

常绿阔叶林演替系列中木荷和栲树呼吸作用特性的比较

丁圣彦

(河南大学环境与规划学院, 开封 475001)

摘要:研究了常绿阔叶林演替系列群落中木荷(*Schima superba*)和栲树(*Castanopsis fargesii*)不同发育阶段植株的呼吸作用速率及同一演替阶段木荷和栲树不同发育阶段植株的呼吸作用速率的大小。结果表明,在常绿阔叶林演替的各个阶段,栲树的呼吸作用速率均比木荷的高;在群落演替的前期,木荷和栲树的呼吸作用速率均较高,但随着群落演替的进展,其呼吸作用速率逐渐降低。通过比较常绿阔叶林演替后期木荷和栲树成年树的呼吸作用速率,并结合二者的光合作用速率,反映了栲树的物质代谢能力较高,生长较快,是其在常绿阔叶林顶极群落中能够成为优势种,而木荷成为次优势种的原因之一。

关键词:呼吸作用速率;木荷;栲树;演替系列;常绿阔叶林

A comparison of respiration characteristics between *Schima superba* and *Castanopsis fargesii* in successional series of evergreen broad-leaved forest

DING Sheng-Yan (College of Environment & Planning, Henan University, Kaifeng 475001)

Abstract: The respiratory rate of different developing stages of *Schima superba* and *Castanopsis fargesii* in successional series of evergreen broad-leaved forest was studied and the respiratory rates of different developing stages of *S. superba* and *C. fargesii* in the same successional stage were compared. The results show that in every successional stage, the respiratory rate of *C. fargesii* is higher than that of *S. superba*. In the early successional stage with stronger light intensity, the respiratory rate of *S. superba* and *C. fargesii* is higher than that in late successional stage. The metabolic rate of *C. fargesii* is higher than that of *S. superba*, and it makes *C. fargesii* the dominant species and *S. superba* being second dominant species in evergreen broad-leaved forest.

Key words: respiratory rate; *Schima superba*; *Castanopsis fargesii*; successional series; evergreen broad-leaved forest

文章编号:1000-0933(2001)01-0061-07 中图分类号:948.1 文献标识码:A

植物的呼吸作用是其体内物质不断分解的过程。呼吸作用释放的能量供给植物各种生理活动之所需。它的中间产物在植物体内主要物质转变间起着枢纽作用,所以,呼吸作用是植物新陈代谢的中心,具有重要的生理意义。

关于树木的呼吸作用国外进行了大量的研究^[1~4],一些学者曾通过对先锋群落到顶极群落的主要植物种类的光合作用和暗呼吸作用特性变化的比较^[5,6],来揭示植物群落演替的机理,为植物群落演替的深入

基金项目:国家教委博士点基金和河南省杰出青年科学基金资助项目

本文在宋永昌教授指导下完成,倪健博士给予了很大帮助,特此致谢!

收稿日期:1998-09-06, 修订日期:1999-01-11

作者简介:丁圣彦(1963~),男,河南商丘人,博士,副教授。主要从事植被生态学和景观生态学研究。

研究提供了一个新的途径。在我国,对树木呼吸方面的研究已引起了重视,方精云等曾对北京地区辽东栎、白桦和油松的呼吸量进行了研究^[7~9],但从群落演替角度进行优势种的呼吸作用特性的变化的研究还很少见。不同演替阶段主要优势种呼吸作用特性变化规律的比较研究,在一定程度上可说明优势种物质代谢速度的大小和生活力强弱的变化趋势,而同一演替阶段不同优势种呼吸作用速率的比较,则在一定程度上反映了它们物质积累能力的差别,再结合优势种光合能力的强弱以反映它们生长速度的快慢,从而从优势种物质代谢的角度解释它们在群落演替过程中的兴衰机理。

本文测定的是浙江天童国家森林公园常绿阔叶林演替系列群落中优势种木荷(*Schima superba*)和栲树(*Castanopsis fargesii*)的幼苗、幼树和成年树离体的健康枝条在黑暗情况下,环境温度在 15~20℃ 之间的呼吸作用速率。

天童国家森林公园位于浙江省鄞县东南部,距宁波市 28 km,地处北纬 29°48',东经 121°47'。这里的气候为温暖湿润的亚热带季风气候,总的气候特点是:冬夏季风显著,年温适中,四季分明,热量充足,雨水充沛,水热同季,有利于植物的生长和植被的发育^[10]。

森林公园的范围内发育着常绿阔叶林演替的各个阶段,即:①次生灌丛:以马尾松(*Pinus massoniana*)、木荷、白栎(*Quercus fabri*)为优势种,除马尾松外均为萌生。→②马尾松林:马尾松占绝对优势,木荷次优。→③马尾松+木荷林:马尾松的发育受到抑制,木荷等常绿阔叶树种逐渐增多。→④木荷+马尾松林:马尾松林明显呈消退趋势,木荷等常绿阔叶树种占优势。→⑤木荷+栲树林:马尾松基本消失,木荷、栲树共优。→⑥栲树林:栲树占绝对优势,木荷次优,其它常绿阔叶树种与之相伴生。

1 材料与方 法

实验于 1993 年 10 月 20~25 日进行。取样是在生境相似不同演替阶段群落中选择优势种植株进行测定(特别注意每个演替阶段取样时选择光照强度比较均匀的地方)。成年树的取样位置距地面 6m 的东南方向(枝干上保留 5~10 片发育正常的当年生叶)。取样后将样枝立即带回实验室并插入有水的瓶中。在黑暗状态下用 GXH-305 型红外 CO₂ 分析仪,自制开放气路叶室(11.5×11.5×23cm³),在环境温度为 15~20℃ 条件下测定样枝的呼吸作用速率,测定的持续时间为 2min,每个样枝重复测定 3 次,结果取平均值。

呼吸作用速率按下列公式^[11,12]计算:

$$R = (\Delta C \times V/A)(44/22.4)(273/(273 + T))(P/101325)$$

式中, ΔC 是测定前后叶室内二氧化碳气体的浓度差(mg/L); V 是叶室内气体流量(L/h); A 是叶面积(dm²);44 是每摩尔 CO₂ 重量(g);22.4 是标准状态下,每摩尔气体的体积(L); T 是叶室温度(℃); P 是大气压(Pa);101325 是标准大气压(Pa); R 是呼吸作用速率(mg CO₂/dm²·h)。

2 实验结果

2.1 演替系列中木荷和栲树呼吸作用变化的比较

2.1.1 木荷和栲树幼苗的呼吸作用

木荷幼苗的呼吸作用速率见图 1。从图 1 可以看出,木荷幼苗的呼吸速率在次生灌丛阶段低于马尾松林阶段,在以后的演替阶段中逐渐降低。植物叶片的呼吸作用速率的高低与叶片的发育程度直接有关,次生灌丛阶段木荷的幼苗(木荷根桩上的萌芽)上的叶片因上层植株较密,接受阳光较少而发育不良,具体表现为叶片淡绿色,薄且大,而马尾松林下的木荷幼苗则接受阳光较多,发育良好,表现为叶色深绿,中等大小,叶片厚度也比次生灌丛中的厚,在以后的几个演替阶段中,又因上层植株较大而使木荷的叶片的发育阴生化(见表 1),其呼吸作用速率也逐渐降低。

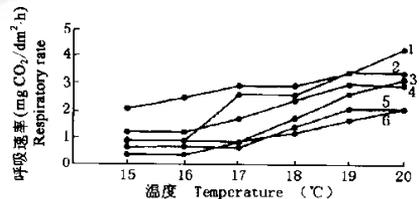


图 1 常绿阔叶林演替系列木荷幼苗的呼吸作用速率
Fig. 1 The respiratory rate of *S. superba* seedling in different stage of evergreen broad-leaved forest

1 次生灌丛 Secondary shrub; 2 马尾松林 *P. massoniana* forest; 3 马尾松+木荷林 *P. massoniana* + *S. superba* forest; 4 木荷+马尾松林 *S. superba* + *P. massoniana* forest; 5 木荷+栲树林 *S. superba* + *C. fargesii* forest; 6 栲树林 *C. fargesii* forest

表 1 不同演替阶段群落木荷和栲树的叶面积(cm^2)Table 1 Leaf area of *S. superba* and *C. fargesii* in different successional stage communities

项目 Items	演替系列 Series								
	平均值 Average	叶片数目 Numbers of leaf	方差 Variance	平均值 Average	叶片数目 Numbers of leaf	方差 Variance	平均值 Average	叶片数目 Numbers of leaf	方差 Variance
	I			II			III		
栲树幼苗 ^①	—	—	—	17.5	8	4.26	20.0	8	2.80
木荷幼苗 ^②	27.5	10	9.87	24.9	10	13.55	32.5	8	16.53
栲树幼树 ^③	—	—	—	—	—	—	22.9	6	4.91
木荷幼树 ^④	16.7	10	4.65	31.0	12	12.04	48.8	6	9.60
栲树成年树 ^⑤	—	—	—	—	—	—	—	—	—
木荷成年树 ^⑥	—	—	—	41.6	6	6.65	51.1	7	11.84

项目 Items	演替系列 Series								
	平均值 Average	叶片数目 Numb. of leaf	方差 Variance	平均值 Average	叶片数目 Numb. of leaf	方差 Variance	平均值 Average	叶片数目 Numb. of leaf	方差 Variance
	IV			V			VI		
栲树幼苗	26.9	7	7.83	20.8	8	7.35	21.6	9	6.19
木荷幼苗	41.6	5	1.82	29.7	10	5.33	35.9	9	9.64
栲树幼树	20.1	7	3.62	24.7	7	3.37	26.4	9	8.23
木荷幼树	31.7	7	12.76	31.4	6	7.15	38.3	12	7.80
栲树成年树	18.7	7	1.84	33.3	6	3.67	38.9	7	9.13
木荷成年树	34.9	5	13.39	49.3	5	4.09	42.5	8	12.09

①*C. fargesii* seedling; ②*S. superba* seedling; ③*C. fargesii* young tree; ④*S. superba* young tree; ⑤*C. fargesii* mature tree; ⑥*S. superba* mature tree

栲树的幼苗在马尾松林阶段偶见,其呼吸作用速率明显的高于其它演替阶段的幼苗(见图 2),而且也随着群落演替的进展而呼吸作用速率逐渐降低。

2.1.2 木荷和栲树幼树的呼吸作用 木荷幼树的呼吸作用速率见图 3。从图 3 可以看出,木荷幼树在次生灌丛阶段的呼吸作用速率最高,其次是马尾松林中木荷的幼树,在以后的几个演替阶段中逐渐降低。这是因为木荷幼树在次生灌丛中的萌生枝条处于群落的上层,直接接受阳光的照射,叶片较小且厚,革质化程度较高,表现出阳生植物叶片的形态特征(见表 1)。

栲树的幼树出现在马尾松+木荷林中,在马尾松+木荷林中和木荷+马尾松林中的呼吸作用速率相近,以后逐渐降低,见图 4。

2.1.3 木荷和栲树成年树的呼吸作用 木荷成年树的呼吸作用速率见图 5。从图 5 中可以看出,木荷成年树在不同演替阶段群落中也表现出随着演替的进展其呼吸作用速率逐渐降低的趋势。木荷成年树出现于马尾松林,它在马尾松林中虽然处于马尾松之下,但群落中的光照较为充足而使木荷叶片发育较好(见表 1),呼吸强度较高;随着

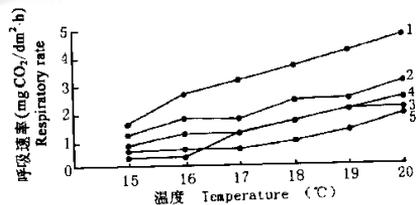


图 2 常绿阔叶林演替系列栲树幼苗的呼吸作用速率

Fig. 2 The respiratory rate of *C. fargesii* seedling in different stage of evergreen broad-leaved forest

1 马尾松林 *P. massoniana* forest; 2 马尾松林+木荷林 *P. massoniana*+*S. superba* forest; 3 木荷+马尾松林 *S. superba*+*P. massoniana* forest; 4 木荷+栲树林 *S. superba*+*C. fargesii* forest; 5 栲树林 *C. fargesii* forest

群落演替的进展,木荷在常绿阔叶林演替的中期占绝对优势地位,但由于彼此之间遮荫严重而使叶片的呼吸强度降低,以致于在演替后期木荷处于栲树之下而使其呼吸强度最低。

栲树成年树在木荷+马尾松林中分布较少,在以后的演替阶段中为群落乔木层的优势种。栲树成年树的呼吸作用速率见图6。从图6中可以看出,栲树成年树在木荷+栲树林中的呼吸作用速率较高,而在栲树林中植株的呼吸作用速率较低,这种现象一方面可能与不同演替阶段植株所处的生态环境不同而导致叶片的发育不同有关;另一方面可能与栲树在不同演替阶段植株的年龄不同有联系。栲树在木荷+栲树林群落中处于木荷之上,接受阳光较多,叶片发育良好;再者,栲树在木荷+栲树林中树龄多为30~40a,而在栲树林中年龄多为50a以上的植株。

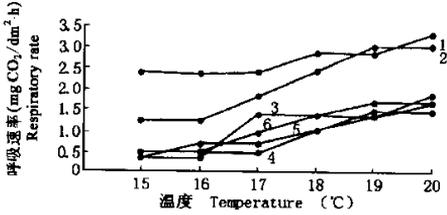


图3 常绿阔叶林演替系列木荷幼树的呼吸作用速率
Fig. 3 The respiratory rate of *S. superba* young tree in different stage of evergreen broad-leaved forest

1 次生灌丛 secondary shrub; 2 马尾松林 *P. massoniana* forest; 3 马尾松+木荷林 *P. massoniana* + *S. superba* forest; 4 木荷+马尾松林 *S. superba* + *P. massoniana* forest; 5 木荷+栲树林 *S. superba* + *C. fargesii* forest; 6 栲树林 *C. fargesii* forest

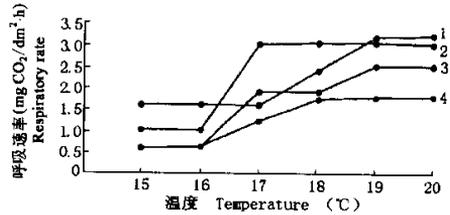


图4 常绿阔叶林演替系列栲树幼树的呼吸作用速率
Fig. 2 The respiratory rate of *C. fargesii* young tree in different stage of evergreen broad-leaved forest

1 马尾松+木荷林 *P. massoniana* + *S. superba* forest; 2 木荷+马尾松林 *S. superba* + *P. massoniana* forest; 3 木荷+栲树林 *S. superba* + *C. fargesii* forest; 4 栲树林 *C. fargesii* forest

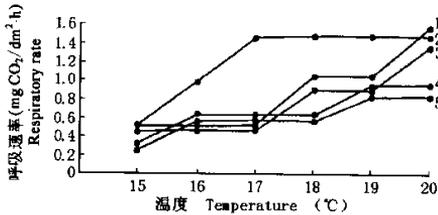


图5 常绿阔叶林演替系列木荷成年树的呼吸作用速率
Fig. 5 The respiratory rate of *S. superba* mature tree in different stage of evergreen broad-leaved forest

1 马尾松林 *P. massoniana* forest; 2 马尾松+木荷林 *P. massoniana* + *S. superba* forest; 3 木荷+马尾松林 *S. superba* + *P. massoniana* forest; 4 木荷+栲树林 *S. superba* + *C. fargesii* forest; 5 栲树林 *C. fargesii* forest

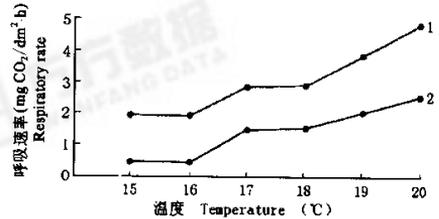


图6 常绿阔叶林演替系列栲树成年树的呼吸作用速率
Fig. 6 The respiratory rate of *C. fargesii* mature tree in different stage of evergreen broad-leaved forest

1 木荷+栲树林 *S. superba* + *C. fargesii* forest; 2 栲树林 *C. fargesii* forest

2.2 同一演替阶段中木荷和栲树的呼吸作用变化的比较

不同植物因其生物生态学特性不同,在同一演替阶段群落中即使处于相似的生境下其呼吸作用速率也不相同。通过比较同一演替阶段群落中不同植物种的呼吸作用速率的大小可以在一定程度上反映其分解代谢能力的强弱,再结合它们的光合作用速率来说明其在群落中生长的快慢,以揭示其在群落中占据优势地位的潜力数据

2.2.1 木荷和栲树幼苗与幼树的呼吸作用 在常绿阔叶林的演替系统中,木荷和栲树的幼苗在马尾松林

以后的阶段中共同出现,二者的幼树共同出现于马尾松+木荷林以后的阶段。同一演替阶段中木荷和栲树幼苗和幼树的呼吸速率的比较如图 7 和图 8。从图中可以看出,在演替系列的中前期阶段,栲树幼苗和幼树的呼吸速率明显高于木荷幼苗和幼树的呼吸速率;而在演替后期,二者呼吸速率的差别有所减小。这可能是因为常绿阔叶林演替中前期群落郁闭度相对较小,二者的生物生态学特性得以充分表现(栲树叶面积较小,叶黄绿色;而木荷叶面积较大,叶深绿色);而演替后期群落的郁闭度较大,木荷和栲树在接受环境的塑造上基本一致(二者叶片面积相差不大,均为深绿色),从而在营养体的代谢能力上差别也不太明显。

2.2.2 木荷和栲树成年树的呼吸作用 在常绿阔叶林的演替系列中,木荷的成年树见于马尾松林阶段,栲树的成年树在木荷+马尾松林阶段偶见,二者共优于木荷+栲树林,在栲树林阶段,栲树成为优势种,木荷为次优势种。

木荷和栲树在常绿阔叶林演替的后期阶段成年树的呼吸作用速率见图 9。

图 9 中所反映的情况基本一致,在常绿阔叶林演替的后期阶段栲树的呼吸作用速率仍高于木荷。再结合二者的光合作用速率可知(图 10、图 11),木荷的光合作用速率和呼吸作用速率都比栲树低,表明木荷虽然在常绿阔叶林演替后期也能成为优势种,但其物质代谢活力却呈现出衰弱的趋势。而栲树在具有较高的光合作用速率的同时也具有较高的呼吸作用速率,说明其生态活力较强,代谢能力较高的特点,加之栲树具有较为庞大的物质作用面,而使其有充足的实力与木荷争夺空间资源和营养资源,最终必将在常绿阔叶林中取得优势地位。

3 讨论

3.1 本项研究虽然在森林公园内的生态实验站上进行,但要对不同样地上的木荷和栲树在同一时间进行整体的物质代谢测定,由于目前仪器设备和人力有限,具体操作也有一定难度。离体测定虽有一定的缺陷,但只要严格控制实验条件,注意操作,所得结果还是近似可比的。不同演替阶段群落中木荷和栲树植株物质代谢能力变化的趋势与各阶段木荷和栲树植株所表现特征的变化趋势也是一致的。这也说明用这一方法研究木荷和栲树在不同演替阶段的生理生态特性的变化是可行的。

3.2 常绿阔叶林不同演替阶段群落中木荷和栲树呼吸作用速率随着演替的进展呈逐渐降低的趋势。这是因为

随着群落演替的进展,群落中的光照强度逐渐减弱,致使植物叶片阴生化。另一方面也与植株的年龄有直接的关系。木荷和栲树虽然均是较能耐荫的树种,但在阳光偏强的群落中其呼吸作用速率明显提高。

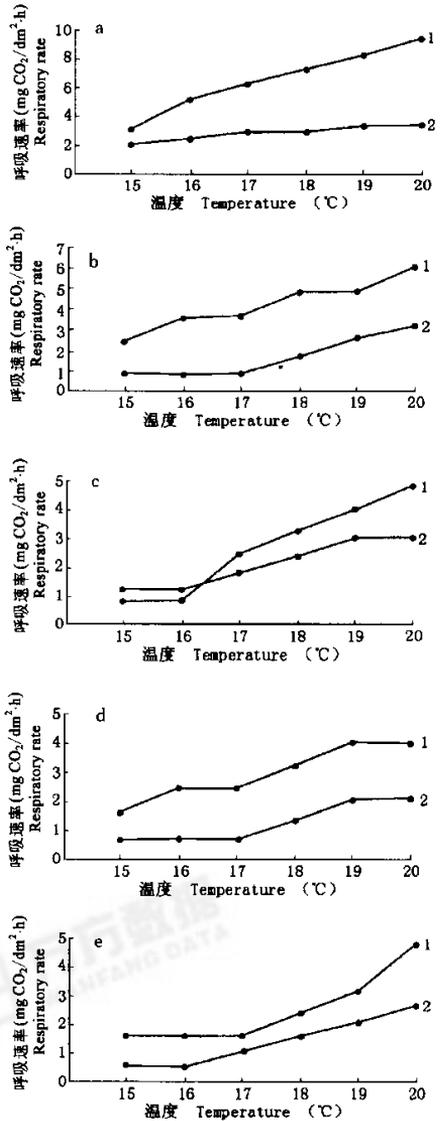


图 7 同一演替阶段木荷和栲树幼苗的呼吸速率
Fig. 7 The respiratory rate of seedlings of *S. superba* and *C. fargesii* in the same successional stage
1 栲树 *C. fargesii*; 2 木荷 *S. superba*; a 马尾松林 *P. massoniana* forest; b 马尾松+木荷林 *P. massoniana* + *S. superba* forest; c 木荷+马尾松林 *S. superba* + *P. massoniana* forest; d 木荷+栲树林 *S. superba* + *C. fargesii* forest; e 栲树林 *C. fargesii* forest

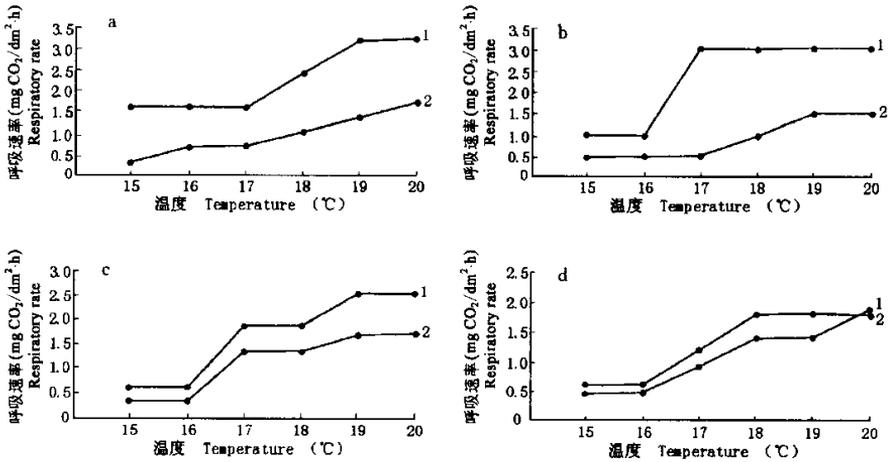


图 8 同一演替阶段木荷和栲树幼树的呼吸速率

Fig. 8 The respiratory rate of young trees of *S. superba* and *C. fagesii* in the same successional stage 1 栲树 *C. fagesii*; 2 木荷 *S. superba*; a 马尾林+林荷林 *P. massoniana*+*S. superba* forest; b 木荷+马尾松林 *S. superba*+*P. massoniana* forest; c 木荷+栲树林 *S. superba*+*C. fagesii* forest; d 栲树林 *C. fagesii* forest

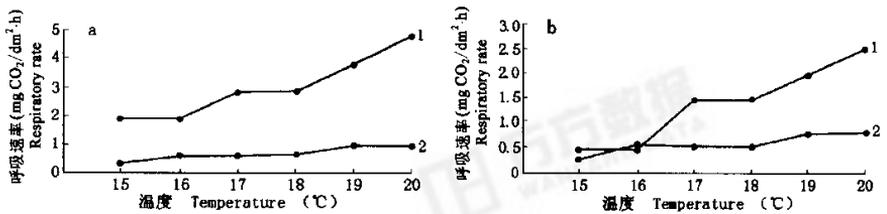


图 9 同一演替阶段木荷和栲树成年树的呼吸速率

Fig. 9 The respiratory rate of mature trees of *S. superba* and *C. fagesii* in the same successional stage

1 栲树 *C. fagesii*; 2 木荷 *S. superba*; a 木荷+栲树林 *S. superba*+*C. fagesii* forest; b 栲树林 *C. fagesii* forest

3.3 演替是植物群落发展的一个必然过程。处于人为干扰状态下植物群落的次生演替各个阶段的优势种较为明显,在一定程度上优势种之间的更替过程即指示了群落的演替过程。在植物群落的演替过程中,下一阶段优势种的出现是以上一阶段优势种的消失或优势地位的下降为代价的。优势种之间更替的原因与其自身的生物生态学特性密切相关。在亚热带东部这样一个水热条件较优的常绿阔叶林演替过程中,植物的物质代谢能力的强弱是其在群落中占据优势地位的一个非常重要的方面,本文从植物生理生态特性方面为更深入地研究常绿阔叶林提供了一个思路。其它诸如优势种根系的分布及其生理生态特性、植物之间化感方面的影响、植物抗逆能力的强弱等研究都有待进一步进行。

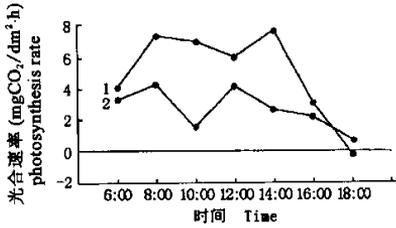


图 10 常绿阔叶林演替系列木荷成年树的光合作用速率

Fig. 10 The photosynthesis rate of *S. superba* mature trees in different stage of evergreen broad-leaved forest

1 木荷+栲树林 *S. superba*+*C. fargesii* forest; 2 栲树林 *C. fargesii* forest

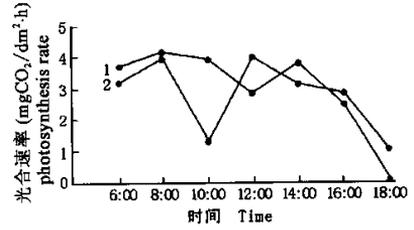


图 11 常绿阔叶林演替系列栲树成年树的光合作用速率

Fig. 11 The photosynthesis rate of *C. fargesii* mature trees in different stage of evergreen broad-leaved forest

1 木荷+栲树林 *S. superba*+*C. fargesii* forest; 2 栲树林 *C. fargesii* forest

参考文献

- [1] Linder S. 林静芳摘译. 针叶树的光合作用和呼吸作用:1891~1977 年文献. 林业文摘, 1980; 2(013).
- [2] Mayyssck R E. Schulze D. Carbon uptake and respiration in aboveground parts of a *Larix decidua* tree. *Tree*. 1988; 223~241.
- [3] McClendon J H, McMillen G G. The control of leaf morphology and the tolerance of shade by woody plants. *Bot. Gaz.*, 1982; 143(1): 79~83.
- [4] McMillen G G, McClendon J H. dependence of photosynthetic rates on leaf density thickness in deciduous woody plants growth in Sun and Shade. *Plant physiol.*, 1983; 72: 674~678.
- [5] Bazzaz F A. The physiological ecology of plant succession. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1979; 10: 351~71.
- [6] Bazzaz F A. Physiological ecology of tropical succession; A Comparative Review. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1980; 11: 287~310.
- [7] 方精云, 王效科. 北京地区辽东栎呼吸量的测定. 生态学报, 1995, 15(3): 235~244.
- [8] Fang Jingyun & Wang Xiao-ke. Measurement of respiration of *Betula phtyphylla* community in Beijing. *China Journal of Environmental Science*. 1995, 7(4): 391~398.
- [9] 方精云. 森林群体呼吸量的研究方法及其应用的探讨. 植物学报, 1999, 41(1): 88~94.
- [10] 宋永昌, 王祥荣. 浙江天童国家森林公园的植被和区系. 上海: 上海科学技术文献出版社, 1995. 1~2.
- [11] 张祝平. 鼎湖山厚壳桂群落光合特性的研究. 热带亚热带森林生态系统研究, 1989, 5(5): 37~43.
- [12] 张祝平, 何道泉, 等. 任豆林的生物量和光能利用率. 植物生态学报, 1996, 20(6): 502~509.