

天童山常绿阔叶林优势树种光合生理特性 在其群落演替中的生态意义研究^{*}

李昊民¹, 李宁云², 喻庆国³, 杨宇明³

(1. 中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 云南 昆明 650224;

2. 云南省林业科学院 云南 昆明 650204; 3. 西南林业大学, 云南 昆明 650224)

摘要: 对浙江天童山常绿阔叶林组成亚顶级群落的 4 个优势树种: 栲树、木荷、石栎、苦槠的光合生理特性进行了研究。对此 4 个优势树种幼苗、幼树、成年树等生长阶段的光合响应曲线及其光补偿点和光饱和点、CO₂ 补偿点、光合作用日变化曲线、蒸腾作用和水利用率等进行了测定, 对比分析了优势树种光合生理生态特性及其在天童山常绿阔叶林群落演替过程中的重要作用。结果发现栲树具有最低的光和 CO₂ 补偿点、优良的水分利用性能, 完善的光抑制自我保护机制, 幼苗适应弱光环境且代谢旺盛而利于更新, 在 4 个优势树种中最适应于顶级群落的特殊生境, 因此成为了天童山常绿阔叶林自然演替顶级群落中重要值最大的优势种。

关键词: 天童山; 常绿阔叶林; 优势树种; 光合生理特性; 群落演替

中图分类号: S 718 **文献标识码:** A **文章编号:** 1672-8246 (2011) 02-0013-08

Photosynthetic Characteristics of Dominant Evergreen Broadleaf Trees in Tiantong Mountain and Its Role of Ecological Significance in Community Succession

LI Haomin¹, LIN Yingyun², YU Qingguo³, YANG Yuming³

(1. Institute of Economic Insect Resources, Chinese Academy of Forestry, Kunming Yunnan 650224, P. R. China

2 Yunnan Academy of Forestry, Kunming Yunnan 650204, P. R. China

3. Southwest Forestry University, Kunming Yunnan 650224, P. R. China)

Abstract The photosynthetic characteristics of 4 dominant trees *Castanopsis fargesii*, *Schima superba*, *Lithocarpus glaber*, and *Castanopsis sclerophylla*, which consisted of sub climax succession in evergreen broad leaf forestry in Tiantong Mountain in Zhejiang were studied. We analyzed the photosynthetic response curve, light compensation point and light saturation point, CO₂ compensation point, daily photosynthesis change, transpiration and water utilization rate in the seedlings, saplings and adult trees of aforementioned four types of trees. By analysis and comparison of these indices, we asserted the photosynthetic characteristics of these dominant evergreen broad leaf trees might reflect the important roles these trees played in the succession of community. We found that the tree of *Castanopsis fargesii* was mostly adopted to the climax community structure among the four types of trees by having lowest CO₂ compensation point, excellent water utilization ability and perfect self-conservation in light inhibition condition, thus it had become dominant species in the community of evergreen broad leaf forestry in Tiantong Mountain.

* 收稿日期: 2010-12-22

基金项目: 国家重点基础研究发展计划 (“973”) 前期研究专项 (2010cb434807)。

第一作者简介: 李昊民 (1979-), 男, 河南商丘人, 博士研究生, 主要从事生物多样性保护研究。

通讯作者简介: 杨宇明 (1955-), 男, 云南昆明人, 教授, 博士, 主要从事生物多样性保护研究。

Key words Tiantong Mount evergreen broadleaf forestry dominant specie photosynthetic characteristics succession

亚热带常绿阔叶林是世界植被的重要类型，在我国北纬 23° 40′ ~ 32° 00′，东经 99° ~ 123° 之间的广大地区均有分布^[1]。对常绿阔叶林群落的演替机理已开展了大量研究。如高俊香等^[2]从乔木层优势种生态位，宋瑞生等^[3]和王希华等^[4]分别从种子库和萌枝的更新，丁圣彦等^[5]从群落光环境，商侃侃等^[6]从植物器官热值，陈波等^[7]从生殖个体大小及其构件特征，阎恩荣^[8]等从群落 N : P 数量特征等不同角度分析了常绿阔叶林中优势种的适应策略，对其演替机理进行了阐述。目前对常绿阔叶林从裸地到灌丛，再到先锋乔木出现的早期演替机理已较清晰^[9]；但在其演替后期林内物种组成丰富，优势种不甚明显，易出现动态顶级、偏途顶级、地形顶级等多样化的顶极^[10]，此阶段的群落演替规律及机理还未作过深入研究。木荷 (*Schima superb*)、栲树 (*Castanopsis fargesii*)、石栎 (*Lithocarpus Glaber*)、苦槠 (*C. sclerophylla*) 是浙江天童山常绿阔叶林顶级 - 亚顶级群落中具较大重要值的优势树种，从它们不同生长发育阶段 (幼苗、幼树、成年树) 的光合生理特性及其群落演替阶段和小生境中的变化角度对该群落的演替进程进行了研究，有助于揭示在该群落演替过程中各优势树种种间竞争的状态，诠释该群落演替末期为何苦槠和石栎逐步被木荷取代，最终又被栲树取代，形成以栲树占优势的顶级群落。同时还有助于评估在人工干预下的群落演替方向，以为退化常绿阔叶林的恢复和保护提供参考。

1 研究区概况

天童山位于浙江省鄞县东南，浙东丘陵与滨海

平原交错部位 (N29°48′, E121°47′)，为国家森林公园面积 349 hm²。地质构造上属华夏陆台闽浙地盾北部，为四明山和天台山余脉，平均海拔 300 m，主峰太白山海拔 653.3 m。气候为亚热带季风气候，温和多雨，四季分明，年均温 16℃，年均降水量 1 551 mm。土壤为山地黄红壤。由于历史上受天童寺的庇护，这里目前是中国东部常绿阔叶林地带性植被最具代表性的地段之一，气候顶级群落为夏雨常绿阔叶林，与常绿 - 落叶阔叶混交林、马尾松 (*Pinus massoniana*) 林、杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 林、毛竹 (*Phyllostachys edulis*) 林、次生灌丛等植被类型共存^[11]。据统计，在该区的常绿阔叶林中共有维管植物 271 种，隶属 78 科、162 属。优势种集中在壳斗科 (Fagaceae 有 15 种)、樟科 (Lauraceae 有 14 种) 和山茶科 (Theaceae 有 11 种) 3 个科。植物区系成分复杂，其中国亚热带特有种的比例较高并涵有较多的古老物种，具有由热带向温带过渡的性质和东亚区域特征^[12]。

2 观测样地的设置

本项研究使用华东师范大学天童生态站建立于 20 世纪 80 年代末的固定观测样地。长期观测资料为基础，依前人相关的研究成果将天童山常绿阔叶林的自然演替分为次生灌丛、马尾松林、马尾松 - 木荷林、木荷 - 马尾松林、木荷 - 栲树林和栲树林等 6 个阶段^[13~15]。采用“以空间替代时间”的方式，在研究区内选择处于此不同演替阶段的 6 块代表性样地 (见表 1) 进行其优势树种的光合生理生态相关指标的测定。

表 1 天童山常绿阔叶林不同演替阶段系列观测样地概况

Tab 1 Situation of the plot with different stages of succession in evergreen broadleaf forestry in Tiantong Mount							
样地编号	演替阶段	面积 /m ²	海拔 /m	坡向	坡度 /°	群落高 /m	总盖度 /%
样地 1	次生灌丛	10 × 10	98	ES70°	25	5	100
样地 2	马尾松林	20 × 20	115	EN 10°	5	15	95
样地 3	马尾松 - 木荷林	20 × 20	110	ES45°	5	15~ 20	95
样地 4	木荷 - 马尾松林	25 × 25	130	SE 70°	20	15~ 20	95
样地 5	木荷 - 栲树林	25 × 25	130	EN 10°	25	15~ 20	95
样地 6	栲树林	25 × 25	200	SE45°	35	25	90

3 测定内容及方法

使用德国 HeinzWalz GmbH 公司 (www.walz.com) 生产的 HCM-1000 便携式野外光合作用仪进行气温 (T_a)、叶温 (T_l)、光合有效辐射 (PAR)、净光合速率 (P_n)、空气相对湿度 (RH)、大气 CO_2 浓度 (C_a)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)、气孔导度 (Cond)、蒸腾速率 (T_r)、水汽压亏缺 (VPD) 等光合生理指标的测定; 使用英国 Delta-T Devices 公司 (www.deltat.co.uk) 生产的 Porometer-AP4 气孔计进行叶片气孔导度和阻度的校正测量; 使用鱼镜头和 WinScanopy (www.regentstruments.com) 软件进行各植被层光环境、盖度、叶面积指数 (LAI) 的测量。其测定对象选天童山常绿阔叶林 6 个演替阶段 (6 块样地) 中的木荷、栲树、石栎、苦槠 4 个优势树种的成年树和幼树树冠东南方向阳生、健康、生长完全的当年生枝条, 从顶端起的第 5、6 片叶, 以体现该物种可能达到的最大光合能力; 幼苗则选用完全伸展的叶片。每个叶片重复 3 次。

(1) 光合速率-光量子通量密度 (P_n -PFD) 曲线的测定。分别于 4 月、7 月、10 月和 1 月 (代表春、夏、秋、冬四季) 选择晴好天气于上午 8:00 在 6 号样地上集中进行。首先遮蔽枝条进行 30 min 暗适应, 将叶室温度设定为 $25^{\circ}C$, 测量暗呼吸速率 (R_d); 然后先以 $50 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ (单位下同) 为步长增加光照强度到 200, 以 100 为步长增光照强度至 800, 以 200 为步长增光照强度至 1500 进行持续测定。

(2) CO_2 补偿点的测定选择夏季, 将光合作用仪出气口和进气口相接形成闭合气路, 使用 CO_2 钢瓶供气, 设定初始浓度为 $500 \mu mol \cdot mol^{-1}$, 叶室温度为 $25^{\circ}C$, 光照强度为 $1000 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 以 5 min 为间隔测量, 20 min 后待 CO_2 浓度的下降趋于稳定, 记录其数值。

(3) 光合作用日动态 (或称日进程) 曲线的测定, 于同样 4 月、7 月、10 月和 1 月选择晴好天气分别在各样地进行测定。测量时间为 6:00~18:00, 以 2 h 为间隔。由于天童山云量多, 林冠内外光环境异常复杂, 因此使用叶室的人工光源参照环境照度设定光强, 以获得稳定光照条件, 确保叶片得到充分诱导。使用 SPSS16 软件对数据进行统计分析。

4 结果与分析

4.1 优势树种的基本光合特性比较

4.1.1 净光合速率-光量子通量密度 (P_n -PFD) 曲线特征值的对比

分四季测定了木荷、栲树、石栎、苦槠 4 个优势树种的成年树、幼树、幼苗共 183 条有效的 P_n -PFD 曲线, 其方差分析结果表明各树种年均 LCP (Light compensation point 光补偿点) 和 P_s (Light saturation point 光饱和点) 差异显著 ($P < 0.05$)。其中光补偿点由低到高的树种顺序为栲树、木荷、石栎、苦槠, 光饱和点由低到高的树种顺序为栲树、石栎、苦槠、木荷, 光抑制发生时的光照强度由低到高的树种顺序为栲树、石栎、苦槠、木荷。该结果首先反映出 4 个树种从阴生到阳生习性的不同: 栲树光补偿点和光饱和点值最低, 属于典型的阴生树种, 适应于顶级群落的林冠郁闭弱光环境。木荷和石栎基本属于阳生树种。其中木荷的光饱和点高而光补偿点低, 属于优异的光合性能组合, 使该物种既能适应低光照条件, 又能充分利用高光照快速把净光合速率 (P_n) 优势转化为干物质积累, 用于树干和枝条的生长, 试验期内观测到的最大净光合速率数值为 $14.2 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 即见于夏季木荷成年树。而苦槠则为中生偏阳性树种。木荷的“LCP- P_s 组合”方式与其他树种的差异应理解为山茶科与壳斗科植物的本质差异; 而栲树、石栎和苦槠 3 树种无论进化关系和生理生态特性都更接近, 光合生理特性的差异应属于趋异进化结果。

至于 4 树种的林木不同发育阶段的光饱和点 (P_s) 所呈现的成年树 > 幼树 > 幼苗的差异, 更多是由于林木各发育阶段叶片对不同光环境的光饱和点 (P_s) 驯化引起的。幼树长期生长在林下的弱光环境, 叶片光合电子传递体和关键酶的含量都较低, 一定程度上降低了光饱和点 (P_s) 的表现。对比观测发现, 生于空旷地的幼树与成年树林冠表层叶片的光合能力并无显著差异。而幼苗叶片的光饱和点 (P_s) 低, 可能还兼有叶片未完全发育的原因。季相变化方面, 各优势树种的光饱和点 (P_s) 最大值 P_{max} 均出现在夏季或秋季。木荷的叶片在春夏季光合能力强, 入秋后其光饱和点 (P_s) 有不同程度衰减。栲树和石栎则在夏秋两季保持较高的光饱和点 (P_s), P_{max} 多出现在秋季。苦槠光饱和点 (P_s) 的季相变化规律不明显。此外, 光抑制现象是除光饱和点 (P_s) 外决定干物

质积累的重要因素之一，它是以热的形式耗散过剩光能从而保护光合机构免受破坏的一种自我保护机制^[16]。夏季高温下的光抑制是快速热耗散的结果^[17]，对应叶黄素循环的热耗散或光合 PSII 反应中心（Reaction centre of Photosystem II）可逆失活的热耗散过程^[18]；而冬季则是低温、营养亏缺等环境胁迫造成叶片不能正常启动光抑制保护机制而

造成的光破坏过程^[19]。观测中，冬季受低温光害最严重的树种是木荷，从冬季时其成年树的林冠外层叶片大面积发黄也可以直观地看到这一点。且木荷入冬之后光合诱导期特别长，在极高光量子通量密度（PFD）下也不会发生光抑制，但最终能达到的光饱和点（Ps）较低；天童山夏季发生光抑制的情况较少。

表 2 4 个优势树种 Pn-PFD 曲线特征值的对比
Tab. 2 Comparison of Pn-PFD curves of 4 dominant trees

P _{ir} PFD 曲线特征		成年树				幼树				幼苗			
		木荷	栲树	石栎	苦槠	木荷	栲树	石栎	苦槠	木荷	栲树	石栎	苦槠
光补偿点 (LCP)	年均值	5.73	4.03	5.88	6.72	1.85	3.13	3.4	5.88	1.68	2.05	2.85	2.52
	年变幅	2.12	1.84	1.97	3.21	1.03	2.11	1.27	2.4	0.97	1.14	1.81	1.49
光饱和点 (P _s)	年均值	950	725	850	825	600	450	375	400	700	550	600	575
	年变幅	610	700	725	740	500	220	270	515	501	425	310	500
光抑制发生点	年均值	1 250	1 100	1 125	1 200	1 250	1 000	950	1 050	850	775	950	825

注：光抑制现象并不发生于特定点，光抑制发生数值为据 Pn-PFD 曲线的估值。

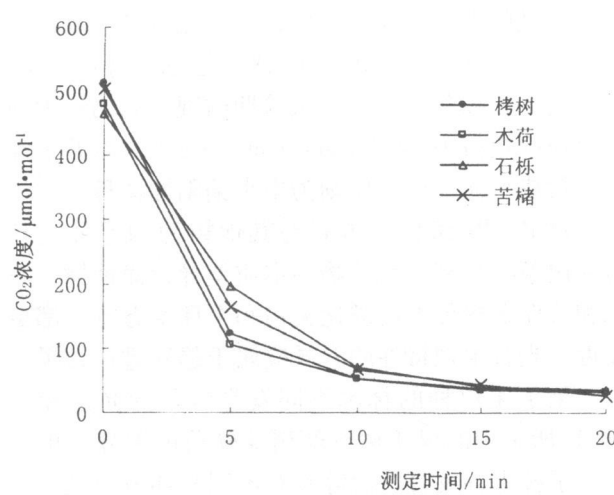


图 1 4 个优势树种成年树叶片 CO₂ 补偿点的测定曲线
Fig. 1 Assay of CO₂ compensation point in 4 dominant trees

4.1.2 CO₂ 补偿点的对比

由图 1 所示，所测定 4 个树种成年树叶片的 CO₂ 浓度衰减速率由快到慢依次为：栲树 > 木荷 > 苦槠 > 石栎，表明了它们在 CO₂ 利用效率上的差异，栲树和木荷能够更快地完成对 CO₂ 的吸收，诱

导期较短。20 min 读数稳定后测得 CO₂ 补偿点依次为：栲树（32.3 μmol·mol⁻¹）< 木荷（33.6 μmol·mol⁻¹）< 苦槠（35.4 μmol·mol⁻¹）< 石栎（36.7 μmol·mol⁻¹）。栲树和木荷的叶片在低浓度 CO₂ 利用方面的优越性无疑进一步奠定了其光合性能的优势。4 个树种幼树和幼苗的排序与成年树一致，不再赘述。

4.1.3 四季光合日动态的对比

4 个优势树种叶片光合作用的日动态测量结果见图 2。从图 2 可看出，4 个树种叶片的净光合速率日变化多呈双峰型，在夏、秋季光合午休现象显著；冬、春两季则出现单峰型。该区植物光合日进程曲线的最大特点是日净光合速率（Pn）最大值常出现在上午 8 00~10 00，第二峰值普遍较弱，多发生在 14 00，且冬季常无第二峰。这是由观测样地所在山体的特殊地形地势导致的。天童生态站山体三面环抱、东向面海，西南方向山脊高耸，导致冬至日日落时间最早至 15 20 左右，严重影响了日动态曲线的形态。多云、高湿的小生境与日照共同造成了各树种的这种特殊的光合日动态曲线。

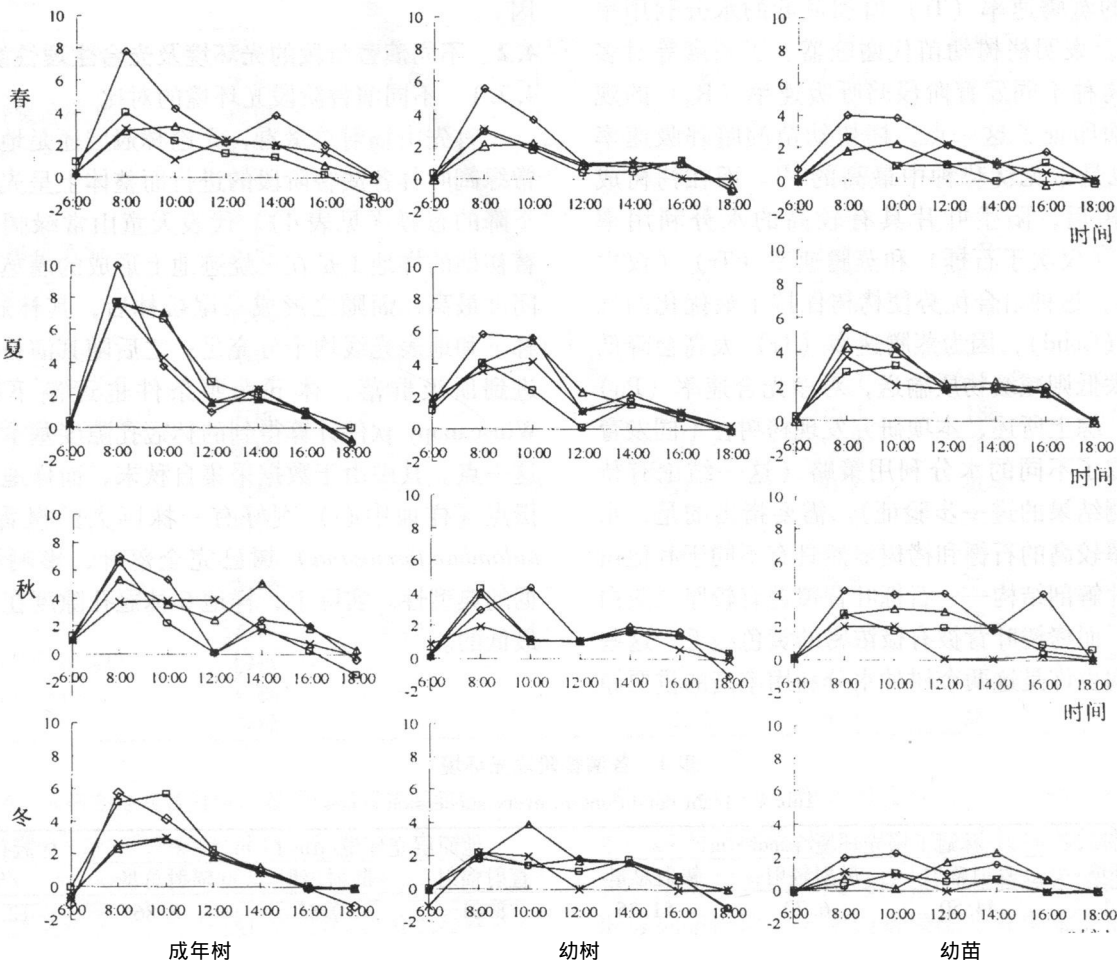


图 2 四季 4 个优势树种各发育阶段的光合日变化曲线

注：木荷标记为◇，栲树标记为□，石栎标记为△，苦槠标记为×；净光合速率（Pn）的单位为 $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

Fig 2 Daily changes of photosynthesis in trees of different developmental stages of 4 dominant trees in four seasons of a year

4. 1. 4 蒸腾速率（Tr）与水分利用率（WUE）的对比

在植物的光合过程中叶片对 H₂O 的蒸腾和对 CO₂ 的吸收都通过气孔这一共同途径。叶片为固碳不得不损失水分，而为防止脱水不得不减少碳的吸

收，这被称为“在干渴与饥饿之间的微妙调节”^[20]。根据光合日变化测量数据计算得到 4 个树种的叶日平均蒸腾速率（Tr）和水分利用率（WUE）结果见表 3。

表 3 4 个优势树种日平均蒸腾率（Tr）和水分利用率（WUE）

Tab. 3 Daily average transpiration rate (Tr) and water usage efficiency (WUE) of four dominant trees

水分利用特性	成年树				幼树				幼苗			
	木荷	栲树	石栎	苦槠	木荷	栲树	石栎	苦槠	木荷	栲树	石栎	苦槠
Tr($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	0.85	0.87	0.78	0.80	0.94	0.78	0.94	0.37	0.52	2.94	1.13	0.86
WUE($\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)	2.84	3.84	5.79	2.96	2.62	2.86	3.56	4.68	3.73	0.55	1.62	2.22

天童山雨量充沛，土壤湿度大，水分亏缺这个胁迫因素在这里并不常见，况且极高的空气湿度使植物叶片内外水气压力差降低，而不利于物质运输

和代谢。因此，在天童山，植物体所具的水分利用率优势未必能在其种间竞争中起帮助作用。表 3 中，栲树再次表现出较优异的性能。幼苗期栲树具

有最高的蒸腾速率 (T_r) 值和最低的水分利用率 (WUE), 表明栲树幼苗代谢旺盛。丁圣彦等对多个优势树种不同发育阶段暗呼吸速率 (R_d) 的观测从侧面印证了这一点, 栲树幼苗的暗呼吸速率 (R_d) 也是常见优势种中最高的^[21]。而在栲树成为成年树后, 阳生叶片具有较高的水分利用率 (WUE) (仅次于石栎) 和蒸腾速率 (T_r) (仅次于木荷), 这种组合优势使栲树保持了最优化的气孔导度 (Cond), 因为蒸腾速率 (T_r) 太高会降低叶温, 太低则减缓物质输送, 对净光合速率 (P_n) 都不利。综上所述, 本项研究发现栲树在不同发育阶段采取了不同的水分利用策略 (这一结论有待更多观测结果的进一步验证)。需要指出的是, 水分利用率较高的石栎和栲树显然具有不同于其他树种的叶片解剖结构——石栎叶背覆盖有较厚的灰白色鳞片, 而栲树叶背披有极浓密的黄色绒毛, 这些特殊结构也许是这两个树种水分利用率高的重要原

因。

4.2 不同演替阶段的光环境及光合生理性能

4.2.1 不同演替阶段光环境的对比

首先由辐射总量看, 无论林冠层还是地表都随常绿阔叶林各演替阶段的进行而整体上呈先上升后下降的态势 (见表 4)。代表天童山常绿阔叶林演替初期的样地 1 是在火烧迹地上形成的灌丛, 其郁闭度最高; 而随之形成马尾松林后, 其林冠疏朗, 林下和地表光线均十分充足; 之后随其演替进程渐进到顶级群落, 林下光照条件也逐渐下降。经 Winscanopy 软件计算得到的林冠孔隙度基本印证了这一点。其中由于数据采集自秋末, 而样地 6 的拍摄点 (样地中心) 刚好有一株巨大的枫香 (*Liquidambar formosana*) 树已完全落叶, 影响了该数据的典型性。实际上, 样地 6 林冠孔隙度在夏季是最低的。

表 4 各演替阶段光环境
Tab. 4 Light conditions in every succession stages

不同演替阶段 的光环境	林冠下层光环境 / $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$			地面层光环境 / $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$			林冠孔隙度 /%
	直射辐射	散射辐射	辐射总量	直射辐射	散射辐射	辐射总量	
样地 1	44.50	6.70	51.35	8.01	0.85	8.86	12.17
样地 2	44.41	6.66	51.07	13.56	1.14	14.70	18.09
样地 3	44.59	6.69	51.28	11.28	0.97	12.25	13.92
样地 4	44.14	6.62	50.76	9.31	1.02	10.33	13.04
样地 5	43.70	6.55	50.25	9.94	0.92	10.86	12.43
样地 6	43.33	6.50	49.83	9.82	0.87	10.69	16.61

4.2.2 不同演替阶段的光合生理性能对比

由表 5 可看出, 天童山常绿阔叶林不同演替阶段各优势树种除蒸腾速率 (T_r)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)、水气压亏缺 (VPD) 的规律性不太明显外, 光补偿点 (LCP)、光饱和点 (P_s)、暗呼吸速率 (R_d)、气孔导度 (Cond) 等均随演替的进行呈规

律性的下降, 个中变化与光环境的变化密切相关。木荷是唯一在其不同演替群落中都出现的树种, 根据木荷 P_n -PFD 曲线中的表观光量子速率 (即 P_n -PFD 曲线未达光饱和点前线性拟合方程 “ $P_n = -R_d + \Phi_i$ (PFD)” 的斜率) 的变化 (表 6), 同样可得出这个结论。

表 5 不同演替阶段各优势树种成年树光合生理指标的变化

Tab. 5 The changes of indices of photosynthetic characteristics in different succession stages of 4 dominant trees

光合生理指标	树种	样地 1	样地 2	样地 3	样地 4	样地 5	样地 6
光补偿点 LCP $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	木荷	8.32	7.01	7.23	6.14	6.02	5.10
	栲树	-	-	-	4.37	4.22	2.65
	石栎	-	-	6.38	6.15	6.07	4.98
	苦槠	-	-	7.56	7.55	7.01	-
光饱和点 P_s $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	木荷	1 050	850	900	650	600	550
	栲树	-	-	-	600	450	400
	石栎	-	-	950	650	650	600
	苦槠	-	-	800	650	650	-

续表 5

光合生理指标	树种	样地 1	样地 2	样地 3	样地 4	样地 5	样地 6
暗呼吸速率 R_d $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	木荷	- 1. 02	- 1. 05	- 0. 84	- 0. 70	- 0. 64	- 0. 47
	栲树	-	-	-	- 0. 65	- 0. 74	- 0. 54
	石栎	-	-	- 0. 80	- 0. 81	- 0. 51	- 0. 63
	苦槠	-	-	- 0. 67	- 0. 67	- 0. 42	-
蒸腾速率 T_r $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	木荷	1. 05	0. 69	0. 78	1. 10	0. 95	1. 25
	栲树	-	-	-	0. 86	0. 67	0. 56
	石栎	-	-	0. 89	0. 98	0. 78	0. 79
	苦槠	-	-	0. 81	0. 79	0. 81	-
胞间 CO_2 浓度 C_i μPa or $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$	木荷	252. 4	243. 7	279. 4	219. 9	223. 1	264. 3
	栲树	-	-	-	278. 7	245. 5	265. 7
	石栎	-	-	209. 9	210. 1	188	189. 6
	苦槠	-	-	281. 3	252. 8	276. 4	-
气孔导度 Cond $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	木荷	50. 3	47. 3	37. 9	30. 8	26. 4	24. 7
	栲树	-	-	-	38. 2	24. 1	21. 3
	石栎	-	-	40. 4	40. 1	36. 2	25. 2
	苦槠	-	-	31. 2	29. 8	25. 5	-
水汽压亏缺 VPD $/\text{Pa}$ $\cdot \text{kPa}^{-1}$	木荷	28. 8	22. 3	23. 1	22	21. 4	21. 6
	栲树	-	-	-	16. 2	25. 6	20. 1
	石栎	-	-	19. 2	21. 1	19. 1	17. 1
	苦槠	-	-	25. 7	26. 1	22. 4	-

表 6 木荷在各演替阶段的表现光量子速率变化
Tab. 6 Apparent changes of rate of photons in each
succession stage of *Schin a superb*

样地	演替阶段	线性拟合方程	相关系数 R^2
1	次生灌丛	$y = 0. 0184x + 0. 4831$	0. 841 9
2	马尾松林	$y = 0. 0103x + 0. 8914$	0. 650 9
3	马尾松 - 木荷林	$y = 0. 009x + 1. 4272$	0. 847 1
4	木荷 - 马尾松林	$y = 0. 0056x + 2. 0131$	0. 747 6
5	木荷 - 栲树林	$y = 0. 0025x + 1. 7723$	0. 541 2
6	栲树林	$y = 0. 0048x + 0. 5973$	0. 685 1

5 结语

(1) 总结浙江天童山常绿阔叶林亚顶级群落中的木荷、栲树、石栎、苦槠 4 个优势树种的光合生理生态特性可以看到：木荷树种既有很高的光合能力（为 P_s 和 $P_{n\max}$ 的最高纪录）同时又有较低的光补偿点，因而有着最广泛的适应性，它是这 4 个优势树种中唯一在天童山常绿阔叶林的 6 个演替阶段（群落）中都能生存的物种。木荷有较快的光诱导和响应速度，能够利用林内瞬息万变的光线，将其有效地转化为干物质。此外，木荷的分枝结构具有形态学上的合理性。有研究表明，在植物体所占据的三维空间相同的状态下，木荷的分枝结构所使用的干物质的量是最少的^[22]。这使木荷能在由先锋树种马尾松组成的乔木一层透光良好的林

冠下快速生长，首先形成乔木二层，继而深入至乔木一层的马尾松林林冠内，通过其林木的伸展、遮荫、撞击等方式压制马尾松林木的林冠空间，最终形成郁闭冠层。天童山常绿阔叶林中木荷的这种生长优势是其他树种不可比拟的，即使在木荷 - 马尾松林阶段，石栎和苦槠的重要值达到前所未有高度时，它们也只能作为次要优势种与木荷共存。

但是到了群落演替后期，木荷的这种优势并不能得到延续。据观测（表 4）在天童山常绿阔叶林演替后期群落的光环境更加恶劣。地表光量子通量密度仅为 $10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右，这比各优势树种达到光补偿时需要的光量子通量密度高不了太多。长期生活在这种低光胁迫下，群落优势树种的林木尤其是幼苗极易因此而死亡。栲树与木荷等其他 3 个树种相比，虽然具有最低的光合能力（ P_s ）却具有以下几种独特的优势，而成为演替顶级群落中重要值最大的优势种。首先，栲树具有最低的光补偿点（LCP），因而有良好耐荫性。在演替的后期，林内的光照条件已无法达到苦槠幼苗和幼树的光补偿点，迫使该树种基本退出群落。虽然石栎尚有幼苗和成年树伴生，但明显受到低光胁迫的压制。只有木荷仍能完全适应这种环境。其次，栲树具有良好的更新能力。演替后期的森林愈加郁闭，其地表的草本层开始出现所谓的“蕨类盖幕”现象，林中常见的里白（*Hicriopteris glauca*）等蕨类

植物大量繁殖, 完全遮蔽地表, 阻碍了上层林木种子库的形成和更新。其中, 木荷种子在蕨类形成的潮湿环境中非常容易腐烂, 种子保存能力较差, 只能依靠萌枝自我更新。而栲树种子则适应这种潮湿环境, 所产生的幼苗亦极适应林下的低光环境, 诱导时间很短, 能有效捕捉光斑, 确保种群的有效更新。此外, 栲树的幼苗虽水分利用率低但蒸腾旺盛, 较高的代谢水平为它们的快速生长奠定了基础。再次, 栲树具有最低的 CO_2 补偿点, 能够最大程度地吸收空气中的碳。此外, 在光合日变化的观测中发现, 冬季栲树容易发生光抑制但尚能保持较高的净光合速率 (P_n), 说明其光合系统的自我保护机制较完善; 而木荷虽然亦能保持较高的净光合速率 (P_n) 却更容易遭受低温光害。

(2) 分布在亚热带东部这样一个水热条件较为优越的天童山常绿阔叶林的演替末期, 各植物种群对光的争夺成为影响群落演替进程的重要因素, 植物的综合光合生理生态特性无疑是决定其常绿阔叶林的优势树种能否在群落中继续占据优势地位的重要因素。本项目从优势树种光合生理指标对比的角度对天童山常绿阔叶林的演替过程进行了研究, 以此为研究常绿阔叶林的演替规律提供了思路。除光合生理因素外, 决定植物群落演替进程的因素可能还有优势种根系的分布状态及其生理生态特性, 植物种群间的化感作用, 植物种群的抗逆性等诸多因素。综合不同角度的研究结果将更有助于对常绿阔叶林演替机理的深层次理解。此外, 本项研究与生长于云南等地区的常绿阔叶林演替过程中优势树种光合生理特性研究结果相比, 测得的光饱和点 (P_s) 值均偏低, 除特殊气候条件外还有没有其他原因, 尚待深入研究。

参考文献:

- [1] 吴征镒. 中国植被编委会. 中国植被 [M]. 北京: 科学出版社, 1980
- [2] 高俊香, 鲁小珍, 马力, 等. 凤阳山常绿阔叶林乔木层优势种群生态位分析 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2010, 34(4): 157-160
- [3] 宋瑞生, 于明坚, 李铭红, 等. 片断化常绿阔叶林的土壤种子库及天然更新 [J]. 生态学报, 2008, 28(6): 2554-2561
- [4] 王希华, 严晓, 闫恩荣, 等. 天童几种常绿阔叶林优势种在砍伐后萌枝更新的初步研究 [J]. 武汉植物学研究, 2004, 22(1): 52-57
- [5] 丁圣彦, 卢训令, 李昊民. 天童国家森林公园常绿阔叶林不同演替阶段群落光环境特征比较 [J]. 生态学报, 2005, 25(1): 2802-2866
- [6] 商侃侃, 陈波, 达良俊. 浙江天童受损常绿阔叶林实验生态学研究: 从热值角度分析常绿阔叶林常见种的适应策略 [J]. 华东师范大学学报 (自然科学版), 2008(4): 25-30
- [7] 陈波, 宋永昌, 达良俊. 天童常绿阔叶树种栲树生殖个体大小及其生殖构件特征 [J]. 植物研究, 2004, 24(1): 80-85
- [8] 阎恩荣, 王希华, 周武. 天童常绿阔叶林演替系列植物群落的 N:P 化学计量特征 [J]. 植物生态学报, 2008, 32(1): 13222
- [9] 丁圣彦, 宋永昌. 演替研究在常绿阔叶林抚育和恢复上的应用 [J]. 应用生态学报, 2003, 14(3): 4232426
- [10] Shao- Lin Peng Yu- Ping Hou Bao- Ming Chen. Establishment of Markov successional model and its application for forest restoration reference in Southern China [J]. Ecological Modelling, 2010, 221(9): 131721324
- [11] 宋永昌. 中国常绿阔叶林分类试行方案 [J]. 植物生态学报, 2004, 28(4): 4352448
- [12] 宋永昌, 王祥荣. 浙江天童国家森林公园的植被和区系 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1995
- [13] 宋永昌. 浙江常绿阔叶林的基本特征 (一) [J]. 华东师范大学学报 (自然科学版), 1980(3): 27231
- [14] 宋永昌. 浙江常绿阔叶林的基本特征 (二) [J]. 华东师范大学学报 (自然科学版), 1980(4): 15220
- [15] 丁圣彦, 宋永昌. 常绿阔叶林植被动态研究进展 [J]. 生态学报, 2004, 24(8): 116921179
- [16] Kyle DJ, Osmond CB, Amtzen CJ. Photoinhibition [M]. Amsterdam: Elsevier Science Publisher, 1987
- [17] Anderson M, Park Y I, Chow W S. Photoinactivation and Photoprotection of Photosystem in nature [J]. Physiol Plant, 1997, 100(5): 2142223
- [18] Demming R, Adams WW. Photoprotection and other response of plant to high light stress [J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1992, 43(4): 5992626
- [19] Conrad WM, Daniel EJ. State transitions: an example of acclimation to low-light stress [J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 411(56): 3862393
- [20] J Avers, 王昱生, 杨殿臣. 生理生态学重要领域))) 光合作用及其研究现状 [J]. 国土与自然资源研究, 1985(5): 742106
- [21] 丁圣彦. 常绿阔叶林演替系列中木荷和栲树呼吸作用特性的比较 [J]. 生态学报, 2001, 21(1): 61267
- [22] Zhiguo Liu, Yongli Cai, Yan Fang, Jun Jing Kai Li. Induced response in Schima superba. Effects of early season herbivory on leaf traits and subsequent insect attack [J]. African Journal of Biotechnology, 2010, 9(51): 873128738