

支持物倾角对攀援植物枯楼形态和生长的影响

陶建平, 钟章成*

(1. 西南师范大学生命科学学院, 重庆 400715)

摘要: 支持物倾角的变化将引起攀援植物“自遮荫”程度的改变, 从而影响植物的生长和行为。以攀援植物枯楼(*Trichosanthes kirilowii*)为材料, 通过实验生态学的方法, 研究了 4 种支持物倾角下植株的生长和觅食行为的差异。结果表明: (1) 不同生长发育期枯楼植株形态对自遮荫差异的可塑性反应程度不一, 不同角度攀援生长植株在生长前期均比生长后期有较敏感的形态可塑性反应。(2) 自遮荫程度随支持物倾角的增大而增强, 较强自遮荫环境下植株比较弱自荫环境下的植株有更大的形态可塑性。(3) 比主茎长、比叶面积、生物量对叶片和叶柄的配置在 4 种攀援生长形式间差异均不显著。不同角度攀援植株主要通过改变分枝数量、分枝形态和分枝生物量配置以适应支持物倾角的变化, 这说明, 自遮荫对植株形态和生物量配置仅产生有限的影响。(4) 分枝能力、分枝数量以及分枝生物量配置均在大角度攀援生长中最大, 且与小角度攀援生长植株间有显著差异。(5) 水平攀援生长植株主要通过增大主茎生物量投资以充分占有生境, 而大角度攀援生长植株则主要通过分枝茎扩展以占据有利生境, 不同攀援生长植株有不同的觅食行为。

关键词: 攀援植物; 支持物; 生长; 觅食行为; 枯楼

Effects of support angles on the morphology and growth in the herbaceous climber *Trichosanthes kirilowii*

TAO Jian-Ping, ZHONG Zhang-Cheng* (School of Life Science, Southwest China Normal University, Chongqing 400715, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(1): 1~7.

Abstract: Climbing plants differ from non-climbing and self-supporting plants in many growth characteristics, which mainly result from biomechanical constraints. External supports, whose status determines the strategies of climbing plants to search sunlight and other external supports, are important resources for climbing plants. The morphology and growth of climbing plants may be affected by external supports to a large extent. However, the climbing plants are often shaded by their own shoots when they grow on the supports, and changing support angles might induce different shading effects. We called this phenomenon as self-shading. It has reported in many literatures that plants would adapt themselves to different light conditions through altering biomass allocation and growth behaviors. It is therefore hypothesized that self-shading would influence growth and morphology of climbing plants through changing morphology and biomass allocation. We tested this hypothesis in a garden experiment, carried out in the Ecological Garden of Southwest China Normal University with a perennial herbaceous climbing species *Trichosanthes kirilowii*.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39870160)

收稿日期: 2001-08-06; **修订日期:** 2002-04-10

作者简介: 陶建平(1970~), 男, 四川省南部县人, 博士, 副教授。主要从事植物生态学研究。

* 通讯作者, Author for correspondence, Email: zzhong@swnu.edu.cn

Foundation item: Support by the National Natural Science Foundation of China (39870160)

Received date: 2001-08-06; **Accepted date:** 2002-04-10

Biography: TAO Jian-Ping, Doctor, Associate Professor. Primarily be engaged in the plant ecology the research.

On 17 May 1999, the seedlings of *Trichosanthes kirilowii* with the same size were planted in 40 figuline containers filled with cultivated soil, one seedling per pot. Seedlings were directly offered external support made of iron line ($\Phi 4\text{mm}$) at the beginning of the experiment. All plants were divided into 4 groups, and each group was offered external supports with given angles (i. e. 0° , 20° , 40° and 80°). The direction of supports was northward. Each plant was supplied with the same quantity of water and nutrient during the experiment.

The following parameters were measured at intervals of 14 days from June 6 to August 20: stem length; stem diameter; internode length; leaf number; shoot number; single leaf area; petiole diameter and petiole length. At the end of the experiment, all the plants' above-ground parts were harvested and measured the same parameters above mentioned. The plant was separated into main stem, shoot, lamina, petiole and tendril, and cleaned by tap water. All plant parts were oven-dried for 72h at 84°C and then weighted separately.

The morphological plasticity in different developmental stages of *Trichosanthes kirilowii* responded to self-shading in varying ways. The plants showed more sensitively plastic responses to self-shading in the early than in the late developmental stages.

The degree of self-shading increased with the enlarging of the support angles. The specific stem length and specific petiole length increased with the enlargement of the support angles, and the values of the two parameters at 0° , 20° , 40° and 80° levels were $155.83\text{cm} \cdot \text{g}^{-1}$, $147.34\text{cm} \cdot \text{g}^{-1}$, $168.37\text{cm} \cdot \text{g}^{-1}$, $176.92\text{cm} \cdot \text{g}^{-1}$ and $368.98\text{cm} \cdot \text{g}^{-1}$, $415.63\text{cm} \cdot \text{g}^{-1}$, $496.53\text{cm} \cdot \text{g}^{-1}$, $588.33\text{cm} \cdot \text{g}^{-1}$, respectively. These results indicate that the plants show stronger responses in morphological plasticity under strong self-shading conditions than under weak self-shading ones.

Specific stem length, specific leaf area and biomass allocated to lamina and petioles had no significant differences among four climbing angles. The plants adapted to different support angles mainly through changing the number of shoots, shoot morphology and shoot biomass allocation. These results suggest that the self-shading only had limited effects on plant morphology and plant biomass allocation.

The plants climbing on the supports with large angle had stronger branching intensity, more shoots and more shoot biomass allocation than those climbing on the supports with small angle. The shoot number, branching ratios and shoot biomass allocation at 0° , 20° , 40° and 80° levels were 5.60, 7.40, 9.60, 10.60; 2.40 shoot $\cdot \text{m}^{-1}$, 5.40 shoot $\cdot \text{m}^{-1}$, 7.50 shoot $\cdot \text{m}^{-1}$, 5.42 shoot $\cdot \text{m}^{-1}$ and 14.13%, 21.65%, 23.35%, 23.56%, respectively.

The plants on small angle-leaned supports occupied the rich-light habitats through increasing stem biomass allocation, while those on large angle-leaned supports sought for rich-light habitats through expanding their shoot systems. The individuals with different physical supports had different foraging behaviors.

Key words: climbing plant; external support; growth; foraging behavior; *Trichosanthes kirilowii*

文章编号: 1000-0933(2003)01-0001-07 中图分类号: Q944.3, Q948.1 文献标识码: A

攀援植物是一类不能自由直立, 靠攀援其它植物或物体获得支持而向水平或垂直空间生长的一个特殊类群^[1,2]。攀援植物是高度异质生境中的突出代表, 由于其生长过程受到外界支持物的极大限制, 在自然生境中, 攀援植物可以在林冠、林下以及地表生长, 其生长环境(主要是光环境)变化很大^[3], 支持物的不同形式决定着攀援植物不同的觅光和觅支持物的策略。因此, 支持物的有无及存在状态将对攀援植物的生长和适应行为产生重要影响^[2,4-6]。作为攀援植物生长所需的一种重要资源, 支持物本身特点和存在方式各有差异, 其中, 支持物倾角是一个变化很大的因素, 垂直生长和水平生长的攀援植物间在形态、生物量分配



和繁殖特征等方面已被证明存在有差异^[2]。但垂直生长和水平生长仅代表生长方式的两个极端,在不同支持角度支持物上攀援生长的植物由于叶片和枝条形成不同程度的自遮荫(self-shading),可能影响攀援植物的生长和形态,从而使植株具有不同的行为适应特征。目前,还没有报道验证这一假设。

有机体在其生境内通过搜寻或分枝以增强其基本资源获取的过程称为觅食^[2]。植物为了在异质性生境中最大限度地获取资源,提高生存适合度,必然会发生一系列形态结构、生理、数量、生物量及生物量配置上的改变,这些改变与资源获取和利用有关,因此这一系列变化是植物觅食行为的表现。近年来,人们以克隆植物为材料,对植物觅食行为和形态可塑性进行了较为深入的研究^[8-9]。觅食行为同时也是非克隆植物的基本行为特征^[10],由于攀援植物具有特殊的生长型,其细长柔弱的攀援茎具有较大的形态可塑性和相对的“运动性”,因而是非克隆植物饮食行为研究的一种理想材料。但是,目前以攀援植物为对象的相关研究并不多见^[2-4,11]。

本文以草本攀援植物栝楼为材料,采取在实验基地内人工栽种,人为控制的方法,通过对栝楼的生长动态、形态可塑性变化以及地上生物量配置情况的比较来估计不同支持物角度变导致的自遮荫现象对攀援植物生长和觅食行为的影响。

1 材料与方法

1.1 研究材料

研究物种为葫芦科栝楼属植物栝楼。多年生草质藤本,长可达 10m。茎攀援,多分枝,光滑无毛。生长于山坡草丛、林边、阴湿山谷中,亦有栽培。我国大部分地区均有分布。栝楼的根、茎叶、果皮和种子均供药用,有润肺、化痰、散结、滑肠的功用。

1.2 研究方法

1999 年 5 月 17 日,选择大小和长势一致的栝楼幼苗移栽在深 20cm,直径 25cm 的花钵中,栽培土壤为充分混合均匀的农田耕作土。支持物用直径为 4mm 的铁丝制成,设置 4 种支持物角度,支持物与地平面的夹角分别为 0°(支持物距地面 20cm,与花钵上口面平行)、20°、40°和 80°,支持物为南北朝向。每种角度支持物 10 根,移栽 10 株栝楼幼苗。在实验初期人为将幼苗引向支持物,然后任其自由攀援生长。从 6 月 6 日开始每隔 14d 定株测定主茎长度、主茎直径、主茎节间长度、叶数和分枝数,取样测定单叶面积、叶柄直径和叶柄长度。测定至 8 月 20 日结束。8 月 25 日至 8 月 28 日,收获所有植株地上部分,计测主茎长度、主茎直径、主茎节间长度、叶柄长度、单叶面积、分枝数和叶片数,植株分为主茎、分枝茎、叶、叶柄和卷须等几个部分,用自来水冲洗干净,84℃烘干至恒重后称量。实验在西南师范大学生态园内进行,实验期间等量供应水肥。

1.3 数据处理

不同支持物倾角处理植株的形态特征和生物量特征数据用 SPSS 作 ANOVA 分析和 LSD 多重比较,并用字母标记法表示。

2 结果分析

2.1 不同角度支持物处理植株生长动态

80°角和 0°角攀援生长植株的主茎在生长记录末期的生长率要明显高于 20°角和 40°角攀援生长植株的主茎生长率,8 月 20 日主茎长度值分别为 191cm(10°)、122cm(20°)、115cm(40°)和 194cm(80°)。水平生长植株的主茎直径在记录后期增长最快,8 月 20 日的值为 0.45 cm,要明显高于其它几种攀援生长形式,80°角植株的主茎直径最小,仅为 0.29 cm。平均主茎节间长度的生长规律在不同攀援角度植株间有一些差异,80°角攀援生长植株的平均主茎节间长度随主茎生长不断伸长,40°角植株主茎节间长度在生长早期迅速伸长,然后保持稳定;而 0°和 20°角攀援植株的平均节间长度动态均表现为早期迅速伸长,而生长中后期又逐渐缩短(图 1)。

植株叶片数量随生长而快速增加,水平生长植株叶片数量在生长中期增长速率较快,其它几种角度攀援植株在生长中后期增长较快。平均单叶面积先增加而后稍微降低,其中水平生长植株的叶面积增长最快,其值也最大,另外几种角度攀援生长植株的单叶面积变化趋势相似,单叶面积值差异不大。平均叶柄长

度随生长有先伸长而后缩短的趋势,4 种生长形式植株的叶柄长度均在 8 月初达到最大。叶柄直径在生长初期增长较快,而在生长后期则变化不大(图 2)。

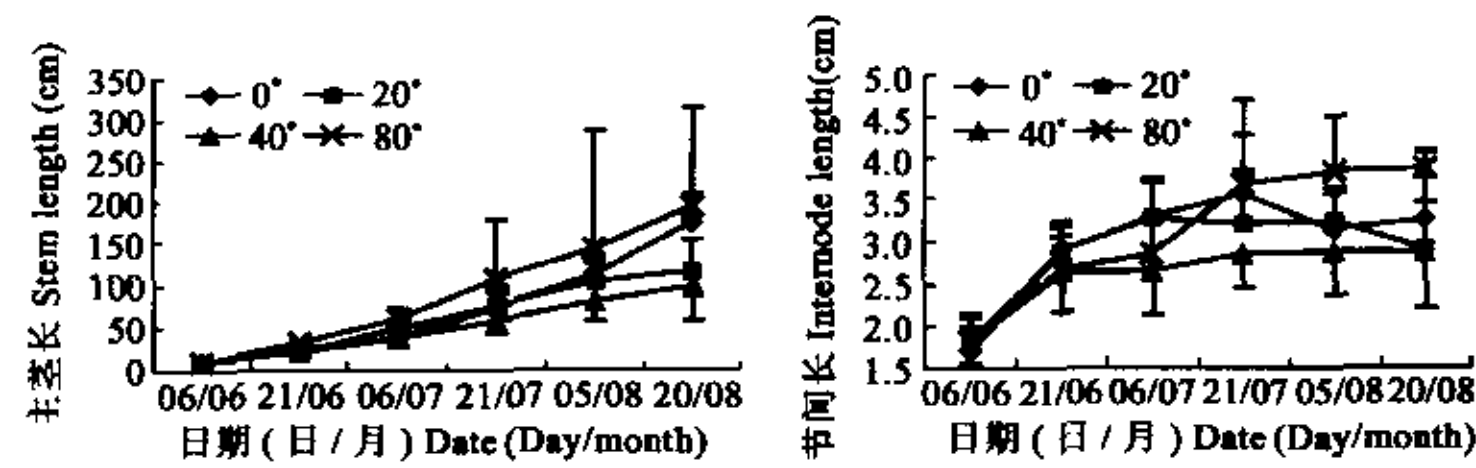


图 1 不同攀援角度生长植株的主茎生长动态

Fig. 1 Dynamics of stem growth of *Trichosanthes kirilowii* under different support angles

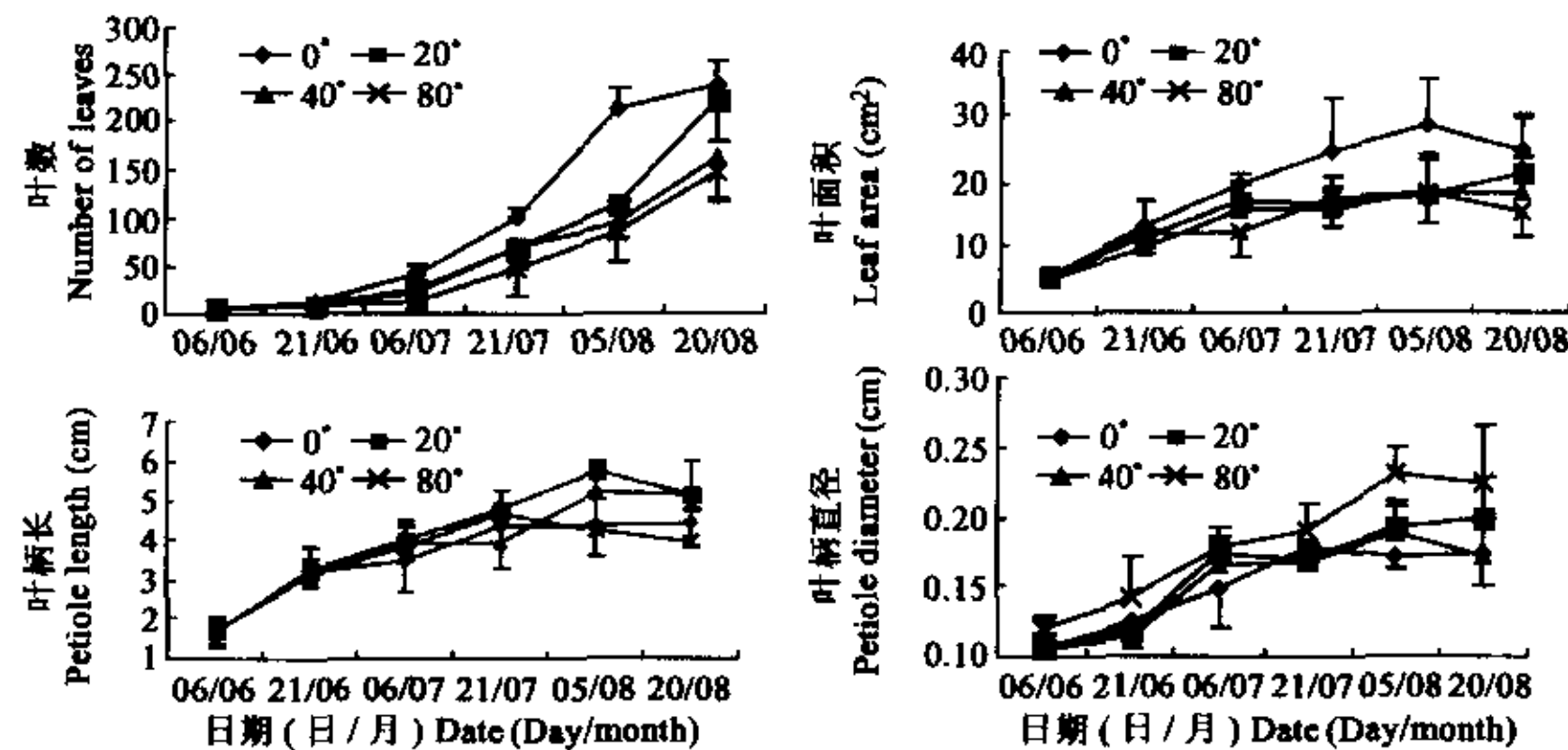


图 2 不同角度攀援生长植株叶特征动态

Fig. 2 Dynamics of leaf characteristics of *Trichosanthes kirilowii* under different support angles

不同角度支持生长对枯楼分枝出现的时机影响不大,几种生长形式植株均在 6 月 21 至 7 月 6 日间出现分枝。分枝数量在不同攀援生长形式间存在较大差异,水平生长植株的分枝数量最少,80°角攀援植株的分枝最多。在记录末期,几种攀援形式植株的分枝数量分别为:5.5 枝(0°)、7.4 枝(20°)、9.6 枝(40°)和 10.6 枝(80°)(图 3)。

2.2 支持物倾角对植株形态特征的影响

不同支持物倾角对植株形态特征影响不一(表 1)。随着攀援生长角度的增加,主茎直径、叶柄直径、叶片数量和单叶面积有减小的趋势,而分枝数量则随支持物角度的增加而增加。主茎长度和节间长度在不同攀援生长植株间的变化不规则。从植株形态特征的变化可以看出,随着支持物角度的增加,植株有叶片变稀疏、节间伸长以及分枝数量增加的形态可塑性变化,这种可塑性变化同植株在弱光照下发生的形态变化类似^[11-13],这表明,支持物倾角差异造成的自遮荫已对植株的生长和形态产生了一定影响。

为进一步探讨由于支持物倾角变化引起的自遮荫对植株形态影响的程度和可塑性变化,对不同角度

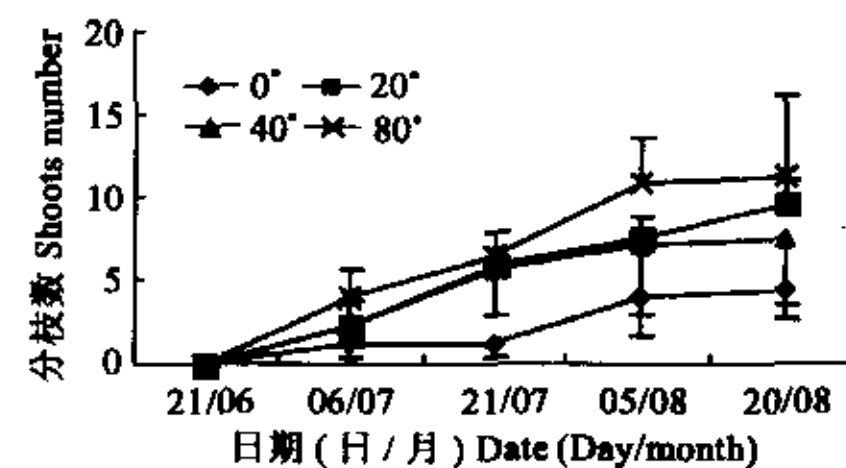


图 3 不同角度攀援生长植株的分枝动态

Fig. 3 Dynamics of branching of *Trichosanthes kirilowii* under different support angles

攀援生长植株的相对形态特征进行了比较(表2)。80°和40°角攀援生长植株的比叶柄长(单位重量叶柄

表 1 支持物角度对栝楼植株形态特征的影响

Table 1 Effects of support angles on morphological characteristics of *Trichosanthes kirilowii* (means $\pm$ Sd)

形态特征 Morphological characteristics	0°	20°	40°	80°
主茎长 Stem length(cm)	233.17 $\pm$ 90.03	137 $\pm$ 34.58	128.40 $\pm$ 38.19	197.29 $\pm$ 89.10
主径直径 Stem diameter(cm)	0.46 $\pm$ 0.07	0.35 $\pm$ 0.07	0.31 $\pm$ 0.06	0.29 $\pm$ 0.01
节间长 Internode length(cm)	3.19 $\pm$ 0.76	2.90 $\pm$ 0.55	2.85 $\pm$ 0.65	3.86 $\pm$ 0.20
叶数 Leaf number	257.00 $\pm$ 46.64	233.80 $\pm$ 43.31	173.40 $\pm$ 85.86	163.33 $\pm$ 27.51
单叶面积 Single leaf area(cm ²)	27.17 $\pm$ 5.70	23.00 $\pm$ 8.51	18.20 $\pm$ 5.36	12.50 $\pm$ 6.25
叶柄直径 Petiole diameter(cm)	0.22 $\pm$ 0.04	0.20 $\pm$ 0.03	0.17 $\pm$ 0.01	0.17 $\pm$ 0.02
叶柄长 Petiole length(cm)	3.78 $\pm$ 0.99	5.12 $\pm$ 1.41	3.90 $\pm$ 0.85	4.40 $\pm$ 1.27
分枝数 Shoots number	5.60 $\pm$ 0.57	7.40 $\pm$ 3.84	9.60 $\pm$ 1.51	10.60 $\pm$ 3.53

长度)显著大于 0°和 20°角植株的相应值($P < 0.01$),水平生长植株的分枝率显著低于其它 3 种攀援生长植株的分枝率($P < 0.01$)。比主茎长(单位重量主茎长度)虽然随攀援角度增加也有增大的趋势,但均值之间差异不显著($P > 0.05$),不同攀援植株比叶面积(单位重量叶面积)之间的差异也未达到显著水平($P > 0.05$)。这些相对特征可以客观地反映植株的形态可塑性变化和植株对光环境变化的反应,对许多其它物种的遮荫处理实验以及邻体之间光竞争的研究表明,相对特征的反应均很敏感^[12,14,15]。支持物倾角仅对栝楼比叶柄长和分枝率的大小有显著影响,而对比茎长和比叶面积未形成显著影响,与人为遮荫或邻体光竞争对植株形态的影响相比,由支持物倾角变化引起的自遮荫对植株形态仅产生有限的影响。

表 2 支持物角度对栝楼植株相对特征的影响

Table 2 Effects of support angles on relative characteristics of *Trichosanthes kirilowii* (means $\pm$ Sd)

相对特征 Relative characteristics	0°	20°	40°	80°	P
比主茎长 Specific stem length(cm $\cdot$ g ⁻¹)	155.83 $\pm$ 56.97	147.64 $\pm$ 23.65	168.37 $\pm$ 45.19	176.92 $\pm$ 43.77	ns
比叶柄长 Specific petiole length(cm $\cdot$ g ⁻¹)	368.98 $\pm$ 89.83 ^b	415.63 $\pm$ 79.32 ^b	496.53 $\pm$ 156.16 ^a	588.33 $\pm$ 137.36 ^a	* *
比叶面积 Specific leaf area(cm ² $\cdot$ g ⁻¹)	249.50 $\pm$ 45.00	283.23 $\pm$ 50.88	269.76 $\pm$ 44.24	257.71 $\pm$ 21.35	ns
分枝率 Branching ration(Shootm ⁻¹)	2.40 $\pm$ 0.67 ^b	5.40 $\pm$ 1.13 ^a	7.50 $\pm$ 2.37 ^a	5.42 $\pm$ 0.97 ^a	* *

相同字母为均值间差异不显著 The values sharing the same letter are not significant; ns no significance * * $P < 0.01$

2.3 支持物倾角对植株构件生物量及生物量分配的影响

4 种攀援生长形式中,植株地上平均生物量分别为 10.90g $\cdot$ 株⁻¹(0°)、8.59g $\cdot$ 株⁻¹(20°)、7.71g $\cdot$ 株⁻¹(40°)和 9.89g $\cdot$ 株⁻¹(80°)。从生物量分配方面看,总生物量对主茎的分配在水平攀援生长中明显大于其它几种攀援生长形式($P < 0.05$),而总生物量对分枝茎的分配则正好相反,在水平生长时显著小于其它生长形式($P < 0.01$)。总生物量对叶片和叶柄的分配在 4 种攀援生长形式间无显著差异($P > 0.05$)。总生物量对攀援结构卷须的配置在 80°攀援生长植株中最大,为 8.49%,明显高于其它几种攀援生长形式植株($P < 0.05$)(表 3)。

从不同攀援生长形式植株的形态特征和生物量分配可看出,由于攀援角度增大而引起自遮荫增强,光照随之减弱,植株并非通过叶片形态改变或通过对叶片生物量配置的改变来弥补,这可从植株叶片生物量配置大小及比叶面积大小上得到反映。植株对自遮荫损失的弥补主要通过分枝行为、分枝形态及分枝生物量配置的改变来体现。自遮荫严重的大角度攀援生长植株通过提高分枝数量和分枝生物量分配来达到最大限度的光资源获取,而水平生长植株则通过主茎快速伸长和高生物量分配来达到最大光资源的获取。

3 结论及讨论

支持物是攀援植物生长所需的一种重要资源,通常认为,有支持物存在时,植物向上攀援生长,有利于

表 3 支持物倾角对栝楼植株地上构件生物量分配的影响

Table 3 Effects of external angles on above-ground biomass allocation in *Trichosanthes kirilowii* (means $\pm$ Sd)

生物量分配(%) Biomass allocation	0°	20°	40°	80°	P
主茎重/总重 MSW/ToW	20.28 $\pm$ 7.41 ^a	11.99 $\pm$ 6.54 ^b	11.80 $\pm$ 3.71 ^b	11.32 $\pm$ 2.08 ^b	*
分枝茎重/总重 SSW/ToW	14.13 $\pm$ 1.71 ^b	21.65 $\pm$ 2.43 ^a	23.35 $\pm$ 4.35 ^a	23.56 $\pm$ 9.97 ^a	**
叶片重/总重 BW/ToW	51.74 $\pm$ 6.93	54.60 $\pm$ 7.15	53.83 $\pm$ 9.34	47.62 $\pm$ 7.61	ns
叶柄重/总重 PW/ToW	8.90 $\pm$ 1.77	7.45 $\pm$ 2.43	6.74 $\pm$ 0.98	9.00 $\pm$ 2.31	ns
卷须重/总重 TW/ToW	4.95 $\pm$ 0.97 ^b	4.31 $\pm$ 1.76 ^b	4.28 $\pm$ 1.23 ^b	8.49 $\pm$ 0.88 ^a	*

MSW Main stem weight; SSW Shoot stem weight; PW Petiole weight; BW Blade weight; TW Tendril weight; ToW Total weight. 相同字母表示均值间差异不显著 The values sharing the same letter are not significant. ns no significance; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

透光透风,植株生长旺盛。已有的相关研究主要将精力集中在支持物的有无对植物的形态可塑性、生物量配置、繁殖以及行为等方面的影响上^[2,4,5,12],但还未见有人就支持物的特性比如支持方向、支持角度、支持物大小等对攀援植物生长和行为的影响加以注意,加之许多研究在野外自然生境中进行,不可测因素太多,更影响了对因支持物本身特点变化所引起的植物生长改变的观察。支持物存在状态的改变可明显改变攀援植物生存的微环境,从而影响植物的生长和行为。在本研究中,栝楼植株主要通过改变分枝数量、分枝形态以及分枝生物量配置以适应自遮荫环境的形成。支持物角度愈大,自遮荫程度越高,栝楼分枝能力越强,分枝数量越多,分枝生物量分配也越大,反之,植株则通过主茎生物量分配的增加以充分占有和利用光环境。自遮荫现象愈强,栝楼植株的形态可塑性现象愈明显,此时,植株表现出相对较大、较薄的叶片和相对较长的茎和叶柄。这是栝楼植株对光照改变产生的适应性行为反应,是觅食行为的一种重要体现。

藤本植物的水平扩展能力极强^[1,3],自然生境中,由于邻体竞争的存在,往往弱化了自遮荫现象的效应,林间藤本植物在达到林冠以前,往往分枝很少,在达到林冠以后才大量分枝,占据最大的光合面积。本研究中的栝楼是一种草质藤本,生长中无邻体光竞争者存在,所以水平生长时分枝少,而大角度攀援生长时分枝多,这与野外自然生境中植株的表现有较大差异。

觅食行为是植物具有的基本行为特征^[2,10],植物可以通过它对外界资源状况的改变作出较敏感的反应。植物不同构件可能对相同的资源有不同的觅食反应,本研究中,对支持物倾角的变化所引起的光环境的改变,栝楼植株分枝特性的改变相对于叶片和主茎要灵敏得多。对于一些剧烈的光照变化,比如人为遮荫和邻体光竞争等,攀援植物的分枝、叶片、叶柄和主茎等构件均可发生较大的形态改变和生物量配置改变,以适应变化了的光环境^[3,11,12]。这说明,自遮荫现象对植株生长和行为只具有有限的影响。

本实验通过人工移栽,人为控制环境条件的方法对栝楼的形态可塑性和生物量配置进行了探讨,由于消除了邻体干扰,实验结果较为客观地反映了支持物角度变化对植株生长产生的影响。对形态特征和生物量特征的统计分析表明,比茎长、比叶面积、生物量对叶片和叶柄的配置在4种生长形式间差异并不显著。许多其它攀援植物比如广东蛇葡萄(*Ampelopsis cantoniensis*)、香港黄檀(*Dalbergia millettii*)^[16]和绞股蓝(*Gynostemma pentaphyllum*)^[11]均可通过改变叶序、叶柄与茎的夹角以及叶片倾角以适应变化了的光环境。上述栝楼的反应结果究竟是由于支持物倾角变化本身对这些特征影响不大,还是由于叶柄夹角或叶面倾角的改变减弱了支持物角度变化的效应所引起的结果,还有待于进一步探究。

References

- [1] Cai Y L., Guo J. Progress and problem of vine adaptive ecology. *Chinese Journal of Ecology*, 2000, 19(6): 28~33.
- [2] He W M., Zhong Z C. Effect of external support on the foraging behavior and reproductive strategies in *Gynostemma pentaphyllum* populations. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(1): 47~50.
- [3] Cai Y L., Song Y C. Adaptive characteristics and behavior of *Dalbergia millettii* liana in subtropical evergreen broad-leaved forest of eastern China. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(2): 216~224.

- [4] den Dobbelden KC. The availability of external support affects patterns and morphology in herbaceous climbing plants. *Functional Ecology*, 1995, **9**(4): 628~634.
- [5] den Dobbelden KC. On the adaptive growth strategy of climbing herbs. In: Dong M and Werger M J A eds. *A Spectrum of Ecological Studies*. Chongqing: Southwest China Normal University Press, 1999. 35~45.
- [6] During H J, Kwant R A and Werger M J A. Effects of light quantity on above-ground biomass investment patterns in the vine *Lonicera periclymenum* and the shrub *Lonicera xylosteum*. *Phytoecologia*, 1994, **24**: 597~607.
- [7] Slade AJ and Hutchings M J. The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, 1987, **75**: 95~112.
- [8] Hutchings MJ and de kroon H. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research*, 1994, **25**: 159~238.
- [9] Dong M. Clonal growth in plant in relation to resource heterogeneity: foraging behavior. *Acta Bot. Sin.*, 1996, **38**: 828~835.
- [10] de kroon H and Hutchings M J. Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology*, 1995, **83**(1): 143~152.
- [11] He W M, Zhong Z C. Morphological and growth responses of the climbing plant, *Gynostemma pentaphyllum* seedlings to varying light intensity. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, **24**(3): 375~378.
- [12] Tao J P, Zhong Z C. Effects of Shading and External Mechanical Supporting on Morphological Plasticity of Climbing Plant *Momordica Charantia*. *Journal of Southwest China Normal University(Natural Science)*, 2001, **26**(2): 200~206.
- [13] Thompson L. The influence of natural canopy density on the growth of white clover, *Trifolium repens*. *Oikos*, 1993, **67**: 321~324.
- [14] den Dobbelden K C and Knops J M H. The effect of competition and slope inclination on aboveground biomass allocation of understorey ferns in subtropical forest. *Oikos*, 1993, **67**: 285~290.
- [15] Slade A J and Hutchings M J. The effects of light intensity on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, 1987, **75**: 639~650.
- [16] Cai Y L, Song Y C. Adaptive ecology of lianas in Tiantong evergreen broad-leaved forest, Zhejiang, China I. leaf anatomical characters. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, **25**(1): 90~98.

参考文献

- [1] 蔡永立, 郭佳. 藤本植物适应生态学研究进展及存在问题. *生态学杂志*, 2000, **19**(6): 28~33.
- [2] 何维明, 钟章成. 外界支持物对绞股蓝种群觅养行为和繁殖对策的影响. *生态学报*, 2001, **21**(1): 47~50.
- [3] 蔡永立, 宋永昌. 浙江天童常绿阔叶林香港黄檀的生态适应特征和行为. *生态学报*, 2001, **21**(2): 216~224.
- [4] 董鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长: 觅食行为. *植物学报*, 1996, **38**(10): 828~835.
- [11] 何维明, 钟章成. 攀援植物绞股蓝幼苗对光照强度的形态和生长反应. *植物生态学报*, 2000, **24**(3): 375~378.
- [12] 陶建平, 钟章成. 攀援植物苦瓜对遮阴和外界支持物的形态可塑性反应. *西南师范大学学报(自然科学版)*, 2001, **26**(2): 200~206.
- [16] 蔡永立, 宋永昌. 浙江天童常绿阔叶林藤本植物的适应生态学 I. 叶片解剖特征的比较. *植物生态学报*, 2001, **25**(1): 90~98.