不同密度旱柳的树冠构型与光截获

陈 静 赵成章* 王继伟 赵连春

西北师范大学地理与环境科学学院, 甘肃省湿地资源保护与产业发展工程研究中心, 兰州 730070

摘 要 植物可以通过调整树冠构型和光截获来增强自身的光合效率和竞争力。在甘肃省张掖市黑河干流边缘的洪泛平原湿地选取I (25–36 Ind.·plot⁻¹)、II (37–48 Ind.·plot⁻¹)和III (49–60 Ind.·plot⁻¹) 3个密度梯度, 研究了不同密度旱柳(*Salix matsudana*)的冠层厚度、冠层面积和冠层光截获, 以及它们的相互关系。结果表明: 随旱柳种群密度增加, 土壤水分逐渐增加、土壤电导率和水分利用率逐渐减小, 旱柳枝长度与冠层厚度呈逐渐增大的趋势, 光合有效辐射、分枝数、分枝角度与冠层面积呈逐渐减小的趋势, 叶面积指数和光截获、净光合速率和蒸腾速率在中密度样地最大; 旱柳的光截获与冠层厚度和冠层面积在低密度样地分别呈极显著正相关和负相关关系, 在高密度样地呈显著正相关和负相关关系($p < 0.05$), 在中密度样地均呈极显著正相关关系($p < 0.01$)。旱柳在低密度选择减小光截获与冠层厚度而增大冠层面积的水平空间拓展模式, 在高密度倾向于垂直空间拓展模式, 反映了植物树冠构型在不同生境中的表型可塑性变化。

关键词 光截获; 冠层厚度; 冠层面积; 密度; 旱柳

引用格式: 陈静, 赵成章, 王继伟, 赵连春 (2017). 不同密度旱柳的树冠构型与光截获. 植物生态学报, 41, 661–669. doi: 10.17521/cjpe.2016.0257

Canopy structure and radiation interception of *Salix matsudana*: Stand density dependent relationships

CHEN Jing, ZHAO Cheng-Zhang*, WANG Ji-Wei, and ZHAO Lian-Chun

College of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Research Center of Wetland Resources Protection and Industrial Development Engineering of Gansu Province, Lanzhou 730070, China

Abstract

Aims Plants can enhance their photosynthetic efficiency and competitiveness by adjusting canopy structure and radiation interception. The objective of this paper was to quantify the relationship between canopy structure (crown depth and crown area) and light interception (*LI*) in a *Salix matsudana* stand under three different stand densities in a flood plain of Zhangye.

Methods Our study site is located at the Heihe flood plain of Xichengyi in Ganzhou district, Zhangye City, Gansu Province in the middle Heihe River, where *S. matsudana* is the dominant species. Based on stand density (10 m × 10 m), the *S. matsudana* community is divided into three types: low density (I, 25–36 Ind.·plot⁻¹), medium density (II, 37–48 Ind.·plot⁻¹), and high density (III, 49–60 Ind.·plot⁻¹). Community characteristics, soil physical and chemical properties of each type were measured. At each plot, we measured photosynthetically active radiation (*PAR*), *LI*, net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), crown depth, crown area, leaf area index (*LAI*), twig numbers, twig length, and bifurcation angle. The standardized major axis (*SMA*) estimation method was used to determine the relationships between *LI* and canopy structure.

Important findings With increasing in stand density, we found that soil moisture increased, and soil electric conductivity decreased, while twig length and crown depth increased, and *PAR*, twig numbers, bifurcation angle and crown area decreased. *LAI* and *LI*, P_n and T_r reached their maximum at the stand of medium density. There was a significant, positive correlation and negative correlation ($p < 0.01$), respectively, between the *LI*, crown depth and crown area at low density (I), whereas low significant ($p < 0.05$) at high density (III), and high significantly positive correlation ($p < 0.01$) at the medium density (II). *S. matsudana* has more horizontal branches that reduce *LI*. Canopy thickness and increased crown area at low density. More vertical distribution of branches at high density, and a more balanced spacial distribution were found at medium density.

Key words light interception; crown depth; crown area; density; *Salix matsudana*

收稿日期Received: 2016-08-04 接受日期Accepted: 2017-05-03

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: zhaocz601@163.com)

Citation: Chen J, Zhao CZ, Wang JW, Zhao LC (2017). Canopy structure and radiation interception of *Salix matsudana*: Stand density dependent relationships. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 661–669. doi: 10.17521/cjpe.2016.0257

森林冠层结构决定了光能在冠层内的传输和分布方式(Goel, 1988), 对植物利用生态空间的能力和光合收益具有重要意义。光截获(LI)和冠层形态结构能够反映植物冠层适应特定生境的基本行为和光合生理功能, 体现了植物进行资源优化配置的生态适应与生存策略(Poorter *et al.*, 2003)。LI作为冠层内部光分布特征的一个评价指标, 反映了树冠对太阳光的截取能力(Wunsche *et al.*, 1996), 是度量群体内光照状况及光捕获能力的重要参数(李世莹等, 2013); 树冠构型可以描述为垂直和水平截面上的形状, 其中冠层厚度或冠长表示树冠垂直空间大小, 表征树冠的纵向生长与邻体间的竞争效应(Thorpe *et al.*, 2010), 树冠面积是研究树冠水平伸展空间结构的指标, 反映植物在水平方向上的光资源竞争能力(Kind *et al.*, 2006)。植物可以通过调整冠层厚度和面积来适应生境变化, LI与冠层构型相互影响、相互制约的生态学机制是理解冠层内光合作用过程和光合碳固定的重要依据。

密度是自然界植物种群普遍存在的重要选择压力(Japhet *et al.*, 2009), 随着种群密度的增加, 林冠内光量减少, 邻株的物理或几何上的拥挤效应会加剧种内资源竞争, 影响到植物的光资源获取能力, 植物为获取最大光资源量, 在垂直生长与侧向扩展间物质营养投入的权衡发生偏移, 引起构型转变(Clark, 2010), 促使植物对叶面积指数(LAI)、分枝角度、分枝数和枝长度进行调整, 构建与光截获效率相适应的冠幅厚度与冠幅面积, 体现了最大化地吸取异质性分布资源的觅食行为和可塑性反应。因此, 研究不同密度下林冠LI和冠层构型的关系, 对于理解植物的光截获对策具有重要意义。

旱柳(*Salix matsudana*)是中国北方主要道路防护林及沙荒造林树种, 抗寒喜光、生长快、繁殖容易, 具有较好的防风固沙和保持水土功能, 在改善生态环境中发挥了重要作用。近年来, 国内外学者关于冠层光照与冠层构型的关系(Poorter *et al.*, 2008; 杨晓东等, 2013)、湿地环境因子对植物光合和形态的影响(Rodríguez-González *et al.*, 2010)、不同密度冠层构型的生态生理响应机制(章建红等, 2014)以及旱柳的光合效率(夏江宝等, 2013)、生长潜力(Sixto *et al.*, 2015)和生理特性(Song *et al.*, 2016)等

方面有较多研究, 解释了植物适应特定环境的光照、光合生理、形态变化与表型塑造, 但光分布和旱柳冠层构型的关联性研究不够深入, 特别是在湿地群落不同密度生境中, LI和冠层厚度、冠层面积关系对植物生理功能和异质性资源配置的响应机理尚不清晰。鉴于此, 本研究以黑河中游张掖段洪泛平原湿地的天然旱柳林为研究对象, 研究旱柳在密度梯度上LI与冠层厚度和面积的关系, 旨在揭示湿地植物密度制约下光分布规律与表型可塑性。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于甘肃省黑河流域中游张掖市甘州区西城驿的黑河滩地, 地理位置为38.98° N, 100.40° E, 海拔1 482.7 m, 属温带大陆性气候, 年平均气温7.8 °C, ≥ 0 °C积温为2 734 °C, 年降水量132.6 mm, 主要集中在6–9月, 年蒸发量1 986.5 mm, 年日照时间3 077 h (韩玲等, 2016)。土壤以砾石土、灰棕荒漠土和草甸土为主, 植被分布具有明显的水平分异特征, 以湿生植物、盐生植物与陆生乔灌木为主。主要植物有: 旱柳、宽苞水柏枝(*Myricaria bracteata*)、多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)、沙枣(*Elaeagnus angustifolia*)、苦豆子(*Sophora alopecuroides*)、芨芨草(*Achnatherum splendens*)、冰草(*Agropyron cristatum*)、芦苇(*Phragmites australis*)、节节草(*Equisetum ramosissimum*)等(韩玲等, 2016)。该区属于张掖黑河国家湿地核心区, 没有人类活动的影响, 较为真实地反映了湿地的自然属性与植物生物学特性的关系。

1.2 样地设置与调查方法

本次试验地选择在黑河河床汉沟交织处的河心滩边稍高的、有旱柳广泛分布的洪泛平原。于2015年8月上旬, 根据实地考察, 选择一块发育阶段相对一致的旱柳林湿地种群, 布置长200 m、宽50 m的水平样带1条, 整个样带划分为100个10 m × 10 m的样方, 以“株”为取样单位进行实验, 样方内胸径大于1 cm的立木个体数的变化区间为25–60株。由于研究对象为天然林, 无法人为控制密度区组, 我们按照旱柳种群密度的变异范围, 根据等距离的原则(章建红等, 2014), 以12为间隔等分, 将所有样方按低密

度(I, 25–36 Ind.·plot⁻¹)、中密度(II, 37–48 Ind.·plot⁻¹)和高密度(III, 49–60 Ind.·plot⁻¹)划分为3组, 样方数分别为26、38和36个, 选取所有样方。用手持GPS仪测量每个样方的经纬度和海拔, 对各样方内胸径≥1 cm的每木个体进行群落特征调查, 记录株高、胸径、郁闭度。

1.3 测试项目和方法

1.3.1 土壤取样与理化性质测量

(1)土壤含水量采样。土壤取样于2015年8月下旬完成, 取样时间内基本无明显降水, 土壤水盐状况相对稳定。在每个小样方随机选取3个样点挖掘1 m × 1 m × 0.5 m土壤剖面, 用环刀分5层间隔10 cm采取土样, 现场编号、称鲜质量后带回实验室在105 °C的烘箱内烘12 h, 取出称质量, 采用公式: 土壤质量含水量(%) = (湿土质量–烘干土质量)/烘干土质量, 计算出各样地0–50 cm土层土壤质量含水量(韩玲等, 2016)。

(2)土壤盐分采样。用电导法测定土壤含盐量。在室温下称取过2 mm筛的风干土样10 g, 加50 mL去CO₂蒸馏水(水土质量比为5:1), 取浸出液, 置振荡机上振荡5 min。将布氏漏斗与抽气系统相连后把悬浊的土浆缓缓倒入漏斗, 直至抽滤完毕, 滤液倒入三角瓶备用(张雅琼等, 2010)。用上海雷磁仪器厂生产的DDS-11C便携式电导仪测浸出液的电导率, 3次重复, 取平均值。

1.3.2 光合有效辐射和光截获测定

选择晴朗无云的天气用SUNSCAN冠层分析仪(Delta T, Cambridge, UK)测定每个样方的光合有效辐射(PAR)与LI。测定位置分别在旱柳的上方(距树顶50 cm)、中层(株高1/2处)和地表(距地表5 cm处), 每个样方的不同位置测定3次。倘若测定位置在树冠中层和上方, 测定时需要架设铝合金人字梯。LI按公式 $LI = (I_0 - I)/I_0$ 进行计算, 式中, I_0 为冠层顶部瞬时PAR; I 为通过一定叶层后的瞬时PAR。

1.3.3 植物光合参数测定。

选择晴朗天气的9:00–12:00, 在每个样方选取大中小各两株旱柳作为供试植株, 每株选取最外层4个方位充分伸展且健康完整的2–3个叶片, 利用GFS-3000便携式光合测量系统(Heinz Walz GmbH, Bavaria, Germany)进行每个标记叶片光合参数的测定。测量过程中使用人工红蓝光源, PAR定为1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹, CO₂浓度约为340 μmol·mol⁻¹,

相对湿度(RH)保持在40%–50%, 流速设定为750 μmol·s⁻¹, 叶室面积为8 cm², 每个叶片记录5组数据用于统计分析, 分别测定叶片的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)等参数, 测试后的叶片保存于湿润的封口袋中, 带回实验室, 用便携式激光叶面积仪(CI-202, CID, Camas, USA)测定叶面积。水分利用率(WUE) = $P_n \times T_r^{-1}$ 。

1.3.4 冠层构型测量

(1)冠层厚度和冠层面积。测定每个样方内胸径>1 cm的所有个体, 冠幅长度依个体的垂直投影面积直接用皮尺测定; 叶下高和树高用测高仪(Vertex-IV, Haglof, Dalarna, Sweden)测定。冠层厚度与冠层面积采用以下公式计算:

$$CD = H_H - H_{LH} \quad (1)$$

$$CA = X_{EW} \times Y_{SN} \quad (2)$$

式中, CD 为冠层厚度, H_H 表示树高, H_{LH} 表示叶下高; CA 表示冠层面积, X_{EW} 为树冠垂直投影在东西方向上的距离, Y_{SN} 为树冠垂直投影在南北方向上的距离(杨晓东等, 2013)。

(2)叶面积指数(LAI)。采用CI-110数字式植物冠层结构分析仪(CI-110, CID, Camas, USA)测定每个样方的冠层结构及光辐射指标。于早晚没有强烈直射光时, 将安装有鱼眼探测头的观测棒分别定点在样地中心、中线和对角线1/4处, 共9个测定点进行测量, 每块样地拍摄9幅照片(马泽清等, 2008)。通过CI-110计算机图像数字化专用软件分析后, 可得到LAI。

(3)小枝构型。对每块样地内的所有旱柳进行编号, 按编号顺序记录每株旱柳的分枝数。在每株旱柳东西南北4个方位各选择1个枝条(枝条数量≤ 4则全部选择), 对于选择的每个大枝, 定义最外层的当年生枝为第1层级枝条, 向内第2层级为支撑枝, 并标记1个无明显损失的小枝, 在现场用量角器测量标记的当年生小枝与其支撑枝之间的夹角, 然后将标记的小枝剪取并放入塑料袋, 编码后带回实验室用直尺测量小枝长度(杜晶等, 2016)。

1.4 数据分析

依据密度将100个样方划分为3个密度组(分别为I、II、III), 各组的样方数和旱柳种群特征见表1。对旱柳种群样地划分出的3个密度梯度各平均性状进行统计分析。旱柳光截获、冠层厚度和冠层面积的实验数据先进行以10为底的对数转换, 使之符合正态分布后再进行分析。数据分析主要运用标准化

表1 样地分组情况和旱柳种群的生物学特征(平均值±标准误差)

Table 1 Biological characteristics of *Salix matsudana* population (mean ± SE) at three stands of variable density

密度分组 Density fractions	密度区间 Density interval (Ind. plot ⁻¹)	样方数 Number of plots	高度 Height (cm)	胸径 Diameter at breast height (cm)	郁闭度 Crown density (%)
低密度 Low density (I)	25–36	26	398.57 ± 20.63 ^c	13.06 ± 0.61 ^a	42.84 ± 2.72 ^c
中密度 Medium density (II)	37–48	38	454.69 ± 24.05 ^b	10.72 ± 0.58 ^b	69.56 ± 3.93 ^b
高密度 High density (III)	49–60	36	521.23 ± 27.48 ^a	8.64 ± 0.39 ^c	87.09 ± 4.37 ^a

同列不同小写字母表示密度间差异显著($p < 0.01$)。

Different lowercase letters in the same column indicate significant difference among density at $p < 0.01$ level.

主轴估计(SMA)的方法(Warton *et al.*, 2006)对旱柳光截获和冠层构型间的关系进行分析,采用Excel软件和SPSS 16.0统计分析软件对数据进行相关分析和方差分析,显著性水平设为0.05,方差分析前对所有数据进行方差齐性检验和正态分布检验。

2 结果和分析

2.1 不同密度旱柳群落土壤性质与光合性状

不同密度旱柳群落土壤理化性质与光合特性的变化如表2所示。旱柳土壤电导率、*PAR*、*LI*、*P_n*、*T_r*和*WUE*在不同密度存在显著差异($p < 0.05$),随种群密度的增加,土壤电导率、*PAR*和水分利用率呈逐渐减小趋势,分别降低了69.55%、55.70%和24.36%;*LI*、*P_n*和*T_r*呈倒U形变化趋势:*LI*和*T_r*表现为II > III > I,增幅分别达到26.56%和42.05%,而*P_n*为II > I > III,增幅达到47.84%;土壤质量含水量在不同密度均出现较大值,无显著差异($p > 0.05$)。

2.2 不同密度旱柳冠层构型的变化

如图1所示,旱柳冠层构型在不同密度的变化存在显著差异($p < 0.05$)。随着密度的逐渐增加,旱柳的冠层厚度与枝长度呈逐渐增加趋势,从密度I到密度III分别增加了66.67%和44.80%;冠层面积、分枝数和分枝角度呈逐渐减小趋势,密度I到密度III分别减小24.69%、60.89%和28.33%;*LAI*呈先增大

后减小的趋势,变化趋势为II > III > I,即在密度II出现最大值,密度I出现最小值,密度II的*LAI*较密度I与密度III分别增大了132.39%和23.13%。

2.3 不同密度旱柳冠层光截获与构型的关系

2.3.1 光截获与冠层厚度的关系

如图2所示,旱柳冠层*LI*与冠层厚度在低密度I和中密度II呈极显著正相关关系($p < 0.01$,图2I、图2II),高密度III呈显著正相关关系($p < 0.05$,图2III)。通过SMA分析得出3个不同密度梯度间的斜率无显著差异($p > 0.05$),*LI*与冠层厚度回归关系具有共同斜率0.74 (95%的置信区间CI = (0.67, 0.83)),显著小于1 ($p < 0.05$),表明*LI*增加比率大于冠层厚度的增加比率。随着种群密度逐渐增加,*LI*与冠层厚度的y轴截距显著下降($p < 0.05$),表明相同的*LI*条件下,种群密度越低,冠层厚度越小。

2.3.2 光截获与冠层面积的关系

如图3所示,旱柳冠层*LI*与冠层面积在低密度I和高密度III分别呈极显著负相关($p < 0.01$,图3I)与显著负相关($p < 0.05$,图3III),中密度II则呈极显著正相关关系($p < 0.01$,图3II);随着种群密度逐渐增加,旱柳*LI*和冠层面积回归方程的SMA斜率分别为-0.55 (95%的置信区间CI = (-0.72, -0.39))、0.52 (95%的置信区间CI = (0.43, 0.62))、-0.63 (95%的置信区间CI = (-0.78, -0.45)),低密度和高密度旱柳的

表2 不同密度旱柳群落土壤性质与光合性状(平均值±标准误差)

Table 2 Soil characteristics and photosynthetic characteristics of *Salix matsudana* stand by density (mean ± SE)

	密度 Density		
	I	II	III
土壤质量含水量 Mass moisture of soil (%)	31.56 ± 1.52 ^a	34.83 ± 1.87 ^a	38.47 ± 2.01 ^a
土壤电导率 Soil electric conductivity (ms·cm ⁻¹)	7.75 ± 0.41 ^a	4.09 ± 0.21 ^b	2.36 ± 0.13 ^c
光合有效辐射 <i>PAR</i> (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	981.26 ± 50.14 ^a	740.51 ± 39.08 ^b	434.67 ± 24.34 ^c
光截获 <i>LI</i>	0.64 ± 0.03 ^c	0.81 ± 0.05 ^a	0.73 ± 0.04 ^b
净光合速率 <i>P_n</i> (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	10.27 ± 0.53 ^b	13.69 ± 0.61 ^a	9.26 ± 0.47 ^c
蒸腾速率 <i>T_r</i> (mmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	4.59 ± 0.23 ^c	6.52 ± 0.34 ^a	5.24 ± 0.27 ^b
水分利用率 <i>WUE</i> (μmol·mmol ⁻¹)	2.34 ± 0.11 ^a	2.10 ± 0.09 ^b	1.77 ± 0.08 ^c

同行不同小写字母表示密度间差异显著($p < 0.05$)。I、II、III, 同表1。

PAR, photosynthetically active radiation; *LI*, light interception; *P_n*, net photosynthetic rate; *T_r*, transpiration rate; *WUE*, water use efficiency. Different lowercase letters in the same line indicate significant differences of different density for identical module ($p < 0.05$). I, II, III, see Table 1.

图1 不同密度条件下旱柳种群冠层构型的变化(平均值±标准误差)。不同小写字母表示在密度间差异显著($p < 0.05$)。I、II、III, 同表1。
Fig. 1 Canopy structure of *Salix matsudana* by density (mean $\pm$ SE). The lowercase letters indicate significant differences among density ($p < 0.05$). I, II, III, see Table 1.

图2 不同密度旱柳光截获与冠层厚度的关系。I、II、III, 同表1。
Fig. 2 Relationship between light interception and crown depth of *Salix matsudana* by density. I, II, III, see Table 1.

SMA斜率均与-1存在极显著差异($p < 0.01$), 中密度与1存在极显著差异($p < 0.01$), 表明旱柳在低密度和高密度时, LI 越大、冠层面积越小, 不同密度生境中呈不同的权衡关系; 在中密度时, 旱柳 LI 越大、冠层面积越大, LI 增加的速度大于冠层面积增加的速度。

3 讨论

在森林群落中, 光分布与植株冠层的株高、叶

图3 不同密度旱柳冠层光截获与冠层面积的关系。I、II、III, 同表1。
Fig. 3 Relationship between light interception and crown area of *Salix matsudana* by density. I, II, III, see Table 1.

面积指数以及叶片对光的吸收等关系密切, 而这些特征会因群体密度的升高而出现差异(郭江等, 2005), 造成异质性光环境, 从而对植物冠层构型产生显著影响。本研究发现, 不同密度条件下土壤水分差异不显著($p > 0.05$), 对湿地旱柳种群没有影响; 旱柳光截获与冠层厚度和冠层面积的关系与杨晓东等(2013)对于“冠幅曝光指数与冠层厚度和冠层面

积均呈显著正相关”的研究结果部分一致(图2, 图3)。湿地环境中, 不同种群密度旱柳光截获和冠层厚度、冠层面积关系的差异性, 既是密度制约对冠层光辐射截取能力的塑造, 也是湿地植物根据自身的生存需求, 在最佳资源配置模式下选择的光环境适应机制。

3.1 低密度条件下旱柳光截获与冠层厚度和冠层面积的关系

密度差异形成各种不同的光环境, 引起植株冠层结构的动态变化, 使得植株叶片和枝条的形态(Stenberg *et al.*, 1998)和树冠形态(King, 1997)等都表现出高度的可塑性。本研究中, 低密度样地旱柳光截获与冠层厚度和面积分别呈极显著正相关和负相关, 形成小冠层厚度、大冠层面积的冠层构型(图1), 这符合段劼等(2010)提出的“林分密度较低时树冠水平表面积大、生长饱满”的观点。主要原因可能在于: (1)低密度种群的光、热和空间资源充足, 种群竞争较弱, 旱柳为了拓展生存生态位, 优先倾向于增加枝条数和分枝角度, 从而选择了减少枝长度和单位分枝上叶面积的资源投资, 促使枝条水平伸展、叶片松散排列在不同的分枝上表现为 LAI 很低(王俊峰和冯玉龙, 2004), 较小的 LAI 决定了植物冠层较少的光截获量(图1)(Depury & Farquhar, 1997); (2)邻体遮挡较少且 PAR 最大(表2), 常常遭受强光胁迫, 冠层内部枝条之间的自我荫蔽程度主要与植株冠层形态特征有关, 冠层越深、幅度越小的植株个体, 其自我荫蔽程度则越弱, 反之亦然(Osunkoya *et al.*, 2007), 为了躲避强光胁迫, 植物选择增大胸径和冠幅而降低株高与冠幅深度, 这是旱柳在强光下的自我保护构造和安全性经济权衡策略; (3)结合表1、表2和图1资料认为, 低密度生境地地表盐分积累尤为明显, 电导率最大, 盐分胁迫造成的“生理干旱”现象阻碍了植物的吸水作用(周洪华和李卫红, 2015), 使植物的生长高度和冠幅厚度都受到限制。随密度改变, 旱柳净光合速率的下降幅度小于蒸腾速率, 较高的水分利用率有利于旱柳将更多的光合产物投入到与木质部水分、养分输导有关的系统构建方面(史元春等, 2015), 横向扩展冠幅、加粗树干以维持机械支持与导管畅通, 为水分转移至树顶提供更大的接触面积和便捷的路径。因此, 旱柳在低密度时, 光和盐胁迫加剧, 促使植物趋向于矮状化, 采取减少光截获的水平空间拓展模式来应对环境

胁迫。

3.2 高密度条件下旱柳光截获与冠层厚度和冠层面积的关系

密度制约通过改变种群内每个植株可获得性资源的数量, 使邻体间发生地上的光竞争和地下的水分与矿质营养竞争(黎磊等, 2011)。本研究中, 旱柳在高密度光截获与冠幅厚度和面积分别呈显著正相关和负相关, 形成大冠层厚度、小冠层面积的冠层构型(图1), 这与段劼等(2010)关于“在高密度条件下狭长型树冠能够获得更多的光照”的研究结果一致。主要原因在于: (1)高密度种群郁闭度和拥挤程度最大(表1), 来自邻株植物的遮阴降低了冠层内部红外/远红外光比率(R/FR), 限制了可获得性光合有效辐射(表2), 旱柳作出增加枝长度、减少分枝数的遮阴躲避反应(图1), 将大量叶片聚集在树冠上部, 造成较高的 LAI , 有利于旱柳采取顶端优势策略进行光资源竞争, 截获更多光辐射, 因而光照越弱, 植株的顶端优势越强, 植株冠层多呈窄的塔形结构(Cline, 1991); (2)密植条件下林分内剩余空间相对降低, 种群内部个体间的竞争加剧, 植株通过减小分枝角度, 增大株高, 促使枝条排列趋向于增加植株相对冠层深度、减小冠幅, 这样既能减少在茎上的投资消耗(因为依赖增大冠幅提高叶面积要求较高的茎比例), 又能降低冠层内部的自我荫蔽程度(Osunkoya *et al.*, 2007); (3)该生境土壤电导率较低, 植物体内的水分含量充足, 植物降低 WUE 以较大蒸腾速率进行光合碳的积累和分配, 在枝叶大小投资预算中, 将单位物质投资偏向于叶片大小的扩展, 而牺牲支撑枝条大小扩展以适应水分充足的环境(章建红等, 2014), 在冠层构型上表现出牺牲胸径和冠幅大小而将更多的资源用于株高和冠层厚度的构建。因此, 空间受限和弱光胁迫成为高密度旱柳生长的限制因子, 为了保证有限空间下光合碳获取能力最大化, 需要增大冠层厚度和减小冠层面积, 通过垂直方向上拓展生存空间来提高光截获效率。

3.3 中密度条件下旱柳光截获与冠层厚度和冠层面积的关系

植物形态、器官间的生长比率和郁闭度都受限制因子和密度的影响(Zhang *et al.*, 2008), 在特定的环境下, 植物为了满足生存需求会形成不同的形态结构, 使植物更好地调整 and 适应异质性资源(龚容和高琼, 2015)。本研究中, 中密度样地旱柳光截获

与冠层厚度和面积均形成了极显著正相关关系,表明光截获和冠层厚度的协调性比低高密度更强,光截获和冠层面积的关系则与低高密度相反,反映了中密度旱柳冠层能够充分调控冠层构型,有效地截获光能,密度过大或过小均会造成光合效率下降,冠层结构不良(张旺锋等, 2004)。主要原因可能有: (1)中密度样地旱柳的分枝角度、枝长度和分枝数适中,使得冠层内叶分布和光分布较为分散均匀, *PAR* 在冠层中的均匀分布很重要(Kanniah *et al.*, 2012),可促进枝叶的合理配置与冠层形态的均衡发展,有利于光、热和空间资源的更合理利用和分配,使植物在竞争中占据优势,达到更大限度地占有地上部分资源和拓展空间的目的,从而维持种群稳定性; (2)中密度条件下郁闭度中等,有适度的遮阴现象,降低了强光对植株的直接辐射,有效地保证了电子传递和能量利用,增加了光截获效率,并且旱柳种群在中密度具有最高的 *LAI* 也增大了冠层截取与吸收太阳辐射的能力,能够满足冠层在水平和垂直方向同时拓展生存空间所需的光能消耗; (3)一定浓度的土壤盐分对植物的生长发育有促进作用,只有过量的盐才对植物产生危害(孙洪刚和陈益泰, 2010),旱柳是稍耐盐碱的树种,中密度样地的土壤电导率较低,植物的水分利用效率被促进,能够高效地将光合同化产物均匀分配到地上部分的各个器官,使光截获与冠层构型更加契合。因此,中密度样地适宜的光照条件和土壤盐分浓度,使其有效地进行光合作用和水分运输,旱柳选择同时拓展冠层厚度与冠层面积最大限度提高光截获能力,这对于种群的稳定与扩张都是有利的。

4 结论

旱柳在低密度趋向于构建较小的冠层厚度、较大的冠层面积来适合于较低的光截取能力,采取水平拓展的空间利用策略,以应对强光、水分胁迫和保持自身竞争优势;高密度旱柳选择构建较大冠层厚度与较小冠层面积来增大光截取能力,通过空间垂直拓展模式,达到充分利用冠层顶部的光资源以规避弱光胁迫的目的;中密度旱柳则利用其光照资源优势,采取以提高资源利用效率为主的空间均衡发展策略,最大限度地发挥植物光合生理作用,具有较高的资源获取能力和匀称的冠层轮廓。不同密度种群所选择的生存模式均体现了重要的碳-

水投资器官如何有效地调节资源分配,即光合能力和水分运输能力的匹配问题。这种结果较好地验证了植物通过冠层结构的可塑性调整响应环境变异的协同适应性机制,这也说明旱柳作为洪泛平原湿地的主要树种具有很强的环境适应性。本文仅从密度角度分析了三者间的变化特征,它们的关系可能还受到微地形因子、物种遗传特性以及林下植被生物多样性和碳汇等因素的影响,需要进一步的试验验证。

基金项目 国家自然科学基金(41461013和91125014)。

参考文献

- Clark JS (2010). Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees. *Science*, 327, 1129–1132.
- Cline MG (1991). Apical dominance. *The Botanical Review*, 57, 318–358.
- Depury DGG, Farquhar GD (1997). Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant, Cell & Environment*, 20, 537–557.
- Du J, Zhao CZ, Song QH, Shi YC, Wang JW, Chen J (2016). Plant size differences with twig and leaf traits of *Zygo-phyllum xanthoxylum* in the northern slope of Qilian Mountains, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 212–220. (in Chinese with English abstract) [杜晶, 赵成章, 宋清华, 史元春, 王继伟, 陈静 (2016). 祁连山北坡霸王枝-叶性状关系的个体大小差异. 植物生态学报, 40, 212–220.]
- Duan J, Ma LY, Jia LM, Xu CY, Jia ZK, Che WR (2010). The density effect of *Platycladus orientalis* plantation in Beijing area. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 3206–3214. (in Chinese with English abstract) [段劫, 马履一, 贾黎明, 徐程扬, 贾忠奎, 车文瑞 (2010). 北京地区侧柏人工林密度效应. 生态学报, 30, 3206–3214.]
- Goel NS (1988). Models of vegetation canopy reflectance and their use in estimation of biophysical parameters from reflectance data. *Remote Sensing Reviews*, 4, 1–221.
- Gong R, Gao Q (2015). Research progress in the effects of leaf hydraulic characteristics on plant physiological functions. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 300–308. (in Chinese with English abstract) [龚容, 高琼 (2015). 叶片结构的水力学特性对植物生理功能影响的研究进展. 植物生态学报, 39, 300–308.]
- Guo J, Xiao K, Guo XY, Zhang FL, Zhao CZ (2005). Review on maize canopy structure, light distributing and canopy photosynthesis. *Journal of Maize Science*, 13(2), 55–59. (in Chinese with English abstract) [郭江, 肖凯, 郭新宇, 张凤路, 赵春江 (2005). 玉米冠层结构、光分布和光合作用研究综述. 玉米科学, 13(2), 55–59.]

doi: 10.17521/cjpe.2016.0257

- Han L, Zhao CZ, Xu T, Feng W, Duan BB, Zheng HL. Trade-off between leaf size and vein density of *Achnatherum splendens* in Zhangye wetland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 788–797. (in Chinese with English abstract) [韩玲, 赵成章, 徐婷, 冯威, 段贝贝, 郑慧玲 (2016). 张掖湿地芨芨草叶大小和叶脉密度的权衡关系. 植物生态学报, 40, 788–797.]
- Japhet W, Zhou DW, Zhang HX, Zhang HX, Yu T (2009). Evidence of phenotypic plasticity in the response of *Fagopyrum esculentum* to population density and sowing date. *Journal of Plant Biology*, 52, 303–311.
- Kanniah KD, Beringer J, North P, Hutley L (2012). Control of atmospheric particles on diffuse radiation and terrestrial plant productivity: A review. *Progress in Physical Geography*, 36, 209–237.
- Kind DA, Davies SJ, Noor NSM (2006). Growth and mortality are related to adult tree size in a Malaysian mixed dipterocarp forest. *Forest Ecology and Management*, 223, 152–158.
- King DA (1997). Branch growth and biomass allocation in *Abies amabilis* saplings in contrasting light environments. *Tree Physiology*, 17, 251–258.
- Li L, Zhou DW, Sheng LX (2011). Density dependence-determined plant biomass allocation pattern. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 1579–1589. (in Chinese with English abstract) [黎磊, 周道玮, 盛连喜 (2011). 密度制约决定的植物生物量分配格局. 生态学杂志, 30, 1579–1589.]
- Li SY, Feng W, Wang YH, Wang CY, Guo TC (2013). Effects of spacing interval of wide bed planting on canopy characteristics and yield in winter wheat. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 758–767. (in Chinese with English abstract) [李世莹, 冯伟, 王永华, 王晨阳, 郭天财 (2013). 宽幅播种带间距对冬小麦冠层特征及产量的影响. 植物生态学报, 37, 758–767.]
- Ma ZQ, Liu QJ, Zeng HQ, Li XR, Chen YR, Zhang SH, Yang FD, Wang HQ (2008). Estimation of leaf area index of planted forests in subtropical China by photogrammetry. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 1971–1980. (in Chinese with English abstract) [马泽清, 刘琪憬, 曾慧卿, 李轩然, 陈永瑞, 林耀明, 张时煌, 杨风亭, 汪宏清 (2008). 南方人工林叶面积指数的摄影测量. 生态学报, 28, 1971–1980.]
- Osunkoya OO, Omar-Ali K, Amit N, Dayan J, Daud DS, Sheng TK (2007). Comparative height crown allometry and mechanical design in 22 tree species of Kuala Belalong rainforest, Brunei, Borneo. *American Journal of Botany*, 94, 1951–1962.
- Poorter L, Bongers F, Sterck FJ, Woll H (2003). Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology*, 84, 602–608.
- Poorter L, Wright SJ, Paz H, Ackerly DD, Condit R, Ibarra-Manríquez G, Harms KE, Licona JC, Martínez-Ramos M, Mazer SJ, Muller-Landau HC, Peña-Claros M, Webb CO, Wright IJ (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89, 1908–1920.
- Rodríguez-González PM, Stella JC, Campelo F, Ferreira MT Albuquerque A (2010). Subsidy or stress? Tree structure and growth in wetland forests along a hydrological gradient in Southern Europe. *Forest Ecology & Management*, 259, 2015–2025.
- Shi YC, Zhao CZ, Song QH, Du J, Wang JW (2015). Allometric relationship between height and crown width or diameter of *Platycladus orientalis* on different slope aspects of Lanzhou northern mountains. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 1879–1885. (in Chinese with English abstract) [史元春, 赵成章, 宋清华, 杜晶, 王继伟 (2015). 兰州北山侧柏株高与冠幅、胸径异速生长关系的坡向差异性. 生态学杂志, 34, 1879–1885.]
- Sixto H, Cañellas I, Arendonka JV, Ciria P, Camps F, Sánchez M, Sánchez-González M (2015). Growth potential of different species and genotypes for biomass production in short rotation in Mediterranean environments. *Forest Ecology and Management*, 354, 291–299.
- Song X, Fang J, Han X, He X, Liu M, Hu J, Zhuo R (2016). Overexpression of quinone reductase from *Salix matsudana* Koidz enhances salt tolerance in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *Gene*, 576, 520–527.
- Stenberg P, Smolander H, Sprugel D, Smolander S (1998). Shoot structure, light interception, and distribution of nitrogen in an *Abies amabilis* canopy. *Tree Physiology*, 18, 759–767.
- Sun HG, Chen YT (2010). Root growth patterns of four coastal shelter forest tree species in response to salt stress. *Chinese Journal of Ecology*, 29, 2365–2372. (in Chinese with English abstract) [孙洪刚, 陈益泰 (2010). 沿海防护林四个树种根系分布对盐胁迫的响应. 生态学杂志, 29, 2365–2372.]
- Thorpe HC, Astrup R, Trowbridge A, Coates KD (2010). Competition and tree crowns: A neighborhood analysis of three boreal tree species. *Forest Ecology and Management*, 259, 1586–1596.
- Wang JF, Feng YL (2004). The effect of light intensity on biomass allocation, leaf morphology and relative growth rate of two invasive plants. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 781–786. (in Chinese with English abstract) [王俊峰, 冯玉龙 (2004). 光强对两种入侵植物生物量分配、叶片形态和相对生长速率的影响. 植物生态学报, 28, 781–786.]
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81, 259–291.
- Wunsche JN, Lakso AN, Robinson TL, Lenz F, Denning SS

- (1996). The bases of productivity in apple production systems: The role of light interception by different shoot types. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 121, 886–893.
- Xia JB, Zhang SY, Zhao ZG, Zhao YY, Gao Y, Gu GY, Sun JK (2013). Critical effect of photosynthetic efficiency in *Salix matsudana* to soil moisture and its threshold grade in shell ridge island. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 851–860. (in Chinese with English abstract) [夏江宝, 张淑勇, 赵自国, 赵艳云, 高源, 谷广义, 孙景宽 (2013). 贝壳堤岛旱柳光合效率的土壤水分临界效应及其阈值分级. *植物生态学报*, 37, 851–860.]
- Yang XD, Yan ER, Zhang ZH, Sun BW, Huang HX, ARSHAD A, Ma WJ, Shi QR (2013). Tree architecture of overlapping species among successional stages in evergreen broad-leaved forests in Tiantong region, Zhejiang Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 611–619. (in Chinese with English abstract) [杨晓东, 阎恩荣, 张志浩, 孙宝伟, 黄海侠, ARSHAD A, 马文济, 史青茹 (2013). 浙江天童常绿阔叶林演替阶段共有种的树木构型. *植物生态学报*, 37, 611–619.]
- Zhang H, Li JN, Wang GX, Dai XF, Qiu MQ, Zheng KF. (2008). Plants interactions between *Suaeda salsa* individuals are mediated by salinity stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 30, 99–104.
- Zhang JH, Shi QR, Xu MS, Zhao YT, Zhong Q, Zhang FJ, Yan ER (2014). Testing of Corner's rules across woody plants in Tiantong region, Zhejiang Province: Effects of individual density. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 655–664. (in Chinese with English abstract) [章建红, 史青茹, 许洺山, 赵延涛, 仲强, 张富杰, 阎恩荣 (2014). 浙江天童木本植物Corner法则的检验: 个体密度的影响. *植物生态学报*, 38, 655–664.]
- Zhang WF, Wang ZL, Yu SL, Li SK, Fang J, Tong WS (2004). Effects of planting density on canopy photosynthesis, canopy structures and yield formation of high-yield cotton in Xinjiang, China. *Acta Phytoecologica Sinica*, 28, 164–171. (in Chinese with English abstract) [张旺锋, 王振林, 余松烈, 李少昆, 房建, 童文崧 (2004). 种植密度对新疆高产棉花群体光合作用、冠层结构及产量形成的影响. *植物生态学报*, 28, 164–171.]
- Zhang YQ, Liang CZ, Wang W, Wang LX, Peng JT, Yan JC, Jia JC (2010). Soil salinity and *Achnatherum splendens* distribution. *Chinese Journal of Ecology*, 29, 2438–2443. (in English with Chinese abstract) [张雅琼, 梁存柱, 王伟, 王立新, 彭江涛, 闫建成, 贾成朕 (2010). 芨芨草群落土壤盐分特征. *生态学杂志*, 29, 2438–2443.]
- Zhou HH, Li WH (2015). Responses and adaptation of xylem hydraulic conductivity to salt stress in *Populus euphratica*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 81–91 (in English with Chinese abstract) [周洪华, 李卫红 (2015). 胡杨木质部水分传导对盐胁迫的响应与适应. *植物生态学报*, 39, 81–91.]

责任编辑: 孙书存 责任编辑: 李 敏

扫码向作者提问