

木荷-厚壳桂群落的生理生态特性

孙谷畴 王伟 林植芳

(中国科学院华南植物研究所)

摘要

8月,木荷-厚壳桂群落的日温差4—6°C。林下光强低于 $0.01 \text{ m mol} \cdot \text{光量子} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。群落垂直高度的空气相对湿度差约10%,温差2°C。群落乔木叶宽较灌木和草本的小,但硬叶指数大,叶氮含量随群落垂直高度降低而下降。表明群落上层的乔木层植物的碳和氮投资较群落下层的灌木和草本层植物的大。叶片叶绿素含量和以释氧量表示的光合速率亦随群落垂直高度降低而下降。乔木层植物的早上和近晚时叶片水势为-0.5至-0.7 MPa。中午时叶片水势达-1.0至-1.5 MPa。一年中多数月份,乔木的叶片水势较灌木的低。上午11时植物气孔传导率最高,下午17时30分最低。在旱季,灌木层植物的蒸腾速率较乔木的显著为低。可能表明在旱季,水分胁迫对林下植物的影响较群落上层的乔木大。现演替阶段的木荷-厚壳桂群落是结构合理的多优群落,有利于发挥群落成分各自特点,以达到最大生产力。

一、前言

鼎湖山自然保护区的亚热带季风常绿阔叶林与其他生物群落不同,它具有更复杂的多样性。由于群落的环境因素随着季节更替而变动,植物种间对环境资源的竞争形成独特的生物群落的相互关系。木荷-厚壳桂群落是鼎湖山自然林典型的和保持完整的群落。研究这一群落的特性、组成特征及其与环境因素的相互关系,将有助于阐明群落的演变和群落生态动态的规律。本文报道了木荷-厚壳桂群落的一些生理生态特性。

二、材料和方法

本试验在鼎湖山庆云寺和铁塔附近的木荷-厚壳桂群落内进行。该群落层次明显,可分为乔木层,灌木层和草本层。乔木层可分为三个亚层。测定的第一和第二亚层乔木包括木荷(*Schima superba*)、厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)、黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)、华润楠(*Machilus chinensis*)和锥栗(*Castanopsis chinensis*)。乔木

层第三亚层的植物包括云南银柴 (*Aporosa yunnanensis*)、红车 (*Syzygium rehderianum*) 和水石梓 (*Sarcosperma laurinum*)。灌木层的植物包括柏拉木 (*Blastus cochinchinensis*)、罗伞 (*Ardisia quinquegona*) 和九节 (*Psychotria rubra*)。草本层植物包括箬竹 (*Indocalamus longiauritus*)、山姜 (*Alpinia chinensis*)、沙皮蕨 (*Hemigramma decurrens*) 和双盖蕨 (*Diplazium donianum*)。

群落的微气候：以 Micrologger 测定。林间不同层次的光强以 Li-cor 185B 辐射仪测定。

叶片水势的测定：以 Scholander 压力室 (PMS instrument corvallis, oregon) 测定。每月叶片水势以当月 20 至 25 日中午时叶片水势为代表。

气孔传导率：以 Li-cor 1600 型稳态气孔计测定。

硬叶指数 (scherophyll index)：以一定面积叶片在烘箱中烘干， 75°C , 24 h, 称重求得。

叶片光合速率：以 YSI 氧电极 (Yellow Springs Instr. Co. Inc.) 测得在饱和光下依赖 CO_2 的氧释放速率。

叶片氮含量测定：以 Techhicon BD-40 消化器消化样品，以自动分析仪 (technicon autoanalyzer 11) 定氮。

三、结 果

(一) 群落的微气候

图 1 表明，7 月 (1984 年)，群落的最低气温 23°C ，中午最高气温 $27\text{--}29^{\circ}\text{C}$ ，日温差 $4\text{--}6^{\circ}\text{C}$ 。群落下的最高光强约 $0.01 \text{ m mol 光量子} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。群落内的光垂直分布的测定表明，乔木层截获大部分的太阳辐射能，达到灌木层和草本层的光能极有限，仅约为日光的 0.5% 左右。群落上层的空气相对湿度较下层低 10%。气温随垂直高度变化约为 2°C 。

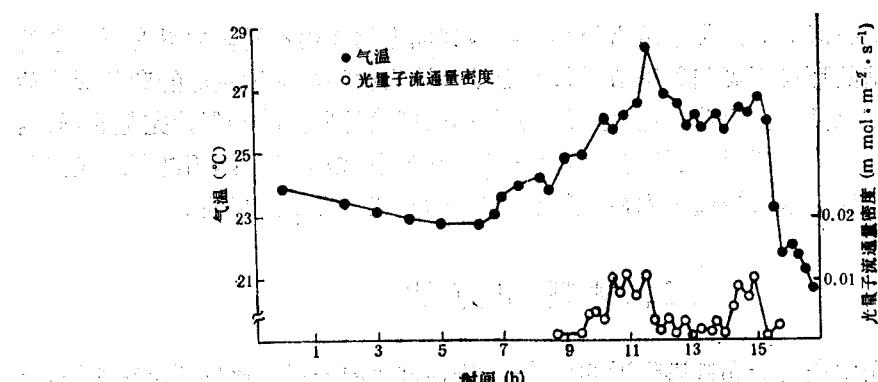


图 1 木荷-厚壳桂群落的光强和气温的日变化

Fig. 1 The daily courses of the change of photon flux density and air temperature in *Schima superba-cryptocarya chinensis* community

(二) 群落组成植物的叶结构

图 2 表明,群落的乔木层植物木荷、黄果厚壳桂和厚壳桂的叶宽较灌木层和草本层的植物小,而乔木层植物的硬叶指数较林下层植物大。乔木层第一亚层的木荷硬叶指数为 13.7 mg/cm^2 , 而乔木层第三亚层的云南银柴仅为 4.3 mg/cm^2 。群落下层植物的硬叶指数更低(图 3)。

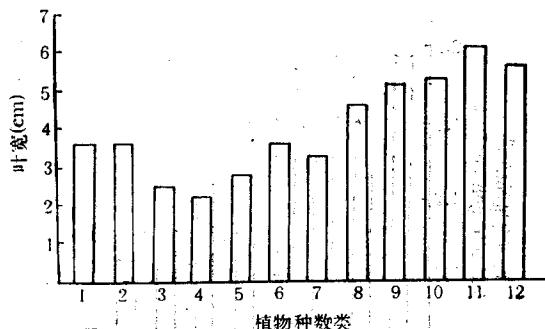


图 2 群落植物的叶宽

Fig. 2 The leaf width of plant in community

1. 厚壳桂 (*Cryptocarya chinensis*) 2. 木荷 (*Schima superba*) 3. 黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*) 4. 薄叶胡桐 (*Calophyllum membranaceum*) 5. 红车 (*Syzygium rehderianum*)
6. 水石梓 (*Sarcosperma laurinum*) 7. 罗伞 (*Ardisia quinquegona*) 8. 柏拉木 (*Blastus cochinchinensis*) 9. 九节 (*Psychotria rubra*) 10. 山姜 (*Alpinia chinensis*) 11. 沙皮蕨
(*Hemigramma decurrens*) 12. 双盖蕨 (*Diplazium donianum*)

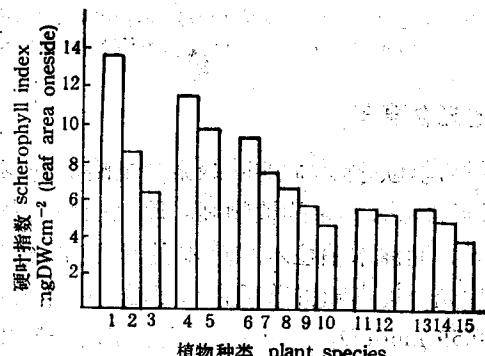


图 3 群落植物的硬叶指数

Fig. 3 The sclerophyll index of plants in community

1. 木荷 (*Schima superba*) 2. 厚壳桂 (*Cryptocarya chinensis*) 3. 锥栗 (*Cessaropis chinensis*) 4. 华润楠 (*Machilus chinensis*) 5. 黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*)
(height 16m) 6. 红车 (*Syzygium rehderianum*) 7. 黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*)
(height 10m) 8. 厚壳桂 (*Cryptocarya chinensis*) (height 10m) 9. 水石梓 (*Sarcosperma laurinum*)
10. 云南银柴 (*Aporosa yunnanensis*) 11. 罗伞 (*Ardisia quinquegona*) 12. 九节 (*Psychotria rubra*)
13. 箬竹 (*Indocalamus longiauritus*) 14. 山姜 (*Alpinia chinensis*) 15. 沙皮蕨
(*Hemigramma decurrens*)

(三) 群落组成植物的叶氮含量

图 4 表明,以叶面积为单位,叶氮含量 (gN/m^2) 随群落垂直高度增高而增大。除九节叶氮含量略高外,乔木层植物叶氮含量较灌木层和草本层植物高。锥栗和黄果厚壳桂的叶氮含量分别为 1.95 gN/m^2 和 1.60 gN/m^2 , 而较低层的云南银柴 (*Aporosa yunnanensis*) 为 1.23 gN/m^2 , 群落最下层的沙皮蕨则仅为 0.83 gN/m^2 。

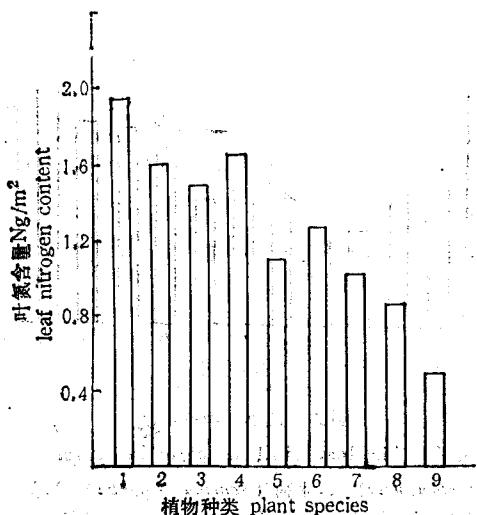


图 4 群落组成植物的叶氮含量

Fig. 4 The leaf nitrogen content of plants in community.

1. 锥栗 (*Castanopsis chinensis*)
2. 黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*)
3. 木荷 (*Schima superba*)
4. 九节 (*Psychotria rubra*)
5. 罗伞 (*Ardisia quinquegona*)
6. 云南银柴 (*Aporosa yunnanensis*)
7. 双盖蕨 (*Diplazium donianum*)
8. 沙皮蕨 (*Hemigramma decurrens*)
9. 淡竹叶 (*Lophatherum gracile*)

(四) 群落组成植物的光合速率

从表 1 可见,以叶面积为单位,除木荷的叶绿素含量略低外,乔木层植物厚壳桂、黄果厚壳桂和红车的叶片叶绿素含量较其余的植物高。厚壳桂和黄果厚壳桂的叶绿素含量分别为 $70.76 \mu\text{g/cm}^2$ 和 $69.34 \mu\text{g/cm}^2$, 而灌木柏拉木和草本的箬竹仅分别为 $48.26 \mu\text{g/cm}^2$ 和 $35.19 \mu\text{g/cm}^2$ 。以释氧量表示的叶片光合速率随群落垂直高度增高而增大。木荷和厚壳桂的叶片光合速率分别为 $6.62 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $10.59 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 而云南银柴仅为 $2.45 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。草本的箬竹和双盖蕨分别为 $1.22 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $1.02 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。群落上层的乔木叶片光合速率显著地较林下的植物高。

(五) 群落组成植物的水分关系

图 5 表明,8月份上午 7 时和下午 17 时后,乔木层植物的叶片水势相近似,分别为 -0.5 和 -0.7 MPa , 中午最低,约为 -1.0 和 -1.5 MPa 。2月乔木层植物叶片水势最高,随后的月份,叶片水势逐月降低。除厚壳桂叶片水势在 6 月略有回升外,其它乔木皆维持较低的水势。灌木罗伞和九节以 2 月的叶片水势为最高,3 月至 5 月降低,其余月份维持

表 1 木荷-厚壳桂群落植物的叶绿素含量和光合速率

Table 1 The chlorophyll content and photosynthetic rate in plants

层次 Layer	植物名 Plant species	叶绿素含量 chlorophyll content $\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$	光合速率 Photosynthetic rate $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
乔木层 I-II	木荷 (<i>Schima superba</i>)	57.16	6.62
	厚壳桂 (<i>Cryptocarya chinensis</i>)	70.76	10.59
	黄果厚壳桂 (<i>Cryptocarya coccinea</i>)	69.34	4.67
	红车 (<i>Syzygium rehderianum</i>)	73.35	4.07
	云南银柴 (<i>Aporosa yunnanensis</i>)	34.23	2.45
灌木层	柏拉木 (<i>Blastus cochinchinensis</i>)	48.26	2.01
草本层	山姜 (<i>Alpinia chinensis</i>)	56.13	2.04
	箬竹 (<i>Indocalamus Longiauritus</i>)	35.19	1.22
	沙皮蕨 (<i>Hemigramma decurrens</i>)	57.30	1.84
	双盖蕨 (<i>Diplazium donianum</i>)	40.08	1.02

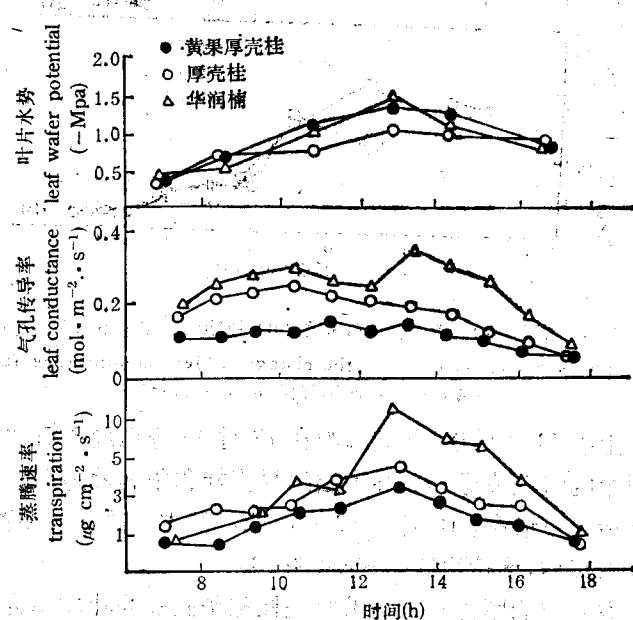


图 5 乔木层植物的叶片水势、气孔传导率和蒸腾速率的日变化

Fig. 5 The daily courses of leaf water potential, leaf conductance and transpiration in plants

在 -1.0 MPa 左右。一年中的多数月份, 乔木的叶片水势较灌木的低(图 6)。乔木层植物的气孔传导率在上午渐增, 除华润楠气孔传导率在下午略见增高外, 其余

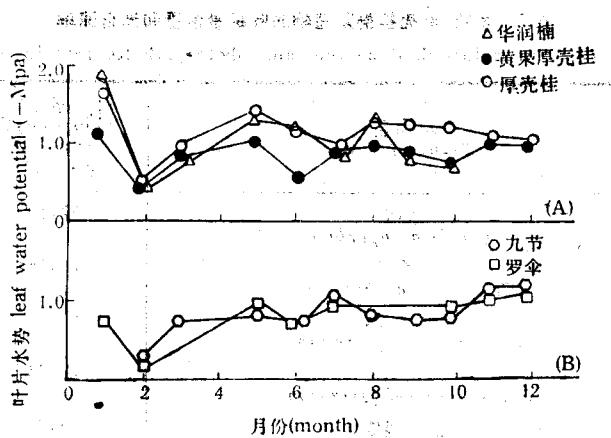


图 6 乔木层 (A) 和灌木层 (B) 植物叶片水势的季节变化

Fig. 6 The seasonal courses of the change of leaf water potential in trees (A) and shrubs (B).

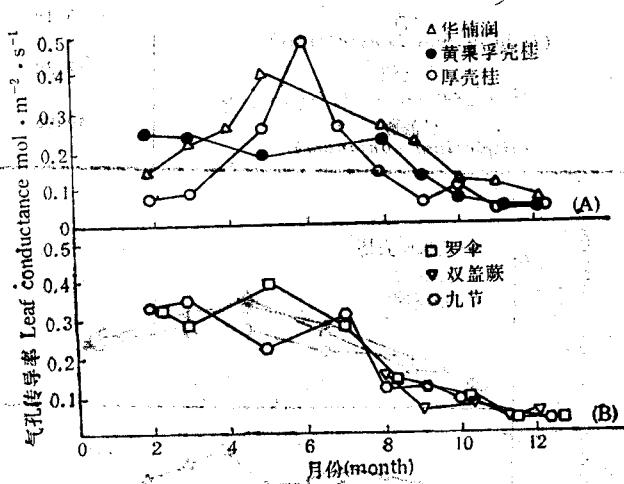


图 7 乔木层 (A)、灌木层和草本层 (B) 植物气孔传导率的季节变化

Fig. 7 The seasonal courses of the change of leaf conductance in trees (A) and shrubs (B) of community

植物的气孔传导率上午 11 时后逐渐降低, 约在 17 时 30 分达最低值(图 5)。2 月和 3 月, 灌木层的九节和罗伞的气孔传导率较乔木层的厚壳桂和华润楠为高。5 月和 6 月, 厚壳桂和华润楠的气孔传导率最高; 10 月至 12 月很低。灌木层的九节和罗伞, 7 月后气孔传导率迅速降低, 10 月以后, 维持很低的水平(图 7)。

图 6 亦表明, 乔木层的厚壳桂、黄果厚壳桂和华润楠的叶片蒸腾速率在上午逐渐增高, 约在 13 时 30 分达至最高点, 随后蒸腾速率逐有降低, 约在下午 18 时恢复至早上的水平。1 月份, 乔木的蒸腾速率很低。随后逐渐增高。在 5 月和 6 月, 叶片蒸腾速率达到最高峰, 随后逐渐降低。9 月后, 乔木仍有较高的蒸腾速率。灌木的九节、罗伞和草本层的双盖蕨的蒸腾速率很低(图 8)。结果表明, 乔木层植物叶片水势较灌木层和草本层植物的低。在旱季, 乔木的气孔传导率和蒸腾速率较灌木的高。

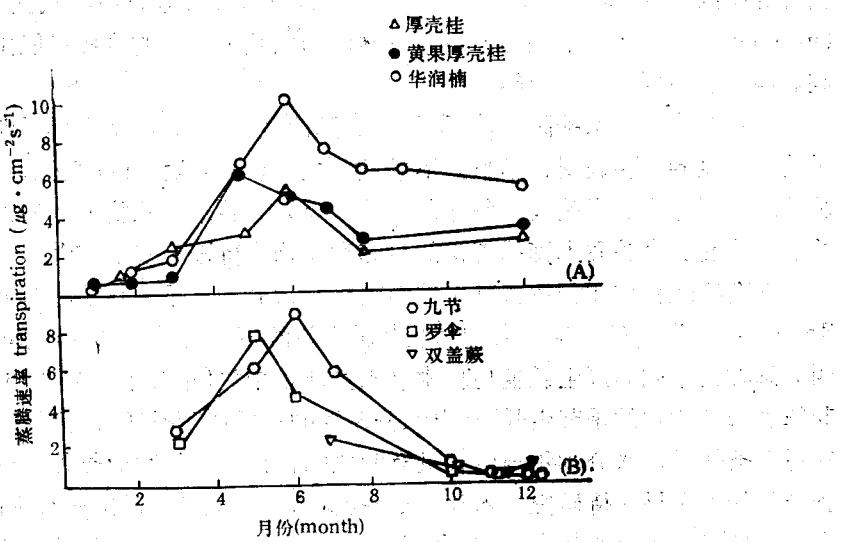


图 8 乔木层 (A) 和灌木层和草本层 (B) 植物蒸腾速率的季节变化

Fig. 8 The seasonal courses of the change of transpiration in trees (A) and shrubs (B) of community

四、讨 论

森林群落植物叶片的大小与森林微气候，特别是森林垂直高度的湿度陡度有密切关系^[5]。从群落下层至上层，叶片变小。Parkhurst 和 Loucks^[6]曾指出，叶片大小是与最大的水分利用效率(单位叶面积吸收单位 CO₂ 时散失水分最少)相协调的。本文结果表明，木荷和厚壳桂的叶片宽度较灌木和草本的小。叶宽随群落的垂直高度增高而变小。这将有利于乔木增高水分利用效率，减少过多水分散失。同时，叶宽变小对维持叶片的能量平衡有重要意义^[7]。

Stocker^[10] 曾讨论过硬叶指数的生态意义。通常乔木层的空气饱和亏缺较其下层为大。乔木的叶厚有利于植物避免和延缓干旱的胁迫。群落乔木层的硬叶指数较大，同时叶氮含量也较高，表明乔木层植物在叶片的碳和氮投资较灌木层和草本层的高。植物的碳和氮投资随群落垂直高度增高而增大。这种投资的直接效果是增加光合效益。结果表明，乔木层第 I 和第 II 亚层植物有较高的光合速率。单位面积叶绿素含量高有利于植物对光能的吸收和能量转换。乔木在群落中占有较大量个体和具有较高的叶片光合速率，它构成群落大部分的生物产量。但林下植物叶片较大，可以增大光的吸收和扩大施行光合作用的叶面积，这使得群落下层的植物能更有效地利用林下有限的光能，有利于物质的积累。

乔木层植物的叶片水势通常较灌木层和草本层的植物低。叶片水势对维持土壤至叶片间水分移动的陡度有重要意义。保持叶片水势可避免叶片过多的水分散失，避免由于失水引起细胞相对体积的变化和有利于保证叶片代谢部位的结构相对稳定性^[8]。

木荷气孔对光和叶片/空气水蒸气压陡度的变化反应敏感^[11]。气孔对环境因素变化的反应，有利于减少植物的水分散失和调节光合作用所需 CO₂ 的供应。在田间，乔木气

孔传导率约为 $0.4 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 略低于热带雨林, 热带雨林植物气孔传导率多为 $1 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})^{[6]}$ 。亚热带季雨林和热带雨林植物气孔传导率的差异可能主要是空气湿度的不同, 而不是气孔特性的差异。

在鼎湖山自然保护区内, 由于季节的降雨量不均匀, 湿季和旱季明显。群落植物的蒸腾速率的差异主要表现在旱季。旱季, 灌木层植物的蒸腾速率很低, 可能是旱季环境水分胁迫对林下植物的影响较根深叶茂的乔木要大。乔木的蒸腾速率较高, 有利于维持叶片的能量平衡。有关乔木蒸腾速率的生态意义仍有待进一步研究^[4]。

气孔的蒸腾作用促使根从土壤中吸水和营养物, 是森林植物营养吸收的主要因素。Rosenzwerg^[5]曾指出生产力和蒸散蒸腾作用的相互关系。Bernhard-Reversat 等^[1]阐明西非雨林树干截面周生长量与树木吸水量成正相关(相关系数为 0.78)。Brow 等^[2]测定菲律宾雨林树木的季节生长, 指出水分短缺的旱季或雨季阴天蒸腾作用低, 生长量亦低。在适合条件下, 水分利用与生长量有明显的正相关。但对亚热带季雨林生产力与蒸散蒸腾作用的关系仍有待研究。木荷-厚壳桂群落是现演替阶段结构合理的多优群落, 有利于发挥群落成员各自的特点, 充分利用环境资源, 以达到最大的群落生产力。

参 考 文 献

- [1] Bernhard-Reversat, F., Huttel, C. Lemee, G., 1972: Queques aspect de la periodicite ecologique et de l'activite vegetale saisonniere en forest ombrophile sempervirente de cote d'Ivoire Papers from a Symposium on Tropical Ecology with an Emphasis on Organic Productivity, ed. P. M. Golly, F. B. Gally, 219—243. Athens, Georgia.
- [2] Brown, W. H., Mathews, D. M., 1914: Philippine dipterocarp forests. *Philipp. J. Sci. A* 9: 413—561.
- [3] Cowan, I., Milthorpe, F. L., 1968: Plant factors influencing the water status of plant tissue. In: Water deficits and plant growth: development, control and measurement. ed. by Kozlowski, T. T. Vol. 1: 137—193. Academic Press, New York-London.
- [4] Grace, J. et al., 1982: Stomatal conductance of two tropical trees during the wet season in Nigeria. *J. Appl. Ecol.*, 19: 659—670.
- [5] Hall, J. B., Swaine, M. D., 1981: Distribution and ecology of vascular plants in tropical rain forest. The Hague.
- [6] Körner, C., et al., 1979: Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetica*, 13: 45—82.
- [7] Leigh, E. G., 1975: Structure and climate in tropical rain forest, *Ann. Rev. Ecol. System.*, Vol. 4: 67—85.
- [8] Parkhurst, D. F., Loucks, O. L., 1972: Optimal leaf size in relation to environment. *J. Ecol.*, 60: 505—537.
- [9] Rosenzwerg, M. L., 1968: Net primary productivity of terrestrial communities prediction from climatological data. *Am. Natur.* 102: 67—74.
- [10] Stocker, O., 1931: Transpiration and wasserhaushalt in verschiedenen Klimazonen. I. Untersuchungen an der arktischen Baumgrenze in Schwedisch-Lappland. *Jahrb. Wiss. Botanik*, 75: 494—549.
- [11] Sun, G. C., Ehleringer, J. R., 1986: Gas exchange in *Schina superba*, a subtropical monsoonal forest tree. *Photosynthetica*, 22: 158—163.

ECO-PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS ON *SCHIMA SUPERBA-CRYPTOCARYA CHINENSIS* COMMUNITY

Sun Guchou Wang Wei and Lin Zhifang

(South China Institute of Botany, Academia Sinica)

Abstract

The study sites were selected at Dinghu Shan, Guangdong Province. At the forest floor of community, plants received a small amount of solar irradiance, about $0.01 \text{ m mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ photon. And associated less fluctuation of day/night temperature with $4-6^\circ\text{C}$ leaf width was generally smaller at top of the canopy than the understory, but sclerophyll index was high in tree by comparison with that of shrub and grass. Leaf nitrogen apparently increased with height. Leaf nitrogen content of 1.95 g/m^2 in *Castanopsis chinensis* was found whereas 1.06 g/m^2 in *Ardisia quinquegona*. Tree had higher chlorophyll content and higher photosynthetic rate by comparison with shrub and grass. It was likely to be that the benefit of a high photosynthetic capacity in tree but the cost was a large investment in carbon and nitrogen.

Water potential fell rapidly during the day with minima of -1.0 to -1.5 MPa for trees and recovery in plants began during the late afternoon. Maximum value was observed in February. Early morning values of leaf conductance were low in the tree, increasing to reach maxima of $0.3 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ before noon. During dry season the values of stomatal conductance were less with shrub than with tree. Transpiration for shrub was very low during dry season. The results showed that stomatal conductance and transpiration vary seasonally, reflecting such variables as components of community along vertical profile and environmental gradients. *Schima superba-Cryptocarya chinensis* community had an idea structure with multi-dominant species, providing on high productivity of plant community.