

文章编号:1001-1498(2012)04-0505-05

# 异质光环境下云南红豆杉的构型与叶构件水分特征

苏 磊, 苏建荣\*, 刘万德, 李帅锋

(中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 云南 昆明 650224)

**摘要:**对全光照、林隙、林冠3种光照环境下6年生云南红豆杉的构型和叶水分特征研究结果表明:云南红豆杉的构型在不同光照条件下存在显著的可塑性变化,叶构件的水分特征也有不同程度的差异。全光环境下的云南红豆杉树体高大、树冠开阔,圆满度为0.97(约为林冠下的两倍);全光下的总体分枝率为8.57,显著大于林隙的6.40和林冠下的4.81;全光中的1级枝长度、枝倾角、叶倾角等构型指标都显著大于林隙和林冠下的;3种光环境下各枝级的叶片分配存在明显的差异,全光下枝条的叶片数量是林隙的2.77倍,是林冠下的6.88倍,但它们都是1级枝的叶最多;叶构件的水分饱和和亏缺有随着光照强度减弱而增大的趋势,组织密度、相对含水量、干鲜比则随着光照减弱而减小,表明叶片的抗旱保水和抵御水分胁迫的能力随着光照强度的增强而变大。云南红豆杉为适应不同光环境,在形态和生理方面都做出适应性调整。

**关键词:**云南红豆杉;光环境;构件;构型变异;水分特征

中图分类号:Q948.1 S718.5 文献标识码:A

## Architectural Model and Leaf Water Feature of *Taxus yunnanensis* under Heterogeneous Light Condition

SU Lei, SU Jian-rong, LIU Wan-de, LI Shuai-feng

(Research Institute of Resources Insects, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, Yunnan, China)

**Abstract:** The branching pattern and leaf water feature of *Taxus yunnanensis* in different light environment were studied in Jingdong of Yunnan Province. The results showed that the architectural model was modified plastically in response to different light conditions, the leaf water feature also has some differences. *T. yunnanensis* had great stature and wide crown in these areas where the light is sufficient, the crown fullness ratio was 0.97 (almost double those under canopy). The average overall bifurcation ratio in full light environment was 8.57, it was significantly bigger than 6.40 of gap and 4.81 of under canopy, some other architectural parameters such as length of the first order branch, branch angle and leaf angle had the same trend. The leaves displayed significant differently in various light environments, the leaf number of branch in full light was 2.77 times of that in gap and 6.88 times of that under canopy, but all of them had the biggest amount of leaves distributed at the first-order branches. The water saturation deficit increased with the continuous weakening of light intensity, while the tissue density, relative water content and ratio of dry weight to fresh weight reduced with the tapering off of light. It indicated that the leaf's ability of combating drought, retaining water and resisting water stress increased with the increase of the light intensity. These indicated that *T. yunnanensis* made some necessary changes in morphological and physiological aspects in order to accommodate it to the change of light environment.

收稿日期:2012-01-15

基金项目:国家林业局林业公益性行业科研专项(201004007);948项目(2011-4-03)和云南省科技计划(2011CI072)的部分研究内容  
作者简介:苏磊(1987—),男,河南新乡人,在读硕士生,主要从事植物生态学研究。

\* 通讯作者: E-mail: jianrongsu@vip.sina.com.

**Key words:** *Taxus yunnanensis*; light environment; module; architectural variation; water content.

构件是指遗传结构相同、形态相似的相互连接的具有生死过程和潜在分裂能力的重复单元<sup>[1-2]</sup>。构件理论认为,植物体是枝、叶、芽、根、分蘖等构件有序组合而成的有机整体,植物的生长就是构件的动态变化和构型调整的过程<sup>[3-4]</sup>。在不同环境中,植物会通过调整构件的数量及其空间分布来适应不同的光照、水分及空间等生态因子,以获得最大的适应性<sup>[5]</sup>。

云南红豆杉(*Taxus yunnanensis* Cheng et L. K. Fu)是国家一级保护植物和天然抗癌药物——紫杉醇(Taxol)的重要来源<sup>[6]</sup>,它还是重要的室内盆景与园林绿化植物,在建筑、家具等方面也有应用<sup>[7]</sup>。云南红豆杉具有较高的科学研究价值和较好的社会效益。尽管云南红豆杉的资源稀少,但需求量却日渐增多,关于它的研究和保护显得更加紧迫与重要。研究表明,“光照因子”是决定云南红豆杉地理分布的主要因子之一,在光照充足的生境中,云南红豆杉发育为干形良好的高大乔木且结实,更新幼苗多<sup>[8]</sup>,可见光照在大尺度上影响其分布范围,在小尺度上影响其构型。光是植物光合作用的能量来源和生长发育的信号来源<sup>[9]</sup>,影响着植物的生长发育、形态结构和生理生化<sup>[10]</sup>。在不同的光照条件下,与植物觅光相关的形态指标会产生差异,从而呈现出植株表型或构型的变异现象。目前,已发现云南红豆杉有高大乔木型、小乔木型和灌木型3种生态型<sup>[7]</sup>,但是对它产生的原因和机制研究鲜有报道,更未见光对云南红豆杉构型和枝叶可塑性的研究报道。

本研究以植物种群构件理论为指导,通过比较、分析不同光环境下云南红豆杉的总体结构、枝系特征、叶数量分布和叶构件水分特征,揭示其枝叶构件对异质光环境的适应策略,为探索云南红豆杉生态型产生的机制积累资料,为它的保育和利用提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地概况

研究地设在云南省景东彝族自治县中国林科院资源昆虫研究所景东试验站。景东县位于云南省西南部,横断山脉南端,无量山和哀牢山坐落于境内。试验站海拔1 200 m,位于100°21'~101°15' E, 23°56'~24°50' N之间,亚热带季风气候,年平均气温(18.3±0.5)℃,极端最高气温(37±1.5)℃,极端

最低气温(-2±1)℃,年平均降水量(1 100±50) mm,降水多集中于7—8月。

试验林于2008年营造,幼树树龄6 a。造林地的坡向、坡度和土层基本一致,而且多年采取一致的抚育管护措施。试验地生长的主要物种有云南红豆杉、思茅松(*Pinus kesiya* var. *langbianensis* (A. Chev.) Gaussen)、板栗(*Castanea mollissima* Blume)等。云南红豆杉所处光环境差异较大,既有空旷、开阔地的全光照地段,又有树木稀疏的林隙,还有乔木茂盛、枝叶繁密的林冠郁闭度很高的生境。根据光照的不同,将生境地分为全光、林隙(郁闭度0.4~0.5)、林冠下(郁闭度为0.8~0.9)3种不同的光照环境。

### 1.2 研究方法

1.2.1 构型指标测定 分别选取全光、林隙、林冠下生境中长势良好、树龄为6 a的云南红豆杉各10株,所选植株均为腾冲种源。将试验所选用的云南红豆杉用绳带标记,用卷尺和游标卡尺测定所选树的树高、冠幅、冠长、地径,并计算树冠率和圆满度,其中,树冠率=冠长/树高,圆满度=冠幅/冠长<sup>[11-12]</sup>。调查中,冠幅和冠长分别定义为树冠南北方向的宽度和树冠顶部到底部的垂直长度。

分枝率、枝条长度和分枝角度是决定植物生长过程中构件空间排列最重要的3个指标<sup>[13]</sup>。用圆规和量角器测定顶部枝条的叶倾角、小枝倾角。在每个选定的植株的植冠层选取3个枝条,并将选取的枝条做好标记,然后用Strahler法确定枝序,即最外层的枝为1级枝,2个1级枝相遇为2级枝,2个2级枝相遇为3级枝,若是2个不同枝级相遇,则汇合后取较高级枝作为枝级<sup>[14-15]</sup>。分枝率计算公式如下:

$$R_b = (N_T - N_S) / (N_T - N_1)$$

$$R_{i,i+1} = N_i / N_{i+1}$$

式中: $R_b$ 为总分枝率, $R_{i,i+1}$ 为*i*级枝与*i+1*级枝的逐步分枝率, $N_T$ 为所有枝级中枝条的总数, $N_S$ 为最高枝级的枝条数, $N_1$ 为第1级的枝条总数。

用游标卡尺测量1级枝的直径 $D_1$ 和2级枝的直径 $D_2$ ,计算枝径比( $RBD_{2,1}$ ):

$$RBD_{2,1} = D_1 / D_2$$

1.2.2 叶构件水分特征 在每种光环境下的植株上分别选取50片当年生叶片,用电子分析天平称量鲜质量,随后放入水中饱和24 h,翌日测量其饱和质

量,然后将其放入烘箱中,在 85 °C 下烘干至恒质量。水分饱和和亏缺(*WSD*)、组织密度(*TD*)、相对含水量(*RWC*)和干鲜比(*RDF*)等水分特征参数计算公式为:

$WSD = (\text{叶片饱和质量} - \text{叶片鲜质量}) / (\text{叶片饱和质量} - \text{叶片干质量})$ ;  $TD = \text{叶片鲜质量} / \text{叶片饱和质量}$ ;  $RWC = (\text{叶片鲜质量} - \text{叶片干质量}) / (\text{叶片饱和质量} - \text{叶片干质量})$ ;  $RDF = \text{叶片干质量} / \text{叶片鲜质量}$

水分饱和和亏缺越大,抗旱性越小;组织密度越大,抗逆性越小,叶片保水性越强;相对含水量和干鲜比均与叶片的抗旱性有一定关系,都是值越大,抗旱能力越强<sup>[16-17]</sup>。

1.2.3 数据分析 利用 SPSS 13.0 和 Excel 2003 处理数据,用单因素方差分析(ANOVA)检验处理间差异的显著性,若主效应显著,用 Turkey LSD 进行多

重比较。所有数据表示为 Mean ± SD,图中平均值的标准差用误差棒表示。

## 2 结果与分析

### 2.1 云南红豆杉的总体结构

从表 1 可以看出:云南红豆杉的总体结构对光照的反应较为强烈。除树冠率外,随着光照的减弱,云南红豆杉植株的冠长、冠幅、圆满度、树高、地径均受到了较大的影响。在全光条件下,云南红豆杉有充足的能量用以生长发育,故而树体高大,树冠开阔。林隙中的植株与全光环境中的植株除了树冠率和圆满度无显著差别( $p > 0.05$ )外,其它形态指标均有显著差距。林冠下,光资源匮乏,云南红豆杉的冠长、冠幅、圆满度和地径均显著( $p < 0.05$ )低于全光和林隙环境下生长的植株。

表 1 不同光环境条件下云南红豆杉总体地上结构

类别	全光	林隙	林冠下
冠长/cm	267.4 ± 12.9 <sup>a</sup>	202.8 ± 26.8 <sup>b</sup>	141.4 ± 12.7 <sup>c</sup>
冠幅/cm	248.6 ± 10.4 <sup>a</sup>	178.9 ± 36.8 <sup>b</sup>	70.4 ± 16.4 <sup>c</sup>
树高/cm	275.0 ± 11.8 <sup>a</sup>	211.0 ± 26.8 <sup>b</sup>	149.0 ± 12.5 <sup>c</sup>
树冠率	0.97 ± 0.10 <sup>a</sup>	0.96 ± 0.10 <sup>a</sup>	0.95 ± 0.07 <sup>a</sup>
圆满度	0.93 ± 0.04 <sup>a</sup>	0.87 ± 0.08 <sup>a</sup>	0.49 ± 0.09 <sup>b</sup>
地径/mm	64.1 ± 8.0 <sup>a</sup>	37.5 ± 4.0 <sup>b</sup>	17.9 ± 2.3 <sup>c</sup>

注:表中数据右上角字母相同,表示差异不显著( $p > 0.05$ ),下同。

### 2.2 不同光环境下云南红豆杉的枝系特征

表 2 表明:随着光照强度在全光、林隙、林冠环境下逐渐减弱,云南红豆杉植株的总体分枝率和逐步分枝率  $SBR_{1;2}$  呈现显著减小的趋势。林隙中,云南红豆杉植株的逐步分枝率  $SBR_{2;3}$  相比全光条件下的小,但差异不显著( $p > 0.05$ ),它们二者都显著大于林冠下植株的逐步分枝率。可见,云南红豆杉的总体分枝率和逐步分枝率均与光照强度有关,光照越强,分枝率越大,这表明,充裕的光照对云南红豆杉枝条的分枝能力有很强的促进作用。

林隙中和林冠下植株的 1 级枝长度较小,与全光下的植株相比差异显著( $p < 0.05$ )。全光下的枝径比显著大于林冠下的,林隙的位于二者之间,与二者都未达显著差异。枝倾角、叶倾角在全光环境中最大,林隙的次之,与全光的均达显著差异;林冠下的枝倾角、叶倾角最小,只是前者与林隙中的相比差异显著,后者差异不显著。这可能是全光环境中植株的枝叶繁密,竞争激烈,枝叶为了获取更多的阳光而加大倾角尽量向上生长。

表 2 云南红豆杉在不同光环境条件下的分枝特征

类别	全光	林隙	林冠下
总体分枝率	8.57 ± 2.01 <sup>a</sup>	6.40 ± 1.10 <sup>b</sup>	4.81 ± 1.20 <sup>c</sup>
逐步分枝率( $SBR_{1;2}$ )	9.04 ± 2.45 <sup>a</sup>	6.37 ± 1.32 <sup>b</sup>	4.99 ± 1.64 <sup>c</sup>
逐步分枝率( $SBR_{2;3}$ )	8.07 ± 3.87 <sup>a</sup>	7.10 ± 1.86 <sup>a</sup>	4.53 ± 1.43 <sup>b</sup>
1 级枝长度/cm	9.84 ± 2.85 <sup>a</sup>	8.80 ± 2.12 <sup>b</sup>	8.60 ± 1.77 <sup>b</sup>
枝径比( $RBD_{2;1}$ )	1.58 ± 0.08 <sup>a</sup>	1.55 ± 0.05 <sup>ab</sup>	1.51 ± 0.12 <sup>b</sup>
枝倾角/(°)	49.3 ± 7.0 <sup>a</sup>	43.2 ± 7.3 <sup>b</sup>	40.2 ± 5.3 <sup>c</sup>
叶倾角/(°)	59.2 ± 6.5 <sup>a</sup>	48.2 ± 4.5 <sup>b</sup>	47.1 ± 4.7 <sup>b</sup>

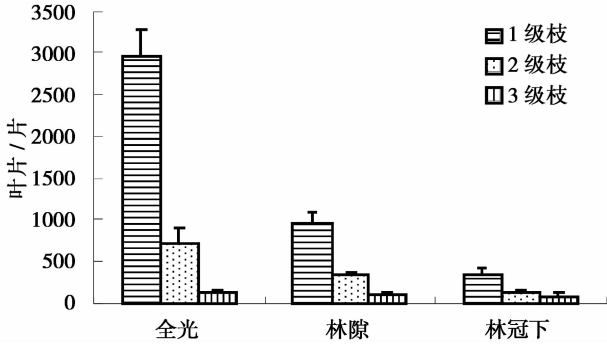
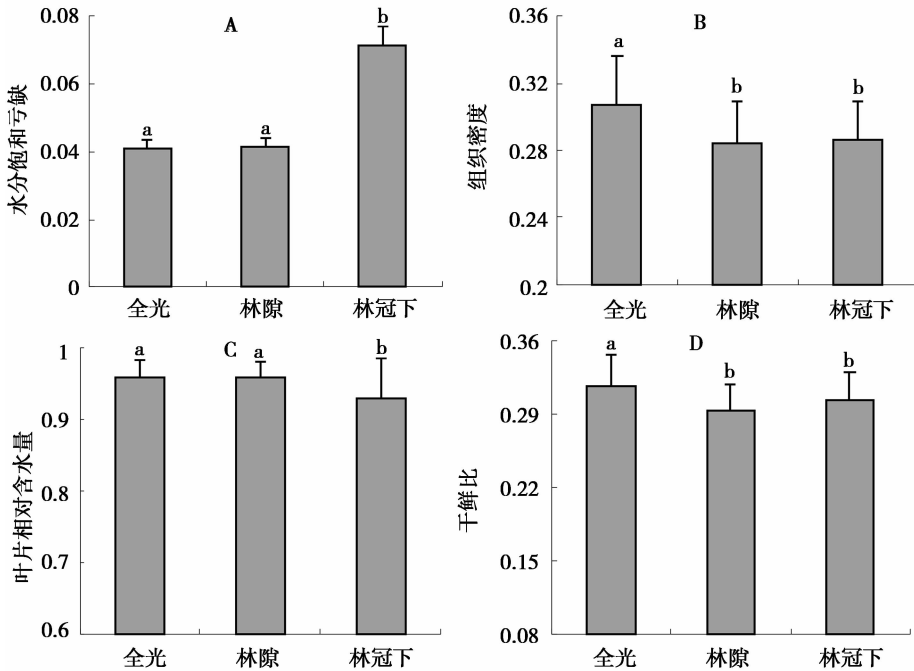


图1 不同光照条件下云南红豆杉各级枝的现存叶片数

### 2.3 不同光环境下云南红豆杉各枝级叶片的分布

图1为不同光环境下云南红豆杉各个枝级的平均叶片分布图。3种光环境下的云南红豆杉植株叶片数差异很大,全光的叶片数是林隙的276.6%,林冠下的687.7%,尽管总体叶数量差异比较大,但三者都是1级枝叶片最多,2级枝叶片其次,3级枝叶片最少。云南红豆杉在全光环境中的1级枝、2级枝的叶片数量多于其他2种光环境中的叶片数



(A)水分饱和和亏缺,(B)组织密度,(C)相对含水量,(D)干鲜比

图2 不同光照条件下云南红豆杉叶构件的水分特征

## 3 讨论

(1)光作为重要的生态因子,影响植物树冠构型、分枝特征、叶片分布、生物量分配<sup>[18]</sup>。云南红豆杉在幼苗时期喜荫,但是生长到一定阶段后具喜光习性<sup>[19]</sup>。本研究表明,林冠下最弱光照条件下,云

量,不同光环境之间差异显著。3种光条件下3级枝系上生长的叶子大多在80~120片之间,相互间差异不显著( $p > 0.05$ )。全光下的云南红豆杉的1、2级枝上着生的叶片占全部叶片数量的97%,只有3.1%的叶片着生在3级枝上,而林隙的叶有7.3%生长于3级枝,林冠下的则有15.8%。

### 2.4 不同光环境下云南红豆杉叶片水分特征

不同光照条件明显地影响了云南红豆杉叶构件的水分特征参数。由图2可知:林冠下云南红豆杉叶构件的水分饱和和亏缺显著( $p < 0.05$ )大于全光和林隙下的。不同光照条件对组织密度与干鲜比的影响的呈现相同的趋势,全光照下叶子的组织密度和干鲜比显著大于林隙和林冠下的( $p < 0.05$ ),林隙和林冠下的这两个水分特征较为接近,没有显著差异( $p > 0.05$ )。在全光和林隙下,叶片的相对含水量无显著差异,但两者的叶片相对含水量均显著高于林冠下植株的叶片相对含水量( $p < 0.05$ )。

南红豆杉枝叶最为平展,从而降低了枝叶的自我遮荫,提高了植株忍受荫蔽的能力;同时,还通过限制侧枝发育,加强顶端优势的对策,降低用于枝发育的C分配量保证主干生长,致使圆满度减小,从而获取更多的光资源。这就是云南红豆杉对弱光环境的适应策略。这与耐荫种幼树的树冠多呈平展形状,而

喜光种的树冠大都呈较陡的形状,树冠有着随光照强度降低而减小的趋势<sup>[20-21]</sup>的结论基本一致。

(2)在全光下,1级枝可利用的光资源丰富,其上发育出较多的小枝和针叶,较多的小枝和针叶使树冠内的光强降低、光质改变,从而限制了2级和3级枝上叶片的数量。全光、林隙和林冠下,1、2级枝上叶片数量的差异显著,而3级枝上的叶片数量差异不显著,说明外部光环境差异致使1、2级枝、叶构件的分布和数量的差异,但不论外部光环境差异如何,云南红豆杉都可通过枝叶构件的调整使树冠内部的光照趋于一致。在不同的光照环境下,云南红豆杉叶片水分特征显示了相应的适应能力。全光照下,云南红豆杉具有较低的水分饱和和亏缺,显示出较强的抗旱能力。弱光条件下,云南红豆杉具有较小的组织密度,从而具有较强抗逆性。

(3)本研究观测的时间较短,缺乏构型动态变化的数据,没有定量控制光照,研究对象树龄偏小。在今后的相关研究中,应该加大研究时间跨度、严格控制光照精度,加强幼树构型与成年植株构型关系的探索研究。

#### 参考文献:

- [1] 董 鸣,于飞海. 克隆植物生态学术语和概念[J]. 植物生态学报, 2007,31(4): 689-698
- [2] 顾大彤,陈双林,郭子武,等. 四季竹立竹地上现存生物量分配及其与构件因子关系[J]. 林业科学研究, 2011,24(4): 495-499
- [3] Harper J L. Population biology of plant [M]. London and New York: Academic press, 1977
- [4] Golubov J, Mandujano M C, Montana C, et al. The demographic costs of nectar production in the desert perennial *Prosopis glandulosa* (Mimosoideae): a modular approach[J]. Plant Ecology, 2004,170(2): 267-275
- [5] 陈 波,宋永昌,达良俊. 木本植物的构型及其在植物生态学

- 研究的进展[J]. 生态学杂志, 2002,21(3): 52-56
- [6] 苏建荣,张志钧,邓 疆. 不同树龄、不同地理种源云南红豆杉紫杉醇含量变化的研究[J]. 林业科学研究, 2005,18(4): 369-374
- [7] 王卫斌,王达明. 云南红豆杉[M]. 昆明: 云南大学出版社, 2006
- [8] 苏建荣,张志钧,邓 疆,等. 云南红豆杉的地理分布与气候关系[J]. 林业科学研究, 2005, 18(5): 510-515
- [9] Lian H L, He S B, Zhang Y C, et al. Blue-light-dependent interaction of cryptochrome 1 with SPA1 defines a dynamic signaling mechanism [J]. Genes & Development, 2011, 25(4):1023-1028
- [10] 姜汉侨,段昌群,杨树华,等. 植物生态学[M]. 北京:高等教育出版社, 2010:252-262
- [11] 段 劼,马履一,贾黎明,等. 北京地区侧柏人工林密度效应[J]. 生态学报, 2010,30(12): 3206-3214
- [12] 徐成立,张景兰,陈东来. 树冠圆满度对树木生长的影响及作用研究[J]. 河北农业大学学报, 2005,28(3): 45-48
- [13] Hutchings M J, De Kroon H. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resources acquisition [J]. Advances in Ecological research, 1994, 25: 159-238
- [14] Steingraeber D A. Phenotypic plasticity of branching pattern in sugar maple (*Acer saccharum*) [J]. American Journal of Botany, 1982, 69: 638-640
- [15] 卢康宁,张怀清,刘 闽. 基于实测数据的杉木构型研究[J]. 林业科学研究, 2011,24(1): 132-136
- [16] 何维明,董 鸣. 异质光环境中旱柳的光截取和利用反应[J]. 林业科学, 2002,38(3): 7-13
- [17] 苏艳红,黄国勤,刘秀英,等. 旱地玉米抗旱措施研究进展[J]. 江西农业学报, 2005,17(1): 56-61
- [18] 孙书存,陈灵芝. 辽东栎植冠的构型分析[J]. 植物生态学报, 1999,23(5): 433-440
- [19] 张茂钦. 云南红豆杉[M]. 昆明,云南科技出版社, 2006
- [20] Gillespie A R, Allen H L, Vose J M. Amount and vertical distribution of foliage of young loblolly pine trees as affected by canopy position and silvicultural treatment [J]. Canadian Journal of Forest Research, 1994,24: 1337-1344
- [21] 徐程扬. 不同光环境下紫椴幼树树冠结构的可塑性响应[J]. 应用生态学报, 2001,12(3): 339-343