

杉木林分密度对套种闽楠树型、光合能力及生物量分配的影响

连晓倩^{1,2}, 田云龙^{1,2}, 黄健^{1,2}, 钟兆全³, 周垂帆^{1,2}, 黄伟⁴, 吴鹏飞^{3,2}

(1 福建农林大学林学院, 福州 350002, 2 国家林业和草原局杉木工程技术研究中心, 福州 350002, 3 顺昌县国有林场, 顺昌 353200, 4 顺昌县林业局, 顺昌 353200)

摘要:【目的】通过探讨不同杉木林分密度林下套种闽楠树型结构、叶片光合及生物量分配格局的适应性变化规律, 为杉木近成熟林分质量精准改造与提升提供科学依据。【方法】选择 21a 生杉木人工林为研究对象, 通过设置 375 株/hm²、570 株/hm²、630 株/hm² 和 810 株/hm² 等 4 个间伐保留密度处理, 分别进行林下套种 900 株/hm² 闽楠形成杉阔复层林, 测定分析林下套种 5a 后闽楠冠型、侧枝长度、分枝角、叶片表型、叶绿素荧光参数、SPAD 值, 以及根、茎、叶不同器官生物量等主要适应性生长指标的差异, 探讨林分密度对林下套种闽楠树冠形态特性、光合能力及生物量分配格局的影响规律。【结果】(1) 杉木林分密度 570 株/hm² 条件下, 套种的闽楠冠高、1 级侧枝长及其与 2 级侧枝的分枝角均显著大于其他杉木林分密度处理; 杉木林分密度 375 株/hm² 套种的闽楠 2 级侧枝长、1-2 级侧枝密度均显著大于其他杉木林分密度。(2) 闽楠叶片的叶面积、比叶面积表现出随着杉木林分密度增加而增加, 闽楠下层树冠叶片的叶长、叶宽、叶面积、比叶面积均大于上层树冠叶片; 杉木林分密度较低条件下 (375 株/hm² 和 570 株/hm²), 闽楠叶片的叶绿素荧光参数和 SPAD 值均低于其他杉木林分密度。(3) 在杉木林分密度为 375 株/hm² 和 570 株/hm², 其闽楠下层树冠叶片、侧枝、茎生物量、总叶生物量均显著大于其他杉木林分密度。(4) 杉木林分密度较低条件下 (375 株/hm² 和 570 株/hm²), 闽楠冠高与侧枝生物量呈显著正相关; 杉木林分密度较高条件下 (630 株/hm² 和 810 株/hm²) 闽楠冠高和总叶片生物量呈负相关。【结论】当杉木近成熟林分间伐保留密度较小时, 闽楠的生长状况较好, 有利于闽楠生物量积累, 侧枝生长; 但在杉木林分密度较大的林内环境中, 闽楠叶片可通过促使叶片长度变长, 比叶片面积变小, 增加叶片 SPAD 值等变化, 以增强捕获光能力, 维持正常生长。

关键词: 杉阔异龄复层林; 林下套种; 间伐保留密度; 侧枝生长; 生物量分配格局

中图分类号: S722.81 文献标识码: A

Effects of stand density of Chinese fir plantation on canopy architecture, photosynthetic capacity, and biomass allocation of *Phoebe bournei*

Lian Xiaoqian^{1,2}, Tian Yunlong^{1,2}, Huang Jian^{1,2}, Zhong Zhaoquan³, Zhou Chuifan^{1,2}, Huang Wei⁴, Wu Pengfei^{1,2}

(1. College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, 2. State Forestry Administration Engineering Research Center of Chinese Fir, Fuzhou, 350002, 3. Shunchang State-owned Forest Farm, Shunchang, 353200, 4. Shunchang Forestry Bureau, Shunchang, 353200)

Abstract: 【Objective】 To investigate the change law of the tree type structure, leaf photosynthesis, and biomass allocation patterns of *Phoebe bournei* planted under different densities of Chinese fir plantations, and to provide scientific basis for precision transformation and improvement of the quality of nearly mature Chinese fir. 【Methods】 A 21-year-old Chinese fir plantation was selected as the study subject. Four thinning treatments with residual densities of 375 trees/hm², 570 trees/hm², 630 trees/hm², and 810 trees/hm² were set up, respectively. Underneath the Chinese fir plantation, 900 trees/hm² of *P. Bournei* were planted to form a mixed canopy. The differences in growth indices, such as crown shape, side branch length, branching angle, leaf phenotype, chlorophyll fluorescence parameters, SPAD value, and root, stem, and leaf biomass of various organs, were measured and analyzed to determine the effects of stand density on the growth patterns of *P. bournei*. 【Results】 (1) Under the 570 trees/hm² Chinese

³基金项目: 十四五国家重点研发计划课题“杉木人工林近自然改造技术”(2021YFD2201304)资助。

作者简介: 连晓倩 (1999—), 女, 硕士研究生, 森林培育专业。Email: 1158438795@qq.com。

通信作者: 吴鹏飞 (1982—), 男, 教授, 博士, 博士生导师, 从事森林培育与水土保持研究。Email: fjuwupengfei@126.com。

fir plantation density, the crown height primary side branch length, and branching angles with secondary side branches of *P. bournei* were significantly larger than in other Chinese fir density treatments. Under the 375 trees/hm² Chinese fir plantation density, the secondary side branch length and density of the primary and secondary side branches were also significantly greater than in other Chinese fir density treatments. (2) The leaf area and specific leaf area of *P. bournei* increased with increasing stand density of Chinese fir. The lower canopy leaves of *P. bournei* had significantly larger leaf length, width, area, and specific leaf area than upper canopy leaves. Under lower Chinese fir plantation densities (375 trees/hm² and 570 trees/hm²), the chlorophyll fluorescence parameters and SPAD values of *P. bournei* leaves were lower than at other stand densities. (3) Under Chinese fir plantation densities of 375 trees/hm² and 570 trees/hm², the total leaf biomass, side branches, stem biomass, and total leaf biomass of *P. bournei* were all significantly greater than at other stand densities. (4) Under lower Chinese fir plantation densities (375 trees/hm² and 570 trees/hm²), it is a significant positive correlation between the crown height and lateral branch biomass of *P. bournei*. Under higher Chinese fir plantation densities (630 trees/hm² and 830 trees/hm²), there is a negative correlation between the crown height and total leaf biomass of *P. bournei*. **【Conclusion】** When the residual density of the near-mature Chinese fir stand is low, the growth of *P. bournei* is better, and it is beneficial for biomass accumulation and lateral branch growth in *P. bournei*. However, in a denser Chinese fir plantation environment, *P. bournei* leaves can enhance their light-capturing ability and maintain normal growth by increasing leaf length, decreasing specific leaf area, and increasing SPAD values.

Keywords: Uneven-aged mixed-canopy forest of Chinese fir and broadleaved; Underplanted trees; Thinning density; Lateral branch growth; Biomass allocation pattern

杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 是我国南方林区重要组成树种 (Xu *et al.*, 2023), 因其树种组成单一, 森林生态系统较为脆弱, 通过林下套种乡土阔叶树种是当前杉木人工林林分质量精准提升的重要措施。闽楠 (*Phoebe bournei*) 能够在一定的阴蔽条件下生长, 是异龄复层林经营的优选林下套种树种 (Zhang *et al.*, 2021)。An 等 (An *et al.*, 2022) 研究表明, 在自然光照强度 10%-35% 的弱光环境下, 闽楠可通过调控 *HSP*, *CAB* 和 *HEMA1* 等光合作用相关基因的表达, 增加叶片的净光合速率, 促进地上部的生长以适应逆境。通过对杉木林下套种 2a 的闽楠生长性状调查研究发现, 与透光度为 100% 的采伐迹地新造闽楠幼树相比, 在杉木林下透光度 40%-60% 的光环境条件下, 闽楠当年抽梢长度是前者的 1.08 倍, 但在林下透光度 20% 的处理下闽楠的树高、地径及当年抽梢量显著降低 (李肇锋等, 2014)。范辉华等 (2020) 通过林下套种 9a 生的闽楠生长性状调查研究, 也认为降低杉木保留密度, 增加林下光照强度有利于闽楠的生长及培育。由于生长较慢、耐荫的闽楠不能快速占领树冠间隙, 其需要在光抑制时期存活下来, 当光照充足时较快生长扩展。如何合理利用上层林木为闽楠幼林生长提供理想的光环境, 促进闽楠成林成材, 已成为当前针阔异龄复层林高效培育理论及实践的研究热点。

在森林生态系统中, 从植物冠层上部到下部, 植株能够利用的太阳辐射通量存在明显差异 (Thomas *et al.*, 2013), 这导致树冠不同层次位置的叶片叶绿素、趋光性和光合羧化酶活性等光效应发生显著变化。光截获的冠层位置是决定叶片营养状况以实现最高光合速率的重要因素。对急尖长苞冷杉 (*Abies georgei*) 研究表明, 在随着冠层的增高, 其组织内氮 (N)、磷 (P) 含量呈逐渐增高的趋势, 而叶片比叶面积呈相反的变化规律 (Li *et al.*, 2009)。杉木茎干的导水率、比导率也随冠层高度的增加显著下降, 其水分运输动力逐渐减弱 (郑茹萍等, 2023)。然而, 闽楠生长过程中, 在林内环境资源受限的条件下可表现出一定的可塑性适应策略。通过对闽楠种群自然演替过程中不同发育阶段叶片功能性状特征的研究表明, 随着光资源竞争强度的增大, 闽楠可通过叶片长度及厚度、比叶面积等形态的可塑性变化, 提升自身光合能力及养分储存效率以获得竞争优势 (罗忠等, 2022)。可见, 闽楠能够调整其叶片表型以适应不断变化的光环境。然而, 目前有关林下套种闽楠树型及其不同树冠位置叶片形态生理特性的变化特征尚不明确, 以致对林下套种闽

楠适应性生长的内在机制缺乏系统理解，极大限制了杉楠异龄复层林的合理构建及其可持续经营水平。

鉴于此，本文选择 4 个不同林分密度杉木近成熟林林下套种闽楠 5a 后形成的异龄复层林为研究对象，在测定比较不同林分冠层光辐射指标的基础上，通过对闽楠树型结构、不同树冠位置叶片光合特性及生物量分配格局等指标的测定分析，旨在阐明林下套种闽楠幼树通过调整其树冠光合能力对林内光资源变化的适应性生长策略，为改善人工针叶纯林单一结构，培育杉木及珍贵阔叶树种大径材提供科学理论及实践依据。

1 研究区概况

福建省顺昌县是我国杉木中心产区之一，位于闽西北(E117° 29'~118° 14'、N26° 38'~27° 12')，县域总面积 1992 km²。研究区属中亚热带海洋性季风气候，气候温和，属常年温暖中亚热带照叶林地带，雨量充沛，平均降水量 1756 mm，年均气温 18.5℃，无霜期 305 d。

试验地位于顺昌县岚下国有林场钱墩工区 074 林班 12 大班 010 小班，1997 年营造杉木纯林，初植密度 3000 株/hm²；2006 年 9 月进行一次抚育间伐，保留杉木密度为 1650 株/hm²；2017 年 12 月对杉木进行间伐，杉木密度分别保留为 375 株/hm²、570 株/hm²、630 株/hm² 和 810 株/hm²；2018 年 2 月在不同密度杉木林下套种 2 年生闽楠轻基质营养袋苗，栽植密度 900 株/hm²，套种当年 4-5 月份扩穴施肥，每株施复合肥 25g。

2022 年 12 月，在 4 个杉木林分密度林下套种闽楠形成针阔异龄复层林 5a 之后，分别在不同密度处理的林分内设置 20m×20m 标准样地 3 个，共 12 个。采用 LAI-2200C 植物冠层分析仪 (Life Diagnostics Inc, America) 分别测定不同密度处理的林分冠层叶面积指数、天空开度和平均叶倾角等光环境指标 (表 1)，对不同标准地内所有林下套种的闽楠进行每木检尺，测定树高。经统计，其树高、胸径分别为 3.41±0.09m 和 2.47±0.75cm。每个标准样地分别选择 1 株闽楠平均木进行树型、光合能力及生物量等指标的测定研究。

表 1 不同杉木林分密度林分冠层光环境指标

Table 1 Canopy light environment indicators of different density Chinese fir stands.

杉木林分密度 Density of Chinese fir stands (tree/hm ²)	测定指标		
	叶面积指数 Leaf area index	天空开度 DIFN	平均叶倾角 (°) MTA
375	2.08±0.41b	0.23±0.04a	57.64±2.85a
570	2.98±0.67b	0.14±0.04ab	43.99±2.93ab
630	3.07±0.09b	0.11±0.01b	41.53±2.55b
810	4.47±0.09a	0.08±0.05b	39.60±2.62b

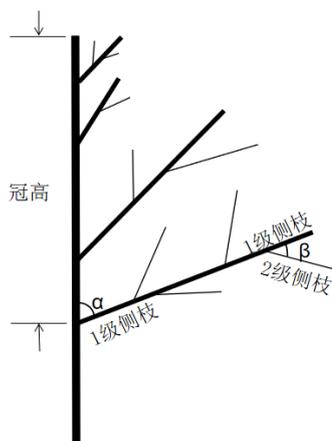
注：相同小写字母表示不同处理之间差异未达显著水平 ($P>0.05$)。

Note: The same Minusculer means that there is no significant difference between different treatments ($P>0.05$).

2 研究方法

2.1 闽楠树冠形态结构指标的测定

如图 1 所示,测定每株闽楠平均木的冠高(第一活枝下高到树顶处)、冠幅(东西、南北两个方向长度的平均值)、1 级侧枝和 2 级侧枝长度和数量,圆满度=冠高/冠幅;量角器测定各级侧枝角度,1 级侧枝密度是单位长度主干上着生的 1 级侧枝数量,2 级侧枝密度是单位长度 1 级侧枝着生的 2 级侧枝数量。



α: 1级侧枝与主干的夹角 β: 1级侧枝与2级侧枝的夹角
 1级侧枝: 为主干上生长的活枝 2级侧枝: 为1级侧枝上生长的活枝
 α: Angle between Level 1 lateral branches and main trunk
 β: The angle between the 1st and 2nd level lateral branches
 Level 1 lateral branches: live branches growing on the main trunk
 Level 2 lateral branches: live branches growing on Level 1 lateral branches

图 1 树冠形态指标的调查方法

Figure 1 Survey method for canopy morphology indicators.

2.2 闽楠叶片光合能力指标的测定

将参试闽楠平均木的冠高 1/2 处为界限,区分为 2 个冠层:上层树冠、下层树冠(Chen *et al.*, 2020),用以分析不同树冠位置叶片光合能力的差异及其相关性。采用 SPAD-502 叶绿素仪 (Minolta Camera Osaka, Japan)测定不同树冠位置闽楠叶片绿色程度 SPAD 值。采用 OS-30P 荧光仪 (Life Diagnostics Inc, America)测定闽楠不同树冠位置叶片的叶绿素荧光参数。测定暗适应最大荧光产量 F_m 与初始荧光产量 F_o , PSII 最大光化学量子产量 $F_v/F_m = (F_m - F_o) / F_m$ 。利用 YMJ-B 型叶面积仪测定,得到叶长、叶宽、叶长宽比,叶面积。上述项目测量完成后将叶片置于烘箱中,烘至恒重测定叶片干重、计算比叶面积。

2.3 闽楠地上部各器官生物量的测定

将每株闽楠平均木区分为茎干、枝、上层树冠的叶片、下层树冠的叶片等 4 个部分,分别置于 105℃ 杀青 0.5h 后在 80℃ 下烘干至恒重,测定其生物量。总叶片生物量为上层树冠与下层树冠的叶生物量之和;地上部总生物量=茎干生物量+侧枝生物量+总叶片生物量。

2.4 数据统计与分析

采用单因素方差分析对不同杉木林分密度 (375 株/hm²、570 株/hm²、630 株/hm² 和 810 株/hm²) 处理条件下林下套种闽楠的冠高、冠幅、1 级侧枝、2 级侧枝长度、密度、分枝角、各器官生物量等指标的差异显著性进行检验 ($P < 0.05$), 利用 LSD 统计方法进行不同处理间的多重比较。

对不同杉木林分密度和闽楠不同树冠位置(上层树冠、下层树冠) 2 个因素对闽楠叶片叶长、叶宽、叶长宽比、叶面积、比叶面积、SPAD 值、 F_o 、 F_m 和 F_v/F_m 的交互作用进行双因素方差分析,若这 2 个因素无显著交互作用 ($P > 0.05$), 则进行单因素方差分析,利用 LSD 多重比较方法和 T 检验进行显著性比较 ($P = 0.05$)。用 Pearson 相关性分析法判断不同杉木密度林下闽楠各指标之间的相关性。所有数据利用 SPSS 19.0 进行统计,结果采用平均值±标准误表示。使用 Origin2021 作图。

3 结果与分析

3.1 杉木林分密度处理对林下套种闽楠树型结构的影响

从图 2 可以看出, 不同杉木林分密度条件下套种的闽楠冠高无显著差异 ($P>0.05$), 但杉木林分密度 570 株/hm² 套种的闽楠冠幅显著大于 630 株/hm² 和 810 株/hm² ($P<0.05$)。从树冠圆满度来看, 较低杉木林分密度处理 (375 株/hm² 和 570 株/hm²) 之间差异未达显著水平, 但两者均显著小于林分密度 810 株/hm² 处理。

不同杉木林分密度套种的闽楠 1-2 级侧枝长、密度及其分枝角存在显著差异 (图 2, $P<0.05$)。其中, 杉木林分密度为 570 株/hm² 下套种的闽楠 1 级侧枝长、1 级侧枝分枝角和 2 级侧枝分枝角显著大于其他林分密度。杉木林分密度为 375 株/hm² 套种的闽楠 2 级侧枝长、1 级和 2 级侧枝密度显著大于其他杉木林分密度, 但其 1 级侧枝和 2 级侧枝分枝角显著小于其他杉木林分密度。

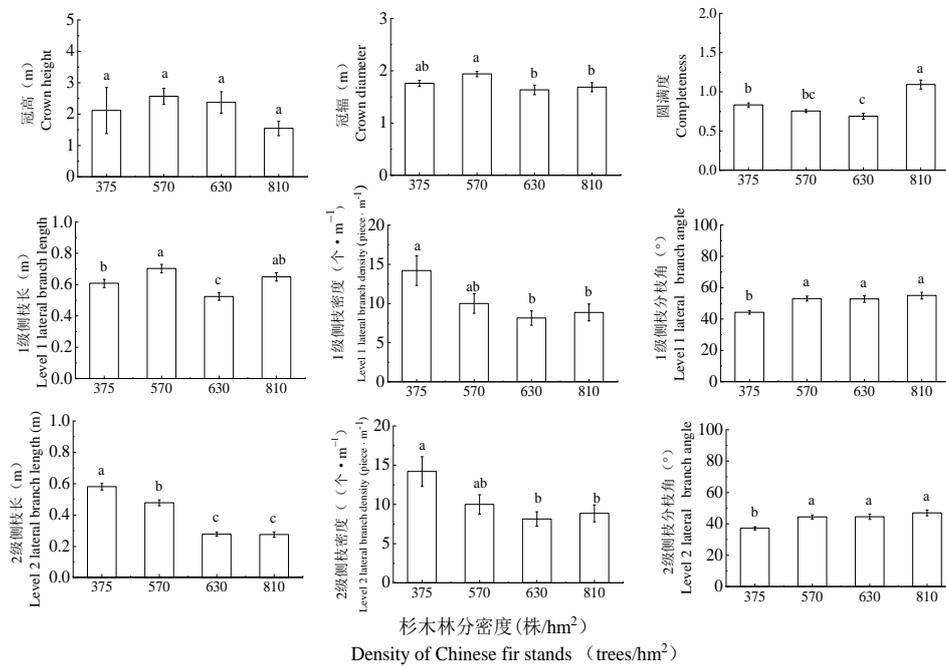


图 2 不同杉木林分密度下套种闽楠树型结构测定指标的比较

Figure 2 Comparison of measurement indicators for tree type structure of *P. bournei* under different density of Chinese fir stands.

注: 相同小写字母表示不同处理之间差异未达显著水平 ($P>0.05$)。

Note: The same Minuscule means that there is no significant difference between different treatments ($P>0.05$)

3.2 杉木林分密度处理对林下套种闽楠叶片光合能力的影响

通过叶片形态及光合参数指标来表征林下套种闽楠的光合能力。从表 2 可以看出, 杉木林分密度和闽楠树冠位置这 2 个因素对闽楠叶片叶长、叶宽、叶面积、比叶面积以及 F_o 等光合参数指标均不存在显著交互作用 ($P>0.05$), 但是对叶长宽比存在显著的交互作用 ($P<0.05$)。从单个因素来看, 2 个因素均对闽楠叶片叶宽、叶长宽比、叶面积、比叶面积及 F_v/F_m 的影响达显著水平。

从图 3 可以看出, 在杉木林分密度为 375 株/hm², 闽楠树冠上层叶片叶长、叶长宽比比叶面积显著小于 810 株/hm²; 在树冠下层的叶片, 较低杉木林分密度处理 (375 株/hm² 和 570 株/hm²) 的叶宽和叶面积显著小于较高杉木林分密度处理。从相同林分密度来看, 在杉木林分密度 375 株/hm² 至 630 株/hm² 处理条件下的闽楠树冠下层叶片的长度和长宽比均显著于上层树冠叶片。不同闽楠树冠位置的比叶面积表现出

随着杉木林分密度增加而增加。

从闽楠叶片光合参数指标来看，杉木林分密度为 375 株/hm² 的闽楠叶片的叶绿素荧光参数和 SPAD 值低于其他杉木林分密度。在不同杉木林分密度中，闽楠树冠上层叶片的 SPAD 值均显著大于下层位置的叶片。

表 2 不同杉木林分密度下套种闽楠不同树冠位置高度叶片光合能力指标双因素分析

Table 2 Two factor analysis of leaf photosynthetic capacity indicators for *P.bournei* at different crown heights under different densities of Chinese fir stands.

处理 Handle	F								
	叶长	叶宽	叶长宽比	叶面积	比叶面积	Fo	Fm	Fv/Fm	SPA D
	Leaf length	Leaf width	Leaf aspect ratio	leaf area	Specific leaf area				
杉木林分密度 Density of Chinese fir stands	1.31	14.95**	29.54**	26.78*	18.36**	13.82	24.61*	12.73*	0.50
闽楠树冠位置 Crown position of <i>P. bournei</i> .	11.34**	16.72**	57.34**	46.22*	8.77**	1.66	4.96	17.55*	7.37*
a*b	1.54	1.19	6.73*	2.65	0.27	1.93	0.70	1.39	0.94

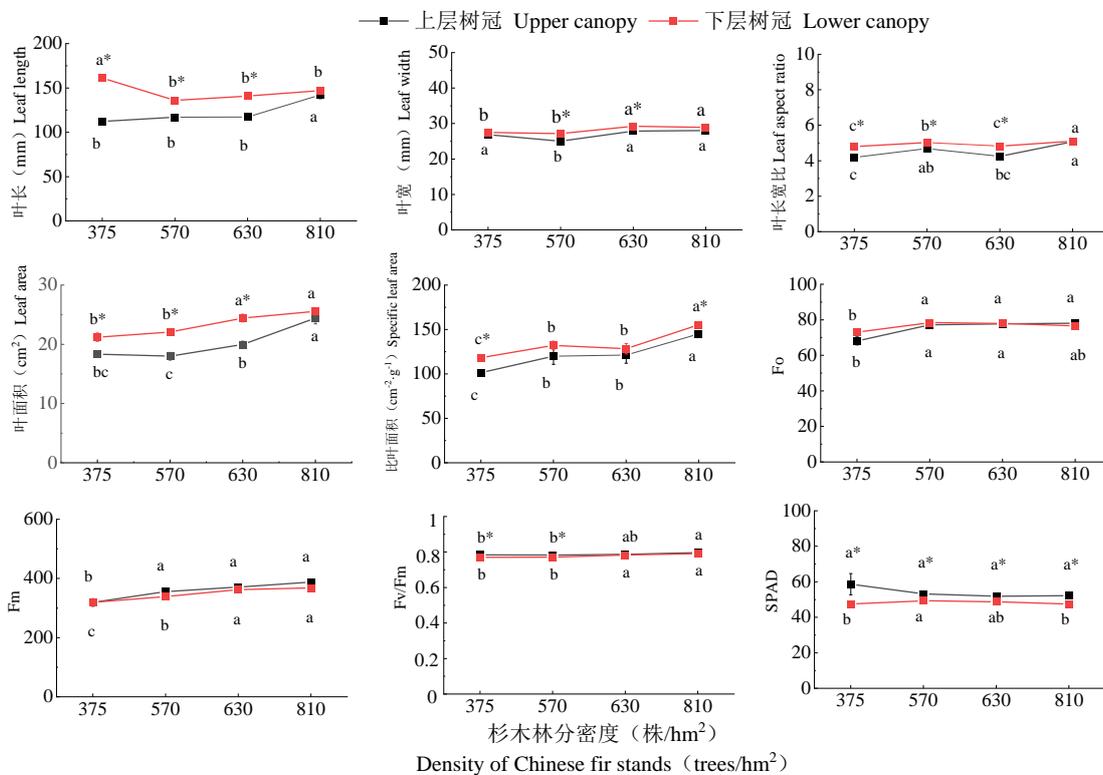


图 3 不同杉木

林分密度下套种闽楠不同树冠位置高度叶片光合能力指标的比较

Figure 3 Comparison of leaf photosynthetic capacity indicators of *P.bournei* at different crown heights under different densities of Chinese fir stands.

注：相同小写字母表示不同处理之间差异未达显著水平 ($P>0.05$)。*表示同一杉木林分密度条件下不同闽楠树冠

位置各测定指标的差异达显著水平 ($P < 0.05$)。

Note: The same Minuscule means that there is no significant difference between different treatments ($P > 0.05$)

* The difference in various measurement indicators at different canopy positions of *P.bournei* under the same density condition of Chinese fir stands is significant ($P < 0.05$).

3.3 杉木林分密度处理对林下套种闽楠生物量分配格局的影响

从图 4 可以看出, 在杉木林分密度 375 株/hm² 和 570 株/hm² 处理条件下, 林下套种闽楠树冠下层位置的叶片、侧枝、茎、总叶生物量均显著大于其他杉木林分密度, 闽楠上层树冠叶片生物量显著小于杉木林分密度 630 株/hm², 但明显大于 810 株/hm² ($P < 0.05$)。闽楠地上部总生物量随着杉木林分密度的增大而减小。

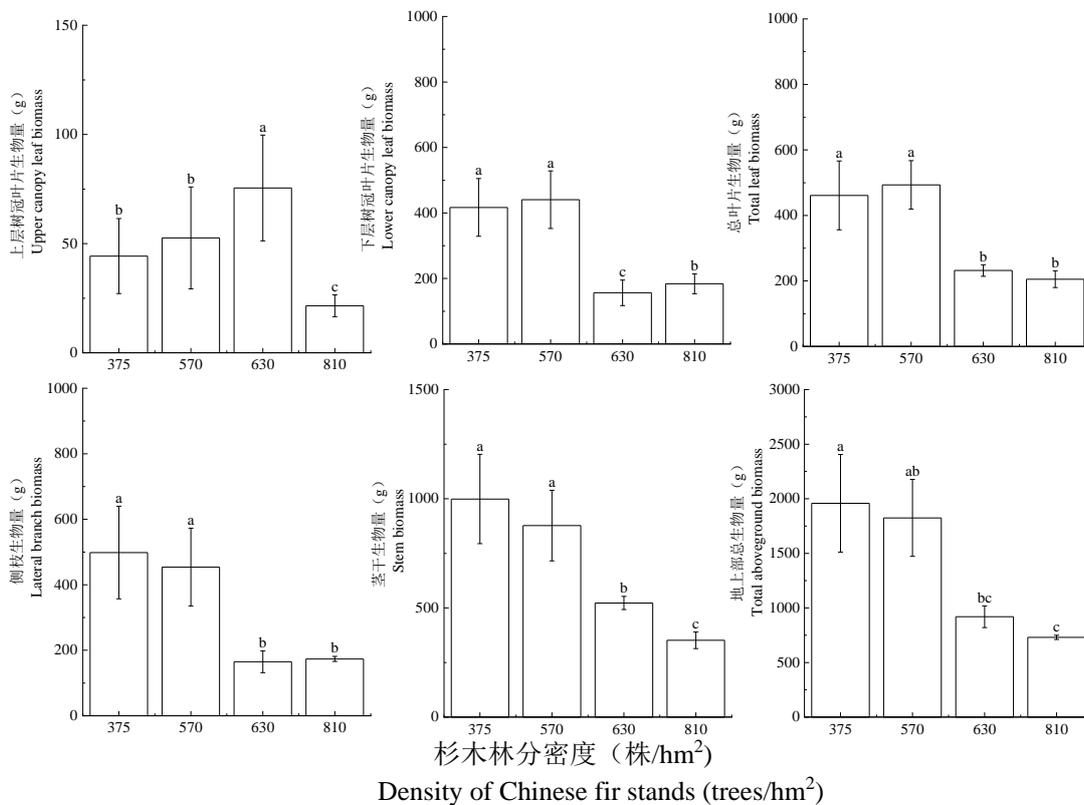


图 4 不同杉木

林分密度下套种闽楠生物量分配格局测定指标的比较

Figure 4 Comparison of biomass allocation pattern measurement indicators of *P.bournei* under different Chinese fir stand densities.

注: 相同小写表示不同处理之间差异未达显著水平 ($P > 0.05$)。

Note: The same Minuscule means that there is no significant difference between different treatments ($P > 0.05$).

3.4 不同杉木林分密度处理下闽楠树型、叶片光合能力和生物量的内在关系

从图 5 可以看出, 杉木林分密度为 375 株/hm² 时, 闽楠冠高与叶片比叶面积、上层叶片生物量和侧枝生物量呈显著正相关 ($P < 0.05$), 叶片 SPAD 值与 1 级侧枝长呈显著负相关 ($P > 0.05$); 杉木林分密度为 570 株/hm² 时, 闽楠冠高与下层树冠叶片生物量、侧枝生物量、茎干生物量和地上部生物量呈显著正相关, F_o 与 1 级侧枝长呈显著负相关。杉木林分密度为 630 株/hm² 时, 闽楠冠高与 1 级侧枝密度、 F_m/F_v 和茎干生物量呈显著正相关; 杉木林分密度为 810 株/hm² 时, 闽楠冠高与地上部生物量呈显著正相关, 叶片 SPAD 值与比叶面积呈显著正相关, 下层树冠叶片生物量与茎干生物量呈显著负相关。

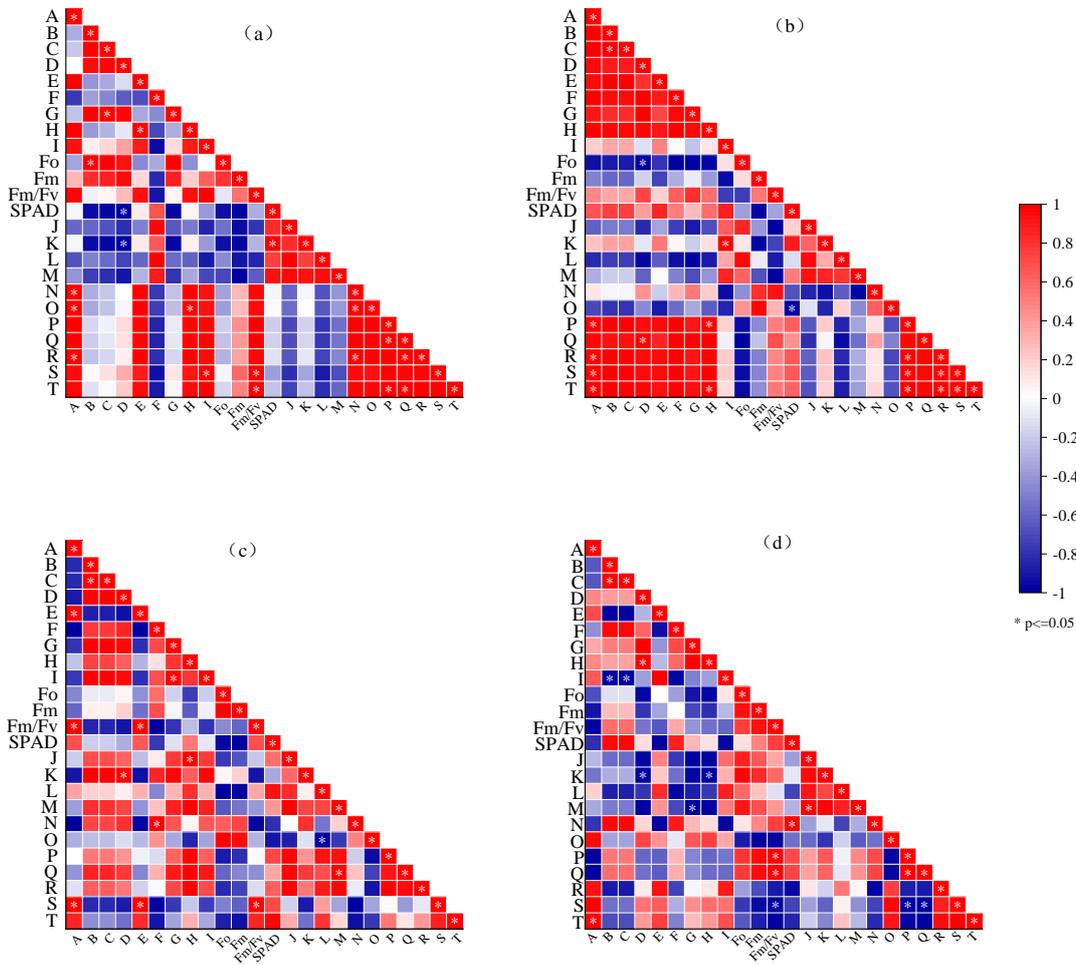


图 5 不同杉木林分密度处理下闽楠树型、叶光合能力和生物量的相关性

Figure 5 Correlation between tree Type, leaf photosynthetic capacity, and biomass of *P.bournei* under different density treatments of Chinese fir.

注：A：冠高，B：冠幅，C：圆满度，D：1级侧枝长；E：1级侧枝密度；F：1级侧枝分枝角，G：2级侧枝长，H：2级侧枝密度，I：2级侧枝分枝角，J：叶长，K：叶宽，L：叶长宽比，M：叶面积，N：比叶面积，O：上层树冠叶片生物量，P：下层树冠叶片生物量，Q：总叶片生物量，R：侧枝生物量，S：茎干生物量，T：地上部总生物量。a：杉木林分密度 375 株/hm²，b：杉木林分密度 570 株/hm²，c：杉木林分密度 630 株/hm²，d：杉木林分密度 810 株/hm²。

Note: A: Crown height, B: Crown width, C: Completeness, D: Level 1 lateral branch length; E: Level 1 lateral branch density; F: Level 1 lateral branch angle, G: Level 2 lateral branch length, H: Level 2 lateral branch density, I: Level 2 lateral branch angle, J: leaf length, K: leaf width, L: leaf aspect ratio, M: Leaf area, N: Specific leaf area, O: Upper canopy leaf biomass, P: Lower canopy leaf biomass, Q: Total leaf biomass, R: Lateral branch biomass, S: Stem biomass, T: Total aboveground biomass. (a) : The density of Chinese fir stands is 375 trees/ hm². (b) : The density of Chinese fir stands is 570 trees/ hm². (c) : the density of Chinese fir stands is 630 trees/ hm². (d) : The density of Chinese fir stands is 810 trees/ hm².

4 讨论

大量研究表明，随着上层林分林冠开度的增加，林内透光率有所增加，林下植物有可能利用的光合有效辐射也随之增加（郑芬等, 2020）。对于林下套种的树种，树冠结构和形状是决定其在光受限制环境中竞争能力和光合作用能力的重要因子（王志海等, 2019）。本研究中，不同杉木林分密度套种的闽楠冠高无显

著差异,但杉木林分密度较低(375株/hm²和570株/hm²)的条件下,其冠幅明显增大、圆满度则显著减小。章志都等(2009)等研究表明,在高密度(>3500株/hm²)种植林分下,山桃(*Prunus davidiana*)第一活枝下高相对较高,而冠幅、树冠圆满度相对较小;低密度(<2500株/hm²)林分中,山桃不同树冠位置中的枝条结构均有利于光的吸收。可见,树冠的侧向发展有利于幼树降低自我遮荫程度,并使之沿资源获得的水平梯度占据资源相对较丰富的微环境(Jucker *et al.*, 2015)。

本文研究发现,杉木林分密度为375株/hm²的闽楠的1-2级侧枝分枝角显著小于其他处理,这表明闽楠树冠下层枝条由于水平空间严重受限而采取向上生长的生态对策,并通过上层树冠枝条的水平扩展获取更多的光照资源(骆丹等,2021)。闽楠在密度较低的杉木林分密度下,下层树冠叶片促进自我遮蔽和减少接收过多的光,从而可以减少对生化耗散机制的投资,最大限度地减少光抑制损失。陈晓萍等(2021)对江西阳际峰73种阔叶树研究表明,下层树冠叶片会倾向于降低叶倾角并伸长叶滴水尖的生长策略来应对光环境的变化。可见,叶片形态指标的变化对闽楠在林下光资源不足逆境条件下维持正常生长具有重要作用。

由于叶片的表型取决于最大化能量吸收的需求与最小化环境压力造成的损害之间的平衡(Fritz *et al.*, 2018)。叶长宽比代表叶片的细长程度,是决定和划分叶形的一个重要指标。在不同杉木林分密度下,闽楠下层树冠叶片比上层树冠叶片具有更大的叶长宽比。有研究表明在亚热带常绿阔叶林中,叶片厚度和叶长宽比是由遗传基因或者其他环境因素变化(例如降水条件的差异)所控制,不容易受光照环境影响而发生改变(Royer *et al.*, 2008)。但是对海南岛热带森林林下层早、中、晚演替的优势物种的研究表明,光照条件是影响各演替阶段幼苗相对生长率的最重要因素(Zhou *et al.*, 2023)。徐海东等(2021)研究表明,麻栎(*Quercus cutissima*)和闽楠在遮荫中偏向于资源保守策略,增加单株总叶面积,扩大其受光面积及光合产物的积累,提高植株的地上、地下及整体生产力。这与本文研究结果一致,闽楠叶片比叶面积表现出随着杉木林分密度增加而增加,且下层树冠叶片比叶面积均大于上层树冠。

暴露在弱光条件下的树木往往具有较大的比叶面积和较高的叶片N含量,以增加光捕获蛋白质的合成(Pérez-harguindeguy *et al.*, 2016)。植物冠层高度的增加会引起水分限制增加,在云南松(*Pinus yunnanensis*)树高<22m以下,光照是主要限制资源,树高>22m以上水分成为它主导的限制资源(张林等,2008)。为了减少来自低水势的影响,下层冠层叶片通常也具有较小的比叶面积(罗恬等,2022)。叶绿素荧光与光合作用密切相关,常用来检测光合机构对环境变化的响应(Baker *et al.*, 2004)。杉木林分密度为375株/hm²和570株/hm²时的闽楠叶片的叶绿素荧光参数和SPAD显著小于630株/hm²和810株/hm²,较高杉木林分密度下的闽楠叶片光化学效率高,能更有效地将光能转化为其生长所需的化学能,增加叶绿素,捕获光子为固碳反应提供生化能量(Wang *et al.*, 2020)。

在杉木林分密度较低(375株/hm²~570株/hm²)时,闽楠下层树冠叶片、侧枝、茎生物量均显著大于其他较高杉木林分密度,且闽楠冠高与侧枝生物量呈显著正相关。随着杉木林分密度的增加,闽楠地上部生物量呈现出降低趋势,说明营建杉木-闽楠复层林时,提高上层杉木林间伐强度有利于林下闽楠快速生长和保持良好形质。由于植物通过改变生物量及根冠比来适应光照或养分环境的变化(王振兴等,2012)。杉木林分密度较低时,闽楠得到充足的光照,侧枝和茎干生物量积累较多;当杉木林分密度增加至630株/hm²时,这种林分条件下套种的闽楠因光照强度的降低限制了生物量的积累(Zhou *et al.*, 2022)。一般情况下植物生物量分配符合最优化分配理论(Müller *et al.*, 2003,李林鑫等,2022),即增加生物量分配到能获得受限资源的器官、减少生物量分配到能获得非限制资源的器官。在杉木林分密度630株/hm²处理下的闽楠增加了上层叶片生物量的投资,以适应林分上层较高密度下光资源的竞争。

5 结论

不同杉木林分密度可导致林内光环境呈异质性变化, 较低的杉木林分密度(375 株/hm²和 570 株/hm²), 因上层林冠开度较大, 虽然受到一定程度的光抑制, 但是闽楠可通过上层树冠枝条的水平扩展, 加大侧枝生物量投资, 向上生长以适应林内光环境。较高杉木林分密度(630 株/hm²和 810 株/hm²)条件下, 闽楠促使叶片长度变长, 减小叶片比叶面积, 增加叶片 SPAD 值等指标来维持较强光合能力, 保持正常生长。随着杉阔复层林林分的发育, 杉木林冠层的透光度减小, 闽楠如何适应林内光环境的改变, 了解不同林分闽楠生长适应性规律, 对培育珍贵阔叶树种大径材至关重要, 今后应需长期观测。

参考文献

- AN J, WEI X, HUO H. 2022. Transcriptome analysis reveals the accelerated expression of genes related to photosynthesis and chlorophyll biosynthesis contribution to shade-tolerant in *Phoebe bournei*. *BMC Plant Biology*, 22(1): 268.
- Baker N R, Rosenqvist E. 2004. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of experimental botany*, 55(403): 1607-1621.
- CHEN X, SUN J, WANG M, *et al.* 2020. The Leaf economics spectrum constrains phenotypic plasticity across a light gradient. *Frontiers in Plant Science*, 11:735 -745.
- FRITZ M A, ROSA S, SICARD A. 2018. Mechanisms underlying the environmentally induced plasticity of leaf morphology. *Frontiers in Genetics*, 9: 478 .doi: 10.3389/fgene.2018.00478
- JUCKER T, BOURIAUD O, COOMES D A. 2015. Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed - species forests. *Functional Ecology*, 29(8): 1078-1086.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY N, DÍAZ S, GARNIER E, *et al.* 2016. Corrigendum to: new handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 64(8): 715.
- LI M, LIU D Y, KONG G Q. 2009. Nutrient resorption and use efficiency at different canopy heights of alpine tree species *Abies georgei* var. *smithii* (Viguie et Gaussen) cheng, tibetan plateau. *Polish Journal of Ecology*, 57(1): 63-72.
- MÜLLER I, SCHMID B, WEINER J. 2000. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants[J]. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, 3(2): 115-127.
- ROYER D L, MCELWAIN J C, ADAMS J M, *et al.* 2008. Sensitivity of leaf size and shape to climate within *Acer rubrum* and *Quercus kelloggii*. *New Phytologist*, 179(3): 808-817.
- THOMAS R B, SPAL S E, SMITH K R, *et al.* 2013. Evidence of recovery of *Juniperus virginiana* trees from sulfur pollution after the clean air act. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(38): 15319-15324.
- WANG S, LI Y, JU W, *et al.* 2020. Estimation of leaf photosynthetic capacity from leaf chlorophyll content and leaf age in a subtropical evergreen coniferous plantation. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 125(2).e2019JG005020.
- XU R, CHENG S, ZHOU J, *et al.* 2023. Intraspecific variations in leaf functional traits of *Cunninghamia lanceolata* provenances. *BMC Plant Biology*, 23(1).92. <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04097-y>.
- ZHANG Y, DING K, YRJÄLÄ K, *et al.* 2021. Introduction of broadleaf species into monospecific *Cunninghamia lanceolata* Plantations changed the soil acidobacteria subgroups composition and nitrogen-cycling gene abundances. *Plant and Soil*, 467(1-2): 29-46.
- ZHOU L, THAKUR M P, JIA Z, *et al.* 2023. Light effects on seedling growth in simulated forest canopy gaps vary across species from different successional stages. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5.1088291.
- ZHOU Q, ZHAO F, ZHANG H, *et al.* 2022. Responses of the growth, photosynthetic characteristics, endogenous hormones and antioxidant activity of *Carpinus betulus* L. seedlings to different light intensities. *Frontiers in Plant Science*, 13.1055984.
- 陈晓萍, 吕敏, 王满堂, 等. 2021. 江西阳际峰73种阔叶植物叶片光截获和水分排除策略对树冠位置的响应研究. *中国科学: 生命科学*, 51(1): 91-101.
- 范辉华, 李莹, 汤行昊, 等. 2020. 不同密度杉木林分下套种闽楠的生长分析. *森林与环境学报*, 40(2): 184-189.

- 李肇锋, 潘军, 王金盾, 等. 2014. 光环境对闽楠幼树生长及其表型可塑性的影响. 西南林业大学学报, 34(6): 65-69.
- 罗恬, 俞方圆, 练琚愉, 等. 2022. 冠层垂直高度对植物叶片功能性状的影响:以鼎湖山南亚热带常绿阔叶林为例. 生物多样性, 30(5): 4-17.
- 罗忠, 党浩轩, 梁李欣, 等. 2022. 闽楠演替过程中叶功能性状特征及其可塑性. 中南林业科技大学学报, 42(12): 133-141.
- 骆丹, 王春胜, 曾杰. 2021. 西南桦幼林生长与枝条发育对光环境的响应. 华南农业大学学报, 42(4): 83-88.
- 张林, 罗天祥, 邓坤枚, 等. 2008. 云南松比叶面积和叶干物质含量随冠层高度的垂直变化规律. 北京林业大学学报, (1):40-44.
- 罗恬, 俞方圆, 练琚愉, 等. 2022. 冠层垂直高度对植物叶片功能性状的影响:以鼎湖山南亚热带常绿阔叶林为例. 生物多样性, 2022, 30(5):4-17
- 王振兴, 朱锦懋, 王健, 等. 2012. 闽楠幼树光合特性及生物量分配对光环境的响应. 生态学报, 32(12): 3841-3848.
- 王志海, 尹光天, 杨锦昌, 等. 2019. 不同造林密度对米老排人工林枝条发育的影响. 林业科学研究, 32(2): 78-86.
- 徐海东, 熊静, 成向荣, 等. 2021. 麻栎和闽楠幼苗叶功能性状及生物量对光照和施肥的响应. 生态学报, 41(6): 2129-2139.
- 章志都, 徐程扬, 蔡宝军, 等. 2009. 林分密度对山桃树冠结构的影响研究. 北京林业大学学报, 31(6): 187-192.
- 张林, 罗天祥, 邓坤枚, 等. 2008. 云南松比叶面积和叶干物质含量随冠层高度的垂直变化规律. 北京林业大学学报, (1):40-44.
- 郑芬, 李兆佳, 邱治军, 等. 2020. 广东南岭天然常绿阔叶林林下光环境对林下幼树功能性状的影响. 生态学报, 40(13): 4516-4527.
- 郑茹萍, 张马啸, 吴亚岚, 等. 2023. 杉木不同形态特征对水力结构的影响. 森林与环境学报, 43(1): 17-25.
- 李林鑫, 郑姗姗, 许建伟, 等. 2022. 林木根系生物量分配影响机制研究进展. 世界林业研究, 35(2):15-20.