

森林冠层结构的生态学研究现状与展望*

邱建丽 李意德 陈德祥 骆土寿

(中国林业科学研究院热带林业研究所 广州 510520)

摘要 林冠是树木光合作用的主要层次,林冠结构造成的林下光环境差异对于植物的生长和群落的更新演替有着重要的生态学意义。冠层结构的重要作用已引起全球生态学家的高度重视,国际科学界已举行了三届国际冠层大会,认为合作并发展全球冠层研究计划是必须的。文章较系统地介绍了国内外冠层结构、林内环境、林下植被组成及土壤环境之间的一系列相互关系的研究进展,并将近年来有关森林冠层结构最新研究方法作简单介绍,为今后的同类研究提供参考。

关键词 冠层结构 叶面积指数 天空开度 叶倾角 林下植被 土壤有机碳

中图分类号: S718.5 **文献标识码**: A **文章编号**: 1006-4427(2008)01-0075-08

The Research Progress and the Significance of Canopy Structure in Forest Ecology

Qiu Jianli Li Yide Chen Dexiang Luo Tushou

(Research Institute of Tropical Forestry, CAF, Guangzhou, 510520)

Abstract Light conditions are very important determinant of forest understory vegetation pattern. Forest canopy structure is the main photosynthetic layer and determined light status of the understory. It is a consensus in forest ecology that understory light plays a prominent role in the growth of the plant and affected the succession of the forest community. International scientists considered it is necessary to develop and cooperate the plan of the canopy study in the world. The importance of the canopy study has attracted ecologists' high attention. This paper tries to expatiate on the study of the correlation of the canopy structure, understory light, understory floristic composition and soil environment which have been made in this field, and simply introduces the latest study methods on canopy, with the aim of providing information for same research.

Key words forest canopy structure, Leaf Area Index, Diffuse Non-interceptance, Mean Tilt Angle, undergrowth, SOC

森林是地球表面上生物量最为庞大的植被类型,林冠是树木的主要光合层次,是接受太阳能的主体,冠层结构的特征在一定程度上决定了森林生态系统的能流过程和强度^[1]。不同的冠层结构其叶面积指数和叶倾角不同,其光合作用的面积、效能不同,导致了森林生产力的异同。光照对于绝大多数森林树种而言,是决定更新个体能否生存和生长的关键,冠层结构形成不同的林下光照条件,与更新幼苗的空间分布格局有密切关联性^[2];不同冠层结构形成的森林小气候对土壤微生物的活性、土壤养分的有效性具有不可忽视的影响,而土壤是植被发育的载体,进一步影响植被的空间分布。目前的研究多侧重于对冠层结构与植物生产力关系研究,对林下光环境及林下幼苗对光环境的响应也有初步研究,但缺乏较大空间尺度上的研究。对冠层结构与其形成的林下小气候环境关系研究较少,尚未见有关冠层结构与林下土壤养分关系的研究报道。目前,我国亚热带地区森林的冠层结构已开展了研究^[3],但未见冠层结构在干扰和破碎化条件下与生物多样性的关系及其相互影响机制的研究实例。我国海南岛热带雨林的冠层结构研究尚处空白。林冠实测技术的长足发展,大大深化了人类对于森林冠层诸多内在过程和机制的理解程度,应在已有的研究基础上引进新的

* 国家自然科学基金重点项目“海南岛热带天然林主要功能群保护与恢复的生态学基础”(30430570)、国家科技部和国家林业局基础条件平台项目“尖峰岭热带林生态系统定位研究”的部分内容。

技术和方法,进一步研究冠层结构对森林生态系统内部能量传输和分配以及各种功能作用的复杂过程和机制,使我国的冠层研究再上一个新台阶。本文较系统地探讨了冠层结构、林内环境、林下植被组成及土壤环境之间的一系列相互关系的研究成果,为今后的同类研究提供参考。

1 冠层结构的研究及生态学意义

对于冠层结构的研究,最初是从传统的植物形态学角度来对冠层进行定性描述,并以单株植物为研究对象^[11]。20世纪50年代后随着数学方法的引入,标准化研究方法的出现并成功应用,把冠层研究从传统的描述性科学发展为更加严格和量化的科学,并且提出一些更为深刻、中肯的假说,目前已提出的主要冠层模型有:大叶模型、多层模型和三维模型。大叶模型是将整个植物冠层看成是同质的混沌介质,当成一片伸展的大叶来处理,直接利用单叶光合模型求其光合生产力^[14]。多层模型是将冠层分层,只考虑光辐射的垂直差异而忽略水平差异,即考虑了垂直向下时经过不同厚度的叶层遮挡而产生的光强减弱,忽略了叶片的不连续性、分布的不均匀性等造成的处于同一水平面上的不同位置的叶片或叶片上的不同部分之间在受光情况上的差异^[15-16]。这两个模型都是对冠层的某一部分进行简化,看成是连续的同质的,而实际上叶片在冠层中的分布是不连续、异质的。而三维几何模型则是运用立体几何、曲面几何、分型几何等数学手段去具体地刻画树干、树枝、叶片在三维空间中的位置,进而确定冠层结构,它通过对每片树叶、每个枝条进行分析运算,来确定冠层内每片叶所接受到的有效光合辐射,再通过积分的方法来模拟整个冠层的光合作用。可以说三维几何模型是最接近冠层真实结构的模型,它可以模拟从叶片到不同类型的枝条、单个树冠个体到整个森林冠层的有效光合辐射分布^[17]。而现代计算机技术的飞速发展和冠层观测技术的不断革新为三维数字模拟提供了可能。

林冠是由森林上方郁闭的树叶、枝条和层内空气组成的。林冠结构是植物用以适应环境和提高群体光合效能所采取的一种生态对策,是群落长期演变过程的生理生态特征^[18]。林冠结构主要的指标有:叶面积指数、叶倾角、林隙分数(天空开度)等。

1.1 叶面积指数

叶面积指数(Leaf Area Index,简称 LAI)是冠层结构的重要参数,它与林冠的光合作用、蒸腾作用、生产力等密切相关,决定了陆地表面植被的生产力,影响着地表和大气之间的相互作用^[19]。

LAI最初应用于作物学,主要目的是明确作物产量发展的动态学指标^[10-11]。1971年Watson研究发现叶面积指数的变化是植物收获量差异的主要原因^[12],之后LAI成为农作物和果树生理生态研究和良种选育的一个重要参数并得到广泛应用^[13]。现在LAI已成为研究植物群体和群落生长分析时必不可少的一个重要参数,如:台湾桂竹(*Phyllostachys makinoi*)叶面积指数为4.1092时,群体生物量最大^[14];在杨树人工林经营中,集约经营方式叶面积指数大,生长季长,树木生产力高;粗放经营林地叶面积指数较小,生长季短,林木生产力低^[15]。同时LAI还应用于林分、景观以及地区尺度上对碳、能量、水分通量等的研究,现已被成功用于林冠水平上以及景观尺度上模拟水分蒸发蒸腾损失总量、估测林分尺度以及景观水平上的森林生产力的重要参数^[16-18];此外,借助遥感技术LAI已在建立森林生态系统的生长模型和研究森林生态系统的能量和水分交换等方面取得了重要进展^[19-23]。

1.2 叶倾角

叶倾角(Mean Tilt Angle,简称MTA),是植物群体结构中的重要参数,植物群体光分布和传递都以叶倾角为基础^[24]。早期叶倾角主要用于叶片形态及群体结构特征对作物产量、冠层辐射特征等的影响研究^[25]。鉴于叶倾角在光截获和光能利用率方面的重要性,20世纪80年代以来,不少学者把叶倾角作为重要的植被参数之一,加入到植被生长模型中,改进的辐射传输模型中提供了冠层结构的间接方法,如利用植被冠层的直接太阳辐射、总辐射的透过率推算植被冠层的几何结构参数^[26]。1983年,Norman等指出,很少能找到叶倾角不对称的植冠,提出椭球面是叶倾角分布的一般形式。研究发现,对叶倾角随机分布植物而言,分别计算叶倾角对于冠层光合生产力的估算是没有多大必要的,因此通常均假定叶片方位角随机分布,但在杨树无性系中叶片截获的太阳辐射和光合速率受叶倾角的影响强烈^[27-28]。

1.3 林隙分数

林隙(gap,又译为林冠空隙或林窗),主要是指森林群落中老龄树自然死亡或受干扰(如干旱、台风、火灾等)导致树木的死亡,从而在林冠造成空隙的现象。其外延概念分为两类:(1)林冠空隙(canopy gap)指直接处于林冠层空隙边缘垂直投影的土地面积或空间(狭义的林隙);(2)扩展林隙(expanded gap)指由林冠空

隙周围树木的树干所围成的土地面积或空间(广义的林隙)^[29]。林隙直接决定林内植物的光可获得量,林隙形成的光斑等光环境对植物光合作用、林下幼苗萌发生长具有重要的生态意义。

林隙分数,又称天空开度(Diffuse Non-interceptance,简称DIFN),是仪器影像应用的一个概念,表示未被叶片遮挡的天空部分。此值范围在0(全叶片)~1(无叶片)之间。DIFN大体可看作是冠层结构的一个代表值,是最能表明“冠层光线吸收”的指数。DIFN对于确定林下光分布状况、林隙大小、郁闭度,评估林下植被更新具有重要意义。

DIFN是冠层辐射间接测量仪器的设计基础。间接的测定方法常常涉及林冠内外的辐射,冠层结构与冠层内辐射环境的定量化耦合关系非常明显,因此,可利用测定辐射的相关数据来推断冠层的结构特征^[30]。林隙分数方法提供了一个估测完全覆盖或单独的林冠、甚至是异质性冠层的叶面积指数和叶倾角的强大工具^[29,31]。

森林的冠层结构不仅直接影响森林截获太阳辐射的程度以及截留大气降水的能力等,还影响到诸如风速、空气温湿度、土壤蒸发量、土壤热储量、土壤温度等林内小气候特征,并影响到林冠和外界大气环境之间的能量交换^[11]。国外学者已对冠层不同层次、不同林龄的叶面积指数变化及其生态功能、冠层结构与林隙透光状况之间的关系、冠层结构的季节性变化;不同高度冠层结构的叶面积密度变化等作了大量的研究^[32-35],我国学者对倒木形成的林窗在森林演替过程中的作用、林隙动态、冠层结构与功能、冠层特性与产量之间的关系、叶面积指数变化动态等也有大量研究^[36-40],但对完整冠层下连续的林隙环境的结构与功能研究较少且较为零散,还需进一步深入。

2 光辐射与冠层结构

太阳辐射是地表主要热量来源,到达地球的太阳总辐射减去大气反射、散射及地表反射辐射等耗散后即是太阳净辐射。太阳净辐射即光照是植物产生的能量来源,光合作用形成的有机物占植物干物质质量的90%,光是植物的能源和生理活动的重要刺激与调节因子,是整个生物圈中物质循环和能量流动的关键^[41]。人们对光的研究最早可追溯到18世纪末-19世纪初,发现植物的光合作用特性,并对其进行研究,从而对光合作用有了基本认识^[42]。热带林光合作用的研究自Stocker于1935年第一个对热带林树种的光合功效研究之后^[43],逐渐出现一系列对光合作用的研究^[44-46]。近年来随着测量手段的进步,大量便携式先进仪器的出现,人们对植物光合作用的研究得到了蓬勃发展。

光在森林冠层内的分布是由进入冠层的太阳直接辐射和天空散射辐射经过植物体和地表面的多次透射、反射和吸收等一系列复杂的物理过程之后形成的。在成熟的热带森林中,林冠中午光合有效辐射最高可达 $1\ 800 \sim 2\ 200 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$,甚至超过 $2\ 600 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$,穿过林冠到达林下,一般只有 $5 \sim 25 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ ^[47]。森林上部连续的林冠层是外界大气变化的作用面,是森林的主要光合层次。在巴拿马热带半落叶雨林中,50%以上的叶面积在接近冠层顶部5m左右,其光截获量占整个森林光截获的80%以上^[48]。林冠结构直接决定了太阳辐射在不同高度冠层内的分布,影响了不同层次树木平均日光合有效辐射的截获、吸收和透射,决定了林内的光分布状况。光的可获得性是热带林木生存与繁殖的主要限制因子之一,光合有效辐射是林木营养生长阶段的主要因素,其分布特征直接影响林木的光合作用能力^[49]。因此,研究冠层结构与林内光辐射及其相互作用对森林植物的更新、植物生产力等具有重要作用。

3 林下植被与冠层结构

林下植被是森林生态系统的一个重要组成部分,林下木本植物的幼苗对森林生态系统的更新和演替有重要的指示作用。而林冠结构的复杂性及其对光辐射的吸收、反射和透射等作用能强烈地改变光强、光质和光照时间,其空间结构强烈地影响森林中不同高度以及林下的总有效光^[24,50]。因为幼苗比成年个体更敏感,所以幼苗的成活更容易受光照、水分和温度等诸多生态因素及其相互作用的影响。幼苗对森林光环境的适应能力在某种程度上决定了其萌发、存活、分布和丰度,不同种类幼苗适应不同光环境成为促进森林群落物种共存的有效机制^[21]。因此调查林下植被,研究冠层结构形成的林下光环境与幼苗生长之间的相互关系不仅有助于了解生物多样性的维持和森林物种更新和群落演替机制,也可为植被恢复、林分改造等提供技术参考。

3.1 冠层结构对幼苗更新及其种类组成的作用

冠层结构形成的林下光照对森林幼苗更新、种类组成具有重要作用。利用半球面影像技术测定了银枞灌木 (silver fir-beech) 林下的光环境,并结合遥感数据分析了林下草本植物对这种光环境的响应,发现有 6 种草本植物受林下光照条件的影响极大,叶面积指数与植物不同种类的分布有很大相关性^[51],总的 LAI 与植物种类组成的相关性达到 0.707。在海南岛霸王岭山地雨林林隙幼苗库动态规律的研究表明:林隙面积大小对树种幼苗的种类组成和数量有较大影响,幼苗种密度和个体密度随林隙面积的增大而减小;幼树和成树在不同大小林隙中的种密度和个体密度变化不大。成熟林隙明显比早期林隙和中等年龄林隙有较大的幼苗个体密度和种密度,不同年龄林隙内幼树和成树的个体密度变化也不大。幼苗向幼树的转化率在大林隙和成熟林隙内明显高于小林隙和幼龄林隙^[29]。林冠空隙形成后,种子成熟后传播阻力减小,有更多种子能进入土壤中。在较大林冠空隙中,当幼树达到林冠之前,周围树木的侧生长不能将林冠空隙完全填充,从而促进幼树更新生长。

3.2 冠层结构对植被生产力、生物量积累的影响

林冠结构直接影响着光在冠层的投射、反射和吸收,决定着森林截获太阳辐射的强度。众所周知,光合作用是植物代谢、生物量积累的重要途径,尤其是在温度、水分条件充足的情况下,光照条件成为制约植物生长的决定性因子。鼎湖山厚壳桂群落光合特性的研究中发现乔木层各亚层的日平均光合速率为 6.23, 4.07, 3.24 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$;灌木层为 1.36 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$;草本苗木层为 0.96 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 。由上而下植物的平均光合速率成梯度递减^[41]。Fuller研究了赞比亚东部森林和部分可乐豆木 (mopane) 林的冠层结构季节性变化及其对植被生长的关系,研究发现季节性变化最显著的林分是可乐豆木林,其郁闭度从旱季末的 15% 左右增加到雨季末的 60% 以上;高原地区的林地叶面积变化较小,从 40% 到 60%,郁闭冠层下与草本矮灌层的标准化植被差异指数相关性极高,表明乔木层生物量与草本层生物量的积累成正相关^[52]。

3.3 冠层结构对不同树种生态位的影响

光是林木生长的重要生态因子,不同的冠层结构形成不同的光辐射环境,进而形成不同的物理环境和生物环境。不同树种对环境的占据和利用特性不同,进而形成不同树种的更新生态位和生物学特性不同。在海南岛霸王岭热带山地雨林林隙更新生态位的研究中发现:线枝蒲桃 (*Syzygium araiocladum*) 在林隙大小为 50 ~ 100 m^2 和 150 ~ 200 m^2 时的重要值最大,在 > 400 m^2 的林隙中的重要值最小,而灰木 (*Symplocos lancifolia*)、九节 (*Psychotria asiatica*) 和三角瓣花 (*Prismatomeris tetrandra*) 则是在 50 m^2 以下林隙内的重要值最大,同一树种在不同大小和年龄级林隙内的优势度不同;在同一大小和年龄级林隙中线枝蒲桃的重要值 > 粗叶木 (*Lasiacanthus chinensis*) > 灰木 > 九节 > 三角瓣花 > 厚壳桂 (*Cryptocarya chinensis*) 等,不同树种在同一大小和年龄级林隙内的优势度不同;不同的树种或树种组对不同大小和年龄阶段林隙生态资源利用不一致,说明热带山地雨林中不同树种的林隙大小级生态位和林隙时间段生态位是相对分离的^[53]。

综上所述,研究冠层结构不仅对确定不同植物种类对光因子的需求程度、不同树种苗期的光特性、构建合理的植物群体结构具有重要意义,对评估林下植被更新演替的方向也具有重要的指示作用,如 Schnitzler 等通过对法国不同林龄垂枝桦 (*Betula pendula*) 天然林冠层结构、光传输模型以及群落结构的研究发现:群落结构、冠层几何结构以及光传输方式之间的功能与群落中期演替密切相关^[54]。

国外对林下光照与冠层结构的关系研究已取得长足进展,对林下光照与森林群落演替也有大量研究,但是对林下不同树种的幼苗对不同林下光环境的响应还鲜有研究。对不同演替阶段的冠层结构及其时空变化与不同演替阶段的植被群落、土壤养分的时空变化之间的影响尚未见研究。关于林下光照与林下植被之间的关系,我国学者也作了一些研究,如刘传照等早在 1991 年就对林下光照与红松 (*Pinus koreanensis*) 幼苗的相关性作了研究,结果表明,生长在林下的红松幼苗对光照的要求比其他任何生态因子都具有更大的依赖性^[55]。朱教君等研究了通过择伐增加沿海松木 (*Pinus thunbergii* Parl.) 林内光环境对松木幼苗的发芽、存活等的影响,发现林隙直径在 1.5 m 时苗木萌发最好,存活率高,低于 1.5 m 苗木很难存活^[31] 等等。我国现有研究多集中于人控光照对幼苗生长的影响^[49, 56-57],而对自然光环境下幼苗的生长关系研究不多^[58],有待于进一步深入研究。

4 土壤环境与冠层结构

土壤环境参数很多,包括土壤结构、土壤温度、湿度、持水量、养分构成等方面,这里以土壤有机碳含量参数进行简单论述。众所周知,不同林冠结构形成不同的林下光、温、水分环境,影响了林地微生物活性及林地

凋落物的分解,从而影响土壤有机碳的含量。土壤有机碳是土壤养分的重要标志之一,土壤作为植被发育的基本载体,两者之间有着十分密切的关系。在森林的更新过程中,土壤结构、土壤养分的含量、土壤 pH 值及其水分、温度的不同,均影响种子的休眠、萌发与更新幼苗的发生格局。土壤有机质积累和转换与植被演替及群落生物多样性之间存在反馈关系,是不同植物物种竞争替代和植物群落演替的重要推动力^[59]。

土壤是地表主要碳库,甚至有研究表明土壤碳储量是地上生物量碳储量的三倍^[60]。在卵叶秋茄 (*Kandelia obovata*) 红树林生态系统中,林地地上部树叶的碳储量占 2.98%、氮储量 3.01%,树皮中碳储量 6.98%、氮储量 3.33%,树干中碳储量 19.4%、氮储量 6.37%,根皮中碳储量 10.6%、氮储量 4.45%,根干中碳储量 11.9%、氮储量 4.52%,土壤中碳储量占 48.1%、氮储量 78.3%。土壤中碳储量是地上部分生物量的 1.3 倍,氮储量是地上部分生物量的 3.3 倍^[61]。土壤是养分储藏的重要场所,土壤有机质是土壤肥力的一个重要标志,是土壤的重要组成部分,为植物生长提供所需的各种矿物养料。胡宗达等研究了灯台树 (*Bothrocyum controversum*) 生长与土壤养分的关系,结果表明:不同土壤养分因子对灯台树树高 50 cm 处干径和分枝数的影响作用不同,其中有机质和钾素含量的高低对促进灯台树高生长作用最为明显,碱解氮、交换性镁和 pH 值是影响灯台树干径生长和分枝的重要因子^[62]。土壤有机碳变化不仅对植物生长、种子发芽具有重要影响,碳储量的动态对进一步深入理解森林演替动态也具有重要作用。在图林根州和阿尔卑斯山 112 年的石灰质土壤人工云杉林中,碳总量随着森林演替由 $75 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ 增加到 $350 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ 。植被破坏后,土壤碳储量在前 20 年流失很快,20 年后流失缓慢,40 到 60 年呈平稳状态,60 年后碳储量缓慢上升,研究表明植被恢复至少需 80 年土壤碳储量才能达到原来水平^[63]。

综上所述,土壤不仅是地球主要的碳库,同时与地上植物的生物量积累密切相关,是影响地上部分碳储量的重要因子,土壤碳库是研究全球气候变化必不可少的重要参数。土壤有机碳是土壤的重要组成部分,其含量主要受腐殖质及动植物的分解速度影响,受微生物数量、种类及微生物活性影响,而这些又受土壤环境的影响,影响土壤环境的因子有土壤质地与结构、土壤水分、土壤温度、土壤空气等。土壤温度随太阳辐射的变化产生日周期、年周期和空间上的垂直变化,光照是影响土壤温度的重要因子之一。土壤湿度随降雨量的大小而波动。不同的森林植被类型不同,冠层结构不同,对光照和雨水的截获能力不同,因而土壤环境、土壤养分含量均不同,从而影响植被种类的更新与分布。目前在林隙条件下对土壤温度、微生物分解以及土壤有机碳含量之间的相互关系鲜有研究;我国虽有关于林隙更新与土壤理化性质方面关系的研究报道^[64],但尚未见林分整体冠层结构变化与土壤性质(特别是土壤碳含量)关联性的研究报道。

5 冠层测量新技术

冠层结构是森林与外界大气环境进行能量交换的主体,是形成林内小气候环境的关键因素,其生态学意义已受到全球生态学家的关注。目前全球冠层项目已在日本、澳大利亚、马来西亚、巴拿马、委内瑞拉、美国和欧盟建有 11 座冠层起重机 (canopy crane) 观测系统,另在生物多样性热点地区诸如巴西、印度和非洲也新建了或正在建立冠层起重机观测系统。有些国家还发展了观测塔和热气球到达系统。冠层起重机、遥感和计算机进行冠层的三维结构模拟等是目前进行大尺度冠层结构时空研究较先进的新技术^[65]。

现有的各种用于小尺度测量的先进仪器有: LAI-2000 冠层分析仪、WinCanopy2004a、CI-100 植物冠层分析仪等,主要是通过测量光辐射变化及其他生态因子,根据特定的模型反演出植物冠层的特征,如 LAI 林分密度等^[66-67]。林冠测量的技术应用上有激光辅助扫描、鱼眼照相半球图像分析、遥感反演、荧光技术、3D 模拟技术等,这些方法都各有其优缺点及适用范围^[68-71],大部分仪器对于生长均匀的作物如小麦和森林的冠层结构描述结果较好。林冠实测技术的长足发展大大深化了人类对于森林冠层诸多内在过程和机制的理解程度,应在已有的研究基础上引进新的技术和方法,进一步研究冠层结构对森林生态系统内部能量传输和分配以及各种功能作用的复杂过程和机制的作用,使我国的冠层研究再上一个新台阶。

6 研究展望

森林冠层研究的方法和技术在近些年取得了长足发展,从而促进了有关林冠结构与功能的研究。这些研究深化了人们对于林冠结构与光能截获以及群落干物质积累之间关系的认识,同时,对于森林冠层的物质循环和能量传输以及冠层内各营养级之间相互关系动态也有了更为深入的理解^[1]。冠层结构现有的研究多是对同一时期的样地进行点方面研究,对林冠结构形成过程以及林冠成熟达到顶级这段时期的动态变

化、不同演替时期冠层结构形成的光环境条件对林下植被更新、土壤微生物活性及土壤碳含量的影响,以及它们的动态变化还缺乏系统研究。我国对热带雨林不同演替时期冠层结构的变化、林下植被的变化、土壤有机碳含量的变化的研究均属空白,其他森林类型的相关研究也不多,建议今后对这一方面进行深入研究。

参考文献

- [1] 李德志,臧润国.森林冠层结构与功能及其时空变化研究进展[J].世界林业研究,2004,17(3):12-16
- [2] 陈圣宾,宋爱琴,李振基.森林幼苗更新对光环境异质性的响应研究进展[J].应用生态学报,2005,16(2):365-370
- [3] 熊咏梅.南亚热带针阔混交林冠层结构及林下光照研究[D].广州:华南农业大学林学院,2007.
- [4] Monsi, M(门司), T Saeki(佐柏). Uber den lichtfaktor in den pflanzene sellschaften and seine be deutung fur die stoff produktion[J]. Japanese Journal of Botany, 1953, 14: 22-52
- [5] Ross J. The radiation regime and architecture of plant stands[M]. The Hague W. Junk, 1981.
- [6] Myneni R B, Ross J, A srar G A review on the theory of photo transport in leaf canopies[J]. Agric For Meteorol, 1989, 45: 1-153.
- [7] Gerard F B, Simon D A. 3D peach canopy model used to evaluate the effect of tree architecture and density on photosynthesis at a range of scales[J]. Ecol Modelling, 2000, 128: 197-209.
- [8] 任海,彭少麟.鼎湖山森林群落的几种叶面积指数测定方法的比较[J].生态学报,1997,17(2):220-223
- [9] 王希群,马履一,贾忠奎,等.叶面积指数的研究和应用进展[J].生态学杂志,2005,24(5):537-541.
- [10] Watson D J. Comparative physiological studies on the growth of field crops I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years[J]. Ann Bot, 1947, 11: 41-76
- [11] Watson D J. The physiological basis of variation in yield[J]. Adv. Agron, 1952, 4: 101-145.
- [12] 坎内尔. 树木生理与遗传改良[M]. 熊文愈,译.北京:中国林业出版社,1981:49-50
- [13] 胡延吉,兰进好,赵坦方,等.不同穗型的两个冬小麦品种冠层结构及光合特性的研究[J].作物学报,2000,26(6):905-912
- [14] 梁达丽,黄克福.台湾桂竹叶面积指数与生物量关系研究[J].竹子研究汇刊,1994,13(1):42-46
- [15] 朱春全,雷静品,刘晓东,等.不同经营方式下杨树人工林叶面积分布与动态研究[J].林业科学,2001,37(1):46-51.
- [16] 张佳华.自然植被第一性生产力和作物产量估测模型研究[J].上海农业学报,2001,17(3):83-89.
- [17] Pierce LL, Running RW. Rapid estimation of coniferous forest leaf area index using a portable integrating radiometer[J]. Ecology, 1988, 69: 1762-1767.
- [18] Running SW, Newman RR. Relating seasonal patterns of the AVHRR vegetation index to simulated photosynthesis and transpiration of forests in different climates[J]. Remote Sens. Environ, 1988, 24: 347-367.
- [19] N C Coops, R H Waring, J J Landsberg. Assessing forest productivity in Australia and New Zealand using a physiologically based model driven with averaged monthly weather data and satellite-derived estimates of canopy photosynthetic capacity[J]. Forest Ecology and Management, 1998, 104: 113-127.
- [20] Botkin DB. Remote Sensing of the Biosphere[M]. Washington DC: National Academy of Sciences, Report of Committee on Planetary Biol. Nat. Res. Councl, 1996
- [21] Gholz H L. Environmental limits on above ground net primary production, leaf area, and biomass in vegetation zones of the Pacific North West[J]. Ecology, 1982, 63: 469-481.
- [22] Jing M C, Pavlic G, Brown L. Derivation and validation of Canada wide coarse resolution leaf index maps using high resolution satellite imagery and ground measurements[J]. Remote Sens Environ, 2002, 80(1): 165-184.
- [23] McNaughton K G. Predicting effects of vegetation on changes on transpiration and evaporation[C]//Kozłowski T T, eds Water Deficits and Plant Growth. London: Academic Press, 1983: 718
- [24] 彭少麟,任海.南亚热带森林生态系统的能量生态研究[M].北京:气象出版社,1998:15-35.
- [25] 罗俊,张华,邓祖湖.甘蔗不同叶位叶片形态与冠层特征的关系[J].应用环境生物学报,2005,11(1):20-31.
- [26] 项月琴,周允华.农业生态环境研究[M].北京:气象出版社,1989:280-296.
- [27] 吴彤,倪绍祥,李云梅.基于 LA 的东亚飞蝗发生面积的预测模型[J].生态学报,2006,26(3):862-869.
- [28] Norman J M, JM Welles. Radiative transfer in an array of canopies[J]. Agron J, 1983, 75: 481-488
- [29] 刘西军,吴泽民.林隙辐射特点与林隙更新研究进展[J].安徽农业大学学报,2004,31(4):456-459.
- [30] 高登涛.应用冠层分析仪对渭北地区苹果树冠层结构及光照分布的研究[D].杨凌:西北农林科技大学农学院,2006
- [31] Jiao - jun Zhu, Takeshi Matsuzaki, Feng - qin Lee, et al. Effect of gap size created by thinning on seedling emergence, survival and establishment in a coastal pine forest[J]. Forest Ecology and Management, 2003, 182: 339-354.

- [32] K SOUDANI, J. TRAUTMANN, J. - M. N. WALTER. Leaf area index and canopy stratification in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands[J]. Int. J. remote sensing, 2002, 23 (18): 3605-3618.
- [33] Gordon W. Frazer, Richard A. Fournier, J. A. Trofymow, et al. A comparison of digital and film fisheye photography for analysis of forest canopy structure and gap light transmission[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2001, 109: 249-263.
- [34] O. W. Archibald, E. A. Ripley. Assessment of seasonal change in a young aspen (*Populus tremuloides* Michx.) canopy using digital imagery[J]. Applied Geography, 2004, 24: 77-95.
- [35] Sophie E. Hale, Colin Edwards. Comparison of film and digital hemispherical photography across a wide range of canopy densities[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2002, 112: 51-56.
- [36] 陶建平, 臧润国. 海南霸王岭热带山地雨林林隙幼苗库动态规律研究[J]. 林业科学, 2004, 40(3): 33-38.
- [37] 王进欣, 张一平. 林窗微环境异质性及物种的响应[J]. 南京林业大学学报:自然科学版, 2002, 26(1): 69-74.
- [38] 臧润国. 红松阔叶林林冠空隙动态的研究[D]. 北京:北京林业大学林学院, 1999.
- [39] 蒋桂英, 刘建国, 李英贤, 等. 奶花芸豆群体冠层结构特征及产量性状研究[J]. 干旱地区农业研究, 2006, 24(4): 211-214.
- [40] 武红敢, 乔彦友. 马尾松叶面积指数动态变化的遥感监测研究[J]. 植物生态学报, 1997, 21(5): 485-488.
- [41] 任海, 彭少麟, 刘鸿先. 鼎湖山针阔叶混交林的林冠结构与冠层辐射[C]//中科院鼎湖山森林生态系统定位研究站、鼎湖山国家级自然保护区管理处. 热带亚热带森林生态系统研究:第8集, 北京:科学出版社, 1998.
- [42] 殷宏章. 光合作用研究进展[M]. 北京:科学出版社, 1976: 1-21.
- [43] Stocker O. Assimilation and westjavanischer Tropenbaum[J]. Planta, 1935, 24: 402-445.
- [44] Koyama H. Photosynthesis studies in Pasoh forest[J]. Malay Nat J, 1978, 30: 253-278.
- [45] Meinzer F, Goldstein G, James M. The effect of atmospheric humidity on stomatal control of gas exchange in two tropical coniferous species[J]. Can J Bot, 1983, 62: 591-595.
- [46] Stephens G R, Waggoner P E. Carbon dioxide exchange of a tropical rainforest, Part 1[J]. Bio Science, 1970, 20: 1050-1053.
- [47] 陈德祥, 李意德, 骆士寿, 等. 热带森林树种光合作用生理生态研究进展[J]. 江西农业大学学报, 2004, 26(6): 905-911.
- [48] Rainer Wirth, Bettina Weber, Ronald J. Ryel. Spatial and temporal variability of canopy structure in a tropical moist forest[J]. Acta Oecologica, 2001, 22: 235-244.
- [49] 温达志, 孔国辉, 林植芳, 等. 光强对四种亚热带树苗生长特征影响的比较[J]. 热带亚热带植物学报, 1999, 7(2): 125-132.
- [50] 韩有志, 王政权. 森林更新与空间异质性[J]. 应用生态学报, 2005, 13(5): 615-619.
- [51] Sven D. Jelaska, Oleg An tonic, Mario Bozic, et al. Response of forest herbs to available understory light measured with hemispherical photographs in silver fir-beech forest in Croatia[J]. Ecological Modelling, 2006, 194: 209-218.
- [52] Douglas O. Fuller. Canopy phenology of some mopane and miombo woodlands in eastern Zambia[J]. Global Ecology and Biogeography, 1999, 8: 199-209.
- [53] 臧润国, 蒋有绪, 杨彦承. 海南霸王岭热带山地雨林林隙更新生态位的研究[J]. 林业科学研究, 2001, 14(1): 17-22.
- [54] A. Schnitzler, D. Clobset. Forest dynamics in unexploited birch (*Betula pendula*) stands in the Vosges (France): structure, architecture and light patterns[J]. Forest Ecology and Management, 2003, 183: 205-220.
- [55] 刘传照, 李俊清, 金奎刚. 林下光照条件与红松幼树生长的相关性研究[J]. 东北林业大学学报, 1991, 19(3): 103-108.
- [56] 梁春, 林植芳, 孔国辉. 不同光强下生长的亚热带树苗的光合光响应特性的比较[J]. 应用生态学报, 1997, 8(1): 7-11.
- [57] 陈章和, 张德明. 南亚热带森林 24种乔木的种子萌发和幼苗生长[J]. 热带亚热带植物学报, 1999, 7(1): 37-46.
- [58] 陈志刚, 樊大勇, 张旺锋, 等. 林隙与林下环境对锐齿槲栎和米心水青冈种群更新的影响[J]. 植物生态学报, 2005, 29(3): 354-360.
- [59] 周印东. 子午岭植被演替过程中土壤有机碳积累与变化[D]. 杨凌:西北农林科技大学农学院, 2003.
- [60] Sundquist E. The global carbon dioxide budget[J]. Science, 1993, 259: 934-941.
- [61] Md Nabiul Islam Khan, Rempei Suwa Akio Hagihara. Carbon and nitrogen pools in a mangrove stand of *Kandelia obovata* (S., L.) Yong: vertical distribution in the soil-vegetation system[J]. Wetlands Ecol Manage, 2007, 15: 141-153.
- [62] 胡宗达, 郝玉娥. 灯台树生长与土壤养分含量的关系[J]. 西南林学院学报, 2007, 27(4): 7-12.
- [63] ANGELIKA THUILLE, ERNST-DETLEF SCHULZE. Carbon dynamics in successional and afforested spruce stands in Thuringia and the Alps[J]. Global Change Biology, 2006, 12: 325-342.
- [64] 耿玉清, 单宏臣, 谭笑, 等. 人工针叶林林冠空隙土壤的研究[J]. 北京林业大学学报, 2002, 24(4): 16-19.
- [65] 彭少麟, 任海. 通过森林冠层研究促进林业可持续发展——第三届国际冠层大会介绍[J]. 生态学报, 2002, 22(8): 1371-1372.
- [66] Jing M. Chen, Josef Chhlar. Retrieving leaf Area Index of Boreal Conifer Forests Using Landsat TM Images[J]. REMOTE SENS

- ENVIRON, 1996, 55: 153-162
- [67] Kris Nackaerts, Pol Coppin, Bart Muys, et al. Sampling methodology for LAI measurements with LAI-2000 in small forest stands[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2000, 101: 247-250.
- [68] 王谦, 陈景玲, 孙治强. LAI-2000冠层分析仪在不同植物群落光分布特征研究中的应用[J]. 中国农业科学, 2006, 39(5): 922-927.
- [69] Sylvia R. Englund, Joseph J. O'Brien, David B. Clark. Evaluation of digital and film hemispherical photography and spherical densitometry for measuring forest light environments[J]. Can. J. For. Res. 2000, 30: 1999-2005.
- [70] Machado J L, Reich P B. Evaluation of several measures of canopy openness as predictors of photosynthetic photon flux density in deeply shaded conifer-dominated forest understory[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1999, 29: 1438-1444.
- [71] Nick Brown, Steve Jennings, Phil Wheeler, et al. An improved method for the rapid assessment of forest understory light environments[J]. Journal of Applied Ecology, 2000, 37: 1044-1053.