

沿林冠开度梯度的银杉幼树对光的适应性

樊大勇 张旺峰 陈志刚 谢宗强*

(中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093)

摘要 用气体交换技术测定了四川省金佛山生长在一个典型林隙(林隙面积约为 100 m²)不同位置的银杉(*Cathaya argyrophylla*)幼树叶片的部分光合生理生态指标,用改进的鱼镜头法测定了所测叶片的林冠开度(CO),并测定了这些银杉幼树个体的生长状况。研究了沿林冠开度梯度银杉幼树对光的适应性。银杉幼树在林隙边缘表现出较好的适应性,包括当年生树高生长速率(HG)、平均地茎生长速率(DG)和当年冠幅生长速率(CG)。随林冠开度的增加,单位叶面积的最大净光合速率(P_{narea})、暗呼吸速率(R_{darea})和单位叶面积的叶片干物质重(比叶重,SLM)明显增加,且相关显著。随林冠开度的增加,单位叶面积(LA)和单位叶干物质重的暗呼吸速率(R_{dmass})略有降低,而单位叶片干物质重的最大净光合速率(P_{nmass})和单位叶片干物质重(LM)略有升高,但相关不显著。沿林冠开度的银杉幼树的形态可塑性要略低于生理生态可塑性,但差异不显著。

关键词 生理生态指标 林冠开度 生态可塑性

ACCLIMATION OF *CATHAYA ARGYROPHYLLA* TO LIGHT ACROSS A GRADIENT OF CANOPY OPENNESS

FAN Da-Yong ZHANG Wang-Feng CHEN Zhi-Gang and XIE Zong-Qiang*

(Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract A preliminary study was carried out to study the acclimation of saplings of *Cathaya argyrophylla* to light across a gradient of canopy openness within a typical forest gap ($\approx 100 \text{ m}^2$) at Jin Fo Shan of Sichuan Province. Photosynthesis related eco-physiological traits of fully expanded leaves were measured by gas-exchange techniques, the canopy openness of experimental leaves was measured by a modified fish-eye method, and the current growth status of experimental saplings was investigated. Better acclimation of saplings at the site of gap edge was indicated by higher growth status of above-ground parts, higher height growth rate in last year, higher average basal stem growth rate, and higher crown expansion rate in last year than saplings in the understorey or gap center sites. With increasing canopy openness, the maximum net photosynthetic rate per leaf area, the dark respiration rate per leaf area, and specific leaf mass increased showing significant positive correlations to canopy openness. With increasing canopy openness, leaf area and dark respiration rate per leaf mass decreased slightly, the maximum net photosynthetic rate per leaf mass and single leaf mass increased slightly, but there were no significant correlations with canopy openness. Across the gradient of canopy openness, the phenotypic plasticity index was slightly lower than the ecophysiological plasticity index, but the differences were not significant.

Key words Physio-ecological parameters, Canopy openness, Ecological plasticity

银杉(*Cathaya argyrophylla*)作为我国特有的松科中的单种属植物,其资源量十分有限,被认为处于濒危状态。关于其濒危的原因及如何保护的问题是日前研究者关注的焦点。日前银杉的生物学特性、银杉的群落学特征及演替趋势、银杉的系统分类地位、银杉的更新和生长(谢宗强, 1995, 1999; 谢宗强和陈伟烈, 1999a, 1999b; 汪小全, 1997)等方面已经

开展了大量的研究并取得了许多的进展,对于解释其濒危机制及如何保护的问题提供了许多科学的建议。

从生理生态学的角度来看,不同环境下植物表现出生理生态特征的多样性。而许多生理生态特征(资源的吸收和利用)将会影响到植物的适应性(Fitness)(Ackerly *et al.*, 2000),进而影响到植物在

收稿日期: 2004-01-05 接受日期: 2005-01-05

基金项目: 国家重点基础发展规划项目(G2000046805)和中国科学院知识创新工程项目(KSCX2-SW-02)

感谢重庆市南充药物研究所的刘正宇老师的鼎力支持

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: xie@ibcas.ac.cn

群落中及其以后的演化地位。银杉生长缓慢,一年中生长期短(1 年仅为 4 个月)(谢宗强, 1995); 银杉一般隔年结实或多年结实, 结实量不多, 种子可育率低(谢宗强和李庆梅, 2000); 银杉居群之间及居群内的遗传多样性偏低(汪小全, 1997); 群落中银杉更新不良, 处于群落演替过程中被淘汰的地位(谢宗强和陈伟烈, 1999a)。银杉种种的生物学特征均暗示此种适应性范围窄, 对环境的适应能力低。

植物在不同尺度上(分子-亚细胞器-细胞-器官-整体植株水平)表现出对光的适应性, 比如说: 在叶绿体水平上, 相对而言, 较低光强培养的植株最大净光合作用强度(P_{narea})低、暗呼吸速率(R_{darea})低、叶绿体的尺寸大、基粒垛叠区大、单位叶绿体的叶绿素含量高、叶绿素 a/b 值低、光合电子传递能力低、电子传递链中的组分含量低(Bordman, 1977)、用于光保护的叶黄素循环组分含量低(Logan *et al.*, 1996)等。银杉更新属于林隙更新方式, 早期生长阶段需要一定的荫蔽, 成年阶段需充足的光照(谢宗强, 1995, 1999)。银杉的林隙更新方式暗示此种对光的适应也具有特殊性。

林冠下整体植株对光的适应性(也即植物的耐阴性)表现出大尺度的一种复杂性。对于树种的耐阴性目前在学术上仍然存在争议(Walters & Reich, 1999), 普遍认为树种在林冠下其结构和生理上的变化是为了在极低光照情况下尽可能地获得碳同化(Givnish, 1988), 但是也有研究认为极低光照下这些变化只是使树种维持生长(Pacala *et al.*, 1996)。一般而言, 耐阴树种在不同的光环境下表现出较低水平的结构和生理学上的变异(Boardman, 1977; Chazdon & Kaufmann, 1993; Bazzaz & Wayne, 1994)。

本文利用鱼镜头来获得林冠下待测银杉叶片所处的光环境状况, 测定了不同光环境下银杉叶片的一些生理指标及该光环境下银杉幼树的生长指标。试图通过对这些指标的统计分析来了解银杉幼树对光环境变化的适应能力, 以及在何种光环境下银杉幼树生长较好。此外, 通过对银杉幼树对光环境适应性的调查和研究, 试图更深刻地理解树种耐阴性的生理生态机制。

1 材料和方法

1.1 试验地的自然概况

试验地选在四川金佛山老龙洞林区, 海拔高度为 1 250 m; 经纬度为 28°54.389' N, 107°04.044' E。群落特征为银杉-马尾松(*Pinus massoniana*)-杉木

(*Cunninghamia lanceolata*)林, 银杉为主要建群种, 气候等环境条件见文献(谢宗强和陈伟烈, 1999a)。该群落为经过人为干扰的次生群落, 所知的最近一次人为干扰发生在 1950 年左右。试验时间为 2001 年 8 月 24 日~9 月 11 日, 此段时间为银杉当年生长的末期(谢宗强, 1995)。选取的试验样地大小约为 400 m², 试验地中有一个中等大小的林隙, 面积为 18 m × 5 m (≤ 100 m²)。主林冠层银杉成树枝下高为 6 m, 马尾松成树枝下高为 5 m, 杉木成树枝下高为 3 m。主林冠层高度在 20 m 左右。

1.2 试验个体的选择

以查数轮枝法确定银杉的年龄(谢宗强, 1999), 沿林隙到林下选取部分 40 年生左右的银杉幼树(38 年 < 树龄 < 41 年; 2.0 m < 树高 < 5.2 m; $n = 18$)。其中林隙中心 3 株, 林隙边缘 6 株, 林下 9 株。林下植株离林隙中心至少 15 m。

1.3 试验个体的生长状况测量

用皮尺和游标卡尺分别测定和计算银杉幼树的当年树高生长量(Height growth, *HG*)、平均地径生长量(Diameter growth, *DG*)和当年冠幅生长量(Crown growth, *CG*)。当年生冠幅生长测定方法为: 沿南-北、东-西冠幅方向, 测定当年生枝条的投影长度。由于银杉属于珍稀植物, 我们无法用生长锥测定当年地茎生长量, 因此我们用平均地茎生长量来代替。

1.4 试验叶片的选择及所处的光环境测量

对选取的银杉幼树分别从南北两个方向选取待测的当年生完全展开叶片(挂牌标号, 高度在 1.3 m 左右), 并在其上方用鱼镜头测定林冠开度(Canopy openness, *CO*)等指标, 具体测定方法见附录。

1.5 试验叶片的气体交换测量

选取若干个上午, 用 LCA-4 型气体交换测量仪(ADC, UK), 测定选择好的待测银杉幼树叶片的单位叶片面积的最大净光合作用速率(Max net photosynthesis rate per unit leaf area, P_{narea})及单位叶片面积的暗呼吸速率(Dark respiration rate per unit leaf area, R_{darea})。测定前用 40 W 溴钨灯诱导叶片至光合作用稳定状态(大致为 15~20 min), 测定光强为 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (银杉成树当年生叶片的光饱和点, 预先光反应曲线测定), 测量时温度为(19 ± 1) °C, 湿度为 70%。

1.6 试验叶片的叶片面积及比叶重测量

用 CI-203 型叶面积仪(CID, USA)测定挂牌的银杉叶片的叶面积(Leaf area, *LA*)。摘取挂牌的银杉

叶片在烘箱中 70 °C 烘干 48 h (Rijkers *et al.*, 2000), 用万分之一电子天平 (Satorious, Germany) 称量叶片的干物质重, 计算比叶重 (Specific leaf mass, *SLM*)。

1.7 所选幼树所处的土壤总含氮量测定

从选取的银杉幼树根附近挖取 10 cm 深处土壤, 用凯氏定氮法测定土壤全氮量 (Total nitrogen, *TN*), 各位点间无显著性差异 (为 0.001 39% ~ 0.010 9%), 属于贫瘠土壤条件。

1.8 表型及生理生态指标的可塑性计算

按 Bazzaz 和 Wayne (1994) 和 Valladares 等 (2000) 计算的方法, 各指标的可塑性计算公式为: PI (Plasticity index) = (Maximum value - Minimum value) / Maximum value × 100%。式中 PI 为可塑性指标, Maximum value 为所测定的各指标的最大值, Minimum value 为所测定的各指标的最小值。

1.9 统计方法

采用 SPSS 统计软件进行相关的 Pearson 相关分析; One-Way ANOVA 回归分析。

2 实验结果

2.1 林隙、林隙边缘和林下银杉幼树地上部分生长指标之间的关系

银杉幼树在林隙边缘处当年生树高生长量 (*HG*) 最高 (林隙边缘树高生长量为 $0.109 \text{ m} \cdot \text{a}^{-1}$, 高于林下 17.6%, $p = 0.171$; 高于林隙中心 38.7%, $p < 0.05$) (图 3)。此外, 当年生冠幅生长量 (*CG*) 也为林隙边缘最高, 林隙中心次之, 林下最低 (林隙边缘 $0.078 8 \text{ m} \cdot \text{a}^{-1}$, 林隙中心 $0.076 2$, 林下 $0.052 7$, 两两间差异不显著)。林隙中心和林隙边缘的地茎生长量 (*DG*) 高于林下 (林隙中心为 $0.175 \text{ cm} \cdot \text{a}^{-1}$, 高于林隙边缘 4.6%, 差异不显著; 高于林下 48.3%, $p < 0.01$)。

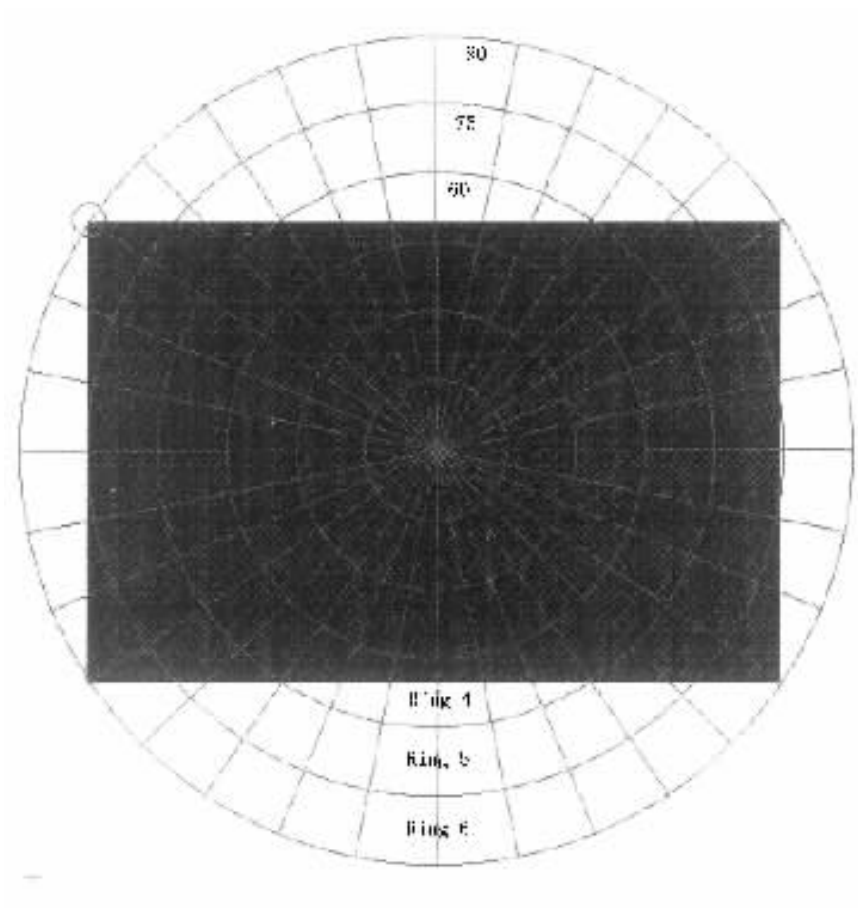


图 1 16 和 8 mm 鱼镜头拍摄的照片的视场角

Fig.1 Field view of photos taken by the 16 mm and 8 mm fishes

灰色区域为 16 mm 拍摄的照片, Ring 6 所包围的区域为 8 mm 鱼镜头所拍摄的照片, 注意在对角线处 16 mm 照片含有完整的信息。本图片由 Canham and Grazer 提供 The gray region represents the 16 mm photo, while the region surrounded by the red line of ring 6 represents the 8 mm photo. Notice there exists complete information across the diagonal line of 16 mm photo. This sketch figure was kindly provided by Canham and Grazer

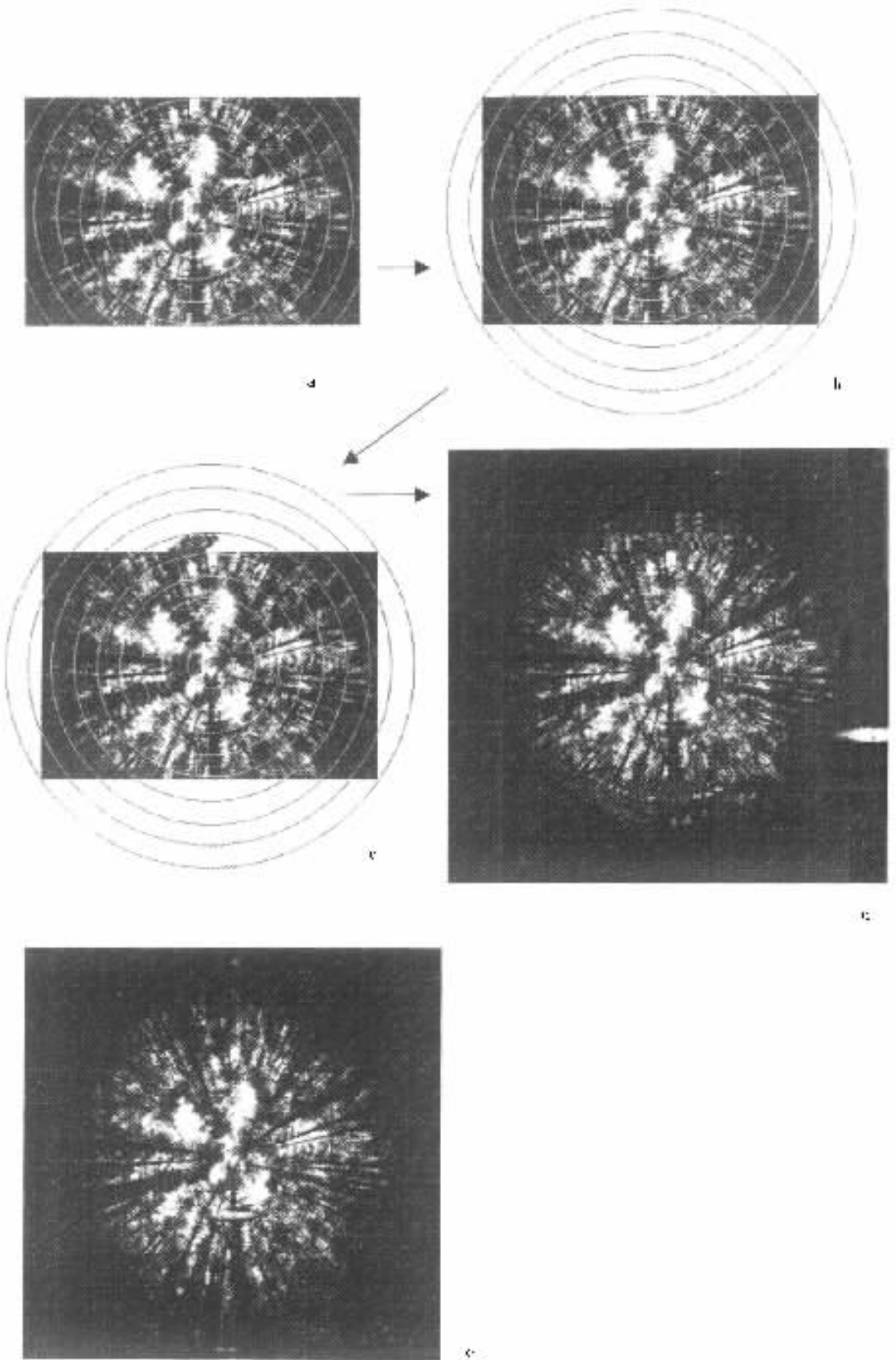


图2 用 Photoshop 将 16 mm 照片转变为 8 mm 照片的流程图
Fig.2 Approach to transfer 16 mm photo to 8 mm photo by Photoshop

2.2 沿林冠开度银杉部分生理生态指标变化

很明显的是随着林冠开度的增加,单位叶片面积的净光合速率和暗呼吸速率均明显上升(图4)。这是一个普遍现象(Sipe & Bazzaz, 1995)。考虑到单位叶片干物质重基础上的净光合速率(P_{nmass})和暗呼吸速率,在不同 CO 条件下 P_{nmass} 及 R_{dmass} 之间的差异均不显著($p > 0.2$),随开度的增加 P_{nmass} 略为增加,而 R_{dmass} 略为降低,但相关性不显著。如果以 P_{nmass} 作为单位叶片干物质重投资效率的粗略估计(Sims & Pearcy, 1991),并用所测量叶片的林冠开度来粗略估计测量个体所处的光环境状况,则林隙边缘 P_{nmass} 最高(林窗中心(79.61)和边缘(82.23)高于林下(65.65)),这说明林隙边缘和林隙中心的银杉单位叶片干物质重投资效率要好于林下。比叶重(SLM)明显随 CO 增大而增大,说明随光照辐射总量的增加,银杉叶

片单位面积的干物质重增加。沿林冠开度梯度增加,单叶叶面积(LA)逐渐降低,而单叶干物质重(LM)逐渐升高,但相关性均不显著。相关性检验可见2.3节。

2.3 各测定指标之间的 Pearson 相关分析

从表1可以看出,光环境与银杉叶片的形态与生理指标关系紧密。光环境对单位叶片面积的净光合速率和比叶重有正的促进作用,与单位叶片面积的暗呼吸速率、叶面积指数呈负的相关关系。而光环境与树高生长、叶片面积、单位叶片干物质重的净光合速率和单位叶片干物质重的暗呼吸速率之间的关系不显著。此外,比叶重与单位叶片面积的净光合速率呈显著正相关,而与单位叶片面积的暗呼吸速率呈显著负相关。比叶重与叶面积指数之间呈显著负相关,说明随叶面积指数的增加,单位叶面积的干物质重降低。

表1 沿林冠开度(%)梯度所测定和计算的参数之间的 Pearson 相关矩阵
Table 1 The Pearson correlations matrix of measured and calculated parameters across the openness gradient

	CO	SLM	R_{darea}	P_{narea}	LA	LAI	P_{nmass}	LM	R_{dmass}
林冠开度 CO	1								
比叶重 SLM	0.746**	1							
单位叶片面积暗呼吸速率 R_{darea}	-0.420*	-0.363*	1						
单位叶片面积净光合速率 P_{narea}	0.553**	0.403*	-0.082	1					
单叶叶面积 LA	0.011	-0.107	0.015	0.123	1				
叶面积指数 LAI	-	-0.780**	0.334	-0.537*	0.150	1			
单位叶片质量净光合速率 P_{nmass}	0.323	0.080	0.062	0.942*	0.193	-0.297	1		
单叶干物质重 LM	0.383*	0.332	-0.163	0.266	0.787**	-0.275	0.182	1	
单位叶片质量暗呼吸速率 R_{dmass}	-0.086	0.072	0.900**	0.114	-0.044	-0.010	0.119	-0.029	1

** : $p < 0.01$ (双尾 Two-tailed) * : $p < 0.05$ (双尾 Two-tailed) $n > = 18$ CO : Canopy openness SLM : Specific leaf mass R_{darea} : Dark respiration rate per unit leaf area P_{narea} : Max net photosynthesis rate per unit leaf area LA : Leaf area LAI : Leaf area index P_{nmass} : Max net photosynthesis rate per unit heat mass LM : Leaf mass R_{dmass} : Dark respiration rate per unit leaf mass

表2 沿林冠开度(%)梯度表型及生理生态指标可塑性指标
Table 2 The plasticity index of phenotypic and eco-physiological parameters across the openness gradient

表型及生理生态参数 Phenotypic and eco-physiological parameters	可塑性指标 Plasticity index	平均值 Means	表型可塑性及生理生态参数可塑性之间的差异显著性 Significance between PI (plasticity index) of phenotypic and eco-physiological parameters
当年树高生长量 HG	51.32		
当年冠幅生长量 CG	92.28		
平均地茎生长量 DG	60.03		
单叶叶面积 LA	66.47		
单叶叶干物质重 LM	74.93		
比叶重 SLM	47.16		
单位叶片面积最大净光合速率 P_{narea}	80.48		
单位叶片质量最大净光合速率 P_{nmass}	77.26		
单位叶片面积暗呼吸速率 R_{darea}	56.26		
单位叶片质量暗呼吸速率 R_{dmass}	57.47		
		可塑性指数 Phenotypic parameters	
		65.37	$p > 0.1$
		生理生态参数 Eco-physiological parameters	
		67.87	

HG : Height growth rate in current year CG : Crown growth rate in current year DG : Average base diameter growth rate LA , LM , SLM , P_{narea} , P_{nmass} , R_{darea} , R_{dmass} : 见表1 See Table 1

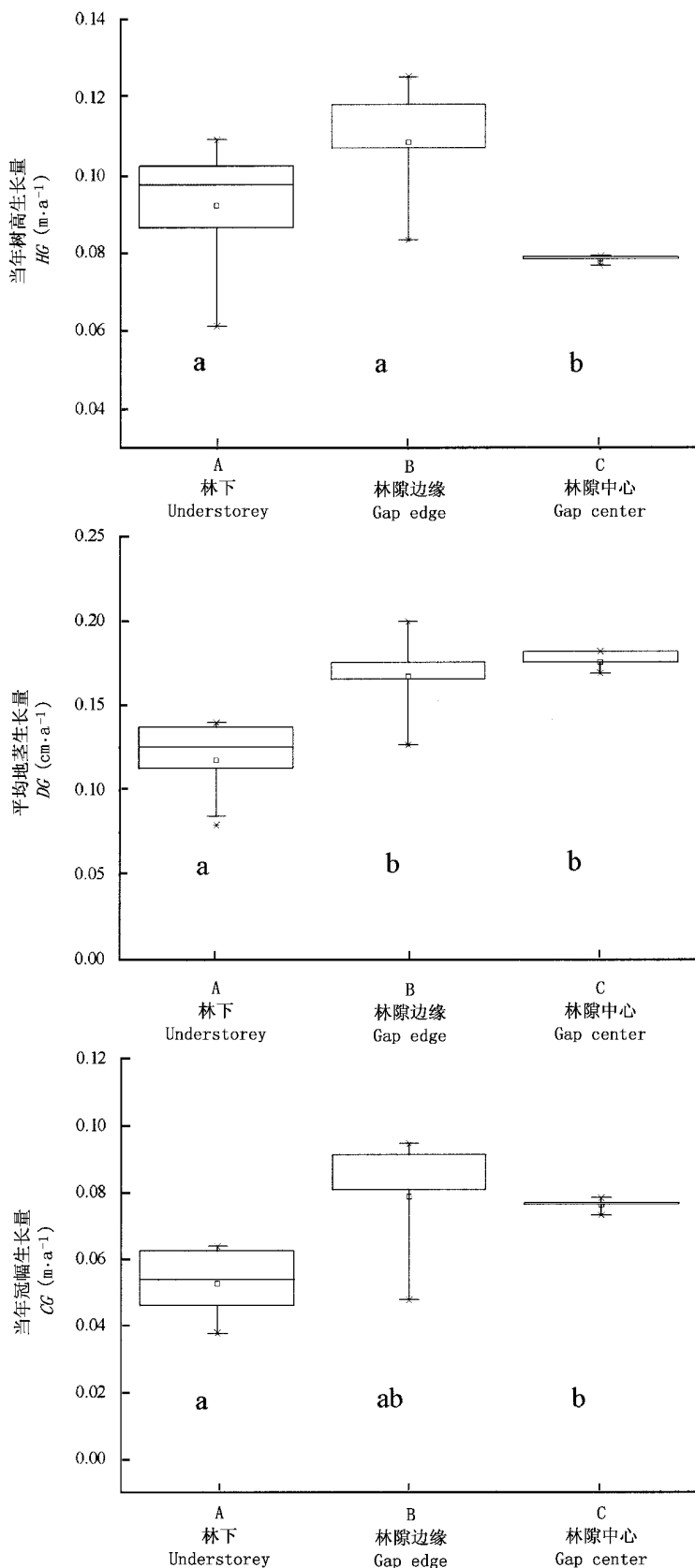


图 3 林冠开度(CO)与当年树高生长量(HG)、平均地茎生长量(DG)及当年冠幅生长量(CG)之间的关系

Fig.3 The relationship between the CO and HG/DG/CG

矩形上表面反映 25% 的置信度, 下表面反映 75% 的置信度, 矩形中央线为平均值, 矩形上下的线反映最大值和最小值 The lower and upper part of the rectangles give the estimated 25 and 75 percentile, the line in the middle indicates the median value and the extent of the lines indicate the lowest and highest values CO: 见表 1 See Table 1 HG, DG, CG: 见表 2 See Table 2

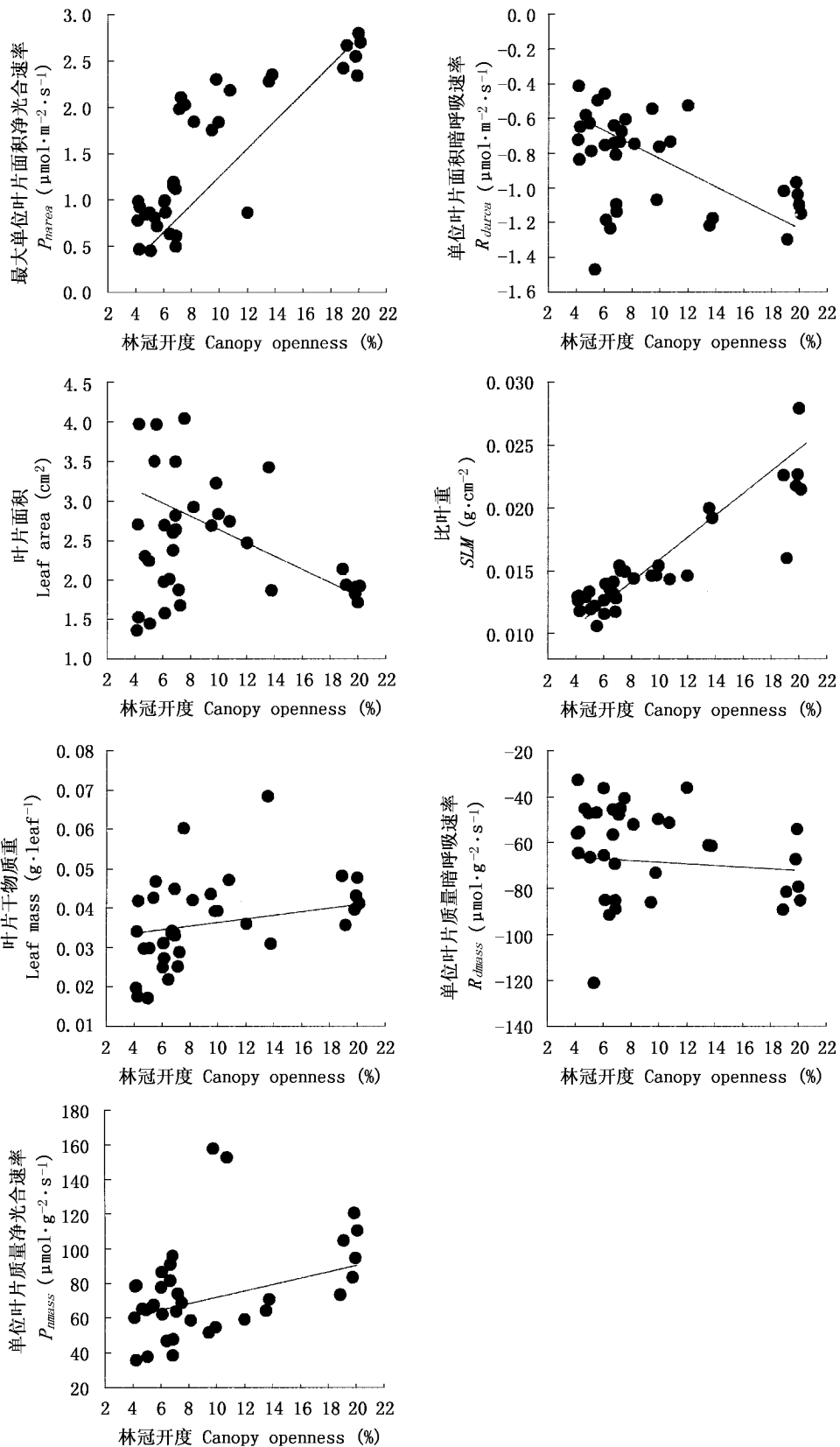


图4 林冠开度与单位叶片面积净光合速率(P_{narea})、单位叶片面积暗呼吸速率(R_{darea})、比叶重(SLM)、单叶叶面积(LA)、单叶干物质重(LM)、单位叶片干物质重的最大净光合速率(P_{nmass})及单位叶片干物质重的暗呼吸速率(R_{dmass})之间的关系

Fig.4 The relationship between canopy openness and P_{narea} / R_{darea} / SLM/ LA/ LM/ P_{nmass} / R_{dmass}

图中每个点为至少五片叶片测量的平均值 The single point in every sub-figure represents the mean value of at least 5 leaves P_{narea} , P_{nmass} , R_{darea} , R_{dmass} , SLM, LA, LM: 见表1 See Table 1

表 3 用 Photoshop 处理的 16 mm 照片与原始的 8 mm 照片用 GLA 软件分析后的部分结果
Table 3 Some results of GLA process of treated 16 mm photo and original 8 mm photo. 16 mm photo was edited by Photoshop to produce a similar 8 mm photo

计算参数 Calculated Parameters	对照 Control	处理 Treatment	差异 Difference (%)
天空面积 Sky area (%)	99.76	99.76	< 1
掩盖面积 Mask area (%)	0.24	0.24	< 1
林冠开度 Canopy openness (%)	13.02	13.29	2.07
位点开度 Site openness (%)	13.02	13.29	2.07
第 4 圈叶面积指数 LAI 4 Ring	2.33	2.38	2.15
第 5 圈叶面积指数 LAI 5 Ring	2.52	2.61	3.57
外辐射总量 Extra (Wm-2)	395.64	395.64	< 1
直射 Above direct	16.58	16.58	< 1
散射 Above diffuse	15.93	15.93	< 1
总量 Above total	32.52	32.52	< 1
直射掩盖 Above direct mask	16.58	16.58	< 1
散射掩盖 Above diffuse mask	15.93	15.93	< 1
掩盖总量 Above total mask	32.51	32.51	< 1
透射直射 Trans direct	4.75	4.9	3.16
透射散射 Trans diffuse	3.41	3.36	1.47
透射总量 Trans total	8.16	8.27	1.35
透射直射总量 Trans direct (%)	28.64	29.56	3.21
透射散射总量 Trans diffuse (%)	21.39	21.11	1.31
透射总量 Trans total	25.09	25.42	1.32

2.4 几个生理生态指标的可塑性排序

按 Bazzaz 和 Wayne (1994) 和 Valladares 等 (2000) 计算的方法对一些指标进行了生态可塑性计算和排序 (表 2), $SLM < HG < R_{darea} < R_{dmass} < DG < LA < LM < P_{nmass} < P_{narea} < CG$ 。形态学指标与生理生态学指标之间差异不显著 ($p > 0.1$)。形态可塑性要略低于生理生态可塑性。

3 讨论

3.1 沿林冠开度银杉幼树茎生长和高生长的适合范围

根据实地的观测,我们将 CO 从 0~7% 定为林下,7%~14% 定为林隙边缘,19%~21% 定为林隙中心。这与文献上确定的范围基本一致 (如:GAP 中心为 9%~23%,GAP 边缘为 3%~11%,林下为 0.4%~2%,Denslow *et al.*, 1990)。

普遍认为 SLM 与树种对光的适应性紧密相关。生长在高光下植物具有较厚的叶片和高的 SLM (Björkman, 1981),这是因为单位叶片的叶绿体数量的增多和光合酶数量的增多造成的。这就导致单位叶片面积的净光合速率增加。一般认为在低光照的情况下,SLM 的变化对整株的相对增长率 (RGR) 起到了非常重要的影响 (Evans & Poorter, 2001),如果

叶片 N 浓度 $Lnca$ (Leaf nitrogen concentration per unit area) 基本不变的情况下 SLM 与整株的相对增长率呈明显的线性相关 (Wright & Westoby, 2001),SLM 的变化在低光下导致 P_{nmass} 的 29% 的变化,而高光下也能导致 P_{nmass} 22% 的变化 (Evans & Poorter, 2001),说明高光下 SLM 的变化也同样十分重要。这些研究结果暗示随着林冠开度的增大银杉整株的相对增长率呈现上升的趋势。许多文献报道了对于一些树种 (包括草本和灌木),其茎生长在林隙边缘较高 (如:糖槭 (*Acer saccharum*) 幼树——Canham (1988) 称之为小林隙适应者;美国的一种草本植物 *Arnica cordifolia* (Young & Smith, 1982); Rubiaceae 科 *Psychotria* 属的 Gap 种 (Valladares *et al.*, 2000))。同样变化趋势的是银杉幼树的高生长,最大值也出现在林隙边缘。对于群落内树种的更新和生长,相对整体生长量而言,争夺光资源无疑是第一位重要的 (Canham *et al.*, 1990; Denslow *et al.*, 1990; Bazzaz & Wayne, 1994)。在林隙边缘出现的最大值的高生长,对于银杉迅速强占光资源的有利位置是非常有利的。

SLM 在林隙中心最高而 HG 在林隙边缘最高,可能暗示银杉幼树在不同光环境下碳同化分配出现差异。也就是在林隙中心银杉幼树将更多的碳同化

资源分配给地下部分(根)。许多文献报道了在林隙中心或全光照下, 相比林下, 茎生物量/根生物量下降(Sims *et al.*, 1994)。这是因为林隙中心出现的高光及伴生的高温、干燥等不良条件造成的, 植物在此种环境下加强地下部分的生长以支持其叶片高的光合作用速率、高的蒸腾作用(Sims & Pearcy, 1994)。

3.2 林下低光环境银杉幼树的适应

相对于林隙中心, 银杉幼树在林下表现出一定的对低光的适应性, 如总体叶面积的增加、单位叶干物质重净光合速率的调整(林下 P_{nmax} 低于林隙中心 17.6%; 而林下 P_{narea} 低于林隙中心 42.4%, $p < 0.05$)、高的树高生长量等等。然而这种适应是有一定限度的。对于不耐阴性树种而言, 林下其高生长及地上茎的生长受抑程度较耐阴树种要强, 造成这种现象的原因主要是幼树所收到的压迫(Suppress)(Lorimer *et al.*, 1988)如碳同化的限制、根系对营养的竞争等等(Sims & Pearcy, 1994)。银杉在林下生长不良的现象还包括幼树的死亡(苗圃地 3 层黑网处理, 3% 全光照, 遮阴处理 8 个月 after 出现死亡, 结果另文发表)、病叶的大量出现(实地观测)、叶片黄化现象的出现(在湖南八面山林下幼树的叶绿素含量为 $4.47 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$, 而林隙中心幼树的叶绿素含量为 $5.62 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$, 结果另文发表)以及可能的对不良环境的抗逆能力低等(Waring, 1987)。

3.3 银杉幼树的生态可塑性

沿林隙林下连续体(Gap-understory continuum)银杉幼树所表现出来的可塑性指标中, 形态学上的可塑性要略低于生理学上的可塑性, 但差异不显著。这一点与一些文献所得的结论不一致(Valladares *et al.*, 2000), 与另一些文献的结果类似(Bazzaz & Wayne, 1994)。产生矛盾的原因可能是所选用的指标不同造成了不同的结果。如假如用树枝数(Branch number)作为形态学上的一个指标的话, 其变异性显著高于大部分的生理指标(Bazzaz & Wayne, 1994)。如果以比叶重为可塑性指标, 在文献(Valladares *et al.*, 2000)银杉属于不耐阴树种的范围内, 在文献(Bazzaz & Wayne, 1994)银杉则属于耐阴树种内。这说明对于树种生态可塑性的调查必须考虑具体的实验地的情况。此外, 比叶重和树高生长表现为较低的变异性, 而冠幅生长和单位叶片面积的净光合速率却表现为较高的变异性, 这与一些文献报道的类似(Valladares *et al.*, 2000)。产生这些现象的生理生态原因有必要进一步深入研究。

因此, 通过这些研究可以知道: 1) 银杉幼树在林隙边缘表现出较好的适应性。对于濒危物种银杉幼树的野外保存, 可以考虑对较为密闭的林分对非目的树种进行适当的疏伐, 使银杉幼树所处的林冠开度在 7% ~ 14% 之间, 以利于银杉幼树在地茎生长和高生长方面加快生长, 当其达到主林冠层后就可以接受非常充足的光资源更加利于其以后的生长和保存。而林隙中心反而不利于银杉的生存和发展, 这是因为往往其伴生树种高生长方面比其快, 在较短时间内郁闭林分进而强烈抑制银杉的生长。同时, 由于野外环境的异质性, 对银杉幼树的生理生态适应性研究必须深入到人工严格控制条件下进行, 才能更深入地研究银杉幼树的生理生态性质, 为该种的人工和野外保存提供更为坚实的理论基础; 2) 综合的生态可塑性指标必须考虑具体的实验地情况, 选取合适的形态学和生理学的因子, 并结合多个相似生长环境下的树种来进行考虑。

参 考 文 献

- Ackerly DD, Dudley SA, Sultan SE, Schmitt J, Coleman JS, Linder CR, Sandquist DR, Geber MA, Evan AS, Dawson TE, Lechowicz MJ (2000). The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. *BioScience*, 50, 979 – 993.
- Bazzaz FA, Wayne PM (1994). Coping with environmental heterogeneity: the physiological ecology of tree seedling regeneration across the gap-understory continuum. In: Caldwell MM, Pearcy RW eds. *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants, Ecophysiological Processes Above- and Below-ground*. Academic Press, New York, 349 – 390.
- Björkman O (1981). Responses to different quantum flux densities. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H eds. *Physiological Plant Ecology I. Responses to the Physical Environment*. Springer-Verlag, Berlin, 57 – 107.
- Boardman NK (1977). Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 28, 355 – 377.
- Canham CD (1988). An index for understory light levels in and around canopy gaps. *Ecology*, 69, 1634 – 1638.
- Canham CD, Denslow JS, Platt WJ, Runkle JR, Spies TA, White PS (1990). Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 20, 620 – 631.
- Chazdon RL, Kaufmann S (1993). Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. *Functional Ecology*, 7, 385 – 394.
- Denslow JS, Schultz JC, Vitousek PM (1990). Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology*, 71, 165 – 179.

- Evans JR, Poorter H(2001). Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*, 24, 765 – 767.
- Givnish TJ(1988). Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15, 63 – 92.
- Logan BA, Barker DH, Demmig-Adams B, Admans WW III (1996). Acclimation of leaf carotenoid composition and ascorbate levels to gradients in the light environment within an Australian rainforest. *Plant, Cell and Environment*, 19, 1083 – 1090.
- Lorimer CG, Frelich LE, Nordheim EV(1988). Estimating gap origin probabilities for canopy trees. *Ecology*, 69, 778 – 785.
- Pacala SW, Canham CD, Saponara J, Silander JA Jr, Kobe RK, Ribbens E(1996). Forest models defined by field measurements. II. Estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs*, 66, 1 – 43.
- Rijkers T, Pons TL, Bongers F(2000). The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology*, 14, 77 – 86.
- Sims DA, Pearcy RW(1994). Scaling sun and shade photosynthetic acclimation of *Alocasia macrorrhiza* to whole-plant performance. I. Carbon balance and allocation at different daily photoflux densities. *Plant, Cell and Environment*, 17, 881 – 887.
- Sims DA, Gebauer RLE, Pearcy RW(1994). Scaling sun and shade photosynthetic acclimation of *Alocasia macrorrhiza* to whole-plant performance. II. Simulation of carbon balance and growth at different photon flux densities. *Plant, Cell and Environment*, 17, 889 – 900.
- Sims DA, Pearcy RW(1991). Photosynthesis and respiration in *Alocasia macrorrhiza* following transfers to high and low light. *Oecologia*, 86, 447 – 453.
- Sipe TW, Bazzaz FA(1995). Gap partitioning among Maples (*Acer*) in central new England: survival and growth. *Ecology*, 76, 1587 – 1602.
- Valladares F, Wright SJ, Lasso E, Kitajima K, Pearcy RW (2000). Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*, 81, 1925 – 1936.
- Walters MB, Reich PB(1999). Research review: low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist*, 143, 143 – 154.
- Wang XQ(汪小全)(1997). *Studies on the Genetic Diversity and Systematic Position of Cathaya argyrophylla, with Additional Reference to the Molecular Systematics of the Pinaceae* (银杉的遗传多样性及系统位置的研究——兼论松科的分子系统学). Ph.D. dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese)
- Waring RH(1987). Characteristics of trees predisposed to die. *BioScience*, 37, 569 – 574.
- Wright IJ, Westoby M(2001). Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalizations across growth forms and growth irradiance. *Oecologia*, 127, 21 – 29.
- Xie ZQ(谢宗强)(1995). *Cathaya argyrophylla*, an endemic species in China, and related studies. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), 3, 99 – 103. (in Chinese with English abstract)
- Xie ZQ(谢宗强)(1999). Gap-regeneration of *Cathaya argyrophylla*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 19, 775 – 779. (in Chinese with English abstract)
- Xie ZQ(谢宗强), Chen WL(陈伟烈)(1999a). Characteristics and succession of the communities of *Cathaya argyrophylla*, an endangered plant. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 23, 48 – 55. (in Chinese with English abstract)
- Xie ZQ(谢宗强), Chen WL(陈伟烈)(1999b). The endangering causes and preserving strategies for *Cathaya argyrophylla*, a plant endemic to China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 23, 1 – 7. (in Chinese with English abstract)
- Xie ZQ(谢宗强), Li QM(李庆梅)(2000). Seed characteristics of endangered plant *Cathaya argyrophylla*. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 82 – 86. (in Chinese with English abstract)
- Young DR, Smith WK(1982). Simulation studies of the influence of understory location on transpiration and photosynthesis of *Arnica cordifolia* on clear days. *Ecology*, 63, 1761 – 1770.

附录:用鱼镜头测定林冠开度等指标的具体实验方法

1 用鱼镜头进行拍摄

按 GLA_{v2} Users Manual 手册上说明进行实地测量,经纬度如上所述,磁偏角为西偏 1°26',实验地附近无铁矿等金属矿。所采用的镜头为 Cannon($F = 16 \text{ mm}$)镜头。

选取能见度良好的阴天进行全天的测量。用三脚架固定相机并用水平仪调整相机到水平位置。镜头高度为选取的银杉叶片的高度(1.3 m 左右)。用经纬仪(长春测量仪器厂)测定磁正南方向,用一根白线贯穿镜头并保持与磁正南方向平行,拍摄下第一张照片作为照片上磁正南方向的标记。将白线取下,在镜头两侧用记号笔做两个小的标志。在随后的拍摄过程中始终将这两个标记与正南方向保持平行。拍摄方式为自动拍摄,在选取的每个部位拍摄 3 ~ 5 张。相片经冲洗后扫描入计算机进行处理和计算。

2 将 16 mm 焦距鱼镜头拍摄的照片转换为 8 mm 的照片的方法

16 mm 焦距鱼眼镜头拍摄的照片与 8 mm 的照片相比缺失了一部分信息,特别是圈 5 和圈 6 大部分的信息($60^{\circ} \sim 90^{\circ}$ 的天顶角, Zenith angle)(图 1)。由于我们目前只有 16 mm 焦距的鱼眼镜头,因此我们想寻找一种方法可以尽量弥补圈 4 和圈 5、6 损失的信息。这样可以充分利用现有的设备调查银杉林内的光状况。

考虑到:1)一般情况下,在林冠下接近水平线处光线透过很少(Canham, personal communication);2)尽管 16 mm 焦距的鱼眼镜头并不能产生整体的 180° 视场角(Field of view, FOV)的照片,其所拍摄的照片沿对角线方向是具有 180° 视场角,因此 16 mm 焦距的鱼眼镜头所拍摄的照片在对角线方向具有完整的信息(Grazer, personal communication)(图 1)一般情况下,林冠下层的不同的天顶角区域,尤其是接近水平方向上的光状况呈一种较为均匀的情况(Canham, 1988)。

因此可以采用 Photoshop 图形处理软件对 16 mm 的照片进行处理,步骤为(图 2)。关键一步在于将处在圈 4、5、6 内对角线处的图象的一部分(随机)进行拷贝,并粘贴到相应的圈区域信息缺失部分,直到填满为止。处理好的 16 mm 照片如图 2d。我们将处理好的照片与原始 8 mm 照片(图 2e)同时用 GLA(Gap light analysis)林冠分析软件进行分析。所得到的结果如下表(表 3)。

采用这种处理方法可以近似地将 16 mm 照片转变为 8 mm 照片,从而可以采用通用的林冠光状况分析软件分析。在较为均匀开度的林冠下,所测得的参数与原始 8 mm 照片相比差异很小。这种处理的方法已经为 GLA 软件的编写者 Canham 和 Grazer 所赞同(Canham and Graze, personal communication)。

责任编辑: 蒋高明 责任编辑: 姜联合