

·研究论文·

两种热带木质藤本幼苗形态、生长和光合能力对光强和养分的响应

陈亚军^{1,2}, 张教林¹, 曹坤芳^{1*}¹ 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; ² 中国科学院研究生院, 北京 100039

摘要 比较了两种不同攀援习性, 卷须缠绕种薄叶羊蹄甲(*Bauhinia tenuiflora*)和茎缠绕种刺果藤(*Byttneria aspera*), 木质藤本植物的形态、生长及光合特性对不同光强(4%、35%和全光照)和土壤养分(高和低)的响应。两种藤本植物大部分表型特征主要受光照的影响, 而受土壤养分的影响较小。弱光促进地上部分生长, 弱光下两种植物均具有较大的比叶面积(specific leaf area, SLA)、茎生物量比(stem mass ratio, SMR)和平均叶面积比(mean leaf area ratio, LAR_m)。高光强下, 两种植物的总生物量和投入到地下部分的比重增加, 具有更大的根生物量比(root mass ratio, RMR)、更多的分枝数、更高的光合能力(maximum photosynthetic rate, $P_{\max}$)和净同化速率(net assimilation rate, NAR), 综合表现为相对生长速率(relative growth rate, RGR)增加。两种藤本植物的 $P_{\max}$ 与叶片含氮量的相关性均未达显著水平, 但刺果藤的 $P_{\max}$ 与SLA之间呈显著的正相关, 而薄叶羊蹄甲的 $P_{\max}$ 与SLA之间相关性不显著。在相同光照强度和土壤养分条件下, 卷须缠绕种薄叶羊蹄甲的RGR显著高于茎缠绕种刺果藤。薄叶羊蹄甲的RGR与NAR呈显著正相关, 其RGR与SLA、平均叶面积比(LAR_m)及 $P_{\max}$ 之间相关性不显著。刺果藤的RGR与NAR呈显著的正相关, 而与SLA存在显著的负相关。上述结果表明, 与土壤养分相比, 光照强度可能是决定木质藤本分布更为重要的生态因子。卷须缠绕种薄叶羊蹄甲由于具有特化的攀援器官, 在形态上和生理上具有更大的可塑性, 这使得卷须缠绕种木质藤本在与其它植物的竞争中更具优势。

关键词 木质藤本, 光强, 表型可塑性, 光合能力, 土壤养分

陈亚军, 张教林, 曹坤芳 (2008). 两种热带木质藤本幼苗形态、生长和光合能力对光强和养分的响应. 植物学通报 25, 185–194.

木质藤本是热带森林重要的结构和功能组分(Whitmore, 1984; Schnitzer and Bongers, 2002)。丰富的木质藤本是区别热带森林与温带森林的重要特征之一(Croat, 1978; Richards, 1996)。它们一般不能单独直立, 有特化(如卷须和不定根等)或非特化(如缠绕茎等)的攀援器官且具有明显的攀援习性。木质藤本有多种攀缘方式, 如: 茎缠绕(stem-twiners)、枝缠绕(branch-twiners)、卷须攀缘(tendrils climbers)以及钩刺种(spiny species), 部分木质藤本同时具有多种攀援方式。森林类型、演替阶段和干扰因素将直接影响不同攀援方式的木质藤本所占的比例(Dewalt et al., 2000; Laurance et al., 2001)。采用不同攀缘方式的木质藤本往往表现出不同的形态特征, 其对环境资源的利用能力也存在着

一定的差异。攀缘方式可以在一定程度上决定木质藤本在林冠中所处的高度, 进而影响其对光能的利用能力(Putz, 1984; Putz and Chai, 1987)。已有的研究表明, 具有特化的攀缘器官(如卷须和钩刺等)的木质藤本与没有特化的攀缘器官(如茎缠绕等)的种类相比, 不仅具有更高的攀缘成功率, 而且具有更大的生理可塑性, 表现为这些特化类群往往在低光强下具有较低的光补偿点和光饱和点, 而在高光强下却能维持较高的光合能力和水分利用效率, 具备一些与演替后期种类类似的生理特征, 因而对森林中异质环境具有更大的开拓能力(Darwin, 1867; Bazzaz, 1979; Peñalosa, 1982; Carter and Teramura, 1988)。

光照和养分是影响植物形态和生长的两种重要环境

收稿日期: 2007-02-28; 接受日期: 2007-05-09

基金项目: 国家自然科学基金 (No. 90302013)

* 通讯作者。E-mail: caokf@xtbg.ac.cn

因子(Bazzaz, 1996; Canham et al., 1996; Fetcher et al., 1996; Fownes and Harrington 2004)。一般说来, 植物在较强的光照下, 往往分配较多的生物量到地下部分, 以增大对水分和养分的吸收; 在阴暗环境下, 分配到地上部分的生物量会增大。在形态上, 弱光照下植物往往具有较大的比叶面积(specific leaf area, SLA), 较少的分枝和叶片数量。在较强光照下, 植物往往具有较多的分枝和叶片, 以增大对光能的利用(Givnish, 1988; Grubb et al., 1996; Poorter, 1999, 2001; Fownes and Harrington, 2004)。另外, 在一定范围内, 增加养分供应, 植物的相对生长速率、叶面积比和叶生物量会随之增加, 而根生物量比(root mass ratio, RMR)则减小(Canham et al., 1996; Grubb et al., 1996; Fownes and Harrington, 2004)。在养分贫瘠的环境中, 植物则会增加根生物量的相对分配, 进而提高其对养分和水分的吸收能力。研究表明, 藤本植物幼苗的形态和生长特征在不同光照条件下会发生较大的改变, 具有较高的表型可塑性(何维明和钟章成, 2000; 陶建平和钟章成, 2003)。

热带森林中, 林窗的形成往往伴随大量木质藤本植物滋生, 因而木质藤本被认为是需要强光更新的喜光种(Putz, 1984; Hegarty and Caballe, 1991)。但最近的研究却指出木质藤本常常具有生活史的分异, 即生活史初期具有耐阴种的特征, 而后期表现出喜光种一些特性(Gerwing, 2004)。在林窗和林下, 耐阴树种的密度和物种丰富度往往没有差别, 但先锋树种和木质藤本的密度及物种丰富度在林窗较之林下明显增高(Schnitzer and Carson, 2001), 表明林窗不维持耐阴物种的多样性, 但能促进先锋树种和木质藤本多样性的增加。另外一些研究表明, 在热带地区, 木质藤本的丰富度往往随土壤肥力增加而增加(Putz and Chai, 1987), 但这种关系较弱(Laurance et al., 2001)。也有相反的报道, 森林土壤的肥沃度并不影响木质藤本丰富度(Ibarra-Manriquez and Martínez-Ramos, 2002)。因而, 开展木质藤本对光照和土壤养分响应的研究, 探讨不同种类木质藤本对环境因子响应的差异, 有助于更好地揭示其分布规律。

近年来, 有关藤本植物的研究多集中在它们生长的

森林的群落学特征以及它们对森林木材产量的影响, 对于木质藤本攀援机制与光照强度以及土壤养分关系的定量研究较少。本研究以两种不同攀援机制的木质藤本植物(薄叶羊蹄甲(*Bauhinia tenuiflora*)和刺果藤(*Byttneria aspera*))为对象, 研究了其植株形态、生物量分配、生长特性和光合特性对光照梯度以及土壤养分的响应, 以探讨不同木质藤本攀援机制与资源利用能力的关系。

1 材料与方法

1.1 研究区域自然概况

本实验在中国科学院西双版纳热带植物园(21°41' N, 101°25' E, 海拔580 m)内完成。该园位于热带北缘, 受西南季风影响, 一年中有明显干季(11月至次年4月)和雨季(5月至10月)之分, 年平均降雨量1 500–1 600 mm, 雨季降水占全年降雨量的83%–87%。年平均气温21.7°C, 相对湿度85%。

1.2 实验材料

薄叶羊蹄甲(*Bauhinia tenuiflora* Watt ex C.B. Clarke)和刺果藤(*Byttneria aspera* Colebr.)是西双版纳地区热带雨林常见种, 为常绿植物。薄叶羊蹄甲为苏木科(Caesalpiniaceae)大藤本, 多生于海拔650–2 200 m的沟谷密林或灌丛中, 其攀援方式为卷须缠绕。刺果藤为梧桐科(Sterculiaceae)大藤本, 多生于山谷的林边或溪边, 攀援方式为茎缠绕。这两种植物的幼苗多生长在林缘或林窗周围, 其需光性相近, 并且均从幼苗期开始攀援。

1.3 实验设计与测定

利用黑色尼龙网遮阴, 建立相对自然光强分别为4%和35%的阴棚, 以全自然光照为对照。两个种的幼苗均采自西双版纳热带雨林, 选取个体大小一致的幼苗栽于花盆(体积18 L)中, 栽培基质由等体积的森林表土与河沙混匀而成, 基质的pH值为5.4, 有机质含量为8.74 g·kg⁻¹, 全N为0.61 g·kg⁻¹, 全P为0.431 g·kg⁻¹, 总K为12.47 g·kg⁻¹, 有效N为58.23 mg·kg⁻¹, 有效P为

5.43 mg·kg⁻¹, 有效 K 为 41.62 mg·kg⁻¹。移栽时每盆 1 株, 每种处理下各栽种 15–20 株。栽种后所有幼苗均置于约为全光照 10% 的光环境下进行适应生长。1 个月, 于 2005 年 7 月中旬分别移入 3 种光强处理中, 3 个光照强度下均分为高土壤养分组和低土壤养分组, 每组两种幼苗各 15 盆。2005 年 8 月初开始施肥, 高肥力组每 2 个月施缓效复合肥 1 次(5 g/盆/次), 低土壤养分组每 4 个月施用同量复合肥 1 次。实验期间每天傍晚浇足水, 及时除草防治病虫害, 每 15 天稍移动花盆 1 次, 防止扎根地下, 实验期间仅有少量幼苗死亡。每盆中插一根细竹竿, 以便使藤本幼苗攀缘。

2005 年 7 月中旬, 进行第 1 次测定。方法是随机选取大小一致的两种木质藤本幼苗各 8 株, 测量地上部分高度和叶面积, 测定茎、叶和根生物量。地上部分高度用卷尺测量, 叶面积和总叶面积用 LI-COR3000 叶面积仪(LI-COR, Nebraska, USA)测定, 称重部分在 80°C 烘箱中烘干 48 小时后称量。

2006 年 3 月中旬选取每种处理下正常生长的植株 5–6 株进行第 2 次测定。在晴朗上午 9:00–10:00 选取幼苗顶端第 4 对叶片, 用 LI-COR6400 光合仪(LI-COR, Nebraska, USA)测定幼苗最大净光合速率(P_{max})。测定前先用 500 J·s⁻¹ 白炽灯光诱导 10 分钟, 之后用光合仪自带光源测定。收获所有幼苗, 测量地上部高度和叶面积, 测定茎、叶和根生物量(方法同上), 计数叶片数量和分枝数(长度在 10 cm 以上, 具有 3 个叶片以上的枝条)。叶片的含氮量用凯氏定氮法测定。计算如下参数: 根生物量比(root mass ratio, RMR)=根重/植株总重, 叶生物量比(leaf mass ratio, LMR)=叶重/植株总重, 支持结构生物量比(stem mass ratio, SMR)=茎秆重/总重, 比叶面积(specific leaf area, SLA)=总叶面积(total leaf area, TLA)/叶重, 叶面积比(leaf area ratio, LAR)=叶面积/植株总重, 叶片大小(leaf size)=总叶面积/叶片数量(leaf number), 相对生长速率(relative growth rate, RGR), 净同化速率(net assimilation rate, NAR), 平均叶面积比(mean leaf area ratio, LAR_m)。参照 Poorter (1999) 及 Fownes 和 Harrington (2004) 方法计算 RGR、NAR 和 LAR_m。

$$RGR = \frac{\ln W_2 - \ln \overline{W_1}}{\Delta T}$$

$$NAR = \frac{W_2 - \overline{W_1}}{L_2 - \overline{L_1}} \times \frac{\ln L_2 - \ln \overline{L_1}}{\Delta T}$$

$$LAR_m = \frac{\ln W_2 - \ln \overline{W_1}}{W_2 - \overline{W_1}} \times \frac{L_2 - \overline{L_1}}{\ln L_2 - \ln \overline{L_1}}$$

其中 $\overline{W_1}$ 和 $\overline{L_1}$ 分别为第 1 次测定时某种的总生物量(g)和叶面积(cm²)的 8 个重复的算术平均值。 W_2 和 L_2 分别为第 2 次测定时某种植物单个重复的总生物量和总叶面积。 ΔT 表示 2 次测定的时间间隔(d), 本实验中 2 次测定间隔约为 240 天。可塑性指数等于各参数的最大值和最小值间的差值除以该参数的最大值(Valladares et al., 2000)。

1.4 统计学分析

用双因素方差分析光照和土壤养分处理对不同攀援方式木质藤本生理生态特征影响的显著性。由于比例数据趋于二项分布, 为保证数据的方差一致性, 分析前对比例数据使用反三角函数变换。同一种的同一土壤养分处理的各不同光照处理使用 LSD 进行差异显著性检验, 用独立样本 *t*-test 比较同种内对应的土壤养分处理或相同光照土壤养分处理下不同攀援方式之间生理生态特征的差异性。

2 结果与分析

2.1 形态特征

除了总叶面积外, 光照处理对两种藤本的形态特征也有显著影响, 而土壤养分对形态特征的影响较小(图 1)。随着光照强度的增加, 薄叶羊蹄甲幼苗高度先增加后降低, 而刺果藤幼苗高度则逐渐降低。增加土壤养分促进了不同光照下两种木质藤本幼苗的高度生长(图 1A)。薄叶羊蹄甲的叶片比刺果藤小, 其叶片数量显著高于刺果藤, 幼苗叶片数量在中等光照下最高, 而刺果藤的叶片数量在不同光照下没有显著变化(图 1B)。随着光强的增加, 薄叶羊蹄甲的叶面积逐渐增大, 而刺果藤的叶面积则趋于减小(图 1C)。在高土壤养分下薄叶羊蹄甲具

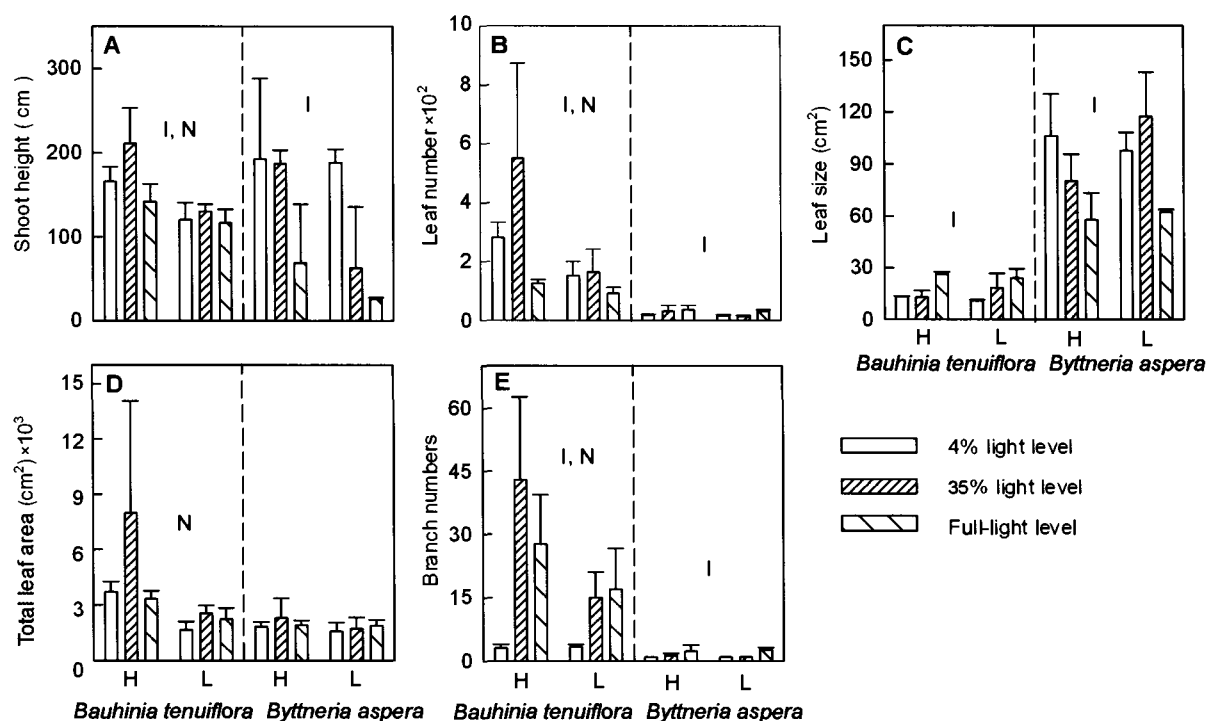


图1 两种攀援方式木质藤本形态学特征对光强和土壤养分的响应

图中数据为平均值±标准差, n=4; H: 高土壤养分组; L: 低土壤养分组; I和N分别表示光照、土壤养分具有显著效应($P<0.05$)

Figure 1 The morphological traits of two liana species in response to different light and soil nutrients

The data are means±SD, n = 4; H: high nutrition level; L: low nutrition level; I and N indicate the significant effects of light and soil nutrient ($P<0.05$), respectively.

有较多的叶片数量。施肥对刺果藤叶片大小和数量的影响较弱。薄叶羊蹄甲的总叶面积在高土壤养分下较大, 低土壤养分下薄叶羊蹄甲的总叶面积与各处理下刺果藤的总叶面积没有显著差异(图1D)。薄叶羊蹄甲的分枝数显著多于刺果藤。高土壤养分下, 薄叶羊蹄甲的分枝数随光照的增强先上升后下降, 低土壤养分下则随光照的增强分枝数增多。不同光照和土壤养分下刺果藤的分枝数都较少(图1E)。

2.2 生物量及其分配

光照显著影响两种藤本的总生物量。随光强的增加, 两种藤本总生物量均显著增加, 但全光下与中等光照处理下无明显差异(图2A)。增加土壤养分仅对薄叶羊蹄甲

总生物量有显著影响, 相同光强和土壤养分条件下, 薄叶羊蹄甲总生物量稍大于刺果藤总生物量(图2A)。光强和土壤养分处理对LMR没有显著的影响(图2B), 但却能显著影响两种藤本的RMR和SMR。全光照下两种藤本具有最大的RMR, 同时在高光照下, 土壤养分的降低均导致两物种RMR的增加, 表明光强的增加或者土壤养分匮乏会促进根生物量分配(图2C)。两种藤本的SMR对光照和土壤养分处理的反应具有相似的趋势, 光强增加导致两物种SMR减小, 而土壤养分则仅对刺果藤SMR有显著影响(图2D)。光强增加, 两种藤本SMR均显著减小, 由于LMR并未随光强变化发生显著的改变, 因而使得高光照环境下两物种将较多的生物量分配到地下部分。

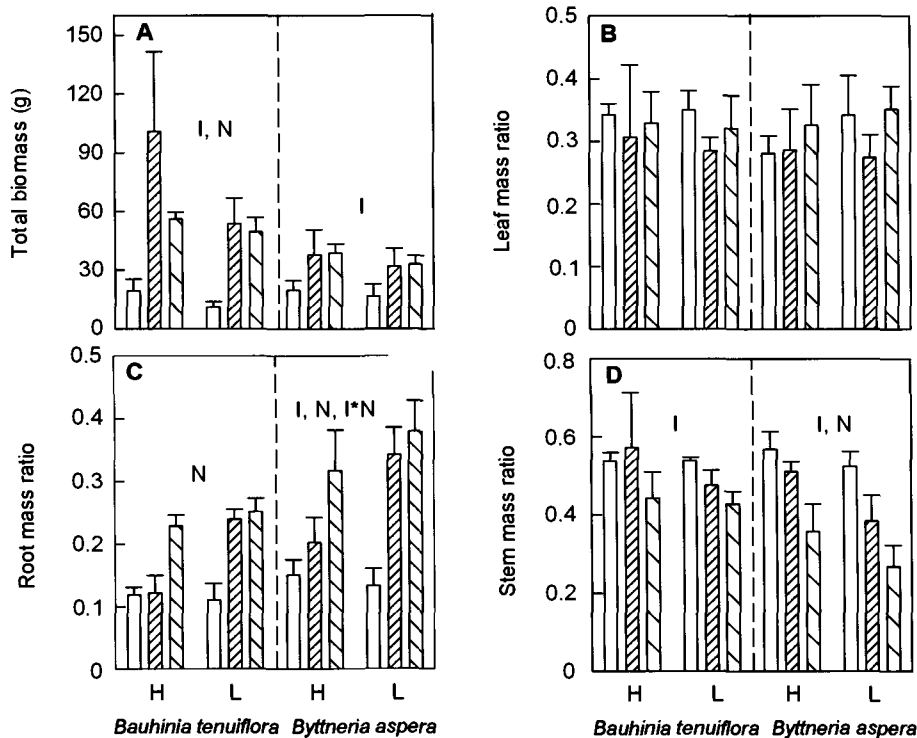


图2 两种攀援方式木质藤本生物量及其配置对光强与土壤养分的响应

图中数据为平均值 $\pm$ 标准差, $n=4$; H: 高土壤养分组; L: 低土壤养分组; I、N 和 I*N 分别表示光照、土壤养分和两者交互作用具有显著效应($P<0.05$)。图例同图1

Figure 2 The biomass allocation traits of two liana species in response to light and nutrient

The data are means $\pm$ SD, $n=4$; H: high nutrition level; L: low nutrition level; I, N and I*N indicate the significant effects of light, soil nutrient and the interaction of them ($P<0.05$), respectively. The legends are as same as in Figure 1.

2.3 叶片氮含量与光合能力

光照对两种藤本叶片的含氮量和 $P_{\max}$ 具有显著的影响, 而土壤养分处理仅显著影响叶片的含氮量(图3A, B)。两种藤本叶片的含氮量和 $P_{\max}$ 对光照和施肥处理的反应趋势相同, 中等光照条件下, 叶片含氮量最高, 不同养分处理之间叶片含氮量没有显著差异。两种藤本 $P_{\max}$ 随光照强度增大而增加。低光照环境中, 两物种之间 $P_{\max}$ 无明显差异, 但在高光照条件下, 尤其在高光照且低土壤养分的环境中, 薄叶羊蹄甲的 $P_{\max}$ 显著高于刺果藤的(图3B)。相关分析表明, 刺果藤 $P_{\max}$ 与SLA呈显著的正相关($r=0.93$, $n=24$, $P\leq 0.01$), 由于样本较小

的缘故, 薄叶羊蹄甲 $P_{\max}$ 与SLA的相关性($r=0.78$, $n=24$, $P>0.05$)及两种藤本的 $P_{\max}$ 与叶片含氮量的相关性(羊蹄甲 $r=-0.716$, $n=24$, $P=0.11$; 刺果藤 $r=0.563$, $n=24$, $P=0.245$)都没有达到显著水平。

2.4 生长特征

光照强度增加对两种木质藤本的RGR和NAR有显著促进作用, 中等光照及全光照下RGR与NAR均显著高于低光照下(图4A, B)。土壤养分仅对薄叶羊蹄甲RGR有显著促进作用, 但在不同土壤养分条件之间, RGR与NAR的差异均未达到显著水平。在相同处理条件下, 薄叶羊蹄甲

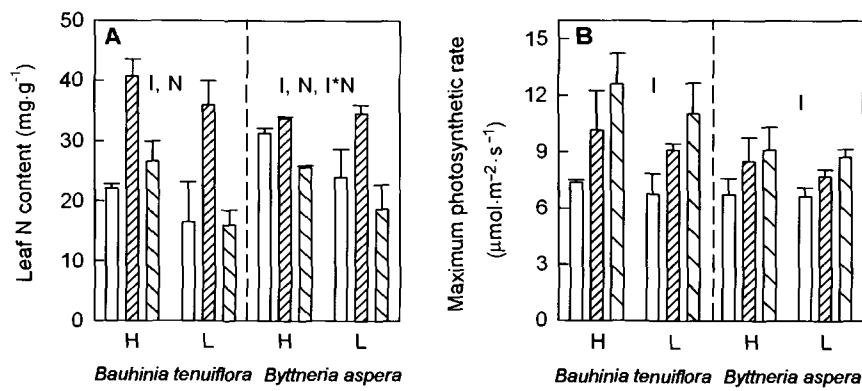


图3 两种木质藤本叶片含氮量(A)和最大净光合速率(B)对光强与土壤养分的响应
图中数据为平均值±标准差, n=4; H: 高土壤养分组; L: 低土壤养分组; I、N 和 I*N 分别表示光照、土壤养分和两者交互作用具有显著效应 ($P<0.05$)。图例同图1

Figure 3 Leaf N content (A) and maximum photosynthetic rate (B) of two liana species in response to different light and soil nutrients

The data are means±SD, n = 4; H: high nutrition level; L: low nutrition level; I, N and I*N indicate the significant effects of lights, soil nutrient and the interaction of them ($P<0.05$), respectively. The legends are as same as in Figure 1.

的RGR均显著大于刺果藤的,表现出更大的生长速率,但两物种之间NAR差异却不显著。土壤养分及其与光照的交互作用显著影响两种藤本的LAR_m,高土壤养分条件下LAR_m随光强增大而降低,低土壤养分下却未表现出此趋势,物种之间的LAR_m除在低光照、高养分下差异显著,其余处理下均无显著差异(图4C)。光照对两种藤本的SLA有显著影响,光强增加使得两种藤本的SLA显著减小,但土壤养分状况对SLA无显著作用(图4D)。通过对两种藤本RGR及其相关参数的分析可知,薄叶羊蹄甲NAR与RGR呈显著正相关,其SLA、LAR_m和P_{max}与RGR之间无显著相关性,但刺果藤NAR与RGR之间存在显著的正相关,而与SLA存在显著的负相关(图5)。

2.5 表型特征对光照、养分的可塑性

表1显示了16种表型参数的可塑性指数。从表中可以看出,卷须缠绕种薄叶羊蹄甲的16种表型参数中除了株高、LMR、SMR、RMR和叶片含氮量5种参数可塑性指数较小外,其余参数均大于刺果藤,可塑性指数的均值亦大于刺果藤。参数间相比较,形态和生物量分配特征可塑性较高,而生长和光合能力可塑性相对较低,表明

表1 羊蹄甲和刺果藤的形态、生物量分配、生长和光合特性可塑性指数

Table 1 Phenotypic plasticity index for the variables for the two liana species under different light and nutrient conditions

Plant traits	Plasticity index	
	<i>Bauhinia tenuiflora</i>	<i>Byttneria aspera</i>
Morphological traits		
Specific leaf area	0.77	0.55
Shoot height	0.45	0.87
Leaf number	0.83	0.59
Leaf size	0.59	0.51
Total leaf area	0.79	0.31
Branch numbers	0.93	0.63
Biomass allocation		
Total biomass	0.89	0.58
Leaf mass ratio	0.19	0.22
Root mass ratio	0.68	0.76
Stem mass ratio	0.25	0.53
Leaf area ratio	0.78	0.50
Growth traits		
Relative growth rate	0.16	0.08
Mean leaf area ratio	0.71	0.42
Net assimilation rate	0.74	0.53
Maximum photosynthetic rate	0.46	0.27
Leaf N content	0.61	0.46
Mean	0.61	0.49

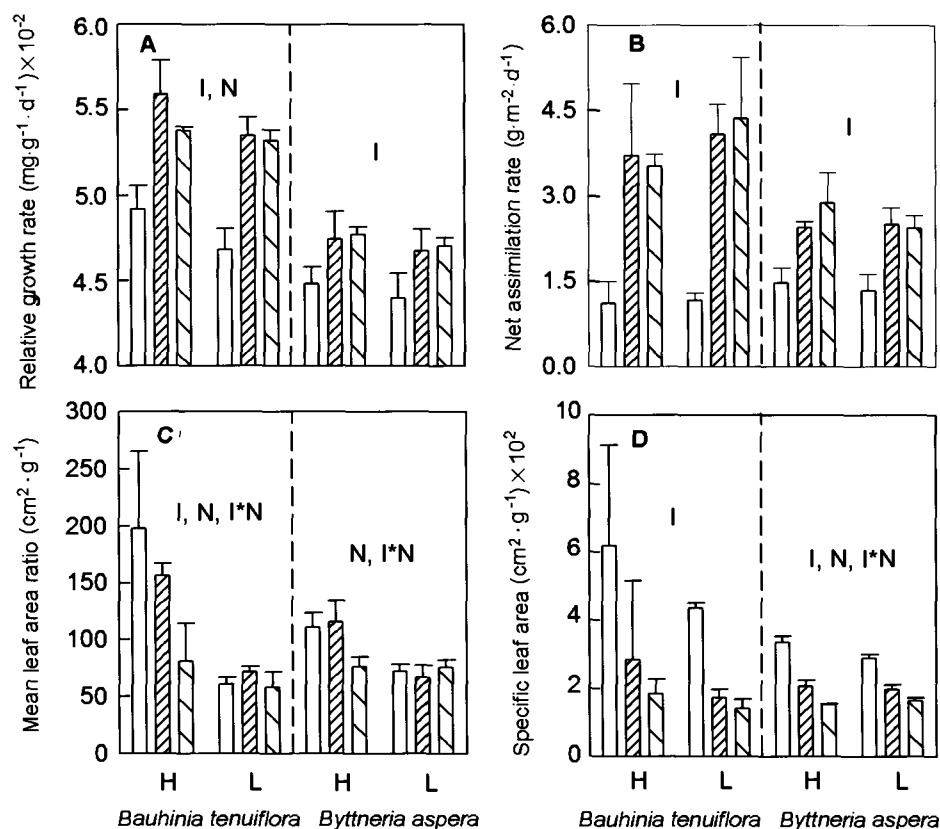


图4 两种木质藤本光合及生长特征对光强与土壤养分的响应

图中数据为平均值 $\pm$ 标准差, $n=4$; H: 高土壤养分组; L: 低土壤养分组; I、N 和 I*N 分别表示光照、土壤养分和两者交互作用具有显著效应($P \leq 0.05$)。图例同图1

Figure 4 The photosynthetic and growth traits of two liana species in response to different light and soil nutrients

The data are means $\pm$ SD, $n=4$; H: high nutrition level; L: low nutrition level; I, N and I*N indicate the significant effects of light, soil nutrient and the interaction of them ($P \leq 0.05$), respectively. The legends are as same as in Figure 1.

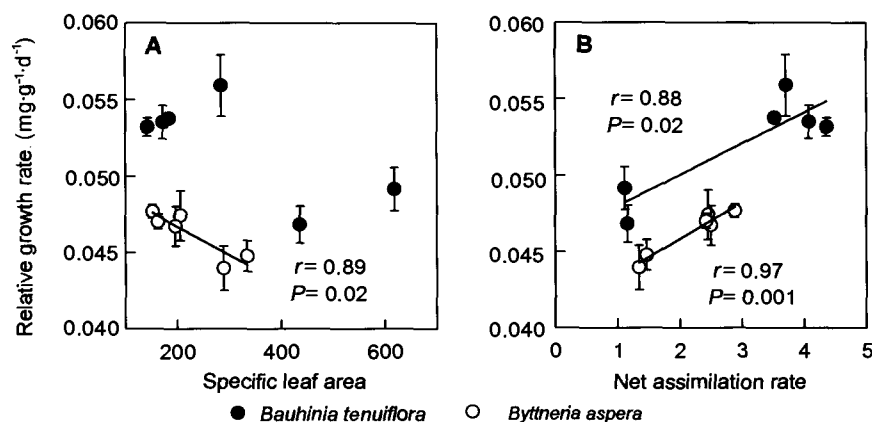


图5 两种木质藤本的RGR与SLA(A)、NAR(B)的相关性

Figure 5 Correlation between RGR and SLA (A), NAR (B) of two liana species

植物的外部形态以及植株的各器官生物量分配在异质环境中具有更大的可变性。

两攀援方式物种之间其形态、生物量及分配、光合与生长等特征差异达到显著水平(除株高、叶生物量比和叶片含氮量)。光照同样能够极大地影响植物的各表型特征,除地上部高度、TLA、叶片数量、叶片大小和LMR外,光照对其余表型参数影响均达到显著水平。土壤养分条件的变化对各表型特征影响较小,仅对部分表型特征的作用达到显著水平,并且所有与土壤养分相关的交互作用对大部分表型特征的影响都不显著。

3 讨论

光强减弱,两种木质藤本分枝数减少,而地上部高度增加可以使其向高处生长,从而避免在自然生长的林下相互遮阴(图1A)。两物种SLA和LAR的增大,使其具有相对较大的叶面积,增加对光的截获。薄叶羊蹄甲单个叶片较小,但由于其叶片数量远远多于相同条件下的刺果藤,因而总叶面积更大,这种差异在低光照环境中更为显著(图1B, C, D)。高光照环境下,薄叶羊蹄甲产生较多的分枝,使其具有较大的冠面积,能够增大植株整体的光合能力,提高个体的NAR(王俊峰等, 2004)。刺果藤叶片大小随光强增加而增大,这与许多树木相同,而薄叶羊蹄甲叶片在高光照下更大。Salzer等(2005)通过对木质藤本及其支持木叶片的研究同样发现,许多木质藤本叶片大小在不同环境下变化较小,并不会像其支持木那样,个体叶片大小随光强有规律地变化。

在相同光照条件下,卷须缠绕种(薄叶羊蹄甲)的相对生长速率在各处理下均比茎缠绕种(刺果藤)的高(图4A)。高的RGR能使植物迅速占据空间,在与其它植物的竞争中占有优势(Lambers and Poorter, 1992)。RGR由NAR和 LAR_m 共同决定(Lambers and Poorter, 1992; Lambers et al., 1998)。在我们的研究中,从相关分析可以看出,两个藤本植物的RGR主要由NAR决定(图5)。35%光照下,两种土壤养分水平中羊蹄甲的相对生长速率均最高,这是由于它的NAR和 LAR_m 均比较高的缘故(图4B, C);而在全光照下, RGR的降低主要

是因为NAR的增加未能补偿 LAR_m 的降低(图4A, B, C)所致,这与Poorter(1999)的研究结果相一致。刺果藤的RGR对光强的响应与羊蹄甲不同(图4A)。刺果藤的NAR随光强的增加而提高(图4B),虽然在高土壤肥力水平下它的 LAR_m 在全光照下有所降低,但降低的幅度不大(图4C),因此它的RGR随光强的增加而增大(图4A)。两个藤本植物的最大光合速率与RGR之间呈显著的正相关, P_{max} 都是在全光照下最大(图3A, 图5)。高的光合能力将使得植物较快地积累生物量,最终影响RGR。

本实验结果还表明,光照对两个木质藤本的形态、生长、生物量及其分配和光合能力的影响比土壤养分的影响更为显著(图1, 图2, 图3)。这可能是由于木质藤本具有发达的根系,使其对土壤养分有较高的吸收和利用效率。大量的野外考察已经证实木质藤本具有发达的地下吸收系统,例如在东亚亚马逊的一个次生森林中,*Davilla unthii*的幼苗根系长度竟达地上部分高度的8倍之多(Restom and Nepstad, 2004)。另外, Tyree 和 Ewers (1996)也有类似的报道。因此,与土壤养分相比,光照在木质藤本的生长、更新及与其它植物的竞争中发挥的作用更大,而土壤养分的差异对木质藤本的分布并不起主要作用,尤其在水分较好的环境中。但是,所有能增大对光能利用的响应都将有利于木质藤本在林中的分布和扩散,如低光照下具有更大SLA、高光照下具有更大的TLA、 P_{max} 和NAR等表型特征。

卷须缠绕种木质藤本在异质的环境中表现出更高的生理和形态可塑性,表型可塑性在植物对异质环境的适应过程中发挥了重要作用,对于植物的分布具有重要的意义。表型可塑性使得植物能够更好地适应异质环境、更广的地理范围和更加复杂多变的生境(Sultan, 1992, 1995),在林中能够更有效地利用资源,特别是能增强林下弱光环境下对光的利用能力。从进化角度来看,卷须缠绕藤本由于形成高度分化的攀援器官,因而较其它几种攀援方式的藤本更为进化(Darwin, 1867; Carter and Teramura, 1988)。茎缠绕种类,由于不仅对支持树木直径大小有严格的要求,生理水平上其可塑性比卷须缠绕种类较差,限制了这些木质藤本种类在林下阴暗环境中的分布,而多分布在演替中、早期的森林

中(Darwin, 1867; Bazzaz, 1979; Carter and Teramura, 1988)。

致谢 本研究实验材料的采集以及实验数据的测定得到了中国科学院西双版纳热带植物园文斌、张强、姜艳娟、马洪和陈媛等同志的大力协助, 成稿后承蒙蔡志全老师修改指正, 特此表示感谢。

参考文献

- 何维明, 钟章成 (2000). 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* **24**, 375–378.
- 陶建平, 钟章成 (2003). 光照对苦瓜形态可塑性及生物量配置的影响. *应用生态学报* **14**, 336–340.
- 王俊峰, 冯玉龙, 梁红柱 (2004). 紫茎泽兰光合特性对生长环境光强的适应. *应用生态学报* **15**, 1373–1377.
- Bazzaz FA (1979). The physiological ecology of plant succession. *Annu Rev Ecol Syst* **10**, 351–371.
- Bazzaz FA (1996). Plant in changing environments: linking physiological, population and community ecology. London: Cambridge University Press. pp. 13–40.
- Canham CD, Berkowitz AR, Kelly VR, Lovett GM, Ollinger SV, Schnurr J (1996). Biomass allocation and multiple resource limitation in tree seedlings. *Can J For Res* **26**, 1521–1530.
- Carter GA, Teramura AH (1988). Vine photosynthesis and relationships to climbing mechanics in a forest understory. *Am J Bot* **75**, 1011–1018.
- Croat TB (1978). Flora of Barro Colorado Island. California: Stanford University Press. pp. 943–943.
- Darwin C (1867). On the movements and habits of climbing plants. *J Linn Soc* **9**, 1–118.
- Dewalt SJ, Schnitzer SA, Denslow JS (2000). Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *J Trop Ecol* **16**, 1–19.
- Fetcher N, Haines BL, Cordero RA, Lodge DJ, Walker LR, Fernandez DS, Lawerence WT (1996). Responses of tropical plants to nutrients and light on a landslide in Puerto Rico. *J Ecol* **84**, 331–341.
- Fownes JH, Harrington RA (2004). Seedling response to gaps: separating effects of light and nitrogen. *For Ecol Manage* **203**, 297–310.
- Gerwing JJ (2004). Life history diversity among six species of canopy lianas in an old-growth forest of the eastern Brazilian Amazon. *For Ecol Manage* **190**, 57–72.
- Givnish TJ (1988). Adaption to sun and shade: a whole-plant perspective. *Aust J Plant Physiol* **15**, 63–92.
- Grubb PJ, Lee WG, Kollmann J, Wilson JB (1996). Interaction of irradiance and soil nutrient supply on growth of seedlings of ten European tall-shrub species and *Fagus aylicatica*. *J Ecol* **84**, 827–840.
- Hegarty EE, Caballé G (1991). Distribution and abundance of vines in forest communities. In: Putz EE, Mooney AH, eds. *The Biology of Vines*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 313–336.
- Ibarra-Manriquez G, Martinez-Ramos M (2002). Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecol* **160**, 91–112.
- Lambers H, Chapin FS, Pons TL (1998). Growth and allocation. In: Lambers H, Chapin FS, Pons TL, eds. *Plant Physiological Ecology*. New York & Berlin Heidelberg: Springer-Verlag. pp. 299–351.
- Lambers H, Poorter H (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Adv Ecol Res* **23**, 188–261.
- Laurance WF, Pérez-Salicrup D, Delamonica P, Fearnside P, D'Angelo S, Jerozolinski A, Pohl L, Lovejoy T (2001). Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology* **82**, 105–116.
- Peñalosa J (1982). Morphological specialization and attachment success in twining lianas. *Am J Bot* **69**, 1043–1045.
- Poorter L (1999). Growth response of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Funct Ecol* **13**, 396–410.
- Poorter L (2001). Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Funct Ecol* **15**, 113–123.
- Putz FE (1984). The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* **65**, 1713–1724.
- Putz FE, Chai P (1987). Ecological studies of lianas in Lambir National Park, Sarawak, Malaysia. *J Ecol* **75**, 523–531.
- Restom TG, Nepstad D (2004). Seedling growth dynamics of a deeply rooting liana in a secondary forest in Eastern Amazonian. *For Ecol Manage* **190**, 109–118.
- Richards PW (1996). *The tropical rain forest: an ecological study*, 2nd edn. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 575–575.
- Salzer J, Matezki S, Kazda M (2005). Nutritional differences and leaf acclimation of climbing plants and the associated veg-

- etation in different types of an Andean montane rainforest. *Oecologia* **147**, 417–425.
- Schnitzer SA, Bongers F** (2002). The ecology of lianas and their role in forests. *Trends Ecol Evol* **17**, 223–230.
- Schnitzer SA, Carson WP** (2001). Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* **82**, 913–919.
- Sultan SE** (1992). What has survived of Darwin's theory? Phenotypic plasticity and the Neo-Darwin legacy. *Evol Trends Plants* **6**, 61–71.
- Sultan SE** (1995). Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Bot Neerl* **44**, 363–383.
- Tyree M, Ewers FW** (1996). Hydraulic architecture of woody tropical plants. In: Mulkey SS, Chazdon RL, Smith AP, eds. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. New York: Chapman and Hall. pp. 217–243.
- Valladares F, Wright SJ, Lasso E, Kitajima K, Pearcy RW** (2000). Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology* **81**, 1925–1936.
- Whitmore TC** (1984). *Tropical Rain Forest of the far East*, 2nd edn. Oxford: Clarendon Press. pp. 352–352.

Morphological, Growth and Photosynthetic Traits of Two Liana Species in Response to Different Light and Soil Nutrients

Yajun Chen^{1,2}, Jiaolin Zhang¹, Kunfang Cao^{1*}

¹ Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China

² Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

Abstract The present study explored the morphological, growth and photosynthetic traits of seedlings of two liana species with different climbing mechanisms — *Bauhinia tenuiflora*, a tendril-climbing species; and *Byttneria aspera*, a stem-climbing species — grown at three irradiances (4%, 35% and 100% sunlight) and low and high soil nutrient levels. Irradiance significantly affected most of the 15 phenotypic traits of the two species; however, soil nutrient affected only a few phenotypic traits. Seedlings grown under low light showed higher and more biomass investment into aboveground growth. Specific leaf area (SLA), stem mass ratio (SMR) and mean leaf area ratio (LAR_m) of the seedlings decreased with irradiance, under which they had higher root mass ratio (RMR) in order to improve the ability of absorption. Meanwhile, the ability for light capturing was improved by increased branch numbers. Relative growth rate (RGR), maximum photosynthetic rate (P_{max}) and net assimilation rate (NAR) increased with high irradiance. When the two species were grown under the same conditions, *B. tenuiflora* often showed significantly higher RGR than *B. aspera*. P_{max} was positively correlated with SLA for *B. tenuiflora*, and NAR but not SLA, LAR_m or P_{max} was positively correlated with RGR for *B. tenuiflora*. In *B. aspera*, NAR was positively correlated with RGR, whereas SLA was negatively correlated with RGR. *B. tenuiflora* showed higher physio- and morphological plasticity in response to light and soil nutrient gradient than *B. aspera*. In conclusion, light is a critical factor in the distribution of lianas. With the specialized climbing tissues, *B. tenuiflora* might have wider distribution than *B. aspera* because of its higher phenotypic plasticity.

Key words lianas, light intensity, phenotypic plasticity, photosynthetic traits, soil nutrients

Chen YJ, Zhang JL, Cao KF (2008). Morphological, growth and photosynthetic traits of two liana species in response to different light and soil nutrients. *Chin Bull Bot* **25**, 185–194.

* Author for correspondence. E-mail: caokf@xtbg.ac.cn