

不同邻体大头茶幼苗的适应特征

肖春旺 刘玉成

(西南师范大学亚热带生物地理研究所, 重庆 630715)

摘要 在亚热带常绿阔叶林自然林窗下, 以大头茶幼苗为基株, 分别以马尾松、川灰木和大头茶幼苗为邻体。研究不同邻体如何改变可利用资源, 影响大头茶幼苗基株生长动态和形态、树冠结构和生物量效应, 并探讨影响基株生长的邻体的主导因素。结果表明, 不同邻体的生长和截光效应差异明显; 基株生长特征与邻体的树高、叶生物量、总生物量和树冠距地表 10cm 处截光量相关极小, 却与邻体树冠距地表 30cm 处截光量相关极大, 故影响基株生长的邻体主导因素是遮挡基株树冠的邻体的可利用光资源; 基株生长动态, 如树高、叶数、叶面积和叶大小, 树冠结构和生物量显著受到不同邻体的影响, 并且基株树高及增长量、叶面积、冠幅和生物量均为大头茶单株(GNO) > 大头茶 + 川灰木(GNS) > 大头茶 + 马尾松(GNP) > 大头茶 + 大头茶(GNG)。大头茶幼苗种内竞争明显强于种间竞争。

关键词 邻体 大头茶 基株 形态 树冠结构 生物量 竞争

CHARACTERISTICS OF ADAPTATION OF *GORDONIA ACUMINATA* SEEDLINGS TO DIFFERENT NEIGHBORS

Xiao Chunwang and Liu Yucheng

(Institute of Subtropical Biogeography, Southwest China Normal University, Chongqing 630715)

Abstract The present study is to investigate influences on resource availability for "target" *Gordonia acuminata* seedlings, their growth, morphology, canopy structure and biomass by their different neighbors individuals of *Pinus massoniana*, *Symplocos setchuenensis* and *Gordonia acuminata* seedlings. Attempts, was also made to find out the main factors of the neighbor influence on the growth of the "target" individuals in natural gap of subtropical evergreen broadleaved forest. The results show that the growth and light interception differed significantly among different neighbors: The growth characters of target individuals were poorly correlated with the height, the leaf biomass, total biomass of neighbors and their light interception at 10 cm height above ground in canopy, but were highly correlated with their light interception at 30 cm height above ground. Therefore, the major factor for growth of the target individuals was light availability of the neighbor shading the target individuals. The growth dynamics of target individuals, in terms of tree height, number of leaves, leaf area, leaf size, canopy structure and biomass, were significantly influenced by different neighbors. The height and growth, the leaf area, the canopy width and the biomass of the target individuals were larger in *G. acuminata* + no neighbor than those in *G. acuminata* + *S. setchuenensis* those of which were in turn larger than those in *G. acuminata* + *P. massoni*

ana. In *G. acuminata*+*G. acuminata*, those characters were smallest. The intraspecific competition in *G. acuminata* was greater than the interspecific one.

Key words Neighbor, *Gordonia acuminata*, Target individual, Morphology, Canopy structure, Biomass, Competition

植物种间关系的研究, 目前已是植物种群生物学研究的核心问题之一。但目前大量的研究工作仍集中于 1 年生草本植物和可控制环境条件下的盆栽实验。而对多年生木本植物, 尤其在自然环境条件下的野外实验研究比较少见。

植物邻体干扰实际上是邻体间为争夺可利用资源而产生的负作用过程。其竞争强度依赖于邻体间的空间位置关系及其邻体对可利用资源的影响程度, 并通过形态可塑性来补偿这种效应的能力(Grace, J. B., *et al.*, 1990; Tremmel, D. c. *et al.*, 1993)。研究表明邻体强烈影响植物形态和生产力(Trenbath, B. R., 1974)。邻体竞争是复杂的, 受到基株和邻体的种类、大小、距离、开放角度及其邻体数的影响(Mack, R. N. *et al.*, 1977; Weiner, J., 1982)。最简单可能的竞争关系是出现在 1 对植物之间(Jessica Gurevitch, *et al.*, 1990)。通过成对组合试验的研究, 可了解植物间最基本的竞争机制, 及其由此造成的植物大小级分化和“资源利用的不同等级”。

本研究是利用缙云山常绿阔叶林自然林窗内生长的多年生木本幼苗, 以大头茶为基株, 马尾松、川灰木和大头茶为邻体, 研究探讨: (1) 不同邻体如何影响可利用资源。(2) 大头茶幼苗基株对邻体的反应。(3) 影响基株生长的邻体特征的主导因素。

1 研究样地环境与方法

1.1 样地环境与物种

样地设置于缙云山(N106°20', 29°49'E)香炉峰风灾迹地自然林窗下, 其内广泛分布着大头茶(*Gordonia acumenata*)、马尾松(*Pinus massoniana*)和川灰木(*symplocos setchuenensis*)实生苗共生群。林窗海拔 730m, 坡度 12°, 坡向 N-W16°, 林窗面积 15m×20m, 土壤厚度 41.4cm, 有机质 2.658%, pH4.5, 含水量 58.56%, 含氮 0.192%, 含磷 0.043%, 含钾 1.033%。

大头茶和川灰木都是亚热带常绿阔叶林的重要树种, 前者幼苗少分枝, 后者多分枝。马尾松为亚热带森林先锋树种, 生长迅速。

1.2 试验设计及其计测方法

于 1994 年 4 月, 试验样地内选择大小相近的 4 年生大头茶幼苗 60 株为基株, 随机分成 4 组处理, 每组 15 株, 1 组为对照组, 即无邻体单株(GNO), 其它 3 组每 1 基株各选取与其基株距离相近(10~13cm), 大小相似的马尾松(GNP)、川灰木(GNS)和大头茶(GNG)幼苗 1 株为邻体, 并将其余所有邻体拔除, 建立成对组合试验。试验期 4~12 月, 经常除草和防除病虫害。每月测定基株树高、基径和叶片长, 最大宽; 记录叶片现存数和落叶数; 仅大于 10mm 叶长的叶片被记录测定。叶面积是通过线性回归方程来求得, 描绘大小不等叶片 50 片, 利用 ΔT 面积仪测量叶面积、叶长和叶最宽, 随后叶面积与叶长宽的线性方程被求得: $Y(\text{叶面积}) = 0.654X(\text{叶长} \times \text{叶最宽}) + 0.776 (R = 0.995, n = 50)$ 。

94年7月和12月测定了基株树冠长、冠幅和从地表向上每隔10cm间的叶面积,12月还测定了邻体的树高、树冠距地表10cm和30cm及其相应顶部的光照强度。同时将所有基株邻体收割,求其叶、茎和根生物量干重。

1.3 数据处理

所有数据同微机 spss 软件系统进行 ANOVA 分析,用 Duncan 法进行多重比较,并用字母标记法表示,并且进行相关分析。

2 结果与分析

2.1 邻体生长和截光效应

马尾松、川灰木和大头茶邻体其树高、叶生物量、总生物量、树冠距地表10cm和30cm处截光量存在显著性差异($P < 0.01$) (表1)。马尾松生长迅速,故树高、生物量都显著大于大头茶和川灰木,但马尾松叶为针叶,叶层透光性较高,而大头茶和川灰木叶为阔叶,且近水平展布,故树冠距地表10cm处的截光量,马尾松明显低于大头茶和川灰木($p < 0.01$)。但是由于树冠高度和叶面积垂直分配差异,在树冠距地表30cm处的截光量,马尾松却显著高于川灰木($p < 0.01$)。这是因为川灰木幼苗分枝多,影响树高生长,致使叶面积大量集中于30cm下之故。

表1 不同邻体的生长和截光效应

Table 1 The growth and effect of light interception of different neighbors

邻体物种 Neighbor species	树高 Tree height (cm)	总生物量 Total biomass (g)	叶生物量 Leaf biomass (g)	树冠距地表高度的截光量: Light interception in canopy at height aboveground of :	
				10cm	30cm
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	77.65±1.74 ^a	18.30±0.56 ^a	6.50±0.25 ^a	38.48±1.27 ^b	32.20±0.96 ^b
大头茶 <i>Gordonia acumenata</i>	53.80±2.33 ^b	9.95±0.57 ^b	4.83±0.43 ^b	47.71±1.68 ^a	43.00±1.66 ^a
川灰木 <i>Symplocos setchuenensis</i>	42.95±2.22 ^c	11.99±0.93 ^b	4.37±0.29 ^b	50.34±1.65 ^a	23.01±3.20 ^c
ANOVA	**	**	**	**	**

表中数据:平均值±标准误差 Average value±Standard error

显著水平 Significant level: NS= $p > 0.05$ * $p < 0.05$ ** $p < 0.01$

2.2 不同邻体大头茶幼苗基株的反应

邻体竞争——包括地上枝和地下根的竞争(Donald, C. M., 1958),对根竞争的研究较困难,目前大量工作仍集中在枝竞争上(Caldwell, M. M., 1987),并且证明了树冠生长和结构变化在植物竞争中占重要地位(Küppers, M., 1985; Regnier, E. E., et al., 1989)。同时为更清楚的了解不同邻体的竞争效应,我们还比较研究了无邻体单株的生长行为。过去

的很多研究,包括替代试验,不能充分解释邻体的竞争关系,就是因为试验中仅比较了种间和种内的竞争关系,而忽视了比较无邻体的单株植物的生长行为(Parrish, J. A. D., *et al.*, 1982; Goldberg, D. E., 1987)。

2.2.1 生长动态和形态

大头茶幼苗基株树高生长曲线明显“S”型,符合逻辑斯蒂增长模型($p < 0.01$)。但不同邻体强烈影响基株树高生长动态($F = 10.39 > F_{0.01}(3, 324)$, $p < 0.01$) (图 1)。试验期间,树高大体为 $GNO > GNS > GNP > GNG$ 。比较树高增长量、12 月树高和基径, GNO 显著高于 GNG ($p < 0.05$) (表 2)。

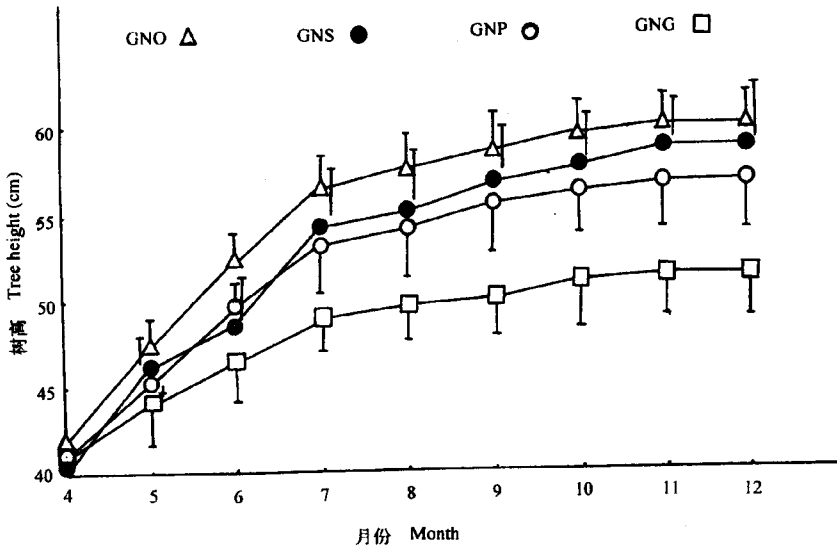


图 1 不同邻体大头茶幼苗基株树高生长动态

Fig. 1 The growth dynamic of tree height of *G. acumenata* seedling target in different neighbors

大头茶幼苗叶数生长动态也强烈受到不同邻体的影响,尤其是叶片现存数($F = 21.29 > F_{0.01}(3, 324)$, $p < 0.01$) (图 2A)。GNP 叶片现存数变化曲线波动较小,可能因为高的马尾松降低了夏季高辐射、高温,致使产叶少、落叶也最少;GNS 和 GNO 受邻体干扰较弱,故产叶最多;GNG 干扰最强,致使叶片现存数最少,落叶数最多(图 2,表 2)。比较 12 月现存数,各邻体处理间有显著性差异($F = 4.015 > F_{0.05}(3, 36)$, $p < 0.05$),其中 GNS 和 GNO 显著高于 GNG ($p < 0.05$) (表 2)。

不同邻体的大头茶幼苗基株叶面积生长动态存在巨大差异($F = 41.26 > F_{0.01}(3, 324)$, $P < 0.01$) (图 3)。GNO、GNS 和 GNP 叶面积生长迅速,至 8 月后变化不大。而 GNG 生长缓慢,6 月后几乎呈下降趋势,试验期间, $GNO > GNS > GNP > GNG$ 。比较 12 月叶面积,各邻体处理间差异显著($F = 7.63 > F_{0.01}(3, 36)$, $p < 0.01$),其中 GNO、GNS 和 GNP 显著大于 GNG ($p < 0.01$) (表 2)。

叶大小生长动态也显著受到不同邻体影响($F = 34.74 > F_{0.01}(3, 324)$, $p < 0.01$) (图

表 2 不同邻体大头茶幼苗基株形态特征情况
Table 2 The performance of morphological characters of *G. acumenata* seedlings target in different neighbors

基株 Target	树高 Tree height (cm)	树高增长量 Tree height growth (cm)	茎径 Stem diameter (mm)	叶片现存数 Current number of leaves (片)	总叶数 Total number of leaves (片)	总产叶数 Total number of leaves produced (片)	总落叶数 Total number of leaves shed (片)	叶面积 Leaf area (cm ²)	叶大小 Leaf size (cm ²)	冠长 Canopy depth (cm)	冠幅 Canopy width cm ²
GNO	59.36±2.06 ^a	17.93±1.82 ^a	7.51±0.40 ^a	21.8±1.47 ^a	34.8±1.79 ^a	16.7±0.87 ^{ab}	13.0±1.11 ^a	1070.47 ±113.46 ^a	48.66±3.16 ^a	32.30±2.99 ^a	1429.1 ±79.61 ^a
GNS	58.15±3.20 ^{ab}	17.62±2.37 ^a	6.75±0.34 ^a	24.3±1.95 ^a	36.6±3.17 ^a	17.5±1.85 ^a	12.3±2.12 ^a	924.57 ±112.56 ^a	37.63±1.87 ^{ab}	33.95±4.18 ^a	1212.7 ±85.31 ^{ab}
GNP	56.23±2.86 ^{ab}	16.00±1.82 ^a	6.79±0.24 ^a	20.2±1.83 ^{ab}	27.4±1.13 ^b	11.0±0.88 ^c	7.2±1.05 ^b	874.99 ±49.02 ^a	43.37±1.85 ^b	32.08±3.18 ^a	1039.2 ±113.81 ^{bc}
GNG	50.15±2.41 ^b	9.43±2.06 ^b	5.63±0.25 ^b	16.3±2.15 ^b	30.7±2.08 ^{ab}	13.5±1.34 ^{bc}	14.4±1.63 ^a	498.29 ±73.37 ^b	30.20±1.17 ^c	23.95±3.16 ^b	841.4 ±83.41 ^c
ANOVA	NS	*	**	*	*	**	*	**	**	*	**

表中数据 Data of table. 平均值±标准误差 Average value±Standard error
显著水平 Significant level, NS = $p > 0.05$, * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$

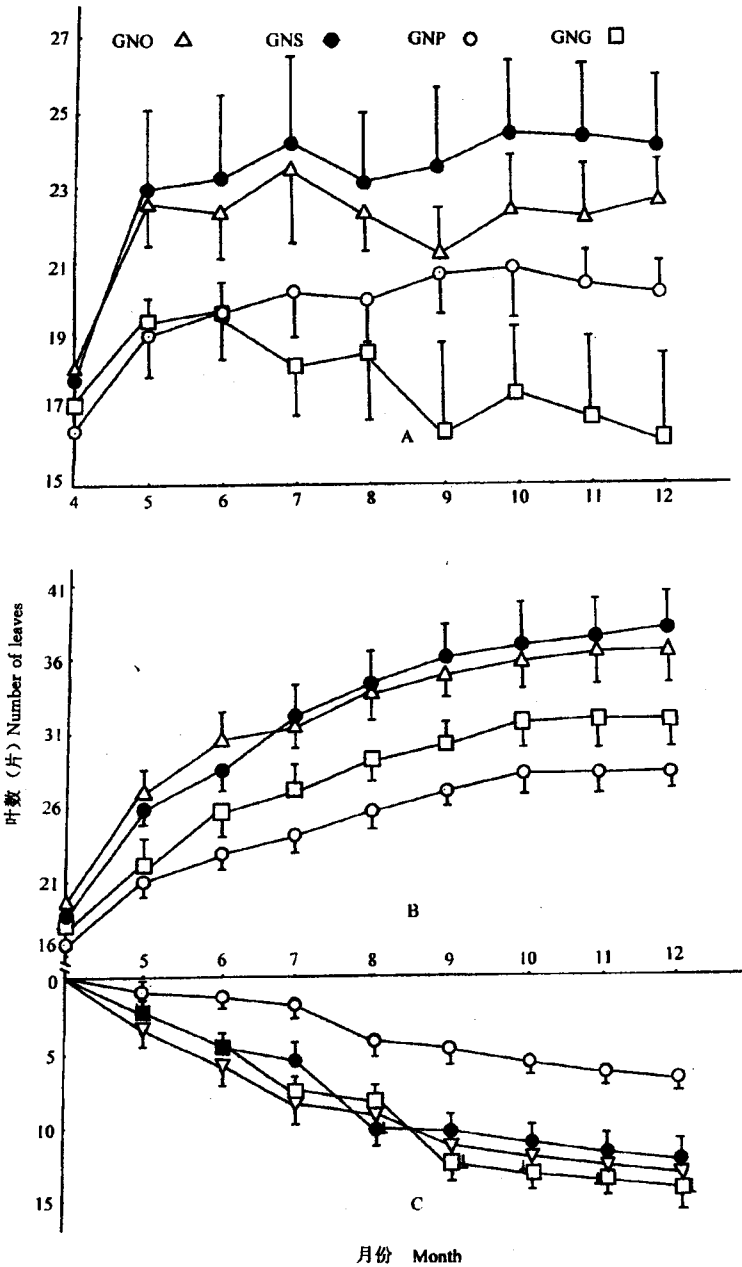


图2 不同邻体大头茶幼苗基株叶数动态。A 图为叶片现存数，
B 图为累积总叶数，C 图为累积落叶数。

Fig. 2 The dynamics of number of leaves of *G. acumenata* seedlings target in different neighbors. A graph show current number of leaves, B graph accumulative total number of leaves, and C graph accumulative number of leaves shed on the plant.

4)。叶大小生长曲线变化格局与叶面积变化大致相似,只不过 GNP 稍大于 GNS,这可能与 GNP 叶片现存数较少有关。

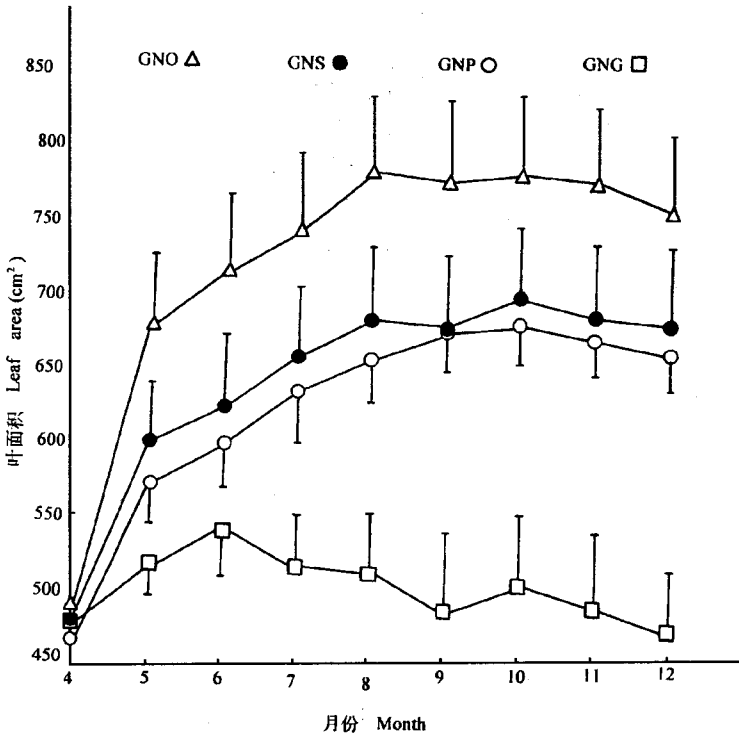


图3 不同邻体大头茶幼苗基株叶面积生长动态

Fig. 3 The growth dynamics of leaf area of *G. acumenata* seedlings target in different neighbors

2.2.2 树冠动态

大头茶幼苗基株树高、冠长、冠幅和叶面积明显受到不同邻体的影响(表2)。其中GNG显著低于其它基株($p < 0.05$)。同时,不同邻体大头茶幼苗基株树冠叶面积的垂直结构分配也显著不同(图5)。从图5可知,尽管4年生大头茶幼苗叶面积主要集中在中上部(30~60cm),下部较小,这可能与树冠下部遮阴程度增加有关。但是,GNG树冠的层次和每层叶面积都小于其它基株,尤其4、5、6层叶面积差异最大。这表明大头茶邻体强烈影响着基株叶面积垂直结构,降低了基株叶层捕获光能的能力。

2.2.3 生物量效应

幼苗基株叶、茎、根和总生物量显著受到邻体影响(表3)。其中GNO和GNS以上指标都显著高于GNG($p < 0.05$)。表示大头茶幼苗邻体具有最高的竞争效应(种内竞争),而川灰木幼苗邻体具有最小的竞争效应(种间竞争)。同时基株冠根比差异不显著,表明基株冠根比对邻体影响不敏感。

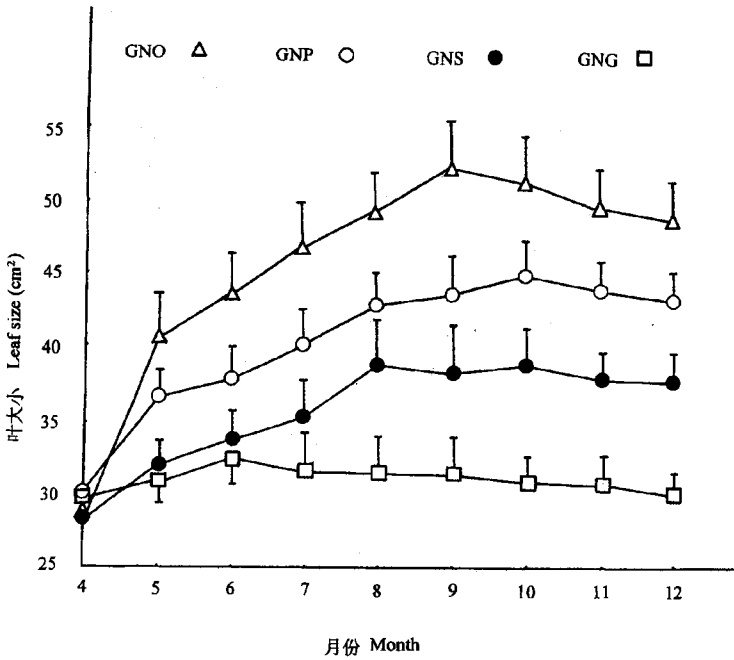


图 4 不同邻体大头茶幼苗基株叶大小生长动态
 Fig. 4 The growth dynamics of leaf size of *G. acumenata* seedlings target in different neighbors

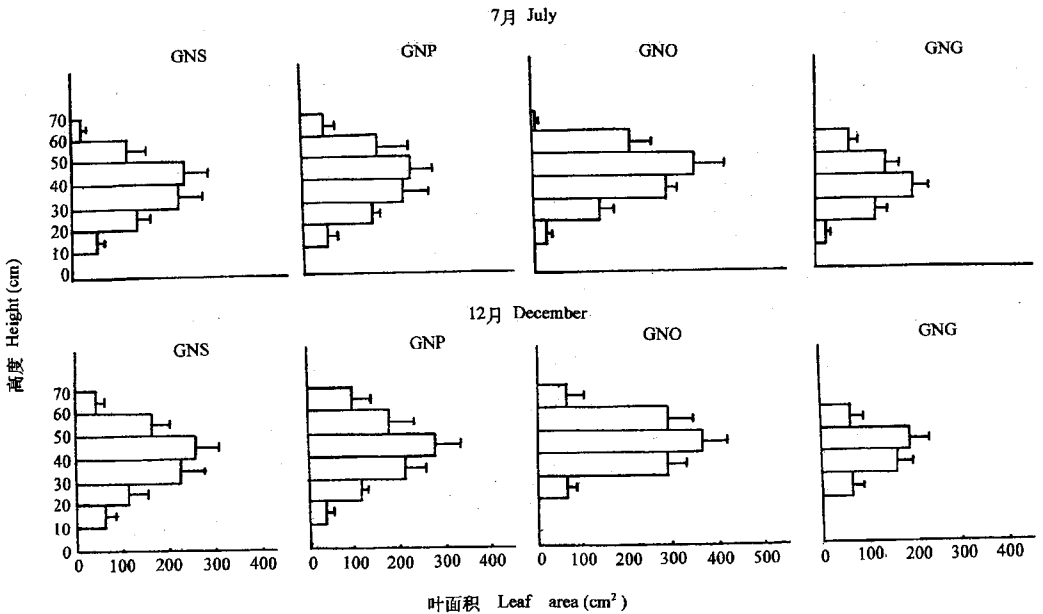


图 5 不同邻体大头茶幼苗基株 7 月和 12 月的叶面积垂直结构分配
 Fig. 5 Vertical distribution pattern of leaf area of *G. acumenata* seedlings target in different neighbors in July and December

表 3 不同邻体大头茶幼苗基株生物量效应

Table 3 The effect of biomass of *G. acumenata* seedlings target in different neighbors

基株 Target	总生物量 Total biomass	叶生物量 Leaf biomass	茎生物量 Stem biomass	根生物量 Root biomass	冠/根 Shut biomass root biomass
GNO	21.32±2.61 ^a	10.79±1.30 ^a	6.99±0.75 ^a	3.55±0.65 ^b	5.64±0.54
GNS	18.16±2.10 ^{ab}	8.84±0.95 ^{ab}	6.12±0.76 ^a	3.20±0.54 ^a	5.23±0.59
GNP	15.41±0.79 ^b	7.39±0.44 ^b	5.19±0.47 ^{ab}	2.84±0.18 ^{ab}	4.49±0.19
GNG	9.62±1.62 ^c	4.55±0.81 ^a	3.69±0.71 ^b	1.37±0.19 ^b	6.39±0.86
ANOVA	**	**	*	**	NS

表中数据 Data of table: 平均值±标准误差 Average value±Standard error 显著水平 Significant level: NS= $p > 0.05$ *= $p < 0.05$ **= $p < 0.01$

2.3 大头茶幼苗基株生长与邻体特性相关性

表 4 是 30 株基株的生长特性与相应邻体特性的相关系数。从表 4 可知,大头茶基株生长特性与邻体树高、总生物量、叶生物量、邻体树冠距地表 10cm 处截光量相关极小,却与邻体树冠距地表 30cm 处截光量呈显著负相关,表明了邻体遮挡基株树冠可利用光资源的大小是影响基株生长的主导邻体因子。

3 结论与讨论

在本研究中,大头茶幼苗基株树冠与邻体树冠紧密邻接。而试验结束时,基株与邻体间根系却交织甚少。据报道(Newman, E. I., 1973; Tilman, D., 1985)林窗内土壤较厚,水分和营养物质都较丰富,从而降低了根系间的竞争。因此本文地上枝竞争是正确的。

不同邻体的生长,树冠结构及其截光效应具有明显差异,但大头茶幼苗基株生长与邻体树高、叶生物量、总生物量和树冠距地表 10cm 处截光量相关极小,却与邻体树冠距地表 30cm 处截光量相关极大。从而揭示出邻体树高、生物量和树冠总截光量并不是影响基株生长的重要因素,而邻体树冠遮挡基株树冠的可利用光资源的大小才是影响基株生长的主导邻体因素。这与 Goldberg, D. E. (1987)、Goldberg, D. E. *et al.*, (1987)、Miller, T. E. *et al.*, (1987)、Gandet, C. L. *et al.*, (1988)和 Barnes, P. W. *et al.*, (1990)等人观点较为一致。

不同邻体强烈影响着可获得光资源及其在空间上的分布,由此强烈影响着大头茶幼苗基株生长动态,如树高、叶数、叶面积和叶大小、树冠结构和生物量。在幼苗基株生长过程中,大头茶单株生长最好,具有最大的树高、叶面积、叶大小、生物量、冠幅和合理的叶面积垂直结构分配;川灰木邻体较矮小,叶片集中在 30cm 下,对大头茶基株干扰甚微,故基株生长几乎与单株一致;马尾松邻体对大头茶基株影响较小,因马尾松生长快,很早树冠就遮挡了基株树冠,但马尾松叶为针叶,透光性较高,光竞争不强,故大头茶基株生长较好;只有大头茶邻体间干扰最为强烈,因幼苗树高一致,树冠相邻接,相互遮挡,而且大头茶幼苗树冠呈倒卵形,因此光竞争十分强烈,使得稍矮的幼苗生长受阻,这可能是因为种内生态位具有更大的潜在重叠性。但在本研究中,未出现干扰引起的死亡情况,表明大头

表 4 基株生长特征与邻体特征的相关系数
Table 4 The correlation coefficients between target growth characters and neighbors characters

基株 Target 相关系数 Correlation coefficients 邻体 Neighbors	树高 Tree height	树高增长量 Tree height growth	茎径 Stem diameter	叶片现存数 Current number of leaves	总叶数 Total number of leaves	总产叶数 Total number of leaves produced	总落叶数 Total number of leaves shed	叶面积 Leaf area	叶大小 Leaf size	冠长 Canopy depth	冠幅 Canopy width
	树高 Tree height	-0.166	0.123	-0.327	0.329	-0.063	0.132	-0.077	-0.288	-0.260	-0.096
总生物量 Total biomass	-0.110	0.165	-0.034	0.479	0.224	0.225	0.019	-0.138	-0.023	0.150	-0.055
叶生物量 Leaf biomass	-0.343	0.007	-0.435*	0.247	-0.182	-0.039	-0.211	-0.473*	-0.368	-0.176	-0.329
树冠距地 表高度的 截光量 Light interception in canopy at height above ground of	10 (cm)	-0.433*	-0.184	-0.536*	-0.398	-0.491*	-0.410	-0.365	-0.340	-0.309	-0.323
	30 (cm)	-0.636**	-0.364	-0.724**	-0.524*	-0.747**	-0.532*	-0.773**	-0.884**	-0.775**	-0.885**

显著水平 significant level: * = $p < 0.05$ ** = $p < 0.01$

茶幼苗种群竞争未达到致死的阈值。

从以上结果可知,大头茶幼苗种内竞争明显强于以川灰木和马尾松为邻体的种间竞争。并且邻体干扰引起植物个体生长差异得到充分证实。同时在实践应用上,为在长江上游流域亚热带荒山荒坡绿化造林,营建大头茶马尾松川灰木混交林明显优于大头茶纯林提供参考。

参 考 文 献

- Barnes, P. W., Beyschlag, W., Ryel, R., Flint, S. D. & Caldwell, M. M., 1990; Plant competition for light analyzed with a multispecies canopy model. Influence of canopy structure in mixtures and monocultures of wheat and wild oat. *Oecologia* (Berlin), **82**: 560~566.
- Caldwell, M. M., 1987; Plant architecture and resource competition, in E. D. Schulze and H. Zwölfer, editors, *Ecological studies*, Springer-Verlag, Berlin, Germany, **61**: 164~179.
- Donald, C. M., 1958; The interaction of competition for light and for nutrients, *Aus. J. Agr. Res.* **9**: 421~435.
- Gandet, C. L., & Keddy, P. A., 1988; Competitive approach to predicating competitive ability from plant traits, *Nature* **334**: 242~243.
- Goldberg, D. E., 1987; Neighborhood competition in an old-field plant community, *Ecol.*, **68**: 1211~1223.
- Goldberg, D. E., & Fleetwood, L., 1987; Competitive effect and response in four annual plants. *J. Ecol.*, **75**: 1131~1143.
- Grace, J. B., & Tilman, D., editors, 1990; *Perspectives on plant competition*, Academic press, San Diego, California, USA.
- Jessica Gurevitch, Paul Wilson, Judy L. Stone, Paul Teese, & Robert J. Stoutenburgh, 1990; Competition among old-field perennials at different levels of soil fertility and available space, *J. Ecol.*, **78**: 727~744.
- Küppers, M., 1985; Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow, *Oecologia* (Berlin), **66**: 343~352.
- Mack, R. N., & Harper, J. L., 1977; Interference in dune annuals, spatial patterns and neighbourhood effects. *J. Ecol.*, **65**: 345~363.
- Miller, T. E., & Werner, P. A., 1987; Competitive effects and responses between plant species in a first-year old-field community, *Ecol.*, **68**: 1201~1210.
- Newman, E. I., 1973; Competition and diversity in herbaceous vegetation, *Nature, Lond.*, **244**: 310~311.
- Parrish, J. A. D., & Bazzaz, F. A., 1982; Competitive interactions in plant communities of different successional ages, *Ecol.*, **63**: 314~320.
- Regnier, E. E., & Stoller, E. W., 1989; The effects of soybean (*Glycine*) interference on the canopy architecture of common cocklebur (*Xanthium strumarium*), jimsonweed (*Datura stramonium*), and velvetleaf (*Abutilon theophrasti*), *Weed science* **37**: 187~195.
- Tilman, D., 1985; The resource ratio hypothesis of plant succession, *Am. Nat.*, **125**: 827~852.
- Tremmel, D. C. & Bazzaz, F. A., 1993; How neighbor canopy architecture affects target plant performance, *Ecol.*, **74**: 2114~2124.
- Trenbath, B. R., 1974; Neighbour affects in the genus, I. Comparison of weed species, *J. Appl. Ecol.*, **11**: 111~125.
- Weiner, J., 1982; A neighborhood model of annual plant interference, *Ecol.*, **63**: 1237~1241.