级的藤茎组成,林下缺少实生幼藤,种群表现出老龄化(图 5)。

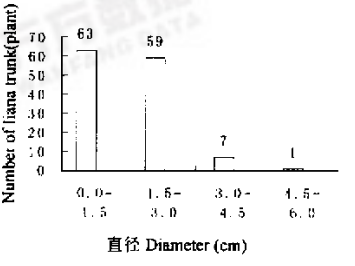

图 3　香港黄檀在样地 Ⅰ 中径级分布图

Fig. 3　Diameter class distribution of *D. millettii* in stand Ⅰ

香港黄檀为喜光藤本,通常分布于林缘或群落上层;在本区,群落演替的早期阶段,马尾松数量较多,马尾松稀疏的树冠,有利于光线的透入;这种生境适于香港黄檀侵入和生长。此外,早期群落的中下层具有较多小的支持木适宜于香港黄檀攀缘,有助于其攀援成功。随着群落的演替,马尾松逐渐减少,并最终退出群落;群落郁闭度增大、透光变差;群落中下层缺乏中小径级支持木,这不利于香港黄檀种子的萌发和藤条

万方数据

的穿越;老藤萌枝也由于缺少适宜的支持,很难在短时间内抵达冠层,获取适宜的光照,不易攀援成功;即使有少数萌枝抵达冠层,也因常绿树种的不断长高,把香港黄檀枝系抬的越来越高,其代价也是巨大的。因此,其更新受阻。

2.3.2 分布格局 在亚热带森林中,大多数藤本植物个体的数量在整个群落中仅占很小的比例,有些种类只在群落的某些地段具有较高的密度。香港黄檀种群个体的密度受到群落类型等因素的影响,在早期群落中个体的密度可达 126 株/1000m^2,但处于演替后期的群落其密度不到 25 株/1000m^2。通过对样地 Ⅰ 和 Ⅲ 中香港黄檀种群格局分析发现,分布格局也与群落演替的阶段有关。如样地 Ⅰ 中为随机分布,样地 Ⅲ 中,则是集群分布上。这可能由于在群落的早期阶段光照好、适宜的支持木多,随机侵入的香港黄檀的种子容易萌发和攀援成功所致。而在群落演替的后期阶段群落密闭度高,种子侵入难以获得成功,老的个体也因支持木种类的变化,退缩或残留在群落某些区域,测定结果表现为集群分布的特点(见表 5 和表 6)。

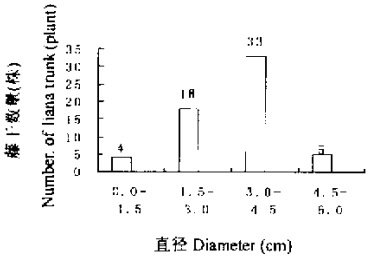

图 4 香港黄檀在群落 Ⅱ 中径级分布图

Fig. 4 Diameter class distribution of *D. millettii* in stand Ⅱ

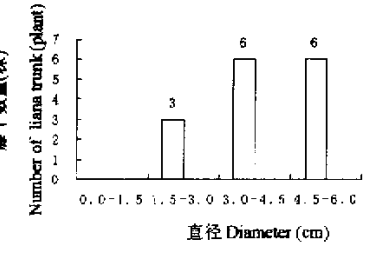

图 5 香港黄檀在样地 Ⅲ 中径级分布图

Fig. 5 Diameter class distribution of *D. millettii* in stand Ⅲ

2.4 在群落中的行为

2.4.1 种间相关性分析 根据 5m×5m 样方网格调查的数据,用 2×2 列联表的方法计算了样地 Ⅰ 和 Ⅲ 中香港黄檀与群落主要树种的种间联结系数 AC、点相关系数 PCC 和相关系数 r,并进行了显著性检验(X^2,表 5,表 6)。

检验的结果是香港黄檀除了在样地 Ⅲ 中与杨梅叶蚊母树一对种群间负相关达到显著外,其它均不显著。尽管如此,可以看出在样地 Ⅰ 中香港黄檀与马尾松呈正相关,各项指数相对较高。木荷与香港黄檀的相关性较弱,在样地 Ⅲ 中联结系数均为负值。藤本植物除了攀援支持木,而与支持木发生直接的机械接触外,与其他植物之间也保持特定的种间关系。但检验的结果表明香港黄檀与其他种群间的关系较弱,这可能反映香港黄檀对群落的侵入是一种比较随机的方式,尽管在群落演替早期数量较多。

表 5 样地 Ⅰ 中香港黄檀与其他种类间相关性分析

Table 5 Correlation analysis between *D. millettii* and other species in stand Ⅰ

类型 Type	*D. m*	*S. s*	*P. m*	*L. g*	*C. s*	*Rh. o*	*S. su*	*E. n*	*V. m*	*L. f*	*L. c*
X^2		0.276	0.526	0.033	0.007	0.060	0.275	0.216	0.216	0.002	0.120
AC		0.054	0.211	−0.392	−0.216	−0.167	−0.048	0.005	0.005	−0.192	−0.111
PCC		0.095	0.306	−0.132	−0.146	−0.039	−0.021	0.025	0.025	−0.119	−0.054
r		−0.018	0.267	0.039	−0.311	0.008	0.124	0.001	−0.142	0.006	0.308
格局 Pattern	R	R	C	R	R	C	C	R	R	R	C

2.4.2 对支持木的选择 由表 7 可以看出,群落中有很多种类攀有香港黄檀,但在 3 个样地中香港黄檀攀援在马尾松和木荷上的数量最多,而马尾松被攀援率又明显高于后者。如在样地 Ⅰ 中木荷和马尾松在样地内的密度和数量基本相当,在样地 Ⅱ 中木荷的数量高于马尾松 1 倍多,但香港黄檀攀援在马尾松上的数量却远高于在木荷上,前者平均 81.0%,而后者仅有 21.9%;表中的统计还不包括同一株马尾松被几株香

港黄檀攀援。但在样地Ⅲ中,由于缺乏马尾松这种具稀疏树冠的支持木,木荷却成了主要的攀援对象或者说是被动攀援的对象。在 3 个群落中,落叶树种也不是香港黄檀首选的攀援对象,这可能与两者抽叶生长的时间基本一致,落叶树在生长季枝叶密度大,不利于香港黄檀藤条获得适宜的光照和穿越树冠有关。

表 6　样地Ⅲ中香港黄檀与其他种类间相关性分析

Table 6　Correlation analysis between *D. millettii* and other species in Stand Ⅲ

类型 Type	*D. m.*	*C. j*	*S. s*	*D. my*	*C. fa*	*L. h*	*N. n*	*C. f*
X^2		0.152	0.600	2.240	0.046	0.029	0.200	0.059
AC		0.018	−0.566	−0.429	0.222	−0.154	−0.333	−0.111
PCC		0.026	−0.264	−0.393	0.087	−0.140	−0.183	−0.050
r		0.191	−0.130	−0.452	−0.130	0.014	−0.116	0.202
格局 Pattern	C	R	C	C	R	C	R	R

S. s−*Schima superba*, *P. m*−*Pinus massoniana*, *L. g*−*Lithocarpus glaber*, *L. h*−*L. henryi*, *C. s*−*Castanopsis sclerophylla*, *C. f*−*C. fargesii*, *C. c*−*C. carlesii*, *Rh.* −*Rhododendron ovatum*, *S. su*−*Symplocos sumuntia*, *E. n*−*Eurya nitida*, *V. m*−*Vaccinium mandarinorum*, *L. f*−*Liquidambar formosana*, *L. c*−*Loropetalum chinense*, *Q. f*−*Quercus fabri*, *C. l*−*Cunninghamia lancelata*, *C. j*−*Cleyera japonica*, *D. my*−*Distylium myriophyllum*, *C. fa*−*Carpinus fargesii*, *N. a*−*Neolistea aurata var. chekiangensis*, *S. t*−*Sassafras tzumu*

2.4.3　攀援能力及空间结构　藤本植物的攀援能力是反映其与支持木之间的关系和在群落中作用大小的重要指标,作者将其划分为攀援种类数、攀援株数和扩展面积 3 部分。很显然这种能力与藤本植物的种类和大小有关。香港黄檀是大型木质藤本对群落的作用主要表现在对冠层空间的影响,表 7 的统计是基于对样地中较大的香港黄檀随机统计的结果。从表中可以看出香港黄檀的攀援能力并不与直径大小呈正相关,而可能与其枝系大小有关,当然枝系大小也并非与直径呈正相关。香港黄檀攀援能力(直径为 4.9cm 左右的植株),平均可以攀援 3 种(最多 7 种)5 株(最多 15 株)支持木、空间扩展面积为 54m^2(最大为 260m^2,表 8)。

香港黄檀由于不能自由直立,在群落内芽的活动和枝条的生长受到光照条件和支持木状况的限制。而这些条件在群落中通常是十分异质的。香港黄檀通过芽灵活的抽生策略来调节顶枝与侧生攀援枝生长、营养生长与生殖生长的关系。藤枝在群落中表现出水平前进、迂回和穿越上升 3 种方式,填充林中的光隙,占据林冠的上层,从而形成庞大的空间结构,这种由藤本植物与支持木交织形成的空间结构成群落的特殊层片,可能对群落的结构和动态产生影响,不过香港黄檀的枝系较为稀疏,因而对群落的影响不太明显。空间结构大小受到攀援能力的影响(图 6,图 7)。

3　讨论

藤本植物生长型特殊、枝系零乱,定量分析十分困难。Penalosa[5~7]通过区分枝条类型和跟踪枝系的活动来研究热带藤本 *Ipomoea phillomega* 和 *Marsdenia laxiflora* 的生长格局和形态适应性。Ray[9]也通过测定热带雨林中 *Syngonium* 属的 3 种藤本枝条的形态,比较了 *Syngonium* 属藤本枝条周期性异胚体(Cyclic heterophilly)的特征和差异,分析了藤本植物枝条在异质环境中的动态适应。本项研究通过对攀援枝的形成、形态、动态,以及由攀援茎发育形成的主干和分枝与支持木关系的测定,系统地研究了香港黄檀枝系形态适应特征和行为,研究结果进一步说明枝条动态分析是研究藤本植物适应生态和行为生态的重要内容,藤本植物的生存与发展可以通过其枝条的变化和行为得以体现。

藤本植物枝条的形成和扩展受到多种因素的制约,特别是光照和支持木条件。首先,芽的活动明显受到光照的调节,如香港黄檀林缘枝条侧芽的活动率是林内枝条的 5 倍,这种分枝策略可能是为了获得光合和伸长平衡的需要。芽的活动还受到温湿度条件和自然发育节律的调控,如有春芽和夏芽之分。由于藤本不能自由直立,必须通过缠绕或攀援器官的攀援才能达到一定高度,从而获得适宜的光照空间。此外由于受到支持木条件的限制,藤本植物体在生长扩展过程中较其他植物通常要遇到更为异质的环境条件。因此,同一形态的枝条既要光合又要保证营养体的扩散,通常很难兼顾。许多藤本植物在进化过程中特化出专门用于扩散和光合的不同枝条。通常光合功能的形态具有大的叶型,而扩散功能的形态具有长的节间[9]。有的植物形成了更为特化的枝条,如 *I. phillomega* 具有地面横向扩展的匍匐茎(高的伸长率、长的节

万方数据

间和小而短命的叶适应于隐蔽的林下)和攀援生长的缠绕茎(低的伸长率、短的节间和大而长命的叶)[6]。*Syngonium* 属的藤本在生长过程中可因基质环境的改变,如从林下隐蔽环境向树干明亮环境转变时,枝条形态发生类似于 *I. Phillomega* 的周期性变化[9]。本区的中华常春藤也形成了形态和功能明显不同的匍匐茎、攀援茎和生殖茎[25]。这种在发育过程中出现的形态上的明显差异被称为异胚性[26],异胚性形成和调节的机制目前尚未定论[26]。香港黄檀枝条可分为长枝(攀援枝)和短枝两种形态,短枝的功能主要是光合和生殖,长枝兼具有扩展空间和攀援升高两种功能,形态上有一定的变化,如林内枝条同冠层或林缘枝条节间长度有明显的差异,但这种变化远小于上述两类藤本。在这一点上更象直立的植物。

表 7 3 块样地中攀援与被攀援情况分析

Table 7 Analysis of the climbing and being climbed in three stands

种类 Species	Ⅰ				Ⅱ				Ⅲ			
	数目 *N*	密度 (N/M²) Density	被攀株数 *Nc*	百分率 (%) *P*	数目 *N*	密度 Density	被攀株数 *Nc*	百分率 (%) *P*	数目 *N*	密度 Density	被攀株数 *Nc*	百分率 *P*
S. s	93	0.093	26	27.9	19	0.023	3	15.8	7	0.012	5	71.4
P. m	105	0.105	77	73.3	9	0.011	8	88.9				
L. g	22	0.022	1	4.5	4	0.005	1	25.0				
C. s	6	0.006	1	16.7								
Rh. o	50	0.050	3	5.5								
S. su	16	0.016	3	18.9								
E. n.	17	0.017	2	11.8								
V. m	19	0.019	3	15.8								
L. f	7	0.007	1	14.3	5	0.006	1	20.0				
L. c	15	0.015	1	6.7								
Q. f					7	0.008	2	28.6				
C. f					7	0.008	1	14.3	7	0.012	1	14.3
C. l					5	0.006	2	40.0				
L. h					3	0.004	1	33.0	28	0.047	6	21.4
C. j									5	0.008	1	20.0
D. my									29	0.048	4	13.7
C. fa									4	0.007	1	25.0
N. a									8	0.013	1	12.5
C. c									3	0.005	2	66.7
S. t									3	0.005	1	33.3

* *N* 样地中每种植物的数量 Number of each species stand; *Nc* 每种黄檀攀援的数目 Number of each species cilmbed by *D. millettii*; *P* Percentage $NC/N\times100\%$

表 8 香港黄檀单株攀援能力分析

Table 8 Climbing capacity of individual *D. millettii* liana

株号 No.	直径(cm) Diameter	攀援种数 *N*	攀援株数 *Nc*	扩展面积(m²) Extension area	株号 No.	直径(cm) Diameter	攀援种数 *N*	攀援株数 *Nc*	扩展面积(m²) Extension area
1	4.1	3	5	24	10	6.0	2	3	24
2	4.1	3	6	56	11	3.5	4	5	45
3	5.0	3	5	45	12	5.0	3	4	56
4	4.4	3	4	40	13	5.6	2	2	27
5	6.0	7	15	260	14	7.2	3	4	32
6	4.1	4	5	84	15	5.0	3	3	42
7	6.8	3	7	40	16	4.8	2	3	40
8	4.1	4	8	30	17	3.5	2	2	36
9	4.5	3	3	42	Mean	4.9±1.1	3±1	5±3	53±54

藤本植物与支持木之间的关系特殊而又复杂。如选择性问题包括两个方面:即对支持木的种类的大小是否具有选择性。就香港黄檀而言,攀援器官本身对支持木种类选择性尚不能断言,但对支持木的大小有

一定的选择要求。香港黄檀有两种攀援方式和攀援器官,一种是攀援枝(包括主枝和侧枝)的幼嫩部分作为攀援器官,通过卷曲固定支持木,其状似卷须。在群落内香港黄檀通过小枝卷曲固定的支持木较小,支持木直径的大小变化在 0.9～1.2cm 之间。小枝攀援对香港黄檀幼藤或幼枝的生长固定起重要作用。另一种是老藤茎上不定芽抽生的枝条特化为刺,搭靠在其它树干上。在群落中老藤茎主要通过枝刺搭靠固定在支持木上,这通常要求直径较粗的支持木才能使其搭靠稳定。种间分析和攀援情况调查表明香港黄檀对支持木种类的选择要求可能不是攀援器官本身的需要,而是香港黄檀生长过程中对光照生理需求的结果。香港黄檀是一种喜光的藤本,通常分布在群落的林缘或林冠的上层,林下幼藤或萌枝若成功地攀援至群落的冠层,在生长过程中就要寻找适宜的光照,由于群落中马尾松植株具有稀疏的树冠,进而有较大的透光度等特点有利于香港黄檀攀援茎获得光照和从林下穿透,因此群落中马尾松成为香港黄檀攀援的首选对象。

藤本植物可能存在的觅光和定位支持木的能力[20],使得藤本植物在群落的异质环境中,采取灵活的生长方式,可以在水平和垂直两个方向上穿过不同可利用的资源,因此藤本被认为是适于开发利用地上空间资源的最佳代表[7]。藤本通过异胚性发育[26]形成不同形态的、适应不同环境的植物体在森林群落中利用不同方向的资源形成三维空间结构,反映藤本植物特有的利用异质资源的方式。对不具有异胚性发育的大型木质藤本植物如香港黄檀则可能是通过生理可塑性和其它能力,如个体极易产生不定芽和快速生长能力,通过调节顶枝与侧生攀援枝生长、营养生长与生殖生长,来适应异质环境的,在群落中形成庞大的空间结构。具有较大空间扩展能力的藤本植物的成熟个体的 冠层空间远离种子萌发点,反映出藤本植物独特的"觅食"和空间占有方式,这是与其它植物明显不同之处;非藤本植物在种子萌发后的生长方向是从萌发点垂直向上生长,达到一定高度、获得适宜的光照后才发出侧生攀援枝向水平方向进行有限的扩展,冠层的空间相对不大。匍匐类植物则以水平方向生长为主,垂直方向的扩展却有限,形成的立体空间也不大。藤本植物的空间格局大小与藤本植物的攀援方式、生长能力、生理生态特性和形成无性系的能力有关,支持木的种类和分布也影响到藤本植物的扩展。

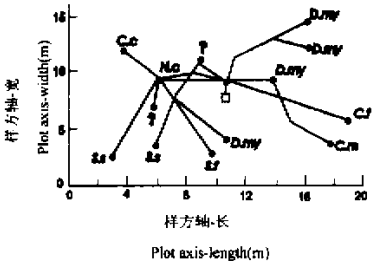

图 6　样地Ⅰ中单株"觅食"空间投影图

Fig. 6　Projection diagram of "foraging"space of individual *D. millettii* liana-1

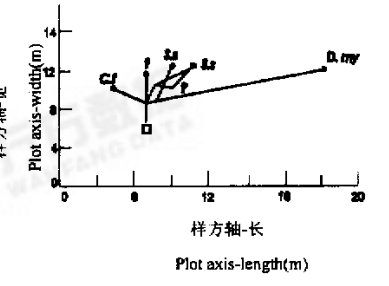

图 7　样地Ⅱ中单株"觅食"空间投影图

Fig. 7　Projection diagram of "foraging"space of individual *D. millettii* liana-2

藤本植物在群落中的作用通常未引起群落学工作者的重视。实际上,藤本植物在群落中的作用也是十分明显的,如同支持木之间可以从简单的机械接着到剧烈的相互绞杀[11]。攀援类型不同作用大小也不同,其中缠绕藤本是所有类型中产生矛盾最大的一个类型,在热带和亚热带森林中缠绕藤本与支持木之间通过"你死我活"的"斗争"后能才能结束竞争,群落进入"安定期"[11]。香港黄檀与支持木之间的作用分为两个部分或阶段,幼藤或幼枝与小的支持木(或大的支持木析枝杈)之间发生剧烈的机械作用,通常是支持木被毁坏;老藤茎对支持木的搭靠作用,通常对支持木的负面影响较小,由于香港黄檀的枝系比较稀疏,因而对支持木机械作用也不大。此外,大型藤本枝系与乔木层多个树干交织在一起形成的特殊层片和对支持木的破坏作用是形成林窗的原因之一[18,19],因此对群落结构和动态的影响不容忽视,值得进一步深入研究。

参考文献

[1] Ch. **达尔文著 . 张肇骞译 . 攀援植物的运动和习性 . 北京:科学出版社**,1998. 1～123.

[2] Baillaud L. Anatomie physiologique des organes thigmotropiques et thigmotropiques. *Handbuch der Pflanzenpyhsiologie* 1962e,**17**:243～253.

[3] Baillaud L. Moouvements autonomes des tiges,virlles et autres organes a l'exception des organes volubiles. *Ibid*, 1962c,**17**:562～634.

[4] Baillaud L. Les mouvments d'exploration et d'enroument des plantes volubiles. *Ibid*,1962c,**17**:635～715.

[5] Penalosa J. Morphological specialization and attachment success in two twinning lianas. *American Journal of Botany*,1982,**69**(6):1043～1045.

[6] Baillaud L. Shoot dynamics and adaptive morphology of *Ipomogea phillomega*(*Veff*). *House* (Convolvulaceae),a tropical rain forest liana. *Annals of Botany*,1983,**52**:737～754.

[7] Baillaud L. Basal branching and vegetative spread in two tropical rain forest lianas. *Biotropica*,1984,**16**:1～9.

[8] Strong D R and Ray T S. Host tree location behavior of a tropical vine (*Monstera gigantea*)by skototropism. *Science*,1975,**190**:804～806.

[9] Ray T S. Cyclic heterophylly in *Syngonium*(Araceae). *American Journal of Botany*,1987,**74**(1):16～26.

[10] **王宝荣 . 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 . 云南植物研究**,1977,**增刊** IX:70～76.

[11] **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.

[12] Richard P W. *The tropical rain forest*. London:Cambridge University Press,1952,102～108.

[13] Russell A E, *et al*. The ecology of the climbing fern *Dicranopteris linearis* on windward Mauna Loa,Hawaii. *Journal of Ecology*,1998,**86**:765～779.

[14] Fox J E D. Logging damage and the influence of climber cutting prior to logging in the lowland dipterocarp forest of Sabah. *Malayan Forester*,1968,**31**:326～347.

[15] Jacobs M. The study of lianas. *Flora Malesiana Bulletin*,1976,**29**:2610～2618.

[16] Gentry A H. Liana and the 'paradox' of contrasting latitudinal gradients in wood and litter production. *Tropical Ecology*,1983b,**24**:63～67.

[17] Putz F E. The natural history of lianas on Barro Colorado Island,Panama. *Ecology*,1984,**65**:1713～1724.

[18] Putz F E & Chai P. Ecological studies of lianas in Lambir National Park,Sarawak,Malaysia. *Journal of Ecology*, 1984,**75**:523～531.

[19] Ogawa H, *et al*. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. Ⅱ. Plant biomass. *Nature and life in South-east Asia*,1965,**4**:49～80.

[20] Short J. Diet and feeding behavior of the forest elephant. *Mammalia*,1981,**45**:177～185.

[21] Emmons L H & Gentry A H. Tropical forest structure and the distribution of gliding and prehensile-tailed vertebrates. *American Naturalist*,1983,**121**:513～524.

[22] **蔡永立,宋永昌 . 藤本植物生活型系统的修订及中国亚热带东部藤本植物的生活型分析 . 生态学报**,**20**(5):808～814

[23] **宋永昌 王祥荣 . 浙江天童国家森林公园的植被和区系 . 上海:上海科学技术文出版社**,1995.

[24] **张金屯 . 植被数量生态学方法 . 北京:中国科学技术文献出版社**,1995,79～294.

[25] **蔡永立 . 浙江天童森林公园藤本植物的基本特征 . 华东师范大学学报**,1999,(2):75～81.

[26] Putz F E & Mooney H A. *The biology of vines*. Cambridge:Cambridge University Press,1991,205～243.

万方数据