

山西濒危植物翅果油树植冠的构型分析

李亚莉, 张钦弟, 翟静娟, 毕润成^①

(山西师范大学生命科学学院, 山西 临汾 041004)

摘要:应用分形理论及方法,从分枝格局和冠幅扩展2个方面对山西翼城和乡宁的35株翅果油树(*Elaeagnus mollis* Diels)个体的植冠构型进行统计分析。结果表明,幼树和成树的总体分枝率和逐步分枝率有显著变化;一级枝的平均枝长和枝径有显著差异,但枝和叶的方位角及叶倾角差异不明显。不同发育阶段个体的冠幅变化较大,幼树冠幅的分形维数(2.002 6)小于成树(2.269 4)。翅果油树在不同生长发育阶段对生境变化有不同的构型策略。

关键词:翅果油树;植冠;构型分析;分形维数

中图分类号: Q944.3 文献标识码: A 文章编号: 1004-0978(2007)04-0043-04

Architectural analysis of crown geometry of endangered plant *Elaeagnus mollis* in Shanxi Province

LI Ya-li, ZHANG Qin-di, ZHAI Jing-juan, BI Run-cheng^① (College of Life Science, Shanxi Teacher University, Linfen 041004, China), *J. Plant Resour. & Environ.* 2007, 16(4): 43-46

Abstract: Architectural analysis of thirty-five individuals of *Elaeagnus mollis* Diels in Yicheng and Xiangning of Shanxi Province was carried out by Fractal Theory from branching pattern and crown range. The results showed that there were obvious changes in overall bifurcation ratio and stepwise bifurcation ratio and there were significant differences in average length and collar diameter of first order branches, but not obvious differences in branch azimuth, leaf azimuth and angle of leaf to horizon between saplings and bearing trees. Moreover, *E. mollis* unfolded larger differences in crown range at different development stages. The fractal dimensions of saplings were 2.002 6, which smaller than 2.269 4 of bearing trees. It is suggested that *E. mollis* possessed different strategies of architecture at different development stages to deal with varied habitats.

Key words: *Elaeagnus mollis* Diels; crown; architectural analysis; fractal dimension

植冠是由多级分枝构成的支持骨架,决定整个植株的树冠结构,也决定光合组织的空间分布特征^[1]。植冠构型分析(architectural analysis)也是分枝格局(branching pattern)分析,主要由分枝率和枝长等形态学性状决定,不同分枝格局形成不同的骨架结构,从而影响植物能量捕获、水分丧失及机械支持,甚至影响其竞争能力^[2]。植物分枝规律则反映了植物在进化过程中的适应性,枝是构成树冠结构的骨架,也是树木形态结构的重要骨架。

翅果油树(*Elaeagnus mollis* Diels)为中国特有植物,多为大灌木或小乔木,属国家二级珍稀濒危保护植物,分布于山西和陕西。翅果油树主要生长于生境破碎化的黄土丘陵区,在落叶阔叶混交林交界处零星分布于缀块边缘。作者以分布在山西南部的35株翅果油树个体为研究对象,重点分析了翅果油树的分枝格局和冠幅扩展情况,旨在探讨该种的生长发育规律及形态学构型特征,从而为翅果油树

的保护及繁育研究提供一定的理论依据。

1 研究地概况及研究方法

1.1 研究地概况

翅果油树自然分布于山西省吕梁山南端和中条山西段的低山丘陵区,地理位置为东经110°36'~111°56'、北纬34°52'~36°05',是晋南盆地向盆周山地过渡的地带,包括翼城、乡宁及平陆等地,其中乡宁和翼城两地的翅果油树较为集中。

乡宁地区年均温9.9℃,1月均温-2.6℃,7月均温22.1℃,最高温35.0℃,最低温-19.8℃,

收稿日期: 2006-10-30

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30470296)和山西省自然科学基金资助项目(20031090)

作者简介: 李亚莉(1978-),女,山西代县人,硕士研究生,主要从事植物种群生态学研究。

^① 通讯作者 E-mail: rcbi@dns.sxtu.edu.cn

无霜期 212.6 d, $\geq 10^\circ\text{C}$ 的年积温 3 326.9 $^\circ\text{C}$, 年均降水量 570.2 mm, 年均相对湿度 56%; 翼城地区年均温 12.3 $^\circ\text{C}$, 1 月均温 -3.5 $^\circ\text{C}$, 7 月均温 25.9 $^\circ\text{C}$, 最高温 41.3 $^\circ\text{C}$, 最低温 -19.1 $^\circ\text{C}$, 无霜期 227.0 d, $\geq 10^\circ\text{C}$ 的年积温 4 150.0 $^\circ\text{C}$, 年均降水量 542.8 mm, 年均相对湿度 62%。

1.2 研究方法

1.2.1 样地及样株选择 随机选取不同发育阶段的翅果油树进行研究。实验共 35 株样树, 其中翼城甘泉和二曲 2 个样地 16 株, 乡宁木凹、西坡和老窑头 3 个样地 19 株。

1.2.2 构型参数测定 分别测定株高、基径、冠幅及冠长等一些基元水平参数, 再对整株进行详细测量, 包括各级枝的枝长、枝径、枝倾角、枝方位角、叶倾角、叶方位角及叶面积指数等。

1.2.3 枝序确定与分枝率计算 枝序确定采用 Strahler 法, 即由外及内, 外层第 1 小枝为第 1 级, 依此类推, 若不同枝级汇合则取较高者作为枝级。

分枝率采用总体分枝率(R_b)^[3]进行分析, 其计算公式为 $R_b = (N_T - N_S) / (N_T - N_1)$ 。其中, N_T 为所有枝级的枝条总数; N_S 为最高枝级的枝条数; N_1 为

第 1 级枝条的总数。某枝级的枝条数与下一枝级的枝条数之比即为逐步分枝率($R_i: R_{i+1}$)。

1.2.4 分形维数的计算 分形维数是描述分形体自相似性的重要指标, 是对分形体的有效表征。采用计盒维数公式计算分形维数值 [$\ln N(L)$], 计算公式为: $\ln N(L) = \ln C + D \ln L$ 。其中, $N(L)$ 为测定的指标(如质量、重量、生物量等), 可通过公式 $N(L) = CL^D$ 计算; L 为度量所采用的指标(如长度、面积、体积等); D 为指数; C 为比例系数(常量)。

2 结果和分析

2.1 山西翅果油树的分枝格局特征

翅果油树为强阳生植物, 耐贫瘠, 不耐水湿, 多分布于海拔 780~1 400 m 的阳坡和半阳坡上。3 月下旬开始萌芽, 4 月开花, 花期较早, 但落叶很晚。调查发现, 山西翅果油树的分枝方式一般为顶芽发育成枝条后, 又有许多侧芽发育成侧枝, 且 2 对侧枝通常交互生长, 近似轮生, 节律明显, 能形成多层次枝条, 各枝条形态与主干相似。不同发育阶段山西翅果油树的构型分析结果见表 1。

表 1 处于不同发育阶段的山西翅果油树的构型分析($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 1 Architectural analysis of *Elaeagnus mollis* Diels at different development stages in Shanxi Province($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

时期 Stage	总体分枝率 Overall bifurcation ratio	逐步分枝率 Stepwise bifurcation ratio	枝倾角/ $^\circ$ Angle of branch to horizon	一级侧枝枝长/cm Average length of first order branch	一级侧枝枝径/cm Collar diameter of first order branch
幼苗 Seedling	2.48 \pm 0.38a	2.55 \pm 0.79a	79.27 \pm 11.49a	0.42 \pm 0.18a	0.06 \pm 0.02a
幼树 Sapling	2.92 \pm 0.96a	2.83 \pm 1.05a	74.98 \pm 10.23b	1.19 \pm 0.35a	0.13 \pm 0.26b
成树 Bearing tree	3.51 \pm 1.04b	3.64 \pm 0.98b	62.19 \pm 9.56c	62.19 \pm 9.56c	0.27 \pm 0.19a

时期 Stage	枝方位角 Branch azimuth	叶倾角/ $^\circ$ Angle of leaf to horizon	叶方位角 Leaf azimuth	叶面积指数 Leaf area index
幼苗 Seedling	Random	73 \pm 24b	Random	0.26 \pm 0.11a
幼树 Sapling	Random	61 \pm 13b	Random	1.21 \pm 0.43a
成树 Bearing tree	Random	67 \pm 15c	Random	2.59 \pm 0.34b

¹⁾ 同列中不同的字母表示在 5% 水平上差异显著 The different letters in the same column indicate the significant difference at 5% level.

2.1.1 分枝率 在构型分析中, 分枝率表示枝条产生分枝的能力和各级枝间的数量配置状况^[4], 分为总体分枝率和逐步分枝率。温带落叶植物的叶全部着生于新枝上, 因此逐步分枝率, 特别是总体分枝率实际是指带叶枝和支持枝的数量比, 直接反映了植株的生存活力^[5]。植株通过产生的大量末级枝将叶群体逐年向外扩展, 使新生叶具备最佳受光条件, 最大限度利用树冠所能达到的空间。

目前山西翅果油树已处于濒危状态, 且多为灌木, 只有少量乔木。处于灌丛中的翅果油树的株龄较小, 生长缓慢; 而生活在混交林中的翅果油树则多为成树, 周围有部分萌生苗, 但实生苗较少。当翅果油树幼苗达到幼树阶段时, 由于受到大树植冠的荫蔽, 大部分离大树太近的幼苗都难以存活, 加之幼树的高生长缓慢, 基径增加迟滞, 因此, 存活率极低。由于自身生物学性状及周围植冠的压迫, 翅果油树

幼树构型的主要特点为:高生长较缓慢,枝条生长快于成树,分枝率明显低于成树,枝倾角较大,有利于充分接受阳光。翅果油树的伴生种类多为耐阴性植物^[6],致使其幼树的生存难度增大。

成树阶段,翅果油树能接受到阳光,生长较幼树阶段旺盛,根系等器官的活力增强,从而使植株能获得充足的水分和光照,侧枝的枝长和枝径也较幼树有明显变化,分枝率显著高于幼树阶段。但是,翅果油树的生长并不是无限的,大部分成树的高生长基本停滞,当冠幅扩展到最大限度时,植株开始进入衰老阶段,根茎处出现萌生苗。

研究表明,植物体可通过调整枝长及分枝角等对可利用资源(如光、热及相邻个体间的竞争)作出反应,其分布和变化基本上决定了植冠的构型和叶片的空间分布。植冠构型不仅是植物发育生长和适应的结果,也是影响其自身进一步发育和生长的限制条件之一^[7]。

2.1.2 分枝角和枝长 分枝格局主要是分枝率、分枝角和枝长等参数综合分析的最终评价结果,枝长和分枝角基本决定了叶的空间位置^[6]。翅果油树幼苗大多为萌生苗,分枝角较大,枝条平均长度较小。由于幼树枝条向四周呈辐射状生长,枝倾角较大、分枝率较小,因此植株的主要资源分配在高生长上;同时,基径增粗缓慢使其受到相对较大的生存压力。成树阶段,翅果油树的分枝角相对较大,高生长减缓,同化能力较弱,物质积累缓慢,导致枝径增粗缓慢,当年生枝条的伸长量较少。

2.1.3 叶面积指数 叶面积指数是表征植物体本身属性同外部光及水热条件相互作用的综合参数之一,在野外自然条件下,叶面积指数越大,光合潜力就越大。由于翅果油树幼树的叶面积指数较小,因此其光合能力较弱,物质积累缓慢。另外,虽然翅果油树是强阳生植物,但其伴生种类却多为喜阴植物,如连翘(*Forsythia suspensa* Vahl)、胡枝子(*Lespedeza davidii* Franch.)、陕西荚蒾(*Viburnum schensianum* Maxim.)、荆条(*Vitex chinensis* Mill.)、虎榛子(*Ostryopsis davidiana* Decne.)和金花忍冬(*Lonicera chrysantha* Turcz.)等,使翅果油树的幼树很难正常生长发育,往往在进入生殖期前死亡^[8]。可见,幼树期是翅果油树生长发育的关键期。

2.2 山西翅果油树冠幅的分形特征

冠幅分形维数可表征植物种群空间占有能力,

是研究种群动态及分布格局的重要指标之一^[9]。不同发育阶段山西翅果油树的冠幅分形维数见表2。

表2 不同发育阶段山西翅果油树冠幅的分形维数¹⁾
Table 2 The fractal dimensions of crown of *Elaeagnus mollis* Diels at different development stages in Shanxi Province¹⁾

发育阶段 Development stage	个体数 Number of individual	分形维数 Fractal dimension	R
幼树 Sapling tree stage	20	2.002 6	0.997 4 * *
成树 Bearing tree stage	15	2.269 4	0.981 6 * *

1) * *: $P < 0.01$.

冠幅分形维数是反映树冠空间占据状态的参数,冠幅的分形维数越高,表明树木向不同方向的伸展越充分,利用和占据空间的能力越强。表2的分析结果表明,在1%水平上,翅果油树幼树与成树冠幅的相关系数差异极显著,即翅果油树的个体树冠具有分形特征。翅果油树幼树和成树的冠幅分形维数分别为2.002 6和2.269 4,表征了翅果油树叶对树冠的填充程度。幼树冠幅分形维数小于成树,这与它们的形态建成特点有关。翅果油树的基径增加缓慢,七、八年生植株与周围其他竞争种二、三年生植株的基径相当,因此其机械支持能力较弱,枝叶生长不够繁茂,获取周围资源的能力较差,物种竞争能力减弱。

3 结论和讨论

目前,分布在山西的翅果油树种群濒临灭绝,并随生境破碎化的加剧而呈岛屿状分布。作者所调查的35株样树是从不同生境中随机选择的,个体基径0.200~8.576 cm。统计分析结果表明,处于不同生长发育期的翅果油树个体的植冠构型差异比较明显,总体分枝率和逐步分枝率有显著改变,一级枝的平均枝长和枝径也存在显著差异,但是枝、叶方位角和叶倾角的差异不明显;个体冠幅变化较大,幼树冠幅分形维数小于成树。分枝格局和冠幅差异说明翅果油树在不同发育阶段获取外部可利用资源的方式不同;植冠构型差异显著也表明为适应生存,翅果油树具有不同构型策略,这也是植物适应生存环境的方式之一。

构型是植物体不同构件在空间的排列方式,来源于植物种群生态学中的构件理论^[10],研究者们已经认识到植物体各构件单元之间的关系和等级结

构,并认为木本植物地上部分存在2种尺度的整合,即各构件单元在枝条水平上的整合及各枝条构成的冠幅复合体^[5]。枝系是连接叶片及其他构件与整个植株的有效中介,大量研究结果证实,枝系具有自主或半自主性特征^[6]。植物体不仅是构件的集合体,还是生理整合单位的集合体。山西翅果油树的分枝率、分枝角及枝长等参数表明,不同发育阶段的植株总体分枝率和逐步分枝率都发生变化,冠幅扩展程度也明显不同,说明在不同生长时期,植物生长的重点不同,幼树期以高生长为主,而成树期则以冠幅扩展为主。当然,翅果油树的冠幅扩展和高生长并不是无限的,当邻近植株间的竞争和营养利用达到极限时,植株内部的调控机制将使植株生长转向衰老阶段。

有研究发现,热带植物存在分枝格局变化,且枝条的重复性特征可导致分枝格局发生改变^[11]。目前,对翅果油树构件水平的研究还处于初级阶段,有关其分枝率的研究也不够深入,因此,作者认为,仅注重分枝率的定量结果可能会模糊顶芽及侧芽对分枝格局的作用,同时也会忽略枝系形态差异和不同发育方式对分枝格局造成的影响,即分枝率只是进行植物分枝格局定量分析的基本指标之一。

分形维数能够真实反映树木生长的实际情况,即其空间占有能力。分形维数高,表明该物种占有空间的能力强,能更好的利用资源,并在与其他物种的竞争中处于优势;分形维数低则相反。冠幅的分形维数为2,表明叶片生物量与树冠壳表面积成比例关系,意味着叶片对树冠的填充程度低,所有叶片分布于树冠的外表面;分形维数为3,表明叶生物量与树冠壳体成比例关系,树冠被叶片完全充满,没有空隙存在,因此,树冠的分形维数应在2~3之间^[12,13]。不同生长阶段翅果油树的分形维数差别较大,幼树的可利用资源主要分配于高生长上,冠幅分形维数较小,叶片填充能力有限,光合同化能力不强,阻碍了幼树对外部资源的获取,使幼树期成为翅果油树生长的关键期。翅果油树成树的分形维数较小,与翅果油树的形态学特征相吻合。在以翅果油

树为建群种的混交林中,翅果油树枝叶生长的繁茂程度小于周围树种,叶片在树冠中的分布较稀疏,对树冠的填充能力较弱。

本研究仅从分枝格局和冠幅角度对山西翅果油树的植冠构型进行了研究和探讨,并分析了山西翅果油树在幼树和成树阶段植冠的形态建成特点。但在植株构件中,与枝为同质构件的芽的构型及其在树冠中的空间分布也体现了树冠生长的特有策略,因此,若能对芽库即芽种群的生死动态进行深入研究,将对揭示山西翅果油树树冠的生长机制有重要意义。

参考文献:

- [1] Oliver C D, Larson B C. Forest Stand Dynamics [M]. New York: John Wiley & Sons, Inc., 1996.
- [2] Fisher J B. Branching pattern and angles in trees [A]. Givnish J T. On the Economy of Plant Form and Function [M]. London: Cambridge University Press, 1986. 493-518.
- [3] McMa T A, Kronauer R E. Tree structures deducing the principle of mechanical design [J]. J Theor Biol, 1976, 59: 443-466.
- [4] Borchert B, Slade N A. Bifurcation ratios and the adaptive geometry of trees [J]. Bot Gaz, 1981, 142: 394-401.
- [5] 孙书存, 陈灵芝. 不同生境中辽东栎的构型差异[J]. 生态学报, 1999, 19: 359-364.
- [6] Sprugel D G, Hinckley T M, Schaap W. The theory and practice of branch autonomy [J]. Ann Rev Ecol Syst, 1991, 22: 309-34.
- [7] Preston K A. Can plasticity compensate for architectural constraints on reproduction? Patterns of seed production and carbohydrate translocation in *Perilla frutescens* [J]. J Ecol, 1999, 89: 697-712.
- [8] 张峰, 上官铁梁. 山西翅果油树优势种群的分布格局研究[J]. 植物生态学报, 2000, 24(5): 611-615.
- [9] 李海滨, 王政权, 王庆成. 空间异质性定量研究理论与方法[J]. 应用生态学报, 1998, 9(6): 651-657.
- [10] Wheat D W. Sylleptic branching in *Myrsine flordana* (Myrsinaceae) [J]. Am J Bot, 1980, 67: 490-499.
- [11] Tomlinson P B. Architecture of tropical plants [J]. Ann Rev Ecol Syst, 1987, 18: 1-21.
- [12] 马克明, 祖元刚. 兴安落叶松分枝格局的分形特征[J]. 植物研究, 2000, 20(2): 235-241.
- [13] Zeide B, Feifet P. A method for estimation of fractal dimension of tree crowns [J]. Forest Sci, 1991, 37(5): 1253-1265.