

# 鼎湖山季风常绿阔叶林林冠 结构与冠层辐射研究\*

任海 彭少麟 张祝平 张文其

(中国科学院华南植物研究所, 广州, 510650)

**摘要** 本文研究了鼎湖山自然保护区的亚热带季风常绿阔叶林的林冠结构与冠层辐射, 结果表明: 1. 该群落的叶面积指数为 17, 叶面积指数在水平方向的分布是均一的, 但在垂直方向上则是非均匀的, 整个群落对光能的截获率为 96.3%, 其中最上层乔木截获了总入射光强的 78.28%, 下层乔木及灌草层只截获 17.83%, 但冠层辐射仍遵循消光定律。2. 群落的叶倾角影响冠层辐射, 该群落冠层上部的叶倾角在 45°—70°处具有最大分布频率, 而中下层则在 5°—35°有最大分布频率。高的叶面积指数与叶的直立性相关。3. 该群落上层乔木枝下高较高, 且中上部枝条与树干夹角较小, 枝的着叶数较多且枝的着叶长度较长; 而下层乔木和灌木枝下高较低, 大部分枝条与树干夹角较大, 且叶多着生于枝端。这种冠层格局由冠层辐射引起。4. 该群落植物叶和枝条的取向在各方向上机会均等。5. 群落的叶片从上到下变大, 这种格局对森林的能量分配和水平平衡有重要意义。6. 该季风常绿阔叶林以林冠为活动面, 林冠上层呈多孔体, 中下层郁闭, 对太阳辐射有较强的吸收能力, 因而反射率较低, 年均仅 3.15%。7. 植物个体结构与群体结构不同, 当一个有良好结构的个体处于密度较大的群体中, 将会因适应环境而改变个体生产结构。

**关键词:** 季风常绿阔叶林, 林冠结构, 叶面积指数, 冠层辐射, 鼎湖山。

## STUDY ON CANOPY STRUCTURE AND CANOPY RADIATION OF MONSOON EVERGREEN BROAD LEAF FOREST IN DINGHUSHAN BIOSPHERE RESERVE, GUANGDONG

Ren Hai Peng Shaolin Zhang Zhuping Zhang Wenqi

(South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou, China, 510650)

**Abstract** The canopy structure and canopy radiation of a monsoon evergreen broad leaf forest is described at 7 aspects in Dinghushan biosphere reserve. The results show:

1. The leaf area index of the community is 17. The vertical distribution of leaf area index and canopy radiation decreases from top to bottom, and the radiation through the forest canopy follows extinction law. 2. The main distribution range of leaf angles is 45°—70° in the upper layer of the canopy, 5°—35° in lower layer. So higher leaf area index is relative to standing position of leaf. 3. Canopy radiation influences branch angle, brance height and the leaf

\* 中国科学院重点之重项目和国家重大、重点基金资助项目。

收稿日期: 1994 06 23, 修改稿收到日期: 1994 11 11。

distribution pattern of branch. 4. Orientation of leaf and branch is random. 5. The leaf size from top to bottom of community increases. This pattern benefits the forest productivity. 6. The top layer canopy is not continuous, but canopy in the centre is continuous. This structure is helpful to absorption of radiation, so the reflectivity is low with 3.15% annually. 7. The individual structure is different from community structure. Radiation environment can change the individual structure, further influencing community productivity.

**Key words:** monsoon evergreen broad leaf forest, canopy structure, leaf area index, canopy radiation, dinghushan.

林冠是由森林上方郁闭的树叶、枝条和层内空气组成的, 而林冠结构是指叶面积指数、叶倾角、叶方位角、枝角及枝排列方位等在林冠内随高度的垂直分布。林冠内的树叶的数量、树叶和枝条的排列方式较大程度地影响了光在冠层的透射、反射和吸收<sup>[1-6]</sup>。

世界上不同的植被类型之间在结构上有极大的差异, 每一个植物群落都有自己的特有光合表面分布以截获太阳辐射的空间模式<sup>[3,7]</sup>。因此, 如果利用测定的光合作用数据来估计一个生长着的冠层的生产力, 只有更好地了解植物解剖和形态结构, 并把密度及冠层的结构放在一起考虑, 再用叶片净光合数据计算生产力时才能得到可比的结果。作为鼎湖山季风常绿阔叶林生物生产力研究的深入, 本文探讨鼎湖山季风常绿阔叶林的冠层结构与冠层辐射规律。

## 1 群落概况

鼎湖山自然保护区位于广东省中部, 居 23°09' 21"—23°11' 30"N, 112°30' 39"—112°33' 41"E。本区属亚热带湿润季风型气候, 年平均气温 21℃, 平均年降雨量 1927 mm, 年蒸发量 1695 mm, 年平均相对湿度 80%, 土壤为发育于砂岩母质上的赤红壤, 土层薄。季风常绿阔叶林——锥栗、荷木、厚壳桂群落已有 400 a 林龄, 已接近地带性顶极群落, 是南亚热带森林的典型代表类型。在面积为 125 hm<sup>2</sup> 的群落内, 物种丰富, 结构复杂, 成层现象较明显, 乔木已分化出 3 个亚层。乔木第 I 层植物主要有锥栗(*Castanopsis chinensis*)、黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)、荷木(*Schima superba*)和华润楠(*Machilus chinensis*)等, 高度为 16—27 m, 冠层不连续; II 层植物有厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)、黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)、翅子树(*Pterospermum lanceaefolium*)等, 高度为 8—15 m, 冠层连续; III 层植物有云南银柴(*Aporosa yunnanensis*)、鼎湖钓樟(*Lindera chinensis*)、水石梓(*Sarcosperma laurinum*)等, 高度为 3—7 m, 冠层也不连续。灌木为第 IV 层, 有柏拉木(*Blastus cochinchinensis*)、罗伞树(*Ardisia quinquegona*)等, 密度较大, 但多为乔木幼树, 真正灌木种类不多。草本及苗木为第 V 层, 有双盖蕨(*Diplazium donianum*)、黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)、山姜(*Alpinia chinensis*)等。此外层间植物有附生植物石蒲藤(*Pothos chinensis*)等, 木质藤本植物有杖枝省藤(*Calamus rhabdocladus*)等<sup>[8-11]</sup>。观测点设在气象观测塔附近, 坡向 N34° E, 坡度 35°, 海拔 320 m。

## 2 研究方法

**2.1 冠层辐射的测定** 采取水平拉线移动法。冠层顶部入射辐射在铁塔的固定臂上测定, 而冠层内各层辐射的测定, 则在样地内的铁塔和样地外大树之间分层各拉一条 30 m 长的铁线, 将总日射表(LI-200 SB Pyranometer)和量子传感器(LI-190SB Quantum Sensor)用细

线吊于铁线下并水平拉动,用积分量子辐射仪(LI-188 B Integrating Quantum Radiometer Photometer)测定,取其积分,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)并分晴、阴、雨天重复测定的日平均值计算全年太阳辐射强度<sup>[1,10,11]</sup>。

**2.2 叶面积指数的测定** 采取收获法。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—1000 g 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面积指数(LAI)<sup>[1,10]</sup>。

**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: $\alpha = \arctg \pi f_{13}/2 f_{52}$ , 这里  $f_{13}$  和  $f_{52}$  分别是样方倾角为 13° 和 52° 的点样方测得的叶片接触频率<sup>[1,5]</sup>。

**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<sup>[3,4]</sup>。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。

**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,叶片大小用面积仪测量。

### 3 结果与讨论

**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的叶片投影面积。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(见图 1), 鼎湖山季风常绿阔叶林最上层乔木的 LAI 为 6.37, 第 2 层乔木为 3.04, 第 3 层乔木为 2.67, 灌木层为 2.22, 草本及苗木层为 2.70。可见上层乔木因叶子重叠严重而导致 LAI 较大,通过测定冠层厚度及辐射强度可知,最上层乔木冠层厚约 10 m, 其截获了总入射光强的 78.28%, 第 2 层乔木吸收总入射的 11.16%, 第 3 层乔木为 3.76%, 灌木层为 1.66%, 草本苗木层为 1.25%。可见, LAI 从上到下递减,其光能吸收截获率也递减,其递减幅度在灌木层以下特别显著。

根据 Monsi(1953)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:

$$I = I_c \cdot e^{-K \cdot LAI}$$

式中:  $I_c$  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 0.2913,可见本群落具有高的 LAI 和低的消光系数。消光系数低说明群落乔木层植物叶片多趋于直立方向,与水平面交角较大。佐伯敏郎(1975)认为这是森林群落常有的特征, Kira(1969)用“叶簇模型”解释了这一现象: 树叶不是均匀分布的,而是群集在枝条周围,这些单位形成了叶簇,单株的树冠最后形成了整个群落的分层结构,而这种结构有助于较低的叶层的光分布均匀<sup>[1,3]</sup>。

表 1 季风常绿阔叶林冠层结构与冠层辐射

Table 1 Canopy structure and canopy radiation for monsoon evergreen broad leaf forest

层 次 Layer	叶面积指数 Leaf area index	冠层辐射量 Light flux density (kJ/m <sup>2</sup> · a)	吸收率 Absor- bancy (%)	叶倾角 Leaf angle (°)	叶和枝取向 Orientation of leaf and branch	枝与干夹角 Branch angle	枝下高 Branch height (m)	叶片大小 Size of leaf
乔木层 I	6.37	4331910	78.28	45—70	各向机会均等 <sup>①</sup>	小 <sup>②</sup>	17	中、小型
乔木层 II	3.04	940895	11.16	45—85	各向机会均等	中等大小 <sup>③</sup>	9	中、小型
乔木层 III	2.67	457548	3.76	42—52	各向机会均等	中等大小	2	中、小型
灌木层 IV	2.22	294495	1.66	35—45	各向机会均等	大 <sup>④</sup>	0.5	中、大型
草本层 V	2.70	222615	1.25	5—35	各向机会均等	大	—	大型

① Orientation of leaf and branch is random. ② small. ③ medium. ④ large

**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由 0°(水平叶)到 90°(垂直叶)的分段频率来表示。从表 1 可见冠层的 3 个乔木层和灌木层的叶倾角在 35°—70°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变化, 使得所有叶片都有一定的着生角度, 并且适当地分布在空间, 这样, 随太阳高度角的变化, 分布在空间的叶片不都能总是直接晒到日光, 而且这种群体叶倾角使叶起到了折射和散射的作用, 从而影响了冠层截获光的总量。

同时看 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 Boyesen 等的理论推算是相吻合的<sup>[1,3]</sup>。

**3.3 枝下高与枝角** 本群落第 1 层乔木的平均枝下高约 17 m, 第 2 层的约 9 m, 第 3 层约 2 m, 而且最上层乔木中上部的枝条与树干间夹角小, 第 2、3 层乔木的枝角介于最上层乔木枝角和下层的灌草层枝角之间, 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, 大部分枝条与树干的夹角较大, 有的甚至呈直角。造成这种情况的原因可能是上层中生和阳生性树种的上部冠层截获了较多的阳光, 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, 枝条本身也随之死亡, 造成自然整枝。这样, 当新的叶片在冠层上部形成时, 底部的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。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** 在实验中, 把叶和枝取向分成东西南北 4 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。同时还发现叶片多聚集成簇而且方位随机, 这一现象可能与光线的入射有较大的相关性, 也与前面所讨论的叶簇模型相一致。

Ross(1965)等从无叶片的季节里森林底部地面上的光通量密度估算了树枝和树干所截获的光,并发现枝干对消光系数有影响,Federer(1971)曾把一个无叶的阔叶树林描绘成一个均匀吸光的树冠空间加上一随机排列的垂直圆柱体构成的茎干空间<sup>[3]</sup>。因此,就消光而言,叶分布与茎分布是互不相关的,所以其总的消光系数是这两种独立消光的乘积,两个小于1的数相乘,其积必然更小,这也许是前面所讨论的消光系数较小的原因之一。

**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(共有36种,占乔木层树种总数的85.71%),其次是小型叶,而且乔木层叶几乎全为革质,而中下层,特别是下层,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<sup>[3,12]</sup>。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<sup>[11]</sup>。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。因此,在群落冠层结构研究中,还应包括具有生态学意义的群落叶片大小及垂直分布这一指标。

**3.6 冠层连续性与反射** 鼎湖山季风常绿阔叶林多以林冠为作用面接受太阳辐射。从铁塔向下和从林地向上看,林冠最上层的乔木和下层的灌木冠层基本上未连接起来,而中层的则连接并郁闭起来,这种上表面呈多孔体的结构对太阳辐射有较强的吸收能力,这是因为最上层的乔木既可吸收来自太阳的辐射,又可吸收来自中层乔木的反射。因此其反射率年平均仅为3.15%,这也说明了本群落的生产力高的原因。

**3.7 个体结构与群体结构** 一株不受遮荫的植物最幼叶片,通常在全光强下生长,几周之后,这个完全扩展并成熟的叶片会在某种程度上被新出现的幼叶遮荫,由于光合有效光强的减少使叶片净光合降低。因此,植物的叶片沿着茎周围作有规则的排列,这一方面使植物对辐射光有最适利用,另一方面使尽可能多的叶面积获得强光照,然而,总有一定数量的叶片会被长期遮荫,这种光强变化迫使先是在高光强下作为“阳生叶片”出现的那些叶片去适应低光强<sup>[1]</sup>。在一个正在成长的冠层中,由于植株高度、密度和冠层几何形状的变化,另一些小气候因子会表现出明显的梯度,一些叶片能很好地适应这些小气候的变化,另一些叶片因适应能力不强而会衰老脱落。可见,植物的叶量及空间分布是由自身的遗传特性调节的,所以个体的生产结构一般来说是合理的,但密度过大时,常造成枝叶的交错重叠,形成叶量和密度过大的郁闭层,从而改变了个体的生产结构。这种个体结构与群体结构的关系在鼎湖山季风常绿阔叶林中有反映。

## 4 结论

**4.1** 该群落的叶面积指数为17,在水平方向上叶面积指数的分布是均一的,但在垂直方向上则不然,其中最上层乔木的为6.37,第2层乔木为3.04,第3层乔木为2.67,灌木层为2.22,草本及苗木层为2.70。整个群落对光能的截获率为96.3%,其中最上层乔木由于冠层厚达10m且叶子重叠因而叶面积指数较大,其截获了总入射光强的82.3%,下层乔木及灌草层只截获14%。但其冠层辐射仍遵循消光定律。

**4.2** 就叶方位角而言,该群落叶各向机会均等,而叶倾角则有2种情况:上层的叶倾角在45°—70°处具有最大分布频率,而中下层则在5°—35°有最大分布频率,因而可认为高的叶面积指数是与叶的直立性相关。

**4.3** 该群落上层乔木枝下高较高,且中上部枝条与树干夹角较小,枝的取向为各向机会

均等, 枝的着叶数较多且枝的着叶长度较长; 而下层乔木和灌木枝下高较低, 大部分枝条几乎垂直于树干且叶多着生于枝端。造成这种情况的原因可能是上层阳性树种的上部冠层截获了较多的入射光, 造成下部的光强太弱而达不到其光补偿点, 导致自然整枝, 而下层中性和阴性树种虽要求光强较弱, 但也因光强太弱而形成了平面型枝角和水平叶层。

**4.4** 该群落上层树种锥栗、厚壳桂等的叶片宽度较下层灌木和草本的小, 这种叶片大小的垂直分布对维持叶片的能量平衡、群落生物生产力的形成和森林垂直高度的湿度梯度有重要意义。

**4.5** 该季风常绿阔叶林以林冠为活动面, 林冠上层呈多孔体, 中下层郁闭且颜色较深, 对太阳辐射有较强的吸收能力, 因而反射率年均仅 3.15%。

**4.6** 植物个体结构与群体结构不同, 当一个有良好的结构的个体处于密度较大的群体中, 个体间相互作用在一定程度上会制约个体结构的全面表达。

### 参 考 文 献

- 1 库姆斯 J, 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, 41—49
- 2 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
- 3 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, 14—34
- 4 中国农业科学院科技情报研究所编. 光合作用与作物生产译丛(1). 北京: 农业出版社. 1980, 26—67
- 5 Warren-Wilson J. Estimation of foliage denseness and foliage angle by inclined point quadrats. *Aust. J. Bot.* 1963, **11**: 95—105
- 6 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
- 7 Duncan W G. Leaf angle, leaf area, and canopy photosynthesis. *Crop science*. 1971, (11): 482—485
- 8 彭少麟等. 鼎湖山森林群落分析, Ⅷ. 群落的稳定性. 热带亚热带森林生态系统研究, 1989, (5): 11—16
- 9 孙谷畴等. 木荷-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
- 10 张祝平等. 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
- 11 张祝平等. 鼎湖山森林群落植物量和第一性生产力的初步研究. 热带亚热带森林生态系统研究, 1989(5): 63—73
- 12 Miller P C. Bioclimate, leaf temperatures, and primary production in red mangrove canopies in south Florida. *Ecology*. 1972, **53**(1): 22—45