

DOI: 10.5846/stxb201405231062

田苗,宋广艳,赵宁,何念鹏,侯继华.亚热带常绿阔叶林和暖温带落叶阔叶林叶片热值比较研究.生态学报,2015,35(23): - .

Tian M, Song G Y, Zhao N, He N P, Hou J H. Comparison of leaf calorific values in subtropical evergreen broad-leaved and warm temperate deciduous broad-leaved forests in China. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(23): - .

亚热带常绿阔叶林和暖温带落叶阔叶林叶片热值比较研究

田 苗¹, 宋广艳¹, 赵 宁², 何念鹏², 侯继华^{1,*}

1 北京林业大学, 北京林业大学森林资源与生态系统过程北京市重点实验室, 北京 100083

2 中国科学院地理科学与资源研究所, 生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101

摘要:植物干重热值(Gross calorific value, GCV)是衡量植物生命活动及组成成分的重要指标之一,反映了植物光合作用中固定太阳辐射的能力。本文利用氧弹量热仪测定了亚热带和暖温带两个典型森林生态系统常见的 276 种常见植物叶片的干重热值,探讨了亚热带和暖温带植物热值分布特征,以及不同生活型、乔木类型间植物热值的变化规律。实验结果发现:亚热带常绿阔叶林和暖温带落叶阔叶林叶片热值的平均值分别为 17.83 kJ/g ($n=191$) 和 17.21 kJ/g ($n=85$),整体表现为亚热带植物>暖温带植物。不同地带性植被的植物叶片热值在不同生活型间表现出相似的规律,其中亚热带常绿阔叶林表现为:乔木(19.09 kJ/g)>灌木(17.87 kJ/g)>草本(16.65 kJ/g);暖温带落叶阔叶林表现为:乔木(18.41 kJ/g)>灌木(17.94 kJ/g)>草本(16.53 kJ/g);不同乔木类型间均呈现常绿乔木>落叶乔木、针叶乔木>阔叶乔木的趋势。落叶阔叶乔木表现为亚热带>暖温带,而常绿针叶乔木则呈现亚热带<暖温带的趋势。此外,我们对于两个分布区域内的 4 种针叶树种叶片热值进行了比较,发现华北落叶松(19.32 kJ/g,暖温带)<杉木(19.40 kJ/g,亚热带)<马尾松(19.82 kJ/g,亚热带)<油松(20.95 kJ/g,暖温带)。本文初步阐明了亚热带常绿阔叶林和暖温带落叶阔叶林植物热值的特征及其变化规律,为森林生态系统的能量流动提供了理论基础。

关键词:能值;森林;植物功能群;植物生活型

Comparison of leaf calorific values in subtropical evergreen broad-leaved and warm temperate deciduous broad-leaved forests in China

TIAN Miao^{1,2}, SONG Guangyan¹, ZHAO Ning², HE Nianpeng², Hou Jihua^{1,*}

1 The Key Laboratory for Forest Resources & Ecosystem Processes of Beijing, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: Gross calorific value (GCV) has been introduced to biological research and applied to reflect the capability of plant species to fix solar radiation. Calorific value has also been considered as a coefficient characteristic to evaluate the adaptation strategies of plant species to the external environment. Therefore, understanding the variation in GCV among different ecosystems may provide a basis for assessing energy fixation, transformation, and utilization efficiency. A number of studies have indicated that GCV varies among different geographical locations and ecological categories. Some studies have suggested that the energy contents of alpine plants should be higher than those of tropical plants, and have also shown that energy content differs among different plant life forms, decreasing in the sequence tree > shrub > herb. However, little has been reported on the patterns of GCV in different typical ecosystems (at the levels of species, life form, and

基金项目:国家科技支撑计划(201209028, 2012BAC01B08); 国家自然科学基金项目(31290221)

收稿日期:2014-05-23; **网络出版日期:**2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: houjihua@bjfu.edu.cn

community) across multiple zones. In this study, we compared the leaf calorific values of plant species in two forest ecosystem-subtropical evergreen broad-leaved and warm temperate deciduous broad-leaved forests in China. Field sampling was carried out in early August 2013 at Jiulian Mountain (Jiangxi Province) and Dongling Mountain (Beijing Province), China. Leaf samples of 276 plant species were collected from subtropical evergreen broad-leaved and warm temperate deciduous broad-leaved forests, and the calorific values of these leaves were measured using a PARR 1281 oxygen bomb calorimeter. To explore the variability in GCV, we analyzed the data at the levels of species, life form (trees, shrubs, and herbs), and community in the two forest types. Furthermore, trees were subdivided into evergreen and deciduous, and coniferous and broad-leaved. The results showed that the GCV of the subtropical evergreen broad-leaved forest was 17.83 kJ/g ($n = 191$), whereas that of the warm temperate deciduous broad-leaved forest was 17.21 kJ/g ($n = 85$). The changing trends in GCV among the different life forms were similar in both forests. The sequence of GCV in the subtropical evergreen broad-leaved forest was tree (19.09 kJ/g) > shrub (17.87 kJ/g) > herb (16.65 kJ/g), while the sequence in the warm temperate deciduous broad-leaved forest was tree (18.41 kJ/g) > shrub (17.94 kJ/g) > herb (16.53 kJ/g). Moreover, in both forest types, we found that the GCV values decreased in the following order: evergreen trees > deciduous trees and coniferous trees > broad-leaved trees in the both forests. The average GCV for deciduous broad-leaved trees was larger in the subtropical forests than in the warm temperate forests, whereas the GCV values of evergreen coniferous trees showed the opposite trend. In addition, the leaf calorific values of four coniferous trees in both forests were: *Larix principirupprechtii* (19.32 kJ/g, warm temperate deciduous broad-leaved forest) < *Cunninghamia lanceolata* (19.40 kJ/g, subtropical evergreen broad-leaved forest) < *Pinus massoniana* (19.82 kJ/g, subtropical evergreen broad-leaved forest) < *P. tabuliformis* (20.95 kJ/g, warm temperate deciduous broad-leaved forest). The findings of this study demonstrate the preliminary characteristics of GCV in subtropical evergreen broad-leaved and warm temperate deciduous broad-leaved forests, and also provide new insights about the energy cycles of forest ecosystems and the adaption strategies of plant species to environmental changes.

Key Words: energy value; forest; plant group function; plant life form

植物干重热值(Gross calorific value, GCV)是单位重量干物质完全燃烧所释放的热量值,反映了植物通过光合作用固定太阳辐射的能力,是衡量植物生长状况和适应环境的指标之一^[1]。植物所含的能量是生态系统能量流动的起点,因此,GCV 可以用于估算出生态系统净第一性生产力,是描述生态系统能量流动效率的重要参数之一^[2-4]。叶片是植物进行光合作用的场所,是植物生理活动最为活跃的能量同化器官,含有较多的蛋白质、脂肪等高能化合物,热值较高,因此探讨不同生境、不同类型植物叶片热值的变化,对认识植物生理适应机制和生态系统结构与功能的关系具有重要意义^[1,5]。

植物热值随物种、生境和分布区域而有所差异,热带植被具有较低的热值,而高山冻原植物一般具有较高的热值^[6-7]。Golley 等人在研究高山苔原植物、温带和热带植物时,发现植物热值随着纬度的升高而升高^[3],我国学者对于分布在不同纬度的红树林植物以及天津和武汉地区植物热值进行的研究,却得到了与 Golley 等人不一致的结果^[8-9]。不同生活型植物热值也不尽相同,林鹏等人研究结果显示分布于同一地区的不同生活型植物热值表现为乔木>灌木>草本^[10-14]。我国学者对于分布在同一森林类型特定的植物种或者是分布于不同区域的同一植物种的热值进行的研究较为深入,而缺乏不同森林类型之间不同植物物种热值之间的比较研究。

在九连山亚热带常绿阔叶林和东灵山暖温带落叶阔叶林中已经开展了较多关于群落结构和植物生物量的研究,但植物热值的研究却未见相关报道^[15-16]。本研究旨在利用九连山和东灵山研究区内植物叶片热值的实测数据,对于不同森林类型、不同种类的植物热值进行比较研究,试图探讨植物热值随分布区域的变化规律,进一步分析高纬度植物是否比低纬度植物具有更高的热值,以期为研究森林生态系统的能量流动提供理

论依据。

1 研究区域概况

江西九连山国家级自然保护区位于我国亚热带常绿阔叶林的中部($114^{\circ}22'$ — $114^{\circ}31'$ E, $24^{\circ}29'$ — $24^{\circ}38'$ N), 整个植物群落是亚热带地带性典型植被, 是我国亚热带森林生态系统保存较完整的典型地区之一^[15]。九连山海拔 280—1430 m, 年平均降雨量为 2155.6 mm, 年平均气温为 17.4℃, 保护区属中低纬度带上的山地型气候, 受大陆和海洋气候的双重影响, 全年气候温和湿润, 四季分明, 水热条件优越。土壤垂直分布规律明显, 自下而上依次为山地红壤、山地黄红壤、山地黄壤和山地草甸土等^[15,17]。九连山主要乔木有米楮(*Castanopsis carlesii*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)和栲(*C. fargesii*)等, 灌木层及草本层分布有杜香(*Ledum palustre*)、二列叶柃(*Eurya distichophylla*)、接骨木(*Sambucus javanica*)和石韦(*Pyrrosia lingua*)等。

北京东灵山的中国科学院北京森林生态系统定位研究站, 位于北京西南部门头沟($39^{\circ}48'$ — $40^{\circ}00'$ N, $115^{\circ}24'$ — $115^{\circ}36'$ E), 该地区属于太行山系小五台山的余脉, 植被区划上属暖温带落叶阔叶林带, 是中国暖温带地区开展研究工作较早较多的研究点之一^[16]。东灵山海拔 200—1330m, 年平均降雨量为 612mm, 年均温为 4.8℃, 属暖温带大陆性季风气候^[16-20]。地带性土壤属于褐色土地带。东灵山主要乔木有油松(*Pinus tabuliformis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)和蒙椴(*Tilia mongolica*)等, 灌木层和草本层分布有土庄绣线菊(*Spiraea pubescens*)、东陵绣球(*Hydrangea bretschneideri*)、歪头菜(*Vicia unijuga*)、落新妇(*Astilbe chinensis*)等。

2 研究方法

2.1 取样方法

野外取样在 2013 年 7 月下旬到 8 月中旬进行, 取样地点分别是九连山自然保护区和东灵山中科院北京森林生态系统定位研究站内具有区域代表性的地带性森林类型。首先, 在研究区域内分别设置了 4 个 30 m × 40 m 样地, 调查植物组成及群落结构; 再收集样地内或样地周围出现常见物种的成熟叶片。采集乔木样品时, 每个乔木树种共选择 4 株健康无病害, 长势均匀的个体, 用高枝剪或人工爬树的方法沿树木冠层中部的东、南、西、北 4 个方位各剪下一个小枝, 树叶样品装入自封袋中, 带回实验室处理。本研究以一株树作为一个重复, 每个树种有 4 个重复^[21]。采集灌木样品时, 收集每种灌木中上部的健康叶片, 4 株灌木作为 4 个重复。草本样品采集其地上部新鲜叶片, 同样采集 4 株植物作为 4 个重复。当天采摘叶片后, 在室内进行叶片的筛选, 擦净叶片表面污物, 选取干净叶片放入纸信封内, 放入烘箱中烘干, 以作叶片干重热值分析。其中, 九连山共采集乔木 62 种, 灌木 57 种, 草本 72 种, 东灵山共采集乔木 16 种, 灌木 19 种, 草本 50 种。

2.2 测定方法

将上述所采集的植物样品放入烘箱经 80℃ 烘干至恒重, 磨粉处理后过筛贮存备用, 用氧弹量热仪(PARR 1281 美国)进行能值测定, 本文所分析测定的热值均为干重热值^[9,21-24]。

2.3 数据分析方法

对不同生活型植物热值的相关实验数据进行单因素方差分析(one-way ANOVA), 并用多重比较(LSD)检验乔木、灌木、草本植物的显著性, 用独立样本 t 检验分析不同森林类型和不同乔木类型之间植物热值的差异, 所有数据分析利用 SPSS13.0 统计软件包完成。

3 结果

3.1 植物叶片热值的分布特征

九连山亚热带常绿落叶林和东灵山暖温带落叶阔叶林植物叶片热值均呈正态分布(图 1)。九连山亚热带常绿落叶林共收集 191 种植物的叶片, 叶片热值变化范围为 11.53—22.13 kJ/g, 峰值为 19.5 kJ/g, 均值及标准差为 (17.83 ± 1.90) kJ/g, 变异系数为 11%。东灵山暖温带落叶阔叶林中共采集植物物种 85 种, 植物叶片

热值变化范围为 12.69 — 21.69 kJ/g, 峰值为 18.1 kJ/g, 均值及标准差为 (17.21 ± 1.44) kJ/g, 变异系数为 8%。从总体上看, 主要植物叶片热值呈现出九连山亚热带常绿落叶林大于东灵山暖温带落叶阔叶林的趋势, 并且有显著性差异 ($t = 2.69, P < 0.05$)。

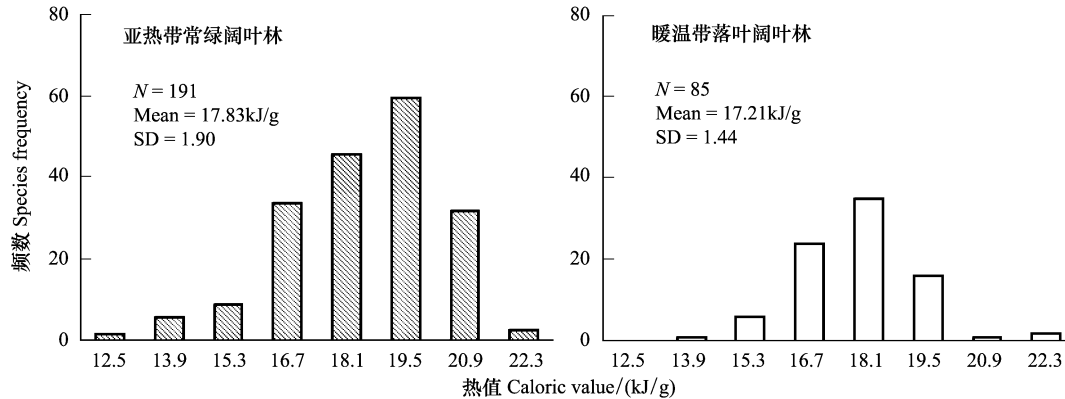


图1 亚热带和暖温带森林植物叶片热值频数分析

Fig. 1 Frequency analysis of leaf calorific values in the subtropical and the warm temperate forests

图中 N 代表样本数量, Mean 代表样本均值, SD 代表标准差

从本实验所测定的结果可以看出, 在亚热带森林群落中, 鸭公树 (*Neolitsea chunii*, 21.59 kJ/g)、刨花润楠 (*Machilus pauhoi*, 20.81 kJ/g)、青冈 (19.96 kJ/g) 等樟科 (*Lauraceae*) 和壳斗科 (*Fagaceae*) 植物叶片热值较高, 水麻 (*Debregeasia orientalis*, 11.53 kJ/g)、毛花点草 (*Nanocnide lobata*, 12.80 kJ/g)、楼梯草 (*Elatostema involucratum*, 13.22 kJ/g) 等灌木和草本植物叶片热值较低。暖温带落叶阔叶林植被中, 油松 (20.95 kJ/g)、华北落叶松 (19.32 kJ/g) 等松科 (*Pinaceae*) 植物叶片热值较高, 而小红菊 (*Dendranthema chanelii*, 14.49 kJ/g)、堇菜 (*Viola verecunda*, 12.69 kJ/g)、茜草 (*Rubia cordifolia*, 14.24 kJ/g) 等草本植物叶片热值偏低。

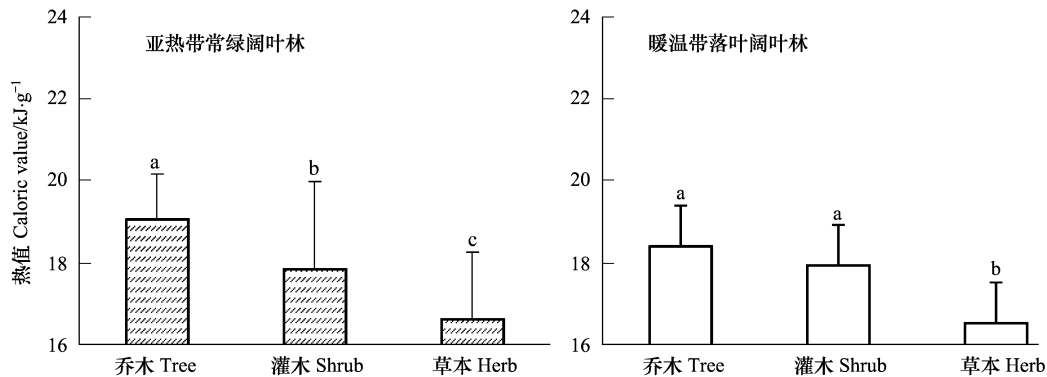


图2 亚热带常绿阔叶林和暖温带落叶阔叶林不同生活型植物叶片热值

Fig. 2 Leaf Calorific values of plant life form in the subtropical evergreen broad-leaved and the warm temperate deciduous broad-leaved forests

图中柱形图表示植物叶片热值的平均值 $\pm$ 标准差, 不同小写字母表示组间差异显著 ($P < 0.05$); 用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 的多重比较 (LSD) 检验不同生活型植物热值的显著性

3.2 不同生活型植物叶片热值特点

亚热带和暖温带森林叶片热值均呈现出乔木>灌木>草本的趋势。亚热带常绿阔叶林中乔木叶片热值平均为 19.09 kJ/g, 分布范围为 16.01 — 21.59 kJ/g; 灌木热值平均为 17.87 kJ/g, 分布范围为 11.53 — 22.13 kJ/g; 草本热值平均为 16.65 kJ/g, 分布范围为 12.40 — 19.89 kJ/g, 乔木、灌木和草本植物叶片热值有显著差异 ($F = 32.29; P < 0.05$)。暖温带落叶阔叶林中乔木热值平均为 18.41 kJ/g, 分布范围为 16.44 — 21.70 kJ/g;

灌木热值平均为 17.94 kJ/g, 分布范围为 16.67 — 19.75 kJ/g; 草本热值平均为 16.53 kJ/g, 分布范围为 12.69 — 19.44 kJ/g, 其中草本与乔木和灌木有显著差异 ($F = 18.64; P < 0.05$), 乔木与灌木之间差异较小 (图 2)。从两个分布区来看, 乔木和草本热值表现为九连山亚热带常绿阔叶林 > 东灵山暖温带落叶阔叶林, 灌木热值则表现为九连山亚热带常绿阔叶林 < 东灵山暖温带落叶阔叶林, 但是差异不显著 ($P > 0.05$)。

3.3 亚热带常绿阔叶林和暖温带落叶阔叶林乔木叶片热值分析

亚热带常绿阔叶林和暖温带落叶阔叶林中乔木叶片热值之间存在一定差异, 其主要乔木物种的热值见表 1。

表 1 亚热带和暖温带主要乔木物种叶片干重热值

Table 1 Tree leaves calorific value of subtropic and warm temperate forest

森林类型 Forest form	序号 Number	种名 Species name	生活型 Plant life-form		热值 (kJ/g) Calorific value
			常绿/落叶 Evergreen/ deciduous	针叶/阔叶 Needle/broad leaved	
亚热带常绿阔叶林	1	南岭山矾 <i>Symplocos confusa</i>	常绿	阔叶	16.01
Subtropical evergreen	2	柿 <i>Diospyros kaki</i>	落叶	阔叶	16.44
broad-leaved forest	3	青皮木 <i>Schoepfia jasminodora</i>	常绿	阔叶	17.29
	4	枫香树 <i>Liquidambar formosana</i>	落叶	阔叶	17.61
	5	红果榆 <i>Ulmus szechuanica</i>	落叶	阔叶	17.72
	6	小果石笔木 <i>Tutcheria microcarpa</i>	常绿	阔叶	17.76
	7	树参 <i>Dendropanax dentiger</i>	常绿	阔叶	17.87
	8	山桐子 <i>Idesia polycarpa</i>	落叶	阔叶	17.95
	9	有毛冬青 <i>Ilex pubigera</i>	常绿	阔叶	17.97
	10	喜树 <i>Camptotheca acuminata</i>	落叶	阔叶	18.01
	11	罗浮柿 <i>D. morrisiana</i>	常绿	阔叶	18.04
	12	重阳木 <i>Bischofia polycarpa</i>	落叶	阔叶	18.07
	13	梧桐 <i>Firmiana platanifolia</i>	落叶	阔叶	18.09
	14	网脉山龙眼 <i>Helicia reticulata</i>	常绿	阔叶	18.12
	15	蓝果树 <i>Nyssa sinensis</i>	落叶	阔叶	18.23
	16	贵州石楠 <i>Photinia bodinieri</i>	常绿	阔叶	18.26
	17	观光木 <i>Tsoongiodendron odoratum</i>	常绿	阔叶	18.27
	18	猴欢喜 <i>Sloanea sinensis</i>	常绿	阔叶	18.37
	19	中华杜英 <i>Elaeocarpus chinensis</i>	常绿	阔叶	18.46
	20	乐昌含笑 <i>Michelia chapensis</i>	常绿	阔叶	18.50
	21	君迁子 <i>D. lotus</i>	落叶	阔叶	18.56
	22	木莲 <i>Manglietia fordiana</i>	常绿	阔叶	18.60
	23	血桐 <i>Macaranga tanarius</i>	常绿	阔叶	18.62
	24	山乌桕 <i>Sapium discolor</i>	落叶	阔叶	18.78
	25	八角枫 <i>Alangium chinense</i>	落叶	阔叶	18.87
	26	栲 <i>Castanopsis fargesii</i>	常绿	阔叶	18.87
	27	伞花木 <i>Eurycorymbus cavaleriei</i>	常绿	阔叶	18.98
	28	秀丽锥 <i>C. jucunda</i>	常绿	阔叶	19.00
	29	米槠 <i>C. carlesii</i>	常绿	阔叶	19.04
	30	杜仲 <i>Eucommia ulmoides</i>	落叶	阔叶	19.08
	31	华南桂 <i>Cinnamomum austrosinense</i>	常绿	阔叶	19.17
	32	虎皮楠 <i>Daphniphyllum oldhami</i>	常绿	阔叶	19.18
	33	枫杨 <i>Pterocarya stenoptera</i>	落叶	阔叶	19.22
	34	罗浮栲 <i>C. faberi</i>	常绿	阔叶	19.27
	35	杜英 <i>E. decipiens</i>	常绿	阔叶	19.27

续表

森林类型 Forest form	序号 Number	种名 Species name	生活型 Plant life-form		热值 (kJ/g) Calorific value
			常绿/落叶 Eergreen/ deciduous	针叶/阔叶 Needle/broad leaved	
	36	赤杨叶 <i>Alniphyllum fortunei</i>	落叶	阔叶	19.27
	37	润楠 <i>Machilus pingii</i>	常绿	阔叶	19.32
	38	樟叶槭 <i>Acer cinnamomifolium</i>	常绿	阔叶	19.33
	39	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	常绿	针叶	19.40
	40	甜槠 <i>C. eyrei</i>	常绿	阔叶	19.44
	41	少叶黄杞 <i>Engelhardtia fenzlii</i>	常绿	阔叶	19.46
	42	南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i>	落叶	阔叶	19.48
	43	竹柏 <i>Podocarpus nagi</i>	常绿	阔叶	19.62
	44	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	常绿	针叶	19.82
	45	闽楠 <i>Phoebe bournei</i>	常绿	阔叶	19.85
	46	木荷 <i>Schima superba</i>	常绿	阔叶	19.91
	47	深山含笑 <i>M. maudiae</i>	常绿	阔叶	19.94
	48	青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	常绿	阔叶	19.96
	49	樟 <i>C. camphora</i>	常绿	阔叶	20.12
	50	黄樟 <i>C. porrectum</i>	常绿	阔叶	20.16
	51	黄绒润楠 <i>M. grijsii</i>	常绿	阔叶	20.26
	52	金叶含笑 <i>M. foveolata</i>	常绿	阔叶	20.30
	53	木姜叶柯 <i>Lithocarpus litseifolius</i>	常绿	阔叶	20.31
	54	黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>	常绿	阔叶	20.31
	55	桃叶石楠 <i>P. prunifolia</i>	常绿	阔叶	20.35
	56	木犀 <i>Osmanthus fragrans</i>	常绿	阔叶	20.37
	57	冬青 <i>I. chinensis</i>	常绿	阔叶	20.51
	58	栓叶安息香 <i>Styrax suberifolius</i>	常绿	阔叶	20.65
	59	少花桂 <i>C. pauciflorum</i>	常绿	阔叶	20.66
	60	刨花润楠 <i>M. pauhoi</i>	常绿	阔叶	20.81
	61	台湾泡桐 <i>Paulownia kawakamii</i>	常绿	阔叶	20.94
	62	鸭公树 <i>Neolitsea chunii</i>	常绿	阔叶	21.59
暖温带落叶阔叶林	1	裂叶榆 <i>U. laciniata</i>	落叶	阔叶	16.44
Warm temperate	2	榆树 <i>U. pumila</i>	落叶	阔叶	16.72
deciduous broad-	3	山荆子 <i>Malus baccata</i>	落叶	阔叶	17.30
leaved forest	4	色木槭 <i>A. mono</i>	落叶	阔叶	17.40
	5	青杨 <i>Populus cathayana</i>	落叶	阔叶	17.44
	6	山桃 <i>Amygdalus davidiana</i>	落叶	阔叶	17.86
	7	稠李 <i>Padus racemosa</i>	落叶	阔叶	17.95
	8	山杏 <i>Armeniaca sibirica</i>	落叶	阔叶	18.06
	9	花曲柳 <i>Fraxinus rhynchophylla</i>	落叶	阔叶	18.17
	10	胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	落叶	阔叶	18.46
	11	黑桦 <i>Betula dahurica</i>	落叶	阔叶	18.78
	12	蒙椴 <i>Tilia mongolica</i>	落叶	阔叶	19.00
	13	蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	落叶	阔叶	19.05
	14	华北落叶松 <i>Larix principis-rupprechtii</i>	落叶	针叶	19.32
	15	油松 <i>P. tabuliformis</i>	常绿	针叶	20.95
	16	北京花楸 <i>Sorbus discolor</i>	落叶	阔叶	21.70

在不同乔木类型之间,九连山亚热带常绿阔叶林和东灵山暖温带落叶阔叶林热值均表现出常绿乔木>落叶乔木(图 3 A),针叶乔木>阔叶乔木的趋势(图 3 B)。九连山常绿乔木叶片均值为 19.33 kJ/g,落叶乔木叶片热值均值为 18.36 kJ/g,二者差异显著($t = 2.29$, $P < 0.05$);针叶乔木热值为 19.61 kJ/g,阔叶乔木热值为 19.07 kJ/g。东灵山常绿乔木叶片热值均值为 20.95 kJ/g,落叶乔木叶片热值均值为 18.24 kJ/g;针叶乔木 20.13 kJ/g,阔叶乔木 18.17 kJ/g。

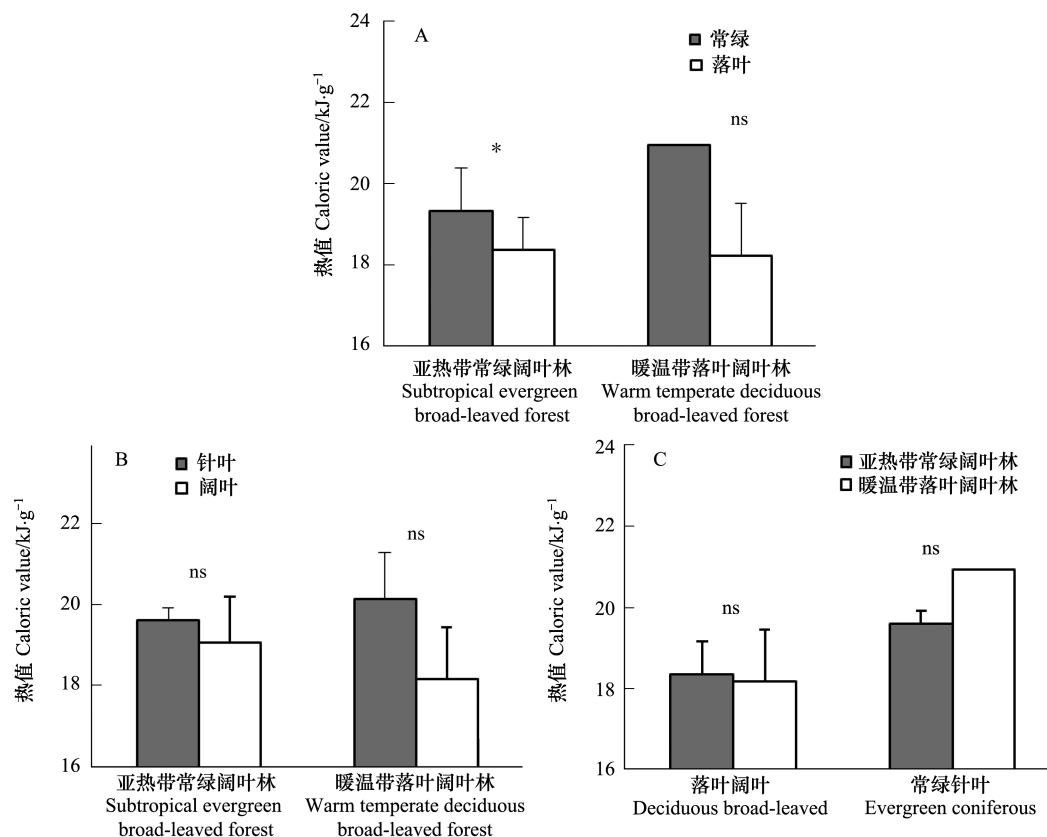


图 3 亚热带常绿阔叶林和暖温带落叶阔叶林不同生活型乔木叶片热值的比较

Fig. 3 Comparison of calorific value of trees leaves in subtropical evergreen broad-leaved and warm temperate deciduous broad-leaved forests

用独立样本 t 检验检验不同生活型乔木叶片热值的显著性,其中 * 代表 $P < 0.05$, ns 代表差异不显著

两个分布区相比,落叶阔叶乔木热值呈现出亚热带(18.34 kJ/g)略大于暖温带(18.17 kJ/g)的趋势,但差异不显著;其中常绿针叶乔木热值表现为暖温带(20.95 kJ/g)>亚热带(19.61 kJ/g)(图 3 C)。此外,对两个分布区内 4 种针叶乔木热值进行比较,呈现出华北落叶松(19.32 kJ/g,暖温带)<杉木(19.40 kJ/g,亚热带)<马尾松(19.82 kJ/g,亚热带)<油松(20.95 kJ/g,暖温带)的趋势。

4 讨论

4.1 植物叶片热值空间变异及其机理

本研究发现植物叶片热值整体表现为亚热带常绿阔叶林>暖温带落叶阔叶林。这与 Golley 在研究热带、温带和高山苔原植物热值时得出的植物热值随纬度增加而升高的结论不一致^[3],但徐永荣等人研究武汉和天津植物热值时,得出的结果却显示植物热值是低纬度武汉高于高纬度天津。植物热值受制于多种因素,不仅受到光强、植物年龄以及土壤类型的影响^[25-31],还受到植物自身养分和发育阶段的影响^[24,32-34],这可能是不同研究结果间存在差异的重要原因。

植物叶片的热值特征与森林类型密切相关。九连山常绿阔叶林具有明显的中亚热带到南亚热带过渡带

的性质,其植被类型丰富,植物区系起源古老较为复杂,优势科为壳斗科、樟科、山茶科(*Camelliaceae*)等科。这些优势科中大多含有芳香油、茶油和脂肪油,根据科属的特征来看,当植物含有挥发油或油点,特殊的乳汁及芳香类物质的时候,植物热值均较高^[35];同时,群落中的藤本植物能够快速到达光照良好的上层,其叶片具有较高的热值,其中亚热带常绿阔叶林中藤本植物所占比例为 8.4%,暖温带落叶阔叶林中藤本植物所占比例为 2.4%,这可能导致植物热值从物种水平上呈现出亚热带大于暖温带的趋势。

4.2 不同生活型植物热值差异

亚热带和暖温带森林叶片热值均呈现出乔木 > 灌木 > 草本的趋势,这与已有的相关研究结论基本一致^[10-14,36-39],例如任海等人在研究鼎湖山植物群落时表明同一群落从乔木层到草本层,植物热值是逐渐减小的^[10,11],林鹏等人对于亚热带雨林植物叶片的热值研究也表明,从林冠的乔木层到草本层,植物叶片热值因光照的减弱而下降^[12],这表明植物生活型对热值的影响是相对比较稳定的,并不受植物分布区及其种类的影响。光照可能是导致不同生活型植物热值差异的原因之一,乔木处于林冠上层,有较长的日照时间和充足的光能,可以截获较多的太阳能,这有利于植物吸收和固定能量,而灌木层植物处于荫蔽生境内,可利用光能少,热值相对较低。

亚热带和暖温带植物群落结构有所差异。九连山亚热带常绿阔叶林中乔木层树种占总物种的比例为 32.4%,东灵山暖温带落叶阔叶林中乔木层树种所占比例为 18.8%,乔木层接收到的光强比较强,叶片积累的热值多。其次,亚热带和暖温带常绿树种所占比例分别为 75.8%和 6.3%。可以看出亚热带常绿树种比例较大,由于常绿植物冬季不落叶,需要有较高的热值才能维持其生理活性,这可能是导致乔木热值表现为亚热带>暖温带的重要因素。亚热带植物群落郁闭度高于暖温带植物群落,从而导致其灌木层不甚发达,灌木叶片无法获得充足的光能,导致叶片所含能量有所下降,因此灌木叶片能值表现为暖温带植物略大于亚热带植物,但差异较小。

Smith 发现禾草热值平均值大于杂草类植物,且高禾草热值大于矮禾草热值,多年生草本热值高于 1 年生草本^[40]。亚热带分布有毛竹(*Phyllostachys edulis*)、孝顺竹(*Bambusa multiplex*)、五节芒(*Miscanthus floridulus*)、箬竹(*Indocalamus tessellatus*)等禾本科植物,草本层中禾本科植物所占比例为 12.5%,热值均值为 17.84 kJ/g,较草本层热值均值高。暖温带草本层中禾本科植物所占比例为 4.2%,而杂草类植物相对较多,从而导致草本层植物热值呈现出亚热带略大于暖温带的趋势,差异较小。

4.3 不同森林类型乔木热值的差异

亚热带和暖温带乔木叶片热值均呈现出常绿 > 落叶、针叶 > 阔叶的趋势。张伟在研究广西植物时也表明针叶乔木热值高于阔叶乔木^[41],本文结果与前人的研究一致。常绿植物冬季不落叶,因此需要有较高的热值才能维持其生理活性^[42]。针叶中含有较高的脂类,研究发现松林群落中因含有较高的松脂和松节油而使其热值较高^[41,43]。落叶阔叶乔木呈现出亚热带 > 暖温带的趋势,差异较小,而暖温带常绿针叶树种与亚热带常绿针叶树种相比有较高的热值,初步可以推断出高纬度地区常绿植物需要更高的热值来维持其生理活性。此外,分布于亚热带和暖温带区域的常绿针叶热值均高于暖温带落叶针叶的热值,这也是植物适应环境的一种生活策略。

5 结论

亚热带和暖温带森林植物叶片热值均呈正态分布特征,叶片热值整体表现为亚热带常绿阔叶林>暖温带落叶阔叶林。在两种森林类型中,植物不同生活型均表现为乔木>灌木>草本,乔木热值表现为常绿乔木>落叶乔木,针叶乔木>阔叶乔木。乔木热值表现为亚热带>暖温带,灌木和草本植物热值差异较小。乔木按不同类型分类后,落叶阔叶乔木热值表现为亚热带>暖温带,常绿针叶乔木表现为亚热带<暖温带。植物叶片热值会因植物类型、发育阶段、生活型的变化而有所差异,植物热值是否随纬度梯度的变化规律还需要进一步研究。

参考文献 (References):

- [1] 何晓, 包维楷, 辜彬, 郑帷婕, 冷俐. 中国高等植物干质量热值特点. 生态环境, 2007, 16(3): 973-981.
- [2] 林鹏, 林光辉. 几种红树植物的热值和灰分含量研究. 植物生态学与地植物学学报, 1991, 15(2): 114-120.
- [3] Golley F B. Caloric value of wet tropical forest vegetation. Ecology, 1969, 50(3): 517-519.
- [4] Bliss L C. Caloric and Lipid-content in Alpine Tundra Plants. Ecology, 1962, 43(4): 753-757.
- [5] 张启昌, 张英楠, 其其格. 长白山阔叶红松林的红松种群热值. 林业科学, 2010, 46(8): 15-21.
- [6] 鲍雅静, 李政海, 韩兴国, 宋国宝, 杨晓慧, 吕海燕. 植物热值及其生物生态学属性. 生态学杂志, 2006, 25(9): 1095-1103.
- [7] Hadley E B, Bliss L C. Energy relationships of alpine plants on Mt Washington New Hampshire. Ecological Monographs, 1964, 34(4): 331-357.
- [8] 徐永荣, 冯宗炜, 朱敬恩. 武汉和天津园林植物叶片热值比较研究. 生态学杂志, 2004, 23(6): 11-14.
- [9] 林光辉, 林鹏. 红树植物秋茄热值及其变化的研究. 生态学报, 1991, 11(1): 44-48.
- [10] 任海, 彭少麟, 刘鸿先, 曹洪麟, 黄忠良. 鼎湖山植物群落及其主要植物的热值研究. 植物生态学报, 1999, 23(2): 148-154.
- [11] 旷远文, 温达志, 周国逸, 刘世忠, 张德强. 鼎湖山季风常绿阔叶林各层次优势种热值研究. 北京林业大学学报, 2005, 27(2): 6-12.
- [12] 林鹏, 邵成, 郑文教. 福建和溪亚热带雨林优势植物叶的热值研究. 植物生态学报, 1996, 20(4): 303-309.
- [13] Lin H, Cao M. Plant energy storage strategy and caloric value. Ecological Modelling, 2008, 217(1-2): 132-138.
- [14] 陈佐忠, 张鸿芳. 内蒙古典型草原地带植物的热值. 植物学通报, 1993, (S1): 26-27.
- [15] 简敏菲, 刘琪璟, 唐培荣, 梁跃龙. 江西九连山常绿阔叶林群落区系特征分析. 广西植物, 2008, 28(4): 465-472.
- [16] 宝乐, 刘艳红. 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较. 生态学报, 2009, 29(7): 3692-3703.
- [17] 何俊, 赵秀海, 范娟, 张自斌, 廖承开. 九连山亚热带常绿阔叶林群落特征研究. 西北植物学报, 2010, 30(10): 2093-2102.
- [18] 李亮, 刘海丰, 白帆, 祝燕, 李广起, 李文超, 桑卫国. 东灵山 4 种落叶阔叶次生林的物种组成与群落结构. 生物多样性, 2011, 19(2): 243-251.
- [19] 侯继华, 黄建辉, 马克平. 东灵山辽东栎林主要树种种群 11 年动态变化. 植物生态学报, 2004, 28(5): 609-615.
- [20] 马克平, 黄建辉, 于顺利, 陈灵芝. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 II 丰富度、均匀度和物种多样性指数. 生态学报, 1995, 15(3): 268-277.
- [21] 黄钰辉, 官丽莉, 周国逸, 罗艳, 唐建维, 刘玉洪. 西双版纳热带季节雨林和哀牢山中山湿性常绿阔叶林优势植物及地表凋落物层的热值研究. 植物生态学报, 2007, 31(3): 457-463.
- [22] 郭继勋, 王若丹, 包国章. 东北羊草草原主要植物热值. 植物生态学报, 2001, 25(6): 746-750.
- [23] 毕玉芬, 车伟光. 几种苜蓿属植物植株热值研究. 草地学报, 2002, 10(4): 265-269.
- [24] 鲍雅静, 李政海. 内蒙古羊草草原群落主要植物的热值动态. 生态学报, 2003, 23(3): 606-613.
- [25] 曾小平, 蔡锡安, 赵平, 饶兴权. 广东鹤山人工林群落主要优势植物的热值和灰分含量. 应用生态学报, 2009, 20(3): 485-492.
- [26] 邱瑾, 云叶, 邱澄宇, 钟然, 杨盛昌. 辣木植物器官不同发育阶段的热值研究. 集美大学学报, 2006, 11(4): 320-325.
- [27] 侯庸, 王伯荪, 张宏达, 李鸣光. 广东黑石顶自然保护区南亚热带常绿阔叶林 5 种优势植物的热值研究. 生态学报, 1998, 18(3): 264-268.
- [28] Zhou H C, Shu D W, Zeng Q, Zhang L H, Nora F T, Lin Y M. Nutrient and caloric dynamics in *Avicennia marina* leaves at different developmental and decay stages in Zhangjiang River Estuary, China. Estuarine Coastal and Shelf Science, 2010, 87(1): 21-26.
- [29] Schaefer H M, Schmidt V. Vertical stratification and caloric content of the standing fruit crop in a tropical lowland forest. Biotropica, 2002, 34(2): 244-253.
- [30] 赵延宁, 杨维西, 王冬梅, 杜切仟. 木本植物热值与树龄关系的研究. 北京林业大学学报, 1992, 14(3): 46-53.
- [31] 谭忠奇, 林益明, 丁龙, 廖启焯, 林鹏. 五种丛生状棕榈植物叶热值的月变化研究. 应用生态学报, 2004, 15(7): 1135-1138.
- [32] 韩斐扬, 周群英, 陈少群, 陈文平, 李天会, 吴志华, 简明. 2 种桉树不同林龄生物量与能量的研究. 林业科学研究, 2010, 23(5): 690-696.
- [33] 江丽媛, 彭祚登, 何宝华, 侯志强, 杜燕. 6 个树龄栓皮栎热值与碳含量的分析. 黑龙江农业科学, 2010, (11): 85-89.
- [34] Singh J S, Yadava P S. Caloric values of plant and insect species of a tropical grassland. OIKOS, 1973, 24(2): 186-194.
- [35] McNair J B. Plant fats in relation to environment and evolution. The Botanical Review, 1945, 11(1): 1-59.
- [36] 杨福国, 王启基, 史顺海. 青藏高原矮嵩草甸常见植物的热值及灰分含量. 中国草地学报, 1983, 27(2): 24-27.
- [37] 杨福国, 何海菊. 高寒草甸地区常见植物热值的初步研究. 植物生态学与地植物学丛刊, 1983, 7(4): 280-288.
- [38] 高凯, 宋赋, 朱铁霞. 基于大尺度条件探讨若干因素对植物热值的影响. 草业科学, 2012, 29(3): 453-458.
- [39] 杨国平, 巩合德, 郑征, 张一平, 刘玉洪, 鲁志云. 哀牢山常绿阔叶林优势树种热值与养分特征. 浙江林学院学报, 2010, 27(2): 251-258.
- [40] Smith D R. Gross energy value of aboveground parts of alpine plants. Journal of Range Management, 1967, 20(3): 179-180.
- [41] 张伟, 蔡会德, 农胜奇. 广西主要树种热值研究. 中南林业调查规划, 2011, 30(1): 50-53.
- [42] Williams K, Field C B, Mooney H A. Relationships among leaf construction cost, leaf longevity, and light environment in rain-forest plants of the genus *Piper*. The American Naturalist, 1989, 133(2): 198-211.
- [43] Golley F B. Energy values of ecological materials. Ecology, 1961, 42(3): 581-584.