

不同光环境下桂花幼苗的构型差异

林勇明^{1,2,3}, 洪滔⁴, 吴承祯⁴, 洪伟⁴, 胡喜生⁴, 范海兰⁴, 宋萍⁴

(1. 中国科学院研究生院, 北京 100039; 2. 中国科学院山地灾害与地表过程重点实验室, 成都 610041;
3. 中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所, 成都 610041; 4. 福建农林大学森林生态研究所, 福州 350002)

摘要:通过对不同光照条件下桂花幼苗的冠形、分枝率、叶片在树冠中的空间分布等特征进行研究,结果表明桂花幼苗构型发生了明显的可塑性适应:其树冠对光照条件的变化有显著的可塑性响应。在林隙中的幼苗受光的间歇性影响,总体分枝率明显小于全光、林冠下的幼苗分枝率。全光的幼苗叶片集中于二级枝,叶片长度和叶片面积相对较小,对光照利用充分;而林隙中的幼苗叶片集中于一级枝,避免处于植冠内侧受到遮蔽,表现出较大的叶片长度和叶面积;林冠下的叶片较均匀分布在一级枝上,叶片总数量较少,枝条高生长较全光下明显。幼苗在总体分枝格局中表现出独自的特点,即强光环境下产生短枝和高分枝率,在适度庇荫条件下产生长枝及低分枝率,在强度庇荫条件下以较长枝和较高分枝率来同时满足高生长和横向生长的需求。

关键词:桂花; 光; 构型差异

中图分类号: Q948.12; Q949.776.2

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2007)03-0261-05

The Architectural Variation of *Osmanthus fragrans* Seedlings in Different Light Conditions

LIN Yong-Ming^{1,2,3}, HONG Tao⁴, WU Cheng-Zhen⁴, HONG Wei⁴,
HU Xi-Sheng⁴, FAN Hai-Lan⁴, SONG Ping⁴

(1. Graduate School of Chinese Academy of Science, Beijing 100039, China; 2. Key Laboratory of Mountain Hazards and Surface Processes, The Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China; 3. Institute of Mountain Hazards and Environment, The Chinese Academy of Sciences & Ministry of Water Conservancy, Chengdu 610041, China; 4. Institute of Forestry Ecology, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract: In this paper, crown shape, bifurcation ratios and leaves of *Osmanthus fragrans* seedlings were examined. The results showed that the architecture of seedlings was modified plastically in response to different light conditions. Because the seedlings that live in gaps get light intermittent, overall bifurcation ratio are significantly lower than that under canopy and full sun. Under full sun, the seedlings had their leaves distributed at the second-order branch with comparatively small length and area which can help seedlings use light fully. While, in gaps, seedlings seemed to have their leaves distributed at the first-order branch with comparatively large length and area to avoid being shaded by canopy. Under canopy, the leaves with small sum are distributed relative uniformly from the first-order branch to the third-order branch, and the height growth of branch is significantly higher than that under full sun. In conclusion, branching patterns of *O. fragrans* seedlings have unique traits: under strong radiation, *O. fragrans* seedlings can give rise to short branch and high bifurcation ratio. Under adequate shade condition they can give rise to long branch and low bifurcation ratio. Under intense shade condition they can give rise to comparatively long branch and comparatively high bifurcation ratio for height and horizon growth.

Key words: *Osmanthus fragrans*; Light; Architectural variation

木本植物在生长发育过程中,在不同发育阶段其构型特征均存在着差异性^[1]。在同一生长阶段,由于环境、资源可利用性的不同,同一个物种间的构型也不同^[2,3]。光作为植物生长必不可少的资源之一,其可利用率对植物构型特征具有一定的控制作用

用,不同的光可利用率影响树木的树冠结构和枝系特征^[4,5]。通过对不同光环境下的植物构型分析,可以揭示植物各构件对光的可塑性响应以及适应性对策。

桂花(*Osmanthus fragrans*),亦称山桂、岩桂、九

收稿日期:2006-11-06,修回日期:2006-12-04。

基金项目:福建省教育厅科研基金项目(K02047)资助;中国博士后科研基金资助;福建省科技厅重大基金项目(2001F007)资助。

作者简介:林勇明(1982-),男,博士研究生,主要从事植物生态学和生态环境演化研究(E-mail:monkey1422@163.com)。

里香、木犀,现已跻身于我国传统的十大名花之列,被国家轻工部等列为我国重要经济树种,在南方 13 省(区)大面积推广种植。在福建省长汀县石峰寨风景区保存有一片以桂花为优势种的天然次生林,面积达 5.4 hm²,实属少见^[6]。我们通过对不同光环境条件下的桂花幼苗构型特征和个体内部分枝格局的比较分析,探讨桂花幼苗生长与光环境的关系,了解桂花在群落中的适应对策,揭示了桂花苗生长特征,并为合理开发利用及保护桂花的种质资源提供了一定的理论参考。

1 研究区域概况

桂花天然次生林群落调查地位于福建省长汀县石峰寨风景区,属武夷山脉南段低山丘陵地区。长汀县地处北纬 25°04' ~ 26°02',东经 116°02' ~ 116°40',气候属于中亚热带季风性气候,年均气温 18.7 °C,1 月平均气温 9.8 °C,7 月均温 26.5 °C,极端最低气温 -8.0 °C,极端最高气温为 35.1 °C,10 °C 以上年积温 5873 °C,年日照时数 4423 h,年降雨量 1636 mm,相对湿度 81%,无霜期约 282 d(长汀气象站地处北纬 25°51'47",东经 116°23'09",海拔 313 m)。桂花群落林分面积 5.4 hm²,海拔 400 ~ 462.4 m,坡度 29° ~ 35°。成土母岩为石灰岩,土壤由石灰岩发育而成,土层薄,质地粘重,呈中性至弱碱性反应,但土壤较为肥沃,石灰岩多裸露于地面,裸露面达到 60%^[6]。风景区原生群落为桂花与枫香占优势的常绿阔叶落叶混交林,从 1959 年开始的数十年内,枫香遭到大肆砍伐,造成群落极度退化。2000 年当地政府将风景区规划为自然保护小区进行封山育林,现今在风景区中桂花多与云山青冈(*Cyclobalanopsis nubium*)、枫香(*Liquidambar formosana*)、米槠(*Castanopsis carlesii*)等混生,由于封山育林时间不长,整个群落高仅 5 ~ 10 m。伴生树种主要为大叶桂樱(*Laurocerasus zippeliana*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)、櫟木(*Loropetalum chinensis*)等,灌木层植物有刺藤子(*Sageretia melliana*)、山牡荆(*Vitex quinata*)、白马骨(*Serissa serissoides*)等,草本层以千根草(*Euphorbia thymifolia*)、江南星蕨(*Microsorium fortunei*)、黑莎草(*Gahnia tristis*)等为主。

2 研究方法

在桂花次生天然林群落中采用典型抽样法,选取 21 株天然野生苗(3 ~ 4 年生幼苗),野生苗的生

长环境分为林冠下、林隙或林冠空隙[共 5 个林隙,平均面积为 (6.5 ± 1.9) m²]以及空旷地,分别代表林内、林隙和全光环境,每种类型各选取 7 株。在选定更新苗后,先测定树高、地径、冠幅、冠长,并计算树冠率(CR):CR = 冠长/树高。在选定的每个植株的植冠层内标记 4 ~ 8 个枝条,分别测定植冠层内标记枝条的分枝数;按 Strahler 法确定枝序^[1,2,7,8],即在植冠层内,由外及内确定枝序,外层的第一小枝为第一级,两个第一级相遇即为第二级,两个第二级相遇后则为第三级,依此类推,如有不同枝级相遇,相遇后则取较高的作为枝级,用直尺和游标卡尺测定枝长、枝径,计算枝径比(RBD):RBD = D_i + 1/D_i,其中 D_i + 1 和 D_i 分别是第 i + 1 和 i 级枝条的直径。

用半圆仪和圆规测定枝条倾角(与水平方向的夹角)和叶倾角,分别计算总体分枝率和逐步分枝率^[9,10]。

$OBR = (N_T - N_s) / (N_T - N_1)$, 其中 $N_T = \sum N_i$, 表示所有枝级中枝条总数, N_s 为最高级枝条数, N_1 为第一级的总枝数。

$SBR_{i:i+1} = N_i / N_{i+1}$ 计算,其中 $SBR_{i:i+1}$ 表示某一级枝条数与下一个高枝级的枝条数之比, N_i 和 N_{i+1} 分别为第 i 和第 i + 1 级的枝条总数。

统计各级枝条上的现存叶数、落叶数以及芽的数量和存活状态。并在每个标记的枝条上摘取 3 ~ 5 片叶片,测定叶片去尾尖长和最宽处宽度,利用叶面积测定仪(aaser area meter CI-203)测叶片面积。

对调查数据进行加权算术平均处理,用 SPSS 软件进行单因素方差分析,如果差异显著,再进行 Turkey HSD 检验。

3 结果与分析

3.1 桂花幼苗树冠总体结构

不同光照环境显著影响了桂花幼苗冠幅,对冠长、树冠率、树高、地径影响不大(表 1),在全光条件下,桂花幼苗具有较小的树冠,林隙与林冠下的幼苗具有明显的开阔型树冠,在荫蔽环境条件下,天然更新的桂花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增加光合作用面,以获取光合有效辐射。

3.2 不同光环境条件下的枝系特征

分枝率表示枝条产生分枝的能力^[3],在植物分枝式样的研究中,分枝率被作为一个重要指标,用它表示枝条的分枝能力以及各枝级间的数量配置状况^[11]。统计结果表明,桂花幼苗在不同光照条件的

总体分枝率有明显的变化(表2),与全光、林冠下相比,林隙的总体分枝率显著小于全光、林冠下($p < 0.05$),表明桂花幼苗在林隙中由于受光的间歇性,既不能如全光下具有高的光利用率,又不像林冠下对低的光利用率具有了适应性,故分化较多的高级枝、较少的一级枝来扩展其冠幅,以更有效地利用光照,从而林隙下的桂花幼苗总体分枝率明显小于全光、林冠下,故三者的逐步分枝率SBR_{1:2}(1和2代表第一、二级枝条数)和逐步分枝率SBR_{2:3}(2和3代表第二、三级枝条数)间也表现出同样的趋势;林隙和林冠下的幼苗一级枝长度较大,而全光的一级枝长度较小,林隙和林冠下的一级枝与全光的一级枝长度有显著差异($p < 0.05$),在全光条件下的幼苗受光充分且叶片很大部分分布在二级枝上,其无需增长枝条来增加叶片着生点,从而使一级枝长度

较小。枝径比在3个阶段的差异不显著($p > 0.05$),三种条件下的枝倾角之间差异不显著($p > 0.05$)。林隙下的叶倾角最小,与全光、林冠下之间的差异显著($p < 0.05$),而林冠下的叶倾角最大,这可能与桂花在林隙中叶片分布相对平展以更有效利用间歇性的太阳光照,在林冠下桂花主要利用上层树冠反射或散射的光有关。

3.3 不同光环境条件下桂花幼苗枝系中叶片的形态特征和分布

不同光环境条件下的桂花叶片面积在 $(18.09 \pm 1.76) \text{ cm}^2 \sim (20.61 \pm 2.41) \text{ cm}^2$ 之间(表3),从叶片长度、叶片宽度、叶面积等几个指标看,全光的叶片长度及叶面积均较小,而林隙最大,表明随光环境的改变,叶片会对光照产生响应,这可能是叶片在全光条件下利用光照效率高,林隙中的叶片通过扩大

表1 不同光环境条件下桂花幼苗总体地上结构
Table 1 Aboveground structure of the *Osmanthus fragrans* seedlings
adapted to different light conditions

类别 Items	全光 Full sun	林隙 Gap	林冠下 Under canopy
冠长 Crown length(cm)	51.8 ± 13.6^a	54.2 ± 12.9^a	52.6 ± 11.8^a
冠幅 Crown width(cm)	35.7 ± 8.2^a	46.7 ± 11.5^b	39.6 ± 9.6^c
树冠率 Crown ratio(cm)	0.57 ± 0.11^a	0.62 ± 0.17^a	0.59 ± 0.14^a
树高 Height(m)	96.3 ± 17.4^a	92.2 ± 18.6^a	93.7 ± 14.2^a
地径 Collar diameter(cm)	1.8 ± 0.5^a	1.7 ± 0.4^a	1.8 ± 0.5^a

注:表中数据右上角的字母相同者表示差异不显著($p > 0.05$),表2、表3同此。

Note: Data in the table by the same letter means not significantly different at 5% level, the same as table 2-3.

表2 桂花幼苗在不同光环境条件下的分枝式样特征
Table 2 The branching characteristics of *Osmanthus fragrans*
seedlings in the different light regimes

类别 Items	全光 Full sun	林隙 Gap	林冠下 Under canopy
总体分枝率 Overall bifurcation ratio	3.38 ± 0.64^a	2.60 ± 0.44^b	3.27 ± 0.51^a
逐步分枝率 Stepwise bifurcation ratio, SBR _{1:2}	4.28 ± 0.48^a	2.93 ± 0.27^b	3.94 ± 0.37^a
逐步分枝率 Stepwise bifurcation ratio, SBR _{2:3}	1.90 ± 0.25^a	1.76 ± 0.15^a	1.87 ± 0.45^a
一级枝的长度 Length of the first order branch(cm)	10.34 ± 2.57^a	12.37 ± 3.55^b	12.19 ± 3.78^b
枝径比 RBD _{2:1} Ratio of branch diameter, RBD _{2:1}	1.93 ± 0.07^a	1.86 ± 0.06^a	1.97 ± 0.09^a
枝倾角 Branch angle to horizon	60.1 ± 14.2^a	61.3 ± 13.7^a	65.1 ± 14.9^a
叶倾角 Leaf angle to horizon	36.5 ± 7.4^a	31.4 ± 8.2^b	40.5 ± 10.6^a

注:SBR_{1:2}表示第一级枝条数与第二级枝条数之比;SBR_{2:3}表示第二级枝条数与第三级枝条数之比;RBD_{2:1}表示第二级与第一级枝条的直径比。

Notes: SBR_{1:2} means the number of first order branches/the number of second order branches; SBR_{2:3} means the number of second order branches/the number of third order branches; RBD_{2:1} means diameter of second order branches/diameter of first order branches.

表3 桂花幼苗在不同光环境条件下的叶片特征
Table 3 The leaf characteristics of *Osmanthus fragrans* seedlings in different light regimes

类别 Items	叶片长度(cm) Leaf length	叶片宽度(cm) Leaf width	叶片长宽比 Leaf length to width ratio	叶面积(cm ²) Leaf area
全光 Full sun	8.44 ± 0.23^a	3.06 ± 0.13^a	2.76 ± 0.19^a	18.09 ± 1.76^a
林隙 Gap	9.35 ± 0.45^b	3.17 ± 0.08^a	2.91 ± 0.24^a	20.61 ± 2.41^b
林冠下 Under canopy	8.66 ± 0.31^a	3.05 ± 0.06^a	2.84 ± 0.31^a	19.10 ± 2.31^a

叶片长度增加叶片面积以更充分利用间歇性的太阳直射光照,林冠下的桂花通过调整利用直线光策略转而利用反射光或散射光进行光合作用有关。叶片的宽度在不同光照条件下比较稳定,差异不显著($p > 0.05$),叶片长宽比在3个条件下也比较稳定。林隙中的叶面积与全光和林冠下差异显著($p < 0.05$)。

桂花幼苗在不同光环境条件下各枝系上平均现存叶片的数量分布见图1。林隙的桂花幼苗的一级枝系上,叶片数量多于全光和林冠下,三者彼此之间的差异显著($p > 0.05$);在二级枝系上,全光的叶片数量多于林隙和林冠下($p < 0.05$),其叶片数量是林隙幼苗的136.3%和林冠下幼苗的148.4%,林隙和林冠下的叶片数量差异不显著。在三级枝系上,林隙桂花幼苗的叶片数量极少,且显著小于林冠下和全光幼苗($p < 0.05$),而林冠下和全光幼苗的叶片数量不到1.5片,这与桂花幼苗三级分枝少有很大关系。全光的桂花幼苗一、二级枝上着生的叶片占全部叶片数量的89.7%、林隙的桂花幼苗则有98.4%的叶片着生在一、二级枝上,林冠下的桂花幼苗为94.8%。表明叶片在植冠内的配置随光照条件的变化而有明显变化:由于生境条件的差异,全光的桂花幼苗叶片集中于二级枝,叶片长度和叶片面积相对较小,对光照利用充分;林隙中的桂花幼苗叶片集中于一级枝避免处于植冠内侧受到遮蔽,表现出较大的叶片长度和叶面积;林冠下的桂花幼苗叶片较均匀分布在一级枝上,叶片总数量较少,枝条高生长明显。

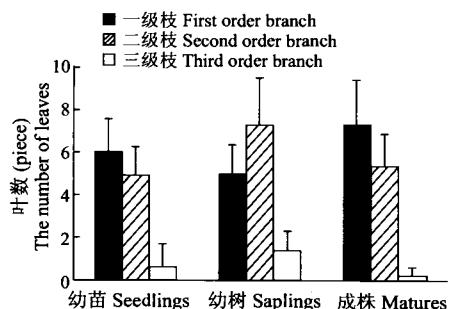


图1 不同光照条件桂花幼苗各级枝上的现存叶数

Fig. 1 The number of leaves within different order branch in different light regimes

4 讨论

植物在生长过程中,其构件的生长易受环境的影响,不同植株的生长条件不可能完全相同,构件的数量动态不可能完全一致,最终导致构型特征的差

异。因此构型变异是经常的,但每一种植物都有属于自己的一个独特的构型形成机制,例如先开花后长叶的植物并不能先长叶后开花,这种机制受其遗传性状控制而不受环境的影响,构型的变异只能建立在这种机制的基础上^[3]。作为环境因子之一的光,其可利用率是影响植物体的光合作用、叶片排列方式、树冠结构、分枝格局等的重要因素^[4,12,13],植物体可通过构型的可塑性变化与不同的光环境相适应,分析其构型变化特征,有助于我们了解植物体对光资源的利用策略。

前人研究普遍认为,体积小、着生大量高重叠率短枝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,在庇荫环境中,由分枝少、着生大叶片的长侧枝所构成的开阔型树冠,是提高耐荫性树种个体捕光能力的象征^[5,14]。从总体上看,不同光照条件下桂花幼苗结构发生了明显的可塑性适应:全光条件下的桂花树冠较松散,林隙与林冠下的桂花树冠较宽阔,在光线充分、光质发生变化时桂花幼苗有较强的适应能力。桂花幼苗在林隙中由于受光的间歇性影响,使幼苗分化较多的高级枝,分化较少的一级枝扩展其冠幅以更有效地利用光照,从而使总体分枝率明显小于全光、林冠下,故三者的逐步分枝率SBR_{1,2}和逐步分枝率SBR_{2,3}间也表现出同样的趋势;全光的桂花幼苗叶片集中于二级枝,叶片长度和叶片面积相对较小,对光照利用充分,林隙中的桂花幼苗叶片集中于一级枝避免处于植冠内侧受到遮蔽,表现出较大的叶片长度和叶面积;林冠下的桂花幼苗叶片较均匀分布在一级枝上,叶片总数量较少,枝条高生长较全光下明显。

笔者仅对桂花幼苗在短时间段内的构型特征进行描述,缺乏较长时间段的系列动态数据,今后应对桂花幼苗各种构型参数进行定期观测,同时结合各种因子(如不同土壤肥力、不同土壤水分、不同生长密度、不同生长部位等)定量分析结果,进一步探讨桂花幼苗对环境的适应方式和构型的演化机理。

参考文献:

- [1] 孙书存,陈灵芝.辽东栎的构型分析[J].植物生态学报,1999,25(3):433-440.
- [2] Borchert B,Slade N A. Bifurcation ratios and the adaptive geometry of trees[J]. Bot Gaz, 1981, 142: 394-401.
- [3] 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(3):359-364.
- [4] Oliver C D,Larson B C. Forest Stand Dynamics[M]. New York:Mc-Graw-Hill, Inc, 1990. 41-88.

- [5] 徐程扬. 不同光环境下紫椴幼树植冠结构的可塑性响应 [J]. 应用生态学报, 2001, 12 (3) : 339 - 343.
- [6] 董建文, 范小明, 吴东来, 陈广华. 福建长汀石峰寨景区桂花次生林群落物种数量特征 [J]. 植物资源与环境学报, 2002, 11 (4) : 40 - 44.
- [7] MaMahon T A, Coutts M P. Tree structures: deducing the principle of mechanical design [J]. *J Theo Bio*, 1976, 59:443 - 466.
- [8] Maillette L. Structural dynamics of silver birch I. The fates of buds [J]. *J Appl Ecol*, 1982, 19: 203 - 218.
- [9] Whitney G G. The bifurcation ratio as an indicator of adaptive strategy in woody plant species [J]. *Bull Torrey Bot Club*, 1976, 103:67 - 72.
- [10] Steingraeber D A, Waller D M. Non-stationary of tree branching pattern and bifurcation ratios [J]. *Proceed Royal Soc London B*, 1986, 228:187 - 194.
- [11] 陈波, 达良俊. 桂树不同生长发育阶段的枝系特征分析 [J]. 武汉植物学研究, 2003, 21 (3) : 226 - 231.
- [12] Gillespie A R, Allen H L, Vose J M. Amount 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.
- [13] 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.
- [14] Bazzaz F A, Harper J L. Demographic analysis of the growth of *Linum usitatissimum* [J]. *New phytol*, 1977, 78:29 - 52.