

文章编号: 1001-1498(1999)06-0612-08

杉木中龄林树冠叶面积密度 空间分布及季节变化*

张小全, 赵茂盛, 徐德应

(中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091)

摘要: 对江西大岗山17年生杉木人工林树冠内不同年龄针叶面积(NA)、叶面积密度(NAD)的垂直、水平和二维空间分布以及当年生针叶面积及其密度分布的季节动态进行了测定和模拟。结果表明, 生长盛期杉木单个树冠平均NA为 25.42 m^2 , 平均NAD为 $2.2727 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-3}$, 其中2年生及其以上老叶(简称2年生)大于1年生, 1年生大于当年生。NAD的水平分布和垂直分布均可用 β 分布函数表达, 而相对冠高和冠径的二次趋势面表达式可很好地描述NAD二维空间分布。树冠内NAD在冠中上部枝的中前部最大, 但不同年龄NAD的分布不同, 当年生针叶更接近于树冠顶部和最外层, 1年生针叶最大NAD位于树冠中部枝的中前部, 2年生针叶最大NAD出现于树冠中下部枝的中部。随着林龄的增加, 累积叶面积指数降低, NA在树冠中的垂直分布重心向上移动。当年生针叶干质量和NA的季节生长进程适合Logistic方程。生长末期树冠内平均NA和NAD可达 29.4243 m^2 和 $2.6307 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-3}$ 。

关键词: 杉木; 针叶面积密度; 空间分布; 季节动态

中图分类号: S718.45 **文献标识码:** A

树木叶面积及其在树冠内的空间分布状况是影响冠层辐射场和光合生产最重要的因子之一。冠层总光合速率除受叶片本身光合特性和所处的环境条件等因素影响外, 还取决于冠层叶面积及其分布。叶面积的大小直接决定了冠层光合叶面积。针叶在树冠内的分布一方面直接影响树冠内的辐射分布, 从而间接影响叶片和整个冠层光合速率; 另一方面, 不同部位和年龄针叶光合特性有较大差异^[1], 因而针叶在树冠内的分布也可直接影响整个冠层的同化速率。此外, 当年新生针叶的生长和多年生针叶的衰老和枯落, 叶面积及其密度分布还存在季节变化。王丽丽^[2]和肖文发^[3]等都曾于不同时期对相同立地上杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.) NA及其空间分布进行过研究, 但主要讨论的是叶面积或叶面积指数, 侧重于垂直分布, 未对NAD及其水平、垂直和二维分布进行模拟研究。本文研究模拟了17年生杉木树冠NAD的空间分布、NA和NAD季节生长进程, 并对比研究了不同林龄树冠内NA及其垂直分布。

1 材料与方法

1.1 研究林分

研究林分位于江西省分宜市中国林科院亚热带林业实验中心年珠实验林场, 地理位置

收稿日期: 1999-01-25

基金项目: 国家自然科学基金资助项目“杉木人工林光合作用尺度转换研究”(编号: 39770596)和国家林业局重点资助课题“江西大岗山森林生态系统定位研究”部分内容。

第一作者简介: 张小全(1965-), 男, 四川南川人, 助理研究员。

114°33'47" E, 27°34'41" N, 属罗霄山脉北端武功山支脉, 是杉木分布的中带中部产区。地带性植被为常绿阔叶混交林。气候属亚热带湿润气候区, 四季分明, 气候温和, 日照充足, 雨量充沛。年均气温16.8℃, 极端最高温39.9℃, 极端最低温-8.3℃, 年积温5355℃, 年降水量1590 mm, 年蒸发量1504 mm; 年均日照1657 h, 太阳辐射年总量约487 kJ·cm⁻²; 年均相对湿度80%; 无霜期270 d。试验样地为杉木人工纯林, 林龄17 a, 地位指数16, 株行距2.0 m × 1.5 m, 平均胸径13.8 cm, 平均树高12.6 m, 平均冠幅2.89 m, 枝下高7.52 m。海拔240~270 m, 坡向东南偏东20°, 坡度25°。成土母质为砂页岩, 土壤属黄红壤, 土层厚度70~100 cm。

1.2 树冠叶面积测定

在样地内根据林分平均胸径、平均树高、平均冠径和平均活冠长4个指标, 在样地外围保护带选择3株平均木伐倒, 从树冠顶部向下每隔0.5 m(树冠中上部)或1.0 m(中下部)划分垂直层, 测定每层中的枝数及每枝的分枝角度、枝径、枝幅、枝长。在每层内根据枝径、枝幅和枝长等选取1枝标准枝, 从基部开始按0.5 m(靠近冠顶的标准枝以0.3 m)间隔划分水平层, 并分别当年生、1年生和2年生及2年生以上针叶(以下简称2年生)摘下全部针叶, 并立即称量。随机取出不同年龄针叶各5 g左右, 用透明胶带将针叶粘贴于复印纸上, 复印后仔细剪下叶片称量, 根据单位面积复印纸质量换算针叶面积。首先计算各标准枝各段针叶面积, 再计算标准枝总叶面积, 每层标准枝针叶面积乘以枝数即为各层针叶面积, 各层各年龄级针叶面积之和即为树冠总叶面积。

叶面积野外测定于1997年5月中旬(生长盛期)进行。王丽丽^[2]和肖文发^[3]等的研究也是在该林分内进行, 但分别是在1988和1993年, 即林龄分别为8 a和13 a。

1.3 叶面积密度的计算

将树冠近似地看成圆锥体^[3], 冠长为圆锥体高, 平均冠径为圆锥体底面直径, 则树冠内的平均叶面积密度为总叶面积与圆锥体体积之商。

以标准枝基部为各垂直层的中点, 计算各垂直层体积, 进而计算各垂直层平均叶面积密度以及叶面积的垂直分布。

以标准枝各段在水平面上投影中点为各水平层中心, 计算各垂直层内各水平层体积和叶面积, 进而计算各垂直层内各水平层的平均叶面积密度。

由于各垂直层内水平分层标准不一(0.3~0.5 m), 故针叶面积密度的水平分布需通过计算获得。以相对水平枝长为计算单位, 并假定在各垂直层的同一水平层内叶面积密度相同, 用内插法计算各垂直层内各相对水平枝长范围内的针叶面积, 再用各垂直层同一相对枝长范围叶面积之和除以相应体积, 即为整个树冠各水平层叶面积密度分布。

1.4 当年生针叶生长进程的测定

从树冠上、中、下3个部位各选取5个当年生样枝, 在生长季每隔7 d测定其枝长、枝径, 根据平均枝长和枝径, 选取3枝平均样枝, 用复印称量法测定样枝叶面积, 并测定其干质量。

2 结果与讨论

2.1 单株树冠叶面积和叶面积密度

测定表明, 5月中旬(生长盛期)17年生杉木林单株树冠针叶面积为23.91~27.13 m², 平均25.42 m², 其中当年生3.65~4.25 m²(平均4.01 m²), 1年生7.55~8.58 m²(平均8.12 m²), 2年

生 $12.71 \sim 14.30 \text{ m}^2$ (平均 13.29 m^2)。由于测定时当年生叶正处于高速生长期, 尚未发育成熟, 故其针叶面积远低于1年生针叶。1年生叶又低于2年生老叶, 这是因为2年生老叶面积中还包含了尚未枯黄的多年生针叶。

树冠内平均叶面积密度为 $2.2727 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-3}$, 其中当年生针叶为 $0.3585 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-3}$, 1年生针叶 $0.7260 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-3}$, 2年生针叶 $1.1882 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-3}$ 。

2.2 叶面积密度在树冠内的分布

2.2.1 垂直分布 应用下述 β 分布函数对各年龄针叶叶面积密度(NAD)垂直分布进行拟合^[3-4]:

$$NAD(h) = C_0 \times h^\alpha \times (1 - h)^\beta \quad (1)$$

式中 C_0 、 α 、 β 为参数, h 为相对冠高(定义为第一活枝到树冠任一高度值与第一活枝到冠顶高度值之比)。模拟结果如表1, 表明用该函数可较好地表达杉木NAD在树冠内的垂直分布。Wang和Jarvis^[4]应用 β 函数模拟云杉(*Picea asperata* Mast.)和辐射松(*Pinus radiata* D. Don)NAD垂直分布也取得了良好效果。

表1 17年生杉木树冠内NAD垂直分布拟合参数

年龄级	参 数			复相关系数	取得最大NAD的 相对冠高 h_{\max}
	C_0	α	β		
当年生	271.630 0	10.502 2	1.181 5	0.993 6	0.898 9
1年生	7 059.315 2	8.397 9	3.627 0	0.997 8	0.698 4
2年生	150 818.72	9.120 6	6.027 0	0.993 1	0.602 1
总针叶	106.442 9	2.997 4	1.103 0	0.930 3	0.731 0

图1和表1表明, 随着叶龄的减小, 针叶向树冠顶部靠近, 其最大叶面积密度的相对冠高度 h_{\max} 向冠顶趋近, 龄级越小, h_{\max} 越大。这是由于每年新长出的枝叶大多位于树冠中上部枝的顶端, 而相对较老的针叶则逐步趋向于树冠中下部。

2.2.2 水平分布 在分析叶面积密度水平分布前, 我们首先假定: (1) NAD的水平分布独立于垂直分布; (2) 在不同垂直层内NAD的水平分布相同; (3) NAD的水平分布各向同性(与方位角无关); (4) 在同一垂直层中的同一水平层内针叶均匀分布。正是基于这些假定, 我们才得以计算出树冠内的NAD的水平分布。

研究模拟表明, β 分布函数同样适合于表达树冠内NAD的水平分布, 相应拟合参数如表2。不同年龄针叶水平分布状况如图2。

表2和图2表明, 在水平方向上, 枝的中后部的总叶面积密度较大, 最大NAD的相对冠径(相对冠径定义为假设树冠的水平切面为圆形时, 将圆半径设为1, 圆内任一点到圆心的

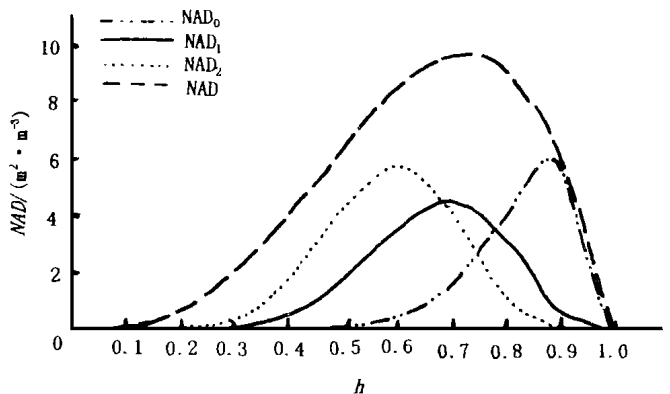


图1 17年生杉木树冠内叶面积密度(NAD)垂直分布
(NAD_0 、 NAD_1 、 NAD_2 和NAD分别表示当年生、1年生、2年生和总的NAD垂直分布, h 为相对冠高)

表2 17年生杉木树冠内针叶面积密度水平分布拟合参数

年龄级	参 数			复相关系数	取得最大 NAD 的 相对冠径 r_{max}
	C_0	α	β		
当年生	1.197 8	1.180 3	0.447 2	0.997 6	0.728 2
1年生	507.911 1	3.712 2	4.538 4	0.988 6	0.449 9
2年生	40.218 4	1.375 9	2.946 8	0.995 6	0.318 3
总针叶	102.823 5	1.753 5	2.871 4	0.992 3	0.379 1

长) r_{max} 为 0.379 1, 而枝的中前部的 NAD 较小。从叶面积的水平分布看, 大部分针叶集中于枝的中前部, 最大叶面积的相对冠径为 0.545 2^[5], 大于叶面积密度的值。因此, 尽管枝的中前部针叶较多, 但由于其分布空间较大, 其叶面积密度仍比中后部低。

不同针叶年龄, NAD 水平分布有明显差异(表2, 图2)。当年生针叶由于叶面积小, 其 NAD 也较低, 且主要集中于枝的中前部, r_{max} 达 0.728 2。1年生针叶主要集中于枝的中部, r_{max} 为 0.449 9。2年生针叶主要集中于枝的中后部, r_{max} 仅 0.318 3。与叶面积的水平分布^[5]比较, NAD 水平分布的相对冠径小于叶面积水平分布。

2.2.3 叶面积密度的二维分布 如上所述, 针叶在树冠内具有明显的水平(径向)和垂直分布规律, 在树冠辐射场和光合生产力模拟中仅考虑针叶的水平分布或垂直分布是不符合客观现实的, 必须同时考虑针叶的径向和垂直分布, 即二维分布。Wang 和 Jarvis^[4] 首先拟合了相对 NAD 的垂直和水平 β 分布函数, 然后将水平和垂直分布函数相乘再乘以树冠内平均 NAD, 构建了树冠内 NAD 二维分布的数学模型, 取得了较好模拟效果。但由于在以后辐射场等的模拟研究中需对 NAD 的二维分布函数进行多重积分, 而前述 β 分布函数不可积, 给辐射和冠层光合生产的模拟带来不便。我们假定 NAD 分布各向同性, 与方位无关。用相对冠高和相对冠径的二次趋势面来表达 NAD 的二维分布^[5], 其数学表达式为:

$$NAD(r, h) = a_0 + a_1h + a_2r + a_3rh + a_4r^2 + ash^2 \quad (2)$$

式中 r 为相对冠径, h 为相对冠高, 冠基部树干中心为坐标系圆点; $a_0 \sim a_5$ 为参数。其中: $h = H_p / H_c$; $r = R_p / R(h)$, 式中 H_c 为冠长; H_p 和 R_p 分别为冠中任意点 P 处的绝对冠高和与树干的水平距离; $R(h)$ 为相对冠高 h 处的冠径。对锥形树冠: $R(h) = R_c(1 - h)$ 。

用 $h = Z / H_c$ 和 $r = (X^2 + Y^2)^{(1/2)} / R(z)$ 代入(2)式, 即可将 NAD 二维空间分布函数改换成三维直角坐标 (x, y, z) , 其中 $R(z)$ 为高度 z 处的冠径。

用(2)式对17年生杉木树冠内 NAD 的二维分布进行拟合, 其参数见表3。表明用相对冠径和相对冠高的二次趋势面表达式可较好地表达杉木中龄林树冠内 NAD 的二维分布模式。表3

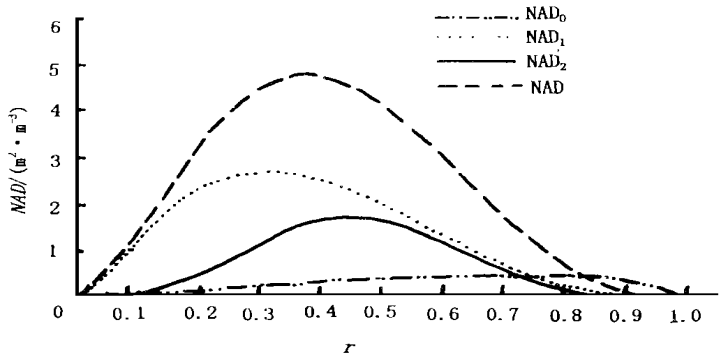
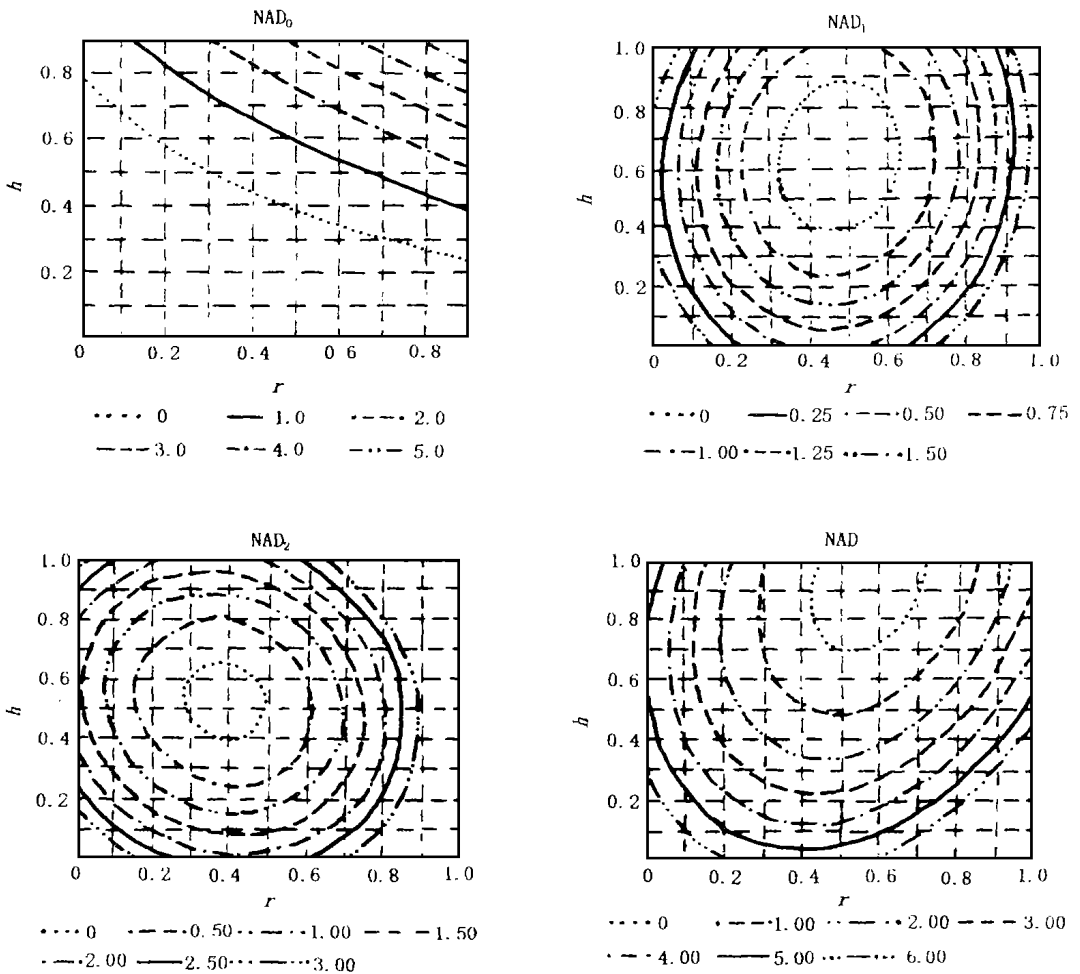


图2 杉木中龄林树冠内叶面积密度(NAD)水平分布
(NAD_0 , NAD_1 , NAD_2 和 NAD 分别表示当年生、1年生、2年生和总的 NAD 水平分布, r 为相对冠径)

中的 r_{\max} 和 h_{\max} 与表1~2中的值有微小差异, 主要是因为垂直分布代表的是各相对冠高位置的平均 NAD, 水平分布代表了各相对冠径位置的平均 NAD, 两者均经过数据的转换计算。实际上不同冠高处的 NAD 的水平分布是不一样的。在表3中 r_{\max} 和 h_{\max} 是对(2)式求极大值的结果, 因而 r_{\max} 实际上是指在 $h = h_{\max}$ 处的 r_{\max} 。

表3 17年生杉木树冠内 NAD 二维分布拟合参数

年龄级	参 数						R	r_{\max}	h_{\max}
	a_0	a_1	a_2	a_3	a_4	a_5			
当年生	0.056 0	-2.439	-3.501 6	8.082 2	1.262 6	4.370 6	0.902 1		
1年生	-0.788 1	6.183 0	3.172 4	0.781 0	-7.023 9	-2.807 2	0.772 5	0.475 2	0.631 2
2年生	-1.412	10.512 6	9.834 2	-2.293 7	-12.150 3	-8.627 2	0.779 4	0.383 6	0.519 0
总 计	-2.147 0	14.223 9	9.601 4	6.638 6	-17.934	-7.176 2	0.822 1	0.569 1	0.932 2



h : 相对冠高; r : 相对冠径; NAD₀: 当年生; NAD₁: 1年生; NAD₂: 2年生; NAD: 总针叶

图3 17年生杉木树冠内 NAD/(m²·m⁻³) 二维分布等值线图

随相对冠高(h)和相对冠径(r)的增加, 树冠内总的 NAD 增加, 约在9/10冠高和1/2~3/5冠径处达最大值, 以后随着 h 和 r 的增加而降低(图3-NAD)。不同年龄针叶的 NAD 二维分布不同。当年生针叶在树冠里层和下部几乎没有分布, NAD 为零; 在冠中上部和树冠外层随 h 和 r 的增加, NAD 一直呈增加趋势(图3-NAD₀)。1年生和2年生 NAD 二维分布的等值线图均呈同心圆环, 同心圆中心 NAD 最大。1年生针叶 r_{max} 和 h_{max} 均大于2年生针叶, 表明1年生针叶在树冠内集中分布的范围位于2年生针叶之上和外层, 而2年生针叶相对而言更靠下和里层(图3-NAD₁、NAD₂)。

2.4 不同林龄树冠叶面积比较

17年生杉木从冠顶至冠底累积叶面积指数平均为8.473 3, 低于王丽丽^[2]和肖文发^[3]分别于1989年1993年、林分年龄分别为8 a 和13 a 时对该林分的测定, 其测定值分别为18.286 0和9.507 0, 表明随着林分年龄的增大, 叶面积指数下降。这是因为8年生时林分正处于生长最旺期, 树木枝叶充分伸展以最大限度地利用空间。随着林分的继续生长, 树木个体间对空间的竞争日趋激烈, 树木生长逐渐减缓并最终成熟和衰退; 同时在树冠中下部中心逐渐形成无叶区^[6]或少叶区, 故而叶面积指数逐渐下降。

将本研究得出的总叶面积垂直分布数据以及王丽丽^[2]和肖文发^[3]的测定结果用(1)式 β 分布函数进行拟合后发现, 不同年龄阶段的叶面积垂直分布有明显差异(表4, 图4)。从8 a 到17 a 这个过程中, 叶面积的分布在冠层中逐渐上移, 其最大叶面积的相对冠高位置 h_{max} 呈增大趋势, 特别是在8~13 a 之间增加幅度明显。而且林分密度越大, 叶面积随林分年龄增加向树冠顶部移动越明显^[5]。

表4 不同年龄杉木林树冠内总叶面积垂直分布

林龄/a	参 数			复相关系数	h_{max}
	C_0	α	β		
8	134.500 1	1.470 2	2.094 8	0.976 9	0.412 4
13	52.573 8	1.559 7	1.222 3	0.985 3	0.560 6
17	9 220.905	5.731 2	3.862 9	0.969 0	0.597 4

2.5 叶面积及叶面积密度的季节动态

2.5.1 当年生针叶面积及NAD 季节动态 杉木一般于3月底4月初开始生长, 但由于受春寒的影响, 1998年4月中旬才开始生长。4月中旬开始出现新叶, 随后新叶叶面积和生物量干质量迅速增加, 到7月下旬当年生新叶充分扩展, 叶面积不再增加, 但针叶生物量干质量还有微小的增加(图5)。

经拟合, 当年生针叶样枝叶面积和生物量干质量的季节生长过程符合 Logistic 生长方程:

$$A = 209.281 4 / (1 + 14 649.81e^{(-0.071 063 7t)}) \tag{3}$$

$$M = 2.001 646 / (1 + 16 688.08e^{(-0.067 016 9t)}) \tag{4}$$

式中 A 为样枝针叶面积/ cm^2 ; M 为样枝针叶生物量干质量/ g ; t 为从1月1日开始的天数/ d 。刘志刚^[7]和 Chen 等^[8]分别对华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii* Mayr.) 和杨树(*Populus* spp.) 的研究均表明, 叶干质量和叶面积的季节生长节律均适合 Logistic 方程, 这是否为所有

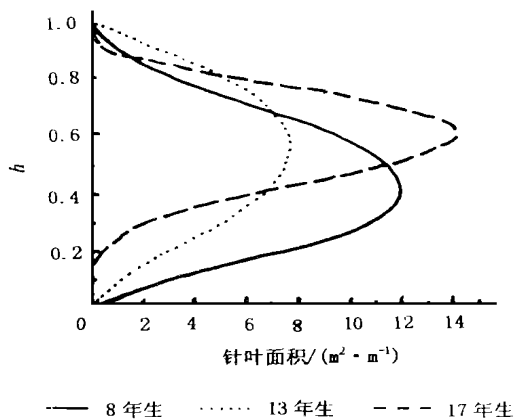


图4 不同年龄杉木林树冠内叶面积垂直分布 (h 为相对冠高)

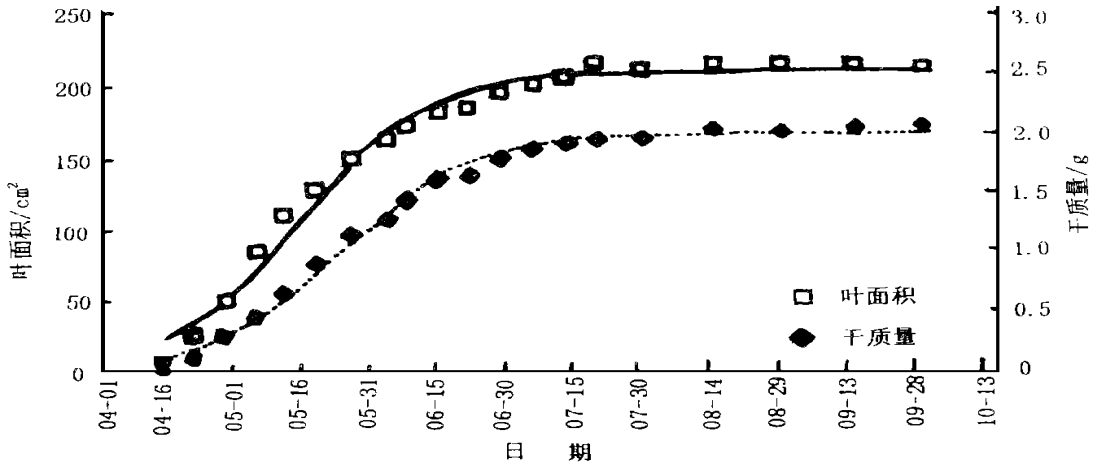


图5 17年生杉木当年生针叶样枝叶面积和生物量干质量季节生长过程

树种的普遍规律,有待今后进一步验证。

假定树冠内不同部位所有当年生针叶面积的季节变化节律相同,根据(3)~(4)式及1997年5月中旬测定的树冠当年生叶面积(4.01 m^2)和生物量干质量(412.78 g),可换算出单株树冠当年生针叶面积和干质量的季节变化的表达式:

$$A_0 = 8.0143 / (1 + 14649.81e^{-0.0710637t}) \quad (5)$$

$$M_0 = 1223.63 / (1 + 16688.08e^{-0.0670169t}) \quad (6)$$

式中 A_0 和 M_0 分别为单株树冠内当年生针叶总叶面积和干质量。(5)式表明,当年生针叶成熟后的叶面积达 8.0143 m^2 ,则当年生平均叶面积密度 $0.7165 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-3}$ 。总叶面积可达 29.4243 m^2 ,平均总叶面积密度 $2.6307 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-3}$ 。

假定当年生针叶面积密度的季节变化与叶面积的季节变化相同,则当年生针叶 NAD 分布的季节变化可用下式表达:

$$NADS_0(r, h) = 1.998584NAD_0(r, h, t) / (1 + 14649.81e^{-0.0710637t}) \quad (7)$$

式中 $NAD_0(r, h, d)$ 为在时间 d 时当年生针叶 NAD 的二维分布, $NAD_0(r, h)$ 为5月中旬当年生针叶 NAD 的二维分布(即用(2)式拟合的方程)。

2.5.2 针叶的枯落 假定枯落的针叶均为2年生以上叶,则这部分针叶的叶面积密度也随时间而异。根据俞元春对杉木成熟林的研究,杉木枯枝落叶的凋落过程具有明显的季节性,主要集中于生长结束后至第2年生长前。由于上年度当年生针叶在本年度成为1年生叶,而上年度1年生针叶在本年度成为2年生针叶,以此类推,故在生长停止期间枯落的针叶可由上年度转入的针叶来补偿。因此可以合理地假定1年生和2年生针叶叶面积及其密度分布为恒定。另外,行将枯落的针叶的光合能力已十分低,针叶的枯落对光合作用的影响可以忽略不计。

参考文献:

- [1] 张小全, 徐德应. 杉木中龄林不同部位和叶龄针叶光合特性的日变化和季节变化[J]. 林业科学(待发表).
- [2] 王丽丽. 不同密度杉木林内辐射与叶面积垂直分布对生长的影响[J]. 林业科学研究, 1990, 3(6): 589 ~ 594.
- [3] 肖文发. 杉木人工林冠层光合生产力的模拟研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 1994. 63 ~ 73.
- [4] Wang Y P, Jarvis P G. Influence of crown structural properties on PAR absorption, photosynthesis, and transpiration in Sitka spruce: application of a model (MAESTRO)[J]. Tree Physiol., 1990, 7: 297 ~ 316.
- [5] 赵茂盛. 杉木人工林冠层结构及其对光传输的影响[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 1998. 17 ~ 38.
- [6] 姜志林, 叶镜中. 杉木树冠形态结构的初步研究[J]. 南京林产工业学院学报, 1980, 4: 46 ~ 52.
- [7] 刘志刚. 华北落叶松人工林林冠结构与光能利用的研究[D]. 北京: 北京林业大学, 1993, 38 ~ 53.
- [8] Chen S G, Ceulemans R, Impens I. A fractal-based *Populus* canopy structure model for the calculation of light interception [J]. Forest Ecology and Management, 1994, 69: 97 ~ 110.

Spatial Distribution and Seasonal Changes of Needle-leaf Area Density within 17-year-old Chinese Fir Crown

ZHANG Xiao-quan, ZHAO Mao-sheng, XU De-ying

(The Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, CAF, Beijing 100091, China)

Abstract: The vertical, horizontal and two-dimensional distribution of needle-leaf area density (NAD) within 17-year-old Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) crown and their seasonal changes were surveyed and modelled in Fenyi County of Jiangxi Province. It showed that the mean total needle-leaf area (NA) and NAD within a single crown were 25.42 m^2 and $2.2727 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-3}$ respectively in the mid-May, but the older the needle-leaf, the greater the NA and NAD. The horizontal and vertical NAD distributions could be well-fitted by β function and the two-dimensional NAD distribution by the trend surface equation of relative crown height and relative crown radius. The maximum NAD was occurred at the mid-front section of branches of mid-upper crown; however the current needle-leaf was located mainly in the upper and outer crown while old needle-leaf moved toward the mid-lower and mid-inner crown. With the increase of tree age, accumulated needle-leaf area index decreased and the vertical distribution of needle-leaf area centered toward upper crown. The seasonal variation of biomass dry weight and area of current needle-leaf followed Logistic equation. At the end of growing season, the mean total NA and NAD within a single crown were up to 29.4243 m^2 and $2.6307 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-3}$ respectively.

Key words: Chinese fir; needle-leaf area density; spatial distribution; seasonal change