

不同密度红桦幼苗苗冠结构与竞争对 CO₂ 浓度升高的响应

乔匀周¹, 王开运^{1,2}, 张远彬¹

(¹ 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041 ² 华东师范大学, 上海市城市化过程与生态恢复重点实验室, 上海 200062)

摘要 研究了两个种植密度下, 红桦 (*Betula albosinensis*) 苗冠结构特征对 CO₂ 浓度的响应, 在此基础上探讨了 CO₂ 浓度升高对植物竞争压力的影响。结果表明, 冠幅、冠高、苗冠表面积和苗冠体积均受 CO₂ 浓度升高的影响而增加, 但是受密度增加的影响而降低。CO₂ 浓度升高对苗冠的促进效应在低密度条件下大于高密度处理, 高密度条件下苗冠基本特征部分地受到 CO₂ 浓度升高的促进作用。升高种植密度的效应则在高 CO₂ 浓度条件下大于现行 CO₂ 浓度处理。高 CO₂ 浓度和高密度条件下, *LDcpa* (单位苗冠投影面积叶片数)、*LDcv* (单位苗冠体积叶片数) 和苗冠底部枝条的枝角均低于相应的现行 CO₂ 浓度处理和低密度处理, 这主要是由于冠幅和冠高的快速生长所造成的。升高 CO₂ 浓度对枝条长度的影响与枝条在主茎上所处位置有关。总之, 升高 CO₂ 浓度有利于降低增加种植密度对苗冠所带来的负效应, 而增加种植密度降低了升高 CO₂ 浓度的正效应。*LDcpa* 和 *LDcv* 的降低表明, 红桦在升高 CO₂ 浓度和种植密度的条件下, 会作出积极的响应, 从而缓解由于生长的增加所带来的竞争压力的增加。

关键词 苗冠结构; 竞争压力; CO₂ 浓度升高; 种植密度; 红桦 (*Betula albosinensis*)

文章编号: 1000-0933 (2007) 04-1333-10 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Responses of crown architecture and competition of birch seedlings (*Betula albosinensis*) to enriched CO₂ under different planting densities

QIAO Yun-Zhou¹, WANG Kai-Yun^{1,2}, ZHANG Yuan-Bin¹

¹ Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, P. O. Box 416, Chengdu 610041, China

² Shanghai key laboratory of urbanization processes and ecological restoration, East China Normal University, Shanghai 200062, China

Acta Ecologica Sinica, 2007, 27 (4): 1333 ~ 1342.

Abstract: Crown structure and competition of red birch seedlings were studied after one year exposure to ambient (AC) and elevated (EC) CO₂ concentration under Low (LD) and high (HD) planting density. Crown width, crown depth, branch number, branch angle and length were measured and derivative indices such as crown surface area, crown volume, leaf number and distribution were also examined. Crown width, crown depth, crown surface area and crown volume were all stimulated by elevated CO₂ and reduced by elevated planting density. The results showed that the effect of elevated CO₂ was higher under low planting density than under high density and the effect of elevated planting density was greater under

基金项目 国家自然科学基金重大研究计划资助项目 (90202010, 90511008) 中芬国际合作资助项目 (0211130504) 和中国科学院“百人计划”资助项目 (01200108B) 国家自然基金资助项目 (0471378)

收稿日期 2006-04-03; **修订日期** 2006-12-13

作者简介 乔匀周 (1978 ~), 男, 博士, 山东泗水人, 主要从事植物生态学、全球变化生态学研究。E-mail: yunzhouqiao@hotmail.com

* **通讯作者** Corresponding author. E-mail: wangky@cib.ac.cn

Foundation item The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 90202010, 90511008); Sino-Finland International Cooperative Project (No. 30211130504); the Program of 100 Distinguished Young Scientists of Chinese Academy of Sciences (No. 01200108B)

Received date 2006-04-03; **Accepted date** 2006-12-13

Biography QIAO Yun-Zhou, Ph. D., mainly engaged in plant ecology and global change ecology. E-mail: yunzhouqiao@hotmail.com

elevated than under ambient CO₂. *LDcpa* (leaf number per unit projected crown area), *LDcv* (leaf number per unit crown volume) and branch angles from the bottom branch group of tree crown were negatively affected by both elevated CO₂ and planting density. Effect of elevated CO₂ on branch length was related to branch position on the main stem. In conclusion, elevated plant density could reduce the positive effect of elevated CO₂ and the addition of elevated CO₂ might alleviate the negative effect of elevated plant density on crown features. The smaller *LDcpa* indicated that leaves were less overlapped and self-shaded under elevated CO₂, and the lower *LDcv* suggests that leaves in crown under elevated CO₂ were less crowded than that under ambient CO₂. Thus conclusion could be drawn that competitive pressure in crown was prone to be alleviated but not intensified through the effect of elevated CO₂, due to the fast extending of crown width and crow depth resulted from stimulated growth.

Key words : crown architecture ; competition ; elevated CO₂ ; plant density ; birch *Betula albosinensis*)

大气 CO₂ 浓度自工业革命以来逐年升高,而且将会以 1.8 μmol·mol⁻¹·a⁻¹ 的速度继续升高^[1],预计到本世纪末大气中 CO₂ 浓度将增加到约 700μmol·mol⁻¹^[2,3],因而该领域的研究日益受到重视。目前,CO₂ 浓度升高领域的研究主要集中在生长^[4]、光合^[5]、呼吸^[6,7]和养分吸收^[8]方面,CO₂ 浓度升高对植物苗冠结构的影响的研究甚少^[9,10]。

苗冠的结构主要由冠幅、冠高、枝条特征(枝角、枝长、枝条数)和叶分布特征(叶片数目、叶面积、叶片排列与分布方式)组成。由于它不仅影响到太阳辐射的截获,还影响到截获光能向生物量的转化,因此在决定森林功能和生产力方面具有决定意义^[1]。即便如此,研究森林植物对大气 CO₂ 浓度升高的响应时,苗冠结构却没有受到足够的重视^[10]。过去的研究表明,升高 CO₂ 浓度可以促进冠高、节间长度的生长^[4],枝条数目的增加^[2]。但也有不同结果认为,升高 CO₂ 浓度不影响枝角^[11]、枝条长度与数目^[3]、节间长度^[4]。这些结果主要是在研究植物生长对 CO₂ 浓度升高的响应时提到的,只有 Gielen 等^[4]对植物苗冠结构对 CO₂ 浓度升高的响应作过专门研究。

此外,上述研究大多是在单一密度条件下的研究结果,在研究植物对 CO₂ 浓度升高的响应时没有考虑密度效应。植株密度是影响苗冠结构的重要因子之一,因为它通过对生长、生物量分配、光能截获、物质运输的影响,进而影响冠幅、冠高、枝条和叶片的生长,影响枝条的伸展和叶片的分布。同时,自然界的树木又是生长在不同密度下、受着邻近同种和异种植株影响,因而本研究将不同密度条件下的红桦作为研究对象。在研究植物对 CO₂ 浓度升高的响应时,研究人员结合温度升高^[5], O₃ 增加^[6], UV-b 辐射^[7], 干旱胁迫^[8]和养分状况^[9~20]进行了大量研究。结合密度的研究仅仅指出了 CO₂ 浓度升高导致的生长的增加量在高密度条件下比低密度条件下小^[1~23]。然而,不同密度条件下苗冠结构对 CO₂ 浓度升高的响应很少有报道^[4, 24]。

本研究利用封顶式控制环境生长室研究了红桦幼苗苗冠结构在不同种植密度条件下对 CO₂ 浓度升高的响应。主要解决的问题是 CO₂ 浓度升高对红桦幼苗的苗冠结构是否有显著影响?如果有影响,这种影响在不同密度条件下有什么结构上的反应?苗冠结构的改变会引起植物竞争压力怎样的反应?为了回答这些问题,实验过程中和结束时测量了红桦幼苗冠幅、冠高、枝条数目、枝角、枝长、叶片数目,并设计了苗冠表面积、体积、叶片分布密度等反应植物生长和竞争压力的指标。本研究假定:(i) 红桦苗冠结构对 CO₂ 浓度升高的响应依密度变化而不同;(ii) 由于对生长的促进,CO₂ 浓度升高条件下,苗冠中叶片的重叠(自遮荫)程度和拥挤程度会加重。

1 材料与方法

1.1 实验地点、树种与种植条件

实验于 2004 年在中国科学院成都生物研究所茂县生态站(31°41'07"N,103°53'58"E,1800m)的 6 个控制环境生长室中进行。地处青藏高原东缘横断山系北段高山峡谷地带的长江重要支流岷江上游中部,是对全球

变化敏感地区之一^[5],年均温8.6℃,年均降水量919.5 mm,年均蒸发量795.8 mm,年均日照时数1139.8 h,年无霜期200 d左右。2004年实验期间,环境的平均CO₂浓度是360 μmol·mol⁻¹。

封顶式生长室由下部近似圆柱体和上部近似球缺两部分构成。生长室的主体骨架材料是不锈钢矩管和圆管。生长室下部圆柱体由11个面构成,每面长1.0 m,高2.0 m,用8 mm厚的浮法玻璃(透光率约85%)密封。圆柱体的正北面与制冷-加热系统连接,此圆柱面的上部为进风口(Φ0 cm×20 cm),下部为循环风入口(Φ0 cm×20 cm),风管均为镀锌螺纹管(Φ32 cm,浙江余姚),且在新风和循环风风管内装有调节风量的手动控制阀。紧邻进出风口靠西的圆柱体面作为进出生长室的门(双层中空PVC板,高1.5 m,宽0.8 m)。生长室的上部是封闭的球缺,高1.5 m,用10 mm厚的双层中空PVC板(透光率约80%)密封。生长室底面面积约9.35 m²,内部总体积约24.5 m³。另外,为了维持生长室的气压平衡和避免特殊事件(如停电、空调故障)时生长室内空气温度过高,在球缺的顶部装有2个自垂式单向开启调压扇(Φ0 cm×30 cm)和1个手动窗口(Φ40 cm)。

实验采用红桦(*Betula albosinensis*)幼苗为研究对象,因为它是川西亚高山暗针叶林的建群种之一,也是暗针叶林的先锋树种,对于森林功能、生产力和采伐迹地的恢复具有重要意义。实验所用的一年龄红桦幼苗由四川农业大学苗圃中心提供,选择健康、大小一致的个体,于2003年3月20日移植到生长室的栽培箱(60×70×40 cm³)中。栽培箱的填充土壤取自30年生的天然桦木林,粉碎、过筛后用于红桦幼苗的栽培实验。栽培箱沿生长室内侧排列。升高CO₂浓度的处理全生育期维持比周围环境高(50±25) μmol·mol⁻¹,现行CO₂浓度的处理则维持与周围环境一致。

1.2 实验设计

实验采用二因素二水平裂区设计(表1),CO₂浓度共设两个水平,即现行CO₂浓度(ambient CO₂ concentration, AC)和升高CO₂浓度(elevated CO₂ concentration, AC+(50±25) μmol·mol⁻¹, EC),每个CO₂浓度重复两次。另外,每个CO₂浓度下设两个种植密度,84株·m⁻²(高密度, high density, HD)和28株·m⁻²(低密度, low density, LD),每个密度重复两次。

1.3 测量与计算

冠幅、冠高、枝条数目、叶片数目与枝条、叶片的分布分别于5月1日,6月28日,8月11日和10月21日进行了测量。相关参数的意义与计算方法如下:

冠幅的测量通常有3种方法,分别是冠幅的最长轴和与最长轴垂直方向的两个长度,苗冠的最长轴和最短轴的长度,任意两个垂直方向的轴长。本文把苗冠的横截面看作椭圆,采用第一种测量方法(图1)。

冠高是从树顶端到苗冠最低端延主茎的长度。苗冠的低端是指苗冠最底端一个活枝条在主茎上所处的位置(图1)。

苗冠投影面积(Projected crown area, Cpa)被看作椭圆形(图1),因而计算为:

Cpa = \frac{\pi \times a \times b}{4}

式中,a为长冠幅,b为短冠幅。

苗冠表面积(Crown surface area, Csa)和苗冠体积(Crown volume, Cv)采用Avery和Burkhart的方法计算^[6]。位于苗冠表面的叶片是截获光能最多的叶片,是光合活性最高的叶片分布的主要区域,也是吸收和释放CO₂最重要的叶片,所以苗冠表面积是反应植物生长的重要指标。把它看作一个底面为椭圆的圆锥体,因而采用的计算公式是:

Ca = \frac{\pi D}{2} \sqrt{L^2 + (\frac{D}{2})^2}

表1 实验设计与处理代号

Table 1 Experimental design and symbols for treatments		
处理代号 Symbols for treatments	CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration	种植密度 Plant density (plant·m ⁻²)
ACLD	现行 CO ₂	28
ACHD	Ambient CO ₂	84
ECLD	升高 CO ₂	28
ECHD	Elevated CO ₂	84

相应地,苗冠体积计算为:

$$C_v = \pi \frac{D^2 L}{12}$$

基于上述计算方法,本文设计了‘单位苗冠投影面积’和‘单位苗冠体积内的叶片数目’两个指标,以评价植物冠层的竞争压力。单位苗冠投影面积上的叶片数目 (LD_{cpa}) 可以表示叶片在苗冠中的重叠和相互遮荫程度,单位苗冠体积内的叶片数目 (LD_{cv}) 反应了叶片在冠层内部的拥挤程度。尽管这两个指标忽略了单个叶片面积的影响,但在一定程度上仍可以反应树木冠层内部的竞争压力。

$$LD_{cpa} = \frac{n}{C_{pa}}$$

$$LD_{cv} = \frac{n}{C_v}$$

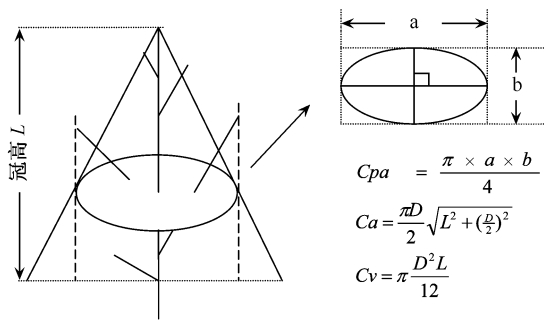


图1 苗冠的测量及计算方法示意图

Fig. 1 Sketch map on methods of crown measurement and calculation of relative indices

枝角与枝长于 10 月 21 日收获时测定,为简化数据的处理,假定从苗冠基部向上每 3 个枝条 (绕主干 360 度) 为 1 组,这 3 个枝条角度的平均值用来代替该组所有枝条与主茎的夹角。

1.4 统计分析

实验各处理间差异分析采用单因素方差分析 (One-way ANOVA),对于存在差异的数据,采用 LSD 法比较各处理间差异。

2 结果与分析

2.1 CO₂ 浓度与密度对苗冠基本特征的影响

大多数苗冠基本特征 (图 2 和表 4) 在低密度条件下受到 CO₂ 浓度升高的促进作用,高密度条件下则只是部分地受到促进作用,而且随种植密度密度升高,CO₂ 浓度升高对苗冠生长的促进作用有所降低。CO₂ 浓度升高后,从 5 月 1 日到 10 月 21 日,冠幅和冠高在低密度条件下分别增加了约 7.0, 4.6, 19.8, 23.5 cm 和 6.0, 9.2, 32.7, 14.0 cm (ECLD-ACLD,图 1-a,-c,表 4),在 高密度条件下则仅在 7 月 28 日 (4.4 cm), 10 月 21 日 (4.2 cm) 和 5 月 1 日 (4.2 cm)、8 月 11 日 (6.8 cm)、10 月 21 日 (0.5 cm,ECHD-ACHD) 显著增加。苗冠表面积 C_v 和苗冠体积 C_a 与冠幅、冠高表现基本一致 (图 2-e,-f,表 4)。此外,这些由 CO₂ 浓度升高导致的指标的增加量在 高密度条件下都小于低密度处理。

苗冠基本特征受密度升高的影响而降低,但升高栽培密度的同时增加 CO₂ 供应,有利于减轻密度增加的负效应。图 2 和表 4 中,冠幅、冠高 C_{pa} 、 C_a 和 C_v 均被 HD 所降低,而且这种降低在现行 CO₂ 浓度条件 (ACLD-ACHD) 下要小于 CO₂ 浓度升高的处理 (ECLD-ECHD)。从处理 ACLD 到 ACHD,这 5 个指标均不同程度地被升高了的种植密度所降低。随着 CO₂ 浓度升高 (从 ACHD 到 ECHD),这些指标又有增加。因此,CO₂ 浓度升高,可以在一定程度上弥补增加种植密度对苗冠的负效应。

2.2 CO₂ 浓度与密度对叶片分布的影响

单株叶片数从实验初期逐渐升高,到 8 月 11 日达到最大,此后由于叶片凋落而逐渐降低。 (图 3-a)。实验初期,升高 CO₂ 浓度使叶片数目在低密度和高密度条件下分别增加了 9 ~ 50 片和 7 ~ 30 片。实验后期,升高 CO₂ 浓度使叶片数目则分别减少 16 和 13 片。另外,增加种植密度,在现行 CO₂ 浓度下叶片数目减少 22 ~ 110 片,在升高 CO₂ 浓度下减少更多,达到 25 ~ 139 片 (图 3-a)。

两个苗冠叶片密度和用来描述叶片在红桦幼苗苗冠内的分布。前者表示苗冠中叶片自遮荫的程度,后者表示苗冠中叶片的拥挤程度。 LD_{cpa} 和 LD_{cv} 在整个实验过程中逐渐降低 (图 3-b,-c)。另外,二者均被升

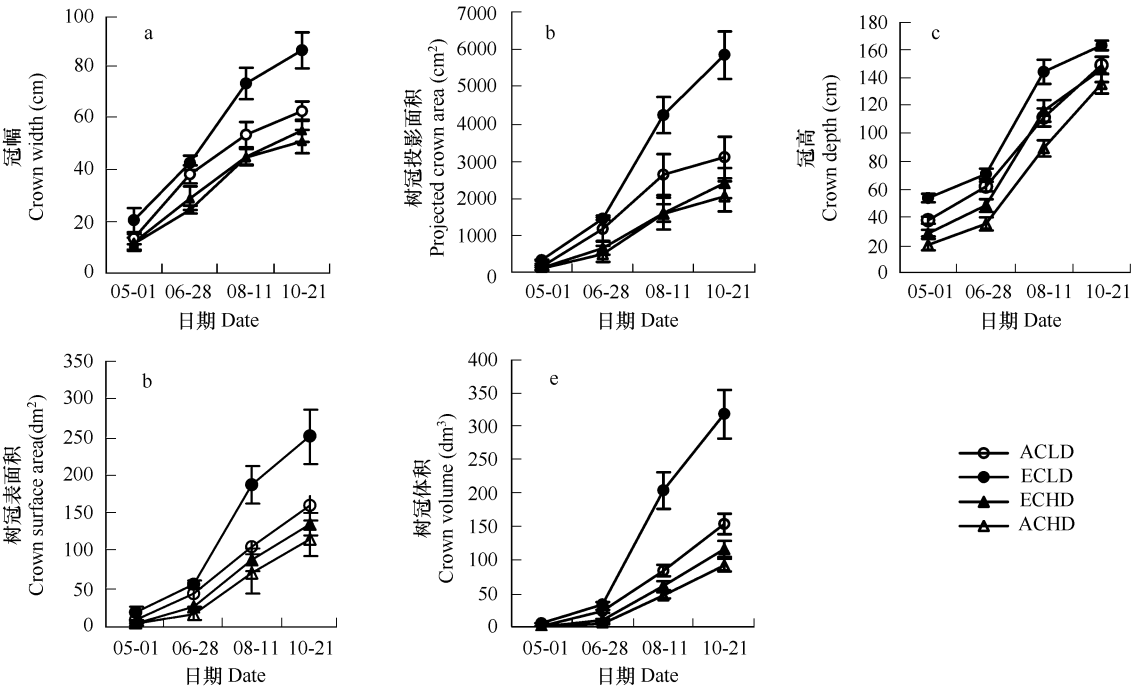


图2 各处理对红桦幼苗冠幅 (a) 苗冠投影面积 (b) 冠高 (c) 冠表面积 (d) 和冠体积 (e) 的影响

Fig.2 Crown width (a), crown projected area (b), crown depth (c), crown surface area (d) and crown volume (e) of red birch seedlings affected by the four treatments

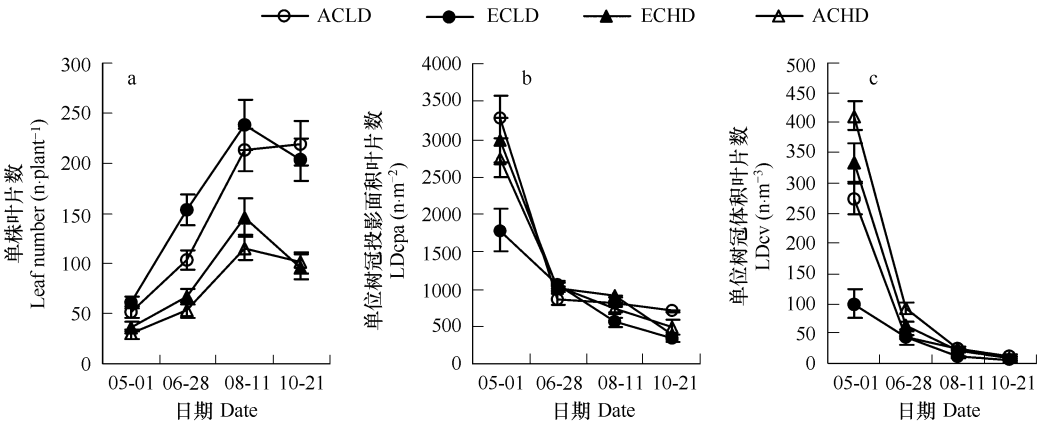


图3 升高 CO₂ 浓度和种植密度对单株叶片数目、叶片空间分布密度的影响

Fig.3 Leaf number and leaf density affected by elevated CO₂ and planting density

高了的 CO₂ 浓度显著降低 图 3-b,-c), 两个密度下表现基本一致。该现象说明,CO₂ 浓度升高在促进植物生长的同时,不但没有促进反而降低了单株苗冠内叶片自遮荫和拥挤的程度。同样,种植密度升高所产生的效应与 CO₂ 浓度升高的效应是一致的。在图 3-b 和 c 中,从 7 月份开始,由于冠幅和株高的迅速生长,使得 LDcpa 和 LDcv 的绝对值减小,因而使处理间的数值差缩小,但仍然表现出上述趋势。

2.3 CO₂ 浓度与密度对枝角的影响

主茎枝条与主茎的夹角延主茎由下而上逐渐减小 图 4)。每组枝条代表延主茎向上相邻三个枝条。各处理间只有前四组枝条的枝角间存在显著差异 (表 2)。CO₂ 浓度和种植密度的升高均可显著降低植株下部枝条的枝角。处理 ACLD 和 ACHD 第 1 至 4 组枝条的枝角大约是 70.8、59.5、55.3、49.5°和 57.1、47.5、47.3、48.9°。ECLD 使第 2 组枝条的枝角显著降低了 9.2°,ECHD 使第 3 和第 4 组枝条的枝角显著降低了 10°

和 12.3°。它们也降低了其它枝组的枝角,尽管没有达到显著水平(表 3)。现行 CO₂ 浓度条件下,栽培密度的升高显著降低了第 2 和第 4 组枝条的枝角 (ACLD-ECHD),升高 CO₂ 浓度条件下显著降低了第 1 至 3 组枝条的枝角 (ECLD-ECHD,表 3)。

2.4 CO₂ 浓度与密度对枝条数目与枝长的影响

单株枝条数目随生育期推进逐渐增加(图 5-a)。在两种种植密度下,CO₂ 浓度的升高在 8 月 11 日和 10 月 21 日的测量中均显著增加了枝条数目。在两个 CO₂ 浓度下,低密度的枝条数目均显著高于高密度处理。

枝条长度对 CO₂ 浓度和密度的响应延主茎由下而上表现不同(图 5-b)。在两种种植密度下,苗冠上部的枝条在升高 CO₂ 浓度条件下均高于周围环境 CO₂ 浓度的处理,而下部枝条则相反。种植密度的增加在两种 CO₂ 浓度下均显著降低了枝条长度。

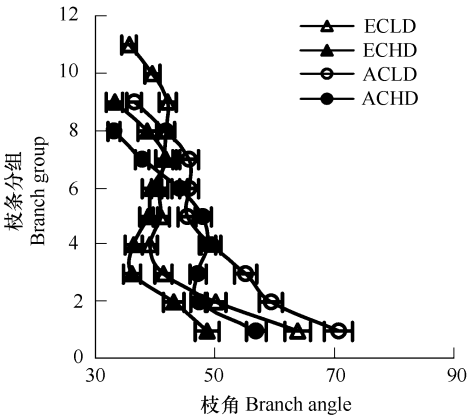


图 4 升高 CO₂ 浓度和种植密度对枝条与主茎夹角(枝角)的影响

Fig. 4 Zenith angles of the first order branch from bottom to top of tree crown

表 2 9 组枝条枝角的单因素方差分析结果

Table 2 One-way ANOVA results of 9 group branches					
枝组编号 Group No.	平方和 SS	相伴概率 P	枝组编号 Group No.	平方和 SS	相伴概率 P
1	1232.169	0.018 *	2	600.623	0.011 *
3	555.603	0.042 *	4	554.440	0.046 *
5	157.630	0.393	6	169.680	0.367
7	307.124	0.461	8	408.981	0.474
9	830.167	0.106			

表 3 CO₂ 浓度和种植密度对枝角的影响

Table 3 Branch angles (°) of different branch group affected by elevated CO ₂ and planting density				
处理 Treatment	枝条分组 Branch group			
	第 1 组 Group 1	第 2 组 Group 2	第 3 组 Group 3	第 4 组 Group 4
ACLD	70.8 ± 3.2ac	59.5 ± 1.6c	55.3 ± 2.5a	49.5 ± 1.8bc
ECLD	64.0 ± 3.1 a	50.3 ± 2.1a	41.6 ± 2.0a	39.3 ± 3.2abc
ACHD	57.1 ± 2.8bc	47.5 ± 1.5b	47.3 ± 2.3a	48.9 ± 2.0c
ECHD	48.9 ± 2.4 b	43.3 ± 1.8b	36.3 ± 1.7b	36.6 ± 1.6a

3 讨论

CO₂ 浓度升高对木本植物生长的促进作用已被很多研究所证实。一些综述性文章表明,CO₂ 浓度加倍会使生物量增加 30% ~ 40% [1,12, 27]。CO₂ 浓度升高对枝条长度和叶面积生长的促进作用也有报道 [6, 28]。CO₂ 浓度升高对苗冠特征的影响的研究尽管很少,但也有报道 [6, 24]。基于前人的研究结果,本文提出了两个假设:() 红桦苗冠结构对 CO₂ 浓度升高的响应依密度变化而不同; (i) 由于对生长的促进,CO₂ 浓度升高条件下,苗冠中叶片的重叠(自遮荫)程度和拥挤程度会加重。

与第一个假设相一致,CO₂ 浓度和种植密度对苗冠特征参数的影响是相互影响的。以冠幅为例,在 4 次测量中,CO₂ 浓度升高均显著促进了冠幅的生长,种植密度的增加则显著降低了冠幅的生长(表 4 和图 2-a)。周围环境 CO₂ 浓度条件下,处理 ACHD 的冠幅显著低于 ACLD。在 ACHD 的基础上升高 CO₂ 浓度,也就是 ECHD 的冠幅显著高于 ACHD。从而可以得出结论,CO₂ 浓度和种植密度对苗冠特征参数的影响是相互影响

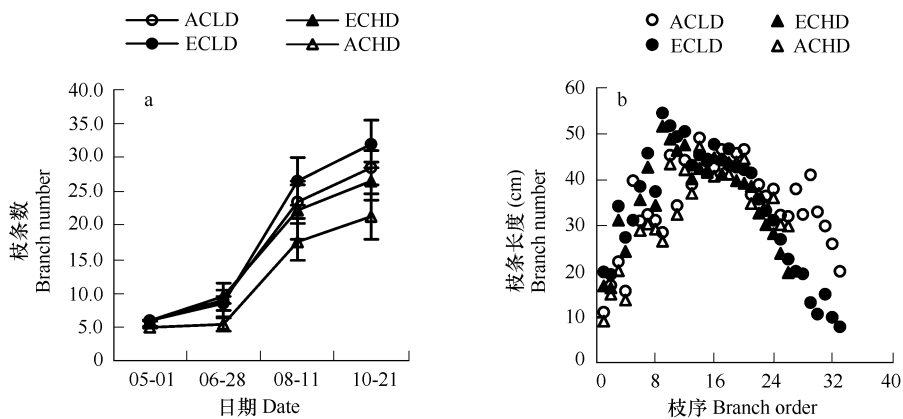


图5 枝条数目增长动态 (a) 与 2004 年 10 月 21 日枝条长度延主茎的分布 (b)

Fig. 5 Dynamics of branch number (a) and branch length distribution along the main stem on Oct. 21st, 2004 (b)

表 4 不同种植密度条件下 CO₂ 浓度升高对苗冠特征的影响

调查项目 Investigating items		处理 Treatments	调查日期 Investigating date			
			5 月 1 日 1-May	6 月 28 日 28-Jun	8 月 11 日 11-Aug	10 月 21 日 21-Oct
冠幅 Crown width (m)		ACLD	13.8 ± 1.3a	38.4 ± 3.5a	53.9 ± 4.9a	62.9 ± 3.8a
		ECLD	+7.0b	+4.6b	+19.8b	+23.5b
		ECHD	-1.6ac	-9.2c	-8.6c	-7.5c
		ACHD	-2.1c	-13.6d	-8.8c	-11.7d
苗冠投影面积 Cpa (m ²)		ACLD	158.2 ± 10.2a	1186.7 ± 346.7a	2636.0 ± 353.0a	3105.8 ± 381.5a
		ECLD	+182.9b	+273.3b	+1613.6b	+2754.0b
		ECHD	-34.5c	-517.1c	-1027.6c	-696.5c
		ACHD	-49.3d	-678.3c	-1045.2c	-1048.0d
冠高 Crown depth (m)		ACLD	38.0 ± 2.6a	62.0 ± 3.5a	111.8 ± 6.5a	149.5 ± 6.0a
		ECLD	+6.0b	+9.2b	+32.7b	+14.0b
		ECHD	-9.3c	-13.3c	+4.7a	-3.2a
		ACHD	-17.5d	-16.6c	-22.1c	-13.7c
苗冠表面积 Ca (lm ²)		ACLD	8.7 ± 2.0a	44.0 ± 3.4a	105.0 ± 7.9a	160.2 ± 12.5a
		ECLD	+10.1b	+12.2b	+82.7b	+90.6b
		ECHD	-2.8c	-18.0c	-16.1c	-24.1c
		ACHD	-4.4c	-27.2d	-11.6c	-43.5d
苗冠体积 Cv (lm ³)		ACLD	1.9 ± 0.3a	23.9 ± 2.1a	85.0 ± 8.4a	154.8 ± 15.4a
		ECLD	+4.2b	+10.5b	+120.6b	+164.6b
		ECHD	-0.8c	-13.1c	-22.5c	-37.3c
		ACHD	-1.2d	-18.2d	-27.3c	-61.6d

的。同样地,实验中观测到的苗冠投影面积、冠高、苗冠表面积和苗冠体积都支持本文的第一个假设。

根据第二个假设,CO₂ 浓度升高各处理中,苗冠内叶片的重叠程度和拥挤程度应该显著高于现行 CO₂ 浓度的处理。本文分别采用叶片分布密度指标 *LDcpa* 和 *LDcv* 描述叶片重叠 (自遮荫) 程度和拥挤程度。在 CO₂ 浓度升高的处理中,*LDcpa* 和 *LDcv* 显著低于周围环境 CO₂ 浓度的处理 (图 3-b,-c)。*LDcpa* (图 3-b) 的降低表明,CO₂ 浓度的升高有利于降低叶片的重叠和自遮荫程度,*LDcv* (图 3-c) 的降低则表明 CO₂ 浓度的升高有利于降低叶片的拥挤程度。这一事实直接否定了本文的第二个假设。此外,CO₂ 浓度的升高对冠幅、冠高的促进和对枝角的降低均表明,CO₂ 浓度的升高条件下的植株会作出积极的响应,通过冠幅、冠高迅速生长和枝角的降低获取更多的空间资源,从而降低由于生长的增加而带来的竞争的加剧。因此可以得出结论,CO₂ 浓度升高条件下,单株苗冠内的竞争压力会减弱而不是增强。

CO₂ 浓度升高条件下,单株树冠内叶片密度 图 3-b,c) 的降低可能有以下原因: (i) 叶片数目减少; (ii) 树冠投影面积 *Cpa* 和树冠 *Cv* 的增加; (iii) 叶片数目和 *Cpa*、*Cv* 都增加,但是后者比前者增加的程度小。第 1 种解释只适用于最后一次测量中, ECLD 和 ECHD 的叶片数目分别比 ACLD 和 ACHD 少 16 和 13 片,处理 ECLD 和 ECHD 在 5 月 1 日、6 月 28 日和 8 月 11 日的叶片数目均多于现行 CO₂ 浓度的处理 图 3-a)。这个现象与 Kellomäki 和 Wang 的研究结果一致^[3]。第 2 个解释在四次测量中都是适合的,CO₂ 浓度升高各处理的 *Cpa* 和 *Cv* 均小于现行 CO₂ 浓度的处理。第 3 种解释适用于前 3 次测量中,此时叶片数目、*Cpa* 和 *Cv* 均受到 CO₂ 浓度的促进作用而增加,叶片分布密度的下降只能是由于叶片数目增加的程度小于 *Cpa* 和 *Cv* 的增加程度造成的。根据上述解释得出两个结论: (i) 叶片分布密度 *LDcpa* and *LDcv* 的下降是由于 *Cpa* 和 *Cv* 受到 CO₂ 浓度升高的促进作用,以及前期叶片数目的增加程度小于 *Cpa* 和 *Cv*,和后期叶片数目少于现行 CO₂ 浓度的处理。 (ii) CO₂ 浓度升高导致的冠幅和冠高的迅速生长有利于减轻红桦幼苗由于生长的增加而导致的竞争压力的增大。

LDcpa 和 *LDcv* 分别是叶片数与 *Cpa* 和 *Cv* 的商。各处理中二者均表现为随时间而降低 图 3-b,-c 和表 4)。 *LDcpa* 和 *LDcv* 的随时间的下降是由于 *Cpa*、*Cv* 随时间的推进快速生长,而叶片数目增加速度相对较慢,加之生长季节后期由于叶片凋落导致叶片数目下降。以 ECLD 为例,从 5 月 1 日至 8 月 11 日,后一次测量时叶片的增加率分别是 52.46%、54.54% 和 14.29%,然而 *Cpa* 和 *Cv* 相对应的增加率分别为 328.00%、191.06%、37.89% 和 466.20%、496.2%、55.5%。也就是说 *Cpa* 和 *Cv* 的累积生长高于叶片数目。后期随着叶片的凋落,*LDcpa* 和 *LDcv* 继续降低,直至生育期结束。其余 3 个处理均具有同样规律。

枝条长度受 CO₂ 浓度升高的影响,但是枝条长度对 CO₂ 浓度升高响应的方向和程度与枝条在主茎上的位置和种植密度相关 图 5-b,图 6)。图 6-a 和图 6-b 中的直线是 CO₂ 浓度升高导致的枝条长度的增加率与枝条位置的线性回归关系。可以看出,枝长增加率在低密度条件下从 50% 降低到 -60%,在高密度条件下从 50% 降至 -20% 左右。两个密度之间回归方程的差异说明,CO₂ 浓度对枝条长度的影响不只与枝条位置有关,还与红桦幼苗所处的种植密度有关。如果假定延主茎由上而下的枝条,由于所经历生长时间越来越长,所经历的 CO₂ 熏蒸时间也不同,因此这种负线性关系可以由 Poorter 所综述提出的“时间依赖”性所解释。该现象是指随着处理时间的延长,CO₂ 浓度对生长速率的促进效应逐渐消失。Poorter^[6] 所给出的对时间依赖性的解释可以很好地用来解释枝条长度的这种反应。

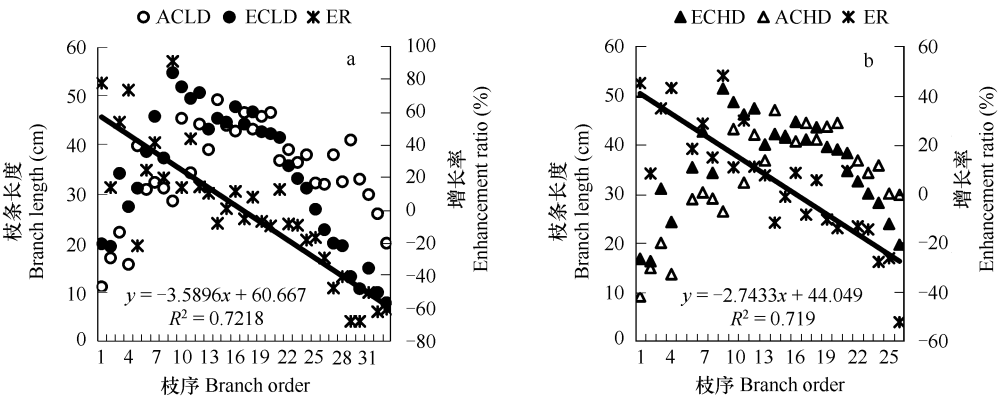


图 6 低密度 (a) 和高密度 (b) 红桦枝条长度对 CO₂ 浓度升高的反应

Fig. 6 Responses of branch lengths to elevated CO₂ under low (a) and high (b) planting densities

4 结论

CO₂ 浓度和种植密度共同影响红桦幼苗的苗冠结构。低密度条件下 CO₂ 浓度对苗冠结构基本特征的影响比高密度条件下的影响大。CO₂ 浓度升高条件下增加种植密度对苗冠基本特征的影响大于现行 CO₂ 浓度的处理。在种植密度增加的同时,升高生长环境中 CO₂ 浓度,有利于减轻密度增加对苗冠结构的负效应。CO₂

浓度升高条件下 LD_{cpa} 和 LD_{cv} 的降低表明,红桦单株苗冠内叶片重叠 (自遮荫) 和拥挤程度下降而不是升高。该现象说明,CO₂ 浓度升高导致的冠幅和冠高的加速生长有利于减轻苗冠内竞争压力的增大。

References :

[1] Mendelsohn R, Rosenberg N J. Framework for integrated assessments of global warming impacts. *Climatic Change*, 1994, 28 (1) :15 –44.

[2] Hunt R, Hand D W, Hannah M A, *et al.* Response to CO₂ Enrichment in 27 Herbaceous Species. *Functional Ecology*, 1991, 5 (6) :410 –421.

[3] IPCC :Climate Change 2001. In :Hounhton, J. T. , Y. Ding, D. J. Griggs, M. Noguer, P. J. van der Linder, X. Dai, K. Maskell & C. A. Johnson eds. The Scientific Basis. Cambridge :Cambridge University Press, 1 –83.

[4] Rogers H H, Thomas J F, Bingham G E. Response of agronomic and forest species to elevated atmospheric carbon dioxide. *Science*, 1983, 220 (4595) :428 –429.

[5] Long S P, Drake B G. Photosynthetic CO₂ assimilation and rising atmospheric CO₂ concentrations. In :crop photosynthesis :spatial and temporal determinants (eds Baker NR, Thomas H). New York :Elsevier, 1992. 69 –107.

[6] Anthor J S, Koch, G W, Bloom A J, CO₂ inhibits respiration in leaves of *Rumex crispis* L. *Plant Physiology*, 1992, 98 (4) :757 –760.

[7] Thomas R B, Griffin K L. Direct and indirect effects of atmospheric carbon dioxide enrichment on leaf respiration of *Glycine max* (L.) Merr. *Plant Physiology*, 1994, 104 (2) :355 –361.

[8] Berntson G M, Rajakaruna N, Bazzaz F A. Growth and nitrogen uptake in an experimental community of annuals exposed to elevated atmospheric CO₂. *Global Change Biology*, 1998, 4 (6) :607 –626.

[9] Gielen B, Calfapietra C, Claus A, *et al.* Crown architecture of *Populus* spp. was differentially modified by free-air CO₂ enrichment (POPFACE). *New Phytologist*, 2002, 153 (1) :91 –99.

[10] Pritchard S G, Rogers H H, Prior A, *et al.* Elevated CO₂ and plant structure :a review. *Global Change Biology*, 1999, 5 (7) :807 –837.

[11] Monteith J L. Principles of environmental physics. Edward Arnold, London, 1973.

[12] Ceulemans R, Mousseau M. Effects of elevated atmospheric CO₂ on woody plants. *New Phytologist*, 1994, 127 (3) :425 –446.

[13] Barton C V M, Jarvis P G. Growth response of branches of *Picea sitchensis* to four years exposure to elevated atmospheric carbon dioxide concentration. *New Phytologist*, 1999, 144 (2) :233 –243.

[14] Kubiske M E, Pregitzer K S, Mikan C J, *et al.* *Populus tremuloides* photosynthesis and crown architecture in response to elevated CO₂ and soil N availability. *Oecologia*, 1997, 110 (2) :328 –336.

[15] Morison J I L, Lawlor D W. Interactions between increasing CO₂ concentration and temperature on plant growth. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22 (6) :659 –682.

[16] Rebbeck J, Scherzer A J. Growth responses of yellow-poplar (*Liriodendron tulipifera* L.) exposed to 5 years of O₃ alone or combined with elevated CO₂. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25 (11) :1527 –1537.

[17] Zhao D, Reddy K R, Kakani V G, *et al.* Growth and physiological responses of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) to elevated carbon dioxide and ultraviolet-B radiation under controlled environmental conditions. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26 (6) :771 –782.

[18] Ward J K, Tissue D T, Thomas R B, *et al.* Comparative responses of model C3 and C4 plants to drought in low and elevated CO₂. *Global Change Biology*, 1999, 5 (8) :857 –867.

[19] Daepf M, Nösberger J, Lüscher A. Nitrogen fertilization and developmental stage alter the response of *Lolium perenne* to elevated CO₂. *New Phytologist*, 2001, 150 (2) :347 –358.

[20] Daepf M, Nösberger J, Lüscher A. Nitrogen fertilisation and development stage affect the response of yield, biomass partitioning and morphology of *Lolium perenne* L. swards to elevated CO₂. *New Phytologist*, 2001, 150 (2) :347 –358.

[21] Ackerly D D, Bazzaz F A. Plant growth and reproduction along CO₂ gradients :Non-linear responses and implications for community change. *Global Change Biology*, 1995, 1 (3) :199 –207.

[22] Bazzaz F A, Jansenski M, Thomas S C, *et al.* Microevolutionary responses in experimental populations of plants to CO₂-enriched environments : parallel results from two model systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the united states of America*, 1995, 92 (8) :8161 –8165.

[23] Retuerto R, Rochefort L, Woodward F I. The influence of plant density on the responses of *Sinapis alba* to CO₂ and windseep. *Oecologia*, 1996, 108 (2) :241 –251.

[24] Wayne P M, Carnelli A L, Connolly J, *et al.* The density dependence of plant responses to elevated CO₂. *Journal of Ecology*, 1999, 87 (1) :183 –192.

[25] Xiao L, Wang K Y, Yang W Q, Effects of Elevated Atmospheric CO₂ and Temperature on Coniferous Forest and Perspectives to Study on the Sub-

alpine Coniferous Forest in Western Sichuan. World Science-technology Research and Development, 2004, 26 (1) :55 –63.

[6] Avery T E, Burkhart H E. Forest measurements. McGraw-Hill series in forest resources. McGraw-Hill Book Company, New York. 1983, pp 331.

[7] Kimball B A. Carbon dioxide and agricultural yield :an assemblage and analysis of 430 prior observations. Agronomy Journal, 1983, 75 (5) :779 –788.

[8] Jach M E, Ceulemans R. Effects of elevated atmospheric CO₂ on phenology, growth and crown structure of Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings after two years of exposure in the field. Tree Physiology, 1999, 19 (4) :289 –300.

[9] Kellomäki S, Wang K Y. Growth and Resource Use of Birch Seedlings Under Elevated carbon Dioxide and Temperature. Annals of Botany, 2001, 87 (5) :669 –682.

[10] Poorter H. Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration. Vegetation, 1993, 104/105 (1) :77 –97.

参考文献：

[5] 肖玲, 王开运, 杨万琴. 升高 CO₂ 浓度和温度对针叶林的影响以及在川西亚高山针叶林研究中的展望. 世界科技研究与进展, 2004, 26 (1) , 55 ~ 63.