

骆丹, 王春胜, 曾杰. 西南桦幼林生长与枝条发育对光环境的响应 [J]. 华南农业大学学报, 2021, 42(4): 83-88.
LUO Dan, WANG Chunsheng, ZENG Jie. Response of growth and branch development of *Betula alnoides* young plantation to light environment[J]. Journal of South China Agricultural University, 2021, 42(4): 83-88.

西南桦幼林生长与枝条发育对光环境的响应

骆 丹^{1,2}, 王春胜¹, 曾 杰¹

(1 中国林业科学研究院 热带林业研究所, 广东 广州 510520; 2 南京林业大学 林学院, 江苏 南京 210037)

摘要:【目的】模拟系列密度西南桦 *Betula alnoides* 林分冠层光环境开展树冠遮阴试验, 探究光环境对西南桦林木生长和枝条发育的影响, 为合理配置造林密度进而实现西南桦优质大径材高效培育提供理论依据。【方法】在系列造林密度试验基础上, 以 5 年生、造林密度为 4 m×4 m 西南桦试验林的优势木和亚优势木为对象, 设置 3 个遮阴梯度处理: 遮阴率 40%~45%、55%~60% 和 80%~90%, 以无遮阴作对照 (CK), 依据西南桦物候期, 于 10 月中上旬开始对下部 2/3 树冠进行遮阴处理, 每隔 3 个月 (或半年) 调查参试单株的生长和枝条发育情况。【结果】西南桦各处理间的树高和胸径在各调查时间段和整个试验期内的增量均差异不显著 ($P\geq 0.05$), 胸径在 1—4 月份生长最快, 各处理的胸径增量均超过 0.73 cm。除 2018 年 4—7 月份期间枝条长度增量外, 枝条发育在各时间段和整个试验期内均受遮阴显著影响 ($P<0.05$), 表现出随遮阴率的增加枝条直径、长度增量呈显著降低趋势, 在生长旺季 (1—4 月份) 差异更加明显, CK 组的枝条直径和长度增量分别为遮阴率 80%~90% 处理的 1.74 和 1.78 倍, 达到 1.197 mm 和 0.135 m。此外, 西南桦幼林自然整枝率亦表现出随遮阴率增加而明显增大的趋势, 其自然整枝集中发生在 4—7 月份, 整枝率增量均超过 47%。【结论】适宜的高造林密度形成的弱光环境对西南桦幼林单株生长影响较小, 但是可以显著控制枝条发育, 促进自然整枝。生产上适当提高西南桦造林密度有利于其优质大径级无节材的高效培育。

关键词: 西南桦; 光环境; 单株生长; 枝条发育; 自然整枝
中图分类号: S792.159 **文献标志码:** A **文章编号:** 1001-411X(2021)04-0083-06

Response of growth and branch development of *Betula alnoides* young plantation to light environment

LUO Dan^{1,2}, WANG Chunsheng¹, ZENG Jie¹

(1 Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520, China;
2 College of Forestry, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China)

Abstract: 【Objective】A canopy shading experiment was conducted by simulating the light environments of plantations with a series of planting densities, to explore the effects of light environments on tree growth and branch development, and provide a theoretical guidance for the efficient cultivation of large-sized and high quality timber of *Betula alnoides* through reasonable arrangement of planting density. 【Method】On the basis of a series of afforestation density tests, three shading treatments (40%–45%, 55%–60% and 80%–90% shade rate) with 2/3 of the lower crown shaded and one control (CK) of no shade were set in plots with planting density of 4 m×4 m from a 5-year-old planting density trail of *B. alnoides* in early October following the local phenology

of this species. The dominant tree and the subdominant tree were selected as experiment objects. The tree growth and branch development of all treated individuals were investigated every three or six months. 【Result】 The increments of tree height and diameter at breast height (DBH) in each interval and the whole experimental period did not differ significantly among shading treatments ($P\geq 0.05$). DBH increment was the highest from January to April, and exceeded 0.73 cm in each treatment. However, branch development in each interval and the whole experimental period was significantly affected by shading ($P<0.05$), excepting branch length growth from April to July in 2018. Both the increments of branch diameter and length decreased significantly with the increase of shading rate, and the increasing trend was more significant in fast-growing season (from January to April), in which the increments of branch diameter and length of CK was 1.74 and 1.78 times higher than those of 80%–90% shade rate treatment, and reached 1.197 mm and 0.135 m, respectively. Moreover, the natural pruning rate of *B. alnoides* young plantations also showed an obvious increasing trend with the increase of shading rate, and the natural pruning was focused from April to July with pruning rate increment over 47%. 【Conclusion】 The low light environment caused by appropriate high planting density almost has no significant effect on the individual growth of *B. alnoides*, while it can efficiently control branch development and promote natural pruning. The planting with an appropriate high density would be beneficial for large-sized and high quality timber cultivation of *B. alnoides* in practice.

Key words: *Betula alnoides*; light condition; individual tree growth; branch development; natural pruning

光是植物进行光合作用的主要驱动因子,是决定植物生长发育及生理功能的重要环境因素^[1]。由于植物自身生长习性的差异,其对光环境的适应性不尽相同^[2]。即使对于同一种植物,其对光的需求以及对光环境的适应性亦因生长发育阶段而异,这种差异亦是林分更新和群落演替的重要驱动机制^[3]。通常情况下,光照不足会造成植物光合受阻和碳供应障碍,进而引发植物叶片黄化和死亡^[4];而光照过强则易引发光抑制,导致光合作用减弱,植物光化学效率降低^[5]。对光环境进行适度调控更有利于植物的生长发育,对红锥 *Castanopsis hystrix*^[6]、夏腊梅 *Sinocalycanthus chinensis*^[7]、香樟 *Cinnamomum camphora*^[8]、桢楠 *Phoebe zhennan*^[8]、花榈木 *Ormosia henryi*^[9] 等植物的幼苗研究发现,适度遮阴较全光照对其生长发育更为有利,且可提高苗木生长量及质量^[10-11]。

造林密度是人工林营建的基础,其决定着林分内的竞争状态及光环境,进而影响到树冠及枝条发育。Mäkinen^[12] 通过不同密度欧洲白桦 *Betula pendula* 人工林分枝解析发现,随着密度增加分枝增量减少,分枝寿命增加,枯死枝条掉落率降低;Ulvcrona 等^[13] 分析樟子松 *Pinus sylvestris* 人工林分枝特性与林分密度的关系,发现分枝直径随林分密度增加而减小,但林分密度对每轮分枝数和分枝角度无显著影响;王志海等^[14] 的研究表明,米老排 *Mytilaria laosensis* 林分死枝下高随造林密度增大而增加,枯枝率升高,枝条直径和分枝角度减小。然而,有关树

冠及枝条发育与光环境间关系的实证研究尚少,Dong 等^[15] 对杉木 *Cunninghamia lanceolata* 幼树的遮阴试验表明,枝条生长不仅受林分整体光环境影响,亦与树冠内光环境异质性相关。开展此类实证研究,有助于增进理解树冠和枝条发育对造林密度的响应机制。

西南桦 *Betula alnoides* 是我国热带、亚热带地区乡土珍贵用材树种,树干通直,材质优良,生长较快,对环境适应性强,适宜培育大径材^[16]。随着国家退耕还林等政策的实施,我国西南桦人工林发展迅速,至 2015 年底,其种植面积已超过 15 万 hm^2 ^[17]。近年来,随着市场对于西南桦优质大径级无节材需求的增加,其价格逐年攀升。如何进行大径材高效培育已成为西南桦人工林培育的重点。基于此,我们前期研究了西南桦生长及枝条发育与造林密度^[18-19] 的关系,探明了造林密度对枝条发育调控的有效性。为深入解析林分密度对枝条发育的调控机制,本研究以 5 年生西南桦幼林为对象,设置系列遮阴处理,研究林木生长及枝条发育动态,揭示林木生长和枝条发育对光环境的响应规律,以期对西南桦林分密度合理配置提供理论依据。

1 研究地概况

西南桦密度试验林位于广东省郁南林场镇龙庙工区 (111°53'E, 23°05'N),海拔 440 m。该地属于亚热带季风气候,年均气温 21.6℃,年降水量 1 400~1 700 mm,降雨主要集中在 4—9 月份,

年平均湿度 80%。土壤为赤红壤。试验林营建于 2012 年 5 月, 造林苗木为中国林业科学研究院热带林业实验中心生产的 FB4 无性系组培苗, 基于前期对造林密度与冠层的光合特征研究, 为尽可能消除造林密度及林地小环境的影响, 取造林密度为 625 株·hm⁻² (4 m×4 m) 的林地为试验地, 造林面积约 0.333 hm²。造林当年于雨季末抚育 1 次, 并松土追肥; 随后 2 年内, 每年雨季初和雨季末各抚育 1 次, 并结合第 1 次抚育进行施肥; 施肥采用穴施方式, 肥料为复合肥, $m(\text{N}):m(\text{P}_2\text{O}_5):m(\text{K}_2\text{O}) = 15:15:15$, 施肥量逐年递增, 3 次的每穴施肥量分别为 100、250 和 300 g。

2 研究方法

2.1 试验设计

考虑到当地西南桦的物候特殊性, 即西南桦在 9 月上旬至中旬落叶, 9 月底—10 月初萌发新叶, 因此, 于 2017 年 10 月初铺设试验。于试验林

内选取西南桦优势木和亚优势木 12 株, 调查其树高、胸径和枝下高, 并计算其冠长 (表 1)。基于前期对不同冠层光合能力的测定, 上部冠层 (约 1/3) 光合能力基本不受造林密度影响, 因此, 模拟不同造林密度林分的光环境, 设置不遮阴 (对照, CK)、低遮阴率 (40%~45%)、中遮阴率 (55%~60%) 和高遮阴率 (80%~90%) 4 个处理, 在自顶梢开始向下 1/3 冠长处用不同透光率的遮阴网搭建遮阴棚, 遮阴棚长、宽均为 6 m。试验采用随机区组设计, 单株小区, 每个处理 3 次重复。对于该位置以下所有枝条, 依次挂牌、编号, 测定其高度位置、基径、长度等指标。枝条基径采用电子游标卡尺测定 (精度 0.01 mm), 枝条长度采用伸缩尺测定 (精度 0.01 m)。

2.2 林木生长与枝条发育调查

自 2018 年 1 月开始至 2019 年 1 月, 每隔 3~4 个月调查试验单株及标记枝条的生长情况。测定胸径、树高、枝下高以及枝条基径和长度, 并记录枝条存活情况。

表 1 不同遮阴率处理下参试植株的生长状况¹⁾
Table 1 Growth performance of test individuals in different shading treatments

遮阴率/% Shade rate	树高/m Tree height	胸径/cm DBH	枝下高/m Height below branch	冠长/m Crown length
0(CK)	6.77±0.484	7.83±0.133	1.73±0.338	5.03±0.393
40~45	6.87±0.067	7.43±0.176	1.30±0.058	5.57±0.882
55~60	6.37±0.584	6.63±0.869	1.67±0.633	4.70±0.750
80~90	6.87±0.636	7.17±0.120	1.58±0.434	5.28±0.812

1) 表中数据为平均值±标准误(n=3)
1) The data in the table are means ± standard errors (n=3)

2.3 数据分析

利用 SPSS21.0 (IBM-SPSS Inc., Chicago, USA) 对每个调查时间段及整个试验期内西南桦单株及枝条各生长指标的增量进行单变量协方差分析。对于每个时间段, 协变量为上次的测量值; 对于整个试验期, 协变量为第 1 次的测量值。自然整枝率为每次测量时单株枝条死亡数量与第 1 次调查时枝条总数的比值, 方差分析之前先进行 arcsin 转换, 不同处理间多重比较采用 Duncan’s 方法。

3 结果与分析

3.1 林木生长对遮阴的响应

遮阴处理 1 年后, 西南桦幼林树高增量随着遮阴度的增加基本呈现先增加后降低趋势, 而胸径增量的变化趋势不明显; 各处理间树高、胸径增量差异均未达到显著水平 ($P\geq 0.05$)。每个调查时间段

内, 各处理间树高和胸径增量亦无显著差异。胸径在 1 至 4 月份生长最快, 2018-01—04 期间各处理的增量均超过 0.73 cm (表 2)。

3.2 枝条发育对遮阴的响应

3.2.1 枝条直径对遮阴的响应 由表 3 可知, 在每个调查时间段内及整个试验期间, 西南桦幼林枝条直径增量随着遮阴率的增加而呈现降低趋势, 各遮阴处理间大多差异显著 ($P<0.05$)。整个试验期间, CK 的枝条直径增量是遮阴率 80%~90% 处理的 1.73 倍, 达 4.680 mm。每个时间段内, CK 的枝条直径增量显著高于遮阴率 55%~60% (仅 2018-04—07 期间例外) 和 80%~90% 处理; CK 和遮阴率 40%~45% 处理间, 仅 2018-01—04 期间的枝条直径增量差异显著; 遮阴率 40%~45% 和 55%~60% 处理间在 2017-10—2018-04 期间差异显著, 此后时间段内差异不显著; 遮阴率 55%~60% 和 80%~

表 2 不同遮阴率处理下西南桦幼林树高、胸径生长动态¹⁾

Table 2 Growth dynamics of tree height and diameter at breast height for young *Betula alnoides* in different shading treatments

指标 Index	遮阴率/% Shade rate	2017-10—2018-01	2018-01—04	2018-04—07	2018-07—2019-01	合计 Total
<i>h</i> /m	0(CK)	0.283±0.044a	0.417±0.060a	0.333±0.088a	0.400±0.115a	1.433±0.120a
	40~45	0.167±0.089a	0.367±0.167a	0.900±0.100a	0.600±0.057a	2.033±0.145a
	55~60	0.167±0.033a	0.567±0.203a	0.567±0.285a	0.533±0.089a	1.833±0.088a
	80~90	0.400±0.039a	0.367±0.145a	0.300±0.115a	0.467±0.076a	1.533±0.145a
DBH/cm	0(CK)	0.433±0.120a	0.733±0.133a	0.400±0.057a	0.967±0.120a	2.533±0.384a
	40~45	0.367±0.145a	1.000±0.153a	0.100±0.033a	0.833±0.088a	2.300±0.252a
	55~60	0.267±0.088a	0.833±0.120a	0.300±0.057a	0.800±0.115a	2.200±0.208a
	80~90	0.133±0.067a	0.967±0.145a	0.400±0.020a	0.833±0.376a	2.333±0.561a

1) *h*: 树高增量; DBH: 胸径增量; 表中数据为平均值±标准误(*n*=3); 相同指标同列数据后的相同小写字母表示处理间差异不显著($P\geq 0.05$, Duncan's 法)

1) *h*: Tree height increment; DBH: DBH increment; The data in the table are means ± standard errors (*n*=3); The same lowercase letters in the same column of the same index indicate no significant difference among treatments ($P\geq 0.05$, Duncan's method)

表 3 不同遮阴率处理下西南桦幼林枝条生长动态¹⁾

Table 3 Branch growth dynamics of young *Betula alnoides* in different shading treatments

指标 Index	遮阴率/% Shade rate	2017-10—2018-01	2018-01—04	2018-04—07	2018-07—2019-01	合计 Total
<i>d</i> /mm	0(CK)	1.213±0.059a	1.197±0.056a	0.841±0.074a	1.429±0.072a	4.680±0.261a
	40~45	1.123±0.062a	1.021±0.058b	0.846±0.094a	1.288±0.100ab	4.278±0.314b
	55~60	0.805±0.061b	0.776±0.057c	0.661±0.120ab	1.109±0.127b	3.351±0.365c
	80~90	0.753±0.061b	0.687±0.057c	0.552±0.111b	0.708±0.116c	2.700±0.345d
<i>l</i> /m	0(CK)	0.118±0.008a	0.135±0.009a	0.086±0.008a	0.135±0.009a	0.474±0.034a
	40~45	0.081±0.008b	0.136±0.009a	0.081±0.010a	0.132±0.013a	0.430±0.040a
	55~60	0.072±0.008b	0.090±0.009b	0.067±0.012a	0.107±0.016ab	0.336±0.045b
	80~90	0.070±0.008b	0.076±0.009b	0.065±0.012a	0.075±0.015b	0.286±0.044b

1) *d*: 枝条直径增量; *l*: 枝条长度增量; 表中数据为平均值±标准误(*n*=3); 相同指标同列数据后的不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$, Duncan's 法)

1) *d*: Branch diameter increment; *l*: Branch length increment; The data in the table are means ± standard errors (*n*=3); Different lowercase letters in the same column of the same index indicate significant differences among treatments ($P<0.05$, Duncan's method)

90% 处理间仅在 2018-07—2019-01 期间差异显著。

3.2.2 枝条长度对遮阴的响应 由表 3 可知, 相对于枝条直径生长, 西南桦幼林枝条长度增量对遮阴处理的敏感性稍弱, 亦随着遮阴率的增加呈现降低趋势。其中, 2017-10—2018-01 期间, CK 的枝条长度增量显著高于其他 3 个遮阴处理 ($P<0.05$), 达到 0.118 m; 然而随着时间的推移, 2018-01—04 期间遮阴率 40%~45% 处理与 CK 间的枝条长度增量差异不显著 ($P\geq 0.05$), 两者均显著高于遮阴率 55%~60% 和 80%~90% 处理; 2018-04—07 期间各遮阴处理间枝条长度增量均无显著差异;

2018-07—2019-01 期间, 仅遮阴率 80%~90% 处理的枝条长度增量显著低于 CK 和遮阴率 40%~45% 处理。整个试验期内, 遮阴率 40%~45% 处理与 CK 的枝条长度增量无显著差异, 两者均显著高于遮阴率 55%~60% 和 80%~90% 处理。

3.2.3 自然整枝对遮阴的响应 由表 4 可知, 遮阴试验开始后的 6 个月 (2017-10—2018-04) 内, 各处理间西南桦幼林自然整枝率虽无显著差异 ($P\geq 0.05$), 但各遮阴处理西南桦幼林自然整枝率均明显高于 CK; 第 6 个月以后, 西南桦自然整枝率随遮阴率的增加呈升高趋势, 其中 CK 的自然整枝率均显著低于各遮阴处理 ($P<0.05$), 但 3 个遮阴处理间差

表 4 不同遮阴处理下西南桦幼林自然整枝率¹⁾

Table 4 Natural pruning rate of young *Betula alnoides* in different shading treatment

%

遮阴率/% Shade rate	2018-01	2018-04	2018-07	2019-01
0(CK)	2.020±2.020a	5.374±3.566a	37.778±2.222b	38.788±1.212b
40~45	19.341±4.847a	21.397±5.517a	68.661±5.144a	74.359±4.933a
55~60	8.530±5.279a	11.235±5.852a	77.982±10.029a	81.598±7.967a
80~90	18.046±9.194a	21.233±8.926a	77.674±7.792a	81.297±8.033a

1) 表中数据为平均值±标准误($n=3$); 同列数据后的不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$, Duncan's法)

1) The data in the table are means ± standard errors ($n=3$); different lowercase letters in the same column indicate significant differences among treatments ($P<0.05$, Duncan's method)

异不显著, 至试验期末 (2019-01), 各遮阴处理西南桦幼林自然整枝率均超过 74%, 遮阴率 55%~60% 和 80%~90% 处理的自然整枝率超过 81%。自然整枝过程主要发生在 4—7 月份, 期间各遮阴处理的自然整枝率增量均超过 47%, 其中遮阴率 55%~60% 处理的自然整枝率超过 66%。

4 讨论与结论

光对植物的生长发育和形态构建有十分重要的作用, 过强或过弱的光照均有可能对林木生长产生不利影响。本研究发现, 不同遮阴处理间西南桦幼林在每个调查时间段和整个试验期内树高、胸径增量均未呈现出显著差异。究其原因, 林木可能通过改善自身对弱光的利用能力, 部分弥补因遮阴造成的光合损失, 此可从遮阴后各调查时间段胸径增量差异的变化趋势得到验证, 遮阴处理初期 (2017-10—2018-01) 胸径增量差异最大, 此后差异变小。我们前期通过不同造林密度西南桦幼林各冠层光合能力测定发现, 随造林密度增加西南桦幼林对弱光利用能力增强^[20]。尽管如此, 各遮阴处理胸径增量均明显低于 CK 组, 表明遮阴对西南桦的胸径生长具有负面影响, 这与王振兴等^[21]对闽楠 *Phoebe bournei* 和郑坚等^[22]对降香黄檀 *Dalbergia odorifera* 等的研究结果一致。

枝条发育主要表现为枝条基径和长度的生长。本研究中, 各调查时间段及整个试验期内西南桦枝条基径和长度增量均随遮阴率增加呈降低趋势, 其主要原因是, 遮阴条件下光照不足, 下部枝条上叶片亦较少^[23], 且不能合成更多的光合产物同时满足树干和枝条的生长, 此亦可从本研究中西南桦单株生长尚未受到显著影响得到验证。Mori 等^[24]比较分析了 2 个演替后期冷杉 *Abies fabri* 林下 5 株受强遮阴以及 5 株开阔地带生长旺盛的冷杉幼树, 亦发现遮阴条件下幼树会增加对树干的能量分配, 从而造成枝条生长受到抑制。

本研究还发现, 2018-01—04 时间段西南桦幼林枝条长度增量明显高于其他 3 个时间段, 这一方面是与当地西南桦的物候特征有关, 其夏季叶片开始衰老, 9 月份落叶, 落叶后约 2 周即萌发新叶, 春季是其快速生长期; 另一方面可能与植物自身对环境改变的适应性有关, 遮阴后植株可通过增加叶面积以增加光截获能力^[25], 作为支撑叶片的枝条也将通过伸长生长增加生长空间获得更多的光以满足生长需求。尽管如此, 从长期来看, 短时间内林木自身的适应还不足以抵消遮阴造成的负面影响, 致使遮阴下枝条生长显著低于全光环境。

自然整枝是林分达到郁闭后, 下层枝条由于上层树冠的遮挡长期光照不足发生一系列生理变化而出现枝条枯萎并相继脱落的现象^[26], 枝条脱落后形成节子, 会降低木材质量^[27]。本研究发现, 西南桦幼树自然整枝率随遮阴强度增加而增大, 即枝条寿命在遮阴环境中明显低于全光照, 这与占峰等^[28]对桂花 *Osmanthus fragrans* 和水杉 *Metasequoia glyptostroboides* 以及 Mori 等^[24]对冷杉的研究结果相反, 造成这一差异的原因可能与西南桦是强阳性树种有关, 这也说明不同树种对光环境的响应亦不同。本研究还发现, 自然整枝主要发生在 4—7 月份, 这一时期各遮阴处理的整枝率增量均超过 47%, 而 CK 组的自然整枝率也超过 32%。究其原因, 其一、遮阴处理一段时间后叶片光合产能不足以满足枝条正常需求, 致使枝条提前衰老; 其二、此时期西南桦叶片处于衰老期, 叶片光合能力进一步降低, 进而加速枝条死亡; 其三、陶玉华等^[29]对造林密度为 2 m×4 m 的西南桦造林后连续 15 年观测发现, 西南桦自然整枝高峰期在造林后 6~7 年, 本研究中林分在 2018 年 4 月时亦满 6 年, 可能开始处于自然整枝高峰期, 这也是潜在的原因之一; 其四、4—7 月份试验地进入雨季, 多暴风雨, 亦可能促进自然整枝。

综上所述, 本研究基于系列密度西南桦林分的

树冠光环境模拟试验,发现各调查时间段及整个试验期间,遮阴处理的树高、胸径增量与 CK(全光照)差异不显著,而枝条基径、长度增量则显著低于 CK,且自然整枝率随遮阴率增加呈上升趋势,这验证了我们前期研究的论断,即通过造林密度调控枝条发育的关键在于林内光环境差异^[20]。通过适度提高西南桦造林密度,促进林分提前郁闭,营造林分内弱光环境,有助于降低西南桦主要用材区段枝条大小,加快自然整枝,提升木材质量,结合合理施肥、间伐等技术措施,实现其大径级无节材的高效培育。

参考文献:

[1] 蔡志全,曹坤芳,冯玉龙,等. 热带雨林三种树苗叶片光合机构对光强的适应[J]. *应用生态学报*, 2003(4): 493-496.

[2] 李晓征,郝日明,任燕. 遮荫处理对不同苗龄交让木的生长和光合特性的影响[J]. *广西植物*, 2006(5): 499-502.

[3] 徐飞,郭卫华,徐伟红,等. 不同光环境对麻栎和刺槐幼苗生长和光合特征的影响[J]. *生态学报*, 2010, 30(12): 3098-3107.

[4] 方江保,殷秀敏,余树全,等. 光照强度对苦槠幼苗生长与光合作用的影响[J]. *浙江林学院学报*, 2010, 27(4): 538-544.

[5] 王博轶,冯玉龙. 生长环境光强对两种热带雨林树种幼苗光合作用的影响[J]. *生态学报*, 2005, 25(1): 23-30.

[6] 姜英,郝海坤,黄志玲,等. 红锥苗期生长特性和叶绿素荧光对不同光强的响应[J]. *中南林业科技大学学报*, 2013, 33(10): 61-65.

[7] 陈香波,田旗,张丽萍,等. 不同透光率和土壤含水量对夏蜡梅枝条生长量及叶片部分生理指标的影响[J]. *植物资源与环境学报*, 2010, 19(4): 70-77.

[8] 梁俊林,毛绘友,郭丽,等. 遮阴对 3 种珍贵乡土阔叶树种幼苗生长及光合作用的影响[J]. *西北林学院学报*, 2019, 34(4): 57-63.

[9] 段如雁,韦小丽,孟宪帅. 不同光照条件下花榈木幼苗的生理生化响应及生长效应[J]. *中南林业科技大学学报*, 2013, 33(5): 30-34.

[10] 周凤娇,韦小丽,彭凌帅,等. 遮荫处理对马尾松穗条产量和生理生化特性的影响[J]. *中南林业科技大学学报*, 2018, 38(4): 16-19.

[11] 王树凤,施翔,陈益泰,等. 遮荫对弗吉尼亚栎苗木生长及光合-荧光参数的影响[J]. *林业科学研究*, 2019, 32(5): 99-106.

[12] MÄKINEN H. Effect of stand density on the branch development of silver birch (*Betula pendula* Roth) in central Finland[J]. *Trees*, 2002, 16(4): 346-353.

[13] ULVCRONA K A, CLAESSION S, SAHLEN K, et al. The effects of timing of pre-commercial thinning and stand density on stem form and branch characteristics of

Pinus sylvestris[J]. *Forestry*, 2007, 80(3): 323-335.

[14] 王志海,尹光天,杨锦昌,等. 不同造林密度对米老排人工林枝条发育的影响[J]. *林业科学研究*, 2019, 32(2): 78-86.

[15] DONG T, LI J Y, ZHANG Y B, et al. Partial shading of lateral branches affects growth, and foliage nitrogen-and water-use efficiencies in the conifer *Cunninghamia lanceolata* growing in a warm monsoon climate[J]. *Tree Physiology*, 2015, 35(6): 632-643.

[16] 曾杰,郭文福,赵志刚,等. 我国西南桦研究的回顾与展望[J]. *林业科学研究*, 2006, 19(3): 379-384.

[17] 王春胜,唐诚,赵志刚,等. 桂西地区西南桦中龄林生长对间伐和施肥的响应[J]. *中南林业科技大学学报*, 2018, 38(5): 28-32.

[18] WANG C S, HEIN S, ZHAO Z G, et al. Branch occlusion and discoloration of *Betula alnoides* under artificial and natural pruning[J]. *Forest Ecology and Management*, 2016, 375: 200-210.

[19] WANG C S, TANG C, HEIN S, et al. Branch development of five-year-old *Betula alnoides* plantations in response to planting density[J]. *Forests*, 2018, 9: 42.

[20] 骆丹,王春胜,曾杰. 西南桦幼林冠层光合特征及其对造林密度的响应[J]. *中南林业科技大学学报*, 2020, 40(4): 44-49.

[21] 王振兴,朱锦懋,王健,等. 闽楠幼树光合特性及生物量分配对光环境的响应[J]. *生态学报*, 2012, 32(12): 3841-3848.

[22] 郑坚,吴朝辉,陈秋夏,等. 遮荫对降香黄檀幼苗生长和生理的影响[J]. *林业科学*, 2016, 52(12): 50-57.

[23] WANG C S, GUO J J, HEIN S, et al. Foliage morphology and spatial distribution in 5-year-old plantations of *Betula alnoides*[J]. *Forest Ecology and Management*, 2019, 432: 514-521.

[24] MORI A S, MIZUMACHI E, SPRUGEL D G. Morphological acclimation to understory environments in *Abies amabilis*, a shade-and snow-tolerant conifer species of the Cascade Mountains, Washington, USA[J]. *Tree Physiology*, 2008, 28(5): 815-824.

[25] 熊静,王臣,邢文黎,等. 朱砂根幼苗在不同光照强度下的形态和生理响应[J]. *植物科学学报*, 2018, 36(5): 736-744.

[26] 郝建,李武志,陈厚荣,等. 人工整枝技术在用材林培育中的应用[J]. *林业科技开发*, 2012, 26(5): 9-12.

[27] 陈东升,孙晓梅,李凤日,等. 落叶松人工林节子内部特征变化规律研究[J]. *北京林业大学学报*, 2015, 37(2): 16-23.

[28] 占峰,杨冬梅. 光照条件、植株冠层结构和枝条寿命的关系: 以桂花和水杉为例[J]. *生态学报*, 2012, 32(3): 984-992.

[29] 陶玉华,赵峰,庞正轰,等. 西南桦人工林生长规律研究[J]. *西北林学院学报*, 2019, 34(1): 180-183.