

云南松同化器官数量垂直分布的规律*

江 洪 林鸿荣

(四川省林业学校)

植物的同化器官一般是指制造和积累有机物质并用于满足植物生长发育需要的叶片(叶束)。它是植物的重要组成成分。同化器官吸收光能,在叶绿体和酶的作用下将二氧化碳和水合成为碳水化合物。它的数量的多少决定了植株制造有机物质的能力,直接关系到森林生态系统第一性生产力的。因此,研究植物群体和单株同化器官数量垂直分布的规律及其与生长发育的关系,对于建立林冠模型,探讨光合作用数值在林冠中自上而下的变化,确定合理的森林经营措施,提高林分的生产力等都有着重要的意义。

植物同化器官的数量垂直分布有否一定的规律?这个规律呈现什么样的模式呢?关于这方面的研究尚未见到系统的报道。本文采用云南松 *Pinus yunnanensis* Franch 为材料,详细地定量研究了其单株植物同化器官数量垂直分布的一般规律和林分密度、坡向、海拔梯度及植株发育阶段(年龄)的不同而形成的对这种垂直分布的影响,以及该垂直分布规律与植株生长的关系。现将研究结果报告如下。

一、材料与调查方法

云南松是我国特有的针叶树种。它属常绿乔木,针叶柔软细长,3针1束或2针1束,树冠呈塔形或圆锥形。具有喜光、根深、耐旱瘠薄、生长迅速、林质轻软、富含树脂等特性。主要分布于我国西南地区,是云南和四川主要造林树种之一。

在四川省盐源、喜德、西昌等县的云南松飞播林、人工林中设置样地进行调查。

调查地区地理位置为东经 101° — $102^{\circ}30'$,北纬 27° — 29° ,海拔范围从1,500—3,000米。属亚热带气候,冬季受印度洋干暖气候的影响,而夏季雨量充沛,形成冬干夏湿、干湿分明的气候,无明显春夏之分。平均气温为 10° — 18°C ,年平均降雨量为1,000毫米,平均蒸发量为2,000毫米。土壤为山地黄壤、红壤及其亚类,pH值在3.5—5.0之间。

调查林分均为中、幼龄的纯林。

按本文的研究目的,共调查了不同林龄、不同海拔梯度、不同林分密度及不同坡向的样地共51块。样地在林中典型地带按20米长、15米宽进行设置。在样地内进行每木检尺(测高

* 本文数据部分引自《云南松中幼林抚育间伐技术措施》。刘跃建同志和本校八五班部分同学参加大量工作,在此一并致谢。

杆测高, 围径尺测胸径), 根据调查数据算出平均树高 (H) 和平均胸径 ($\bar{D}_{1.3}$), 由此找出样木 2 株, 伐倒, 分轮打枝, 按从活枝开始到梢部为止的顺序编号, 计数各轮枝条的全部针叶 (束) 数目并收集有关的基础资料 (Thommen-2000 型气压—高度计测定海拔, 手罗盘 (或罗盘仪) 测定方位角, 按方位角 $330^\circ-60^\circ$ 为阴坡, $60^\circ-150^\circ$ 为半阴坡, $15^\circ-240^\circ$ 为阳坡, $240^\circ-330^\circ$ 为半阳坡划分坡向 (树干解析的资料估测树龄)。

二、统计分析结果

将所得数据分别进行相关和回归的统计分析, 并据散点勾勒匀滑曲线画出分布图。

1. 云南松同化器官数量垂直分布的数学模式与图形

将全部数据分别计算, 得到由下至上的各轮枝条的同化器官 (叶束) 数目, 以此同化器官数目为纵坐标, 枝轮的数目为横坐标, 得到一坐标图 (图 1)。由图 1 可见, 同化器官的数量呈二次曲线的垂直分布 [为直观起见, 按图 1 数据画出示意图 (图 2)]。

按图 1 所示曲线, 拟合数学方程为:

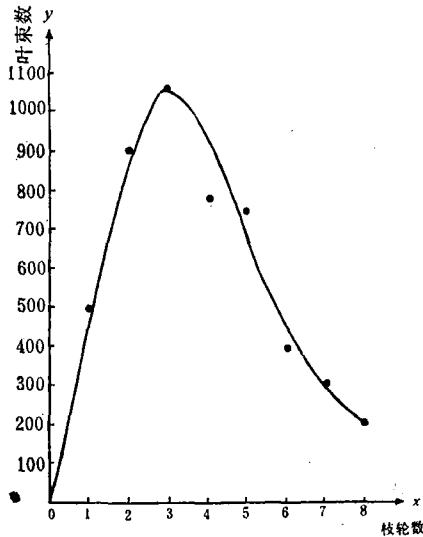


图 1 云南松同化器官数量垂直分布的一般规律

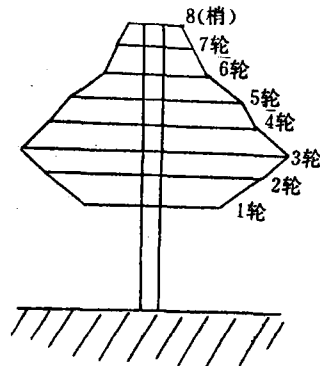


图 2 同化器官数量垂直分布示意图

$$y = ax^2 + bx + c \tag{1}$$

式中, y —— 同化器官数目的理论值

x —— 枝轮数

a 、 b 为回归系数, c 为常数。

按文献数学手册 (数学手册编写组, 1979) 所列方法解此回归方程。

有: 将 (1) 式变为下列联立方程:

$$\begin{cases} nc + b \sum x + a \sum x^2 = \sum y \\ c \sum x + b \sum x^2 + a \sum x^3 = \sum xy \\ c \sum x^2 + b \sum x^3 + a \sum x^4 = \sum x^2 y \end{cases} \tag{2}$$

求算 x^2 、 x^3 、 x^4 、 xy 、 x^2y 、 y^2 、 \bar{y} 等各项, 并代入 (2) 式, 解得各系数 a 、 b 、 c , 代回

(1)式, 有: $y = -35.8429x^2 + 240.9884x + 430.2904$

按下式求算相关系数 r 和剩余回归标准差 S_D 。

$$r = \sqrt{1 - \frac{S_{yx}^2}{S_y^2}} \quad (3)$$

式中,

$$S_{yx}^2 = \frac{\sum(y - y_t)^2}{n - 3}$$

$$S_y^2 = \frac{\sum(y - \bar{y})^2}{n - 1}$$

y_t ——按方程算出的 y 的理论值,

\bar{y} —— y 的平均数。

$$S_D = \sqrt{\frac{(1-r)^2 S_y^2}{n-1}} \quad (4)$$

有: $r = 0.8276$

相关程度紧密。

$S_D = 157$ (束)

误差较小。

2. 林分密度、年龄、海拔梯度、坡向不同时垂直分布的变化模式

用与(1)、(2)、(3)和(4)式相同的计算方法计算了在不同林分密度、不同年龄、不同海拔梯度和不同坡向时同化器官数量垂直分布规律的变化方式。所得结果分别见表1、表2、表3和表4, 及图3、图4、图5和图6。

表1 云南松同化器官数量垂直分布随林分密度的变化

林分密度(株/ha)	方 程	相关系数(r)	剩余回归标准差(S_D)
4,000	$y = -261.9286x^2 + 152967.4x - 7626$	0.6913	99(束)
8,000	$y = -143.7262x^2 + 1092.8452x - 427.7141$	0.7875	149(束)
10,000	$y = -53.2381x^2 + 263.4048x + 745.85715$	0.8587	69(束)

表2 云南松同化器官数量垂直分布随年龄的变化

年龄(年)	方 程	相关系数(r)	剩余回归标准差(S_D)
6—8	$y = -96.2857x^2 + 562.1143x + 227.2$	0.7657	55(束)
12—14	$y = -348x^2 + 19048x - 1484.5$	0.9246	126(束)
14—16	$y = -228.8571x^2 + 1385.3428x - 775.7998$	0.7788	46(束)
16—18	$y = -55.5952x^2 + 430.2143x + 87.7143$	0.8099	75(束)

表3 云南松同化器官数量垂直分布随海拔梯度的变化

海拔(米)	方 程	相关系数(r)	剩余回归标准差(S_D)
2,000—2,200	$y = -81.6964x^2 + 420.2179x + 845$	0.9776	9(束)
2,300—2,600	$y = -55.0657x^2 + 440.9603x + 60.48$	0.7914	79(束)
2,600—2,800	$y = -53.7024x^2 + 344.9406x + 289.71$	0.6673	35(束)

表 4 云南松同化器数量垂直分布随坡向的变化

坡 向	方 程	相关系数 (r)	剩余回归标准差(S _D)
阳 坡	$y = -23.2166x^2 + 145.5542x + 281.54$	0.6353	37 (束)
半阴(阳)坡	$y = -11.8929x^2 - 3.75x + 848.4286$	0.9521	12 (束)
阴 坡	$y = -90.5595x^2 + 679.3690x + 1186$	0.8331	83 (束)

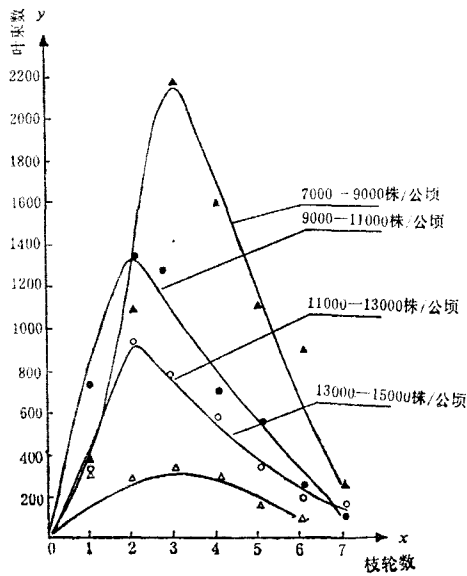


图 3 林龄15年时,云南松同化器官数量垂直分布随林分密度的变化。

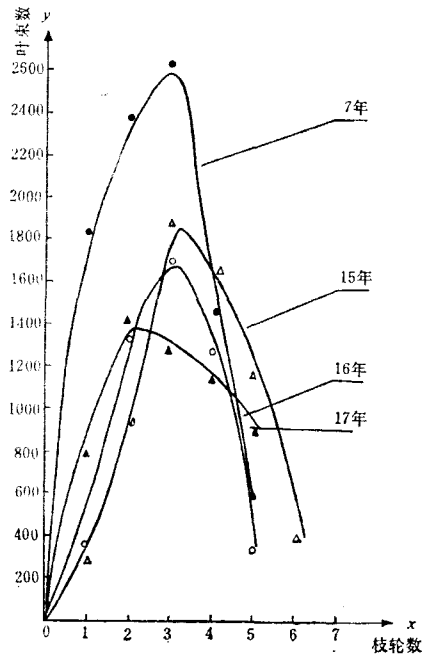


图 4 在林分密度级为12000株/ha时,同化器官数量垂直分布随年龄的变化。

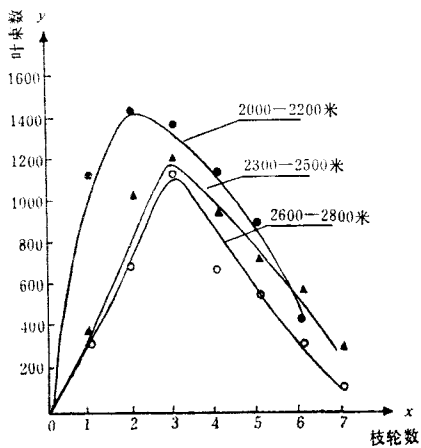


图 5 林分密度为12000/ha与林龄为17年时,同化器官数量垂直分布随海拔的变化。

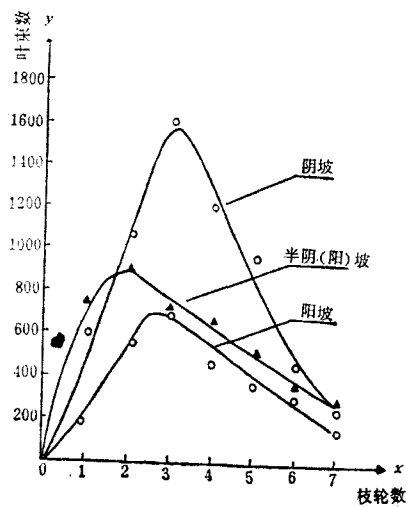


图 6 在林龄16年,林分密度为15000株/ha,海拔2,200米左右,同化器官数量垂直分布随坡向的变化。

三、讨 论

1. 云南松同化器官数量垂直分布的一般规律

由图 1 和图 2 可见, 云南松同化器官数量(以下简称叶束数量)垂直分布呈二次曲线的模式。第一轮枝条上叶束数量较少, 随着枝轮数的增加, 叶束数量逐渐增多, 在第三轮上达到最大值, 由第四轮枝条开始, 叶束数量又逐渐减少, 直到梢部减至最小值。叶束数量多数集中在树冠的中下部。

引起同化器官数量这种垂直分布规律的原因是什么呢? 我们认为主要是受光照强度变化的影响和植物体内生长发育的规律所制约。因为林冠郁闭后, 直射光大部分被上层林冠吸收和阻留。林冠郁闭层以下枝叶由于受到荫蔽, 光照不充足, 光照强度小于光的补偿点, 叶同化的有机物质尚不够自身异化作用的消耗, 变成了植物生长过程的负担, 加之处于衰老阶段, 故在生存竞争中逐渐被淘汰, 因此树冠下部第一、二轮枝条上的针叶叶束数量较少。而树冠中下部的针叶叶束数量较多, 这是因为它们正处于生长发育的旺盛阶段, 截留了主要的直射光, 光照充沛, 光合作用强度大, 同化与积累的有机质多, 光的补偿点低。在树冠上部和中上部的枝条与针叶叶束尚处于发育初期, 枝条较短, 占据的空间较小, 着生的针叶叶束还未全部长出, 因此针叶叶束数量不多。

同化器官数量垂直分布的这种规律对于植物的生长发育有着十分重要的意义。首先, 这个规律的发现, 进一步证实了 Neuwirth (1964) 提出的: “物质产量最丰富的区域是在受光树冠和荫蔽树冠之间的层次中”的论点 (Neuwirth, 1963)。Neuwirth 所指的“层次”实际上就是同化器官数量最多的那几轮枝条。在那里, 由于可以进行光合作用的叶束多, 因此“光合作用的条件最好”, 加之截留的直射光多, 故“单位同化器官面积上的光合作用可达到最大值” (Baumgartner, 1978)。

I. R. Cowan 和 F. L. Milthorpe (1968) 指出: 叶片光合作用的产物既可以供该叶片的生长和呼吸之用; 也可以贮存在那里, 或者输送到植物体的其它部分 (Cowan, 1978)。李扬汉等 (1978) 也指出: “叶片制造的有机物, 往往优先送往最邻近的同侧的生长器官”。从本研究所发现的植物同化器官数量垂直分布的一般规律可以说明, 植物的径生长与同化器官数目的分布相关, 因为同化器官数量最大值位于树冠的中下部, 它制造的大量有机物质首先满足离它最近的居间分生组织生长的需要, 所以植物的径生长主要发生在植物体的中下部。

利用描述这种分布规律的数学模式 (式 1 和表 1、表 2、表 3 及表 4), 可以进行云南松植株各种条件下每轮枝条上针叶叶束数量的估测, 而且具有一定的精度。

同时, 从图 1 中还可以看出, 云南松中, 幼林龄植株的枝轮数一般都在 7 轮左右 (包括梢), 这种现象除了环境因子、发育阶段的影响之外, 作者认为还受其内在基因型的制约。当然其机理还需深入地探讨。

2. 环境及其他因素对同化器官垂直分布的影响

从图 2、图 3、图 4 及图 5 可以看出, 虽然同化器官数量的垂直分布皆呈二次曲线的状态, 但在不同林分密度、不同林龄、不同海拔和不同坡向的影响下也会发生变化。现分别讨

论如下。

1) 林分密度与同化器官数量垂直分布的关系 由图 3 可以看出, 在相同林龄的前提下, 随着林分密度由小到大的变化, 同化器官数量分布的状态也将发生相应的改变。林龄为 15 年时, 每公顷株数 7,000—9,000 的林分密度中, 植株最大叶束数约为 2,200 束; 每公顷是 9,000—11,000 的林分密度中, 植株最大叶束数为 1,300 束; 每公顷株数是 11,000—13,000 株的林分密度中, 植株最大叶束数约为 900 束; 而当林分密度为 13,000—15,000 株时, 植株最大叶束数仅为 300 束左右。由此可见, 同化器官的数量分布随着林分密度的增加呈递减的趋势, 林分密度越大, 单株植物同化器官的数量越少。

这种变化主要是由于植株间争夺营养空间的竞争所造成的。一般认为, 单位面积上林分所维持的叶量是基本恒定的, 只是随着林分密度的变化单株植株上所分配的叶量不同而已。林分密度越大, 单株所能占有的营养空间越小, 枝条伸长受到限制, 树冠相互挤压, 冠幅变小, 株间竞争加剧, 叶的更新速率加快, 自然整枝强烈, 因此单株上的叶束数量减少, 植物中下部的光合能力不强, 径生长减弱; 林分密度小, 单株植物所占的营养空间大, 株间竞争不强烈, 营养空间的限制较少, 枝条伸长容易, 冠幅增大, 因而单株植物上存在的叶束数量增多, 植株中下部光合能力增强, 径生长旺盛。

在生产实践中, 为了保证林木的质量, 需要确定合理的经营密度。在云南松中, 根据图 3 所示的叶束数量的峰值和上述论证, 我们认为 15 年生的林分密度以每公顷 9,000—13,000 株为宜。这个结论与林鸿荣等(1982)的结果是吻合的(受篇幅限制, 其他林龄的图表未附, 故不在此讨论)。

2) 植株年龄与同化器官数量垂直分布的关系 由图 4 可见, 林分密度相同时, 同化器官数量分布的状态将随着植株年龄的递增而出现递减的负相关现象。密度为 12,000 株/ha 的林分中, 7 年生时, 最大叶束数量的峰值为 2,600 束; 15 年生时, 峰值为 1,800—1,900 束; 16 年生时, 峰值约为 1,700 束; 17 年生时, 峰值则为 1,400 束了。

出现这种现象的主要原因是: 郁闭与未郁闭, 竞争或非竞争。植株发育阶段早, 年龄小时, 林分未郁闭, 林内竞争没有出现或很弱, 营养空间相对不受约束, 故单株叶束数量较多, 径生长速度快; 当植株发育到一定阶段时(这个阶段显然因树种与密度而异), 年龄增大, 林分郁闭或开始郁闭, 林内对营养空间的竞争出现或加强, 由于自然稀疏的结果, 单株植物叶束数量显然会减少, 径生长的速度也会放慢。

利用这种关系, 我们可以确定各密度的林分的始伐期。如图 4 所示, 植物年龄为 17 年时, 叶束数量变化加强, 趋于不稳定, 此时便可以认为是密度约每公顷 10,000—12,000 株林分的始伐期, 逐渐开始实施对林分的抚育间伐, 以保证植株的材质。

3) 海拔梯度与同化器官数量垂直分布的关系 通过图 5, 可以看到, 海拔梯度与同化器官数量的垂直分布呈负相关。在 2,000 米以上, 海拔梯度越高, 植株针叶叶束数量的峰值越低。由 2,000 米—2,200 米的 1,500 束左右降至海拔为 2,600—2,800 米处的 1,200 束。

海拔是一个综合的环境因子。高海拔地带温度低, 直射光强, 紫外线多, 风力大, 土壤瘠薄, 这些因素都严重地影响植株的生长发育, 致使林内对营养物质和空间的竞争突出, 针叶自然更新频率快, 叶束数量减少, 植株生长缓慢。2,000—2,200 米的低海拔地带生态条件较之高海拔处要好, 植株生长发育正常, 林内竞争不及高海拔处强烈, 故针叶叶束数量较多。显然, 2,000—2,200 米海拔处的地带较之高海拔处对于云南松的生长是更为适合的。

4) 坡向与同化器官数量垂直分布的关系 从图 6 可知, 坡向不同, 同化器官数量分布的峰值也有异。它呈现这样的模式: 阴坡 > 半阴(阳)坡 > 阳坡, 阴坡的峰值为 1,600 束, 半阴(阳)坡的峰值为 900 束, 阳坡的峰值仅为 700 束。这种现象的产生, 我们认为主要是由于阳坡吸收的太阳辐射能多, 微生物活动虽然旺盛, 使枯枝落叶分解快, 但由于营养成分向下淋溶强烈, 故土壤肥力差。加之林内湿度小, 干燥, 所以叶片脱落和枝条枯死的自然稀疏现象突出, 针叶叶束数量较少。不过, 植物在阳坡的光合效率远大于阴坡。阴坡吸收的太阳辐射能较少, 微生物活动不旺盛, 枯枝落叶分解慢, 淋溶不强烈, 土壤肥力较高, 林内较湿润, 水分蒸发少, 植物生长缓慢, 竞争现象不突出, 叶的更新期增长, 更新速度慢, 故针叶叶束数量较多。半阴(阳)坡则介于二者之间。因此证明了前人的观点: 在相同林分密度时, 阳坡始伐期应比阴坡早, 疏伐强度阳坡应比阴坡大。

上述理论在实践中的应用, 如始伐年龄、经营密度、适生海拔地带的决定等与林鸿荣等(1982)的研究结果是一致的。

作者认为, 本研究工作对于丰富森林生态学的基础理论, 探讨同化器官数量分布与环境等因子之间的关系, 指导抚育间伐等生产实践都具有一定的意义。由于处于摸索阶段, 文中定有不足之处, 这有待于在今后的工作中加以完善和提高。

参 考 文 献

- 李扬汉主编 1978 植物学。128. 上海科学技术出版社。
数学手册编写组 1979 数学手册。836—850. 人民教育出版社。
A. Baumgartner (吴玉树译) 1978 植物群落中垂直能量分配的生态意义。植物生态学译丛, 第三集 130—131。科学出版社。
I. R. Cowan 等 (雪莲译) 1978 植物覆盖内部生理反应与环境关系。植物生态学译丛, 第三集 25。科学出版社。
Neuwirth, G. 1963 Die soziologischen bedingungen der energieverwertung durch assimilation in fichtenbestanden (*Picea abies* L.) *Arch. f. Forstwesen* 12: 11.

THE LAW OF ASSIMILATION ORGANS QUANTITY VERTICAL DISTRIBUTION OF PINUS YUNNANENSIS FRANCH

JIANG HONG LIN HONGYUN

(Forestry School of Sichuan)

This paper deals with the law of assimilation organs quantity vertical distribution of *Pinus yunnanensis* Franch, and the influence caused by different developing ages of plant, the stand density, the slope and the elevation to the law. Mathematical equation was used to describe it. This law will help to understand the effect of the assimilation quantity vertical distribution on population productive ability and the reason for the change of plant diameter growth and the model for the change of vertical distribution law in assimilation organs quantity. It is suggested that in productive practice the law could provide a theoretical basis for the rational handling of density and for the decision of period for first cutting and major cutting. The work is also of important reference value to the establishment of crown model and the exact measurement of nutritive areas of trees.