

DOI: 10.20103/j.stxb.202209052525

陈龙斌, 孙昆, 张旭, 孙洪刚, 姜景民. 林隙对香樟和枫香幼苗早期生长阶段功能性状的影响. 生态学报, 2023, 43(19): 8035-8046.

Chen L B, Sun K, Zhang X, Sun H G, Jiang J M. Effect of forest gap on functional traits of *Cinnamomum camphora* and *Liquidambar formosana* seedlings at early growth stage. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(19): 8035-8046.

林隙对香樟和枫香幼苗早期生长阶段功能性状的影响

陈龙斌^{1,2}, 孙 昆^{1,3}, 张 旭¹, 孙洪刚^{1,*}, 姜景民¹

1 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 杭州 311400

2 南京林业大学, 南京 210037

3 北华大学林学院, 吉林 132013

摘要: 探究林隙对不同需光性树种早期生长特征和功能性状的影响, 对揭示林隙微生境影响次生林内幼苗更新机制具有重要意义。以亚热带次生林中耐荫常绿树种香樟和阳性落叶树种枫香幼苗为试验对象, 研究大林隙(D/H 介于 1.5—2.0)、中林隙(D/H 介于 1.0—1.5)和小林隙(D/H 介于 0.5—1.0)对不同需光树种幼苗早期(1—3 年生)生长特征和功能性状的影响。结果表明: (1) 林隙大小对两种幼苗的生长均有显著影响。其中, 中林隙可显著促进香樟 2—3 年生幼苗的生长, 大林隙对枫香 1—3 年生幼苗的生长均具有显著促进作用。(2) 对林隙环境因子与幼苗功能性状的关系进行冗余分析表明, 香樟幼苗功能性状的变化与林隙土壤有机质含量、水解性氮含量、酸碱度和有效磷含量密切相关, 而枫香幼苗功能性状则主要受林隙土壤酸碱度、有机质含量、水解性氮含量、土壤含水率、冠层透光率和土壤有效磷含量的影响。(3) 维持较高的根重比、细根比根长、叶碳氮比和叶碳磷比是幼苗应对林隙环境影响的重要生理生态调节机制。

关键词: 香樟; 枫香; 林隙; 幼苗更新; 功能性状

Effect of forest gap on functional traits of *Cinnamomum camphora* and *Liquidambar formosana* seedlings at early growth stage

CHEN Longbin^{1,2}, SUN Kun^{1,3}, ZHANG Xu¹, SUN Honggang^{1,*}, JIANG Jingmin¹

1 Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academic of Forestry, Hangzhou 311400, China

2 Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

3 College of Forestry, Beihua University, Jilin 132013, China

Abstract: Elucidating the effect of forest gap on early seedlings growth and functional traits among different light-demanding tree species is of great significance to reveal the underlying mechanism by which seedling regeneration is subject to microenvironment of gap in secondary forest. In this study, the seedlings of tree species, including shade-tolerant evergreen (*C. camphora*) and light-demanding deciduous (*L. formosana*) species in subtropical secondary forest, were used to study the effect of gap size (large gap, D/H=1.5—2.0; medium gap, D/H=1.0—1.5; small gap, D/H=0.5—1.0) on growth and functional traits at the early seedling stage (1—3 years old). The research results showed that (1) the significant growth of seedlings was observed among gap sizes. The growth of 2, 3-year-old *C. camphora* seedlings and 1—3-year-old *L. formosana* seedlings were significantly enhanced when growing in medium gap and big gap, respectively. (2) The relationships between environmental factors of forest gap and functional traits of seedlings were examined by using redundancy analysis. We found that the functional traits of *C. camphora* seedlings were correlated strongly with soil organic matter, hydrolyzable nitrogen, pH value and available phosphorus in forest gap, whereas the functional traits of

基金项目: 中国林业科学研究院基本科研业务费专项(CAFYBB2020ZB002-2)

收稿日期: 2022-09-05; 网络出版日期: 2023-02-24

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: honggangs@caf.ac.cn

L. formosana seedlings were mainly affected by pH value, soil organic matter, hydrolyzable nitrogen, soil water content, light intensity of canopy and available phosphorus. (3) Maintaining the higher root mass ratio, specific root length, leaf carbon to nitrogen ratio and leaf carbon to phosphorus ratio were key ecophysiological traits to reduce the negative impact of environmental change on the seedlings growth in forest gap.

Key Words: *Cinnamomum camphora*; *Liquidambar formosana*; forest gap; seedling regeneration; functional traits

植物功能性状是指能够影响植物存活、生长和繁殖的形态和生理特征^[1]。不同环境下植物功能性状存在明显差异,反映了植物为提高对环境资源的吸收能力,或为减小环境胁迫对生长的不利影响而选择的不同生存策略^[2-3]。例如,处于强光照环境的幼苗,通过增大根重比和减小比叶面积,可以提高吸收土壤水分和养分的能力,并可减小强光所导致的叶片损伤^[4]。弱光照环境下根系分配碳的比例下降,这会导致根重比降低,但同时也促进了比根长的增大,而这有利于弥补因根重比减小所造成吸收能力下降的问题^[5]。此外,叶片氮磷含量、碳氮比和碳磷比等特征也是反映植物对生境变化适应能力的重要功能性状^[6]。植物通过对不同功能性状间的权衡以达到适应不同环境的目的^[7-8]。因此,研究不同生境下功能性状的差异,对了解植物为应对环境变化做出的生存策略选择具有重要意义。

林隙普遍存在于森林生态系统中,林隙的产生可改变森林局部微生境特征,并影响该区域更新幼苗功能性状的响应和生长特征的分化^[9-10]。由于幼苗在生长过程中对环境资源的需求会发生变化,其获取资源的生态策略也随之改变,导致幼苗功能性状(如根冠比、叶重比等)和生长特征产生明显差异^[11-12]。因此,环境因子和幼苗年龄均是引起幼苗功能性状和生长特征差异的重要因素^[13]。近年来,国内外的相关研究多采用某一时间点的性状值和生长值,来表征不同大小林隙下幼苗功能性状和生长特征,较少考虑幼苗功能性状和生长特征随年龄增加而呈现的时间动态变化^[14-15]。对不同大小林隙下幼苗功能性状和生长特征的连续监测研究,有助于进一步认识林隙微生境变化影响幼苗早期生长的内在机制,也可为通过人工制造林隙,促进次生林植被更新提供技术支撑。

香樟(*C. camphora*)和枫香(*L. formosana*)分别是我国亚热带次生林中主要的常绿耐荫阔叶树种和落叶阔叶喜光树种,同时也是亚热带常绿—落叶阔叶林中的主要优势树种,它们的生长、更新和适应能力对亚热带次生林发挥生态、经济和社会效益具有重要作用。但我国亚热带天然林在上世纪因长期遭受人为反复采掠采,优势树种生长退化,林下天然更新困难,最终形成当前普遍存在的低质低效次生林,而通过人工林隙促进乡土阔叶树种更新是次生林提质增效的重要途径之一^[16]。本研究通过连续3年对3种大小林隙下香樟和枫香幼苗进行定期监测,分析了亚热带次生林不同大小林隙下,香樟和枫香幼苗随年龄增加的生长特征和功能性状的变化规律,旨在探讨:(1)不同林隙微生境下香樟和枫香幼苗的生长差异;(2)随着幼苗年龄增加,两种幼苗功能性状对不同林隙的响应特征。即从功能性状的角度出发,揭示香樟和枫香幼苗早期发育阶段响应林隙生境变化的内在机理,为深入理解亚热带次生林幼苗更新过程与机制提供理论依据,并为利用人工林隙促进植被更新提供技术支撑。

1 研究地区和研究方法

1.1 研究区概况

研究样地位于江西景德镇枫树山林场(117°13'E, 29°30'N),该区域气候类型为亚热带季风气候,年平均日照时数为1900—2000h,年降雨量为1800—1900mm,年平均相对湿度为75%,年均温为18.5℃;地形为低山丘陵;土壤类型以花岗岩风化形成的红壤为主;地带性原生植被为落叶阔叶—常绿阔叶混交林,主林层优势乔木以枫香、苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)、檫木(*Sassafras tzumu*)、含笑(*Michelia chapensis*)、木荷(*Schima superba*)和香樟为主,平均高度为(17.33±4.15)m,郁闭度为0.79±0.18;中间层植被包括女贞(*Ligustrum*

lucidum)、老鼠矢(*Symplocos stellaris*)和石楠(*Photinia serratifolia*)等灌木植物,平均高度为(1.49±0.30)m,平均盖度为(68.73±11.75)%;下层植被主要为铁芒萁(*Dicranopteris linearis*)、腺叶帚菊(*Pertya pubescens*)和鸡矢藤(*Paederia scandens*)等草本植物,平均高度为(0.30±0.17)m,平均盖度为(28.52±19.21)%。

1.2 样地布置和样品采集

2019年2月份,选取阳坡、坡度基本一致、以香樟和枫香为主的次生林布置林隙更新试验。通过抚育间伐形成形状相近(近似圆形或椭圆形)的林隙,测量林隙长轴长度及与长轴中心垂直的短轴长度,取两个长度的平均值作为该林隙的平均直径(D),测量林隙周围所有达到主林层的树木高度,取其平均值作为该林隙边缘木的平均高度(H)。依据 D/H 值调控林隙大小,将林隙大小划分为大林隙(D/H 介于1.5—2.0)、中林隙(D/H 介于1.0—1.5)和小林隙(D/H 介于0.5—1.0)3种处理,以未进行抚育间伐的林分作为对照,处理和对照均设置3个重复,共计12个林隙样地。

2019年3月份进行野外试验布置,在清除对照和不同大小林隙内灌木和草本的基础上,在每个林隙样地中央以0.5 m×0.5 m的株行距离,栽植长势一致的1年生香樟和枫香幼苗各15株,共5行,每行6株,12个样地栽植香樟和枫香幼苗总计360株,每株苗木分别挂牌编号。栽植完成后,对边缘木伸入林隙区域的部分树冠进行修剪,保证林隙面积在试验期间基本不变。此后每年3月和9月,定期清除影响幼苗生长的灌木、藤本和草本并修剪树冠。每年7月份对试验样地各项生境指标进行调查(表1),并采集不同器官样品。主要包括:(1)在晴朗无云天气,利用植物冠层分析仪(TOP 1300,中国)测定幼苗上方冠层透光率和冠层叶面积指数等结构参数;(2)利用便携式土壤水分/温度/电导率测定仪(TDR150,中国)测定幼苗根际土壤体积含水率和土壤温度;(3)每种处理各随机选取9株香樟和枫香幼苗,利用卷尺和电子游标卡尺记录幼苗的株高和地径,测量后将幼苗挖出,用短枝剪减下根、茎和叶并做好标志,放入装有冰袋的泡沫箱,带回实验室测定相关指标。

1.3 样品处理

用流水和软毛刷洗去根系黏土,利用电子游标卡尺区别出每株幼苗的细根(直径小于2mm)和粗根(直径大于2mm),用剪刀和尖角镊子将细根分离取下。利用根系扫描仪(EPSON Expression 10000XL3.4,日本)扫描每株幼苗的细根和叶片,用植物根系分析软件WinRHIZO(WinRHI2.0 Pro 2005,加拿大)测定细根长度、叶面积和叶宽长比等参数。将粗根、细根、茎、叶片装入信封袋中,其中叶片按测量面积时的顺序叠加,以便叶面积与叶干物质重一一对应。做好标志后,将其置于105℃下杀青15min,于70℃下烘干48h至恒重。用电子天平称量每株幼苗的粗根、细根、茎和单叶叶重。干重称量结束后,利用凯氏定氮仪(Kjeltec 8400,丹麦)和电感耦合等离子体光谱仪(iCA 7400,中国)测定每株幼苗叶片的全氮、全磷和有机碳含量。

表1 样地基本概况表

Table 1 Overview of sample plot

处理 Treatment	林隙面积 Gap size/m ²	林隙环境因子 Environmental factors of forest gap							
		冠层叶 面积指数 Canopy leaf area index	冠层透光率 Canopy light transmittance/%	土壤含水率 Soil water content/%	土壤酸碱度 Soil pH	土壤有机质 Soil organic matter/(g/kg)	土壤温度 Soil temperature/℃	土壤水解性氮 Soil hydrolyzable nitrogen/ (mg/kg)	土壤有效磷 Soil available phosphorus/ (mg/kg)
LG	178.91±12.85a	1.27±0.27c	53.03±7.19a	15.51±2.11c	4.75±0.39a	52.26±6.54ab	28.42±1.15a	199.43±12.98c	5.35±0.74b
MG	130.44±15.07b	1.32±0.23c	41.65±6.90b	19.85±3.63b	4.76±0.41a	54.82±4.11a	28.16±0.84ab	232.71±20.22a	6.84±0.55a
SG	81.63±13.71c	1.61±0.12b	34.23±4.75c	22.17±2.11a	4.91±0.33a	51.55±5.78b	27.74±1.10bc	207.84±13.53b	5.08±0.53b
NG	—	1.79±0.21a	27.14±3.20d	21.49±2.49a	4.74±0.43a	50.54±3.67b	27.25±0.84c	205.98±8.63bc	5.37±0.36b

表中数据为3年调查数据的平均值±标准差;LG:大林隙 Large Gap;MG:中林隙 Medium Gap;SG:小林隙 Small Gap;NG:林下 Non-Gap;不同小写字母表示不同样地间的参数具有显著性差异($P<0.05$)

1.4 相关测量指标计算

林隙面积(m^2)= $a \times b \times \pi / 4$,其中, a 、 b 分别为林隙长轴和短轴长度;根重比(%)=(根干重/全株干重)×100%;叶重比(%)=(叶干重/全株干重)×100%;茎重比(%)=(茎干重/全株干重)×100%;细根比根长(cm/

g)= 细根长度/细根生物量;比叶面积(cm^2/g)= 叶面积/叶生物量;

1.5 数据处理

利用双因素方差分析(Two-way ANOVA)比较年龄和林隙大小对幼苗生物量积累和分配特征的影响;利用单因素方差分析(One-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较不同林隙下幼苗的生长、生物量分配等功能性状特征的差异;运用冗余分析(Redundancy analysis, RDA)对幼苗功能性状与林隙不同环境因子的关系进行排序;利用蒙特卡罗(Monte Carlo)置换检验确定影响幼苗生长的主要功能性状和环境因子。所有数据统计分析及数据可视化均在 R 软件(4.2.0)中完成(R 包:ggpubr、ggrepel 和 vegan 等)。

2 结果和分析

2.1 不同大小林隙下幼苗生长特征的变化

香樟和枫香幼苗的株高和地径在不同大小林隙和年龄间的表现各异(图 1)。1 年生香樟幼苗的株高和地径在不同大小林隙间均无显著差异($P>0.05$),第二年后才出现显著差异,中等林隙微生境对香樟幼苗株高和地径的促进效果最大,2 年生和 3 年生香樟幼苗株高分别显著提高 16.77% 和 12.11%,地径分别显著提高 24.11% 和 18.68%。枫香幼苗株高和地径与林隙面积呈正相关关系,与对照相比,在大林隙微生境中,1 年生、

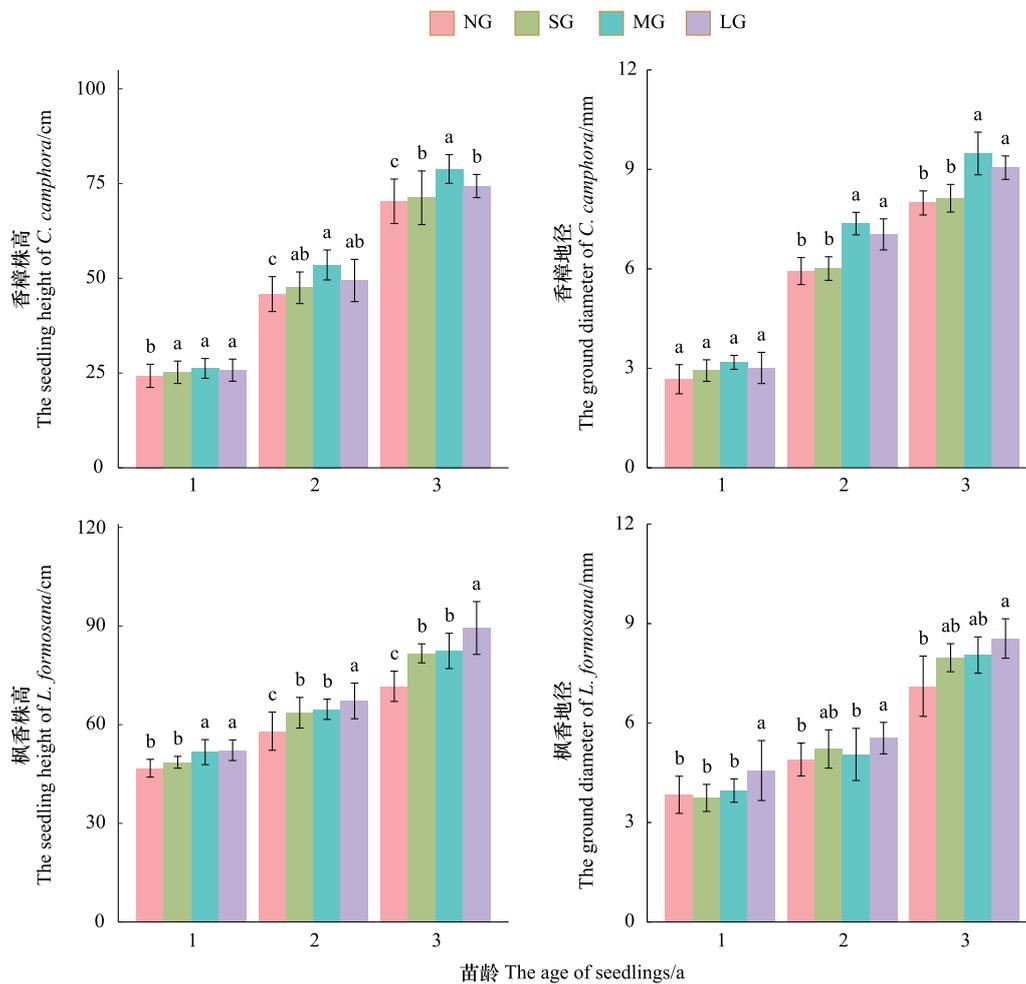


图 1 不同大小林隙对枫香和香樟幼苗株高和地径的影响

Fig.1 Effect of gap size on seedling height and diameter of *C. camphora* and *L. formosana*

LG: 大林隙 Large Gap; MG: 中林隙 Medium Gap; SG: 小林隙 Small Gap; NG: 林下 Non-Gap; 不同小写字母表示不同样地间的参数具有显著性差异($P<0.05$)

2 年生和 3 年生枫香幼苗株高分别显著提高 11.73%、15.83% 和 24.76%, 地径分别提高 19.06%、13.14% 和 20.25%, 这说明大林隙微生境中的枫香幼苗株高增长率在逐年增加, 但地径增长率的变化规律不明显。

双因素方差分析表明(表 2), 樟幼苗根生物量、叶生物量、总生物量和根重比受到年龄和林隙大小的影响均达到极显著水平($P < 0.01$); 茎生物量和茎重比均受年龄的极显著影响, 但茎重比受林隙大小的影响显著($P < 0.05$), 而茎生物量受到林隙大小的影响不显著($P > 0.05$); 叶重比受年龄和林隙大小的影响均不显著; 此外, 年龄和林隙大小的交互效应对樟幼苗根生物量和根重比的影响分别达到极显著和显著水平, 但对其它生物量指标的影响均不显著。枫香幼苗的根生物量、茎生物量、叶生物量和总生物量受年龄和林隙大小的影响均达到极显著水平; 根重比受年龄的影响极显著, 受林隙大小的影响显著; 而茎重比和叶重比受年龄和林隙大小的影响均不显著; 此外, 年龄和林隙大小的交互效应对根生物量的影响达到极显著水平, 对叶生物量、总生物量和根重比影响显著, 但对其它生物量指标的影响均不显著。

表 2 幼苗生物量分配特征的双因素方差分析结果

Table 2 Results of two-factor analysis of variance for seedling biomass allocation patterns

树种 Tree species	变异来源 Source of variability	F						
		根生物量 Root biomass	茎生物量 Stem biomass	叶生物量 Leaf biomass	总生物量 Total biomass	根重比 Root mass ratio	茎重比 Stem mass ratio	叶重比 Leaf mass ratio
樟 <i>C. camphora</i>	年龄(a)	150.40 **	156.60 **	87.14 **	321.29 **	119.89 **	56.45 **	2.10
	林隙大小(b)	20.28 **	0.27	5.05 **	5.72 **	13.72 **	4.00 *	1.11
	a×b	3.06 **	0.45	1.00	1.10	2.97 *	0.36	0.51
枫香 <i>L. formosana</i>	年龄(a)	128.75 **	41.10 **	222.84 **	112.35 **	5.15 **	0.94	0.98
	林隙大小(b)	13.65 **	10.00 **	22.87 **	17.35 **	3.03 *	2.30	0.40
	a×b	9.64 **	0.45	2.43 *	2.46 *	2.63 *	0.62	0.67

进一步分析发现, 樟幼苗在不同大小林隙和年龄下的生物量积累和分配特征存在明显差异(图 2)。1 年生樟幼苗总生物量在 3 种林隙中均与林下对照组无显著差异($P > 0.05$), 但在中林隙下, 2 年生和 3 年生幼苗总生物量显著高于对照组和其它处理组($P < 0.05$), 大林隙和小林隙间的总生物量差异不显著。对 1—3 年生幼苗生物量分配特征的分析发现, 1 年生樟幼苗的根重比最高, 达 42.41%—46.74%, 叶重比次之, 茎重比最低, 仅占 21.09%—26.35%; 到第 2 年和第 3 年根重比和茎重比分别显著降低和升高, 叶重比随年龄变化不显著。不同大小林隙下生物量分配特征也有所差异, 随着林隙面积的增大, 3 个年龄幼苗的根重比均呈增大的变化趋势; 茎重比和叶重比在不同大小林隙间差异不显著。

林隙的产生显著促进了枫香幼苗总生物量增长, 但在不同林隙和年龄下, 幼苗总生物量增长的幅度存在较大差异(图 2)。研究表明, 枫香幼苗在小林隙下的总生物量与林下无显著差异; 中林隙虽然促进了生物量积累, 但只在 2 年生和 3 年生幼苗才达到显著差异水平; 大林隙对枫香幼苗生物量积累的促进作用最大且在逐年增加, 分别显著提高 1 年生、2 年生和 3 年生总生物量的 16.29%、29.14% 和 44.67% ($P < 0.05$)。对枫香幼苗生物量分配特征的研究发现, 1 年生幼苗根重比在中林隙和大林隙下均显著低于对照组, 茎重比仅在大林隙下显著高于对照组, 而叶重比差异不显著; 2 年生幼苗根重比、茎重比和叶重比在林隙与林下间均无显著差异; 3 年生幼苗根重比和茎重比与对照组间的差异不显著, 但叶重比在中林隙和大林隙下均显著高于小林隙和林下对照组。

2.2 不同大小林隙下幼苗功能性状的变化

对樟和枫香幼苗早期生长阶段功能性状的双因素方差分析表明, 幼苗功能性状受年龄、林隙大小及其交互作用的影响程度存在明显差异(表 3)。年龄和林隙大小对 2 种幼苗比叶面积和叶氮含量以及枫香幼苗的细根比根长的影响均达到极显著水平($P < 0.01$), 对枫香叶碳磷比的影响达到显著水平($P < 0.05$), 但对 2 种幼苗的叶碳氮比以及樟幼苗的叶磷含量、叶氮磷比和叶碳磷比的影响均不显著($P > 0.05$)。此外, 枫香幼苗叶磷含量仅受林隙调控的极显著影响, 受年龄和交互作用的影响不明显, 但樟幼苗细根比根长受林隙调控

的影响不显著,但受年龄及交互作用的极显著影响。

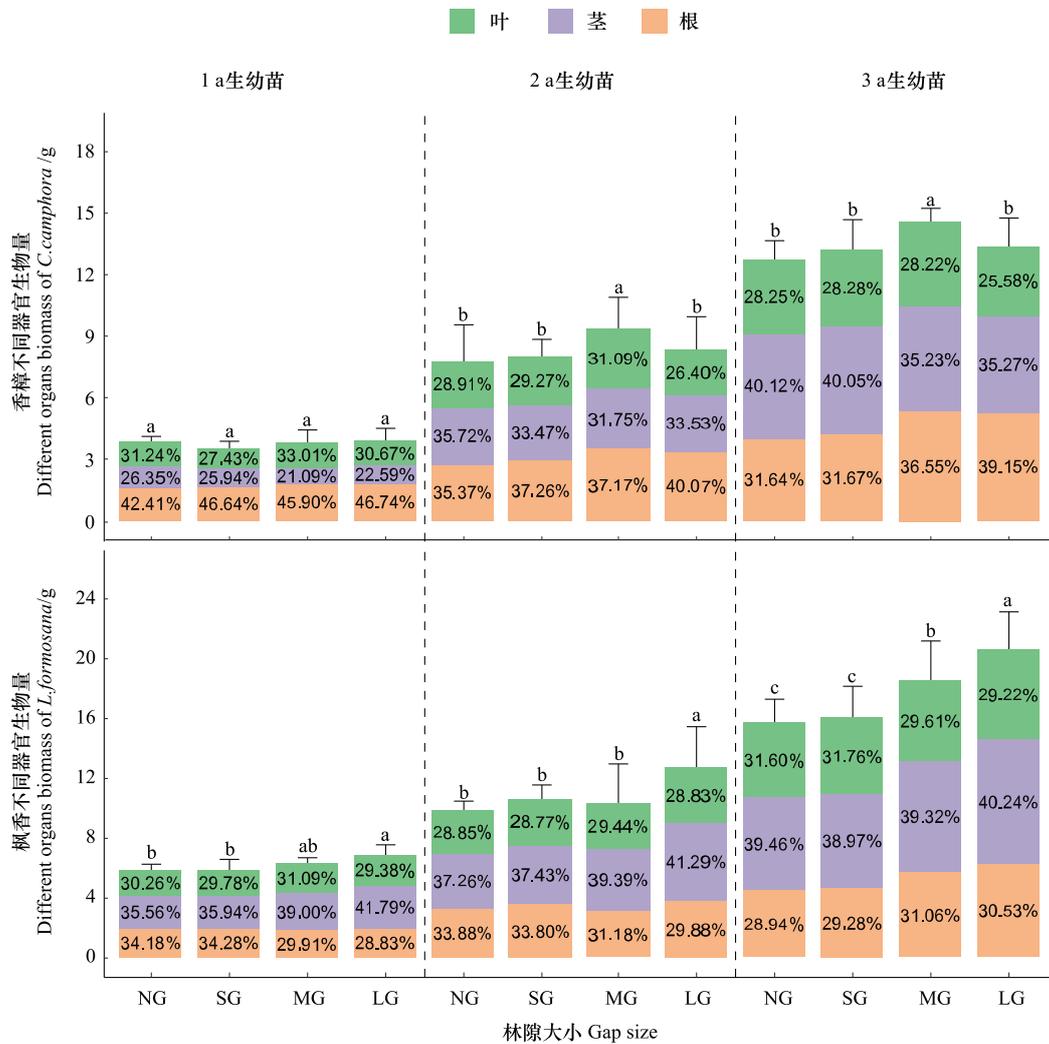


图 2 不同大小林隙对香樟和枫香幼苗生物量分配的影响

Fig.2 Effect of gap size on biomass allocation patterns of *C. camphora* and *L. formosana* seedlings

图中百分数为根、茎和叶生物量与总生物量的百分比,不同小写字母表示不同大小林隙间总生物量具有显著差异($P < 0.05$)

表 3 幼苗功能性状的双因素方差分析结果

Table 3 Results of two-factor analysis of variance for seedlings functional traits

树种 Tree species	变异来源 Source of variability	细根比根长 Specific fine root length	比叶面积 Specific leaf area	叶氮 leaf nitrogen	叶磷 leaf phosphorus	叶碳氮比 leaf C/N ratio	叶碳磷比 Leaf C/P ratio	叶氮磷比 Leaf N/P ratio
香樟 <i>C. camphora</i>	年龄(a)	112.60 **	15.24 **	7.04 **	1.12	3.00	1.25	0.17
	林隙大小(b)	2.49	4.01 **	5.71 **	0.54	0.98	0.47	1.09
	a×b	4.31 **	0.50	6.45 **	1.71	4.43 **	3.24 **	1.43
枫香 <i>L. formosana</i>	年龄(a)	42.48 **	8.05 **	9.52 **	0.84	0.50	3.91 *	4.78 *
	林隙大小(b)	32.22 **	6.06 **	9.75 **	5.97 **	1.81	3.33 *	2.03
	a×b	1.38	0.80	5.33 **	0.72	3.94 **	1.47	1.59

香樟和枫香幼苗功能性状在不同林隙大小和年龄下的变化规律差异明显(表 4)。1 年生香樟幼苗细根比根长在小林隙下达到最大值,叶碳磷比和叶碳氮比均在中小林隙下达到最大,在林下对照组和其它林隙处理

表 4 林隙大小对幼苗早期生长阶段功能性状的影响
Table 4 Effect of gap size on seedlings functional traits in early growth stage

年龄/a Age	林隙大小 Gap size	细根比根长 Specific fine root length			比叶面积 Specific leaf area			叶氮 Leaf nitrogen			叶磷 Leaf phosphorus			叶碳氮比 leaf C/N ratio			叶碳磷比 Leaf C/P ratio			叶氮磷比 Leaf N/P ratio		
		香樟 <i>C. camphora</i>	枫香 <i>L. formosana</i>	混合 <i>C. camphora</i> <i>L. formosana</i>	香樟 <i>C. camphora</i>	枫香 <i>L. formosana</i>	混合 <i>C. camphora</i> <i>L. formosana</i>	香樟 <i>C. camphora</i>	枫香 <i>L. formosana</i>	混合 <i>C. camphora</i> <i>L. formosana</i>	香樟 <i>C. camphora</i>	枫香 <i>L. formosana</i>	混合 <i>C. camphora</i> <i>L. formosana</i>	香樟 <i>C. camphora</i>	枫香 <i>L. formosana</i>	混合 <i>C. camphora</i> <i>L. formosana</i>	香樟 <i>C. camphora</i>	枫香 <i>L. formosana</i>	混合 <i>C. camphora</i> <i>L. formosana</i>	香樟 <i>C. camphora</i>	枫香 <i>L. formosana</i>	混合 <i>C. camphora</i> <i>L. formosana</i>
1	LG	414.44±25.84ab	426.01±21.91a	215.81±30.23a	281.98±43.91a	17.01±0.70a	17.07±1.12ab	0.76±0.07a	0.84±0.07a	23.72±1.12b	23.30±1.88ab	531.60±32.8b	476.24±31.2ab	22.48±2.13a	20.53±1.79a							
	MG	411.39±29.92b	382.46±25.25b	220.01±41.44a	275.45±38.31a	16.33±0.86a	16.68±1.02ab	0.68±0.10a	0.84±0.10a	25.85±1.39a	23.02±1.91ab	630.14±78.35a	461.31±41.46b	24.38±2.78a	20.15±2.40a							
	SG	453.12±63.84a	362.34±35.51b	232.99±37.66a	266.43±17.34a	16.87±0.86a	17.54±0.81a	0.75±0.12a	0.81±0.09a	24.62±1.17b	21.79±1.49b	571.24±79.36b	471.91±37.42b	23.27±3.94a	21.71±1.79a							
2	LG	445.12±34.52ab	368.87±30.21b	210.99±34.91a	272.63±47.58a	17.21±0.88a	16.61±0.66b	0.69±0.07a	0.77±0.08a	24.33±1.08b	23.48±1.02a	610.08±43.21ab	511.81±43.15a	25.14±2.38a	21.79±1.80a							
	MG	440.47±27.91a	422.23±32.91a	222.37±25.48ab	309.47±19.89a	16.38±1.13c	18.28±0.82a	0.70±0.11a	0.84±0.09a	25.66±1.17a	22.54±1.18a	609.87±75.16a	492.11±39.60a	23.74±2.40a	21.84±1.81b							
	SG	431.8±16.68ab	375.99±31.45b	239.65±29.91a	291.61±30.2ab	18.46±0.79a	18.73±0.77a	0.78±0.09a	0.80±0.06ab	23.65±0.98b	21.32±0.62b	566.39±49.67a	502.15±19.13a	24.00±2.40a	23.57±1.15a							
3	LG	460.92±40.35a	349.13±28.79b	233.97±27.04ab	285.80±14.60b	17.47±1.27b	16.80±1.22b	0.75±0.12a	0.77±0.11ab	24.44±1.46ab	23.20±1.93a	588.04±68.10a	513.18±74.21a	23.82±2.35a	22.09±2.25ab							
	MG	406.63±38.23b	355.68±19.64b	209.09±32.49b	278.74±19.86b	17.30±0.81bc	16.44±0.71b	0.78±0.09a	0.76±0.08b	24.55±1.18ab	23.33±0.68a	552.04±48.97a	511.11±45.85a	22.53±2.27a	21.92±1.73ab							
	SG	454.04±35.01ab	524.77±57.73a	251.85±23.53ab	328.35±22.86a	17.49±0.88b	18.65±0.95a	0.72±0.07a	0.90±0.11a	25.33±1.22ab	22.35±0.85b	617.46±49.54a	466.12±47.07b	24.38±1.51a	20.83±1.79b							
3	MG	469.69±39.41a	441.3±30.16b	269.72±12.22a	306.33±13.22b	18.69±0.94a	18.31±0.91ab	0.78±0.10a	0.82±0.08b	24.24±1.24b	22.60±1.08b	587.83±58.77a	509.92±34.46a	24.29±2.17a	22.58±1.57ab							
	SG	432.56±39.15bc	406.96±20.41b	247.82±19.22b	281.96±18.50c	17.14±1.19b	17.06±1.05c	0.77±0.11a	0.77±0.09b	25.57±1.59a	23.82±1.33a	592.50±60.86a	532.77±45.26a	22.42±2.39a	22.44±2.41ab							
	NG	409.47±48.54c	412.68±61.51b	235.04±23.79b	285.02±25.89c	17.02±0.83b	17.62±0.84bc	0.72±0.12a	0.77±0.09b	25.53±1.35a	22.51±0.94b	617.42±80.13a	516.45±52.81a	24.25±3.47a	22.99±2.66a							

组间无显著差异。而比叶面积、叶氮含量、叶磷含量、叶碳氮比和叶氮磷比在不同大小林隙间的差异均不显著。但这种差异性随着幼苗生长而变化,2年生和3年生香樟幼苗细根比根长在3种林隙微生境下均呈增大的变化趋势,分别在小林隙和中林隙下达到最大值;比叶面积和叶氮含量在中林隙下分别显著高于对照组的14.68%和8.31%,但在大林隙下反而下降,且与对照组差异不显著;叶磷含量、叶碳磷比和叶氮磷比在不同大小林隙间的差异均不显著;叶碳氮比整体变化规律不明显。这表明1年生香樟幼苗功能性状对3种林隙微生境的响应较弱,但2年生和3年生幼苗细根比根长和比叶面积等功能性状对3种大小林隙均产生了响应,而叶氮含量只在中林隙下显著增加。

不同于香樟幼苗,1年生枫香幼苗的细根比根长在大林隙下显著增大,在中、小林隙和林下对照组间的差异均不显著;叶氮含量在小林隙下显著高于林隙对照组的5.60%,叶碳氮比则相反,在小林隙下显著低于对照组的7.20%;叶碳磷比随着林隙面积增大呈下降的变化趋势;比叶面积、叶磷含量、叶氮磷比在对照组和所有处理组间的差异均不显著。而随着幼苗的生长,2年生和3年生幼苗细根比根长在林隙间的变化规律与1年生相同;但比叶面积、叶氮含量、叶磷含量在光照较强的中林隙和大林隙下均明显增大;2年生枫香幼苗叶碳磷比和叶氮磷比在3种林隙下与林下对照组均无显著差异,但3年生幼苗在大林隙下显著低于对照组的10.80%和10.37%;叶碳氮比变化规律与香樟幼苗相似,均不明显。以上表明枫香幼苗细根比根长、比叶面积、叶氮含量和叶磷含量等功能性状对大林隙的响应较强。

对林隙环境因子做蒙特卡洛检验预选,结果表明:土壤有机质含量、土壤水解性氮含量、土壤酸碱度和土壤有效磷含量4个环境因子与香樟幼苗功能性状呈显著相关($P < 0.05$);土壤水解性氮含量、土壤酸碱度、土壤有效磷含量、土壤含水率、土壤有机质含量和冠层透光率6个环境因子与枫香幼苗功能性状呈显著相关(表5)。

表5 不同林隙环境因子的蒙特卡洛检验结果

Table 5 Results of monte carlo test on different environmental factors of forest gap

环境因子 Environmental factor	解释率 Interpretation rate		<i>F</i>		<i>P</i>		重要性排序 Importance rankings	
	香樟 <i>C. camphora</i>	枫香 <i>L. formosana</i>	香樟 <i>C. camphora</i>	枫香 <i>L. formosana</i>	香樟 <i>C. camphora</i>	枫香 <i>L. formosana</i>	香樟 <i>C. camphora</i>	枫香 <i>L. formosana</i>
	土壤有机质 Soil organic matter	37.38%	30.53%	43.90	19.97	0.001	0.001	1
土壤水解性氮 Soil hydrolyzable nitrogen	18.75%	17.99%	4.89	4.02	0.004	0.001	2	3
土壤酸碱度 Soil pH	18.19%	32.45%	35.54	73.89	0.001	0.001	3	1
土壤有效磷 Soil available phosphorus	0.37%	0.03%	8.23	4.21	0.002	0.014	4	6
土壤含水率 Soil water content	0.21%	5.12%	1.81	5.38	0.133	0.007	5	4
冠层叶面积指数 Canopy leaf area index	0.00%	1.72%	2.62	1.10	0.064	0.337	6	7
土壤温度 Soil temperature	0.00%	0.02%	1.63	0.71	0.189	0.513	7	8
冠层透光率 Canopy light transmittance	0.00%	4.16%	0.82	11.10	0.468	0.001	8	5

基于预选结果进行冗余分析,结果显示:RDA第一轴解释香樟幼苗功能性状76.32%的变异,第二轴解释17.15%的变异(图3)。其中,香樟幼苗株高、地径和叶重比均与土壤有机质含量呈正相关关系,与土壤水解性氮含量和土壤酸碱度呈负相关关系;总生物量、细根比根长和茎重比与土壤有效磷呈负相关关系。由图3可知,第一轴解释枫香幼苗功能性状69.53%的变异,第二轴解释17.46%的变异。其中,与枫香株高、地径和总生物量均与冠层透光率和土壤有机质含量呈正相关关系,与土壤含水率呈负相关关系。

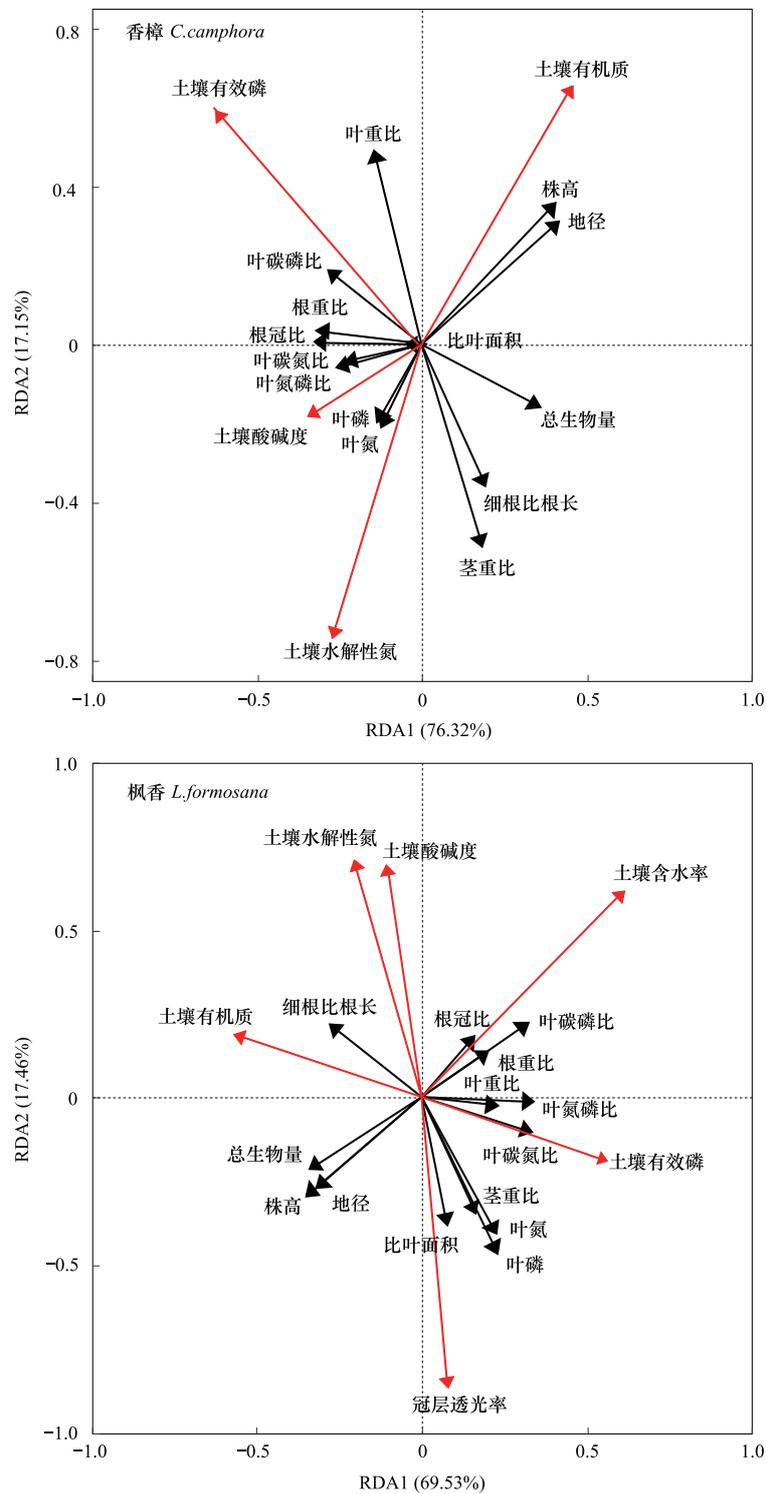


图 3 香樟和枫香幼苗功能性状与林隙环境因子的冗余分析

Fig.3 Redundancy analysis of *C. camphora* and *L. formosana* seedlings functional traits in relation to environmental factors of forest gap

3 讨论

3.1 林隙对幼苗生长的影响

林隙大小会直接改变光照和土壤水肥条件进而影响林隙内植物的生长发育^[17]。早前研究认为,不同树

种幼苗之间以及同一种幼苗在不同大小林隙之间的生长状况均存在明显差异^[8,18-19]。本研究发现,林隙大小对幼苗生长的影响不仅存在明显的种间差异,同时也会随着幼苗年龄增加呈时间动态变化。1年生香樟和枫香幼苗的生长受不同大小林隙的影响不显著,这表明林隙微生境能满足1年生幼苗生长对光照和土壤水肥等环境资源的需求。王传华等研究表明,枫香幼苗的正常生长依赖于良好的光照条件^[20],而Cornelissen等和Kameyama等研究表明,强光照环境反而不利于香樟幼苗的生长^[21-22]。这与本研究中2年生和3年生香樟和枫香幼苗的研究结果相似,即2年生和3年生枫香幼苗偏好于大林隙下生长,香樟幼苗则在中林隙下的生长状况最优。进一步分析发现,大林隙的高透光率和较高的土壤有机质含量均是促进枫香幼苗生长的主要环境因子;而中林隙较高的土壤有机质含量与香樟幼苗较快生长密切相关。这表明林隙环境资源分布特征差异和幼苗生长对环境资源的需求变化是林隙影响幼苗生长的重要因素^[23-24]。

3.2 林隙对幼苗功能性状的影响

植物生物量分配格局反映了植物适应不同生境的生存策略^[25]。例如,在林下和小林隙等弱光照环境胁迫下,部分植物会将生物量优先分配给茎干,以促进植物高生长,进而摆脱荫蔽环境^[26];也有植物优先将生物量分配给叶片,以提高对光合有效辐射的吸收利用能力^[7,27]。在本研究中,3个年龄的香樟幼苗随着林隙面积减小,根重比均显著下降,而地上部分生物量分配比重增大以促进叶片获取足量的光照资源,即香樟幼苗采取生物量最优分配的生存策略以应对弱光照胁迫^[7,28]。此外,也有研究认为,植物生物量分配格局主要受到植物本身个体大小的影响^[29]。本研究结果显示,枫香1年生幼苗根重比虽然在光照较弱的林下和小林隙下显著高于强光照的大林隙,但随着年龄增大,根重比逐渐减小,而叶重比逐渐增大。这表明枫香幼苗生物量分配格局不仅受到林隙环境变化的影响^[30],同时也与植物个体增大的密切相关。

植物细根比根长和比叶面积的大小分别反映了植物对土壤资源吸收能力和对光能转换能力的强弱,是植物适应异质性环境的关键功能性状^[31-33]。本研究结果显示,香樟幼苗细根比根长在3种大小林隙下均高于林下环境,而枫香幼苗均仅在大林隙下才显著高于林下对照组,这表明香樟幼苗细根比根长对林隙大小变化更敏感,其通过调整细根比根长以提高对土壤养分的吸收能力^[28,34]。对两个树种比叶面积的研究表明,2种幼苗比叶面积在不同大小林隙和年龄下变化规律与株高和地径均具有一致性。这与Wright等^[35]和Comas等^[36]的研究结论相似,即较大的细根比根长或比叶面积有利于植物吸收更多土壤养分或捕获更多的光能,满足幼苗快速生长对养分和能量的需求^[37-38]。叶片碳氮比和碳磷比常用于反映植物对养分的利用效率,氮磷比常用作植物限制养分的判断指标^[39]。本研究的香樟幼苗碳氮比和碳磷比均明显高于枫香幼苗,说明香樟幼苗对氮磷养分的利用效率高于枫香幼苗。香樟和枫香幼苗叶片氮磷比值均高于20,表明2种幼苗的生长均受到磷元素的限制作用^[40]。此外,林隙大小和年龄的交互效应对枫香碳氮比、香樟碳氮比和碳磷比均具有极显著影响,说明林隙对枫香的氮利用效率、香樟的氮和磷利用效率的影响均会随着幼苗年龄增加发生极显著变化;枫香对磷的利用效率则分别受到林隙大小和年龄的显著影响。2种幼苗的碳氮比和碳磷比均与总生物量呈较高的负相关性,原因可能是生物量积累较快的植物需要大量的N和P元素用于合成蛋白质和核糖体等化合物,导致碳氮比和碳磷比降低^[41]。

综上所述,香樟和枫香幼苗在不同林隙下的功能性状差异,反映出两种需光性不同的幼苗在应对不同林隙微生境时所采取的生存策略不同。与枫香幼苗相比,香樟幼苗具有较大的根重比、细根比根长、碳氮比和氮磷比,这有助于幼苗在荫蔽环境下维持较高的土壤水分和养分的吸收利用效率,是香樟幼苗适应耐荫性高于枫香幼苗的重要生理生态基础。

3.3 亚热带次生林幼苗更新的启示

研究样地所处区域的亚热带天然林因长期遭受人为反复过度砍伐,导致香樟和枫香等优势树种出现生长退化的问题。加上林分郁闭度较高,林下幼苗天然更新困难,最终形成当前普遍存在的低质低效次生林。借助人工林隙促进不同树种幼苗更新是改造次生林的重要途径之一^[16]。本研究结果表明,在制造人工林隙时,应综合考虑林隙大小与幼苗对环境资源需求的变化规律,为不同生活型树种幼苗的生长发育提供适宜的林隙

微生境。常绿耐荫树种樟的幼苗在根重比、细根比根长和叶碳氮比等功能性状上与落叶阳性树种枫香幼苗存在明显的种间差异,这是导致两种生活型树种幼苗分别在中林隙和大林隙下具有更高适合度的重要内在因素。因此,在未来森林经营过程中,阳性树种更新的林隙 D/H 比值至少应在 1.5 以上,而耐荫树种人工更新林隙 D/H 的比值不得超过 1.5。

4 结论

(1) 林隙对樟和枫香幼苗早期生长的影响在总体上起促进作用,但作用大小因林隙大小和幼苗年龄而有所差异。樟幼苗对林隙环境变化的敏感程度要低于枫香幼苗。中林隙对樟幼苗生长的促进作用最显著,且随着年龄的增大,这种促进效应会逐渐放大。大林隙对枫香幼苗生长的促进作用最大,但更大的林隙(D/H 大于 2)是否仍起促进作用有待探讨。

(2) 林隙不同环境因子对幼苗功能性状的影响存在明显差异。樟幼苗的功能性状主要受林隙土壤有机质含量、水解性氮含量、酸碱度和有效磷含量 4 个环境因子的调控,枫香幼苗的功能性状则主要受林隙土壤酸碱度、土壤有机质含量、水解性氮含量、土壤含水率、冠层透光率和土壤有效磷含量的影响。因此,在利用人工林隙促进植被更新中,除了考虑光照环境外,土壤水分和养分条件也是重要因素。

(3) 樟和枫香 2 种幼苗的功能性状对林隙环境变化存在不同的响应策略。幼苗较高的根重比、细根比根长、叶碳氮比和叶碳磷比是幼苗应对林隙环境影响的重要生态调节机制。

参考文献(References):

- [1] Violle C, Navas M L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 2007, 116(5): 882-892.
- [2] Li J L, Chen X P, Niklas K J, Sun J, Wang Z Y, Zhong Q L, Hu D D, Cheng D L. A whole-plant economics spectrum including bark functional traits for 59 subtropical woody plant species. *Journal of Ecology*, 2022, 110(1): 248-261.
- [3] Dave Coates K. Tree recruitment in gaps of various size, clearcuts and undisturbed mixed forest of interior British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management*, 2002, 155(1/2/3): 387-398.
- [4] 郭志华, 王荣, 肖文发. 不同光环境下喜树与四川大头茶幼苗的表型可塑性. *林业科学*, 2009, 45(9): 6-12.
- [5] Freschet G T, Swart E M, Cornelissen J H C. Integrated plant phenotypic responses to contrasting above- and below-ground resources: key roles of specific leaf area and root mass fraction. *New Phytologist*, 2015, 206(4): 1247-1260.
- [6] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 2015, 45(4): 325-339.
- [7] Shipley B, Meziane D. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology*, 2002, 16(3): 326-331.
- [8] Annihöfer P. Stress relief through gap creation? Growth response of a shade tolerant species (*Fagus sylvatica* L.) to a changed light environment. *Forest Ecology and Management*, 2018, 415/416: 139-147.
- [9] 王玉平, 陶建平, 刘晋仙, 何泽. 不同光环境下 6 种常绿阔叶林树种苗期的叶片功能性状. *林业科学*, 2012, 48(11): 23-29.
- [10] Lusk C H. Leaf functional trait variation in a humid temperate forest, and relationships with juvenile tree light requirements. *PeerJ*, 2019, 7: e6855.
- [11] Shen Y, Umaña M N, Li W B, Fang M, Chen Y X, Lu H P, Yu S X. Coordination of leaf, stem and root traits in determining seedling mortality in a subtropical forest. *Forest Ecology and Management*, 2019, 446: 285-292.
- [12] De Lombaerde E, Blondeel H, Baeten L, Landuyt D, Perring M P, Depauw L, Maes S L, Wang B, Verheyen K. Light, temperature and understorey cover predominantly affect early life stages of tree seedlings in a multifactorial mesocosm experiment. *Forest Ecology and Management*, 2020, 461: 117907.
- [13] Henn J J, Damschen E I. Plant age affects intraspecific variation in functional traits. *Plant Ecology*, 2021, 222(6): 669-680.
- [14] Liu F, Tan C, Yang Z G, Li J J, Xiao H S, Tong Y. Regeneration and growth of tree seedlings and saplings in created gaps of different sizes in a subtropical secondary forest in Southern China. *Forest Ecology and Management*, 2022, 511: 120143.
- [15] Orman O, Wrzesiński P, Dobrowolska D, Szewczyk J. Regeneration growth and crown architecture of European beech and silver fir depend on gap characteristics and light gradient in the mixed montane old-growth stands. *Forest Ecology and Management*, 2021, 482: 118866.

- [16] 刘世荣, 马姜明, 缪宁. 中国天然林保护、生态恢复与可持续经营的理论与技术. 生态学报, 2015, 35(1): 212-218.
- [17] 江蓝, 魏晨思, 何中声, 朱静, 邢聪, 王雪琳, 刘金福, 沈彩霞, 施友文. 格氏栲天然林林窗植物群落功能性状的变异. 植物生态学报, 2022, 46(3): 267-279.
- [18] Van Der Meer P J, Dignan P, Saveneh A G. Effect of gap size on seedling establishment, growth and survival at three years in mountain ash (*Eucalyptus regnans* F. Muell.) forest in Victoria, Australia. Forest Ecology and Management, 1999, 117(1/2/3): 33-42.
- [19] Grogan J, Landis R M, Ashton M S, Galvão J. Growth response by big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) advance seedling regeneration to overhead canopy release in southeast Pará, Brazil. Forest Ecology and Management, 2005, 204(2/3): 399-412.
- [20] 王传华, 李俊清, 陈芳清, 杨莹. 鄂东南低丘地区枫香林下枫香幼苗更新限制因子. 植物生态学报, 2011, 35(2): 187-194.
- [21] Cornelissen J C, Werger M A, Zhong Z C. Effects of canopy gaps on the growth of tree seedlings from subtropical broad-leaved evergreen forests of Southern China. Vegetatio, 1994, 110(1): 43-54.
- [22] Kameyama Y, Nakajima H. Environmental conditions for seed germination and seedling growth of *Cinnamomum camphora* (Lauraceae): the possibility of regeneration in an abandoned deciduous broad-leaved forest, eastern Japan. Journal of Forest Research, 2018, 23(3): 190-194.
- [23] Record S, Kobe R K, Vriesendorp C F, Finley A O. Seedling survival responses to conspecific density, soil nutrients, and irradiance vary with age in a tropical forest. Ecology, 2016, 97(9): 2406-2415.
- [24] Inman-Narahari F, Ostertag R, Asner G P, Cordell S, Hubbell S P, Sack L. Trade-offs in seedling growth and survival within and across tropical forest microhabitats. Ecology and Evolution, 2014, 4(19): 3755-3767.
- [25] Lu D L, Wang G G, Yan Q L, Gao T, Zhu J J. Effects of gap size and within-gap position on seedling growth and biomass allocation: is the gap partitioning hypothesis applicable to the temperate secondary forest ecosystems in Northeast China? Forest Ecology and Management, 2018, 429: 351-362.
- [26] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. New Phytologist, 2012, 193(1): 30-50.
- [27] 朱凯月, 王庆成, 吴文娟. 林隙大小对蒙古栎和水曲柳人工更新幼树生长和形态的影响. 林业科学, 2017, 53(4): 150-157.
- [28] Boonman C C F, van Langevelde F, Oliveras I, Couédon J, Luijken N, Martini D, Veenendaal E M. On the importance of root traits in seedlings of tropical tree species. New Phytologist, 2020, 227(1): 156-167.
- [29] Zianis D, Mencuccini M. On simplifying allometric analyses of forest biomass. Forest Ecology and Management, 2004, 187(2/3): 311-332.
- [30] 王传华, 李俊清, 杨莹. 富氮营养对枫香幼苗弱光碳平衡能力的影响. 应用生态学报, 2011, 22(12): 3117-3122.
- [31] Sánchez-Gómez D, Valladares F, Zavala M A. Functional traits and plasticity in response to light in seedlings of four Iberian forest tree species. Tree Physiology, 2006, 26(11): 1425-1433.
- [32] 施宇, 温仲明, 龚时慧. 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化. 生态学报, 2011, 31(22): 6805-6814.
- [33] 冯秋红, 史作民, 董莉莉. 植物功能性状对环境的响应及其应用. 林业科学, 2008, 44(4): 125-131.
- [34] Shen Y, Gilbert G S, Li W B, Fang M, Lu H P, Yu S X. Linking aboveground traits to root traits and local environment: implications of the plant economics spectrum. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 1412.
- [35] Wright I J, Westoby M. Cross-species relationships between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs leaf function in 28 Australian woody species. Functional Ecology, 2000, 14(1): 97-107.
- [36] Comas L H, Eissenstat D M. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. Functional Ecology, 2004, 18(3): 388-397.
- [37] Garnier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. Functional Ecology, 2001, 15(5): 688-695.
- [38] Li F L, Bao W K. New insights into leaf and fine-root trait relationships: implications of resource acquisition among 23 xerophytic woody species. Ecology and Evolution, 2015, 5(22): 5344-5351.
- [39] 曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 王维奇, 王纯. 生态化学计量学特征及其应用研究进展. 生态学报, 2013, 33(18): 5484-5492.
- [40] Güsewell S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. New Phytologist, 2004, 164(2): 243-266.
- [41] Elser J J, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Markow T, Watts T, Hobbie S, Fagan W, Schade J, Hood J, Sterner R W. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. Ecology Letters, 2003, 6(10): 936-943.