

不同光环境下木荷幼苗树冠结构的可塑性响应

胡喜生¹, 洪伟², 吴承祯^{2,①}, 洪滔², 范海兰², 宋萍²

(1. 福建农林大学交通学院, 福建福州 350002; 2. 福建农林大学林学院, 福建福州 350002)

摘要: 从冠形、侧枝和叶片在树冠中的空间分布等方面对天然更新木荷 (*Schima superba* Gardn. et Champ.) 幼苗的树冠结构进行了研究, 认为木荷幼苗的树冠对光照条件的变化有显著的可塑性响应。随着光照水平的提高, 幼苗树冠由阔、松散型向相对紧密、窄冠型发展, 表明木荷幼苗对不同光照环境有较强的适应能力。木荷幼苗在强光环境下产生短枝, 在适度荫庇条件下侧枝和主枝同时向上方和侧方伸长生长; 在强度遮阴条件下, 侧枝发生强烈的伸长生长并发生强烈的分枝行为, 同时在不同自然环境条件下幼苗的叶片密度由全光、林隙到林冠下逐渐提高。随着光照水平的减弱, 1 级侧枝密度逐渐降低, 分枝 (2 级侧枝和 3 级侧枝) 强度却逐渐增大, 且侧枝在树冠上的分布有向上集中的趋势。

关键词: 木荷; 光环境; 树冠结构; 幼苗

中图分类号: Q948.11 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-0978(2006)02-0055-05

Response of structural plasticity of *Schima superba* sapling crown to different light conditions HU Xi-sheng¹, HONG Wei², WU Cheng-zhen^{2,①}, HONG Tao², FAN Hai-lan², SONG Ping² (1. Traffic College of Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2. Forestry College of Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China), *J. Plant Resour. & Environ.* 2006, 15(2): 55-59

Abstract: The crown structure of *Schima superba* Gardn. et Champ. saplings were studied from the shape of crown, the distribution of branch and leaf, etc. It showed that the crown structure of saplings was modified plastically in response to different light conditions. The sapling crown grew from broader to smaller with the increase of light level. The sapling branches were the shortest under high light condition, but grew horizontally or upward under adequate shade condition. And while in under-canopy environment, the branches were elongated and divaricated intensely. The leaf density of the saplings increased with the decrease of light level. When light level decreased, the density of the first order branches decreased, whereas that of the second and the third branches increased, and the distribution of lateral branches in crown tended up to gather on higher stratum.

Key words: *Schima superba* Gardn. et Champ.; light condition; crown structure; sapling

植株的冠形及其叶片在树冠上的分布格局与该植株截取光资源的能力大小密切相关^[1], 因此, 作为树冠最重要的属性, 树冠结构和形状是决定树木在光受限制环境中的竞争能力和光合作用能力的重要因素之一^[2], 其对光的可塑性响应是影响树木生产力的重要因素。林冠下的耐阴种多属演替的顶极种和中生种, 幼树树冠常呈平展形状^[3]; 某些避阴种的树冠则随林冠下光辐射强度的降低而减小, 并将同化的碳更多地分配于垂直生长, 以期能最大程度地获得光照^[4]。枝是构成树冠结构的骨架, 通常具有高分枝率的枝系统有利于树冠截获强光辐射, 而低分枝率枝系统则可使树木叶片在弱光环境中排列更有效^[5]。生长于全光下的幼树侧枝数量和侧

枝上小枝数量较多, 但在光受限制的环境中, 避阴种因采取加强顶端优势的对策, 限制了侧枝 (尤其是小枝) 的发育^[6], 并以此减少用于枝发育的碳分配量, 保证主干垂直生长。枝在树冠中的分布和组成属性变化直接导致叶片分布格局的变化, 其中最直观的是叶片数量^[6-8]和叶片密度^[9,10]的变化。

木荷 (*Schima superba* Gardn. et Champ.) 是中亚热带地区分布最广的树种之一, 其幼苗和幼树具有

收稿日期: 2005-09-30

基金项目: 福建省自然科学基金重大资助项目 (2001F007)

作者简介: 胡喜生 (1979-), 男, 福建莆田人, 硕士研究生, 助教, 从事生态学教学与科研工作。

① 通讯作者

广泛的适应性,往往天然更新于林隙、树冠空隙、林缘处等。由于树冠结构的差异,木荷幼苗个体间的主干生长受到显著影响。在不同的光照环境中的个体主干生长状况差异较大,尤其在树冠结构上表现得十分突出^[11]。枝条长度、分枝角度及分枝强度即分枝率等是决定分枝格局的主要参数,这些参数的不同组合可形成不同形状的树冠,从而直接影响植株对空间、光等资源的利用和适应策略,为此,作者对木荷幼苗树冠结构进行了分析,为了解该树种生理生态过程奠定基础,同时为木荷林的合理经营和天然更新机制研究提供科学依据。

1 研究方法

1.1 研究地概况

所研究的木荷林位于福建万木林自然保护区内,地理位置为东经 118°02'22" ~ 118°09'23"、北纬 27°02'28" ~ 27°03'32",地处闽北建瓯市房道镇境内,面积 189 hm²。万木林属于森林生态型自然保护区,主要保护对象为中亚热带常绿阔叶林。气候属于中亚热带季风型气候,阳光充足,雨量充沛,温暖湿润,四季分明。土壤为红壤。森林群落主要由壳斗科、樟科、山茶科、木兰科、杜英科、金缕梅科和冬青科组成。木荷群落是万木林分布面积最大的常绿阔叶林。乔木层主要种类有苦槠〔*Castanopsis sclerophylla* (Lindl.) Schott.〕、米槠〔*C. carlesii* (Hemsl.) Hayata〕、虎皮楠〔*Daphniphyllum oldhamii* (Hemsl.) Rosenth.〕、冬青(*Ilex purpurea* Hassk.)、杜英(*Elaeocarpus decipiens* Hemsl.)、青冈〔*Cyclobalanopsis glauca* (Thunb.) Oerst.〕以及枫香(*Liquidambar formosana* Hance)和马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)等;灌木层有杜茎山〔*Maesa japonica* (Thunb.) Moritzi.〕、沿海紫金牛(*Ardisia punctata* Lindl.)、草珊瑚〔*Sarcandra glabra* (Thunb.) Nakai〕、狗骨柴〔*Tricalysia dubia* (Lindl.) Ohwi〕、山矾(*Symplocos caudate* Wall.)、薄叶山矾(*S. anomala* Brand)等;草本层以狗脊〔*Woodwardia japonica* (L. f.) Sm.〕为主;层间植物有藤黄檀(*Dalbergia hancei* Benth.)、网络崖豆藤(*Millettia reticulata* Benth.)、酸藤子〔*Embelia laeta* (Linn.) Mez.〕和络石〔*Trachelospermum jasminoides* (Lindl.) Lem.〕等。

1.2 方法

1.2.1 样地选择 调查群落为建瓯万木林自然保护区内的天然木荷林,调查时间为2004年4月,选择的木荷幼苗(胸径小于2.5 cm)为天然野生苗,野生苗的生长环境分为林冠下、林隙或林冠空隙以及林缘草地或皆伐迹地,分别代表林内、林隙和全光环境,每种环境随机抽取10株木荷幼苗作为研究对象。另外在林冠下抽取10株浙江桂(*Cinnamomum chekiangense* Nakai)幼苗作为林冠环境下木荷幼苗的参照。

1.2.2 调查和分析方法 采用典型抽样法^[12],在选定更新苗后,先测定树高、地径(或胸径)、冠幅、冠长,用半圆仪测量分枝角,并测定各侧枝在树干上的位置(距主干顶芽的距离)。为了确定不同树冠层次中侧枝和叶片分布格局,按照每株幼苗的树高分成4个层次,从冠顶起将树高分为:1H~3/4H、3/4H~1/2H、1/2H~1/4H、1/4H~0H(H为树高)。以每个1级侧枝在主干上的位置为准,按侧枝所处的高度确定所属的冠层。按下列标准确定各指标:1级侧枝是着生在主干上的枝条,2级侧枝则是着生在1级侧枝上的枝条,3级侧枝是着生在2级侧枝上的枝条,以此类推;分枝角是指1级侧枝基、梢连线与树干方向的夹角;叶片密度是指单位长度1级侧枝上所着生的叶片数量;1级侧枝密度是指单位长度树干上着生的1级侧枝数量;2级侧枝密度则是单位长度1级侧枝上的2级侧枝数量;3级侧枝密度是单位长度2级侧枝上的3级侧枝数量。

2 结果和分析

2.1 树冠总体结构

不同光照环境对天然木荷幼苗的冠幅、冠幅与树高的比值、冠长和树冠率有显著影响(表1)。随着光照水平的降低,木荷幼苗具有明显的开阔型树冠,树冠率也随之增加。这表明在荫庇环境条件下,天然更新的木荷幼苗对冠幅采取了可塑性调节对策,通过冠幅的扩大尽最大可能地获取光合有效辐射,与东北地区的阔叶红松林或红松阔叶林及阔叶混交林的重要组成成分——紫椴(*Tilia amurensis* Rupr.)的天然更新幼树^[12]相似。

浙江桂作为木荷的伴生树种在群落中也占有一席之地,将木荷幼苗树冠结构与其林冠下浙江桂幼

苗树冠结构作比较,并分析两者的异同产生的原因,可以进一步说明木荷幼苗树冠对环境的响应过程。分析结果表明(表 1),在林冠下,浙江桂幼苗的冠长、冠幅、树冠率均小于木荷,但浙江桂幼苗的冠长、冠幅、树冠率大于林隙和全光环境下的木荷幼苗。这可能是由于浙江桂是耐阴植物,在林冠下能完成更新,因而无须通过冠幅的扩大来获取更多的光合有效辐射。有关浙江桂在不同光照环境下树冠结构的响应有待进一步研究。

为了排除由于选择个体的大小差异对树冠结构差异的影响,采用 Excel、Spss 等软件模拟幼苗地径与冠长、冠幅、树冠率之间的关系,结果发现相关系数均小于 0.5,说明木荷、浙江桂更新苗个体大小对研究结果的影响不明显。

2.2 侧枝分布

2.2.1 1 级侧枝分布 不同光环境下木荷幼苗个体间除 1 级侧枝密度相差不明显外,其余各 1 级侧枝属性因子间的差异均达到显著水平(表 2)。随光

照强度增加,除 1 级侧枝密度随之增大,其余 1 级侧枝属性(1 级侧枝长度、1 级侧枝分枝角、1 级侧枝直径)都随之减小,说明木荷天然更新幼苗形态对不同光照环境表现出了一定程度的可塑性响应。随着光照水平的降低,1 级侧枝有向水平方向发展的趋势,在林冠下木荷幼苗的 1 级侧枝的枝长、1 级侧枝的分枝角、1 级侧枝直径均为各环境之首。与木荷相比,浙江桂幼苗 1 级侧枝呈现出短、小、密度大等特点。

从各冠层平均结果看(表 3),1 级侧枝在各种光环境下的垂直分布趋势不同。在林冠下,木荷幼苗的 1 级侧枝主要分布在树冠最高层次中,随着光照强度增加,1 级侧枝的分布略呈下移的趋势;在全光环境下,木荷幼苗的 1 级侧枝主要分布在次高层次中。

在各种光环境中,在树下端产生分枝的木荷幼苗数量较少,都表现出良好的向上生长的态势。

表 1 不同光环境下木荷与浙江桂幼苗地上部结构的比较

Table 1 Comparison of above-ground structures of *Schima superba* Gardn. et Champ. and *Cinnamomum chekiangense* Nakai saplings in different light conditions

种类 Species	光照条件 Light condition	冠长/cm Crown length	冠幅/cm Crown width	树冠率 Crown ratio	树高/cm Tree height	地径/cm Collar diameter	胸径/cm DBH
木荷 <i>S. superba</i>	林冠下 Under canopy	150.38	98.88	57.5	261.44	3.14	2.23
	林隙 Gap	108.87	88.50	44.2	246.17	3.02	2.01
	全光 Full sun	104.22	73.50	41.5	251.32	3.20	2.28
	P value	0.017	0.044	0.026	0.748	0.639	0.962
浙江桂 <i>C. chekiangense</i>	林冠下 Under canopy	122.36	82.54	46.3	180.23	1.44	0.56

表 2 不同光环境下木荷与浙江桂幼苗树冠结构属性因子分析¹⁾

Table 2 Analysis of parameters for crown architecture of *Schima superba* Gardn. et Champ. and *Cinnamomum chekiangense* Nakai saplings in different light conditions¹⁾

种类 Species	光照条件 Light condition	DSB	DFB	CDFB	AFB	LFB	DTB	LD
木荷 <i>S. superba</i>	林冠下 Under canopy	6.79	4.30	0.71	65.70	63.30	7.57	35.95
	林隙 Gap	4.06	4.52	0.68	58.30	51.60	3.81	29.32
	全光 Full sun	3.63	5.53	0.43	56.24	41.21	2.71	23.69
	P value	0.014	0.487	0.014	0.039	0.023	0.025	0.038
浙江桂 <i>C. chekiangense</i>	林冠下 Under canopy	6.27	8.42	0.29	65.10	31.68	1.38	24.85

¹⁾ DSB: 2 级侧枝密度 (个·m⁻¹) Density of second order branch (个·m⁻¹); DFB: 1 级侧枝密度 (个·m⁻¹) Density of first order branch (个·m⁻¹); CDFB: 1 级侧枝直径 (cm) Collar diameter of first order branch (cm); AFB: 1 级侧枝分枝角 (°) Angle of first order branch (°); LFB: 1 级侧枝长 (cm) Average length of first order branch (cm); DTB: 3 级侧枝密度 (个·m⁻¹) Density of third order branch (个·m⁻¹); LD: 叶片密度 (片·m⁻¹) Leaf density (片·m⁻¹).

2.2.2 2 级侧枝和 3 级侧枝分布 尽管林冠下木荷幼苗 1 级侧枝的密度与紫椴^[12]相比不高,且小于其

他 2 种光环境下的木荷幼苗 1 级侧枝密度,但是林冠下生长的幼苗 2 级侧枝密度和 3 级侧枝密度在各

环境中均居首位(表3),而且林冠下生长的幼苗1级侧枝的生长量在3种光环境中最高,表明林冠下木荷幼苗不但通过水平生长来获取更多的光辐射,而且通过强烈分枝来提高光利用率,表现出了对环境的可塑性调节对策。

林冠下生长的木荷幼苗的2级侧枝和3级侧枝主要分布在树冠上层中,均达到60%左右;而在林隙和全光环境下,2级侧枝在上部3层分布较均匀,3级侧枝在各冠层中均分布较均匀,表明强光可能对木荷2级侧枝和3级侧枝的发育有一定的抑制作用。而浙江桂的2级和3级侧枝主要分布在上部2层中,其中3级侧枝较少,主要分布在树冠上部第2层中。

2.3 叶片分布

在不同光环境条件下,木荷幼苗间的叶片密度

由全光、林隙到林冠下逐渐提高。除了在全光环境下,其他2种光照条件下的木荷幼苗叶片密度均高于浙江桂幼苗。木荷叶片大且排列紧凑,在枝条上着生的时间短,一般每2年全部换叶1次。木荷在1年中有2个明显的换叶高峰期,其一是当年秋末,一般换叶程度占枝条上叶总量的三分之二左右;另一高峰期在次年的春季,约占三分之一。新发出的叶片伸展速度快,叶柄随其在枝条上着生的位置而长短不等,以使叶片能最大限度地接受光热资源^[11,13]。木荷叶片随其所处的光照条件不同而表现出较强的生态适应性,在光照较强的情况下,叶片小而厚,质地较硬,排列疏松;在林隙下,木荷叶片较大,稍变薄,排列紧凑,分枝发达,枝条较长,且向上倾斜,树冠阔大;在林冠下,树冠进一步向水平方向扩展,分枝强烈,叶片进一步增大,密度也变大^[11,13]。

表3 不同光环境下木荷和浙江桂幼苗各冠层中各级侧枝的比例¹⁾

Table 3 Proportion of lateral branch in the different stratum of *Schima superba* Gardn. et Champ. and *Cinnamomum chekiangense* Nakai saplings¹⁾

种类 Species	光照条件 Light condition	侧枝 Lateral branch	各冠层中侧枝的比例/% Proportion of lateral branch in different stratum			
			1-3/4H	3/4-1/2H	1/2-1/4H	1/4-0H
木荷 <i>S. superba</i>	林冠下 Under canopy	1级侧枝 First order branch	54.0	29.9	12.6	3.4
	林隙 Gap		40.4	38.2	16.2	5.1
	全光 Full sun		36.7	40.3	18.2	4.8
浙江桂 <i>C. chekiangense</i>	林冠下 Under canopy		45.6	34.2	16.7	3.5
木荷 <i>S. superba</i>	林冠下 Under canopy	2级侧枝 Second order branch	58.3	29.6	10.6	1.6
	林隙 Gap		33.5	37.9	21.8	6.9
	全光 Full sun		23.5	43.1	26.4	7.0
浙江桂 <i>C. chekiangense</i>	林冠下 Under canopy		34.8	45.6	17.6	2.0
木荷 <i>S. superba</i>	林冠下 Under canopy	3级侧枝 Third order branch	62.8	28.4	8.4	0.3
	林隙 Gap		21.5	17.8	32.7	28.0
	全光 Full sun		19.5	23.4	26.5	30.6
浙江桂 <i>C. chekiangense</i>	林冠下 Under canopy		12.2	75.5	12.2	0

¹⁾ H: 树高 Tree height

3 小结和讨论

研究者普遍认为,体积小、着生大量高重叠率短叶片的紧密型树冠通常被认为是树木对强光环境的一种适应行为^[6];在荫庇环境中,由分枝少、着生大叶片的长侧枝所构成的开阔型树冠,是提高耐阴树种个体捕光能力的象征^[5,14-16]。从总体上看,不同光照条件下木荷幼苗的树冠结构发生了明显的可

塑性适应:随着光照水平的提高,幼苗树冠由阔、松散型向相对紧密、窄冠型发展,表明木荷幼苗对不同光照环境有较强的适应能力。

在不同光照条件下,天然更新木荷幼苗侧枝空间分布格局有显著的可塑性变化:随着光照水平的减弱,1级侧枝密度逐渐降低,分枝强度却逐渐增大,且侧枝在树冠上的分布有向上集中的趋势,这表明木荷幼苗侧枝的分枝数量在一定程度上受光照水平的影响,随着光照水平的提高,2级侧枝和3级侧枝

的分化逐渐降低,其结果与紫椴幼树的树冠变化相反^[12]。2级侧枝和3级侧枝的分化有助于扩大冠形,有利于木荷天然更新苗在荫庇条件下生存。林冠下2级侧枝和3级侧枝主要分布在上层,而林隙和全光环境中2级侧枝和3级侧枝有向下集中的趋势,说明光照在一定程度上影响2级侧枝和3级侧枝的分化,在林冠下个体侧枝的顶端优势明显强于其他2种环境中的个体。林冠下木荷更新苗的横向生长明显,有助于获取更多的光合效能,但对其高生长以占据有利空间不利,可能会导致木荷幼苗的高死亡率。实际的调查统计结果也表明木荷从幼苗向幼树发展过程中的死亡率最高,这表明,木荷幼苗虽然耐阴,但主要还是通过林隙来完成更新演替^[17]。

树冠的侧向发展有利于幼树降低自我遮阴程度,并使之沿资源获得的水平梯度占据资源相对较丰富的微环境^[15,18]。木荷幼苗在强光环境下产生短枝,在适度荫庇条件下侧枝和主枝同时向上方和侧方伸长生长,在强遮阴条件下侧枝发生强烈的伸长生长并发生强烈的分枝行为,同时在不同自然条件下幼苗间的叶片密度由全光、林隙到林冠下逐渐提高,这种树冠结构变化是提高木荷幼苗对光的截获能力的一种有益适应。

参考文献:

- [1] Fisher J B, Honda H. Branch geometry and effective leaf area: a study of terminalia-branching pattern. I. Theoretical trees [J]. Amer J Bot, 1979, 66(6): 633-644.
- [2] Oliver C D, Larson B C. Forest Stand Dynamics [M]. New York: McGraw-Hill, Inc. 1990. 41-88.
- [3] Gillespie A R, Allen H L, Vose J M. Amount and vertical distribution of foliage of young loblolly pine trees as affected by canopy position and silvicultural treatment [J]. Can J For Res, 1994, 24: 1337-1344.
- [4] Henry H A L, Aarssen L W. On the relationship between shade tolerance and shade avoidance strategies in woodland plants [J]. Oikos, 1997, 80(3): 575-582.
- [5] Caham C D. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps [J]. Ecology, 1988, 69(3): 786-795.
- [6] Cornelissen J H C. Aboveground morphology of shade-tolerant *Castanopsis fargesii* samplings in response to light environment [J]. Int J Plant Sci, 1993, 154(4): 481-495.
- [7] Igboanugo A B I. Effects of shading on shoot morphology, wood production and structure of *Quercus petraea* [J]. For Ecol Man, 1990, 38: 27-36.
- [8] Ziegenhagen B, Kausch W. Productivity of young oaks (*Quercus robur* L.) as corresponding to shoot morphology and leaf anatomy [J]. For Ecol Man, 1995, 72: 97-108.
- [9] Tucker G F, Lassoie J P, Fahey T J. Crown architecture of stand-grown sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) in the Adirondack Mountains [J]. Tree Physiol, 1993, 13: 297-310.
- [10] Whitehead D, Grace J C, Godfrey M J S. Architectural distribution of foliage in individual *Pinus radiata* interception [J]. Tree Physiol, 1990, 7: 135-155.
- [11] 丁圣彦. 浙江天童山常绿阔叶林演替系列栲树和木荷成为优势种的原因 [J]. 河南大学学报(自然科学版), 2001, 31(1): 79-83.
- [12] 徐程扬. 不同光环境下紫椴幼树树冠结构的可塑性响应 [J]. 应用生态学报, 2001, 12(3): 339-343.
- [13] 王良衍, 王希华. 浙江天童山国家森林公园木荷演替更新特性的研究 [J]. 浙江林业科技, 2002, 22(1): 14-17.
- [14] Gilmore D W, Seymour R S. Crown architecture of *Abies balsamea* from four canopy positions [J]. Tree Physiol, 1997, 17: 71-80.
- [15] Poulson T L, Platt W J. Replacement patterns of beech and sugar maple in Warren Woods, Michigan [J]. Ecology, 1996, 77(4): 1234-1253.
- [16] Veres J S, Pickett S T. Branching patterns of *Lindera benzoin* beneath gaps and closed canopies [J]. New Phytol, 1982, 91: 767-772.
- [17] 蔡飞, 宋永昌. 武夷山木荷种群结构和动态的研究 [J]. 植物生态学报, 1997, 21(2): 138-148.
- [18] Givnish T J. Leaf and canopy adaptations in tropical forests [A]. Medina E, Mooney H A, Vazquez-Yznez C. Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics: Tasks for Vegetation Science [M]. The Hague: Dr. W Junk Publishers, 1984. 51-84.