

318-323

第19卷第3期
1999年5月生态学报
ACTA ECOLOGICA SINICAVol. 19, No. 3
May, 1999浙江天童常绿阔叶林演替系列优势种光合
生理生态的比较*

丁圣彦

(河南大学环境与规划学院 开封 475001)

宋永昌

(华东师范大学环境科学系 上海 200062)

摘要 研究了浙江天童国家森林公园常绿阔叶林次生演替系列中主要优势种幼苗、幼树及成年树的生理生态学,发现优势种幼苗的更新一方面与其自身的生物生态学特性、种子的来源、萌发力和群落的生境有关,另一方面也与幼苗的光补偿点有关;优势种成年树在常绿阔叶林演替系列中地位的变迁及相互间的更替主要与其物质的合成能力,即优势种的光合作用速率有关。

关键词 常绿阔叶林、演替、优势种、生理生态学。

THE COMPARATION OF PHOTOSYNTHESIS PHYSI-
ECOLOGY OF EVERGREEN BROAD-LEAVED FOREST
OF Tiantong National Forest Park in Zhejiang
Province, China

DING Sheng-Yan

(College of Environment & Planning, Henan University, Kaifeng, 475001, China)

SONG Yong-Chang

(Department of Environmental Science, East China Normal University, Shanghai, 200062, China)

Abstract The general situation of evergreen broad-leaved forest seral of Tiantong National Forest Park in Zhejiang Province was studied. The photosynthesis physi-ecology of regenerative ability of nursery stocks and the replacement of adults were revealed. The results show that: (1) The regenerative ability of nursery stock of dominants are not only related with their own bio-ecological characteristics, the seed sources and the habitats, but also related with their compensate point of light. (2) The position change of these dominants and replacement with each other along with the EBLF succession is related with the assimilation rate.

Key words evergreen broad-leaved forest, dominant species, succession, photosynthesis

- * 华东师范大学天童生态实验站内进行,为博士学位论文工作的一部分。工作中得到天童林场王阿昌、王良衍先生的大力帮助,特此致谢!

收稿日期:1997-01-13,修改稿收到日期:1997-06-13。

physi-ecology.

自 John Adlum 于1896年首次应用演替(succession)于生态学以来^[1],生态学家通过对多种植物群落类型的研究,总结出了植物群落演替的规律,提出了一些关于植物群落演替的假说^[2~7],这些研究虽然也提出了植物群落演替的一般原因或机理,但多是对植物群落演替的定性描述或总体的分析。只是到了80年代初期,美国的植物生理生态学家 H. A. Bazzaz 才在总结前人研究的基础上,通过对从演替先锋群落到顶极群落一些主要种的生理生态学特性的比较来解释植物群落演替的机理^[8~10]。这无疑是研究植物群落演替的本质、揭示植物群落演替机理的一个新途径,并使演替理论的研究在生产实践上具有实际应用前景。

1 研究样地的自然环境及植被演替概况

浙江天童国家森林公园位于北纬29°48',东经121°47',距宁波市27km。公园面积353.3hm²。一般山高海拔300m左右,最高峰太白山海拔653.3m。由南向北三面被沙发地形包围,对北来的寒流和南来的季风起着天然屏障作用。该地气候全年温暖潮湿,属典型的亚热带季风气候。冬夏季风显著,温暖适中,四季分明,光照充足,热量较优,雨量丰沛,空气湿润。据该县距天童最近(6km)的东吴气象站(1961~1980年)近20a的观测资料记载,全年平均气温为16℃;最热月为7月,平均气温为27.9℃,极端最高气温为38.7℃;最冷月为1月,平均气温4.1℃,极端最低气温为-8.5℃。年平均降雨量为1551mm,年相对湿度高达85%。常绿阔叶林不同演替阶段群落下的土壤主要为山地红黄壤,pH值为4.01~4.79,土层较厚,有机质含量丰富。

通过野外踏查和固定样地调查,森林公园范围内发育着常绿阔叶林一个完整的演替系列^[11]:(1)次生灌丛 该阶段植物种类混杂,优势种不甚明显,但以马尾松(*Pinus massoniana*)、木荷(*Schima superba*)、石栎(*Lithocarpus glaber*)、苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)、白栎(*Quercus fabri*)、杜鹃(*Rhododendron simisii*)等较多,且除马尾松为实生外,多是萌生植株。(2)马尾松林 群落中的乔木层以马尾松占绝对优势,木荷次之,且常绿阔叶树种增多,灌木层以榿木(*Loropetalum chinense*)、山矾(*Symplocos sumuntia*)、杜鹃为主,草本层以芒萁(*Dicranopteris pedata*)为主,杂有木荷、石栎和苦槠的幼苗。(3)马尾松+木荷林 该阶段乔木层可分为两个亚层,其中第一亚层为马尾松占优势,但其发育已受到抑制;第二亚层为木荷占优势;灌木层以榿木、山矾占优势;草本层以芒萁为主,也有较多的狗脊(*Woodwardia japonica*),杂有栲树(*Castanopsis fargesii*)、木荷、石栎和苦槠的幼苗。(4)木荷+马尾松林 该阶段马尾松呈明显消退趋势且呈零星分布,木荷等常绿阔叶树种,如石栎、苦槠已成为乔木层的优势种,栲树仅有少量中成树,灌木层以连蕊茶(*Camellia fraterna*)、山矾、柃木(*Eurya japonica*)、榿木为主,杂有杜鹃、老鼠矢(*Symplocos stellaris*)和苦竹(*Pleuroblastus amarus*)等,草本层以芒萁、狗脊为主,杂有栲树、木荷、石栎和苦槠的幼苗。(5)木荷+栲树林

马尾松基本消失,乔木层木荷、栲树为绝对优势种;灌木层以连蕊茶、柃木、窄基红褐柃(*Eurya rubiginosa* var. *attenuata*)等为主,并杂有老鼠矢等。草本层以里白(*Diplopterygium glaucum*)、狗脊为主,样地中有大量的栲树苗。(6)栲树林 该群落类型是该区域的相对稳定的顶极群落,乔木层以栲树占绝对优势,木荷其次,石栎较少,苦槠因受强烈压抑而呈消失状态;灌木层以连蕊茶和柃木为主,杂有老鼠矢、笔罗子(*Melissmu rigida*)等,草本层以里白和狗脊为主,并有大量的栲树幼苗。

2 研究方法

2.1 样地的选择及更新幼苗的调查

为了保证演替系列各阶段植物群落生态因子的相似性,选择样地时尽可以缩短各阶段的空间距离,并使其地形因子(海拔、坡向、坡度)尽量保持一致,各阶段的样地面积分别为:次生灌丛(10×10m²),马尾松林和马尾松+木荷林各(20×20m²),木荷+马尾松林和木荷+栲树林及栲树林各(25×25m²)。然后,在设置的样地内,每隔5m再设置1×1m²的小样地,登记低于1m的优势种幼苗的种类、数量、高度。

2.2 生理生态指标的测定

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。幼苗取样位置距地面0.3m,幼树距地面1.2m,成年树距地面6m的东南方向。取样后将样树立即带回实验室并插入有水的瓶中(避免因蒸腾而萎蔫死亡)。所有优势种枝条均在自然光下用GXH-305型红外CO₂分

析仪,自制开放气路叶室(11.5×11.5×23cm³),从5:00至18:00,每隔2h进行离体测定一次样枝的光合作用速率(样枝上保留5~10片发育正常的当年生叶),测定的持续时间为3min,每个样枝重复测定3次,结果取平均值;光补偿点的测定于每日4:30至6:00连续测定所得。

光合作用速率按下列公式^[12,13]计算:

$$F_n = \Delta C \times V / (A \times 10^3) \times 44 / 22.4 \times 273 / (273 + T) \times (P / 760)$$

式中: ΔC 是测定前后叶室内二氧化碳气体的浓度差(V/V), 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(°C), P 是大气压(mm Hg); F_n 是净光合作用速率(mg CO₂/dm²·h)。

3 结果

3.1 各演替阶段优势种的更新状况

优势种的更新幼苗在不同演替阶段群落中的密度变化是常绿阔叶林演替的一个重要指标,见图1。

由图1中可以看出,演替过程中各阶段群落优势种幼苗的发生、发展情况差异较大,次生灌丛阶段,6个优势种低于1m的幼苗均未见到;马尾松林阶段,苦槠出现但密度较小,仅为0.02ind/m²;至马尾松+木荷林阶段,常绿优势种树幼苗开始增加,并以石栎幼苗密度最大为0.14ind/m²;至木荷+马尾松林阶段,优势种幼苗密度进一步增加,仍以石栎密度为大,而增加的幅度以栲树最大,较上一阶段增加13倍,木荷增加3倍,石栎增加近3倍,苦槠增加2倍;至木荷-栲树林阶段,栲树的幼苗密度继续增加,木荷的种子因在阴湿的土壤中容易腐烂,其实生苗少见,多为萌生苗,而且幼苗密度也有所下降,下降幅度最大者为苦槠;至栲树林阶段,栲树幼苗的主要来源仍以实生苗为主,但萌生苗也较多见,此阶段木荷主要为萌生苗,苦槠的幼苗在此阶段基本消失。总之,植株高度低于1m的优势种幼苗,白栎和马尾松均未出现,而且随着演替的进展,常绿阔叶林优势种喜光者(如苦槠)逐渐消失,耐荫种类如栲树和木荷其幼苗总密度逐渐增加。

随着群落演替的进展,栲树实生苗增多,石栎的实生苗减少,而苦槠的实生苗则更少,虽然栲树、石栎、苦槠等的种子较大,贮存营养物质较多,萌发力较强,但由于石栎和苦槠的成年树植株逐渐减少,特别是苦槠成年树在演替后期很难见到,而栲树在后期则为绝对优势种,种子来源丰富;木荷虽在各个阶段成树植株均较多,但其种子较轻,入土较难,加之雨季刚过,土壤的湿度较大,种子易腐烂而丧失萌发能力,因此其更新幼苗多为萌生苗,实生苗所占的比例较小,而马尾松和白栎更新幼苗少的原因可能与其光补偿点较高有关。

3.2 优势种的光合生理生态

3.2.1 优势种的光补偿点

优势种幼苗光补偿点的测定,对揭示群落优势种的更新动态具有较为重要的价值。几个优势种幼苗的光补偿点如图2。

结合前述可知,栲树、木荷、石栎和苦槠的幼苗在各演替阶段几乎均有(次生灌丛阶段除外),而白栎在各演替阶段均未出现低于1m的幼苗,马尾松的种子极其丰富且散布能力很强,春季除次生灌丛不见马尾松的种苗和幼苗外,其它演替阶段均能或多或少的见到马尾松的种苗。马尾松的种苗是靠胚乳供应其萌发初期阶段生存的需要,到夏季或秋季,胚乳已耗尽,加上林内光照强度不足(如图3)而使马尾松种苗的光合作用常处于光补偿点之下,因饥饿而使这些种苗全部死亡。虽然有些幼苗在偶尔见到的林窗下可存活2~3a,但待幼苗长到大约10~14cm时可见其针叶由基部以上逐渐枯死,最后整株死亡。而马尾松幼苗在林缘处则生长较为旺盛。这也可能是马尾松在常绿阔叶林演替过程中因不能正常的更新而被挤出群落的主要

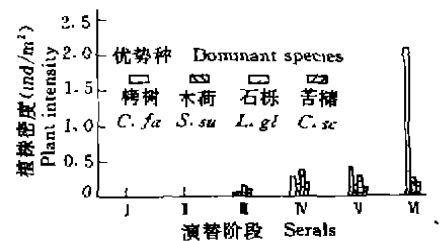


图1 不同演替阶段群落中更新层优势种的密度统计

Fig. 1 The seedling density of dominant species in regenerative layer of different seral communities

原因。而其它几个优势种的幼苗由于光补偿点较低,其种苗在群落下能发育成幼苗而进一步发育成幼树。

3.2.2 优势种光合作用速率的比较

光合作用率决定着植物物质积累能力的高低,在一定程度上也决定了植物生长的快慢。虽然在某些特定环境下植物生长快但对它的生长不一定最有利,但在中亚热带东部这样一个水热条件较为丰富的地区,植物生长的快慢是其在群落中占领空间取得优势地位的重要条件。因此,研究同一演替阶段群落中各个种的光合作用速率有助于揭示他们在群落中地位的变迁及相互间更替的机理。

次生灌丛阶段优势种除马尾松外都是在根桩上以萌生枝条形式而存在,较大的萌生枝条组成次生灌丛主要层次,在这些萌生枝条中日平均光合作用速率以木荷为最大,石栎其次,马尾松幼树的日平均光合作用速率低于前两者而高于苦槠和白栎。此时,由于木荷、石栎和马尾松生长较快而首先占据上层空间,形成以木荷和石栎为背景的马尾松高出背景之上的群落形态(马尾松在幼树期以高生长为主),如图4。

马尾松林阶段,优势种幼苗的日平均光合作用速率以栲树、木荷和石栎较高,苦槠较低;幼树,栲树高于木荷和石栎;成年树,马尾松高于木荷,如图5。此期马尾松正是生长的旺盛时期,因此生长迅速又居于高位,而在群落中占有绝对优势。

马尾松+木荷林阶段,栲树表现出较高的生长活力,其幼苗的日平均光合作用速率为最高,木荷其次,石栎和苦槠较低。此时乔木层中马尾松和木荷的日平均光合作用速率差别不大,如图6。不难看出优势种的幼苗和幼树的生活强度在现阶段表现为栲树、木荷和石栎三者共同繁盛。成年树之间的生长速度差别变小。

木荷+马尾松林阶段,栲树、木荷和石栎三者幼苗和幼树的日平均光合作用速率仍较苦槠为高。在乔木层,几个优势种均已出现,此时的光合作用速率,当光照强度大时,马尾松因能利用强光照其瞬时光合作用速率较高,其次为木荷和栲树,仍以苦槠为最低,如图7。但此阶段木荷高速增长对马尾松产生越来越强的排挤作用,其它常绿阔叶乔木的兴起,加之马尾松耐荫能力较差,有退出常绿阔叶林演替的趋势。

木荷+栲树林阶段,木荷和栲树的幼苗和幼树的日平均光合作用速率均明显高于石栎和苦槠;成年树则以栲树为最高,木荷其次,石栎和苦槠较低,如图8。就是在此阶段,栲树得以充分利用光热资源和水上资源,达到充分地生长而在群落中较其它优势种占据绝对优势;此阶段苦槠因其生长缓慢而居于其它优势种之下,又因其不耐遮荫而生长越来越差,以致于只能在其它优势种树冠缝隙处存活,一旦上层林冠完全郁

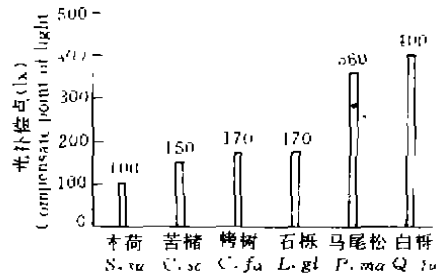


图2 优势种幼苗的光补偿点

Fig. 2 The compensate point of light of seedlings of dominant species

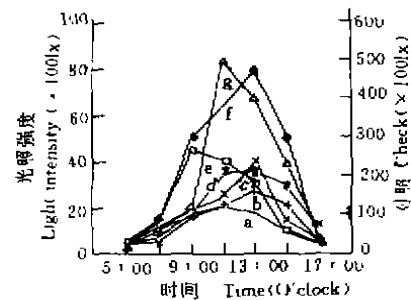


图3 晴天1m处不同演替阶段群落内的光照强度(Lx)

Fig. 3 The light intensity of different successional stage communities at 1m under sunny day

a. 栲树林 *C. fargesii* forest, b. 木荷+栲树林 *S. superba* + *C. fargesii* forest, c. 马尾松林 *P. massoniana* forest, d. 木荷+马尾松林 *S. superba* + *P. massoniana* forest, e. 马尾松+木荷林 *P. massoniana* + *S. superba* forest, f. 次生灌丛 Secondary shrub, g. 对照 Check.

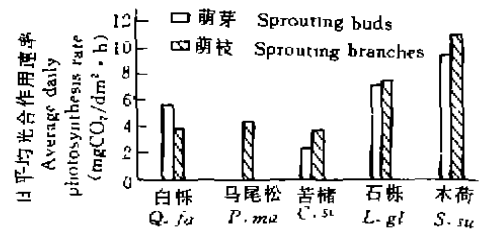


图4 次生灌丛阶段优势种的日平均光合作用速率

Fig. 4 The average daily photosynthesis rate of dominant species in secondary shrub

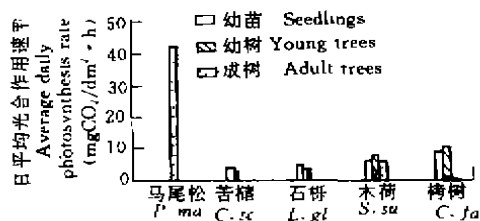


图5 马尾松林阶段优势种的日平均光合作用速率

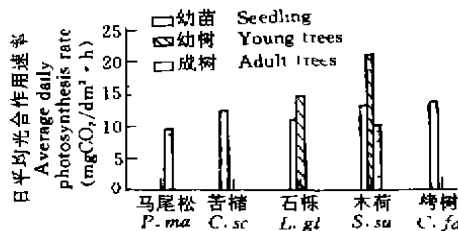
Fig. 5 The average daily photosynthesis rate of dominant species in *Pinus massoniana* forest

图6 马尾松+木荷林阶段优势种日平均光合作用速率

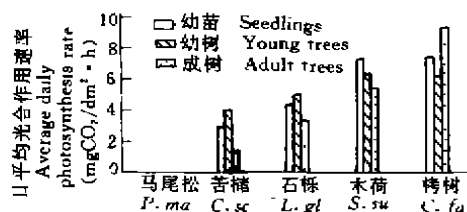
Fig. 6 The average daily photosynthesis rate of dominant species in *Pinus massoniana* + *Schima superba* forest

图8 木荷+栲树林阶段优势种的日平均光合作用速率

Fig. 8 The average daily photosynthesis rate of dominant species in *Schima superba* + *Castanopsis fargesii* forest

对稳定的顶极群落。

4 结语及讨论

(1) 优势种在演替前期日平均光合作用速率较高,随着群落演替的进展,其光合作用速率逐渐下降,到相对稳定的顶极群落阶段下降至最低,但各优势种在各演替阶段的表现有很大的差异。如马尾松在演替阶段的前期表现出较高的日平均光合作用速率,演替中后期逐渐下降,呈明显的衰退趋势。苦槠表现出与马尾松基本相似的趋势,特别是在群落演替的后期阶段,即使在较强的光照条件下,其光合作用速率也很低,有时还为负值。就苦槠的生物生态学特性而言,在较强的光照强度下应有较高的光合作用速率,但因其长期处于郁闭环境中很难一时适应过来,而表现出在群落中因光照强度不足而“饿死”,而在强光下又“撑死”。这也是苦槠的幼苗、幼树在常绿阔叶林中能够长期延存而成年树难以与其它耐荫性强的优势种共存

闭,那么苦槠就要退出群落了;石栎则具有一定的耐荫性,并在一定程度上适应郁闭的生境而表现一定的生长速率,因此也就具有与其它优势种共存的条件。木荷虽然也较喜光,但其本身具有较强的适应性,能随其周围环境的变化较好地调节自身的生态学性质,因此,其不论在较为郁闭的生境中,或直接与强烈阳光接触均具有较高的光合作用速率。

栲树林阶段,几个优势种除苦槠外,日平均光合作用速率均基本接近,如图9。表明在此阶段,几个优势种的生存竞争已不是主要关系,互益性利用或资源的互补性利用则为主导。因而,其结果可望形成一种长期相

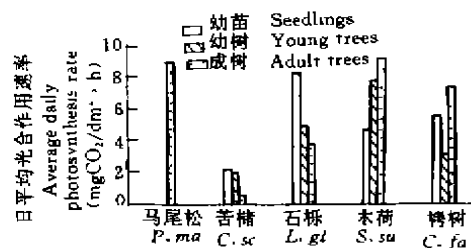


图7 木荷+马尾松林阶段优势种日平均光合作用速率

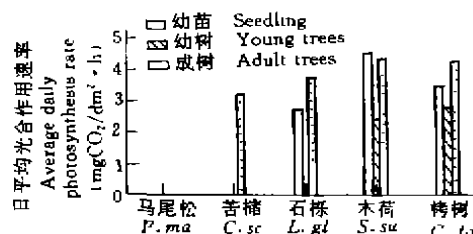
Fig. 7 The average daily photosynthesis rate of dominant species in *Schima superba* + *Pinus massoniana* forest

图9 栲树林阶段优势种的日平均光合作用速率

Fig. 9 The average daily photosynthesis rate of dominant species in *Castanopsis fargesii* forest

的原因,石栎在各演替阶段中均表现出较高的日平均光合作用速率,但其值高于苦槠而低于木荷和栲树。木荷在各演替阶段群落中均表现出较高的日平均光合作用速率,特别是在群落演替的中后期阶段,其光合作用较为旺盛,在后期阶段,虽有所下降,但仍高于苦槠和石栎。这就为其在群落演替之初就能较早的取得优势地位并进而随着群落的演替而保持其优势地位奠定了基础。栲树的日平均光合作用速率如同其种群的增长特性一样在群落的演替过程中是一个中兴优势种,随着群落的演替,群落的生境渐趋优化,在优越的生境中,栲树的各个方面都得到充分的发育,进而显示出其结构与生境的和谐,结构与功能的统一,以致在群落演替的后期阶段成为绝对优势种并有能力保持这种优势地位。

(2) 本项研究虽然在森林公园内的生态实验站上进行,但要对不同演替阶段的几个优势种在同一时间进行整体的物质代谢测定,由于仪器设备和人力有限,具体操作也有一定难度,因此本文采用枝条的离体测定。虽然对不同植物只采用同一高度、方位的枝条的离体测定有一些不足,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。曾在预备实验中注意到尽量减少实验材料失水以及不使叶室升温过高,对比实验结果还是令人满意的,不同演替阶段群落中优势种植株的物质代谢能力变化的趋势与各阶段优势种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优势种在不同演替阶段的生理生态变化是可行的。

(3) 常绿阔叶林的演替过程中,优势种的更新能力是其演替的基础,而优势种能否正常更新的机理,一方面可能与优势种的生物生态学特性、种子的来源、萌发力及林下的生境有关,另一方面则可能与优势种幼苗的光补偿点有关。

(4) 常绿阔叶林优势种在群落演替的过程中其在群落中的地位的变迁和相互间更替的机理主要与其物质的合成能力有关。

(5) 常绿阔叶林演替的机理除上述两个方面外,可能还有其它方面的原因,这有待于进一步研究。

参 考 文 献

- 1 Spurr S H. Origin of the concept of forest succession. *Ecology*, 1952, **33**: 426~427
- 2 Clements F E. Plant succession; an analysis of the development of regeneration. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, 1916, **242**: 1~152
- 3 Clements F E. Nature and structure of the climax. *J. Ecol.*, 1936, **24**: 252~284
- 4 Tansley A G. The classification of vegetation and the concept of development. *J. Ecol.*, 1920, **8**: 118~149
- 5 Tansley A G. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecol.*, 1935, **16**: 284~307
- 6 Tansley A G. *The British Islands and their vegetation*, Univ. Press, Cambridge, 1939. 930
- 7 Whittaker R H. A consideration of the climax theory; The climax as a population and pattern. *Ecol. Monog.*, 1953, **23**: 41~78
- 8 Bazzaz F A. The physiological ecology of plant succession. *Annu. rev. Ecol. Syst.*, **10**: 351~371
- 9 Bazzaz F A. Physiological ecology of tropical succession; A Comparative Review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **11**: 287~310
- 10 Bazzaz F A and Carlson R G. Photosynthetic Acclimation to variability in the Environment of Early and late successional plants. *Oecologia*, (Berl), **54**: 313~316
- 11 宋永昌, 王祥荣. 浙江天童国家森林公园的植被与区系. 上海: 上海科学技术文献出版社, 1995. 114
- 12 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
- 13 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