

鼎湖山针阔叶混交林的林冠结构与冠层辐射^①

任海 彭少麟 刘鸿先

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要 在测定鼎湖山针阔叶混交林的林冠结构与冠层辐射的基础上发现:该群落的叶面积指数为 11.28,其中乔木层的为 9.30,灌木层为 0.89,草本及苗木层为 1.09,冠层内光强的衰减函数为: $I=I_0 e^{-0.1821 LAI}$;群落乔木层、灌木层和草本层的叶倾角分别在 40°~89°、35°~45°和 5°~35°具有最大分布频率,且各层叶方位角为随机分布,其叶角度分布模型符合锥面分布;该群落的叶片平均面积从上到下有逐渐变大的格局;该群落林冠上层呈多孔体,中层郁闭,对太阳辐射有较强的吸收能力。

关键词 针阔叶混交林,林冠结构,冠层辐射,鼎湖山。

森林生态系统冠层结构是形成不同冠层辐射和小气候的基础,而冠层辐射又在一定程度上改变和调节着林冠结构。鉴于冠层结构与辐射及其相互作用对森林生产力的形成具有重要作用,从本世纪初就有人开始研究辐射在植物冠层中的分布,50年代后又有人将数学分析的方法引入,从而使冠层结构研究成为生态学研究的新兴领域之一^[1~6]。作为鼎湖山针阔叶混交林生物生产力研究的深入,本文探讨鼎湖山针阔叶混交林的冠层结构与冠层辐射规律。

1 群落概况

鼎湖山位于广东省中部,约 23°10' 30"N,112°32' 39"E,属亚热带湿润季风型气候,年平均气温 21℃,平均年降雨量 1900mm,年蒸发量 1700mm,年均相对湿度 80%,土壤为发育于砂岩母质上的赤红壤,土层薄。本文研究的针阔叶混交林—马尾松、锥栗、荷木群落是人工或自然的马尾松林由于阔叶树的自然入侵而形成的,林龄约 40 年,处于向顶极群落演替的阶段。该群落内物种比较丰富,垂直结构可分为如下 4 层:乔木上层,主要有马尾松(*Pinus massoniana*)、锥栗(*Castanopsis chinensis*)和荷木(*Schima superba*)等,高度为 8~16m,冠层连续;乔木下层,主要有红皮紫陵(*Craibiodendron kwangtungense*)、黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)和藜蒗(*Castanopsis fissa*)等,高度为 4~8m,冠层连续;灌木层,主要有豺皮樟(*Litsea rotundifolia*)、九节(*Psychotria rubra*)和罗伞树(*Ardisia quinqueгона*)等;草本及苗木层,主要有黑莎草及一些乔木幼苗。永久样地设在二宝峰山腰,坡向 S10°W,坡度 30°,海拔 300m。

2 研究方法

2.1 冠层辐射的测定

冠层顶部的太阳总辐射以林外开阔地的测定数据计,另固定上层乔木马尾松、下层乔木藜

^① 国家自然科学基金和华南生物中心资助项目。本工作先后得到华南植物所和华南植物所鼎湖山自然保护区多位同志的帮助,特此致谢!

蒴两株样树,在其粗枝上布置辐射探头,而灌木层和草本层则为可水平移动的探头,将各探头接美国产 LI-188B Integrating Quantum Radiometer Photometer 进行测定。根据测得的辐射通量的日进程(6:00、8:00、10:00、12:00、14:00、16:00、18:00时)并分晴、阴雨天重复测定的日平均值计算全年各层辐射强度^[7,8]。

2.2 叶面积指数的测定

采取分层收获法。在群落调查的基础上选取各层的标准木进行收获,将其全部叶片分层摘下后迅速称重,用十字分割法从中取出 500~1000g 叶,准确称重并用 LI-3000 面积仪测定叶面积,算出每克鲜重叶片有多少平方厘米的叶面积,再用此数乘以各层叶片的总重量,算得各层叶面积值,再除以该样树所占土地面积即为叶面积指数(LAI)^[3,8]

2.3 叶倾角的测量

采用实测法和 Warren-Wilson 公式计算。挺直的叶片用自制的圆规和量角器组合仪直接测量,对于叶片与中脉成一定角度、叶顶端下垂的叶片,采用从叶尖到基部把每一张叶片分成几个倾角组来测量取其平均值。Warren-Wilson 认为平均叶片角为:

$$\alpha = \arctg \pi f_{13} / 2f_{52}$$

式中 f_{13} 和 f_{52} 分别是倾角为 13° 和 52° 的点样方测得的叶片接触频率^[9]。

2.4 叶方位角的测量

一般在冠层底部用鱼眼照相机来测定,现在国外已有人用电子仪和激光技术来测量。本文直接使用指南针测定。这里叶片的空间取向不是叶片本身的取向,而是用叶片上表面和法线取向来描述的^[10]。

2.5 枝角及枝的排列方向的测量

类似叶倾角和叶方位的测定。

2.6 枝下高及叶片大小

枝下高用皮尺测量,叶片大小用叶面积仪测量。

3 结果与讨论

林冠是由森林上方郁闭的树叶、枝条和层内空气组成的,而林冠结构包括林分的冠形结构和林冠的几何结构,主要是指叶面积指数、叶倾角、叶方位角、枝角及枝排列方位等指标在林冠内随高度的垂直分布^[1,2]。上述各指标测定结果分析如下。

表 1 针阔叶混交林冠层结构与冠层辐射

Table 1 Canopy structure and canopy radiation for mixed forest

层次	叶面积指数	冠层辐射量	透射率	叶角	枝角	枝下高	叶片大小
乔木上层	6.73	2268.5	47.8%	50~89	60~85	4	小、中
乔木下层	2.57	1124.8	23.7%	40~80	30~75	2	中
灌木层	0.89	550.5	11.6%	35~45	30~65	0.5	中、大
草本层	1.09	275.3	5.8%	5~35	5~30	—	大

注:冠层辐射单位为 $\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; 叶倾角为最大分布频率段,单位为°; 枝下高单位 m。

3.1 叶面积指数与冠层辐射

叶面积指数(LAI)是指单位土地面积上叶片的总面积。在水平方向上,LAI 的分布大体上是均一的。在垂直方向上的 LAI 则不然。如表 1 所示,鼎湖山针阔叶混交林的总 LAI 为

11.28, 其中乔木上层的 LAI 为 6.73, 乔木下层的 LAI 为 2.57, 灌木层为 0.89, 草本及苗木层为 1.09。可见本群落乔木层因叶子多层重叠而 LAI 较大。另通过测定冠层厚度及辐射强度可知, 乔木层厚约 8m, 其截获了总入射光强的 71.5%, 而灌木层和草本层的较少。

根据 Monsi 等的测定, 在植物冠层中间, 光强的衰减近于指数函数, 这可用 Lambert-Beer 消光定律来描述: $I = I_0 e^{-K LAI}$

式中 I_0 为林冠入射的辐射通量, I 为距离林冠之下各层入射的辐射通量, K 为群落或各层植物的消光系数(消光系数依赖于叶倾角、太阳高度角、LAI 和直立叶丛的分布), 依上式算得的群落消光系数为 0.1821, 可见本群落具有高的 LAI 和低的消光系数, 佐伯敏郎(1975)和 Kira (1969)认为这是森林群落常有的特征^[1,8,10]。消光系数低说明群落乔木层植物叶片多趋于直立方向, 与水平交角较大。事实上, 由于群落优势种马尾松的针叶成螺旋状排列于枝上, 除顶部枝叶束外, 其它叶束均近似与枝垂直, 叶与叶束基部至叶梢散成圆锥状, 这种结构使单株的树冠最后形成了均匀的结构。乔木层的锥栗、荷木和藜莢等阔叶树的叶片则形成“叶簇”(叶片群集在枝条周围), 两者相结合形成了乔木层叶片的分层结构, 而这种结构有助于使较低的叶层的光分布均匀, 从而形成了近于指数衰减的辐射分布格局。

3.2 叶倾角

叶倾角是叶轴和水平面之间的夹角, 一个冠层内叶倾角的分布模式可用角度从 0°(水平叶)到 90°(垂直叶)的分段频率来表示。从表 1 可见林冠的 2 个乔木层的叶倾角在 40°~89°处具有最大分布频率, 灌木层在 35°~45°处具有最大分布频率, 而下层的草本苗木层则在 5°~35°处具有最大分布频率。由于这种从上到下的叶倾角的减小, 使得上层叶片以倾斜的姿势对着太阳光, 既可避免强光的灼伤, 又可漏光给下层, 而下层的叶片为了截获林内更多的光能, 则多以近于水平的姿势接受太阳能, 这样其光能利用率才能更大些。

从 LAI 的垂直分布和叶倾角可见, 上层乔木的 LAI 大, 叶片倾角也较大(叶片与入射光方向平行), 这种高的 LAI 与叶的直立性相关的特性具有使叶层内光照均匀一致的好处, 而下层 LAI 小, 水平叶片相对地可接受更多的光。此外, 叶片的分布和聚集特性是影响透光和叶层光合作用效率的另一因素, 减少叶片的重叠会增加透入叶层的光量, 可见, 叶片着生角度影响森林冠层的透光性, 从而影响叶片的生产力, 直立叶型冠层利用有效光的效率较高, 这与 Boy-sen 等的理论推算是相吻合的^[8,10]。

3.3 枝下高与枝角

本群落上层乔木的平均枝下高约 4m, 乔木下层的约 2m, 而且上层乔木中上部的枝角近直立型, 乔木下层的枝角近直立平面型, 且叶多簇状着生于枝端, 而中下层的灌木和草本苗木层的枝下高较低, 大部分枝角近平面型。造成这种情况的原因可能是上层阳生性和中生性树的的上部冠层截获了较多的直射光, 造成下部的叶片一天中大部分时间低于光补偿点而无法进行光合作用, 于是这些叶片就开始衰老、脱落, 只剩下枝端的叶片, 当树木的低位枝条上的叶片全部脱去之后, 枝条本身也随死亡, 造成自然整枝。这样, 当新的叶片在冠层上部形成时, 底部叶片和枝条死亡可以避免超过最适 LAI 及伴随而来的过度自我遮荫。而中下层中生性和阴性树种因遗传因素和较弱的光环境, 其最终也形成了平面型枝角和水平叶层占大多数的格局^[2]。可见, 光环境是影响冠层结构的重要因素。

3.4 叶和枝的方位

把叶和枝取向分成东西南北四个方向, 统计发现, 叶和枝在各方向上出现的频率基本上相

等,这说明它们在各方向的取向机会均等。此外,由于群落冠层叶片有一定的倾角、部分聚集成簇、叶方位角为随机分布,因而叶角度分布的模型为锥面分布,其分布函数式与 Goel 等(1984)的一致^[1]。

3.5 叶片大小

据统计,本群落的乔木层的叶子以中型叶为主(共 20 种,占乔木层树种总数的 70%以上),其次是小型叶。此外,乔木层叶几乎全为革质,而乔木层与灌木层之间和灌木层,特别是下层草本,大型叶种类较多,且叶多为革质。这种叶片从群落上层至下层变大的趋势对维持叶片的能量平衡和森林内的湿度梯度有重要意义^[11]。该群落的乔木在群落中占有较大数量的个体和具有较高的叶片光合速率,它构成了群落的大部分生物量。林下植物叶片较大,可以增大光的吸收面积,使得下层的植物能更有效地利用林下有限的光能,有利于干物质的积累。

3.6 冠层郁闭性与辐射

该群落以林冠为作用面接受太阳辐射,乔木上层的马尾松未连接成层,而乔木上层的部分树木和乔木下层的所有树木形成一个郁闭的冠层,灌木层与草本层未郁闭,这种上表面呈多孔体的结构既可吸收来自太阳的辐射,又可吸收来自下层的乔木和灌木的反射,因而太阳辐射的吸收能力强,反射少,有利于提高生产力。此外,由于其郁闭层刚好处于林冠的 1/2 冠层和 2/3 冠层之间,正是林冠的最强作用面,因而能量利用率也就更大。

参 考 文 献

- 1 戴挺. 冠层结构测量的理论和新方法. 当代生态学博论(刘建国主编). 北京: 中国科学技术出版社, 1991
- 2 J. 库姆斯等(邱国雄等译). 生物生产力和光合作用测定技术. 北京: 科学出版社, 1986
- 3 崔启武等. 林冠结构和光的分布—光的透射和反射理论. 地理学报, 1981, 36(2): 196~208
- 4 朱劲伟等. 林冠的结构和光的分布—光的吸收理论的探讨. 林业科学, 1982, 18(3): 258~265
- 5 Duncan, W. G. Leaf angle, leaf area, and canopy photosynthesis. Crop Science, 1971, (11): 482~485
- 6 Miller, P. C. Bioclimate, leaf temperatures, and primary production in red mangrove canopies in South Florida. Ecology, 1972, 53(1): 22~45
- 7 张祝平. 鼎湖山森林群落的光能利用效率. 植物生态学与地植物学学报, 1990, 14(2): 139~150
- 8 任海等. 鼎湖山季风常绿阔叶林林冠结构与冠层辐射研究. 生态学报, 1995, 16(2): 174~179
- 9 Warren-Wilson, J. Estimation of foliage denseness and foliage angle by inclined point quadrats, Aust. J. Bot, 1963, 11: 95~105
- 10 王天铎主编. 光合作用与作物生产译丛(4). 北京: 农业出版社, 1982
- 11 孙谷畴等. 荷木—厚壳桂群落的生理生态特性. 热带亚热带森林生态系统研究, 1989, (5): 45~54

Canopy Structure and Canopy Radiation of Coniferous and Broad-Leaved Mixed Forest in Dinghushan Biosphere Reserve

Ren Hai Peng Shaolin Liu Hongxian

(South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650)

ABSTRACT The canopy structure and canopy radiation of a coniferous and broad-leaved mixed forest were

studied in Dinghushan, Guangdong, China. The leaf area index of the community was 11.28. The light extinction equation was $I = I_0 e^{-0.1821 \cdot LAI}$. The main distribution range of leaf angles is $40^\circ \sim 89^\circ$ in the tree layer, $35^\circ \sim 45^\circ$ in the shrub layer, and $5^\circ \sim 35^\circ$ in the herb layer. The leaf angle distribution abided by cone model. The leaf size increased from top to bottom of the community. All above structures of the community are beneficial to the absorption of radiation.

Key words Coniferous and broad-leaved mixed forest, Canopy structure, Canopy radiation, Dinghushan.