

浙江天童常绿阔叶林演替系列植物叶片的凋落节律

张晴晴^{1,2} 周刘丽^{1,2} 赵延涛^{1,2} 许洛山^{1,2} 阎恩荣^{1,2*}

(¹华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241; ²浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 浙江宁波 315114)

摘要 叶片凋落节律是植物的主要功能策略之一,探索演替共有种(至少存在于3个阶段)和更替种(各阶段特有种)的叶片凋落节律对于理解森林演替过程中物种的更替机制具有重要意义。本研究选择浙江天童常绿阔叶林4个演替阶段,通过对4个共有种和6个更替种叶片凋落季节动态的调查,探讨了共有种的凋落节律是否在不同演替阶段存在差异,以及共有种和更替种叶片凋落节律的差异。结果显示,演替对共有种马尾松(*Pinus massoniana*)、木荷(*Schima superba*)和栲树(*Castanopsis fargesii*)的叶片凋落节律具有显著影响($P < 0.05$),而对铃木(*Eurya japonica*)无显著影响。共有种与该演替阶段特有更替种叶片凋落节律的差异在不同演替阶段表现不同。演替第一阶段的马尾松、木荷与石栎(*Lithocarpus glabra*)、榿木(*Loropetalum chinense*)叶片凋落节律差异显著($P < 0.05$);演替第二阶段的木荷与山矾(*Symplocos caudate*)叶片凋落节律有显著差异($P < 0.05$)。栲树与苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)叶片凋落节律有显著差异($P < 0.05$);演替第四阶段的木荷、栲树、铃木与天竺桂(*Cinnamomum pedunculatum*)、连蕊茶(*Camellia cuspidate*)叶片凋落节律存在显著差异($P < 0.05$),其他无显著差异。综上表明,部分演替共有种叶片凋落节律随森林演替发生改变,而另外部分不发生改变。在同一演替阶段,绝大部分演替共有种和更替种的叶片凋落节律存在差异。演替共有种和更替种叶片凋落节律的变化反映了植物在叶片物候方面对演替过程中微环境变化的多样适应策略。

关键词 凋落物; 季节动态; 共有种; 森林演替

Litterfall dynamics of plants in a successional series of evergreen broad-leaved forests in Tiantong region, Zhejiang Province. ZHANG Qing-Qing^{1,2}, ZHOU Liu-Li^{1,2}, ZHAO Yan-Tao^{1,2}, XU Ming-Shan^{1,2}, YAN En-Rong^{1,2*} (¹ School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China; ² Tiantong National Forest Ecosystem Observation and Research Station, Ningbo 315114, Zhejiang, China).

Abstract: Litterfall dynamic is one of the functional strategies in plant species. Exploring litterfall dynamics of overlapping (i.e., co-occurring at three successional stages at least) and turnover (i.e., occurring at one successional stage only) species is important for understanding mechanisms underlying species replacement during forest succession. In this study, seasonal dynamics of litterfall over 4 overlapping species and 6 turnover species were investigated in four successional stages in evergreen broadleaved forests in Tiantong National Forest Park (29.45° N, 121.97° E), Zhejiang Province. Then differences in litterfall dynamics were examined between overlapping species at different successional stages, and between overlapping and turnover species. The results showed that, in addition to *Eurya japonica* ($P > 0.05$), litterfall dynamics in overlapping species of *Pinus massoniana*, *Schima superba* and *Castanopsis fargesii* ($P < 0.05$) were significantly affected by forest succession. Differences in litterfall dynamics between overlapping and turnover species were successional stage-dependent. Specifically, at the first successional stage, there were significant differences in litterfall dynamics among *P. massoniana*, *S. superba*, *Lithocarpus glaber* and *Loropetalum chinense* ($P < 0.05$). At the secondary successional stage, litterfall

国家自然科学基金(31270475)与宁波市重大科技攻关项目(2012C10027)资助。

收稿日期: 2015-06-12 接受日期: 2015-11-24

* 通讯作者 E-mail: eryl@des.ecnu.edu.cn

dynamics varied significantly between *S. superba* and *Symplocos caudata* ($P<0.05$) and between *C. fargesii* and *C. sclerophylla* ($P<0.05$). At the fourth successional stage, litterfall dynamics of *S. superba*, *C. fargesii*, *Eurya japonica*, *Cinnamomum pedunculatum* and *Camellia cuspidata* differed significantly ($P<0.05$). There was no significant difference in litterfall dynamics between other species. In summary, litterfall dynamics changed partly for overlapping species during forest succession. At the same successional stage, litterfall dynamics differed significantly between overlapping and turnover species. Changes of litterfall dynamics in overlapping and turnover species indicate divergent strategies in leaf phenology for plants to adapt to the microenvironment shift with forest succession.

Key words: litterfall, seasonal dynamics, overlapping species, forest succession.

植物凋落物是森林生态系统降解者的主要能量和物质来源(范春楠等,2014),是森林生态物质循环过程的重要组成部分(Witkamp,1963),在维持土壤肥力(Berg *et al.*,1991;张庆费等,1999a),促进森林生态系统养分循环方面起着重要作用(Hättenschwiler *et al.*,2005)。叶片凋落动态不仅是森林动态的基础,与其相关的叶寿命和凋落节律也是植物的主要功能策略之一(Reich *et al.*,1992;Chapin *et al.*,1996),是群落生态过程与功能的基础(Naeem *et al.*,2003)。因此,植物叶片凋落动态是森林土壤学、生物地球化学和群落生态学等的重要内容(吴承祯等,2002)。

目前,国内外关于叶凋落物的研究主要集中在凋落物产量、组成、分解和动态方面。有关凋落物动态的研究已有较多报道,例如:Bray等(1964)、王凤友(1989)先后对全球范围生物群区的森林凋落物动态变化作了综述报道。侯玲玲等(2013)曾对小兴安岭10种典型森林群落凋落物量及其动态进行了研究。对常绿阔叶林植物凋落物动态的研究也较多(官丽莉等,2004;邹碧等,2006;阎恩荣等,2008;王梦君等,2014)。但是,以往的研究多集中在群落或生态系统水平,而对森林演替过程中物种水平叶凋落节律的研究较少。研究不同物种叶凋落节律的差异,尤其是凋落高峰的异同,不仅对于揭示森林演替过程中物种的功能适应策略具有重要的科学意义,也可以深入了解植物凋落节律变化对森林养分循环和碳循环过程的影响。

研究表明,植物凋落物凋落节律主要受气候环境因子和物种本身的生理生态特性的共同影响(郑征等,2006)。森林演替过程中,一方面群落环境因素发生变化。演替前期林下光照充足,但土壤温度变化剧烈、土壤养分匮乏。随着植物群落的演替,群落生态环境(除群落内的光照强度明显变弱外)

也逐渐向良好的方向发展,土壤养分和水分增加。另一方面,树种组成及结构,尤其是优势种发生更替,有的物种可以存在于几个演替阶段(定义为共有种(Yang *et al.*,2014)),而有的物种在下一演替阶段会消失,被新的物种所代替(定义为更替种(Yang *et al.*,2014))。随着演替的进行,微环境发生变化,共有种不仅所扮演的群落学角色不同,也对演替过程中不断变化的环境的适应能力存在差异(李庆康等,2002),因此,其叶片的生理生态过程可能不同。那么伴随着森林演替,共有种的叶凋落节律在不同演替阶段间是否同步呢?同时,共有种与更替种的叶片凋落节律是否也存在显著差异呢?以往的研究对此问题并未给予足够的重视。

如前所述,我们做出如下推测:首先,在演替过程中,随着群落郁闭度增大,林下光照供给性减小(张庆费等,1999b),土壤养分和水分供给性增加(王希华等,2004;阎恩荣等,2008),如果共有种受环境变化影响较小,自身生理生态特性随演替没有显著变化,其叶片凋落节律在不同演替阶段间可能无显著差异(备择假说1);反之,如果共有种受环境因子影响较大,自身生理生态特征随演替发生显著变化,那么其叶片凋落节律则在不同演替阶段间具有显著差异(零假说1)。其次,在同一演替阶段,共有种和更替种的生理生态特性不同,加之它们所处的群落学角色不同,其竞争能力存在差异(丁圣彦等,1999),那么其叶片凋落节律可能会表现出不同的模式。此外,如果它们之间对资源有相同或相似需求时,那么其叶片凋落节律可能会存在显著差异(备择假说2)。相反,如果共有种和更替种对资源的需求差异很大,能稳定共存,那么两者的叶片凋落节律不会发生显著差异(零假说2)。

为了检验以上2个科学假说,本研究以浙江天童常绿阔叶林次生演替系列为对象,通过对主要共

有种和更替种叶片凋落季节动态的调查和分析,探索共有种的凋落节律是否在不同演替阶段存在差异,以及共有种和更替种的叶片凋落节律是否存在差异。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究地点位于浙江省宁波市天童国家森林公园(29.8° N, 121.78° E),其自然条件参见文献(宋永昌等,1995)。由于不同干扰强度的差异和受保护年限的不同,自公园外围至玲珑岩一带发育着处于不同演替阶段的次生常绿阔叶林,其他主要演替阶段包括:演替前期的石栎(*Lithocarpus glaber*) + 槲木(*Loropetalum chinense*)灌丛,演替中期的针叶林马尾松(*Pinus massoniana*)群落和针阔混交林马尾松+木荷(*Schima superba*)群落,演替中后期的木荷群落与栲树(*Castanopsis fargesii*)群落。各群落特征参见文献(丁圣彦,1999)。

阶段划分的基本原则是:(1)根据群落现状的可观察性,即所划分的不同阶段有其对应的现状群落可供对照;(2)各阶段植物群落具有特征性的优势种;(3)群落的年龄级可以确定,即每一个阶段对应确定的年龄级(宋永昌,2013)。根据这一原则,我们所确定的演替系列与我国研究者在鼎湖山、黑石顶、缙云山、武夷山和天台山,以及云贵高原等地所开展的常绿阔叶林演替阶段的划分基本是一致的。本研究所选的4个演替阶段来源于以上次生演替系列,各样地的详细特征见表1。

1.2 物种选择

依据天童常绿阔叶林次生演替不同阶段的物种组成特征,筛选出具有代表性的共有种和更替种。共有种选择的依据是其在至少3个演替阶段存在,选择的物种有马尾松、木荷、栲树和铃木(*Eurya japonica*),其中马尾松、木荷和栲树分别是各演替阶段的优势种,而铃木是非优势共有种。更替种的选择依据是其仅存在于某一演替阶段,选择的物种有石栎+槲木群落的石栎和槲木,马尾松+木荷群落的苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)和山矾(*Symplocos caudate*),栲树群落的天竺桂(*Cinnamomum pedunculatum*)和连蕊茶(*Camellia cuspidate*)。

1.3 凋落物收集

在每个演替阶段随机设置了3个面积为10 m×10 m的重复样地,每个样地均匀地设置3个凋落物收集筐。收集筐由尼龙纱网和铁丝网编织而成,近似圆形形状,上口面积为0.5 m²,网眼大小为0.2 mm,由钢丝固定在所设置的地点,纱网底端距地面10 cm以上。实验共持续1年时间,于每月末收集凋落物1次,共12次。每月将收集到的凋落物全部带回实验室,以各个收集筐为单位,根据植物种类对凋落叶进行区分。分类完成后,将各样品置于70℃烘箱中烘干至恒重后称重并记录。

1.4 数据处理

为了揭示演替共有种和更替种叶片凋落物的凋落动态,对于每个物种,按每月每个样地的叶片凋落量进行统计,然后折算到样地水平,3个样地作为重复。每个物种的叶片月凋落量、年凋落量用3个样

表1 浙江天童常绿阔叶林次生演替系列各演替阶段的样地特征

Table 1 Characteristics of selected plots along a secondary successional series in evergreen broad-leaved forests in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province

演替阶段和群落类型	林龄 (a)	海拔 (m)	坡度 (°)	坡向	高度 (m)	盖度 (%)	主要优势物种	共有种	更替种
I: 石栎+槲木灌丛	17	164	25	SE 20°	5	100	马尾松 <i>Pinus massoniana</i> 石栎 <i>Lithocarpus glabra</i> 槲木 <i>Loropetalum chinense</i>	马尾松 <i>Pinus massoniana</i> 木荷 <i>Schima superba</i>	石栎 <i>Lithocarpus glabra</i> 槲木 <i>Loropetalum chinense</i>
II: 马尾松+木荷群落	50	121	5	SE 45°	15~20	95	马尾松 <i>Pinus massoniana</i> 木荷 <i>Schima superba</i> 栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	马尾松 <i>Pinus massoniana</i> 木荷 <i>Schima superba</i> 栲树 <i>Castanopsis fargesii</i> 铃木 <i>Eurya japonica</i>	苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i> 山矾 <i>Symplocos caudate</i>
III: 木荷群落	70	163	20	SE 70°	20	95	木荷 <i>Schima superba</i>	马尾松 <i>Pinus massoniana</i> 木荷 <i>Schima superba</i> 栲树 <i>Castanopsis fargesii</i> 铃木 <i>Eurya japonica</i>	
IV: 栲树群落	150	196	26	SE 45°	25	90	栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	木荷 <i>Schima superba</i> 栲树 <i>Castanopsis fargesii</i> 铃木 <i>Eurya japonica</i>	天竺桂 <i>Cinnamomum pedunculatum</i> 连蕊茶 <i>Camellia cuspidate</i>

地的平均值表示。月凋落量为该物种当月叶片凋落量, 年凋落量为该物种 12 个月内叶片凋落量之和。

在统计分析过程中, 首先采用单因素方差分析法(one-way ANOVA) 确定演替对共有种叶片凋落节律的影响, 以及更替种之间叶片凋落节律的差异。对于前者, 在按月对每个共有种的叶凋落量完成计算后, 其中为了排除个体大小的影响, 将共有种和更替种叶片月凋落量折合成当月凋落量占本物种年凋落量的百分比后再进行计算, 称其为叶片月凋落量百分比, 用以表征凋落节律。在单因素方差分析中, 将演替阶段看作自变量, 每个物种的月凋落量百分比看作因变量。然后, 采用成对比较检验比较每个物种叶片月凋落量百分比是否在不同演替阶段间具有显著差异。对于更替种之间叶片凋落节律的差异, 则将更替种的种类看作自变量, 将叶片月凋落量百分比看作因变量。然后, 采用成对比较检验比较叶片月凋落量百分比是否在不同更替种间具有显著差异。

其次, 采用 LSD 检验比较在同一演替阶段中, 共有种和该演替阶段特有更替种之间是否存在叶片凋落节律的差异。将所有的共有种和更替种的种类组成看作自变量, 将其叶片月凋落量百分比看作因变量进行单因素方差分析。在以上分析前, 对各组数据进行了方差齐性检验, 满足方差齐性的情况下采用最小差别(least significant difference, LSD) 法进行成对比较, 反之采用 Dunnett 法。数据分析在 SPSS 19.0 中完成。

2 结果与分析

2.1 演替共有种的叶片凋落量及凋落节律

单因素方差分析表明, 马尾松、木荷和栲树在各自的演替系列下叶片的月凋落量存在显著差异(图 1~图 3), 但是桉木叶片月凋落量没有显著差异(图 4)。对于叶凋落量百分比, 除了个别月外, 马尾松、木荷和栲树在大部分月份均存在显著差异($P < 0.05$), 且叶凋落高峰在不同演替阶段存在错位现

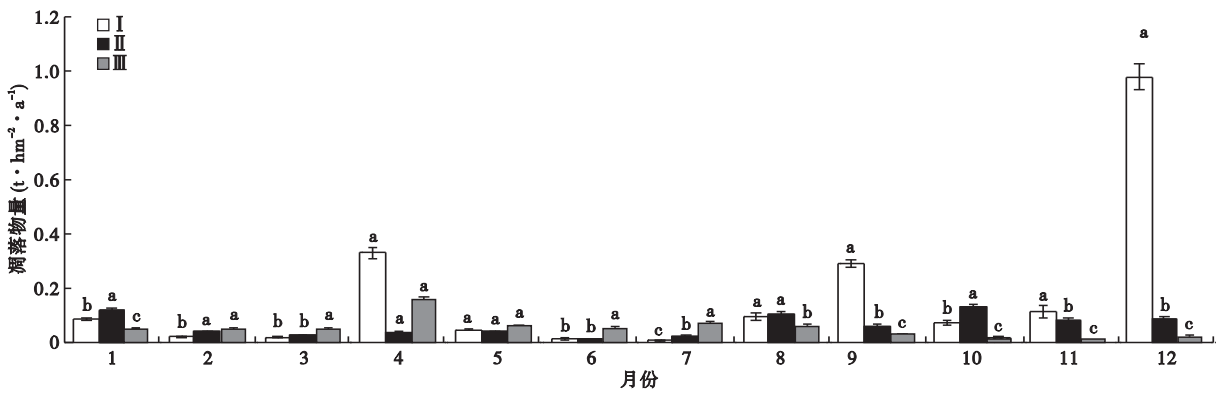


图1 演替共有种马尾松叶片的月凋落量
Fig.1 Litterfall production of *Pinus massoniana* in different succession stages
数值为平均值±标准差。同一月份的不同小写字母表示演替阶段间差异显著($P < 0.05$)。下同。I、II、III同表1。

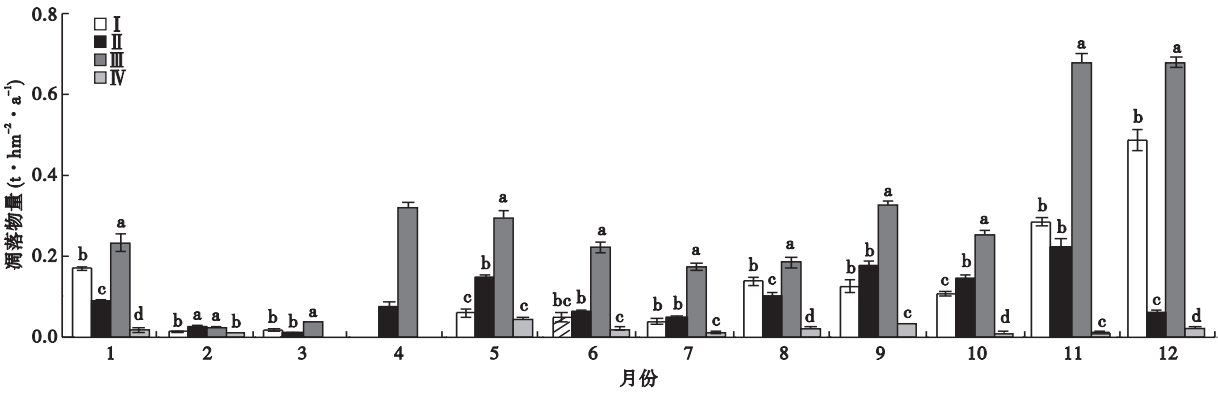


图2 演替共有种木荷叶片的月凋落量
Fig.2 Litterfall production of *Schima superba* in different succession stages
I、II、III、IV同表1。

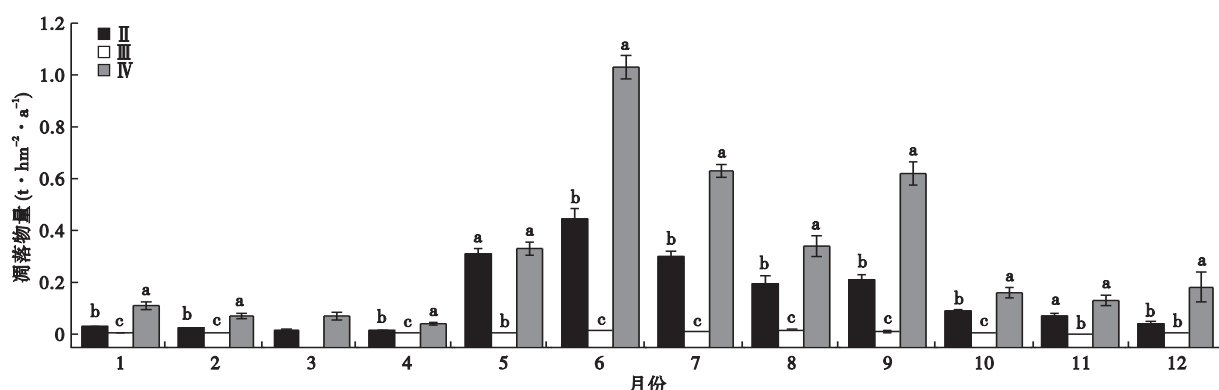


图3 演替共有种栲树叶片的月凋落量

Fig.3 Litterfall production of *Castanopsis fargesii* in different succession stages

II、III、IV同表1。

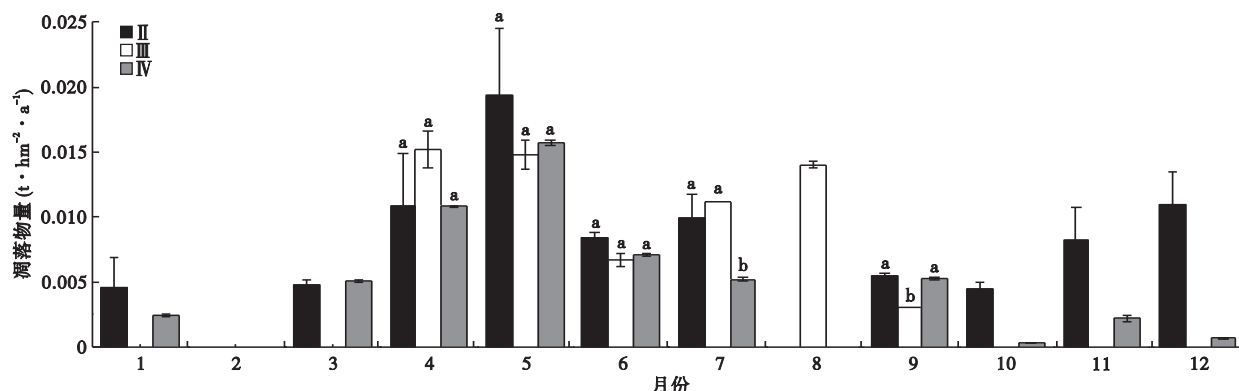


图4 演替共有种柃树叶片的月凋落量

Fig.4 Litterfall production of *Eurya japonica* in different succession stages

II、III、IV同表1。

象。柃木仅在4和12月份存在显著差异($P < 0.05$)其他月份无差异(图5)。

马尾松叶片的凋落节律在演替第I和第II阶段属于三峰型,在第III阶段属于双峰型(图5A)。在演替第I阶段,其峰值第1次出现在生长季开始(4月),第2次出现在9月,第3次出现在12月。第II演替阶段的3个凋落高峰分别在4、8和10月,其中最后一次到全年的凋落最高峰。第III阶段的第一个高峰在4月,次高峰为7月。

木荷叶片的凋落节律在4个演替阶段均属于三峰型,分别为4—5月、8—9月和11—12月(图5B)。凋落最高峰在演替第I、II和III阶段均出现在11—12月,在第IV阶段,其凋落最高峰在5月。

栲树叶片的凋落节律在演替第II、III和IV阶段均属于双峰型(图5C)。在演替第II和IV阶段,其最高峰均出现在6月,次高峰出现在9月。在演替第III阶段,其最高峰在8月,次高峰在6月份。

柃木叶片的凋落节律在演替第II阶段属于双峰

型,峰值分别在5月和12月。第III和第IV阶段属于单峰型,峰值在5月(图5D)。

2.2 演替更替种的叶片凋落量及凋落节律

单因素方差分析表明,不同更替种叶片月凋落量存在显著差异,其中石栎的年凋落量显著大于其他更替种(图6)。对于凋落节律,更替种叶片月凋落量百分比在1、10和11月无差异,其他月份均存在显著差异($P < 0.05$)。

在演替第I阶段,石栎叶片的凋落节律属于四峰型(图7),分别出现在2、5、8和10月,其中8月达到最高峰。榿木属于双峰型,主要集中在5—7月和10—12月。在演替第II阶段,苦槠和山矾叶片的凋落节律属于双峰型(图7),前者峰值出现在5和9月,其中最高峰在5月,后者峰值主要集中在5—6月和11—12月。在演替第IV阶段,天竺桂属于单峰型(图7),峰值出现在8月。连蕊茶叶片的凋落节律属于单峰型(图7),峰值出现在5月。

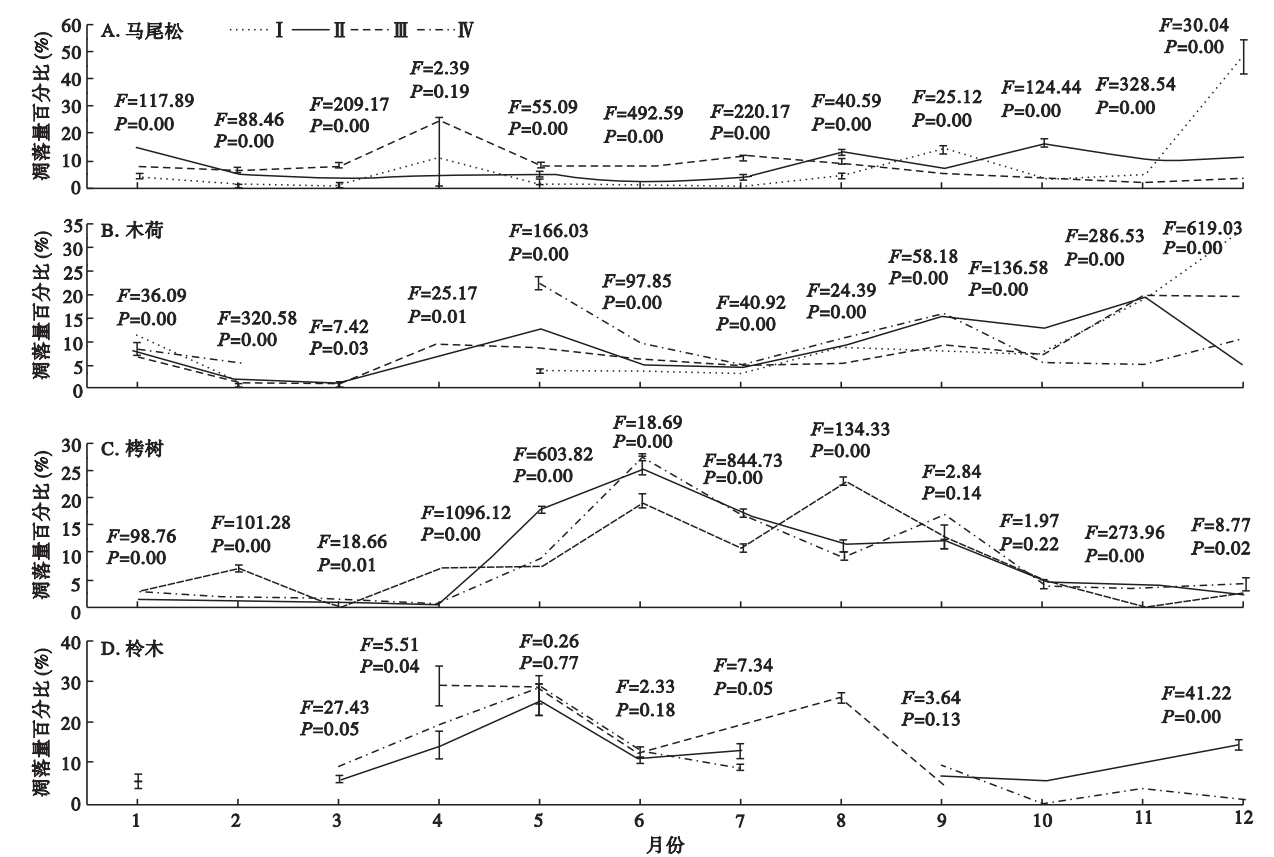


图5 演替共有种的叶片凋落动态
Fig.5 Litterfall dynamics of overlapping species
F 和 P 表示不同演替阶段共有种月凋落量百分比的单因素方差分析结果。凋落量百分比 = 本物种叶片当月凋落量 / 本物种叶片年凋落量。
I、II、III、IV 同表 1。

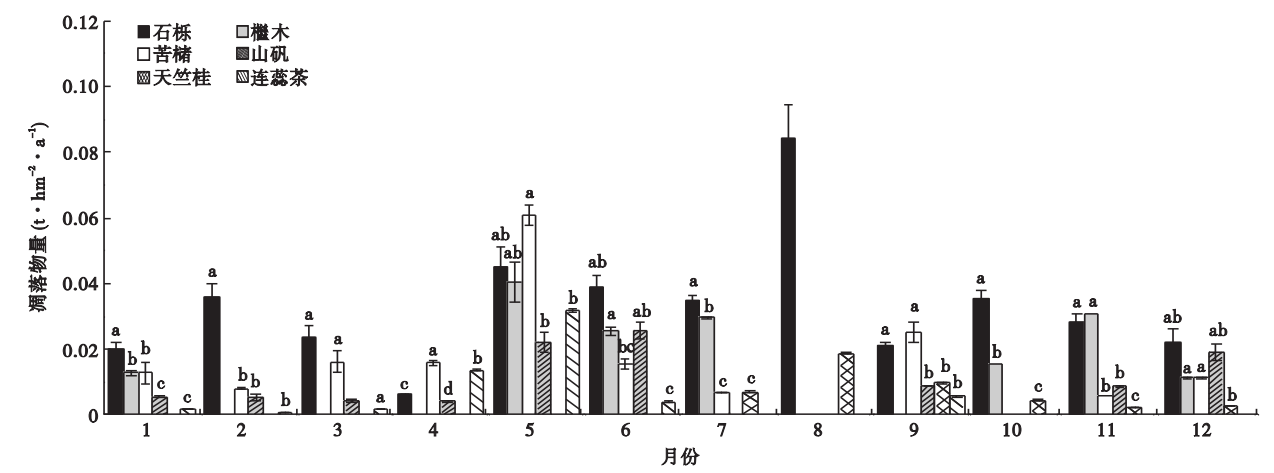


图6 演替更替种叶片的月凋落量
Fig.6 Litterfall production of turnover species in different succession stages
数据为平均值±标准差。同一月份中的不同小写字母表示物种间差异显著 (P<0.05)。

2.3 演替共有种和更替种叶凋落节律的差异

同一演替阶段共有种和更替种的叶片月凋落量百分比在每个月的差异性不同(图8、9、10)。演替阶段 I ,马尾松和石栎叶片的月凋落量百分比在 1、5 和 6 月无差异,在 2、3、7、8、9、10、11 和 12 月差异显著 (P<0.05)。木荷和石栎叶片的月凋落量百分比在大部分月份存在差异 (P<0.05) (除 5 和 6 月外)。马尾松、木荷与榿木叶片的月凋落量百分比

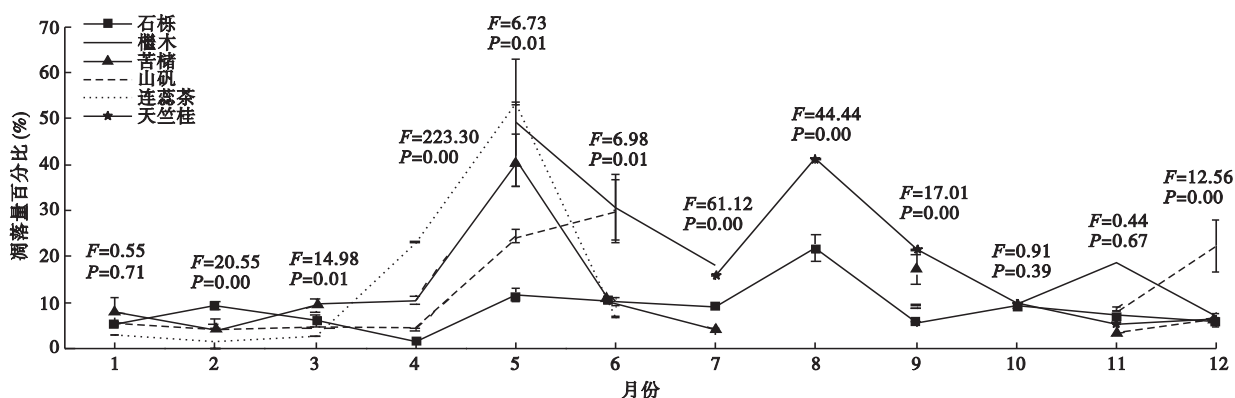


图7 演替更替种的叶片凋落动态

Fig.7 Litterfall dynamics of turnover species

F 和 P 表示不同更替种月凋落量百分比的单因素方差分析结果。凋落量百分比 = 本物种叶片当月凋落量 / 本物种叶片年凋落量, 下同。

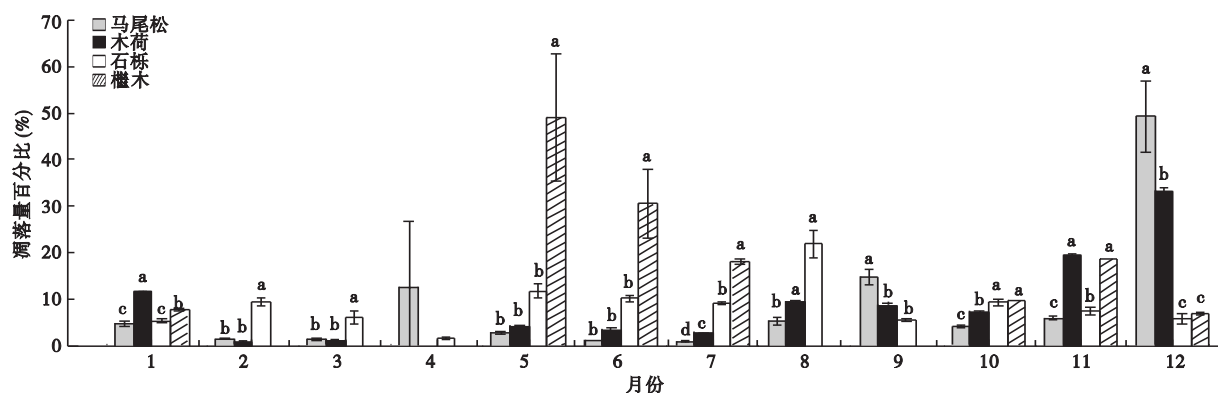


图8 演替阶段 I 共有种与更替种叶片月凋落量百分比的差异

Fig.8 Difference in monthly percentage of litterfall production between overlapping species and turnover species at the first successional stage

同一月份中的不同小写字母表示物种间差异显著 ($P < 0.05$)。

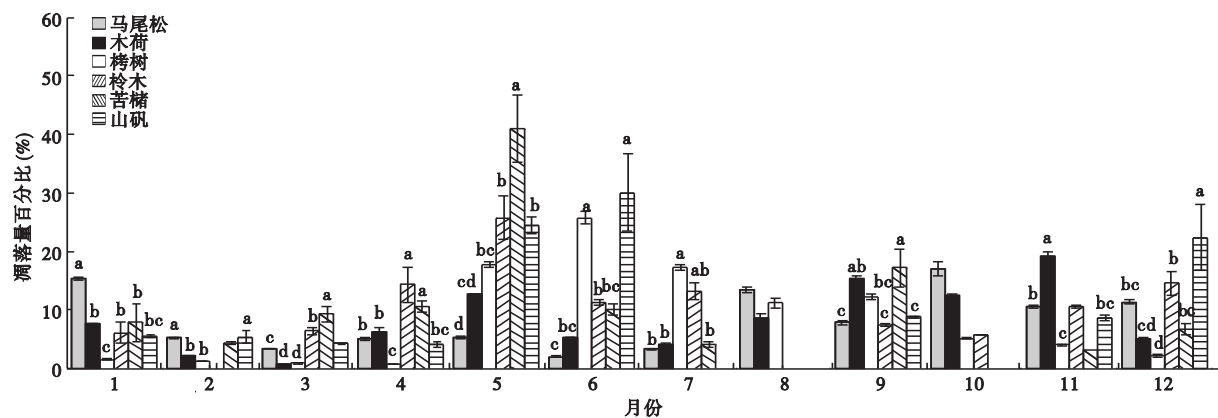


图9 演替阶段 II 共有种与更替种叶片月凋落量百分比的差异

Fig.9 Difference in monthly percentage of litterfall production between overlapping species and turnover species at the secondary successional stage

同一月份中的不同小写字母表示物种间差异显著 ($P < 0.05$)。

均存在差异 ($P < 0.05$)；演替阶段 II，共有种马尾松、木荷和柃木与更替种苦槠的叶片凋落量百分比在部分月份无显著差异，栲树与苦槠叶片月凋落量百分

比均存在显著差异 ($P < 0.05$) (除 7 月外)。马尾松、栲树、柃木与山矾叶片凋落量百分比在 1、2、5、6、12 月份有显著差异 ($P < 0.05$)，其他月份均无显著

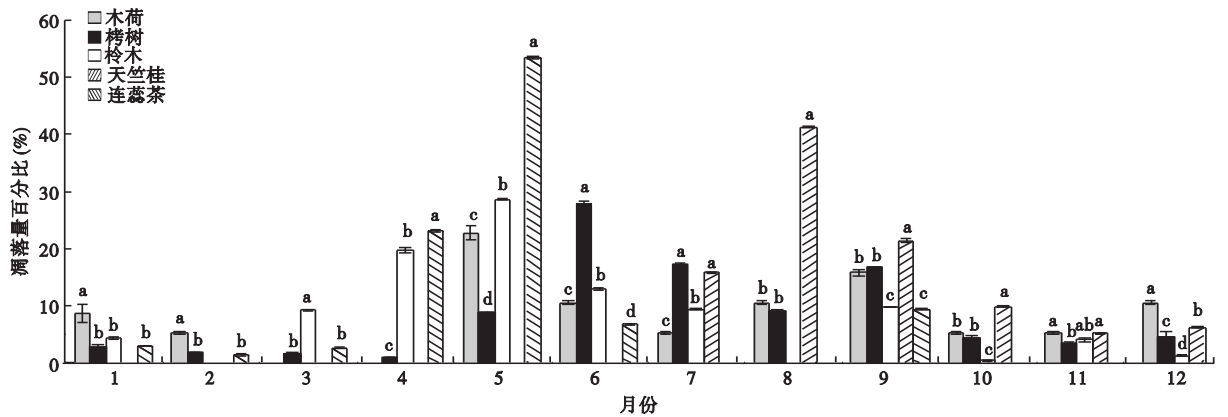


图 10 演替阶段Ⅳ共有种与更替种叶片月凋落量百分比的差异

Fig.10 Difference in monthly percentage of litterfall production between overlapping species and turnover species at the fourth succession stage

同一月份中的不同小写字母表示物种间差异显著 ($P < 0.05$)。

差异,而木荷和山矾叶片凋落量百分比大部分存在显著差异 ($P < 0.05$) (除 1 和 4 月外);演替阶段Ⅳ,共有种木荷与更替种天竺桂和连蕊茶叶片凋落量百分比均存在显著差异 ($P < 0.05$) (除 10 和 11 月外)。栲树与天竺桂叶片凋落量百分比均存在显著差异 ($P < 0.05$) (除 7 月外) 和连蕊茶叶片凋落量百分比在 4—6 月存在显著差异 ($P < 0.05$);柃木与更替种天竺桂和连蕊茶叶片凋落量百分比存在显著差异 ($P < 0.05$) (除 1 和 2 月外)。

3 讨论

3.1 演替对共有种叶片凋落量和凋落节律的影响

结果显示,演替对马尾松、木荷和栲树叶片的月凋落量有显著影响,而柃木月凋落量无差异(图 1~图 4)。随着演替的进行,马尾松、木荷和栲树的群落学地位及数量发生明显变化(丁圣彦等,1999),其凋落量也会发生显著变化,而柃木一直处于灌木层,凋落量差异不大。

对于凋落节律,马尾松、木荷和栲树在各自的演替系列下叶片月凋落量百分比在大部分月份均存在显著差异 ($P < 0.05$),说明马尾松、木荷和栲树凋落节律在不同演替阶段表现出不同的趋势,即演替对马尾松、木荷和栲树的凋落节律存在显著影响。这个研究发现符合本研究提出的零假说 1。马尾松叶片月凋落量百分比仅在 4 月份无显著差异,马尾松一般在 11—12 月份长出新枝,次年春末夏初(4 月)长出新叶,各演替阶段在 4 月均存在凋落高峰,可见其受物种本身特性的影响。马尾松叶片月凋落量百分比在其他月份均存在显著差异,马尾松在演

替第Ⅰ阶段是优势种,在演替第Ⅱ和Ⅲ阶段是非优势种,到了演替第Ⅳ阶段已经消失,马尾松的光合作用能力大幅度下降,而物质分解代谢却逐渐增强(丁圣彦等,1999),这说明马尾松生理生态特征发生显著变化,可能会影响到叶片的凋落节律。相对于演替第Ⅰ和Ⅱ阶段,演替第Ⅲ阶段马尾松仅在 4 和 7 月有凋落高峰,可能由于随着生理特性能力的减弱,通过减少叶片凋落次数,即延长叶寿命来增加资源利用时间,从而提高碳获取能力(Reich, 1993; Westoby *et al.*, 2002)。

木荷本身有很高的光合能力,同时又有较低的光补偿点,因而有着广泛的生态适应性(李昊民, 2004),在研究地区的 4 个演替阶段能够广泛分布。在演替第Ⅰ、Ⅱ和Ⅲ阶段,木荷均处于生长旺盛期,是构成群落的潜在优势种和建群种,一般分布在乔木层,所受光线限制较小,竞争能力较强,因而叶片凋落最高峰基本相似。而在演替后期,其光合作用速率和呼吸速率逐渐下降,物质代谢活力呈现逐渐衰退的趋势(丁圣彦等,1999),处于优势种栲树的郁闭之下,不仅受到光限制,其养分竞争能力也较弱,若植物生长受到养分胁迫,需要从老叶等组织中转移养分,从而加速老叶衰老及落叶进程(Aerts *et al.*, 1999),另外,植物叶片在受到光照亏损时会加速落叶来转移养分(Hemminga *et al.*, 1999)。因此,相对中前期演替阶段,其叶片凋落最高峰提前在 5 月。同样的,由于演替不同阶段微环境的改变,栲树叶片的月凋落量百分比仅在 9 和 10 月份无显著差异,说明栲树叶片的凋落节律也发生了改变。栲树在演替第Ⅲ阶段凋落最高峰出现在 8 月,这可能是由于

在此阶段,群落郁闭度较大,栲树处于亚乔木层,其叶片凋落易受林内温湿度的影响,高峰出现在林内温湿度较大的8月。而在演替第Ⅳ阶段,栲树处于乔木层,叶片物候直接受到群落外温湿度的调节,其凋落高峰出现在气温回升、降雨量增加的6月(官丽莉等,2004)。

桧木叶片月凋落量百分比在大部分月份中没有显著差异,说明不同演替阶段桧木的凋落节律差异不大。桧木在各演替阶段群落学角色变化很小,其自身生理生态学特性变化较小,所以凋落节律在不同演替阶段间差异不大。

3.2 演替共有种和更替种叶凋落节律的差异

演替阶段Ⅰ,马尾松和石栎叶片的月凋落量百分比在2、3、7、8、9、10、11和12月份有差异($P < 0.05$),其他月份无差异。木荷和石栎叶片的月凋落量百分比在大部分月份存在差异($P < 0.05$),马尾松、木荷与榿木叶片的月凋落量百分比均存在差异($P < 0.05$)。演替阶段Ⅱ,马尾松和木荷与山矾叶片凋落量百分比在大部分月份有显著差异($P < 0.05$),其他月份均无显著差异。演替阶段Ⅳ,栲树与天竺桂和连蕊茶叶片凋落量百分比在大部分月份存在显著差异($P < 0.05$)。说明同一演替阶段中,共有种和更替种凋落节律存在差异。一般来说,生活在同一个群落中的物种,由于其群落优势地位和竞争能力的不同,它们在同一种生境中获取资源的能力发生差异(朱旭斌等,2006)。马尾松、木荷和栲树分别是演替阶段Ⅰ、Ⅱ和Ⅳ的优势种,一般来说,优势种的生态位宽度普遍较大,对资源的利用能力较强,对环境的适应能力较强,分布较广(杜道林等,1997),对更替种形成较大“压力”。共有种和更替种生理特性不同,其叶片在其形态特征以及功能上存在权衡(Shipley *et al.*, 2006),将直接影响到植物的基本行为和功能(张林等,2004),这导致更替种植物采用不同于共有种的生活史策略,将可能会影响到凋落节律。

此外,如果生活在同一生境的共有种和更替种之间利用相同资源或对资源有相似需求,可能会使生态位重叠大,造成更替种和共有种之间竞争激烈,从而发生生态位分化(胡正华等,2009)。例如演替阶段Ⅳ,木荷和桧木与连蕊茶叶片月凋落量百分比基本都存在显著差异,说明共有种木荷和桧木与更替种连蕊茶的凋落节律差异较大,可能是同属于山茶科的木荷、桧木和连蕊茶虽然对资源需求相近,但

由于共存的极限相似性限制,则会导致两者在生态位上分化(Szilágyi *et al.*, 2009)。叶片凋落节律的分化也是生态位分化的一种表现形式。如果共有种和更替种对资源的需求差异很大,那么两者的叶片凋落节律不会发生显著差异。例如演替阶段Ⅱ,桧木和苦槠没有差异,它们在群落中能稳定共存,苦槠高大喜光乔木,而桧木是耐荫灌木,这对光能的利用有互补作用,可以充分利用资源。不同物种凋落物候的差异,通过相互作用而提高资源利用效率,增加群落生产并能维持较高的物种多样性(Hooper, 1998)。由此可见,植物叶片凋落节律在共有种与更替种存在差异不是绝对的,随物种特性不同而不同。

总之,演替对所研究的共有种叶片凋落节律的影响程度不同,随演替是否有显著差异,主要取决于随着微环境的变化,物种本身生理生态特性是否发生了显著变化。例如:马尾松、木荷和栲树自身生理生态特征变化较大,其叶片凋落节律会发生显著差异,反之桧木无显著差异。由于在同一演替阶段的共有种和更替种的生理生态特性和竞争力不同,部分共有种与该演替阶段特有更替种叶片凋落节律存在差异,这种差异可能是由于利用同一资源或对资源有相似需求,种间竞争激烈,致使生态位分化,反之可能不产生生态位分化,叶片凋落节律的差异是生态位分化的一种表现形式。本研究由于时间、精力等各方面因素的制约,选择的样本数量较少,且仅测量了一年数据。因此,在今后的研究工作中,还需要在样本数量和时间上进行扩展。另外,共有种和更替种叶片凋落节律差异对森林养分循环和碳循环过程的影响还有待进一步研究。

参考文献

- 丁圣彦,宋永昌. 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. 生态学报, 19(3): 318-323.
- 丁圣彦. 1999. 常绿阔叶林演替系列比较生态学. 开封: 河南大学出版社.
- 杜道林,高玉成. 1997. 栲树种群生态位动态研究. 应用生态学报, 8(2): 113-118.
- 范春楠,郭忠玲,郑金萍. 2014. 磨盘山天然次生林凋落物数量及动态. 生态学报, 34(3): 633-641.
- 官丽莉,周国逸,张德强,等. 2004. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林凋落物量20年动态研究. 植物生态学报, 28(4): 449-456.
- 侯玲玲,毛子军,孙涛. 2013. 小兴安岭十种典型森林群落凋落物生物量及其动态变化. 生态学报, 33(6): 1994-2002.
- 胡正华,钱海源,于明坚. 2009. 古田山国家级自然保护区

- 甜槠林优势种群生态位. 生态学报, **29**(7): 3670–3677.
- 李昊民. 2004. 常绿阔叶林演替系列主要优势种光合生理生态特性比较研究——以浙江天童国家森林公园为例 (硕士学位论文). 开封: 河南大学.
- 李庆康, 马克平. 2002. 植物群落演替过程中植物生理生态学特性及其主要环境因子的变化. 植物生态学报, **26**(9): 9–19.
- 宋永昌. 2013. 中国常绿阔叶林. 北京: 科学出版社.
- 宋永昌, 王祥荣. 1995. 浙江天童国家森林公园的植被和区系. 上海: 上海科学技术文献出版社.
- 王凤友. 1989. 森林凋落量研究综述. 生态学进展, **6**(2): 82–89.
- 王梦君, 刘万德, 徐崇华. 2014. 中国西南季风常绿阔叶林不同恢复阶段凋落物动态分析. 西北植物学报, **34**(2): 372–378.
- 王希华, 黄建军, 阎恩荣. 2004. 天童国家森林公园常见植物凋落叶分解的研究. 植物生态学报, **28**(4): 457–467.
- 吴承祯, 洪伟. 2002. 武夷山杉木林凋落物动态初探. 热带亚热带植物学报, **10**(3): 201–206.
- 阎恩荣, 王希华, 周武. 2008. 天童常绿阔叶林不同退化群落的凋落物特征及与土壤养分动态的关系. 植物生态学报, **32**(1): 1–12.
- 张林, 罗天祥. 2004. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. 植物生态学报, **28**(6): 844–852.
- 张庆费, 宋永昌, 由文辉. 1999a. 浙江天童植物群落次生演替与土壤肥力的关系. 生态学报, **19**(2): 174–178.
- 张庆费, 宋永昌, 吴化前, 等. 1999b. 浙江天童常绿阔叶林演替过程凋落物数量及分解动态. 植物生态学报, **23**(3): 250–255.
- 郑征, 李佑荣, 刘宏茂. 2006. 西双版纳不同海拔热带雨林凋落量变化研究. 植物生态学报, **29**(6): 884–893.
- 朱旭斌, 孙书存. 2006. 南京地区落叶栎林木本植物叶物候研究. 植物生态学报, **30**(1): 25–32.
- 邹碧, 李志安, 丁永祯. 2006. 南亚热带4种人工林凋落物动态特征. 生态学报, **26**(3): 715–721.
- Aerts R, Chapin FS. 1999. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, **30**: 1–67.
- Berg B, Tamm CO. 1991. Decomposition and nutrient dynamics of litter in long-term optimum nutrition experiments. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **6**: 305–321.
- Bray JR, Gorham E. 1964. Litter production in forests of the world. *Advances in Ecological Research*, **2**: 101–157.
- Chapin FS, Bretharte MS, Hobbie SE. 1996. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science*, **7**: 347–358.
- Hemminga MA, Marba N, Stapel J. 1999. Leaf nutrient resorption, leaf lifespan and the retention of nutrients in seagrass systems. *Aquatic Botany*, **65**: 141–158.
- Hooper DU. 1998. The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. *Ecology*, **79**: 704–719.
- Hättenschwiler S, Tiunov AV, Scheu S. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36**: 191–218.
- Naeem S, Wright JP. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: Deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, **6**: 567–579.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, **62**: 365–392.
- Reich PB. 1993. Reconciling apparent discrepancies among studies relating life span, structure and function of leaves in contrasting plant life forms and climates ‘The blind men and the elephant retold’. *Functional Ecology*, **10**: 721–725.
- Shipley B, Lechowicz MJ, Wright I, et al. 2006. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology*, **87**: 535–541.
- Szilágyi A, Meszéna G. 2009. Limiting similarity and niche theory for structured populations. *Journal of Theoretical Biology*, **258**: 27–37.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, et al. 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**: 125–159.
- Witkamp M. 1963. Microbial populations of leaf litter in relation to environmental conditions and decomposition. *Ecology*, **44**: 370–377.
- Yang XD, Yan ER, Chang SX, et al. 2014. Twig-leaf size relationships in woody plants vary intraspecifically along a soil moisture gradient. *Acta Oecologica*, **60**: 17–25.
-
- 作者简介 张晴晴, 女, 1989 年出生, 硕士研究生, 主要研究方向为植物功能性状与凋落物分解. E-mail: qingzq@yeah.net
- 责任编辑 张敏