

DOI: 10.5846/stxb201401090068

刘金平, 游明鸿, 张丽慧, 赵艳. 不同支持物对攀援植物——葎草雌雄株光合特性及生物量结构的影响. 生态学报, 2015, 35(18): - .

Liu J P, You M H, Zhang L H, Zhao Y. External supports affect the photosynthetic characteristics and biomass allocation of the climbing plant *Humulus scandens*. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(18): - .

不同支持物对攀援植物——葎草雌雄株光合特性及生物量结构的影响

刘金平^{1,*}, 游明鸿², 张丽慧¹, 赵 艳¹

¹ 西华师范大学生命科学院, 南充 637009

² 四川省草原科学研究院, 成都 611743

摘要: 葎草 [*Humulus scandens* (Lour.) Merr.] 为草本雌雄异株攀援植物, 采用野生种群人为控制的方法, 设置分枝找到乔木支持物 (高度 (3 ± 0.5) m)、灌木支持物 (高度 (1 ± 0.5) m) 和无支持物 3 种生长方式, 测定雌 (♀)、雄 (♂) 株分枝的叶面积参数、光合参数、叶绿素含量、可溶性糖含量及茎、叶、花在分枝、构件、单株水平下生物量分配比等指标, 分析支持物对分枝光合特性和生物量结构的影响, 探讨雌、雄分枝利用支持物的性别差异及响应支持物的生态适应差异。结果表明: (1) 分枝的单叶面积、总叶面积、叶面积比率、比叶面积对支持物响应存在性别差异, ♀ 株叶面积参数均大于 ♂ 株; 支持物差异主要影响叶绿素 a 含量, 对叶绿素 b、叶绿素 a/b 影响不显著。(2) 支持物差异对分枝叶片的光合参数均有显著的影响 ($P < 0.05$), 支持物对光合参数影响顺序为 $G_s > P_n > T_r > C_i$, 性别差异影响顺序为 $G_s > T_r > P_n > C_i$; 可溶性糖含量在性别间、支持物间均表现出极显著的差异 ($P < 0.01$), ♂ 株糖含量显著高于 ♀ 株。(3) 在分枝水平下, ♀ 株叶、茎及花生生物量分配比都未受到支持物不同的影响 ($P \geq 0.05$), 而 ♂ 株在叶、茎的生物量分配比方面受影响显著 ($P < 0.05$); 在构件水平下, 支持物差异显著影响了 ♂ 株分枝间的营养生长构件分配比, 显著影响了 ♀ 株分枝间的生殖生长构件分配比; 在单株水平下, 叶分配比仅在支持物间差异显著 ($P < 0.05$), 而茎、花分配比在性别间、支持物间均有显著差异。(4) 雌雄分枝的光合特性和生物量结构对不同支持物的响应差异明显, 使葎草单株的生理整合性和适应性大幅度提高。研究以雌雄异株攀援植物为材料, 从分枝水平分析支持物对雌雄株光合特性及生物量结构的影响, 研究结果对探讨雌雄异株攀援植物的生态适应性具一定的价值。

关键词: 葎草; 攀援植物; 雌雄异株; 支持物; 光合特性; 生物量分配

External supports affect the photosynthetic characteristics and biomass allocation of the climbing plant *Humulus scandens*

LIU Jinping^{1,*}, YOU Minghong², ZHANG Lihui¹, ZHAO Yan¹

¹ School of Life Sciences, China West Normal University, Nanchong 637009, China

² Sichuan Academy of Grassland Science, Chengdu 611743, China

Abstract: *Humulus scandens* (Lour.) Merr. is a type of dioecious climbing herb. Many studies have shown that the availability of external supports has an important influence on the morphological and physiological activities, biomass allocation, and reproductive strategies of climbing plants. Because of the gender ramet expression of dioecious plants, only the female and male plants that received support were able to grow to a position of higher illumination; thus, these populations were able to successfully achieve pollination and seed dispersal and out-compete other plant communities. In their natural state, in which branches are subjected to varying levels of illumination, the support available has an influence

基金项目: 国家科技支撑计划 (2011BAD17B03); 四川省科技支撑计划 (2011NZ0064)

收稿日期: 2014-01-09; 网络出版日期: 2014-11-19

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jpgg2000@163.com.

on the distribution, distance, shape, size, strength and texture of dioecious climbing herbs; different branches of female and male plants often look different depending on the support available. There is a paucity of research on the effect of light heterogeneity on plant morphology, physiology, biomass, and reproduction at the branch level. Therefore, we conducted this study to investigate the influence of external support on the photosynthetic characteristics and biomass structure of *H. scandens*. We also investigated the gender differences regarding the use of external supports and ecological adaptations in response to external support. *H. scandens* was grown under three artificial scenarios: tree support (height 3 ± 0.5 m), shrub support (height 1 ± 0.5 m), and no support. The following characteristics were measured for each plant: leaf area, photosynthetic parameters, chlorophyll, and soluble sugar. We also measured the ratio across the stem, leaf, and flower at branch, component, and plant levels, respectively. Significant differences were observed across genders in response to external support in multiple biological parameters, including single leaf area, total leaf area, leaf area ratio, and specific leaf area. Leaf areas of female branches were greater than those of male branches. Significant differences were also observed across the three variations of external support for the amount of chlorophyll a; however, no difference was observed for the amount of chlorophyll b and chlorophyll a/b. External support also had a significant impact on all four photosynthetic parameters of branch leaves ($p < 0.05$). The strongest effect was observed for stomatal conductance, and the least impact was observed on intercellular CO_2 concentration. A significant association was found between external support and the amount of soluble sugar ($p < 0.01$). In addition, soluble sugar in male plants was significantly higher than that in female plants ($p < 0.01$). 3) At the branch level, a significant association was observed between the external support and ratio of leaves and stems in male branches ($p < 0.05$). However, no association was observed between the external support and ratios of leaves, stems, and flowers in female branches ($p > 0.05$). The ratio of the vegetative component in male branches and ratio of the reproductive component in female branches was significant at the component level. External support significantly affected the ratio of leaves ($p < 0.05$) at the individual plant level. We also observed significant differences in the ratios of stems and flowers between genders and across support type. The photosynthetic characteristics and biomass structure of both female and male *H. scandens* showed a strong response to the heterogeneous external support, which greatly improved physiological integration and adaptability of single *H. scandens*. Therefore, results from this study are valuable for additional investigation of the ecological adaptability of dioecious climbing plants.

Key Words: *Humulus scandens*; Climbing plants; Dioecism; Support; Photosynthetic characteristics; Biomass allocation

攀缘植物缺乏直立生长能力,其攀缘行为要受到外界支持物有效性的制约,支持物能帮助攀援植物“逃离”荫蔽或“寻觅”高光透风的环境^[1-3],而增加生存、生长和生殖的成功率。在异质的光环境中,攀缘植物可以通过生物量配置的改变以及形态的可塑性来寻觅最佳的光环境,从而对生长、生殖以及行为等产生影响^[4,5]。所以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^[5,6],能否找到适合的支持物决定了攀援植物在群落中的空间分布格局^[2,7]。支持物的可利用性是影响攀援植物形态结构、生理活性、生物量分配及生殖策略的重要因素^[4]。目前,对异质生境下克隆植物的生理整合、生态效应及生殖策略研究已经较为深入^[8]。攀援植物是高度异质生境中的突出代表,由于其特殊的生长型,攀援茎具有较大的形态可塑性和相对的“运动性”,因而是研究非克隆植物在异质生境下生态响应的理想材料。国内外许多生物学家、生态学家相继研究过支持物对攀援植物生长发育的影响^[1-7],但对雌雄异株攀援植物的报道很少。

由于性别的分株表达,能否找到可利用的支持物对雌雄异株攀援植物传花授粉、种子扩散及维持种群稳定性等都具有重要的影响。植物只有在雌、雄株同时获得支持而上升到较高的光照位置,才能避免在植物群落竞争中被淘汰。达尔文认为攀援植物将较少的生物量投资到支持组织,而把更多的生物量分配到叶片以增加光合作用能力,之后很多研究验证了这一假设,但也有研究结果表明,攀援植物并不比非攀援植物投资更多的生物量到叶片中以形成最大的叶面积^[9,10]。近年来,对雌、雄单株水平在生境异质性下的光合作用能力、生

物量分配、水分利用效率以及凋落物降解等方面进行了大量的研究^[11],结果表明,生境异质性可引起性别间在生长、形态、生殖、分布以及抗逆性等方面表现出明显的差异^[12,13],从而导致种群的性比失衡,繁殖能力下降,最终导致生态系统的组成、结构和功能发生改变。在自然状态下,由于可利用支持物的分布距离、形状大小、强度质地等方面具有差异,雌、雄单株的不同分枝常“寻觅”到不同的支持物,使分枝处于不同光生境的现象比较常见,但未见在分枝水平上就光异质对植物形态、生理、生物量及生殖的性别差异进行相关研究的报道。

草本雌雄异株攀援植物的生活周期短,多数在生长季节终了时其地上部分或整体死亡。所以,在有限的生活史过程中,基于不同支持物条件下的光合特性及生物量分配,对植物个体水平上的生理整合、生态适应及生殖策略具有十分重要的意义。本文以草本雌雄异株攀援植物——葎草 [*Humulus scandens* (Lour.) Merr.] 为材料,采用野生种群人为控制的方法,设置分枝找到乔木支持物、灌木支持物和无支持物三种方式,通过测定分枝的叶面积比率和比叶面积、叶片色素含量、光合参数、可溶性糖含量、构件生物量分配等指标,分析不同支持物是否对分枝光合特性和生物量结构有影响,探讨雌、雄葎草利用支持物的是否存在性别差异。研究结果可为草本雌雄异株攀援植物的生活史进化理论发展提供数据和理论支撑,为该类资源保护与利用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究材料

葎草为桑科葎草属草本雌雄异株攀援植物,一年生或多年生,广布于中国和日本各地,为田间、荒地常见杂草。可作鲜嫩饲草、青贮饲料、干贮饲草、饲料添加剂^[14],蜜源、药用及园林植物及造纸原料等加以利用^[6,13]。

1.2 实验设计

2013 年春,在四川南充顺庆区选择一个废弃铁路边疏于管理的同质绿地(面积约 200 m²),小乔木为天竺桂(*Cinnamomum pedunculatum*)株高约(3±0.5) m,冠幅约(2±0.5) m;灌木为小叶女贞球(*Ligustrum quihoui*)株高约(1±0.5) m,冠幅(1±0.5) m,乔灌木相对均匀分布。从幼苗期到孕蕾期逐渐对野生葎草种群进行间苗,避免单株间枝条缠绕,植株不进行牵引等人为干扰,任其自然觅养,挑选基部分枝数为 3,分枝分别觅到乔木(A)、灌木球(B)和无支持物(C)且分枝覆盖支持物顶端的雌(♀)、雄(♂)单株各 10 株为实验株。于 9 月盛花期测定下列指标:

光合特征参数:利用 LI-6400XT 便携式光合仪,选取植株上部健康成熟叶片,用 LED-红蓝光源叶室将光合有效辐射(PAR)设置在 850 μmol m⁻²s⁻¹,相对湿度为 40%—70%,胞外 CO₂浓度 385—420 μmol/mol。测定指标包括净光合速率(Pn),气孔导度(Gs),胞间 CO₂浓度(Ci)和蒸腾速率(Tr)。

叶面积比率和比叶面积:用托普 YMJ-C 型叶面积测定仪测定单叶面积和总叶片面积,叶面积比率=叶片面积/分枝生物量,比叶面积=叶片面积/叶生物量。

叶片色素含量:采用乙醇丙酮混合提取法,称不含叶脉的健康成熟叶片 0.2 g,剪成丝状置于 25 mL 乙醇丙酮混合液中(V 乙醇:V 丙酮=1:1),封口置黑暗环境 24 h 后,将提取液在紫外可见分光光度计波长为 663 nm、645 nm、470 nm 下比色,用 Arnon 修正公式计算色素提取液中各色素的含量。

$$\text{Chl a (mg/g)} = \frac{(12.72D_{663} - 2.59D_{645})}{F_w} \times V$$

$$\text{Chl b (mg/g)} = \frac{(22.88D_{646} - 4.67D_{663})}{F_w} \times V$$

$$\text{Caro (mg/g)} = \frac{(1000D_{470} - 3.27\text{Chl a} - 104\text{Chl b})/229}{F_w} \times V$$

可溶性糖:苯酚法,称取 0.1 g 新鲜叶片剪碎混匀后,加入 5 mL 蒸馏水,封口于沸水中提取 30 min,吸取 0.5 mL

样品于试管,加蒸馏水 1.5 mL。标准曲线:分别取每毫升含 0, 20, 40, 60, 80, 100 μg 蔗糖的标准溶液 2 mL。分别加入 9% 苯酚溶液 1 mL, 摇匀快速加入浓硫酸, 在恒温下静置 30 min, 显色, 在 485 nm 波长下比色。根据标准曲线计算样品中糖含量。

生物量结构:盛花期,齐地刈割后,将分枝分成叶、茎、花序 3 部分,放入 80 $^{\circ}\text{C}$ 干燥箱烘至恒重称重。计算下列指标:分枝水平分配比=分枝某一构件生物量/分枝总生物量 $\times 100\%$;构件水平分配比=分枝构件生物量/单株构件生物量 $\times 100\%$;单株水平分配比=分枝构件生物量/单株总生物量 $\times 100\%$ 。

1.3 数据处理

用 SAS 9.1 软件进行重复测量资料的方差分析和多重比较,并用字母标记法表示。

2 结果与分析

2.1 不同支持物对雌雄株分枝光合特性的影响

2.1.1 叶面积参数

支持物对 ♀ 、 ♂ 株分枝的单叶面积有显著影响 ($P < 0.05$) (表 1), 攀援越高分枝的单叶面积减小越显著。 ♂ 株分枝的总叶面积在有支持物下显著减少 ($P < 0.05$), 但 ♀ 株分枝的总叶面积及 ♀ 、 ♂ 株分枝叶面积比率和比叶面积都未受影响, 仅 A 处理中 ♂ 株分枝的叶面积比率显著高于 C 处理。

表 1 不同支持物条件下分枝叶面积参数的多重比较

Table 1 Multiple comparisons about leaf areaparameters of branches in heterogeneous external support (means $\pm$ Sd)

处理 Treatment	单叶面积 Single leaf area		总叶面积 Total leaf area	
	♀	♂	♀	♂
A	73.93 $\pm$ 4.59Ab	66.26 $\pm$ 2.64Bb	31347.91 $\pm$ 3366.12Aa	27067.24 $\pm$ 1486.18Ab
B	77.47 $\pm$ 1.27Aab	70.60 $\pm$ 2.15Bab	32199.13 $\pm$ 2036.19Aa	27528.37 $\pm$ 1378.41Ab
C	82.77 $\pm$ 1.13Aa	75.34 $\pm$ 2.51Ba	31708.71 $\pm$ 2029.68Aa	35674.95 $\pm$ 5192.01Aa
F	7.41	10.38	0.08	6.79
P	0.0239	0.0113	0.9206	0.0288
处理 Treatment	叶面积比率 Leaf area ratio		比叶面积 Specific leaf area	
	♀	♂	♀	♂
A	62.15 $\pm$ 9.22Aa	44.01 $\pm$ 2.46Ba	430.34 $\pm$ 75.11Aa	383.09 $\pm$ 31.64Aa
B	66.76 $\pm$ 4.07Aa	48.06 $\pm$ 1.77Bab	423.44 $\pm$ 27.15Aa	367.30 $\pm$ 36.73Aa
C	64.43 $\pm$ 4.50Aa	54.42 $\pm$ 6.76Bb	388.95 $\pm$ 24.12Aa	436.68 $\pm$ 72.32Aa
F	0.39	4.51	0.64	1.57
P	0.6906	0.0638	0.5618	0.2829

不同大写字母表示性别间差异显著 ($p < 0.05$), 同列不同小写字母表示支持物间差异显著 ($p < 0.05$)

双因子方差分析说明,单叶面积在总处理间、性别间、支持物间均有极显著差异 ($P < 0.01$) (表 2), 由 F 值可见性别间差异大于支持物间, ♀ 株的单叶面积在 A、B、C 下均大于 ♂ 株; 而总叶面积在性别间无差异, 在支持物间、总处理间存在显著差异, 但仅 ♂ 株分枝总叶面积受支持物影响; 叶面积比率在性别间差异显著, ♀ 株分枝的单位生物量叶面积均大于 ♂ 株; 比叶面积在总处理间、性别间、支持物间均无差异。可见, 在不同支持条件下, 葎草通过减少单叶面积、增加叶片数调节总叶面积, ♀ 株叶面积参数均比 ♂ 株大, 说明 ♀ 株的光合作用物质基础大于 ♂ 株。

2.1.2 叶绿素含量

支持物显著增加了 ♀ 、 ♂ 株分枝叶片中吸收光能的叶绿素 a 含量 ($P < 0.05$) (表 3), 攀援高枝条显著增加叶绿素 a 的含量。但对传递光能的叶绿素 b 影响较小, 仅 A 支撑下 ♀ 株分枝叶片的叶绿素 b 显著高于 B、C, 致使该分枝叶片中反映植物对光能利用率的叶绿素 a/b 显著增加。

表 2 不同支持物条件下分枝叶面积参数的双因子方差分析

Table 2 Two-factor analysis of variance about leaf area parameters of branches in heterogeneous external support

变异来源 Source	单叶面积 Single leaf area		总叶面积 Total leaf area		叶面积比率 Leaf area ratio		比叶面积 Specific leaf area	
	F	P	F	P	F	P	F	P
总处理间 Corrected model	13.85	0.0001	3.65	0.0306	8.79	0.0011	1.03	0.4451
支持物间 Supports	17.32	0.0003	4.17	0.0422	2.14	0.1601	0.19	0.8262
性别间 Genders	34.55	<.0001	1.47	0.2484	37.27	<.0001	0.64	0.4397
互作间 Interaction	0.04	0.9649	4.23	0.0408	1.20	0.3341	2.05	0.1712

表 3 不同支持物条件下叶绿素和可溶性糖含量的多重比较 (means±Sd)

Table 3 Multiple comparisons about chlorophyll and soluble sugar content of branches in heterogeneous external support (means±Sd)

处理 Treatment	叶绿素 a Chla/(mg/g)		叶绿素 b Chlb/(mg/g)		叶绿素 a/b Chla/Chlb		可溶性糖含量 Soluble sugar content/(mg/g)	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
A	2.12±0.03Ba	2.23±0.06Aa	0.49±0.03Aa	0.48±0.01Aa	4.36±0.26Aa	4.68±0.17Aa	28.68±0.93Ba	30.67±0.43Aa
B	1.82±0.04Bb	2.03±0.09Ab	0.47±0.01Aab	0.46±1.10Aa	3.89±0.06Ab	4.53±1.12Aa	27.21±0.50Ba	29.33±0.97Aa
C	1.62±0.14Bc	1.82±0.04Ac	0.45±0.02Ab	0.44±0.03Aa	3.63±0.20Ab	4.15±0.28Aa	24.31±0.89Bb	26.53±1.00Ab
F	23.27	31.18	4.00	0.32	11.02	0.48	23.42	18.88
P	0.0015	0.0007	0.0787	0.7396	0.0798	0.6390	0.0015	0.0026

方差分析表明,叶绿素 a 在性别间和支持物间均有显著差异,攀援越高分枝的含量越大,♂ 株含量显著高于♀ 株(表 4)。支持物虽然增加了叶绿素 b 含量及叶绿素 a/b 值,但在性别间、支持物间均无差异。支持物主要影响分枝叶片的叶绿素 a 含量,对叶绿素 b、叶绿素 a/b 影响不显著。通过 F 值可见,支持物对叶绿素含量的影响存在一定的性别差异,♂ 株吸收与利用光能色素基础大于♀ 株。

表 4 不同支持物条件下分枝的叶片色素和可溶性糖含量的双因子方差分析

Table 4 Two-factor analysis of variance about leaf pigments and soluble sugar content of branch in heterogeneous external support

变异来源 Source	叶绿素 a Chla/(mg/g)		叶绿素 b Chlb/(mg/g)		叶绿素 a/b Chla/Chlb		可溶性糖含量 Soluble sugar content/(mg/g)	
	F	P	F	P	F	P	F	P
总处理间 Corrected model	25.37	<0.000 1	0.52	0.7533	1.92	0.1650	22.80	<.0001
支持物间 Supports	51.07	<.0001	1.25	0.3221	4.48	0.0558	42.01	<.0001
性别间 Genders	23.22	0.0004	0.11	0.7431	2.39	0.1333	29.91	0.0001
互作间 Interaction	0.74	0.4975	0.01	0.9907	0.16	0.8565	0.03	0.9699

2.1.3 光合参数

支持物对♀、♂ 株分枝叶片的净光合速率 Pn、气孔导度 Gs、胞间 CO₂ 浓度、蒸腾速率 Tr 均有显著的影响 (P<0.05) (表 5),攀援越高枝条的光合参数值越大。Pn、Gs 和 Tr 在性别间、支持物间均有极显著差异 (P<0.01),Ci 仅在支持物间差异显著,性别间差异较小(表 6)。♀ 株的 Pn、Gs 和 Tr 显著大于♂ 株,攀援越高分枝的 Pn、Gs 和 Tr 越大,♂ 株分枝 Pn、Gs 比♀ 株更易受有无支持物的影响,而♀ 株分枝的 Ci 和 Tr 比♂ 株分枝对支持物更敏感。

由 F 值可见,支持物对光合参数影响顺序为 Gs>Pn>Tr>Ci,性别间差异 Gs>Tr>Pn>Ci(表 6)。说明支持物主要通过提高叶片位置,获取更多光能,增加气孔导度来影响光合速率。而♂ 株的 Gs、Tr 低于♀ 株,使其 Pn 小于♀ 株。支持物对分枝叶片光合参数 Gs、Pn、Ci 的影响大于性别的影响,性别间 Tr 差异大于支持物对之的影响。C 条件下♀ 株分枝的 Tr 小于♂ 株,但 A、B 支持下显著增加 Tr,且显著大于♂ 株。

表 5 不同支持物条件分枝光合参数的多重比较 (means±Sd)

Table 5 Multiple comparisons about photosynthetic parameters of branches in heterogeneous external support (means±Sd)

处理 Treatment	净光合速率		气孔导度		胞间 CO ₂ 浓度		蒸腾速率	
	Pn/($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)		Gs/($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)		Ci/($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)		Tr/($\mu\text{mol/mol}$)	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
A	8.74±0.05Aa	8.13±0.19Ba	0.31±0.02Aa	0.23±0.01Ba	282.27±7.88Aa	283.33±14.68Aa	2.57±0.11Aa	2.02±0.07Ba
B	8.24±0.11Ab	7.78±0.25Ba	0.25±0.02Ab	0.13±0.00Bb	263.27±5.50Ab	282.03±7.19Aa	2.35±0.04Ab	1.68±0.03Bb
C	6.93±0.38Ac	5.89±0.23Bb	0.16±0.00Ac	0.11±0.00Bc	249.33±4.02Ac	254.00±7.30Ab	1.37±0.10Ac	1.53±0.21Bb
F	49.77	84.44	91.93	186.52	22.65	7.72	169.45	11.42
P	0.0002	<.0001	<.0001	<.0001	0.0016	0.0219	<.0001	0.0090

Pn = photosynthetic rate, Gs = Stomatal conductance, Ci = Intercellular CO₂ concentration, Tr = Transpiration rate

表 6 不同支持物条件下分枝光合参数的双因子方差分析

Table 6 Two-factor variance analysis about photosynthetic parameters of branches in heterogeneous external support

变异来源 Source	净光合速率		气孔导度		胞间 CO ₂ 浓度		蒸腾速率	
	Pn/($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)		Gs/($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)		Ci/($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)		Tr/($\mu\text{mol/mol}$)	
	F	P	F	P	F	P	F	P
总处理间 Corrected model	62.07	<0.000 1	147.04	<0.000 1	10.04	0.0006	57.67	<0.000 1
支持物间 Supports	131.19	<.0001	266.92	<0.000 1	21.16	0.000 1	47.83	<0.000 1
性别间 Genders	42.81	<0.000 1	219.43	<.0001	4.20	0.0630	94.70	<0.000 1
交互间 Interaction	2.57	0.1175	14.71	0.0006	1.84	0.2015	25.57	<0.000 1

2.1.4 可溶性糖含量

支持物对♀、♂株分枝叶片光合产物可溶性糖含量有极显著的影响($P<0.01$) (表3), 分枝攀援越高含量越大。方差分析表明, 性别间、支持物间可溶性糖含量均表现出极显著的差异($P<0.01$), ♂株显著高于♀株, 但支持物对分枝糖含量的影响大于性别(表4), 尤其从C到B叶片有效光合速率增加了18%—32%, 可溶性糖含量增加了10%—11%, 而从B到A光合速率仅增加了4%—6%, 可溶性糖仅增加了5%—6%。说明能否找到支持物是影响葎草分枝光合速率与光合效率的主要因素, 而攀援高度影响次之。

2.2 不同支持物对雌雄株生物量结构的影响

2.2.1 分枝水平分配比

♀株在分枝水平下其叶分配比、茎分配比及花分配比都没有受到支持物差异的显著影响($P\geq 0.05$) (表7), 仅A处理下花分配比显著大于C处理。♂株在分枝水平下其叶分配比、茎分配比均显著受支持物差异的影响($P<0.05$), 在A处理下叶分配比和花分配比显著低于C处理, 而A与B、B与C处理间无显著差异。支持物差异显著降低了♂株在分枝水平下的茎分配比。生物量分配表现出显著的性别差异($P<0.05$), ♀株叶分配比显著高于♂株, 而花分配比显著低于♂株, 但茎分配比性别间差异不明显。在分枝水平下, ♀株的生物量分配可塑性显著低于♂株, ♀株总生物量、茎和叶分配比均未受支持物差异的影响而趋于稳定; ♂株在有可利用支持物时, 则显著增加总生物量, 增大茎分配比, 而降低了叶分配($P<0.05$)。

表 7 不同支持物条件下生物量在分枝水平分配比的多重比较

Table 7 Multiple comparisons about biomass allocation in the level of branch of heterogeneous support (means±Sd)

项目 Items	叶分配比		茎分配比		花分配比	
	Leaf distribution ratio		Stem distribution ratio		Flower distribution ratio	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂
A	7.67±0.59 ^{Aa}	4.77±0.34 ^{Bb}	81.64±0.81 ^{Aa}	83.42±2.11 ^{Aa}	10.69±0.53 ^{Ba}	11.81±2.11 ^{Ab}
B	7.49±0.12 ^{Aa}	5.45±0.76 ^{Bab}	82.08±0.44 ^{Aa}	81.94±1.29 ^{Aa}	10.42±0.33 ^{Bab}	12.60±0.95 ^{Aab}
C	8.94±1.48 ^{Aa}	6.46±0.61 ^{Ba}	81.86±2.16 ^{Aa}	78.48±0.43 ^{Ab}	9.21±0.88 ^{Bb}	15.06±0.60 ^{Aa}
F	2.24	6.08	0.08	9.22	4.72	4.59
p	0.1879	0.0360	0.9227	0.0148	0.0587	0.0616

2.2.2 构件水平分配比

在构件水平下, δ 株叶茎分配比与 η 株花分配比表现出显著差异 ($P<0.05$) (表 8)。双因子方差分析发现, 分枝构件分配比在性别间无差异 (表 9), 支持物差异是引起分枝构件分配比差异的主要原因。叶分配比在无支持物 (C 处理) 的值最大, 可利用的支持物越高叶分配比越低; 茎分配比则在 B 处理条件下最小, 高支持物 (A 处理) 与无支持物 (C 处理) 间无差异; 花生物量则显著优先向 A 处理条件下的分枝分配。支持物显著影响了 δ 株分枝间的营养生长构件分配比, 显著影响 η 株分枝间的生殖生长构件分配比 ($P<0.05$)。

2.2.3 单株水平分配比

在单株水平下, 叶分配比仅在支持物间差异显著 ($P<0.05$), 而茎、花分配比在性别间、支持物间均有显著差异 (表 9), 但 F 值说明性别间差异大于支持物间。支持物显著影响了 δ 株茎、叶分配比与 η 株花分配比 ($P<0.05$) (表 8), 有无支持物或支持物高低, 对 η 株分枝在单株水平下茎叶分配比影响较小。单株水平下 δ 株花分配比显著高于 η 株, 支持物越高分枝获得的花分配比越低。

3 结论与讨论

葎草主要依赖茎枝和叶柄上密生倒刺来获得支持物, 其获得及对支持物的把持力, 低于具有卷须类、吸附类等变态器官的攀援植物, 其攀缘行为更容易受到外界支持物有效性的制约。攀援植物的脆弱性和依附性要求采取一系列适应对策来保证个体的生存和种群的形成^[7], 野生葎草依据生境条件的优劣, 常形成 2—10 条分枝^[15], 从不同方向匍匐生长来觅求可利用的支持物, 受到生境胁迫时通过减少分枝数, 使现存分枝有足够的营养供给“寻觅”支持物。如水分充足时葎草分枝数为 8 条/株以上, 在严重水分胁迫时仅为 1—3 条/株^[16]。本文中, 葎草处于乔、灌木遮阴造成的光胁迫条件下, 挑选分枝数为 3, 且依托不同支持物“逃离”荫蔽或“寻觅”高光环境的雌、雄株作为试验材料, 研究说明分枝能对不同支持物做出适应性响应, 雌、雄株分枝虽形态塑性或对生境响应存在一定差异, 但匍匐分枝寻找支持物的能力及对支持物的响应能力较强, 即使没有可利用支持物分枝仍有一定数量的生殖投入, 这对性别分株表达的草本攀援植物的种群延续与扩散具有决定性作用。一般认为雌雄异株植物维持种群稳定性的能力薄弱, 攀援植物生存、生长和生殖均易受生境条件的影响, 葎草作为雌雄异株攀援植物能够在南北各省广泛分布, 表明其具有极强的生态适应性, 但关于其生境适应策略的研究极少, 只对水分、温度胁迫下形态塑性及繁殖策略进行了初步的研究^[16,17]。加强该类植物的研究, 对植物生活史进化理论发展具有重要意义。

支持物是影响葎草分枝光合特性的主要因子, 性别次之。支持物显著降低了分枝的单叶面积, 但对总叶面积、叶面积比率、比叶面积的影响较小。这是因为找到可利用支持物的分枝, 在攀援过程的垂直茎的节间增长使叶片密度降低, 到达支持物顶部后产生出大量的细长二级分枝, 二级分枝的单叶面积较小但叶片数量大, 使有支持物条件下分枝的总叶面积未减少且叶片相对集中于“高光”顶端。由此可见, 不同支持物只是改变了分枝叶面积的分布均衡度与空间位置, 而对分枝叶总面积数量与叶片厚度的影响极小。同时, 支持物显著增加了叶片中吸收光能的叶绿素 a 含量, 虽传递光能的叶绿素 b 含量相对稳定, 但一定程度提高了叶片的叶绿素 a/b 值, 使有支持物分枝的单位叶面积具有了较强的光合物质基础。支持物显著提高了单叶叶面积的光合参数, 提高顺序为 $G_s>P_n>T_r>C_i$ 。乔木支持 (B) 下分枝叶片的气孔导度 (G_s) 比无支持物 (C) 分枝提高约 50%, 而净光合速率 (P_n) 提高约 20%。可见, 葎草利用支持物提升叶片空间位置、改善光照条件的同时, 通过增加光合物质基础、提高气孔导度从而提高了净光合速率, 通过测定叶片中可溶性糖含量验证了觅得支持物可提高分枝的光合同化能力。本实验中, 光合特性表现出显著的性别差异, η 株分枝的单叶面积、叶面积比率和净光合速率在三种支持物下均显著大于 δ 株, 表明 η 株的光合作用能力显著高于 δ 株, 但 η 株叶片中可溶性糖含量则显著低于 δ 株。由此可见, η 、 δ 株采取不同的途径对光合产物进行了储存与转移, 由于性别分工的不同, 或许 η 、 δ 株在生长、生殖中需要的物质基础、采用的生理过程不尽相同, 需进一步深入研究。

表 8 不同支持物条件下生物量在构件水平和单株水平分配比例的多重比较 (means±Sd)

Table 8 Multiple comparisons about biomass allocation in the level of component and plant of heterogeneous support(means±Sd)

项目 Items	叶分配比 Leaf distribution ratio				茎分配比 Stem distribution ratio				花分配比 Flower distribution ratio			
	构件水平 Component level		单株水平 Plant level		构件水平 Component level		单株水平 Plant level		构件水平 Component level		单株水平 Plant level	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
A	31.76±1.97 ^{Aab}	31.05±30.94 ^{Ab}	4.95±0.31 ^{Ab}	4.78±0.15 ^{Ab}	33.48±2.62 ^{Aa}	33.35±1.14 ^{Aab}	22.56±1.79 ^{Ba}	28.64±0.97 ^{Aab}	39.35±1.67 ^{Aa}	35.14±2.44 ^{Aa}	22.56±1.79 ^{Ba}	28.64±0.98 ^{Aa}
B	32.93±0.91 ^{Aab}	33.02±2.43 ^{Aab}	5.14±0.14 ^{Aab}	5.08±0.37 ^{Aab}	32.38±0.67 ^{Aa}	30.95±0.26 ^{Ab}	21.81±0.45 ^{Ba}	26.58±0.22 ^{Ab}	32.91±1.95 ^{Ab}	30.28±2.05 ^{Aa}	21.81±0.45 ^{Bb}	26.58±0.22 ^{Aa}
C	35.32±2.05 ^{Aa}	35.93±0.81 ^{Aa}	5.51±0.32 ^{Aa}	5.53±0.12 ^{Aa}	34.14±1.01 ^{Aa}	35.70±2.42 ^{Aa}	23.00±0.68 ^{Ba}	30.66±2.08 ^{Aa}	27.74±1.70 ^{Ac}	34.58±4.54 ^{Aa}	23.00±0.68 ^{Bc}	30.66±2.08 ^{Aa}
F	3.32	7.26	3.32	7.26	0.84	7.02	0.84	7.02	32.03	2.07	32.03	2.07
p	0.1069	0.0250	0.1069	0.0250	0.4778	0.0268	0.4778	0.0268	0.0006	0.2071	0.0006	0.2071

表 9 不同支持物条件下生物量在构件水平和单株水平分配比例的双因子方差分析

Table 9 Two-factor analysis of variance about biomass allocation in the level of component and plant of heterogeneous support

变异来源 Source	叶分配比 Leaf distribution ratio				茎分配比 Stem distribution ratio				花分配比 Flower distribution ratio			
	构件水平 Component level		单株水平 Plant level		构件水平 Component level		单株水平 Plant level		构件水平 Component level		单株水平 Plant level	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
总处理间 Corrected model	4.09	0.0212	4.14	0.0204	2.94	0.0582	25.87	<0.0001	7.30	0.0023	16.62	<0.0001
支持物间 Supports	9.99	0.0028	9.95	0.0028	6.07	0.0151	6.80	0.0106	10.29	0.0025	7.33	0.0083
性别间 Genders	0.00	0.9947	0.33	0.5736	0.00	0.9998	111.62	<0.0001	0.00	0.9998	57.60	<0.0001
交互间 Interaction	0.24	0.7889	0.22	0.8041	1.29	0.3114	2.06	0.1706	7.97	0.0063	5.41	0.0211

支持物对葎草生物量结构有显著的影响。从分枝、构件、单株 3 个水平研究支持物对葎草♀、♂株生物量结构的影响进行了分析,说明在在分枝水平下,♀株叶、茎及花的生物量分配比都未受到支持物差异的影响($P \geq 0.05$),而♂株在叶、茎的生物量分配比方面受影响显著($P < 0.05$);在构件水平下,支持物差异显著影响了♂株分枝间的营养生长构件分配比,显著影响了♀株分枝间的生殖生长构件分配比;在单株水平下,叶分配比仅在支持物间差异显著($P < 0.05$),而茎、花分配比在性别间、支持物间均有显著差异。可见采用不同水平研究生物量分配的结果差别很大,所以在研究分枝生境异质下的生物量结构性别差异时,要进行多水平的比较与评价才能得出科学的结论。但分枝、构件、单株 3 个水平比较均说明,支持物是影响分枝生物量结构的主要原因,♂株在有可利用支持物时则显著增加总生物量,增大茎分配比、降低叶分配($P < 0.05$),而花分配比未受支持物影响;♀株茎、叶分配比受支持物影响极小,趋于平衡分配给每个分枝,但支持物显著影响♀株分枝的花分配。从繁殖角度看,♂株分枝不管支持物有无总是投入相对稳定的生物量比例用于繁殖,依赖支持物只是把花序送到更高位置利于传粉,而支持物有无是决定♀株分枝生殖投入生物量多少的关键因子。综合分析说明支持物不仅影响葎草的生物量结构,更对繁殖投入和繁殖效益有重要影响。

攀援植物分枝间由同一根系提供水分及矿质营养,不同分枝处于异质生境(光照、湿度、支持物及生物因子等等)的现象相当普遍,但关于分枝间水分、营养及光合产物是否存在生理整合或采用哪种传输实现生理整合等等问题研究极少。本文研究发现,不同分枝的蒸腾速率及蒸腾叶面积显著差异必然影响到分枝间水分的选择性分配,不同分枝的构件生物量分配比的差异也是同化作用差异及光合产物分配与传输的结果。但本文仅对支持物异质下分枝的叶面积参数、叶绿素含量、光合速率及生物量结构等瞬间性或结果指标性进行了分析,虽在一定程度反映了分枝的生态适应能力,但不能反映分枝间物质、能量、信息流动的生理整合,所以应该借鉴克隆植物的研究方法,对攀援植物的生理整合进行系统的研究。

参考文献(References):

- [1] 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.
- [2] 陶建平,钟章成. 支持物倾角对攀援植物栝楼形态和生长的影响. 生态学报, 2003, 23(1): 1-7.
- [3] 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.
- [4] 李睿,金平斌,钟章成. 攀援植物的行为及其生态适应方式和原则. 浙江大学理学学报, 2001, 28(6): 698-703.
- [5] 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. 西南师范大学自然科学学报, 2001, 26(2): 200-205.
- [6] den Dubbelden K C, Oosterbeek B. The availability of external support affects allocation patterns and morphology of herbaceous climbing plants. Functional Ecology, 1995, 9(4): 628-634.
- [7] 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研究 II. 攀援能力和单株攀援效率. 植物生态学报, 2005, 29(3): 386-393.
- [8] 董鸣. 克隆植物生态学. 北京: 科学出版社, 2011.
- [9] Putz F E. Liana biomass and leaf area of a "Tierra firme" forest in the Rio Negro Basin, Venezuela. Biotropica, 1983, 15(3): 185-189.
- [10] 刘芸. 攀援植物的生理生态和生殖生态及其适应性研究[D]. 重庆: 西南师范大学, 2004: 1-7.
- [11] 胥晓,杨帆,尹春英,李春阳. 雌雄异株植物对环境胁迫响应的性别差异研究进展. 应用生态学报, 2007, 18(11): 2626-2631.
- [12] 尹春英,李春阳. 雌雄异株植物与性别比例有关的性别差异研究现状与展望. 应用与环境生物学报, 2007, 13(3): 419-425.
- [13] 刘金平,段婧. 营养生长期雌雄葎草表观性状对水分胁迫响应的性别差异. 草业学报, 2013, 22(2): 243-249.
- [14] 刘金平,康军利. 野生葎草种群有性生殖投入与收益差异性分析. 西南农业学报, 2010, 23(3): 872-875.
- [15] 刘金平,王艳. 南充地区野生葎草构件性状多样性分析. 草业科学, 2009, 26(8): 68-71.
- [16] 段婧,刘金平. 营养生长期葎草对干旱胁迫应对机理的性别差异分析. 湖北农业科学, 2013, 52(13): 3078-3082.
- [17] 段婧,刘金平. 不同温度下雌雄葎草营养生长期生长特性. 草业科学, 2013, 30(3): 418-422.