

鼎湖山森林群落演替过程叶面积指数动态^①

彭少麟 任海

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要 本研究以鼎湖山森林演替的空间系列为研究对象, 探讨南亚热带森林群落演替过程中的群落叶生物量和叶面积指数的动态特征。研究表明, 随着演替进程的发展, 群落的叶生物量不断积累, 但叶生物量的最高值出现在演替的中后期; 而叶面积指数却不断增加, 直至后期趋于稳定。

关键词 森林演替, 空间系列, 叶生物量, 叶面积指数。

在植被动态学研究中, 演替是其中的中心问题^[1,2], 而演替的表达, 则是通过群落的结构和功能变化来表现的^[3]。叶片是植物获取太阳能、制造有机物的器官, 是生态系统中初级生产者的能量转换器。光合作用、蒸腾作用、呼吸作用和光的截获等过程都直接或间接与叶面积有关。因此, 叶面积指数可以作为评价个体或群落第一性生产力的重要指标, 是进一步分析植物的净同化率、相对生长率以及生态系统水分循环和太阳能利用率的有效方法。可以说, 林地的叶面积指数, 是森林生态系统结构和功能的最基本的特征之一, 因而研究演替过程叶的生物量和叶面积指数具有重要的理论意义。在林业实践上, 了解叶面积指数的变化规律, 对森林的管理和利用也具有重要的参考价值。

鼎湖山森林植被是南亚热带地带性植被的典型代表^[4], 森林群落演变的群落学过程和机理已得到较为系统的描述^[5,6], 尤其是群落和种群的结构变化^[7~9]。其生物量结构和生产力也陆续有所报道^[10~12]。本研究以鼎湖山森林演替的空间系列为研究对象, 通过时空互代的方法, 探讨南亚热带森林群落演替过程中叶面积指数的动态。

1 演替过程及演替群落分析

1.1 鼎湖山森林群落的演替过程

在自然条件下, 鼎湖山森林群落演替的主要途径是遵循确定的规律。马尾松或其它松属植物在荒地具有高的生活力并生长很快, 但成林后结构简单, 盖幕作用小, 透光率大, 林内高温低湿, 日夜温差较大。但其生长为阳生性树种, 诸如锥栗、荷木等提供较好的环境, 这些阳生性树种入侵马尾松林并生长良好, 林内盖幕作用和阴蔽度增加。结果, 马尾松种群不能自然更新而消亡, 但中生性树种, 诸如厚壳桂和黄果厚壳桂等却因有了合适的生境而发展起来, 使群落更为复杂, 郁蔽度进一步增大, 这使锥栗和荷木这类阳生性树种也步马尾松的后尘渐渐消亡, 群落趋于以中生性树种为优势的接近气候顶极的群落。本地带森林群落演替的过程如图 1。

^① 本项研究先后得到中科院重中之重、国家自然科学基金重点和面上基金项目的资助。华南植物研究所的多位同志曾提供帮助, 特此致谢!

演替阶段	第一阶段	第二阶段	第三阶段	第四阶段	第五阶段	第六阶段
群落类型	针叶林 →	以针叶树种 为主的针阔 叶混交林	以阳性阔叶树 种为主的针阔 叶混交林	以阳生植物 为主的常绿 → 阔叶林	以中生植物 为主的常绿 → 阔叶林	中生群落 (顶极)
代表性群落	马尾松群落	马尾松-锥栗 -荷木群落	锥栗-荷木 -马尾松群落	藜蒴群落	黄果厚壳桂 -锥栗-厚壳 桂-荷木群落	黄果厚壳桂 -厚壳桂群落

图 1 鼎湖山森林群落演替过程

Fig. 1 Successional process of forest at Dinghushan

1.2 演替群落概况

鼎湖山是联合国教科文组织人与生物圈(MAB)的世界自然保护区和定位研究站。位于广东省的中部,约 112°35' E 和 23°10' N^[13,14]。保护区中同时存在着多种植被类型,尤其存在着演替过程各个演替阶段的代表性群落,本研究选取了代表鼎湖山森林群落演替过程不同阶段的三个群落类型^[15],马尾松群落、混交林群落和厚壳桂群落。

马尾松群落多分布于地带性植被季风常绿阔叶林的边缘,是演替系列的先锋群落类型,最早在荒坡成林,在本地带具有典型代表性。该群落垂直结构大致可分为 4 层,乔木 2 层,灌木 1 层,草本 1 层,此外还有少量藤本和附生等层间植物。组成种类以常绿树种占绝对优势,大部份属热带亚热带成分。为长期追踪观察群落动态,于 14 年前已选取具代表性的林段建立永久样地。样地坡度约 25°~30°,坡向南 10°西,海拔高度 250~300 m 左右,林龄为 50~60 年。

针阔叶混交林马尾松-锥栗-荷木群落多分布于地带性植被季风常绿阔叶林的边缘,是人工或自然的马尾松林,由于阔叶树的自然入侵而形成,是演替系列中间阶段的典型代表类型。该群落垂直结构大致可分为 4 层,乔木 2 层,灌木 1 层,草本 1 层,此外还有多种藤本和附生等层间植物。组成种类以常绿树种占绝对优势。大部份属热带亚热带成分。为长期追踪观察群落动态,于 10 年前已选取具代表性的林段建立永久样地。样地坡度约 30°,坡向南 10°西,海拔 300m 左右,林龄为 70~80 年。

季风常绿阔叶林黄果厚壳桂+锥栗+厚壳桂+荷木群落是典型的地带性植被代表类型^[13,14]。该群落位于保护区的核心区,面积 125hm²。群落结构复杂,其垂直结构大致可分为 5 层,其中乔木 3 层,灌木 1 层,草本 1 层,此外还有多种藤本和附生等层间植物。组成种类以常绿树种占绝对优势。大部份属热带亚热带成分。为长期追踪观察群落动态,10 年前已选取具代表性的林段建立永久样地。样地设于三宝峰山腰,坡度约 30°,坡向北 34°东,海拔 300m 左右,环境闭塞,林龄约为 400 年。

已有的研究表明^[5,6,15],本研究选取的三个群落正处于图 1 中的不同演替阶段,其群落 1 正处于演替的阶段 1 和 1 之间,群落 2 正处于演替的阶段阶段 3,群落 3 正处于演替的阶段 5,它们形成了空间演替系列。按图 1 所示,三个群落之间的时间跨度约为 300 多年。通过这三个代表性群落的叶面积指数的研究,揭示本地带演替过程森林叶面积指数的动态特征。

2 研究方法

叶面积指数(leaf area index, 缩写 LAI)是指单位截面积和高度的垂直圆柱体内的叶片

(仅叶片向上半面)的面积。公式为:

$$LAI = S/P$$

式中 S 为在地面积 P 上的植物冠层中起同化作用的(绿色的)叶面积。因为其以每平方米地面积上的平方米叶面积来表示,所以叶面积指数实际是指总盖度大小的无因次度量(即其无量纲)。 S 可指叶片总的表面积(即上下表面积两者之和),也可指单表面面积,或指非扁平叶的投影面积(如针叶)。叶面积指数测定的一般方法有分层收割法、斜点样方法、消光系数法、凋落叶法等^[3],本文采用分层收割法和斜点样方法。

2.1 分层收割法

调查每个群落中各层次的立木数量、每木高度和胸径。从而找出具有平均高度和平均胸径的标准木,再依此在各群落内选取标准木 5 株进行整株收获。

收获时,从底部向上一层一层收割叶片,将全部叶片分层摘下后,迅速称重,用十字分割法从中取出 500~1000g 叶,准确称重和测定叶面积。然后依下式计算叶生物量与胸高、树径的关系。

$$W = a(D^2H)^b$$

$$\log W = \log a + b \log(D^2H)$$

式中 W 为叶的生物量, D 、 H 分别为胸高半径和树高。用对数式作为回归方程,由实测数据求出各部分的生长关系式中的 a 、 b 系数。再由样地调查数据可求出群落各层叶的总生物量。

野外取叶样品,用叶面积仪测量叶面积(本研究使用的仪器为美国产 Li-Cor 公司的便携式叶面积仪),算出每克鲜重叶片有多少平方厘米叶面积,再用此数乘以各层中叶片的总重量,便得各层叶面积值,再除以该样树所占土地面积即可(注:也可用于重计算;分层顺序是从下向上依树高 0~1, 1~2, 2~3, ..., 来划分)。本项工作量极大,我们通过逐步收集各层次优势种的生物量的方法进行测算,全部野外工作 1985~1992 年,历时 8 年。本文统计叶生物量部分。

2.2 斜点样方法

在测定植被的盖度时,多采用穿过一个冠层的点样方的方法,具体操作是当一根针从冠层顶部通过冠层一直达到底部的过程中记下跟这根针尖相接触的叶片的数目。其公式为:

$$LAI = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n Li$$

式中 n 为测定的样点数; LAI 为叶面积指数; Li 第 i 次所碰到的叶数。一般地,采用这种方法是垂直布点,即点样方倾角是 90° 。但是,这种方法由于各群落叶倾角的不同而不够准确,Warren-Wilson 通过大量的实验确定,当点样方倾角为 32.5° 时测出的 LAI 较准确^[3]。但由于鼎湖山森林群落的树木较高,我们采用吊线法来进行,实际仍是用 90° 的点样方倾角。本项工作在研究群落生产力时已作了报道^[3],本文引用其叶面积指数的研究结果进行过程分析。

3 结果与分析

3.1 群落演替过程叶生物量的演变

通过对各层次的优势种群的叶生物量的取样,建立叶的相对生长式如表 1。

表 1 鼎湖山森林植被主要优势种的相对生长关系式

Table 1 Relative formula of leaf growth of dominant species in Dinghushan

植物种	生长关系式
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	$W_l = 0.01869(D^2 H)^{0.8699}$
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	$W_l = 0.03003(D^2 H)^{0.7983}$
锥 栗 <i>Castanopsis chinensis</i>	$W_l = 0.0799(D^2 H)^{0.5505}$
荷 木 <i>Schima superba</i>	$W_l = 0.0836(D^2 H)^{0.5455}$
云南银柴 <i>Aporosa yunnanensis</i>	$W_l = 0.02168(D^2 H)^{0.8139}$
柏拉木 <i>Blastus cochinchinensis</i>	$W_l = 0.04001(D^2 H)^{0.7906}$

根据表 1 和样地调查数据, 计算各层次的叶生物量 (表 2)。从表 2 可以看出, 叶生物量为群落 1 < 群落 3 < 群落 2。这与在演替进程中, 总生物量的变化有所不同。总生物量的变化是群落 1 < 群落 2 < 群落 3, 表明随着演替的进程, 这些组份的生物量不断积累增大^[16~18]。而叶的生物量变化却表明群落在演替的中后期, 叶的生物量增至最大, 随后继群落的成熟度而逐渐有所下降。这可能与群落优势树种的生理特性有关。在演替中期的群落优势树种出于充分利用光能、保水等生态学需要而生长着饱满、厚重、多蜡质、角质的叶子, 其叶重与叶面积之比较大, 在同样的受光面积与空间内持有较大的叶生物量。而在接近顶极的森林群落里, 生境荫蔽度大、保水性好, 致使树叶向轻、薄、软等的耐阴性状发展, 叶的生物量反倒下降。

表 2 鼎湖山森林群落演替过程中生物量(kg·m⁻²)的变化

Table 2 Leaf biomass changes of Dinghushan forest communities in succession process

层次	马尾松群落		混交林群落		厚壳桂群落	
	<i>W_f</i>	<i>W_d</i>	<i>W_f</i>	<i>W_d</i>	<i>W_f</i>	<i>W_d</i>
1	1.271	0.543	3.543	1.377	1.894	0.723
2	0.376	0.140	0.457	0.181	0.563	0.188
3	0.260	0.120	0.166	0.076	0.509	0.163
4			0.201	0.120	0.098	0.042
5					0.165	0.130
合计	1.907	0.802	4.386	1.754	3.229	1.247

3.2 群落演替过程叶面积指数的发展

根据野外取样, 测定叶重与叶面积的关系, 统计总叶面积 (表 3)。进一步对三个不同演替阶段的代表性群落的叶面积指数进行统计, 其结果记于表 4 中。表 4 的结果表明, 在演替群落中, 叶面积指数为群落 1 < 群落 2 < 群落 3。表明群落演替进程中, 虽然后期的群落叶生物量略有下降, 但总叶面积却增大, 群落的功能强度仍随演替不断发展。而生物量的积累更多反映在随季节更新较缓慢的根、茎、枝的积累上。这是群落走向成熟的一个标志^[19]。

表 3 鼎湖山森林植被主要优势种群的叶重与叶面积比率、总叶面积测定
Table 3 The ratio of leaf weight and leaf area, total leaf area of dominant species in three forest communities in Dinghushan

	叶重 (g)		叶面积		叶重 (g)		叶面积	
	黄果厚壳桂				厚壳桂			
平均 总计 (hm ⁻²)	1 1919.1770	5.6355 10815.5220	1 1278.0020	5.4305 6940.1890				
	锥 栗				荷 木			
平均 总计 (hm ⁻²)	1.0 961.6	4.939 4752.372	1.0 329.6	5.412 1783.795				
	云南银柴				柏拉木			
平均 总计 (hm ⁻²)	1 658.930	5.839 3849.445	1 454.665	6.07 2759.815				

表 4 鼎湖山三个森林群落各层次叶面积指数、光合速率和总第一性生产力
Table 4 Leaf area index, photosynthetic rate and primary productivity for each layer in three forest communities in Dinghushan

层次	叶重(kg · m ⁻²)		叶面积指数 LAI		光合速率		总第一性生产力
	鲜重	干重	收割法	吊线法	(mgCO ₂ · dm ⁻² ·h ⁻¹)	(gWd · m ⁻² ·a ⁻¹)	(kgWd · m ⁻² ·a ⁻¹)
马尾松群落	<i>wf</i>	<i>wd</i>	A	B			
1	1.671	0.743	3.18	3.50	4.11	1189.59	3.262
2	0.376	0.239	2.03	2.20	3.02	874.11	1.532
3	0.260	0.120	1.40	3.05	2.60	752.54	0.913
Total	2.307	1.101	6.61	8.75	9.73	2816.24	5.707
混交林群落							
1	3.543	1.477	6.73	3.50	3.98	1152.94	7.701
2	0.475	0.191	2.57	3.00	3.27	946.47	2.589
3	0.166	0.076	0.89	0.75	3.41	988.15	0.765
4	0.201	0.120	1.09	2.25	2.60	752.54	0.700
Total	4.385	1.864	11.28	9.50	13.26	3840.10	11.755
厚壳桂群落							
1	1.894	0.634	10.23	7.14	4.24	1227.23	11.837
2	0.593	0.198	3.20	3.28	2.01	581.77	1.607
3	0.539	0.213	2.91	2.59	1.72	497.84	1.252
4	0.098	0.042	0.53	2.05	1.00	289.44	0.133
	0.165	0.130	0.89	2.61	1.13	327.07	0.251
合计	3.289	1.271	17.76	17.67	10.1	2923.35	15.081

3.3 叶面积指数与其它群落功能指标的相关性

三个群落的第一性生产力和相关的指标测定已进行过详细的报道^[16~18]。现与叶面积指数一起总结于表 4。

表 4 说明,随着森林的演替,群落的功能强度的增加与叶面积指数的增加是一致,具有明显的相关性。从演替的早期(群落 1)到中期(群落 2),无论从森林利用光能的结构(叶生物量与叶面积指数)到森林利用光能的功能强度(光合速率),群落都有长足的增长,从而导致第一性生产力的大幅度增加(可以推测光能利用效率有同样趋势);而由演替的中期(群落 2)到后期(群落 3),群落的叶生物量呈下降趋势,而林内光照条件的减弱也导致其光合速率的降低,只有叶面积指数随着群落的成熟化还在上升,整个群落提高生产力与能量利用效率的速度因此而下降,并随着叶面积指数的稳定而趋于稳定。

参 考 文 献

- 1 Knapp R 主编.宋永昌等译.植被动态.北京:科学出版社,1984,1~10
- 2 West D C, Shugart H H & Botkin D B. Forest succession: Concepts and application. Springer-Verlag, New York, Inc. 1981
- 3 彭少麟. 南亚热带森林群落动态学. 北京:科学出版社,1996
- 4 中国植被编委会. 中国植被. 北京:科学出版社,1980
- 5 王伯荪,彭少麟. 鼎湖山森林群落分析 V. 线性演替系统. 中山大学学报(自然科学版),1985,(4): 75~80
- 6 彭少麟,王伯荪. 鼎湖山森林群落分析 VI. 非线性演替系统. 热带亚热带森林生态系统研究,1985,(3):25~31
- 7 彭少麟,方炜. 鼎湖山植被演替过程优势种群动态研究 II. 黄果厚壳桂和厚壳桂群落. 热带亚热带植物学报,1995,2(4): 79~87
- 8 方炜,彭少麟. 鼎湖山马尾松群落演替过程物种变化之研究. 热带亚热带植物学报,1995,3(4):30~37
- 9 彭少麟,方炜. 鼎湖山植被演替过程中椎栗和荷木种群的动态. 植物生态学报,1995,19(4):311~318
- 10 彭少麟,张祝平. 鼎湖山森林植被主要优势种黄果厚壳桂、厚壳桂生物量及第一性生产力研究. 植物生态学与地植物学学报,1990, 14(1):23~32
- 11 彭少麟,张祝平. 鼎湖山森林植被主要优势种云南大沙叶、柏拉木生物量及第一性生产力研究. 应用生态学报,1992,3(3):202~206
- 12 Peng Shaolin and Zhang Zhupin. Studies on biomass and primary productivity of two dominant species, *Castanopsis chinensis* and *Schima superba*, in forest vegetation on Dinghushan, China Vegetation—Structure, Function and Dynamics, Science Press, 1992, 9~16
- 13 张宏达等. 高要鼎湖山植物群落之研究. 中山大学学报(自然科学版),1956, (3):1~34
- 14 王铸豪等. 鼎湖山自然保护区的植被. 热带亚热带森林生态系统研究,1982,(1):77~141
- 15 Peng Shaolin & Wang Bosun. Forest succession at Dinghushan. Guangdong, China. Chinese J. Bot., 7(1):75~80
- 16 彭少麟. 鼎湖山马尾松第一代与更新代生长动态比较. 应用生态学报,1995,6(1):5~9
- 17 彭少麟,张祝平. 鼎湖山针阔叶混交林的第一性生产力研究. 生态学报,1994,14(3):300~305
- 18 Peng Shaolin & Zhang Zhuping. Biomass, Productivity and energy use efficiency of climax vegetation on Dinghushan, Guangdong, China. Science in China (Series B), 1995, 38(1):67~73
- 19 Solomon M E. Population dynamics. Edward Arnold, London, 1976

Dynamic of Leaf Area Index in the Forest Succession of Dinghushan

Peng Shaolin Ren Hai

(South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650)

ABSTRACT The dynamic of leaf biomass and leaf area index in the forest community succession of Dinghushan was studied with the way of successional space series in this paper. The results showed that the leaf biomass increased in successional process, and the highest value occurred in middle-later stage. The *LAI* increased in the process, and tended to be stable in later stage.

Key words Forest succession, Space series, Leaf biomass, Leaf area index.